

## Wtórna sukcesja zgrupowań biegaczy (*Coleoptera*, *Carabidae*) na terenach po gradacji zasnuu wysokogórskiej *Cephalcia falleni* w Gorczańskim Parku Narodowym

### Secondary succession of ground beetle assemblages (*Coleoptera*, *Carabidae*) on post outbreak areas of sawfly *Cephalcia falleni* in the Gorce National Park

---

Tomasz Skalski<sup>1</sup>, Paweł Armatys<sup>2</sup>, Jan Loch<sup>2</sup>

---

**Abstract:** The variation of ground beetle (*Coleoptera*, *Carabidae*) assemblages and regeneration of its structure on areas of sawfly (*Cephalcia falleni*) outbreaks in the Gorce National Park was investigated. The structure of natural and human manipulated (dead trees removing and seedlings planting) assemblages of *Carabidae* during succession was compared. During two years of investigations 7 thousand of specimens belonging to 43 species was collected. Rarefaction curves indicated that post outbreak areas are significant element of the enrichment of regional species pool. Forward selection of redundancy analysis showed that ground beetle variation among sites depend significantly on three environmental factors: management practices, herb and trees cover. Total biomass of the assemblages negatively correlated with management practices. Rank-abundance curves indicated more intensive regeneration of ground beetle assemblages under spontaneous than managed succession. The studies indicated that the process of deforestation after outbreaks is natural and the spontaneous regeneration of soil fauna is quite rapid. Various forest management practices such as removing of dead trees and planting new trees significantly postpones the process of regeneration of forest soil fauna after outbreaks.

**Key words:** ground beetles, succession, RDA, GLM, biomass

<sup>1</sup> Zakład Entomologii, Uniwersytet Jagielloński, ul. Ingardena 6, 30–060 Kraków, e-mail: tomasz\_skalski@yahoo.co.uk

<sup>2</sup> Pracownia Naukowo-Edukacyjna Gorczańskiego Parku Narodowego, Poręba Wielka 590, 34-735 Niedźwiedź, e-mail: paw\_armatys@poczta.onet.pl; e-mail: jan.loch@gorcepn.pl

---

## WSTĘP

Intensywna gospodarka leśna jest jedną z przyczyn zaniku populacji około 35% zagrożonych gatunków roślin i zwierząt (Rassi i in. 2000). Tworzenie dużych obszarów zrębowych, na których drastycznym zmianom podlegają zarówno czynniki abiotyczne (szczególnie mikroklimat) jak i biotyczne, powoduje stopniowy zanik zespołów leśnych i wymieranie leśnych gatunków (Essen

i in. 1992, 1997; Fries i in. 1997). Wylesienia nie są jednak związane jedynie z działalnością człowieka. Na proces ten mają wpływ różne naturalne czynniki, np. pożary, powodzie, wiatrołomy, gradacje szkodników (Connel 1978; Sousa 1984). Tereny nieleśne, a zatem i fauna je kolonizująca stanowi więc naturalny składnik wzbogacający ogólną pulę różnorodności biologicznej w danym regionie i jest stałym elementem dynamicznej równowagi lasów borealnych (Szwagrzyk 2000).

Pojawienie się zasnui wysokogórskiej (*Cephalcia falleni* Dalm.) na terenie Gorceńskiego Parku Narodowego w latach 1980–1985 spowodowało obumarcie fragmentów drzewostanów świerkowych w reglu górnym (Capecki 1982). Jednym z miejsc szczególnej aktywności tego foliofaga był rejon Kudłonia. Na tym obszarze usunięto dużą część posuszu świerkowego, co w rezultacie spowodowało powstanie otwartej powierzchni zrębowej, poszerzającej się sukcesywnie na skutek huraganowych wiatrów i żerów korników. Teren ten poddano zabiegom odnawiania zarówno przez sztuczne nasadzenie jak i spontaniczną regenerację (Loch i in. 2001).

Celem pracy było prześledzenie zmian struktury zgrupowań chrząszczy z rodziny biegaczowatych w toku naturalnej i wspomaganą wtórnej sukcesji na terenach pogradacyjnych. Starano się określić wpływ i konsekwencje każdej z metod odtworzenia, na tempo formowania zgrupowań leśnych chrząszczy. Może mieć to niebagatelne znaczenie dla planowania strategii ochrony tego typu ekosystemów.

