

**AGNIESZKA KOSEWSKA, MARIUSZ NIETUPSKI, MATEUSZ MARCIŃCZYK, MARTA DAMSZEL**

## **Podszyty bukowe w borach sosnowych jako miejsca częściowo sprzyjające funkcjonowaniu leśnych zgrupowań biegaczowatych (Col. Carabidae) na siedliskach borowych**

Beech understoreys in pine forests as places that partly favour the functioning of forest assemblages of ground beetles (Col. Carabidae) in coniferous forest habitats

### **ABSTRACT**

Kosewska A., Nietupski M., Marcińczyk M., Damszel M. 2019. Podszyty bukowe w borach sosnowych jako miejsca częściowo sprzyjające funkcjonowaniu leśnych zgrupowań biegaczowatych (Col. Carabidae) na siedliskach borowych. Sylwan 163 (4): 311-319. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylvan.2018119>.

This study investigates the effect of the enrichment of Scots pine stands with a common beech understorey on changes in the species composition and selected life traits of an important zooinicator group, such as the ground beetles (Col. Carabidae). The field investigations were carried out in a fresh coniferous forest in the Myszyniec Forest District (N Poland) in stands with (P+) and without (P) beech in the understorey. Each treatment was repeated four times. In each repetition, six pitfalls were installed. The traps were replaced 13 times, every two weeks, from April to October. In total, 4412 specimens classified into 25 species of ground beetles were captured. The tree stands with the beech understorey were observed to contain a significantly higher number of species than the ones with the beech undergrowth. Also, the value of the Shannon index of species diversity ( $H'$ ) and mean individual biomass (MIB) were significantly higher in the treatment with the beech understorey. Principal Component Analysis showed variations in Carabidae assemblages within the analysed types of forest. *Pterostichus oblongopunctatus*, *Pterostichus aethiops* and *Pterostichus vernalis* were more strongly correlated with the stands without beech understorey. The stands enriched with the beech understorey correlated with the occurrence of large zoophages: *Carabus arvensis* and *Cychrus caraboides*, and hemizoophages of the genus *Amara*. An in-depth ecological characterisation of the captured Carabidae showed that the dominant ground beetles in the investigated forest habitats, in terms of the number of caught individuals and species, belonged to forest zoophagous carabids characterised by moderate requirements for moisture in a habitat, and having the spring type of development. Representatives of large zoophages and species with the autumn type of development, i.e. species associated with later ecological succession stages, were more numerous caught in the pine stands without the beech understorey. The study provides evidence that justifies the planting of deciduous undergrowth in monoculture coniferous pine tree forests. The presence of an understorey contributes to higher: richness of Carabidae species, values of the MIB and abundance of large forest species presenting the autumn type of development, that is the species, which are characteristic for forest areas representing a highly advanced succession stage.

### **KEY WORDS**

ecological traits, zooinicators, pine, deciduous undergrowth

**ADDRESSES**

Agnieszka Kosewska – e-mail: a.kosewska@uwm.edu.pl

Mariusz Nietupski – e-mail: mariusz.nietupski@uwm.edu.pl

Mateusz Marciniczyk – e-mail: mateuszmarcinczyk69@gmail.com

Marta Damszel – e-mail: marta.damszel@uwm.edu.pl

Katedra Entomologii, Fitopatologii i Diagnostyki Molekularnej, Uniwersytet Warmińsko-Mazurski,  
ul Prawocheńskiego 17, 10-720 Olsztyn**Wstęp**

W nizinnych drzewostanach w Polsce dominuje sosna pospolita [Krawczyk 2014]. Już w latach 80. zeszłego wieku prowadzono badania nad możliwością poprawy funkcjonowania borów sosnowych przez wprowadzenie podszytów liściastych [Szujecki 1978, 1989]. Inną możliwością, zwłaszcza dla drzewostanów sosnowych rosnących na nieco żyzniejszych siedliskach niż Bśw, jest ich przebudowa realizowana przez zwiększanie udziału gatunków liściastych w pierwszym piętrze. Ponadto na siedliskach Bśw wprowadza się podszyty liściaste, które zapobiegają erozji, pełnią rolę pielęgnacyjną w stosunku do siedliska, wzbogacają je w materię organiczną, zapobiegają powstawaniu surowej próchnicy (nadkładowej), redukują parowanie wody z gleby (zmniejszając prędkość wiatru) oraz poprawiają mikroklimat wnętrza lasu [Orzeł i in. 2005].

