

JAROSŁAW SKŁODOWSKI

Biegaczowte (*Col. Carabidae*) na zrębach w Puszczy Białowieskiej

Ground beetles (*Col. Carabidae*) in cutting areas in the Białowieża
Primeval Forest

ABSTRACT

Skłodowski J. 2006. Biegaczowte (*Col. Carabidae*) na zrębach w Puszczy Białowieskiej. Sylwan 10: 3-11.

The research on ground beetle assemblages was carried out in the virgin forests of the Białowieża Primeval Forest and in managed forests. Ground beetle assemblages in restocked cutting areas were characterized by lower values of the indicators characterizing the state of their successional development: MIB and SCP, participation of relict and wingless species. No differences in the number of species harvested in virgin forests and regenerated stands were confirmed.

KEY WORDS

primeval forest, cler-cut area, *Carabidae*, Białowieża

ADDRESSES

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

Wstęp

Od kilku lat obserwuje się wzrastające na świecie, a zwłaszcza w Europie, zainteresowanie lasami pierwotnymi [Rackham 1980; Foster i in. 1996; Assmann 1999; Bobiec i in. 2000; Bircks 2005]. Można odnieść wrażenie, że w niektórych państwach z braku prawdziwych pozostałości po pradawnych drzewostanach, „stwarza” się werbalnie ich namiastkę. Mamy zatem drzewostany „pradawne” i „niedawne” [Assmann 1999] albo „semi-naturalne” [Poole i in. 2003].

W polskiej części Puszczy Białowieskiej przetrwały fragmenty zmienionych w bardzo niewielkim stopniu drzewostanów, które w rzeczywistości można nazwać lasami pierwotnymi [Wesołowski 1995, 2005; Bobiec i in. 2000]. Lasy białowieskie, niemal w niezmienionej formie przetrwały do początku dwudziestego wieku, dzięki uznaniu ich jeszcze w XIV wieku terenem królewskich łowów. Zabronione tu było nielegalne polowanie czy wycinka drzew. W późniejszym okresie lasy te były miejscem carskich łowów. Z początkiem XX wieku rozpoczęto trwającą do dziś eksploatację gospodarczą części drzewostanów. Obecnie antropopresja występuje w lasach białowieskich w różnym nasileniu. Najsilniejszą jej formę stanowią zręby zupełne.

Wpływ antropopresji na środowisko można monitorować wykorzystując rodzinę biegaczowatych (*Coleoptera, Carabidae*). Biegaczowate stosuje się w Polsce w roli zooindykatora niemal od pół wieku [Nunberg 1949; Leśniak 1981, 1995, 1997; Szyszko 1983, 1990, 1997; Skłodowski 1995]. Biegaczowate okazały się czułym wskaźnikiem zmian antropogenicznych w drzewostanach. Zarówno w badaniach krajowych jak i zagranicznych zgrupowania biegaczowatych na zręb zupełny reagowały regresyjnie – zanikały duże leśne gatunki, zwiększała się liczba gatunków

w zgrupowaniu (dzięki imigracji gatunków nieleśnych), silnej redukcji ulegała średnia biomasa osobnicza, etc. [Szyszko 1983, 2002; Szujecki i in. 1983; Skłodowski 1995, 1999; Atlegrim i in. 1997; Niemelä i in. 1993; Koivula, Niemelä 2003; Koivula 2001, 2002; du Bus de Warnaffe, Lebrun 2004; Pontégnie i in. 2005].

Poznane reakcje zgrupowań biegaczowatych na zręb zupełny wydają się sugerować, że małe powierzchniowo cięcia zupełne w lasach białowieskich ograniczą niekorzystne zmiany środowiska i regresję zgrupowań biegaczowatych. Weryfikacja przypuszczenia jest ważna, zarówno z punktu widzenia gospodarki leśnej, jak i ochrony ekosystemów.

W lasach białowieskich znajdują się zarówno chronione drzewostany pierwotne, jak i drzewostany gospodarcze, z zrębami zupełnymi, na których rosną uprawy w różnym wieku. Zarówno lasy pierwotne, jak i gospodarcze, rosną w różnych typach siedliskowych. Stwarza to możliwość porównania zgrupowań biegaczowatych w gradiencie antropogenicznym (lasy pierwotne vs. uprawy) oraz w gradiencie żyznościowym. Celem pracy jest odpowiedź na pytanie, w jakim stopniu ograniczone powierzchniowo zręby w Lasach Białowieskich przyczyniają się do przekształcenia zgrupowań biegaczowatych oraz czy żyzność siedliska może mieć wpływ na ewentualne zmiany zachodzące w zgrupowaniach biegaczowatych.