## MATERIAŁ I METODY

Badania ilościowe prowadzono na południowo-wschodnich stokach Kudłonia w zakresie wysokościowym 900–1200 m n.p.m. Wytypowano 11 powierzchni badawczych różniących się parametrami środowiskowymi związanymi z procesami sukcesji (Tab. 1).

Biegacze odławiano przy pomocy pułapek ziemnych, zawierających roztwór glikolu etylowego. Na każdej powierzchni zastosowano system 10 kubków o średnicy otworu 9 cm i głębokości 10 cm, umieszczonych w odstępach 5 m. Materiał wybierano co 2–3 tygodnie w sezonie wegetacyjnym od maja do października w latach 2002 i 2003.

Do opisu parametrów powierzchni wykorzystano zdjęcia lotnicze obszarów Kudłonia. Do fotointerpretacji użyto dziesięciostopniowej skali służącej do oznaczenia procentu pokrycia terenu przez obiekty lub zjawiska, opisanej przez Ciołkosza i in. (1999).

Parametry struktury zgrupowań biegaczy, opisane dokładnie przez Magurran (1988), poddano analizie opartej o metodę rarefakcji (Simberloff 1978), z użyciem programu EstimateS, V. 6.1 (Colwell 1994–2000). Metoda ta pozwala na określenie spodziewanej wartości na podstawie rozkładu prób. Próby te są randomizowane i na ich podstawie określone są krzywe skumulowane dla danego parametru (Colwell i in. 1994). Biomasa poszczególnych gatunków obliczano według wzoru zaproponowanego dla biegaczy przez Jarosika (1989): masa ciała = 0,03069 \* długość ciała<sup>2,63885</sup>. Rozmiary każdego gatunku podano za Hurką (1996). Do uporządkowania zmiennych parametrów struktury zgrupowań, a także zmiennych środowiskowych zastosowano metodę selekcji postępującej analizy redundancji, przyjmującej liniowy model zależności między czynnikami środowiskowymi, a gatunkami (Joongman i in. 1995). Do analiz statystycznych zastosowano pakiet Statistica ver. 9.0 oraz Canoco v. 4.1.

Tabela 1. Zróznicowanie parametrów środowiskowych na poszczególnych powierzchniach badawczych (St 1–11).

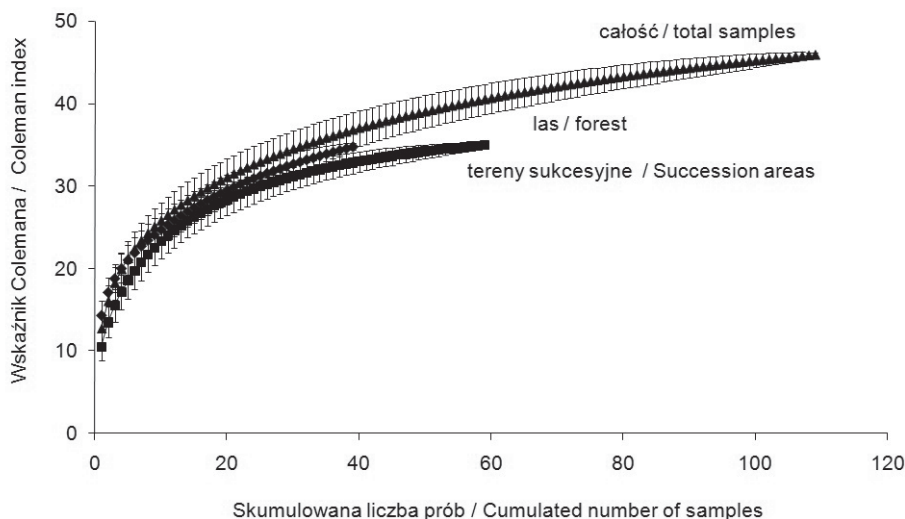
Table 1. The variation of environmental factors on sample sites (St 1–11).

Parametry środowiskowe / Environmental factors	St1	St2	St3	St4	St5	St6	St7	St8	St9	St10	St11
% pokrycia przez drzewa / % cover by trees	60	0	10	20	5	100	90	0	0	0	5
% pokrycia przez krzewy / % cover by shrubs	5	10	0	0	5	0	5	10	20	40	75
% pokrycia przez zielne / % cover by herbs	30	60	85	70	85	0	5	80	50	55	15
% gleb zerodowanych / % eroded soils	5	30	5	10	5	0	0	10	30	5	5
wysokość drzew / tree height	15	0	20	30	10	40	20	0	0	0	5
nachylenie / slope	0	0	0	0	0	10	10	10	10	10	10
stabilność (okres od ostatniego zaburzenia) / stability (period from last disturbance)	15	8	8	5	8	100	30	5	8	15	20
zabiegi / management practices	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1

Tabela 2. Lista gatunków biegaczowatych na powierzchniach badawczych (St 1–11) w okolicach Kudłonia.

