

ARMIN SCHREINER

## Średnia biomasa osobnicza zgrupowań biegaczowatych w produkcyjnym cyklu drzewostanów bukowych w Dolinie Ruhry (zachodnie Niemcy)\*

Mean individual biomass of carabid assemblages in the productive cycle of beech forests in the Ruhr valley (Western Germany)

### ABSTRACT

Schreiner A. 2012. Średnia biomasa osobnicza zgrupowań biegaczowatych w produkcyjnym cyklu drzewostanów bukowych w Dolinie Ruhry (zachodnie Niemcy). Sylwan 156 (11): 833-842.

Number of carabid beetles, length of *C. violaceus* elytra and MIB of all carabids were studied subsequent to pitfall-trapping in 14 beech stands of increasing age (1-165 years) in Western Germany. The beech stands seemed to offer fairly constant feeding conditions for *C. violaceus* (and relatively small decrease in rather low level of degradation in the plantation). In total, 5,536 carabid individuals were trapped, which revealed significant increase of MIB (from 156.88 to 733.63 mg) following the logistic growth function. Due to incomplete degradation of the stands (on 'rich' soil and after using specific beech-harvesting techniques), there is a high baseline MIB at  $t=0$  and an early onset of regenerative succession. The curve's gradient is steep and MIB reaches final value of about 650 mg in timber stands. Such high value may be explained by the good quality of loam soils in the area under study. In conclusion, logistic MIB function was calculated that describes regenerative beech succession on 'rich' soil and may help foresters to identify areas of disturbed succession.

### KEY WORDS

*Carabidae*, MIB, beech forest, succession, logistic growth

### ADDRESSES

Armin Schreiner – e-mail: tapferes.schreinerlein@yahoo.de

Samodzielna Pracownia Oceny i Wyceny Zasobów Przyrodniczych; SGGW w Warszawie;  
ul Nowoursynowska 166; 02-787 Warszawa

### Wstęp

Lasy bukowe występują pospolicie w Niemczech, czego przyczyną są antropogeniczne przekształcenia pierwotnych krajobrazów leśnych. Jednakże większość lasów gospodarczych to jednowiekowe monokultury. Lasy gospodarcze odtwarzane są w tzw. cyklu produkcyjnym, który kończy się wycinką drzew w wieku rębności. Rozpoczynającą się wraz z posadzeniem nowej uprawy sukcesję regeneracyjną opisują zmiany struktury, organizacji i produkcji ekosystemu. Zmiany te można śledzić za pomocą zooindykatorów, do których między innymi należą silnie związane z środowiskiem ściółkowo-glebowym chrząszcze z rodziny biegaczowatych (*Coleoptera: Carabidae*), które od wielu lat wykorzystywane są w monitoringu środowiska leśnego [Szyszko 1990; Schwerk, Szyszko 2006; Skłodowski 2006, 2009].

Większość biegaczowatych prowadzi nocny tryb życia, polując na inne bezkręgowce. Znakomicie reagują na zmiany warunków środowiskowych, co doskonale odzwierciedlają zmiany

\* Komunikat nr 393 Samodzielnej Pracowni Oceny i Wyceny Zasobów Przyrodniczych SGGW.

liczebności oraz składu gatunkowego zgrupowań biegaczowatych. Biegaczowate są doskonałym i użytecznym zoindykatorem stanu środowiska oraz jego zmian sukcesyjnych [Szyszko 1990; Halme, Niemelä 1993; Skłodowski 1995; Rainio, Niemelä 2003; Schwerk 2008, Koivula 2011]. Zmiany składu gatunkowego biegaczowatych, które zachodzą w trakcie regeneracji drzewostanów w cyklu produkcyjnym, szczególnie dobrze poznane są w monokulturach leśnych [Szyszko 1990; Skłodowski 1995; Koivula, Niemelä 2002; Phillips i in. 2006; Pohl i in. 2007; Schwerk 2008]. Badania takie wykonano również w monokulturach bukowych i dąglezjowych na terenie zachodnich Niemiec [Schreiner 2011; Schreiner i in. 2011; Schreiner, Schwerk 2011].

Doskonałym i użytecznym narzędziem do śledzenia zmian sukcesyjnych w ekosystemie leśnym jest średnia biomasa osobnicza (SBO) zgrupowań biegaczowatych. Wskaźnik ten jest istotnie i dodatnio skorelowany z wiekiem zamieszkiwanego przez biegaczowate drzewostanu, a tym samym koreluje z procesami sukcesyjnymi zachodzącymi w drzewostanie [Szyszko 1983, 1990; Szyszko i in. 2000; Skłodowski 1995, 1997, 2009; Serrano, Gallego 2004; Cárdenas, Hidalgo 2007; Schwerk, Szyszko 2007, 2009; Schwerk 2008; Schreiner 2011; Šerić-Jelaska i in. 2011]. Mimo że wiele prac poświęcono wzrostowi wielkości SBO w cyklu produkcyjnym drzewostanów, brakuje jednak tego rodzaju obserwacji w cyklu produkcyjnym drzewostanów liściastych, a w szczególności bukowych.