Miejsce badań

Badania przeprowadzono w dwóch częściach. W pierwszym etapie w 1999 roku badaniami objęto drzewostany pierwotne położone w Białowieskim Parku Narodowym i w niektórych rezerwatach przyrody znajdujących się w obrębie drzewostanów gospodarczych [Szujecki i in. 2001]. W badaniach tych objęto poza borem suchym wszystkie pozostałe siedliska nizinne. W 2003 roku przeprowadzono drugi etap badań, zlokalizowany w gospodarczych lasach białowieskich. Tym razem badania ograniczono do siedlisk: bór świeży Bśw, bór mieszany świeży BMśw, las mieszany świeży LMśw, las świeży Lśw, ols Ol.

Metodyka

W obu przypadkach do odłowu epigeicznej fauny użyto zmodyfikowanych pułapek Barbera, które po pięć sztuk rozstawiano na każdej powierzchni. W pierwszej części badań każdy wariant badanego siedliskowego typu drzewostanu powtórzono po 12 razy, zaś w drugiej części każdy wariant doświadczenia powtórzono 3 razy. Wpływ gospodarki zrębowej badano w trzech wariantach wiekowych: 5-letnich upraw, 15-letnich młodników i 40-letnich drągowin. Badania takie przeprowadzono w 4 typach siedliskowych drzewostanów: Bśw, BMśw, LMśw i Ol.

Biegaczowate podczas oznaczania do gatunku mierzono z dokładnością do 0,5 mm, aby z formuły Szujeckiego i innych [1983] przeliczyć długość na ciężar osobnika. Średnią biomasę osobniczą SBO wyliczano jako iloraz sumy biomasy osobników w zgrupowaniu i liczby osobników tworzących zgrupowanie. W badaniach również wykorzystano wskaźnik SCP [Skłodowski 1995, 1997]. Oba wymienione wskaźniki są dodatnio i istotnie skorelowane z wiekiem drzewostanów. Ponadto wykorzystano podział biegaczowatych uwzględniający preferencje wilgotnościowe (analizowano higrofile), jak i podział według możliwości dyspersji (analizowano gatunki bezskrzydłe). Wydzielono również grupę gatunków reliktowych i związanych z starodrzewami.

Uzyskane dane analizowano pod kątem zgodności z rozkładem normalnym za pomocą testu Lilleforca i testu Shapiro-Wilka. Następnie poddano je dwuczynnikowej analizie wariancji MANOVA, przyjmując jako czynniki: żyzność siedliska oraz gradient czasowy związany z odnowieniem drzewostanów. Zgodność wariancji sprawdzano za pomocą testu Leavena. Analizę post-hoc wykonano na podstawie testu NIR. Przed analizą statystyczną liczby gatunków,

logarytmizowano [$\log (\times 100)$], a następnie standaryzowano do najmniejszej liczby osobników, metodą Simberloffa [Krebs 1999].

Za pomocą metody Warda przeprowadzono analizę podobieństwa gatunkowego zgrupowań [Statistica – package StatSoft, Inc. 1997]. Dodatkowo wykonano analizę gradientową DCA w celu przyporządkowania poszczególnych zgrupowań gradientom środowiska [CANOCO – ter Braak & Smilauer 1997-1999].

Wynik

W pierwszej części badań zловиło się blisko 60 000 osobników należących do 104 gatunków biegaczowatych [Skłodowski 2003]. W drugiej części badań zловиiono dalszych 30 000 osobników, zaś liczba gatunków wzrosła do 130.

WPLYW ZRĘBÓW ZUPEŁNYCH NA ZGRUPOWANIA BIEGACZOWATYCH. Analiza wariancji nie potwierdziła różnic pomiędzy liczbą gatunków biegaczowatych zamieszkujących drzewostany pierwotne oraz uprawy, młodniki i drągowiny (tab.). Wskazała na zmniejszenie udziału w zgrupowaniach gatunków reliktowych z 38% do 9,9% (NIR; $p < 0,0001$). W zgrupowaniach zamieszkujących odtwarzane na zrębie 5-letnie biocenozy zabrakło reliktyw *Carabus intricatus*, *Leistus piceus* oraz w niektórych wariantach siedliskowych: *Carabus glabratus* i *C. hortensis*. Pojawiły się natomiast nie odnotowane w lasach pierwotnych, gatunki eurytopowe: *Calathus melanocephalus* (BMśw – 15%), *P. caerulescens* (BMśw – 12%, LMśw – 9,6%).

