

Rozdział XI

JAKIE WARUNKI DECYDUJĄ O SUKCESIE GATUNKÓW INWAZYJNYCH

What circumstances matter to succes of invasive species

Lucyna Andrzejewska *

Anna Kajak **

Lucyna Wasilewska

* Centrum Badań Ekologicznych
(d. Instytut Ekologii) Polskiej Akademii Nauk,
05-092 Łomianki k. Warszawy;
e-mail: lucyna.andrzejewska@hotmail.com;

** annakajak@wp.pl; cbe@cbe-pan-pl

Rozdziały

1. Czy różnorodność gatunkowa i rozbudowana sieć troficzna ekosystemu hamuje inwazje?
2. Kolonizacja nowych terenów przez gatunki pionierskie
3. Wnioski

Literatura

Streszczenie / Summary

Czy różnorodność gatunkowa i rozbudowana sieć troficzna ekosystemu hamuje inwazje?

Inwazje obcych gatunków stają się coraz bardziej powszechne wobec nasilających się kontaktów między krajami i kontynentami, coraz intensywniejszej wymianie towarów i coraz częstszymi dalekimi podróżami. Znaczenie ma też problem ocieplenia klimatu i innych rozległych zmian w gospodarce środowiskiem, jakie zachodzą na świecie i tworzą nowe przestrzenie czekające na zajęcie. W artykule rozważamy warunki, które sprzyjają wnikaniu do ekosystemu gatunków obcych oraz cechy charakterystyczne dla gatunków pionierskich, takich, które pojawiają się jako pierwsze w nowo zagospodarowanym terenie.

Pytanie o to, czy bogactwo miejscowych gatunków powoduje, że ekosystem jest odporny na inwazje wydaje się bardzo ważne dla przeciwdziałania tym zjawiskom. Takim środowiskiem, które uchodzi za najbardziej różnorodne w porównaniu z innymi piętrami ekosystemu, jest gleba. Dotyczy to zwłaszcza mikroświata – bakterii i grzybów. Mówi się, że gleba to las tropikalny dla ubogich (Coleman i Whitman 2005). Oceny bogactwa gatunkowego bakterii przeprowadzone przy użyciu technik molekularnych w borach Norwegii, a więc na terenie nie najbogatszym w gatunki, wykazały występowanie 20 000 – 40 000 gatunków w każdym gramie gleby (Lavelle i Spain 2001). Ponadto na każdym metrze kwadratowym występuje blisko 1000 gatunków bezkręgowców (Hågvar 1998).

Postawiono więc pytanie, czy w glebie rzadziej zdarzają się inwazje, niż w piętrze nadziemnym. Aby udzielić odpowiedzi porównano jak są rozmieszczone inwazyjne gatunki stawonogów lądowych w różnych piętrach roślinno-

ści. Za podstawę posłużyły stawonogi, ponieważ jest to grupa zwierząt, do której należy wiele gatunków, które część życia spędzają w glebie, ale i takie, które występują wyłącznie w piętrach nadziemnych. Na podstawie spisu gatunków obcych w Polsce (Internet 2008: www.iop.krakow.pl/gatunkiobce) można stwierdzić, że wśród wymienionych tam 45 gatunków stawonogów, tylko około 7% żeruje w glebie, a 20% stanowią łącznie gatunki żerujące i zimujące w glebie. Porównano to z analogiczną liczbą przypadkowo dobranych gatunków, spośród nieinwazyjnych, należących do tych samych rzędów co poprzednio rozpatrywane. Okazuje się, że w tak dobranej grupie stawonogów nie-inwazyjnych 57% przechodzi przez glebę, w tym 33% tam żeruje. Udział stadiów glebowych jest więc wielokrotnie większy w grupie nieinwazyjnej (tab. 1).

Tabela 1. Porównanie rozmieszczenia gatunków stawonogów inwazyjnych i nieinwazyjnych w glebie i piętrze nadziemnym (udział procentowy w nawiasach)

Table 1. Distribution of invasive and native arthropod species above and below ground (per cent in parentheses)

	Żerujące w glebie <i>Feeding in soil</i>	Zimujące w glebie <i>Overwintering in soil</i>	Suma związanych z glebą <i>Sum of soil inhabitants</i>	Przebywające w piętrze nadziemnym <i>Aboveground inhabitants</i>
Liczba gatunków inwazyjnych <i>Number of invasive species</i>	3 (6,7)	6 (13,3)	9 (20,0)	36 (80,0)
Liczba gatunków nieinwazyjnych <i>Number of native species</i>	15 (33,3)	11 (24,0)	26 (57,3)	19 (42,7)