Wraz z wiekiem drzewostanu zmieniają się też inne parametry opisujące zgrupowania biegaczowatych, m.in. ich łowność. Według Szyszko [1983] łowność biegaczowatych w produkcyjnym cyklu drzewostanów sosnowych ulega stopniowej redukcji w drzewostanach starszych klas wieku. Dlatego można zapytać, czy łowność biegaczowatych w produkcyjnym cyklu drzewostanów bukowych zmienia się w podobny sposób? Ale zmieniać się też mogą parametry opisujące populacje poszczególnych gatunków. Dlatego do analizy wybrano najliczniej łowiący się gatunek, którym był duży leśny *Carabus violaceus*. Interesującym było sprawdzenie, czy łowność tego gatunku zależy od wieku drzewostanu. Można przypuszczać, że wraz z dojrzewaniem drzewostanów mogą się zmieniać niektóre cechy populacyjne *C. violaceus*, np. wielkość osobników. Ale czy istnieje zależność pomiędzy wiekiem drzewostanu a wielkością osobników?

Głównym celem pracy było nie tylko zbadanie korelacji zmian SBO zgrupowań biegaczowatych z wiekiem zamieszkiwanego przez nie drzewostanu bukowego, ale i opisanie tej zależności modelem logistycznym. Model ten pozwoli oszacować wielkość SBO odpowiadającą poziomowi zaburzenia oraz oszacować wielkość SBO na początku sukcesji regeneracyjnej, jej tempo, jak i maksymalną wielkość SBO zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących rębne drzewostany bukowe [Schwerk 2008]. Podjęto również próbę korelacji łowności biegaczowatych z wiekiem zamieszkiwanego drzewostanu oraz powiązania zmian parametrów populacyjnych, takich jak łowność, wielkość samców i samic, z wiekiem zamieszkiwanego drzewostanu.

Otrzymane wykresy logistycznej funkcji SBO mogą być pomocne w identyfikowaniu drzewostanów bukowych zagrożonych gradacjami szkodników. Można to zrobić, porównując w konkretnych drzewostanach ze wzorcowym logistycznym modelem SBO. Metodę tę wprowadził Szyszko [1990], który przez porównanie wielkości SBO zgrupowań biegaczowatych żyjących w badanych drzewostanach z modelowymi wartościami SBO identyfikował drzewostany zagrożone gradacjami szkodników.

## Materiał i metody

Badania przeprowadzono podczas sezonu wegetacyjnego w 2009 roku w 14 buczynach w Dolinie Ruhry (Północna Nadrenia-Westfalia, zachodnie Niemcy; tab.). Zastosowano metodę chronosekwencji, czyli badania drzewostanów w różnym wieku, reprezentujących cały cykl produkcyjny.

Tabela.

Powierzchnie badawcze wraz z łownością wszystkich biegaczowatych i łownością *C. violaceus*  
Study sites and carabid *Carabus violaceus* catching results

| Powierzchnia | Nr oddziału | Wiek [lata] | Obszar [ha] | Domieszka                      | Liczba wszystkich <i>Carabidae</i> | Liczba <i>C. violaceus</i> |
|--------------|-------------|-------------|-------------|--------------------------------|------------------------------------|----------------------------|
| 1            | 4609/1      | 1           | 0,5         | pojedynczo modrzew i czereśnia | 744                                | 52                         |
| 2            | 4609/1      | 1           | 0,9         | czereśnia 5%                   | 129                                | 73                         |
| 3            | 4510/3      | 3           | 0,5         | –                              | 163                                | 37                         |
| 4            | 4609/1      | 4           | 0,4         | –                              | 139                                | 47                         |
| 5            | 4510/3      | 13          | 1,6         | –                              | 125                                | 46                         |
| 6            | 4609/1      | 20          | 0,8         | –                              | 866                                | 173                        |
| 7            | 4609/1      | 26          | 1,8         | 10% modrzew                    | 352                                | 188                        |
| 8            | 4609/1      | 28          | 0,6         | pojedynczo modrzew i czereśnia | 699                                | 525                        |
| 9*           | 4609/1      | 52          | 2,2         | 10% modrzew                    | 277                                | 229                        |
| 10           | 4609/1      | 78          | 2,5         | dąb 10%                        | 477                                | 320                        |
| 11           | 4609/1      | 146         | 1,0         | 10-letni buk                   | 586                                | 357                        |
| 12           | 4609/1      | 146         | 4,0         | –                              | 442                                | 348                        |
| 13           | 4609/1      | 152         | 3,5         | 10% dąb                        | 273                                | 119                        |
| 14           | 4609/1      | 165         | 3,1         | –                              | 264                                | 194                        |
| Razem        |             |             |             |                                | 5536                               | 2708                       |

\* pułapki częściowo zniszczone w wyniku wandalizmu

\* traps partially destroyed in acts of vandalism

Biegaczowate łowiono do pułapek Barbera [1931]. Na każdej powierzchni badawczej instalowano po 3 pułapki, przy zachowaniu 10-metrowego dystansu między nimi. Efektu krawędzi uniknięto, instalując pułapki w odległości minimum 20 metrów od krawędzi badanego płatu lasu [den Boer 1977]. Złowione chrząszcze do czasu oznaczania przechowywano w 70% etanolu.