W zgrupowaniach 5 i 15-letnich młodników, w stosunku do stanu obserwowanego w drzewostanach pierwotnych, wzrósł udział higrofilii: w Bśw z 13,4% do 47,7% (NIR; $p = 0,04$), w BMśw z 16,4% do 22,8% (NIR; $p = 0,001$). Redukcji uległ natomiast udział gatunków bezskrzydłych: w Bśw z 87,2% do 76,3% w uprawach (NIR; $p = 0,002$) i do 53,4% w młodnikach (NIR; $p = 0,002$), w BMśw z 81,1% do 44,1% w uprawach (NIR; $p = 0,002$), w LMśw z 70% do 58% (NIR; $p < 0,001$).

Zupełnie odwrotną reakcję zanotowano w siedliskach olsowych – tu po wycięciu i założeniu uprawy udział gatunków bezskrzydłych wzrósł z 29% do 52% (NIR; $p = 0,014$). Również wskaźniki SBO i SCP okazały się mniejsze w zgrupowaniach odtwarzanych biocenozy, niż w drzewostanach pierwotnych; SBO: 293 mg vs. 161 mg (5-letnie młodniki, NIR; $p < 0,001$), SCP: 247 vs. 232 (drągowiny, NIR; $p = 0,034$).

WPLYW ŻYZNOŚCI SIEDLISKA NA BIEGACZOWATE. Średnia standaryzowana liczba gatunków biegaczowatych była większa w żyzniejszych siedliskach: 9,2 – Lśw, 9,7 – Ol, niż w uboższych 6,0 – Bśw, 7,4 – BMśw (NIR, $p < 0,001$). Natomiast udział gatunków uznanych jako reliktowe mniejszy był w żyznym bagienym olsie 15,8% niż w świeżych siedliskach: Bśw – 36,7%, BMśw – 53,1%, LMśw – 44,0% (NIR; $p < 0,0001$). W uboższym siedlisku Bśw mniej było reliktyw niż w żyzniejszych BMśw i LMśw (NIR; $p = 0,001$ i 0,03).

Podobnie jak udział gatunków reliktowych, również i bezskrzydłych mniejszy był w bagienym olsie 37,4%, niż w siedliskach świeżych: Bśw – 71%, BMśw – 63% i LMśw – 69%. Największą wartość SBO zanotowano w zgrupowaniach żyjących w LMśw: 301 mg vs. 218 mg – BMśw, 178 mg – Bśw, 87 mg – Ol (NIR, $p < 0,001$). Najmniejszą wielkość wskaźnika SCP spostrzeżono w Ol – 184 vs. 236 – Bśw, 242 – BMśw i 260 – LMśw.

PODOBIEŃSTWO GATUNKOWE I ANALIZA GRADIENTU. Analiza podobieństwa gatunkowego zgrupowań biegaczowatych wydzieliła w oddzielnym skupieniu zgrupowania biegaczowatych zamieszkujące drzewostany pierwotne rosnące na świeżych i żyznych siedliskach LMśw i BMśw. Pozostałe dwa zgrupowania biegaczowatych badanych w pierwotnych leśnych siedliskach Bśw

Tabela.

Analiza wariancji gatunków biegaczowatych zamieszkujących drzewostany pierwotne oraz uprawy, młodniki i drągowiny

Analysis of variance of carabid species living in virgin forests, plantations, thickets and sawtimber stand