Table 2. The list of species collected on particular sample sites (St 1–11) in the vicinity of Kudłoń.

L.p.	Gatunek / Species	Długość ciała / Body length	St1	St2	St3	St4	St5	St6	St7	St8	St9	St10	St11
1	<i>Abax parallelepipedus</i> (Piller et Mitte., 1783)	15,1	1	2	3	8	3	2	11	3	3	3	1
2	<i>Agonum sexpunctatum</i> (Linné, 1758)	8,7	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0
3	<i>Amara famelica</i> C. Zimmermann, 1832	7,8	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0
4	<i>Calathus erratus</i> (C. R. Sahlberg, 1827)	9,7	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
5	<i>Carabus arvensis</i> Herbst, 1784	22	41	10	26	7	12	7	6	4	4	3	2
6	<i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798	30	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
7	<i>Carabus coriaceus</i> Linné, 1758	40	2	1	1	2	1	1	0	1	1	0	0
8	<i>Carabus glabratus</i> Paykull, 1790	34	68	21	51	32	74	45	80	37	17	38	23
9	<i>Carabus granulatus</i> Linné, 1758	23	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	<i>Carabus linnei</i> Panzer, 1810	22	178	15	13	199	213	451	740	24	48	81	27
11	<i>Carabus violaceus</i> Linné, 1787	35	61	19	20	27	23	33	57	11	34	36	22
12	<i>Abax schueppeli</i> (Germar, 1839)	23,3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	<i>Calathus melanocephalus</i> (Linné, 1758)	7,2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
14	<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	7,9	1	0	2	8	2	6	12	1	1	0	0
15	<i>Carabus scheidleri</i> Duftschmid, 1812	30	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0
16	<i>Carabus auronitens</i> Fabricius, 1792	26	49	50	29	70	28	92	94	21	39	43	89
17	<i>Cychrus attenuatus</i> (Fabricius, 1792)	17	5	0	0	0	3	38	8	0	0	0	0
18	<i>Cychrus caraboides</i> (Linné, 1758)	19	47	24	11	57	30	62	92	26	29	48	37
19	<i>Epaphius secalis</i> (Paykull, 1790)	3,9	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
20	<i>Harpalus affinis</i> (Schrank, 1781)	10,2	0	1	3	0	0	0	0	5	3	2	0
21	<i>Harpalus latus</i> (Linné, 1758)	9,3	0	2	0	0	0	4	0	1	0	0	0
22	<i>Harpalus luteicornis</i> (Duftschmid, 1812)	7,5	0	0	1	0	0	0	1	3	3	0	1
23	<i>Harpalus quadripunctatus</i> Dejean 1829	10,5	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0
24	<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer, 1774)	13,8	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0
25	<i>Leistus piceus</i> Frölich, 1799	8,3	2	4	2	0	0	1	0	1	1	0	0
26	<i>Molops piceus</i> (Panzer, 1793)	13,4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	<i>Nebria brevicollis</i> (Fabricius, 1792)	11,5	2	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
28	<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1779)	5	1	12	0	1	2	1	2	1	8	6	7
29	<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid, 1812)	5	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
30	<i>Platynus assimilis</i> (Paykull, 1790)	7,8	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
31	<i>Poecilus cupreus</i> (Linné, 1758)	12,1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
32	<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	10,7	0	0	2	0	0	0	0	5	0	0	0
33	<i>Pterostichus aethiops</i> Panzer, 1796	12,8	2	0	4	2	9	6	2	0	0	0	0
34	<i>Pterostichus burmeisteri</i> Heer, 1838	13,5	16	0	0	0	3	0	2	0	0	1	1
35	<i>Pterostichus foveolatus</i> (Duftschmid, 1812)	13,3	52	27	9	44	14	47	87	17	12	13	0
36	<i>Pterostichus melanarius</i> (Linnaeus, 1758)	15,7	4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
37	<i>Pterostichus niger</i> (Schaler, 1783)	18,5	1	2	1	0	0	0	0	4	0	0	0
38	<i>Pterostichus nigrita</i> (Fabricius, 1792)	11	18	9	43	13	41	17	44	22	7	12	9
39	<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1796)	6,1	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0
40	<i>Pterostichus unctulatus</i> (Duftschmid, 1812)	6,9	202	73	124	318	257	665	756	58	33	116	55
41	<i>Trechus latus</i> Putzeys, 1847	4,5	0	0	12	3	50	22	4	2	0	0	0
42	<i>Trechus striatulus</i> Putzeys, 1847	3,5	4	3	11	4	0	29	9	1	0	0	0
43	<i>Trechus pulchellus</i> Putzeys, 1846	3,3	1	1	7	7	11	12	50	2	1	0	0