W glebie jednak też zdarzają się inwazje na wielką skalę. Najbardziej znana to inwazja dżdżownic w lasach Ameryki Północnej, zawleczonych z Europy, która nastąpiła w ciągu ostatnich dwudziestu lat. W Ameryce lodowiec zniszczył dżdżownice i powtórna kolonizacja następowała bardzo powoli. Dżdżownice były rzadkością, lecz wprowadzone przypadkowo gatunki inwazyjne spowodowały is-

totne zmiany w środowisku leśnym. Nastąpiła redukcja warstwy ściółki i zawartości materii organicznej gleby, także zmiany biomasy i aktywności mikroorganizmów, podwyższenie wartości pH i ciężaru objętościowego gleby oraz zmiany w krążeniu pierwiastków i składzie gatunkowym zbiorowisk roślinnych, zmniejszenie ich różnorodności (Scheu i Parkinson 1994; Bohlen i in. 2004; Eisenhauer i in. 2007). Sprzyjają one roślinom nie mającym mikoryzy. Wnoszenie przez te zwierzęta ściółki i humusu w głąb gleby powoduje przekształcenie próchnicy typu mor w mull. Następuje większe wymywanie azotu i fosforu. Działanie dżdżownic w lasach, ze względu na mieszanie materii organicznej do głębokości 30 cm można porównać do orki. Pod ich wpływem zmienia się też zagęszczenie rodzimej fauny. Wprowadzenie dżdżownic zmniejsza retencję wody deszczowej, co może prowadzić do przesuszenia i przebudowy ekosystemu na bardziej sucholubny. Trzeba jednak pamiętać, że sukcesja w lesie odbywa się bardzo powoli, badania przeprowadzone obejmują okres zaledwie kilkuletni. Wnioski mogą więc ulec zmianie. Efekty zależą też od składu gatunkowego wprowadzonych dżdżownic i od składu roślinności lasu. Bory trudniej się poddają inwazji niż lasy liściaste.

Inwazja obcych gatunków dżdżownic występuje też na terenach uprawnych. Europejskie dżdżownice dokonały kolonizacji niemal wszystkich kontynentów.

Analizowano też w jakich ekosystemach najczęściej dochodzi do inwazji. Wykorzystana została, tak jak poprzednio, lista stawonogów inwazyjnych stwierdzonych w Polsce. Poszukiwano jak wiele z nich opanowało ekosystemy naturalne, bogate w gatunki. I tu podobnie, jak przy przeprowadzonej analizie rozmieszczenia w poszczególnych piętrach ekosystemu, okazało się, że tylko 7% gatunków inwazyjnych występuje w ekosystemach naturalnych – w lasach. Większość stanowią gatunki szklarni, magazynów lub różnych upraw – parków, sadów i pól (tab. 2).

Gałęcka (1966, 1962, 1968) i Kaczmarek (1955 a i b, 1969) opisują mechanizmy obrony przed inwazją obcych

gatunków szkodników (stonka ziemniaczana, mszyca brzoskwiniowa) na uprawach ziemniaków. Chodzi przede wszystkim o redukcję liczebności stonki ziemniaczanej powodowaną przez drapieńce. Kaczmarek (1955b) na podstawie swoich obserwacji wykazał, że redukcja (do IV stadium larwalnego) wahała się między 90 a 100%. Redukcja nasila się w miarę wzrostu liczebności gatunku inwazyjnego. Działanie drapieńców jest bardzo zależne nie tylko od zagęszczenia populacji szkodnika, ale też od sposobu rozmieszczenia jego populacji w terenie, od wielkości poszczególnych złóż jaj, od liczby złóż na roślinie i liczby zainfekowanych roślin. Zaobserwowano też dodatnią zależność między stopniem wyżerania jaj stonki, a liczebnością mszyc, ponieważ mszyce przywabiają biedronki. Zasadniczą rolę odgrywa też sposób zagospodarowania krajobrazu. Obecność wysp leśnych czy wszelkich innych enklaw trwałej roślinności (na przykład nieużytków, miedz itp.), w których drapieńce mogą się schronić w czasie zabiegów uprawowych i w których mogą przetrwać, sprzyja wzrostowi ich liczebności i nasila redukcję szkodników. Gałęcka (1966) zwraca uwagę, że na polach położonych w pobliżu lasu mszyce były mniej liczne, niż w terenach bezleśnych.