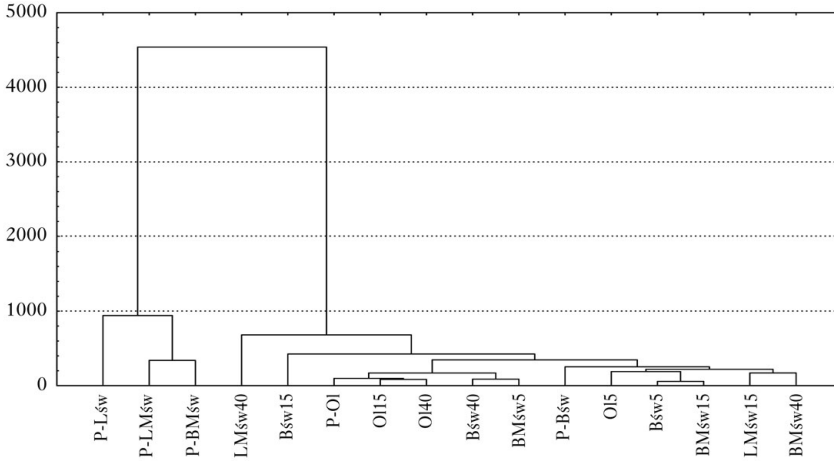
	df	MS	F	p	Post-hoc LSD test
Liczba gatunków					
Siedlisko	3	59,347	6,535	0,001	1, 2<3, 4 (p=0,001)
Wiek	3	18,407	2,027	0,118	
Siedlisko – wiek	9	4,938	0,543	0,837	
Gatunki reliktowe					
Siedlisko	3	3146,063	14,687	<0,0001	4<1, 2<3 (p<0,001); 3>1, 2 (p=0,03)
Wiek	3	1835,366	8,568	<0,0001	4>1, 2, 3 (p=0,01 to p<0,0001)
Siedlisko – wiek	9	803,355	3,710	<0,0001	
Gatunki higrofilne					
Siedlisko	3	8440,183	34,025	<0,0001	4>1, 2, 3 (p<0,0001)
Wiek	3	1107,472	4,465	0,006	4<1 (p=0,01); 4<2 (p=0,003)
Siedlisko – wiek	9	271,367	1,094	0,379	
Gatunki bezskrzydłe					
Siedlisko	3	3592,541	16,439	<0,0001	4<1, 2, 3 (p<0,0001)
Wiek	3	709,437	3,246	0,027	4>3 (p=0,006)
Siedlisko – wiek	9	999,940	4,576	<0,0001	
SBO					
Siedlisko	3	119846,8	19,914	<0,0001	1<3 (p<0,0001); 4<1, 2, 3 (p<0,0001); 3 > 2 (p < 0,0001)
Wiek	3	105229,2	17,486	<0,0001	4>1, 2, 3 (p<0,0001)
Siedlisko – wiek	9	24089,3	4,003	0,0003	
SPC					
Siedlisko	3	15574,56	8,743	< 0,0001	4<1, 2, 3 (p<0,001)
Wiek	3	5904,95	3,315	0,024	2>3 (p=0,03); 3<4 (p=0,003)
Siedlisko – wiek	9	6792,38	3,813	0,001	

Oznaczenia siedlisk: 1 – Bśw; 2 – BMśw; 3 – LMśw; 4 – Ol oraz wariantów wiekowych: 1 – 5-letnie uprawy; 2 – 15-letnie młodniki; 3 – 40-letnie drągowiny; 4 – lasy pierwotne

Description: liczba gatunków – number of species; Gat. reliktowe – share of relicts in assemblages; Gat. higrofilne – share of hygrophilous species; Gat. bezskrzydłe – share of brachypterous species; SBO – mean individual biomass; SPC – sum of progressive characteristic index. Symbols used in pair-wise post-hoc NIR (LSD) test: siedlisko – habitat: 1 – fresh coniferous forest; 2 – mixed fresh coniferous forest; 3 – mixed fresh deciduous forest; 4 – dump deciduous forest; wiek – age of forest: 1 – 5-years old plantations; 2 – 15-years old plantations; 3 – 40 years old plantations; 4 – un-aged primeval forest

i Ol, włączone są do aglomeracji obejmującej zgrupowania upraw i młodych drzewostanów odtwarzanych na zrębie (ryc. 1.)