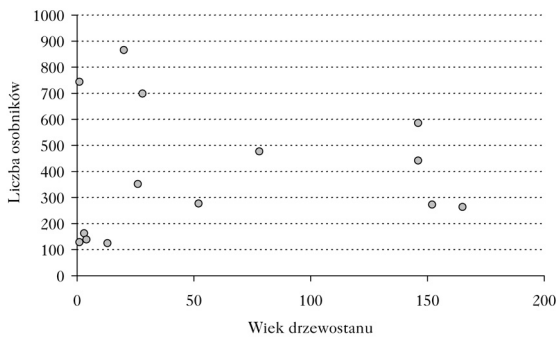
Biomasę poszczególnych gatunków wyliczono, stosując formułę umożliwiającą przeliczenie długości ciała na SBO żywego osobnika [Szyszko 1983]. Długość poszczególnych gatunków biegaczowatych odczytano z pracy Müller-Motzfeld [2004]. Tylko w przypadku niektórych z nich posłużono się gotową tabelą biomasy biegaczowatych opublikowaną przez Szyszko [1990]. Podczas oznaczania do gatunku mierzono długości pokryw dużych gatunków z rodzaju *Carabus*, jednocześnie identyfikując płeć osobnika.

Korelacje liczby osobników, długości pokryw samców i samic oraz SBO z wiekiem drzewostanu wyliczono metodą rang Spearmana [Sachs 1984] przy użyciu programu IBM SPSS 19.0. Zależność regresyjną SBO wyznaczono metodą przedstawioną przez Draper i Smith [1998] oraz Britton [2005]. Obliczenia wykonano przy pomocy dodatku SOLVER w programie Excel.

## Wyniki

Złowiono 5536 osobników, z czego niemal połowa (2708) należała do gatunku *Carabus violaceus* (tab.). Liczba biegaczowatych wykazała słabą i nieistotną korelację z wiekiem zamieszkiwanego drzewostanu bukowego ( $r=0,181$ ; ryc. 1). Natomiast istotnie korelowała z wiekiem drzewostanów liczba łowionych w nich *C. violaceus* ( $r=0,672$ ;  $p<0,01$ ; ryc. 2).

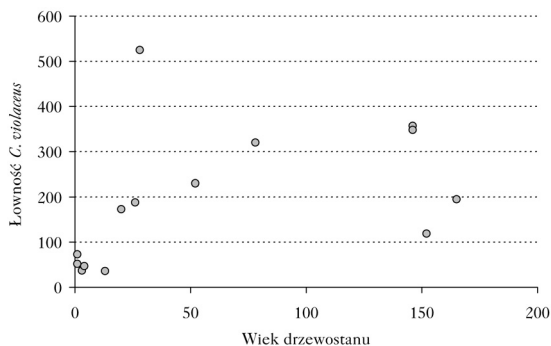
Średnia długość pokryw samców *C. violaceus* wynosiła  $18,24 \pm 0,70$  mm, zaś samic –  $19,70 \pm 0,77$  mm. Wykazano słabą tendencję wzrostu długości pokryw u tego gatunku wraz z wiekiem



Ryc. 1.

Zależność pomiędzy liczbą łowionych osobników biegaczowatych a wiekiem drzewostanu

Relationship between age of the stands and number of carabid individuals



Ryc. 2.

Zależność pomiędzy łownością *C. violaceus* a wiekiem drzewostanu

Relationship between age of the stands and number of *C. violaceus* individuals

drzewostanu bukowego (ryc. 3). Trend wzrostu tej cechy u samców wyraża niska wartość współczynnika korelacji z wiekiem drzewostanu ( $r=0,101$ , n.i.). Podobne obserwacje poczyniono dla samic ( $r=0,196$ , n.i.). Jednocześnie z liczebnością łowionych osobników *C. violaceus* skorelowany był wzrost średniej biomasy osobniczej z 156,88 do 733,63 mg (ryc. 4a), co zależało od wieku zamieszkiwanego drzewostanu bukowego ( $r=0,67$ ;  $p<0,01$ ).

Zależność SBO od wieku drzewostanu wyraża następująca funkcja regresji:

$$f'(t) = k \cdot f(t) \cdot (G - f(t)) \quad [1]$$

której rozwiązaniem jest:

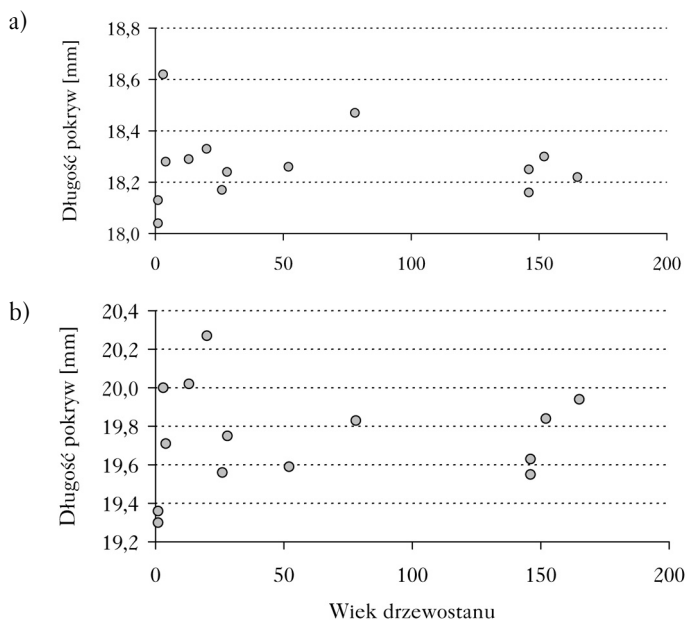
$$f(t) = G \cdot \frac{1}{1 + e^{-k \cdot G \cdot t} \left( \frac{G}{f(0)} - 1 \right)} \quad [2]$$

gdzie:

$G$  – maksymalna wielkość SBO (w tym przypadku 648,7 mg), opisująca zgrupowania biegaczowatych w najstarszych drzewostanach bukowych, wyliczona na podstawie równania regresji,

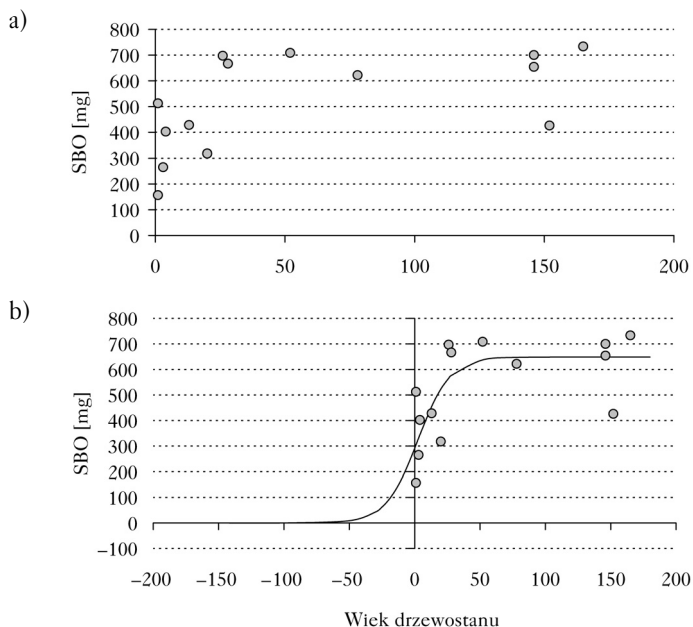
$k$  – stała skupiająca wszystkie parametry opisujące sukcesję (w prezentowanych badaniach  $1,264 \cdot 10^{-4}$ ).

Parametry opisujące opracowany model to: przecięcie z osią Y – 291,6 mg (odpowiada początkowemu poziomowi zaburzenia siedliska), skok charakterystyki w punkcie przeięcia – 13,3 mg/rok (maksymalna prędkość regeneracji) oraz wartość X w punkcie przeięcia – 2,5 roku (czas osiągnięcia całkowitej prędkości regeneracji). Wykreśloną zależność cechuje strome pochylenie krzywej (ryc. 4b). Krzywa ta, przecinając w stosunkowo wysokim punkcie linię bazową, czyli



Ryc. 3.

Zależność pomiędzy długością pokryw samców (a) i samic (b) *C. violaceus* a wiekiem drzewostanu  
Relationship between age of the stands and length of elytrae of male (a) and female (b) *C. violaceus*



Ryc. 4.

Zależność pomiędzy średnią biomasą osobniczą SBO a wiekiem drzewostanu (a) i model regresji logistycznej (b)

Relationship between age of the stands and mean individual biomass of carabids (a) and logistic regression curve (b)

oś Y (odpowiadającą momentowi założenia nowej uprawy w czasie  $t=0$ ), wskazuje na dobrą kondycję zgrupowań biegaczowatych w inicjalnym stadium upraw bukowych. Oczywiście znacznie gorszą niż zgrupowań zamieszkujących starodrzewy bukowe, dla których charakterystyka jest już „płaska”, przyjmująca poziom niemal 650 mg (ryc. 4b). Wielkość taką przyjęto jako maksymalną wartość SBO charakteryzującą zgrupowania biegaczowatych zamieszkujące w „sencie” rozwoju sukcesji ekologicznej „bliskoklimaksowe” drzewostany bukowe.