Uzyskanie sukcesu we wprowadzaniu podszytów liściastych zależy również od zaawansowania procesów sukcesyjnych w danym siedlisku [Szyszko 1990]. Jednym z prostych wskaźników stosowanych dość powszechnie do opisu stanu sukcesji w lasach są epigeiczne chrząszcze należące do rodziny biegaczowatych (Carabidae) [Szyszko 1983, 1991; Butterfield 1997; Skłodowski 2009]. Wyniki badań nad wprowadzaniem podszytu liściastego do borów sosnowych nie są jednoznaczne. Z jednej strony pojawiają się informacje, że jednogatunkowe drzewostany sosnowe w porównaniu z drzewostanami sosnowymi z udziałem gatunków liściastych charakteryzują się większym bogactwem gatunkowym biegaczowatych i mniejszą średnią biomasą osobniczą [Szyszko 1991]. Wzrost roślinności krzewiastej i pokrywanie powierzchni podszytem pozostaje w ścisłym związku z pojawem gatunków biegaczowatych charakterystycznych dla dojrzałych drzewostanów [Magura i in. 2000; Skłodowski i in. 2018]. Istnieją badania nieświadczące istotnych różnic w różnorodności i strukturze zgrupowań Carabidae w uprawach sosny z domieszką drzew liściastych i bez niej [Skłodowski 2014]. Efekt wzbogacania ubogich borów sosnowych poprzez wprowadzanie podszytów liściastych zależy od wprowadzanego gatunku podszytowego. Na przykład buk (*Fagus sylvatica*) tworzący zwarte buczyny znosi ocienienie pierwszego piętra, a jego liście tworzą specyficzną jakościowo ściolę, inną niż np. z liści dębowych. Można oczekiwać, że podszyt bukowy, zwiększając ocienienie gleby, jak i różnorodność ściółki, powinien sprzyjać występowaniu późnosukcesyjnej fauny biegaczowatych, do której zalicza się gatunki leśne, duże zoofagi, bezskrzydłe i wilgociolubne. Dlatego postawiono hipotezę, że w zgrupowaniach biegaczowatych zamieszkujących drzewostany sosnowe z podszytem bukowym udział fauny leśnej i dużych zoofagów jest większy niż w drzewostanach sosnowych bez podszytu.

**Obiekt badań**

Do badań wybrano po 4 powierzchnie w drzewostanach sosnowych z podszytem bukowym (P+) oraz bez udziału buka (P) na siedlisku boru świeżego w Nadleśnictwie Myszyńiec. Powierzchnie badawcze znajdowały się w drzewostanach ochronnych z dominującą (min. 80%) sosną zwyczajną (*Pinus sylvestris*) w wieku 37-84 lata, rosnącą na glebach rdzawych biellicowych. Zwarcie koron

na badanych powierzchniach wynosiło między 30 a 50%. W runie znajdowały się rośliny typowe dla boru świeżego: borówka czarna, gajnik lśniący, widłoząb miotłasty, rókiet pospolity, bielistka siwa, śmiałek pogięty, kostrzewa owcza, turzyca wrzosowiskowa, kosmatka owłosiona, wężymord niski i pszeniec zwyczajny. Powierzchnie z bukiem w podszytu znajdowały się w oddziałach 205d, 205f, 205g i 206d. Wiek sosny to odpowiednio 69, 59, 54 i 54 lata. Zwarcie koron w oddziałach 205f, 205g i 206d wynosi 50%, w 205d – 30%. Powierzchnia gleby była zadarniona, przeważały kobierce traw płytko zakorzenionych lub łany borówek. Tylko w oddziale 205d występowała powierzchnia mszysto-czernicowa – kobierce mchów na przemian z płatami borówek. Powierzchnie bez podszytu bukowego znajdowały się w oddziałach 204i, 205c, 205h i 205i. Wiek sosny wynosił odpowiednio 84, 79, 37 i 37 lat, zwarcie koron w oddziale 204i wynosiło 30%, w pozostałych 50%. Pokrycie gleby w porównaniu z powierzchniami z podszytem bukowym było nieco uboższe w gatunki, głównie mszyste, gdzie kobierce mchów zajmowały całą albo przeważającą część powierzchni (205i, 205h), lub mszysto-czernicowe (205c), tylko w przypadku powierzchni 204i – zadarnione. Wszystkie powierzchnie badawcze sąsiadowały z innymi drzewostanami, a w ich sąsiedztwie nie było zrębów ani przestrzeni otwartych. Badania prowadzono od połowy kwietnia do końca października 2016 roku. Na każdej powierzchni założono po 6 zmodyfikowanych pułapek Barbera, oddalonych od siebie o około 10 metrów (2 warianty × 4 powtórzenia × 6 pułapek = 48 pułapek). Zawartość pułapek zmieniano co dwa tygodnie.