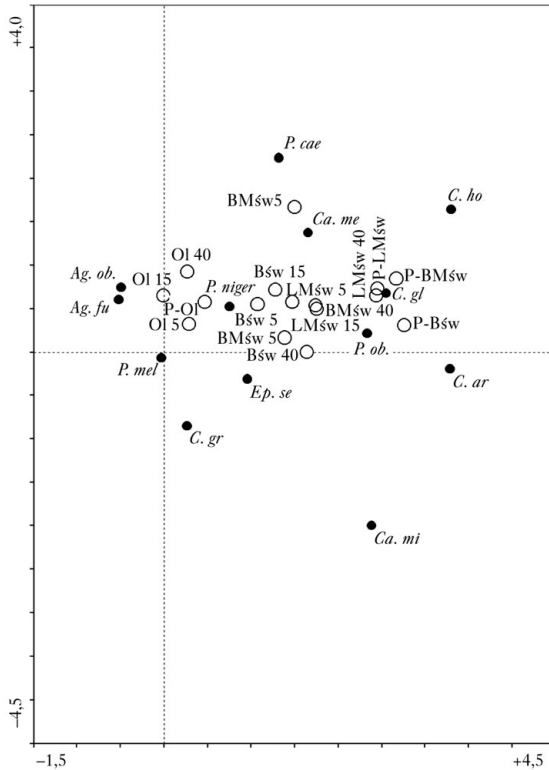
Diagram DCA przedstawiono na rycinie 2. Długość gradientu i skumulowana procentowa wariancja poszczególnych czterech osi są następujące: 2,765/25,1%; 1,667/34,7%; 1,249/39,8% i 1,538/ 42,3%. W diagramie wyróżniają się trzy obszary skupień zgrupowań. Pierwszy po lewej stronie, blisko osi pionowej, zawiera zgrupowania badane w olsach i to zarówno pierwotnych, jak i gospodarczych. Drugi – środkowy, to luźno ułożone punkty oznaczające zgrupowania upraw, młodników i drągowin. Trzeci, dość zwarty, znajduje się po prawej stronie diagramu. Utworzony jest ze zgrupowań zamieszkujących pierwotne drzewostany: Bśw, BMśw, LMśw oraz drągowinę LMśw. Można przypuszczać, że w drągowinie LMśw warunki siedliskowe upodobniły się po 40-letniej regeneracji do tych, jakie są w pierwotnych drzewostanach LMśw. Z analizy wynika, że chodzi tu o wilgotność siedliska. Przesłanką jest sekwencyjne położenie od lewej strony diagramu: olsów (zalanych częściowo wodą), upraw i młodników (zwiększona dominacja higrofilii względem stanu pierwotnego) i drzewostanów pierwotnych.



Ryc. 1.

Analiza podobieństw zgrupowań biegaczowatych. Litera P oznacza siedliska pierwotne; liczby: 5, 15, 40 – wiek upraw

Analysis of similarity of carabid assemblages. Letter P virgin stands; numbers: 5, 15, 40 – plantation age



Oznaczenia gatunków

Species description:

Ag. ob. – *Agonum obscurum*

Ag. fu. – *A. fuliginosum*

C. gr. – *Carabus granulatus*

C. ar. – *C. arcensis*

C. gl. – *C. glabratus*

C. ho. – *C. hortensis*

Ca. me. – *Calathus melanocephalus*

Ca. mi. – *C. micropterus*

Ep. se. – *Epahius secalis*

P. cae. – *Pterostichus caerulescens*

P. mel. – *P. melanocephalus*

P. ob. – *P. oblongopunctatus*

Ryc. 2.

Analiza DCA zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących drzewostany pierwotne (oznaczone literą P) oraz odtwarzane na zrębach w wieku 5, 15 i 40 lat

DCA analysis of carabid assemblages living in virgin (letter P) and regenerated stands aged 5, 15, 40

Dyskusja

Z prac Szyszko [1983], Szujeckiego i in. [1983], Niemelä i in. [1993], wynikają następujące reakcje biegaczowatych na wycięcie zrębu: (1) wzrost udziału gatunków terenów otwartych, (2) po początkowej redukcji udziału stenotopowych leśnych gatunków, w trakcie regeneracji drzewostanu, grupa ta zwiększa swój udział, (3) niektóre gatunki np. z rodzaju *Carabus*, określane jako gatunki starych stadiów sukcesyjnych, mogą mieć utrudniony „powrót” do odtwarzanej bioce-nozy, (4) pod wpływem cięć i przygotowania gleby drastycznie zmniejsza się wskaźnik SBO.

Otrzymane wyniki wydają się częściowo pokrywać z obserwacjami dokonanymi w lasach gospodarczych w innych badaniach. Według Szyszko [1983], Szujeckiego i in. [1983], Skłodowskiego [1995], Beaudary i in. [1997], Koivula [2001], Koivula i Niemelä [2003], Magura i in. [2001], na zrębie gatunki leśne zastępowane są nieleśnymi, co powoduje wzrost różnorodności gatunkowej biegaczowatych. Należy podkreślić, że bieżące badania nie potwierdziły hipotezy wzrostu liczby gatunków biegaczowatych na zrębie. Potwierdziły natomiast wymianę fauny leśnej na nieleśną, czego przykładem może być pojawienie się na zrębach gatunków występujących nielicznie w lasach pierwotnych: *P. caeruleus*, *C. melanocephalus* i *H. rufipes*. Według Koivula i Niemelä [2003] gatunki nieleśne potrafią skolonizować nawet niewielki zrąb (nie przekraczający pół hektara) nawet w ciągu miesiąca. Gatunki te zajmują miejsce gatunków relik-towych i gatunków starych stadiów sukcesyjnych: *L. piceus*, *C. intricatus*, *C. glabratus*, *C. hortensis*. Ogólnie udział gatunków reliktowych pod wpływem zrębów ulega redukcji z 38% do 9%, co zgodne jest z obserwacją Assmana [1999], dokonaną w lasach „pradawnych”.