## Dyskusja

Badania zgrupowań biegaczowatych przeprowadzone w wybranych drzewostanach bukowych zachodnich Niemiec sugerują niewielki wzrost liczebności łowionych osobników, w tym dużych leśnych gatunków, w produkcyjnym cyklu drzewostanów. Wraz z wiekiem udział dużych leśnych gatunków biegaczowatych również rośnie [Szyszko 1983, 1990; Skłodowski 1995, 1997]. W prezentowanych badaniach przykładem jest istotny wzrost wraz z wiekiem drzewostanu liczby łowionych osobników *C. violaceus*, najliczniej odławianego gatunku z wszystkich biegaczowatych. Podobne obserwacje notowano w badaniach drzewostanów w innych państwach [Szyszko 1983; Magura i in. 2002; Rainio, Niemelä 2003; Schwerk, Szyszko 2007; Koivula 2011]. W zastosowanej metodzie badań chronosekwencyjnego rozwoju drzewostanów bukowych zgrupowania biegaczowatych badane były jednocześnie w poszczególnych drzewostanach będących w różnym wieku. Różnice w wieku badanych drzewostanów mogą wpływać na rozwój larwalny biegaczowatych. Warunki troficzne, jakie znajdują w trakcie rozwoju larwy biegaczowatych, rzutują na ich wzrost, a w konsekwencji na wielkość postaci dorosłych po przepoczwarczeniu. Przypuszczalnie należało oczekiwać większych osobników *C. violaceus* w starszych drzewostanach, które wiążą więcej węgla niż drzewostany młodsze [Szyszko i in. 2003]. Sugestię tę częściowo potwierdziły uzyskane wyniki. Zauważono tendencję niewielkiego wzrostu długości pokryw *C. violaceus* wraz z wiekiem zamieszkiwanego drzewostanu, jednak zależność ta nie była istotna statystycznie. Podobne obserwacje opisali Szyszko i in. [1996], badający wielkość *Pterostichus oblongopunctatus*, którego długość ciała wzrastała wraz z konsumpcją i respiracją. Z kolei Garbalińska i Skłodowski [2008] zaobserwowali wyraźny trend redukcji wielkości *C. violaceus* zamieszkujących zaburzone przez huragan drzewostany sosnowe, co skojarzyli ze złymi warunkami troficznymi żerowania larw.

Biorąc pod uwagę wielkość biegaczowatych i stałą zmienność (odchylenie standardowe) w dojrzewających drzewostanach bukowych [Schreiner, Schwerk, 2011], wydaje się, że poziom degradacji siedlisk pod zakładanymi uprawami bukowymi jest raczej niewielki. Świadczy o tym wielkość ciała biegaczowatych oraz SBO, będące użytecznym wskaźnikiem stanu rozwoju sukcesyjnego różnych drzewostanów, również i bukowych. Początkowy niski poziom degradacji upraw bukowych, odzwierciedlony wysoką wartością SBO zgrupowań biegaczowatych, jest prawdopodobnie przyczyną powolnego wzrostu średniej wielkości ciała wszystkich biegaczowatych oraz wartości SBO w trakcie sukcesyjnego rozwoju drzewostanów bukowych. Jest to zgodne z obserwacjami Szyszko [1990], który zaakcentował, że im większa redukcja wielkości SBO zgrupowań biegaczowatych po wycięciu zrębu, tym szybszy wzrost tego wskaźnika w trakcie regeneracji zgrupowań i odwrotnie: im mniejsza była redukcja wielkości SBO po wycięciu zrębu, tym również wolniejszy wzrost tego parametru wraz z wiekiem drzewostanu.

Nieduży poziom „cofnięcia” stanu rozwoju zgrupowań biegaczowatych, wyznaczający niski poziom zaburzenia ekosystemu drzewostanu bukowego w momencie zakładania upraw, przypuszczalnie jest związany z sposobem odnowienia drzewostanu, polegającym na częściowym początkowo usuwaniu drzewostanu i prowadzeniu płytkiej orki. Podobnie Kwiatkowski [2011]

wykazwał wysoką wartość SBO zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących uprawy lasów mieszanych wilgotnych i lasów wilgotnych, wskazując na niski stopień zaburzenia tych ekosystemów. Wynik taki powiązał z ograniczeniem wielkości zrębów oraz specyficzną techniką przygotowania gleby pod nową uprawę [Kwiatkowski 2011]. Również Skłodowski [2005], testując cztery różne typy przygotowania gleby pod uprawę sosen, zauważył zależność pomiędzy głębokością przygotowania gleby a zróżnicowaniem zarówno struktury, jak i składu gatunkowego „odtworzących” się w uprawach zgrupowań biegaczowatych.

Ważnym wskaźnikiem stopnia rozwoju sukcesyjnego zgrupowań biegaczowatych jest średnia biomasa osobnicza SBO, której wzrost wraz z wiekiem drzewostanu bukowego wykazano w niniejszej pracy. Podobne obserwacje w drzewostanach o innym składzie gatunkowym publikowali Szyszko [1983, 1990], Skłodowski [1995], Serrano i Gallego [2004], Cárdenas i Hidalgo [2007], Schwerk i Szyszko [2007, 2009], Schwerk [2008], Schreiner [2011] oraz Šerić-Jelaska i in. [2011]. W badaniach tych początkowy poziom SBO okazał się mało zróżnicowany i był zaskakująco podobny w różniących się pod względem położenia geograficznego i składu gatunkowego monokulturach [Schreiner, Schwerk 2012]. Natomiast minimalna wielkość SBO zgrupowań biegaczowatych obserwowanych w uprawach bukowych była znacznie większa niż wykazano np. w badaniach przeprowadzonych w lasach sosnowych rosnących na piaszczystych glebach w zachodniej Polsce [Schwerk 2008; Schwerk, Szyszko 2011]. Na przykład model przedstawiony przez Schwera [2008] przewiduje bliską 50 mg wielkość poziomu SBO w inicjalnych zgrupowaniach biegaczowatych upraw sosnowych. Podobnie niskie wartości tego parametru wykazali Szyszko [1983, 1990] oraz Skłodowski [1995, 1997]. Wysokie wartości SBO zgrupowań biegaczowatych upraw bukowych badanych w zachodnich Niemczech mogą być związane nie tylko z sposobem przygotowania gleby, ale i jej większą żyznością (badane drzewostany porastały gleby ilaste).