## Materiał i metody

Złowione biegaczowate oznaczano do gatunku, klasyfikowano pod względem wielkości ciała i spożywanego pokarmu, strategii rozwoju, preferowanego środowiska i jego wilgotności [Thiele 1977; Lindroth 1985, 1986; Hůrka 1996; Aleksandrowicz 2004]. W oparciu o wymagania troficzne podzielono je na zoofagi duże (Zd) – gatunki drapieżne o długości ciała >15 mm, małe zoofagi (Zm) – również drapieżne, ale o długości ciała <15 mm i hemizoofagi (Hz) – odżywiające się pokarmem mieszanym. Pod względem strategii rozwoju podzielono biegaczowate na gatunki wiosennego (W) oraz jesienno (J) typu rozwojowego. W zależności od preferencji siedliskowych wyróżniono biegaczowate leśne (L), terenów otwartych (To) i eurytopowe (Eu). Pod względem preferencji wilgotnościowych wyróżniono biegaczowate hygrofilne (H), mezofilne (M) oraz kserofilne (Ks).

Dodatkowo uwzględniono średnią biomasa osobniczą Carabidae (SBO), którą obliczano, korzystając ze wzoru określającego zależności między długością ciała chrząszczy a ich biomasa [Szyszko i in. 2000].

Zgrupowania biegaczowatych obu wariantów drzewostanów sosnowych porównano, badając różnice liczebności, liczby gatunków, wskaźnika różnorodności gatunkowej Shannona, udziału osobników należących do poszczególnych grup ekologiczno-funkcjonalnych oraz SBO uogólnionym modelem liniowym (GLM), korzystając z pakietu Statistica 12.0 (StatSoft, Inc.). Model ten wybrano po zbadaniu normalności rozkładu za pomocą testu Shapiro-Wilka. Aby zobrazować zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych, w obu wariantach drzewostanu przeprowadzono analizę głównych składowych (PCA) przy użyciu programu Canoco 4.56 [ter Braak, Šmilauer 1998].

## Wyniki

Odłowiono 4412 osobników należących do 25 gatunków (tab. 1). Nieistotnie więcej biegaczowatych złowiło się w drzewostanie sosnowym bez podszytu (2238) niż w drzewostanach z podszytem (2174) (tab. 2). Natomiast istotnie więcej gatunków biegaczowatych zanotowano w drzewostanach

Tabela 1.

Liczebność i charakterystyka ekologiczna oraz wskaźniki różnorodności i średniej biomasy osobniczej (SBO) biegaczowatych badanych wariantów boru sosnowego

Abundance and characteristics as well as diversity and mean individual biomass (MIB) indices for ground beetles in the studied variants of Scots pine stands