Po zaoraniu w pasy zrębów, wiele gatunków wymagających do rozwoju osobniczego i życia „starej” ściółki leśnej [Guillemain i in. 1997; Koivula i in. 1999; Koivula, Niemelä 2003; Koivula 2001; Baguette 1993] nie znajduje odpowiednich warunków. Na przykład *C. glabratus* wymaga gleb bogatych w humus, *C. hortensis* preferuje obszary z leśnymi mchami [Niemelä i in. 1996]. Leśnym gatunkiem, który nie jest aż tak wymagający w stosunku do ściółki, jest *P. niger*. Gatunek ten jest jednym z pierwszych kolonizatorów zrębów zupełnych, które jak wykazał eksperyment ze znakowaniem i wypuszczaniem chrząszczy, potrafi kolonizować już w drugim roku [Skłodowski 2002]. Również i w uprawach białowieskich *P. niger* sprawnie kolonizowała odnowiony zrąb.

Zgodnie z przypuszczeniami zauważono zmniejszenie udziału gatunków bezskrzydłych w uprawach posadzonych na zrębie. Natomiast wzrost udziału gatunków higrofilnych (zamiast kserofilnych) był pewną niespodzianką. Prawdopodobnie chodzi tu o wzrost wilgotności gleby zrębu, spowodowany usunięciem drzew, które transpirując wypompowywały wodę. Natomiast w uprawach zakładanych w olsach obserwowano wzrost udziału gatunków bezskrzydłych. Być może, po podniesieniu poziomu wody (brak transpiracji drzew), gatunki te posiadając małą siłę dyspersji nie mogły uciec. Z olsów „uciekały” natomiast uskrzydłone i dimorficzne, co należy traktować jako wyjątek od obserwacji Kotze i O’Hara [2003], którzy zaobserwowali lepsze przeżywanie gatunków dimorficznych niż bezskrzydłych w zaburzonym siedlisku.

Na reakcje zgrupowań biegaczowatych wobec wycięcia i odnowienia zrębu wydaje się nakładać żywność siedliska. Standaryzowana liczba łowionych gatunków większa była w żyźniejszych siedliskach BMśw i LMśw (7,4 i 9,2) niż w uboższym Bśw (6,0). Również w BMśw i LMśw większe wartości odnotowano dla SBO (218 mg i 303 mg) niż w Bśw (178 mg). Podobnie było ze wskaźnikiem SCP (242 i 260 vs. 236). Szyszko [1990] wnioskował, że im bardziej zaawansowane sukcesyjnie było zgrupowanie biegaczowatych, czego miernikiem jest SBO, tym większej destrukcji doświadczało w wyniku pojawienia się zaburzenia środowiska.

Zmiany fauny biegaczowatych, zwłaszcza na żyznych siedliskach, świadczą o potrzebie zastosowania właściwej ochrony tych ekosystemów. Być może pewnym rozwiązaniem byłoby stosowanie zamiast zrębów selektywnej wycinki drzew, co powinno ograniczyć zarówno oddziaływanie na siedlisko, jak i regresję zgrupowań biegaczowatych [Atlegrim 1997].

Wnioski

- ✦ Nawet małe, ograniczone powierzchniowo zręby, przyczyniają się do zmian regresyjnych fauny biegaczowatych, co wyraża redukcja wskaźników SBO, SCP, udziału gatunków reliktowych i bezskrzydłych
- ✦ Reakcje zgrupowań biegaczowatych na zręby w olsach są nieco odmienne niż w siedliskach świeżych, co może wiązać się z odcięciem drogi ucieczki gatunkom bezskrzydłym przez podnoszące się lustro wody
- ✦ Pewnym rozwiązaniem ograniczającym wpływ cięć na epigeiczne biegaczowate wydaje się być zastosowanie zamiast zrębów selektywnego pozyskiwania drzew.

Podziękowania

Autor pragnie złożyć podziękowania Panu Profesorowi Andrzejowi Szujeckiemu, pod którego kierownictwem wykonano badania w granie J PO6L 017 24. Autor również serdecznie dziękuję kolegom z Katedry, których praca w lesie oraz w laboratorium umożliwiła przeprowadzenie badań nad biegaczowatymi.