Przedstawiony model zależności regresyjnej pomiędzy wartością SBO a wiekiem drzewostanu przyjął kształt krzywej esowatej. Kształt taki często występuje w obserwowanych procesach ekologicznych [Turchin 2003]. Logistyczna krzywa SBO pozwala na porównanie danych pochodzących z różnych typów drzewostanów rosnących na różnych terenach [Schwerk 2008; Schreiner, Schwerk 2012]. W odróżnieniu od wcześniej przedstawianych w literaturze modeli SBO rozwoju zgrupowań biegaczowatych w produkcyjnym cyklu drzewostanu [Schwerk 2008; Schwerk, Szyszko 2011], model przedstawiony w niniejszym artykule ukazuje cały zakres charakterystyki SBO. Nie zaczyna się od minimalnej wielkości notowanej w uprawach, ale od zera, które cecha uzyskuje przecinając oś czasu w jej ujemnej części (ryc. 4b). Jednak w odróżnieniu od realnej sytuacji, początek krzywej SBO charakteryzującej zgrupowania biegaczowatych w uprawach składa się z chmury rozrzuconych punktów, spowodowanej różnym sposobem przygotowania powierzchni. Błąd ten w przyszłych badaniach można jednak zminimalizować, biorąc pod uwagę dane z większej liczby powierzchni w dłuższym czasie, co umożliwi wygenerowanie lepiej dopasowanej modelowej krzywej SBO. Z otrzymanym modelem można porównać konkretne dane zebrane w lokalnych drzewostanach, zwłaszcza w niestabilnych monokulturach leśnych, będących swego rodzaju „hot spots” podatnymi na gradacje szkodników [Szyszko 1990]. Rozpoznanie wielkości SBO zgrupowań biegaczowatych pozwoli stwierdzić ewentualne zagrożenie drzewostanów ze strony szkodników pierwotnych.

## Podsumowanie

Badania biegaczowatych w drzewostanach bukowych dostarczyły cennych informacji. Potwierdzono niewielki wzrost łowności wszystkich biegaczowatych wraz z wiekiem drzewostanu. Wykazano także niewielką tendencję wzrostu długości pokryw samców i samic w cyklu produk-

cyjnym buczyn. Obserwacje dały podstawę do wyliczenia modelu SBO opisującego sukcesję regeneracyjną buczyn na żyznych glebach. Leżący u podstawy matematyczny model logistycznego wzrostu dokładnie opisuje równaniem regresji zmiany SBO zgrupowań biegaczowatych, dostarczając istotnych informacji, takich jak poziom początkowego zaburzenia środowiska, początek i tempo regeneracji oraz klimaksową pojemność określonego typu drzewostanu w określonym regionie geograficznym. Dlatego model ten może być wykorzystany w przyszłych badaniach. Może też znaleźć zastosowanie w leśnictwie do identyfikowania obszarów leśnych, na których regeneracja drzewostanów jest zaburzona, co szczególnie ważne jest w przypadku monokultur leśnych.

## Podziękowania

Serdecznie podziękowania składam Axelowi Schwerkowi (SGGW, Warszawa) i Christianowi „Frodo” Weisowi (Witten, Niemcy) za pomoc w obliczeniach statystycznych oraz Jarosławowi Skłodowskiemu (SGGW, Warszawa) za pomoc w tłumaczeniu artykułu na język polski.