Regulacja działa sprawnie dzięki obecności dwu grup drapieńców – polifagicznych i stenofagicznych (Kaczmarek 1969). Przy wzroście zagęszczenia populacji ofiar najszybciej następuje reakcja grupy drapieńców polifagicznych, wielożernych. Są to zwierzęta o stosunkowo długim cyklu życiowym, które po prostu są zawsze obecne w środowisku. Potrafią szybko zmienić rodzaj pokarmu, przetrwać się na te gatunki, które są właśnie najliczniejsze, a także mogą gromadzić się w miejscach, gdzie jest dużo potencjalnych ofiar, ale nie mogą szybko się rozmnożyć. Wobec tego działają szybko, ale nie są skuteczne przy bardzo dużych wzrostach zagęszczenia. Drapieńce wyspecjalizowane natomiast, mają cykl życiowy dopasowany do zmian liczebności populacji ofiary, ale z reguły działają z opóźnieniem. Gdy powiększają się zasoby gatunku, do którego są przystosowane, intensywnie się mnożą i po upływie pewnego czasu stają się dostatecznie liczne, żeby zredukować wzrost populacji ofiary. Do pierwszej grupy należą na przykład takie zwierzęta jak pająki, chrząszcze biegaczowate, mrówki. Do drugiej błonkówki – parazytoidy, biedronki, złotooki, pewne pluskwiaki. Można wykazać, że do inwazji dochodzi przede wszystkim tam, gdzie jest słaby układ biocenotyczny, gdzie jest zbyt mało wrogów, którzy mogą zagrozić najeźdźcom i konkurentów do zasobów pokarmowych.

Czyli na podstawie przytoczonych powyżej danych można wnioskować, że wielogatunkowe układy są skuteczniej chronione przed inwazjami, niż zubożone.

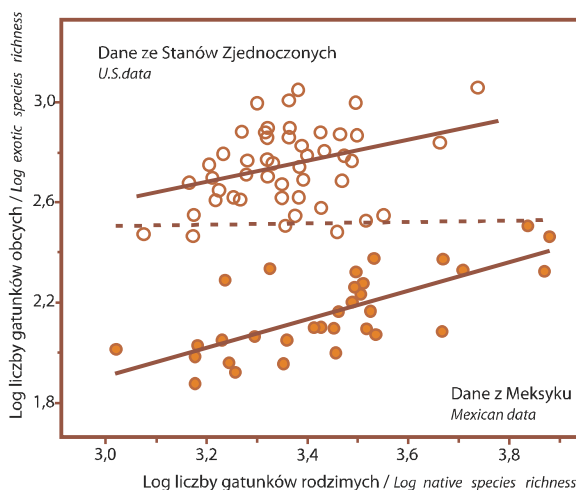
Z drugiej strony jednak w literaturze ekologicznej omawiany jest szeroko tzw. paradoks inwazji. Stwierdza się, że w pewnych sytuacjach bogactwo gatunkowe przeciwdziała inwazjom, w innych jednak dzieje się wręcz przeciwnie (Stachowicz i in. 2002; Stohlgren i in. 2005; Friedley i in. 2007; ryc. 1).

Jeżeli w jakimś ekosystemie, czy większej jednostce – zlewni bądź regionie – istnieją warunki sprzyjające bogactwu gatunków, sprzyja ono nie tylko gatunkom miejscowym, ale też gatunkom najeźdźców, które chętnie osiedlają się w takim terenie. Zauważa się to zwłaszcza wtedy,

Tabela 2. Środowiska najczęściej opanowywane przez gatunki inwazyjnych stawonogów

Table 2. Habitats most often colonized by invasive arthropod species

	Liczba gatunków <i>Number of species</i>	%
Szklarnie i magazyny <i>Green houses and stores</i>	15	35,7
Kompost, stogi siana <i>Compost, hay stacks</i>	6	14,3
Parki miejskie, sady <i>Urban parks, orchards</i>	13	31,0
Pola uprawne <i>Cultivated fields</i>	5	11,9
Lasy <i>Woodlands</i>	3	7,1
Ogółem / <i>Total</i>	42	100,0



Rycina 1. Zależność między bogactwem rodzimych gatunków roślin, a liczbą gatunków inwazyjnych na podstawie danych ze Stanów Zjednoczonych i Meksyku. Linia przerywana – regresja na podstawie wszystkich danych (wg Fridley i in. 2007).

Figure 1. Richness of native and exotic plants in the United States and Mexico. The dashed line is linear regression on both data sets; solid lines are regressions within data sets. (after Fridley et al. 2007).

gdy rozpatruje się jakiś duży obszar, o skali krajobrazu lub większej, o dużym zróżnicowaniu środowiskowym. Wielość nisz sprzyja dużej liczbie gatunków, tak miejscowych jak obcych. Zarazem jednak autorzy przyznają, że w tropikach, gdzie jest bardzo duża bioróżnorodność, inwazje są bardzo rzadkie. Starają się to tłumaczyć ubóstwem tamtejszych gleb i ich zakwaszeniem. Uważają, że szczególnie narażone na inwazje są żyzne gleby i tereny otwarte, specjalnie tam, gdzie częste są zaburzenia, które zmniejszają liczbę miejscowych gatunków.