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.
- Baguette M. 1993. Habitat selection of carabid beetles in deciduous woodlands of southern Belgium. – Pedobiologia 37: 365-378.
- Beaudry S., Duchesne L., Côté B. 1997. Short-term effects of three forestry practices on carabids assemblages in a jack pine forest. – Canadian Journal of Forest Research 27: 2065-2071.
- Bircks H. J. B. 2005. Mind the gap: how open were European primeval forests? – Trends in Ecology and Evolution 20: 154-156.
- Bobiec A., Burt H., Meijer K., Zuyderduyn C., Haga J., Vlaanderen B. 2000. Rich deciduous forest in Białowieża as a dynamic mosaic of developmental phases: premises for nature conservation and restoration management. – Forest Ecology and Management 130: 159-175.
- 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.
- Foster D. R., Orwig D. A., McLachlan J. S. 1996. Ecological and conservation insights from reconstructive studies of temperate old-growth forests. – Trends in Ecology and Evolution 11: 419-424.
- Guillemain M., Loreau M., Daufrense T. 1997. Relationship between the regional distribution of carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*) and the abundance of their potential prey. – Acta Oecologia 18: 465-483.
- 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.
- 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. 120.
- Koivula M. 2002. Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*). Forest Ecology and Management 167: 103-121.
- 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.
- 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.
- Krebs Ch. J. 1999. Ecological methodology. Second edition. Addison Wesley Longman. 620.

- Leśniak A. 1981. Possibility of bioindication of anthropogenic deformations of forest habitats on the basis of changes in invertebrate communities" in In I-st Symposium on the Protection of Forest Ecosystems: Response of invertebrates to anthropogeneous Impact in Forest Environment". Rogów 19-20 November, 1979. Warsaw Agricultural University Press, 1981.
- Leśniak A. 1995. Monitoring, biondykacja – definicje i desygnaty. Sylwan 5: 5-12.
- Leśniak A. 1997. Metody analizy zgrupowań biegaczowatych (*Carabidae*, *Col.*) w zooindykacji procesów ekologicznych. W: Waloryzacja ekosystemów leśnych metodami zooindykacyjnymi. VI Sympozjum Ochrony Ekosystemów Leśnych, Jedlnia 2-3 grudnia 1996. Fundacja Rozwój SGGW.
- Magura T., Ködöböcz V., Tóthmérész B. 2001. Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches. – Journal of Biogeography 28: 129-138.
- 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.
- 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.
- Nunberg M. 1949. Wpływ składu drzewostanu na faunę chrząszczy z rodziny biegaczowatych (*Carabidae Col.*). IBL.Ser.A, Nr.59. (A).
- Pontégnie M., du Bus de Warnaffe G., Lebrun P. 2005. Impacts of silvicultural practices on the structure of hemiedaphic macrofauna community. – Pedobiologia 49: 199-210.
- Poole A., Gromally M., Skeffington M. 2003. The flora and carabid fauna of a mature and regenerating semi-natural oak woodland in south-east Ireland. – Forest Ecology and Management 177: 207-220.
- Rackham O. 1980. Ancient Woodland. – Arnold London.
- Skłodowski J. 1995. Antropogenne przeobrażenia zespołów biegaczowatych (*Col. Carabidae*) w ekosystemach borów sosnowych Polski. W: A. Szujecki i inni [red.]. Antropogeniczne przeobrażenia epigeicznej i glebowej entomofauny borów sosnowych. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii. Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa 1995: 17-174.
- Skłodowski J. 1995a. Antropogenne przeobrażenia zespołów biegaczowatych (*Col. Carabidae*) w ekosystemach borów sosnowych Polski. W: A. Szujecki i inni Antropogeniczne przeobrażenia epigeicznej i glebowej entomofauny borów sosnowych. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii. Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa 1995: 17-174 (in Polish).
- Skłodowski J. 1999b. Ocena stanu fauny biegaczowatych (*Carabidae, Col.*) borów sosnowych Puszczy Człuchowskiej po dwudziestu latach. Sylwan 4: 67-89.
- Skłodowski J. 1997. Interpretacja stanu środowiska leśnego za pomocą modelu SCP/SBO zgrupowań biegaczowatych (*Col. Carabidae*). W: Mazur S. i inni [red.]. Waloryzacja ekosystemów leśnych metodami zooindykacyjnymi. VI Sympozjum Ochrony Ekosystemów Leśnych, Jedlnia 2-3 grudnia 1996: 69-87. Fundacja Rozwój SGGW.
- Skłodowski J. 2002. System kolonizacji zrębu zupełnego i przez biegaczowate oraz możliwości jego doskonalenia. Wydawnictwo SGGW, Warsaw Agricultural University Press. 134.
- Skłodowski J. 2003. Epigeic Carabid assemblages of the Białowieża Primeval Forest. – W: Bauer T. i in. [red.]. How to protect or What we know about Carabid Beetles. From knowledge to application – from Wijster (1969) to Tuczno (2001): 259-272. Warsaw Agricultural University.
- StatSoft Inc. 1997. Statistica for Windows (Computer program manual). – Tulsa, OK, USA.
- Szujewski A., Mazur S., Perliński S., Szyszko J. 1983. The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw 1983.
- Szujewski A., Mazur S., Perliński S., Szyszko J. 1983. The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland. – Warsaw Agricultural University Press.
- Szujewski A., Sławska M., Skłodowski J., Smoleński M., Perliński S., Mazur S., Łęgowski D., Tracz H., Sawoniewicz J., Mokrzycki T., Borowski J., Rutkiewicz A., Byk A. 2001. Próba szacunkowej waloryzacji lasów Puszczy Białowieżskiej metodą zooindykacyjną. – Wydawnictwo SGGW, Warsaw Agricultural University Press. 411.
- 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. 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. 1997. Próba waloryzacji środowisk leśnych przy pomocy biegaczowatych (*Carabidae, Col.*). W: VI Sympozjum Ochrony Ekosystemów, Jedlnia 2-3 grudnia 1996. Fundacja „Rozwój SGGW” 1997.
- Szyszko J. 1983. State of *Carabidae (Col.)* fauna in fresh pine forest and tentative valorisation of this environment. – 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): 301-318. Warsaw Agricultural University Press. 378.