Ryc. 1. Krzywe rarefakcji dla zgrupowań biegaczowatych na terenach sukcesyjnych i w lasach w okolicach Kudłonia.  
Fig. 1. Rarefaction curves of ground beetle assemblages on succession and natural forest localities in the vicinity of Kudłoń.

## WYNIKI

W trakcie dwuletnich badań terenowych zebrano ogółem około 7 tysięcy chrząszczy należących do 43 gatunków (Tab. 2). Krzywe rarefakcji dla całości zgrupowań, obszarów leśnych i sukcesyjnych (Ryc. 1) wskazują, iż z terenu badań należy się spodziewać co najmniej 45 gatunków. Jeśli weźmiemy pod uwagę tylko powierzchnie leśne, liczba spodziewanych gatunków zmniejsza się do około 40. Na terenach pogradacyjnych ich liczba szacowana jest na około 35. Utrzymanie natomiast na jednym terenie całego spektrum stadiów sukcesyjnych znacznie wzbogaca regionalną pulę występujących tu taksonów.

Selekcja postępująca analizy redundancji wskazuje na trzy czynniki, które w istotny sposób opisują zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych (Ryc. 2). Z pierwszą osią ordynacyjną, opisującą 71% wariacji relacji pomiędzy gatunkami a czynnikami środowiskowymi korelują prowadzone zabiegi i procent pokrycia przez drzewa (odpowiednio  $R_{\text{ważone}} = -0.73$ ,  $R_{\text{ważone}} = 0.86$ ). Druga oś (17% wariacji) związana jest z procentem pokrycia przez rośliny zielne ( $R_{\text{ważone}} = -0.84$ ).

Trzy wskaźniki różnorodności gatunkowej (wskaźnik Simpsona, Shannona oraz alfa Fishera) skorelowane są dodatnio z prowadzonymi na obszarach gradacyjnych zabiegami pielęgnacyjnymi.

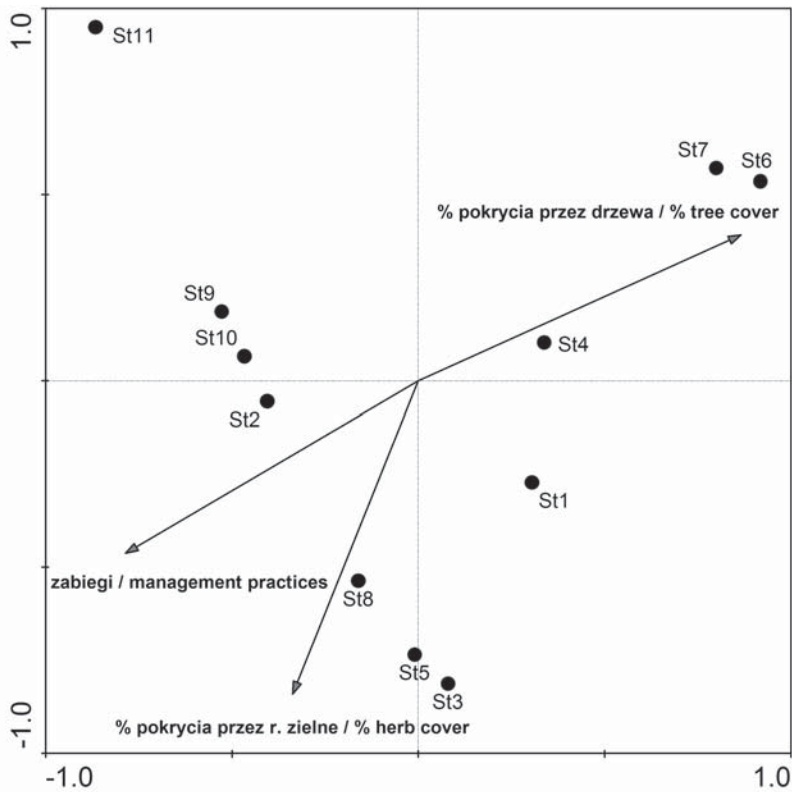
Pozostałe wskaźniki określające estymowaną liczbę gatunków zwiększają swe wartości na obszarach bardziej stabilnych (Ryc. 3). Najważniejszym jednak czynnikiem opisującym stabilność obszarów pogradacyjnych jest ogólna biomasa zgrupowania oraz jego liczebność.