## Literatura

- Barber H. S. 1931. Traps for cave inhabiting insects. *J. Mitchel. Soc.* 46: 259-266.
- den Boer P. J. 1977. Dispersal power and survival. Carabids in a cultivated countryside. Misc. Papers Landbouwhogeschool Wageningen 14, Veenmann H. & Zonen B.V., Wageningen.
- Britton N. F. 2005. *Essential Mathematical Biology*. Springer, London.
- Cárdenas A. M., Hidalgo J. M. 2007. Application of the mean individual biomass (MIB) of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) to assess the recovery process of the Guadiamar Green Corridor (southern Iberian peninsula). *Biodivers. Conserv.* 16: 4131-4146.
- Draپر N. R., Smith H. 1998. *Applied Regression Analysis*. Wiley Interscience, New York.
- Garbalińska P., Skłodowski J. 2008. Body size differentiation in selected carabid species inhabiting Puszcza Piska forest stands disturbed by the hurricane. *Baltic J. Coleopterol.* 8: 101-114.
- Halme E., Niemelä J. 1993. Carabid beetles in fragments of coniferous forest. *Ann. Zool. Fennici* 30: 17-30.
- Koivula M. J. 2011. Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) reflecting environmental conditions. W: Kotze D. J., Assmann T., Noordijk J., Turin H., Vermeulen R. [red.]. Carabid beetles as bioindicators: biogeographical, ecological and environmental studies. *ZooKeys* 100: 287-317.
- Koivula M., Niemelä J. 2002. Boreal carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*) in managed spruce forests – a summary of Finnish case studies. *Silva Fennica* 36: 423-436.
- Kwiatkowski A. 2011. Assemblages of carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*) in humid forest habitats of different stages of succession in the Puszcza Knyszyńska Forest (northeastern Poland). W: Kotze D. J., Assmann T., Noordijk J., Turin H., Vermeulen R. [red.]. Carabid beetles as bioindicators: biogeographical, ecological and environmental studies. *ZooKeys* 100: 447-459.
- Magura T., Elek Z., Tothmeresz B. 2002. Impacts of non-native spruce reforestation on ground beetles. *Eur. J. Soil Biol.* 38: 291-295.
- Müller-Motzfeld G. 2004. Adepgha 1: *Carabidae*. W: Freude H., Harde K.-W., Lohse G. A., Klausnitzer B. [red.]. *Die Käfer Mitteleuropas*. Spektrum, Heidelberg, Berlin.
- Phillips I. D., Cobb T. P., Spence J. R., Brigham R. M. 2006. Salvage logging, edge effects, and carabid beetles: connections to conservation and sustainable forest management. *Environ. Entomol.* 35: 950-957.
- Pohl G. R., Langor D. W., Spence J. R. 2007. Rove beetles and ground beetles (*Coleoptera: Staphylinidae, Carabidae*) as indicators of harvest and regeneration practices in western Canadian foothills forests. *Biological Conservation* 137: 294-307.
- Rainio J., Niemelä J. 2003. Ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 12: 487-506.
- Sachs L. 1984. *Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.
- Schreiner A. 2011. Large carabids (*Coleoptera: Carabidae*) prevail in ageing forests: Mean Individual Biomass and Carabus dominance as indicators of succession in North Rhine-Westphalian beech forests. *Angewandte Carabidologie* 9: 51-55.
- Schreiner A., Schreiner W., Schwerk A. 2011. Western German beech and Douglas fir stands in forest succession research: Focus on *Carabus violaceus*. W: Szyszko J., Bodzenta M., Dymitryszyn I., Jojczyk A. [red.]. Opportunity for economic growth and biodiversity protection in rural areas – spatial management and forestry. Wydawnictwo SGGW. 63-68.