			P+	P
<i>Amara brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)	A_brun	H <sub>z</sub> /J/L/M	7	0
<i>A. communis</i> (Panzer, 1797)	A_com	H <sub>z</sub> /W/To/M	103	0
<i>A. convexior</i> (Stephens, 1828)	A_conv	H <sub>z</sub> /W/To/M	1	0
<i>A. lunicollis</i> (Schiodte, 1837)	A_luni	H <sub>z</sub> /W/Eu/M	11	5
<i>A. plebeja</i> (Gyllenhal, 1810)	A_pleb	H <sub>z</sub> /W/To/M	4	0
<i>A. spreta</i> (Dejean, 1831)	A_spre	H <sub>z</sub> /W/To/Ks	2	1
<i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius, 1787)	Ani_bin	H <sub>z</sub> /W/Eu/H	1	0
<i>Calathus erratus</i> (Sahlberg, 1827)	Cal_erra	Zm/J/L/Ks	2	1
<i>C. micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	Cal_micr	Zm/J/L/M	79	29
<i>Carabus arvensis</i> (Herbst, 1784)	Ca_arve	Zd/W/L/Ks	1176	887
<i>C. nemoralis</i> (O.F.Muller, 1764)	Ca_nem	Zd/W/Eu/M	1	1
<i>C. hortensis</i> (Linnaeus, 1758)	Ca_hor	Zd/J/L/M	1	1
<i>Cychrus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	Cych_ca	Zd/J/L/M	43	4
<i>Elaphrus cupreus</i> (Duftschmid, 1812)	El_cup	Zm/W/Eu/H	0	1
<i>Leistus ferrugineus</i> (Linnaeus, 1758)	Lei_ferr	Zm/J/L/M	2	1
<i>Notiophilus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	N_aqu	Zm/W/To/M	1	0
<i>Poecilus lepidus</i> (Leske, 1785)	Po_lepi	Zm/W/To/Ks	4	4
<i>P. versicolor</i> (Sturm, 1824)	Po_ver	Zm/W/To/M	42	8
<i>Pterostichus aethiops</i> (Panzer, 1797)	Pt_aeth	Zm/W/L/M	97	270
<i>P. melanarius</i> (Illiger, 1798)	Pt_mela	Zd/J/Eu/M	3	0
<i>P. minor</i> (Gyllenhal, 1827)	Pt_min	Zm/W/Eu/H	2	0
<i>P. niger</i> (Schaller, 1783)	Pt_nig	Zd/J/L/M	143	97
<i>P. nigrita</i> (Paykull, 1790)	Pt_niga	Zm/W/L/H	4	2
<i>P. oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	Pt_oblo	Zm/W/L/M	445	921
<i>Pt. vernalis</i> (Panzer, 1796)	Pt_vern	Zm/W/To/H	0	5
Łącznie osobniki Individuals (total)			2174	2238
Łącznie gatunki Species (total)			23	17
Shannon H'			1,526	1,277
SBO/MIB [mg]			156,26	132,47

P+ – stanowiska z podszytem bukowym, P – stanowiska bez podszytu, H<sub>z</sub> – hemizoofagi, Zm – zoofagi małe, Zd – zoofagi duże, J – gatunki jesienne, W – gatunki wiosenne, L – gatunki leśne, To – gatunki terenów otwartych, Eu – gatunki eurytopowe, M – mezofile, Ks – kserofile, H – hygrofile

P+ – forests with beech undergrowth, P – forests without beech undergrowth, H<sub>z</sub> – hemizoophages, Zm – small zoophages, Zd – large zoophages, J – autumn breeders, W – spring breeders, L – forest, To – open area, Eu – eurytopic, M – mesophilous, Ks – xerophilous, H – hygrophilous

z podszytem bukowym (23) niż bez podszytu (17) (tab. 2, ryc. 1). Podobnie wskaźnik różnorodności gatunkowej Shannona (H') był istotnie wyższy w wariancie z podszytem (tab. 2, ryc. 1). Wskaźnik SBO także osiągnął istotnie wyższe wartości w drzewostanach z podszytem bukowym (tab. 2, ryc. 1).

W zgrupowaniach badanych w drzewostanach sosnowych z podszytem bukowym istotnie większy udział niż w zgrupowaniach w drzewostanach bez podszytu uzyskały osobniki należące do dużych zoofagów, hemizoofagów i gatunków: jesiennego typu rozwojowego, terenów otwartych i eurytopów oraz kserofili (tab. 2). Natomiast w zgrupowaniach żyjących w drzewostanach