Ogólny model liniowy dla biomasy i pierwszej osi ordynacyjnej wskazuje, że prowadzenie zabiegów powoduje zmniejszenie ogólnej biomasy zgrupowania, a co za tym idzie następuje wolniejsza rekolonizacja terenów pogradacyjnych przez reprezentantów *Carabidae*.

Krzywe liczebności w szeregu dominacyjnym dla zgrupowań lasów, wskazują, że na obszarach, gdzie nieprowadzone są zabiegi wzrasta ogólna biomasa gatunków wśród dominantów w zgrupowaniu. Kształt krzywej obszarów pogradacyjnych bez zabiegów usuwania martwego drewna jest bardziej zbliżony do krzywej zgrupowań leśnych, co wskazuje na szybszy proces regeneracji i odtwarzania zgrupowań po powstałych zaburzeniach.

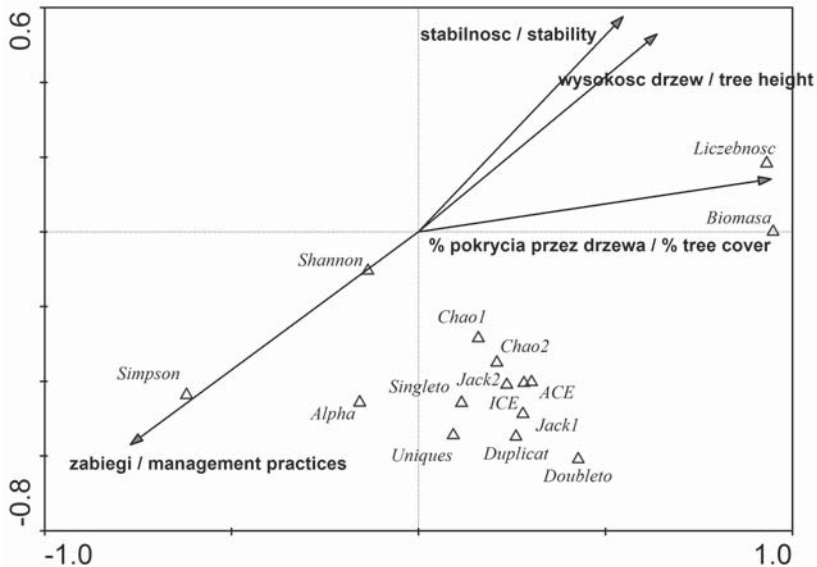
## DYSKUSJA

Przeprowadzone powyżej analizy wskazują, iż zaburzenia spowodowane gradacją owadów mogą przyczynić się do wzrostu ogólnej puli gatunkowej



Ryc. 2. Diagram zróżnicowania zgrupowań biegaczowatych (St 1–11) w gradiencie czynników środowiskowych na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji.

Fig. 2. Biplot of forward selection of redundancy analysis of ground beetle assemblages on investigated sites (St 1–11) in the gradient of significant factors.



Ryc. 3. Diagram ordynacyjny na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji dla parametrów struktury zgrupowań biegaczowatych i istotnych statystycznie czynników środowiskowych.