- Schreiner A., Schwerk A. 2011. Standard deviation of carabid size in Western German forest succession – a complex picture. *Baltic J. Coleopterol.* 11: 25-31.
- Schreiner A., Schwerk A. 2012. Does the Mean Individual Biomass (MIB) of carabids as a bioindicator of forest succession follow a logistic function? – Examples from Western German beech and Polish Scots pine forests. *Baltic J. Coleopterol.* 12: 57-64.
- Schwerk A. 2008. Model of the rate of succession of epigeic carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*) on degraded areas. Instytut Badawczy Leśnictwa, Sękocin Stary.
- Schwerk A., Szyszko J. 2006. Succession of carabid fauna (*Coleoptera: Carabidae*) on post-industrial areas near Bełchatów (Central Poland). *Wiad. Entomol.* 25 (Suppl. 1): 71-85.
- Schwerk A., Szyszko J. 2007. Increase of mean individual biomass (MIB) of *Carabidae* (*Coleoptera*) in relation to succession in forest habitats. *Wiad. Entomol.* 26: 195-206.
- Schwerk A., Szyszko J. 2008. Patterns of succession and conservation value of post-industrial areas in central Poland based on carabid fauna (*Coleoptera: Carabidae*). W: Penev L., Erwin T., Assmann T. [red.]. Back to the roots and back to the future. Towards a new synthesis between taxonomic, ecological and biogeographical approaches in Carabidology. Pensoft, Sofia, Moscow. 469-481.
- Schwerk A., Szyszko J. 2009. Distribution and spatial preferences of carabid species (*Coleoptera: Carabidae*) in a forest-field landscape in Poland. *Baltic J. Coleopterol.* 9: 5-15.
- Schwerk A., Szyszko J. 2011. Model of succession in degraded areas based on carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*). W: Kotze D. J., Assmann T., Noordijk J., Turin H., Vermeulen R. [red.]. Carabid beetles as bioindicators: biogeographical, ecological and environmental studies. *ZooKeys* 100: 319-332.
- Šerić-Jelaska L., Dumbović V., Kučinić M. 2011. Carabid beetle diversity and mean individual biomass in beech forests of various ages. W: Kotze D. J., Assmann T., Noordijk J., Turin H., Vermeulen R. [red.]. Carabid beetles as bioindicators: biogeographical, ecological and environmental studies. *ZooKeys* 100: 393-405.
- Serrano J., Gallego D. 2004. Evaluation of regeneration process and status of pine forests from Sierra Espuna (Murcia) by analysis of mean individual biomass in ground beetles. *Anales de Biología (Murcia)* 26: 191-211.
- Skłodowski J. 1995. Antropogeniczne przeobrażenia zespołów biegaczowatych (*Col. Carabidae*) w ekosystemach borów sosnowych Polski. W: Szujecki A. [red.]. Antropogeniczne przeobrażenia epigeicznej i glebowej entomofauny borów sosnowych. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii. Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa. 17-174.
- Skłodowski J. 1997. Interpretacja stanu środowiska leśnego za pomocą modelu SCP/SBO zgrupowań biegaczowatych (*Col. Carabidae*). W: VI Sympozjum Ochrony Ekosystemów Leśnych: Waloryzacja ekosystemów leśnych metodami zoindykacyjnymi. Jedlnia 2-3 grudnia 1996. Fundacja Rozwój SGGW, Warszawa. 69-87.
- Skłodowski J. 2005. Zooindykacyjna ocena różnych sposobów przygotowania gleby przy zalesieniach gruntów porolnych. *Sylwan* 149: 3-12.
- Skłodowski J. 2006. Anthropogenic transformation of ground beetle assemblages (*Coleoptera: Carabidae*) in Białowieża Forest, Poland: from primeval forests to managed woodlands of various ages. *Entomol. Fennica* 17: 296-314.
- Skłodowski J. 2009. Interpreting the condition of the forest environment with use of the SCP/MIB model of carabid communities (*Coleoptera: Carabidae*). *Baltic J. Coleopterol.* 9: 89-100.
- Szyszko J. 1983. Methods of macrofauna investigations. W: Szujecki A., Mazur S., Perliński S., Szyszko J. [red.]. The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw.
- Szyszko J. 1990. Planning of prophylaxis in threatened pine forest biocoenoses based on an analysis of the fauna of epigeic *Carabidae*. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw.
- Szyszko J., Płatek K., Dyjak R., Michalski A., Sałek P. 2003. Określenie modelowego projektu w dziedzinie wzrostu pochłaniania gazów cieplarnianych przez zalesienie nizinnych terenów nieleśnych na obszarze kraju. Research report. Laboratory of Evaluation and Assessment of Natural Resources, WULS-SGGW Press, Warsaw.
- Szyszko J., Vermeulen H. J. W., den Boer P. 1996. Survival and reproduction in relation to habitat quality and food availability for *Pterostichus oblongopunctatus* F. (*Carabidae, Col.*). W: Booij C. J. H., den Nijs L. J. M. F. [red.]. Arthropod natural enemies in arable land. II. Survival, reproduction and enhancement. *Acta Jutlandica* 71: 25-40.
- Szyszko J., Vermeulen H. J. W., Klimaszewski K., Abs M., Schwerk A. 2000. Mean Individual Biomass (MIB) of *Carabidae* as an indicator of the state of the environment. W: Brandmayr P., Lövei G., Zetto Brandmayr T., Casale A., Vigna Taglianti A. [red.]. Natural history and applied ecology of carabid beetles. Pensoft Publishers, Sofia, Moscow, 288-294.
- Turchin P. 2003. Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis. Princeton University Press, Princeton.

## SUMMARY

## Mean individual biomass of carabid assemblages in the productive cycle of beech forests in the Ruhr valley (Western Germany)

Successional processes are an important element of commercial forest monocultures. Here, large parts of the forest ecosystem start from early successional stages at the same time. Alterations occur, e.g., in productivity functions of the habitat and its species composition. Epigeic ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*) are useful bioindicators for studying such successional processes. Studies in Polish forests have revealed method to identify anthropogenous forest areas prone to noxious influences such as pest infestation. In this model, the mean individual biomass (MIB) of carabid beetles is a decisive parameter. Therefore, number of carabids and MIB were studied subsequent to pitfall-trapping in 14 Western German beech stands of increasing age (1-165 years) over the vegetation period in 2009. The size distribution of the most abundant species, *Carabus violaceus*, was analyzed in order to check for comparability of the ground ecological factors applicable to the different sites. As a result, the beech stands seemed to offer fairly constant feeding conditions for *C. violaceus* (and relatively small decrease in rather low level of degradation). In total, 5,536 carabid individuals were trapped, which revealed significant increase of MIB (from 156.88 to 733.63 mg) following the logistic growth function. Due to incomplete degradation of the stands (secondary succession after history of forestry) there is a high baseline MIB at  $t=0$  and an early onset of succession. The curve gradient is steep and MIB reaches a climax value of about 650 mg in old stands. Such high value may be explained by the good quality of loam soils in the area under study. In conclusion, logistic MIB function was calculated that describes beech succession on rich soil and may help foresters to identify areas of disturbed succession. The parameters of logistic model are: intersection with Y axis (MIB axis) (initial degradation level)=291,6 mg; gradient at inflexion point (maximum speed of succession)=13,3 mg/year; X value (t value) at inflexion point (time to maximum speed)=2,5 years; function G value (climax capacity of forest) – 648,7 mg. The underlying mathematical model accurately regresses ecological field data and supplies information on, e.g., the initial degradation, the onset and speed of succession, and the climax capacity of a certain geographical region and/or forest type (especially with monocultures).