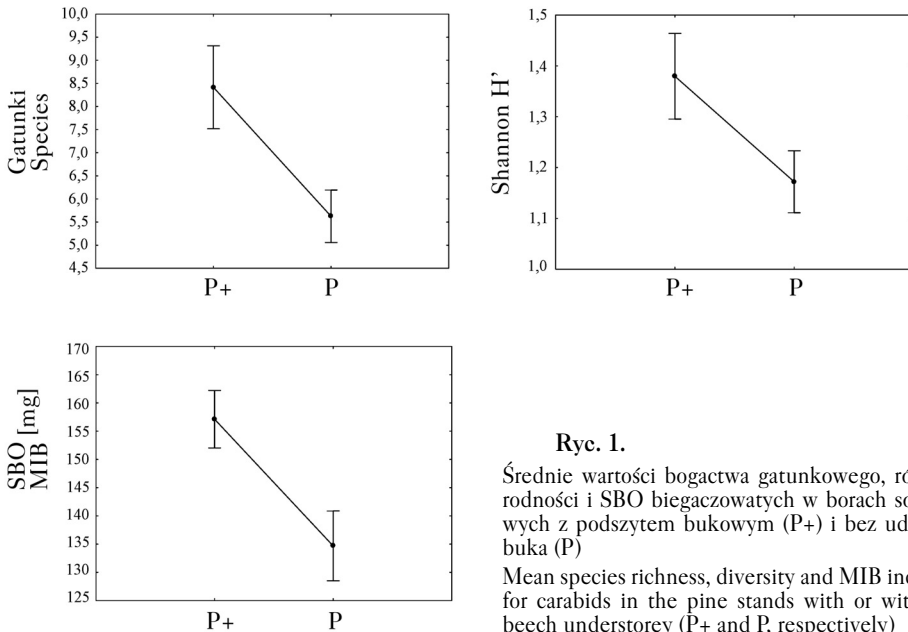
**Tabela 2.**

Wynik uogólnionego modelu liniowego (GLM) dla liczebności, bogactwa gatunkowego, różnorodności, SBO oraz liczebności grup ekologicznych biegaczowatych badanych drzewostanów

Results of GLM test of significance for abundance, richness, diversity, MIB indices and for abundance of different ecological groups of ground beetles in the studied forests

	P vs P+	Statystyka Walda Wald's statistics	p
Osobniki Individuals	P>P+	0,08	0,78
Gatunki Species	P<P+	13,14	<0,01
Shannon H'	P<P+	17,54	<0,01
SBO/MIB	P<P+	41,30	<0,01
Zd	P<P+	59,78	<0,01
Zm	P>P+	160,71	<0,01
Hz	P<P+	53,97	<0,01
W		0,941	0,33
J	P<P+	49,97	<0,01
L		0,99	0,32
To	P<P+	75,75	<0,01
Eu	P<P+	4,5	0,03
H		0,07	0,80
M	P>P+	53,59	<0,01
Ks	P<P+	40,5	<0,01

oznaczenia grup ekologicznych jak w tabeli 1; denotes for ecological groups like in table 1



**Ryc. 1.**

Średnie wartości bogactwa gatunkowego, różnorodności i SBO biegaczowatych w borach sosnowych z podszytem bukowym (P+) i bez udziału buka (P)

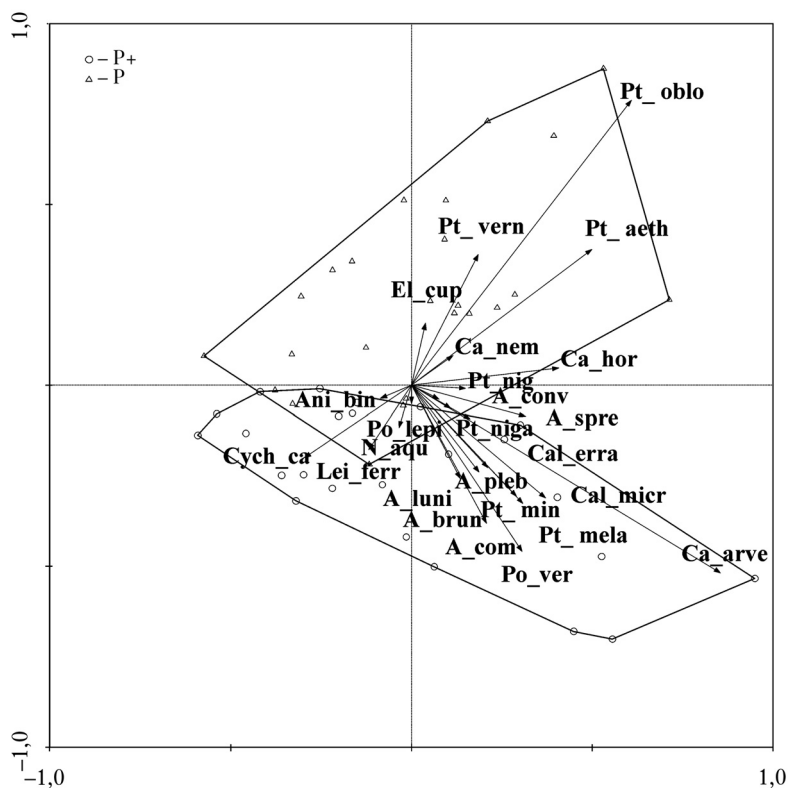
Mean species richness, diversity and MIB indices for carabids in the pine stands with or without beech understorey (P+ and P, respectively)