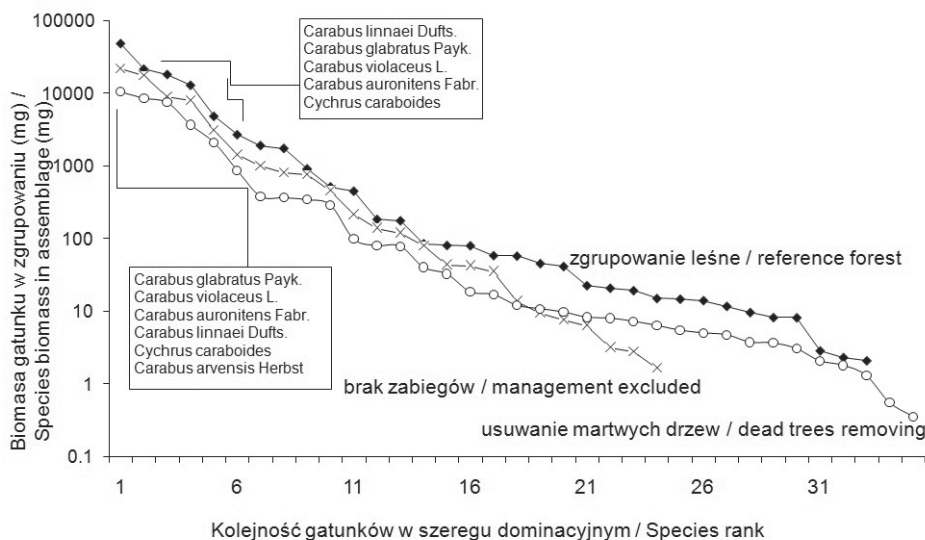
Fig. 3. The ordination diagram of ground beetle structure and diversity indices followed by forward selection of redundancy analysis.

w skali lokalnej. Utrzymywanie jedynie terenów zalesionych powoduje, iż szereg gatunków charakterystycznych dla pośrednich stadiów sukcesyjnych nie utrzymuje się w tak zaplanowanym systemie. Ich obecność często zależy od drastycznego zmniejszenia liczebności gatunków dominujących. Są to z reguły gatunki – specjaliści środowiskowi, bardzo wrażliwi na zmiany w ich otoczeniu, a jednocześnie wygrywający konkurencję z innymi gatunkami. Pod wpływem zaburzeń uwalniane są zajęte wcześniej przez dominatorów nisze, które natychmiast zajmowane są przez gatunki o szerszej tolerancji ekologicznej. W rezultacie następuje zwiększenie ogólnej różnorodności biologicznej. Taki schemat doskonale pasuje do modelu średnich zaburzeń zaproponowanego przez Connella (1978). W bardziej zaburzonym systemie następuje uwalnianie zajętych już nisz, które natychmiast są zajmowane przez inne gatunki. Jeśli zaburzenia spowodowane gradacją szkodnika przyczyniałyby się do obniżenia bogactwa gatunkowego, należałoby się spodziewać takich zależności w niniejszym opracowaniu. Nie stwierdzono jednakże zależności spodziewanej liczby gatunków od jakiegokolwiek czynnika środowiskowego.

Na uwagę zasługuje również pozytywna zależność pomiędzy parametrem prowadzonych zbiegów a wskaźnikami różnorodności gatunkowej

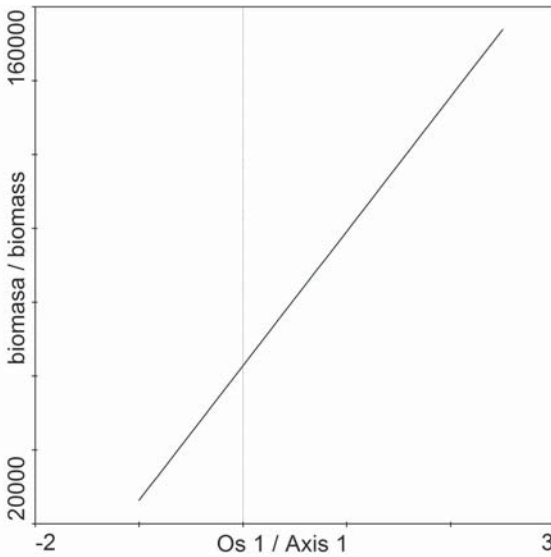
Shannona i Simpsona. Taka sytuacja może mieć miejsce w przypadku, gdy spotykają się w danym miejscu gatunki z dwu różnych środowisk: terenów otwartych i otaczających je kompleksów leśnych. Większość gatunków biegaczy to generaliści środowiskowi, nie stroniący od eksploracji terenów otwartych, takich jak zręby czy polany śródleśne (Niemelä i in. 1993; Haila i in. 1994; Spence i in. 1994). Nawet na powierzchniach będących pośrednimi stadiami sukcesyjnymi pojawiają się gatunki typowo leśne (Ryc. 4). Taka sytuacja może mieć miejsce tylko wtedy, gdy istnieje źródło potencjalnych migrantów na tereny otwarte, czyli las. Gdyby jednak skala powstałego zaburzenia była o wiele większa (większy obszar), sytuacja taka mogłaby się nie zdarzyć.