- ter Braak C. J. F., Smilauer P. 1997. Canoco for Windows Version 4.02. [Computer program manual]. Centre for Biometry Wageningen, The Netherlands.
- Wesołowski T. 1995. Value of Białowieża forest for the conservation of white-backed woodpecker *Dendrocopos leucotos* in Poland. – *Biological Conservation* 71: 69-75.
- Wesołowski T. 2005. Virtual conservation: how the European Union is turning a blind eye to its vanishing primeval forests. – *Conservation Biology* 19: 1349-1358.

SUMMARY

Ground beetles (*Col. Carabidae*) in cutting areas in the Białowieża Primeval Forest

The research was carried out in the virgin forests of the Białowieża Primeval Forest and in managed forests in 5-, 15- and 40-year-old plantations. The research was performed in 4 different habitats of increasing fertility: fresh coniferous forest (Bśw), fresh mixed coniferous forest (BMśw), and fresh mixed deciduous forest (LMśw). Figure 1 illustrates species similarity of ground beetle assemblages, while Figure 2 presents detrended correspondence analysis (DCA). The analyses show that ground beetle assemblages inhabiting the fertile habitats of virgin forests differ significantly from the assemblages of poor CF (Bśw) habitats, (Ol) and regenerated stands in cutting areas. The differences also result from habitat moisture. Table 1 illustrates the results of a two-way MANOVA. Ground beetle assemblages in restocked cutting areas were characterized by lower values of the indicators characterizing the state of their successional development: MIB and SCP, participation of relict and wingless species. No differences in the number of species caught in virgin forests and regenerated stands were confirmed. However, there were more hygrophilous carabids in the assemblages of carabids in plantations and thickets. This fact was correlated to the lack of trees pumping the excess of spring-season waters out of the soil.

The following conclusions were formulated:

- ✦ even the insignificantly reduced cutting areas have influence on the regressive changes in the Carabidae fauna, as is shown in the reduction of MIB and SCP indicators, and in the proportion of relict and wingless species,
- ✦ the responses of ground beetle assemblages to clear-cutting in alder carrs (Ol) are slightly different from those in fresh forest habitats, which may be associated with the blocking of the escape route of wingless species by the rising water table,

a certain solution reducing the impact of cutting on epigeic ground beetles is provided in Table 1. Results of the MANOVA, habitat marking: 1 – Bśw, 2 – BMśw, 3 – LMśw, 4 – Ol, and age variants: 1-5-year-old plantations, 2-15-year-old thickets, 3-40-year-old saw timber, 4 – virgin forests.