bez podszytu istotnie większy udział uzyskały osobniki należące do małych zoofagów i gatunków mezofilnych.

Analiza PCA wykazała zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych w obrębie badanych wariantów borów sosnowych, wskazując na korelacje poszczególnych gatunków z osiami ordynacyjnymi oraz z występowaniem podszytu bukowego lub jego brakiem (ryc. 2). Występowanie leśnych gatunków: *Pterostichus oblongopunctatus* i *P. aethiops* oraz nieleśnego *P. vernalis* było silnie skorelowane z drzewostanami bez podszytu. Z drzewostanami z podszytem bukowym korelowało występowanie dużych zoofagów: *Carabus arvensis* i *Cychrus caraboides*. Ponadto silnie powiązane z tym wariantem okazały się gatunki z rodzaju *Amara*, których prawie nie odnotowano na stanowiskach bez podszytu bukowego.

## Dyskusja

W badaniach odłowiono łącznie 4412 osobników Carabidae należących do 25 gatunków, co stanowi tylko około 9% gatunków opisanych dla obszaru Warmii i Mazur [Pacuk, Regulska 2014]. Niezbyt duże bogactwo gatunkowe badanego stanowiska nie jest niczym wyjątkowym dla tego typu siedliska leśnego tego rejonu geograficznego [Lynikiene 2006; Nietupski i in. 2008; Skłodowski 2017]. Pomimo podobnej liczebności zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących badane drzewostany szczegółowa analiza ekologiczna wskazała ciekawe różnice. Wprowadzenie podszytu



Ryc. 2.

Zróżnicowanie gatunków biegaczowatych w zależności od badanego wariantu drzewostanu

Variability of ground beetle species depending on studied variant of forest

skrótów nazw jak w tabeli 1; names abbreviations as in table 1

bukowego zwiększyło bogactwo gatunkowe tego obszaru, a także wpłynęło na pojawienie się gatunków o obcej dla lasów charakterystyce ekologicznej. W zgrupowaniach badanych w obu wariantach drzewostanów sosnowych dominowały gatunki leśne (*C. arvensis*, *P. oblongopunctatus* i *P. aethiops*), a obecność generalistów była niewielka, co jest charakterystyczne dla dojrzałych drzewostanów [Thiele 1977; Tarwacki 2012]. Podobne występowanie leśnych gatunków biegaczowatych w obu badanych wariantach może być powiązane z prowadzoną intensywną gospodarką leśną. Niemelä i in. [1993] podają, że w takich warunkach gatunki te mają duże zdolności adaptacyjne, są mobilne i zasiedlają siedliska w różnych stadiach sukcesji.

Zaskoczeniem było stwierdzenie większego udziału gatunków terenów otwartych, eurytopów, kserofili i hemizoofagów w drzewostanach z podszytem (P+). Obserwacje te są odmienne niż Skłodowskiego i in. [2018], którzy wykazywali obecność tego typu gatunków biegaczowatych – gatunków wczesnosukcesyjnych w monokulturach sosny, a jednocześnie ich nieobecność w drzewostanach z wielogatunkowym podszytem liściastym, zajmującym 50% powierzchni, złożonym z buka, dębu, jarzębu, czeremchy i kruszyny, co (jak zasugerowali autorzy) świadczy o słabszej kondycji drzewostanów sosnowych bez wprowadzonych gatunków liściastych. Obecność wczesnosukcesyjnych gatunków biegaczowatych w lasach najczęściej obserwuje się na obszarach, gdzie prowadzono wycinkę drzew oraz zniszczonych przez wiatr lub pożary [Koivula, Niemelä 2002; Buddle i in. 2006; Skłodowski 2017].