Jedynymi dobrymi parametrami zgrupowań związanymi z procesami sukcesyjnymi były liczebność i ogólna biomasa. Oba te parametry korelowały dodatkowo ze stopniem pokrycia przez drzewa oraz stabilnością danego ekosystemu. Zależność tę można również wytłumaczyć teorią źródeł i ujść. Niezaburzone ekosystemy, charakteryzujące się dużym przyrostem populacji chrząszczy, tzw. źródła w teorii Pulliama (1988), są rezerwuarem osobników, które w miarę przegęszczania populacji migrują w kierunku powierzchni pogradacyj-



Ryc. 4. Krzywe biomasy w szeregu dominacyjnym biegaczowatych dla zgrupowań leśnych (l), pogradacyjnych bez prowadzonych zabiegów (z) oraz pogradacyjnych z zabiegami usuwania drzew (s).

Fig. 4. Rank-biomass curves of forest (l), spontaneous succession (z) and managed succession ground beetle assemblages (s).



Ryc. 5. Ogólny model liniowy zależności pomiędzy całkowitą biomasa zgrupowania biegaczowatych i pierwszej osi ordynacyjnej analizy redundancji odzwierciedlającej prowadzone zabiegi pielęgnacyjne (Os).

Fig. 5. General linear model of relationship between overall biomass of assemblages and limitation of management practices (Os).

nych – ujęć. Za dyspersję biegaczy odpowiedzialna jest, oprócz bliskiego sąsiedztwa stanowisk, mała odległość od źródła, za które można uznać niezaburzone lasy górnoeregłowe Gorczańskiego Parku Narodowego. Wzrastający stopień zaburzeń środowiskowych zazwyczaj uważany jest za czynnik obniżający zagęszczenie populacji i prawdopodobieństwo przeżycia (Grossman i in. 1982; Sousa 1984; Norton i in. 1995), a także bogactwo gatunkowe. W badaniach Koivuli i innych (2002) występowanie starszego lasu – źródła, miało pozytywny wpływ na liczebność gatunków leśnych. Podobnej zależności należy się dopatrywać również w GPN.

Nie dziwi również największa biomasa biegaczy na obszarach o największej stabilności. W wielu pracach wykazano, iż biegacze posiadające większe rozmiary ciała są liczniejsze na terenach stabilnych (Ryc. 5) (Szyszko 1983). W każdym z typów ekosystemów (zarówno w lasach jak i na terenach pogradacyjnych) dominowały gatunki o dużych rozmiarach ciała, jednakże w miarę wzrostu zaburzeń liczebność każdego z nich sukcesywnie malała. Gatunki o dużych rozmiarach ciała są szczególnie narażone na wyginiecie spowodowane zmianą czynników śro-

dowiskowych, gdyż w większym stopniu inwestują zarówno w swoje ciało jak i w potomstwo (Grüm 1975). Gatunki takie mają również z reguły dłuższy cykl życiowy (szczególnie stadium larwalnego), a przez to są bardziej wrażliwe na zaburzenia w warstwie gleby (Blake i in. 1994). Również wymagania pokarmowe dużych gatunków są węższe niż gatunków o małych rozmiarach ciała (Hengeweldt 1980), co znacznie obniża ich sukces reprodukcyjny, gdy baza pokarmowa jest mało przewidywalna.

## PIŚMIENNICTWO

- Blake S., Foster G.N., Eyre M.D., Luff M.L. 1994. Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles. *Pedobiologia* 38: 502–512.
- Capecki Z. 1982. Masowe wystąpienie zasnui wysokogórskiej *Cephalcia falleni* (Dalm.) (Pamphiliidae, Hymenoptera) w Gorcach. *Sylwan* 126, 4: 41–50.
- Ciołkosz A., Miszalski J., Olędzki J.R. 1999. Interpretacja zdjęć lotniczych. PWN, Warszawa.
- Connell J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- Collwell R. 1994–2000. EstimateS v. 6.1. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. University of Connecticut, USA.
- Colwell R.K., Coddington J.A. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)* 345: 101–118.
- Esseen P.A., Ehnström B., Ericson L., Sjöberg K. 1992. Boreal forests – the focal habitats of Fennoscandia. [In:] L. Hansson (ed.), *Ecological Principles of Nature Conservation*: 252–325. Elsevier, London.
- Esseen P.A., Ehnström B., Ericson L., Sjöberg K. 1997. Boreal forests. *Ecological Bulletin* 46: 16–47.
- Fries C., Johansson O., Pettersson B., Simonsson P. 1997. Silvicultural models to maintain and restore natural stand structures in Swedish boreal forests. *Forest Ecology and Management* 94: 89–103.
- Grossman G.D., Moyle P.B., Whitaker J.O. 1982. Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indian stream fish assemblage:

- a test of community theory. *The American Naturalist* 129: 423–454.
- Grüm J. 1975. Mortality patterns in carabid populations. *Ekologia Polska* 23: 649–665.
- Haila Y., Hanski I.K., Niemelä I.K., Punntila P., Raivio S., Tukka H. 1994. Forestry and the boreal fauna: matching management with natural forest dynamics. *Annales Zoologici Fennici* 31: 187–202.
- Hengeveld R. 1980. Qualitative and quantitative aspects of the food of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*): a review. *Netherlands Journal of Zoology* 30: 555–563.
- Hurka K. 1996. *Carabidae* of the Czech and Slovak Republics. Kabourek, Zlin.
- Jarošik V. 1989. Mass vs. length relationship for carabid beetles (*Col. Carabidae*). *Pedobiologia* 33: 87–90.
- Joongman R.H.G., Ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.R. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press, New York.
- Koivula M., Kukkonen J., Niemelä J. 2002. Boreal carabid beetle (*Coleoptera: Carabidae*) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodiversity and Conservation* 11: 1269–1288.
- Loch J., Chwistek K., Wężyk P., Małek S., Pająk M. 2001. Natural regeneration versus tree planting in the subalpine spruce forest *Plagiothecio-Piceetum tatricum* of the Gorce National Park (Southern Poland). *Nature Conservation* 58: 5–15.
- Magurran A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Niemelä J., Langor D.W., Spence J.R. 1993. Effect of clear-cut harvesting on boreal ground beetle assemblages (*Coleoptera, Carabidae*) in western Canada. *Conservation Biology* 7: 551–561.
- Norton D.A., Hobbs R.J., Atkins L. 1995. Fragmentation, disturbance, and plant distribution: mistletoes in woodland remnants in the Western Australia wheat belt. *Conservation Biology* 9: 426–438.
- Pulliam H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 132: 652–661.
- Rassi P., Alanen A., Hakalisto S., Hanski I., Lehtikoinen E., Ohenoja E. 2000. Suomen lajien uhanalaisuus 2000. Uhanalaisten lakien II seuranta-töryhmä Finnish Ministry of Environment.
- Simberloff D.S. 1978. Colonization of stands by insects: immigration, extinction and diversity. [In:] L.A. Mound, N. Waloff (eds), *Diversity of Insect Faunas. Symposium of the Royal Entomological Society of London* 9: 139–153. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Sousa W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353–391.
- Spence J.R., Niemelä J.K. 1994. Sampling carabid assemblages with pitfall traps: the madness and the method. *Canadian Entomologist* 126: 881–894.
- Szwagrzyk J. 2000. Rozległe naturalne zaburzenia w ekosystemach leśnych: ich zasięg, charakter i znaczenie dla dynamiki lasu. *Wiadomości Ekologiczne* 46: 3–19.
- Szyszek J. 1983. *State of Carabidae fauna in fresh pine forest and tentative valorization of this environment*. Agricultural University Press, Warsaw.

## SUMMARY

The influence of spontaneous and managed regeneration of natural forest on ground beetle communities was investigated in the Gorce National Park. During two years of intensive studies 7 thousand specimen of 43 ground beetle species were identified (Tab. 2). Rarefaction curves of forest and succession assemblages indicate positive effect of deforestation on general species pool in the examined region (Fig. 1). The biplot of forward selection of redundancy analysis (Fig. 2) of ground beetle assemblages on investigated sites (St 1–11) in the gradient of significant factors showed the influence of three main factors: management, cover by herbs and trees. The two first axes described 88% of variation of species-environment relations. The ordination diagram of ground beetles' structure and diversity indices showed strong relationship between biomass of assemblage and the cover by trees (Fig. 3). The rank-biomass curves of spontaneous and managed succession assemblages indicate faster regeneration of the forest floor communities without any human activity (Fig. 4). The General Linear Model (Fig. 5) supported the negative role of management practices in the forest on the biomass of ground beetles. Our results indicate negative role of clear cutting after sawflies outbreak in recreation of forest floor communities.