Grupę związaną z terenami otwartymi w większości tworzyły gatunki należące do rodzaju *Amara*, które są hemizoofagami chętnie żerującymi na pokarmie roślinnym, np. nasionach roślin. Dostępność tego rodzaju pokarmu była zapewne większa w siedlisku, w którym występował podszyt bukowy. Zaskoczeniem była również obserwacja w drzewostanach z podszytem liczniej odławianych kserofili, co wynikało z dużego udziału *C. arvensis*. Gatunek ten penetruje otwarte, suche powierzchnie i jest aktywny w ciągu dnia [Lindroth 1985]. Jednakże zacienione przez podszyt bukowy powierzchnie są również miejscem, w którym ten duży leśny zoofag znajduje dogodne warunki do żerowania. Nie zaskoczyło stwierdzenie większego udziału biegaczowatych jesiennego typu rozwojowego w zgrupowaniach żyjących w sośninie z domieszką buka. Obecność drzew liściastych wpływa prawdopodobnie na zmianę mikroklimatu siedliska, zwiększając wilgotność oraz zmniejszając nasłonecznienie, a tym samym wahania temperatury. Stwarza to dogodne warunki dla rozwoju gatunków zimujących jako larwy, a więc o jesiennym typie rozwoju [Thiele 1977].

W drzewostanach z wprowadzonym podszytem bukowym stwierdzono również większe wartości wskaźnika SBO, co wiązało się z większą liczebnością dużych zoofagów w tym wariantcie. Wzrastające wartości tego wskaźnika są wyznacznikiem zwiększającego się zaawansowania stadium sukcesji danego siedliska leśnego [Szyszko i in. 2000]. W drzewostanie sosnowym bez podszytu licznie pojawiły się mniejsze zoofagi: *P. aethiops* i *P. oblongopunctatus* – leśne drapieźniki o umiarkowanych wymaganiach wilgotnościowych. Podszyt bukowy sprzyjał występowaniu innych gatunków leśnych zoofagów: *Calathus micropterus* i *C. caraboides*, których obecność według Koivuli i in. [1999] zwiększa się w borach świerkowych wraz z dodaniem ściółki liściastej. Zdaniem tych autorów obecność liściastych gatunków drzew na siedliskach borowych stymuluje pojawianie się w ściółce ich gnijących liści. Tworzy się w ten sposób szczególne siedlisko, chętnie zamieszkiwane przez wiele gatunków biegaczowatych [Magura i in. 2001].

## Podsumowanie

Wprowadzanie podszytów bukowych w borze sosnowym modyfikowało skład zgrupowań biegaczowatych. Z jednej strony pozytywnym trendem jest zwiększenie bogactwa gatunkowego

biegaczowatych, wartości SBO zgrupowań, udziału dużych zoofagów i gatunków jesiennych w sośninach z podszytem bukowym. Z drugiej strony niepokojący jest wzrost udziału w tym wariantcie biegaczowatych należących do gatunków wczesnosukcesyjnych: hemizoofagów, eurytopów, gatunków terenów otwartych i kserofili. Jest to ciekawa obserwacja, sugerująca potrzebę urozmaicenia składu gatunkowego podszytów bukowych o inne podszytowe gatunki.

## Literatura

- Aleksandrowicz O. P. 2004. Biegaczowate (Carabidae). W: Bogdanowicz W., Chudzicka E., Pilipiuk I., Skibińska E. [red.]. Fauna Polski – charakterystyka i wykaz gatunków. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa. 28-42.
- ter Braak C. J. F., Šmilauer P. 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows. Microcomputer Power, Ithaca, USA.
- Buddle C. M., Langor D. W., Pohl G. R., Spence J. R. 2006. Arthropod responses to harvesting and wildfire: Implications for emulation of natural disturbance in forest management. *Biological Conservation* 128: 346-357.
- Butterfield J. 1997. Carabid community succession during the forestry cycle in conifer plantations. *Ecography* 20: 614-625.
- Hürka K. 1996. Carabidae of the Czech and Slovak Republics. Kabournek – Zlin.
- Koivula M., Niemelä J. 2002. Boreal Carabid Beetles (Coleoptera, Carabidae) in Managed Spruce Forests – a Summary of Finnish Case Studies. *Silva Fennica* 36 (1): 423-436.
- Koivula M., Punttila P., Haila Y., Niemelä J. 1999. Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in the boreal forest. *Ecography* 22: 424-435.
- Krawczyk R. 2014. Zalesienia a sukcesja wtórna. *Leś. Pr. Bad.* 75 (4): 423-427.
- Lindroth C. H. 1985. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomol Scandinavica* 15: 1-225.
- Lindroth C. H. 1986. The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomol Scandinavica* 15: 230-497.
- Lynikiene J. 2006. Effect of Insecticide Arrivo on Ground Beetle (Coleoptera, Carabidae) Species Diversity in Scots Pine Stands. *Baltic Forestry* 12 (1): 39-45.
- Magura T., Bokor Z. S., Kődöböcz V. 2001. Effects of forestry practices on carabids (Coleoptera: Carabidae) – implication for nature management. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 36: 179-188.
- Magura T., Tóthmérész B., Bordán Z. S. 2000. Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in a non-native plantation. *Biological Conservation* 93: 95-102.
- Niemelä J., Langor D., Spence J. R. 1993. Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (Coleoptera Carabidae) in western Canada. *Conserv Biol* 7: 551-561.
- Nietupski M., Kosewska A., Ciepielewska D., Sądej W. 2008. Zgrupowania Carabidae leśnego rezerwatu torfowiskowego zlokalizowanego w obrębie aglomeracji miejskiej. *Sylwan* 152 (11): 16-25. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2008037>.
- Orzeł S., Socha J., Forgiel M., Ochał W. 2005. Struktura biomasy podszytu występującego w drzewostanach Puszczy Niepołomickiej. *Sylwan* 149 (4): 40-47. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2005032>.
- Pacuk B., Regulska E. 2014. New localities of interesting Carabidae (Coleoptera) in the Masurian Lake District. *Wiadomości Entomologiczne* 33 (3): 165-181.
- Skłodowski J. 2009. Interpreting the condition of the forest environment with use of the SCP/MIB model of carabid communities (Coleoptera: Carabidae). *Baltic Journal of Coleopterology* 9 (2): 89-100.
- Skłodowski J. 2014. Effects of Top-Soil Preparation and Broad-Leaved Tree Mixture on Carabid Beetles in Afforested Fallow Plots. *Restoration Ecology* 22 (1): 13-21.
- Skłodowski J. 2017. Three phases of changes in carabid assemblages during secondary succession in a pine forest disturbed by windthrow – results from the first 10 years of observations. *Insect Conservation and Diversity* 10: 449-461.
- Skłodowski J., Bajor P., Trynkos M. 2018. Carabids benefit more from pine stands with added understory or second story of broad-leaved trees favored by climate change than from one-storied pine stands. *European Journal of Forest Research*. <https://doi.org/10.1007/s10342-018-1137-9>.
- Szujecki A. 1978. Wpływ podszytów dębowych na zgrupowanie ściółkowych kusakowatych (Col., Staphylinidae) borów sosnowych świeżych. *Folia Forestalia Polonica Ser. A* 23: 157-173.
- Szujecki A. 1989. Wstępna koncepcja leśnej inżynierii ekologicznej. *Sylwan* 133 (7): 1-19.
- Szyszek J. 1983. State of Carabidae (Col.) fauna in fresh pine forest and tentative valorisation of this environment. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw.
- Szyszek J. 1990. Planning of prophylaxis in threatened pine forest biocenoses based on an analysis of the fauna of epigeic Carabidae. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw.
- Szyszek J. 1991. Wpływ podszytów liściastych na biegaczowate (Carabidae, Col.) w borach sosnowych. *Sylwan* 135 (9): 27-32.



- Szyszko J., Vermeulen H., Klimaszewski K., Abs M., Schwerk A. 2000. Mean Individual Biomass (MIB) of Carabidae as an indicator of the state of the environment. W: Brandamayr P., Lovei G., Casale A., Vigna Taglianti A. [red.]. Natural History and Applied Ecology of Carabid Beetles. 289-294.
- Tarwacki G. 2012. Charakterystyka ekologiczno-wskaźnikowa zgrupowań biegaczowatych (Carabidae) w ogniskowo-kompleksowej metodzie ochrony lasu. Sylwan 156 (9): 684-694. DOI: <https://doi.org/10.26202/sylwan.2011124>.
- Thiele H.-U. 1977. Carabid beetles in their environments. Zoophysiology and Ecology 10: 369.