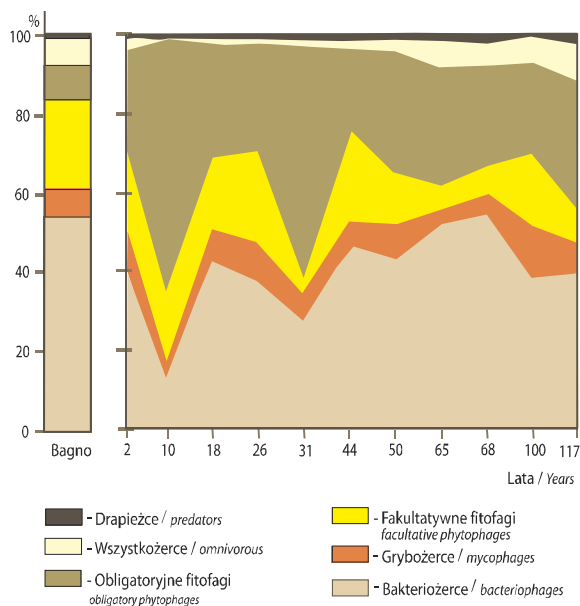
Kolonizacja nowych terenów przez gatunki pionierskie

Obok inwazji obcych gatunków zjawiskiem powszechnym jest kolonizacja wszelkich terenów nowych lub zdewastowanych – takich jak na przykład pola uprawne, tereny zalewowe, hałdy, poręby leśne itp. Ta kolonizacja może powtarzać się cyklicznie np. na uprawach. Jest grupa gatunków pionierskich, które występują masowo tylko na nowych terenach, w miarę postępującej sukcesji tracą na znaczeniu (Wissinger 1997). Porównamy tu właściwości gatunków pionierskich należących do 3-ch grup systematycznych i różnych grup troficznych. Będą to roślinożerne nicienie żyjące w glebie, roślinożerne owady piętra roślinności zielnej i drapieżne pająki, polujące na powierzchni gleby.

Niektóre zmiany ilościowe w zgrupowaniach nicieni *Nematoda* glebowych uzależnione od stanu środowiska – *Paratylenchus* sp. jako grupa gatunków pionierskich

Nicienie zajmują ważną pozycję w troficznej sieci organizmów glebowych, ponieważ spełniają wiele funkcji. Są wśród nich konsumenci 1 rzędu (fitofagi) lub drugiego rzędu (drapieżcy) i konsumenci destruentów (głównie bakterie i grzy-

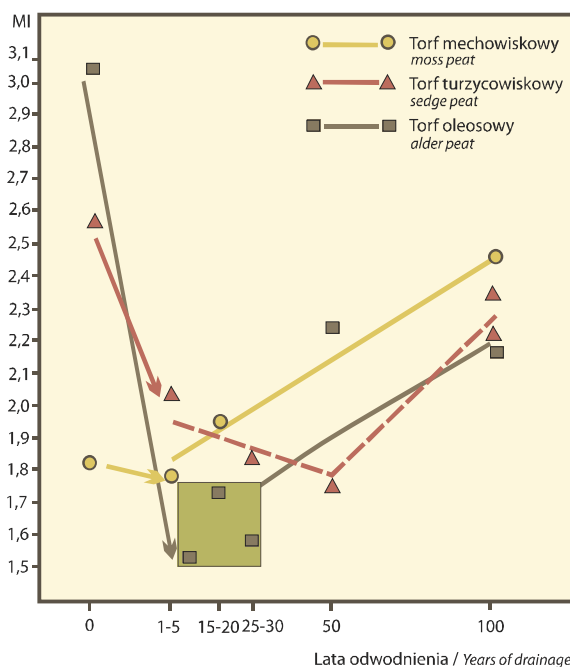
bożerce), a także wszystkożerce. Wpływają one na procesy glebowe i odzwierciedlają te procesy w strukturach swoich zgrupowań (Bongers 1990, 1999; Wasilewska 1991 b, 1995; Bongers i Bongers 1998; Bongers i Ferris 1999; Ferris i in. 2001; Neher 2001; Yeates 2003). Dlatego też nie należy ich pomijać, gdy chcemy rozpoznać przyczyny zmian w ekosystemach. Istnieją liczne dowody na to, że zmiany w występowaniu i obfitości różnych grup troficznych nicieni mają związek z zamierzoną czy też niezamierzoną przez człowieka, zmianą środowiska. Są one użytecznymi wskaźnikami stanu środowiska. Ich rola jako bioindykatorów wynika z faktu, że są grupą bogatą w gatunki i reagują szybko na czynniki destrukcyjne. Nie bez znaczenia jest też, że próby do oceny ich liczebności pobiera się z łatwością. Jednak przynależność niektórych gatunków do grup troficznych czy funkcjonalnych oraz wielofunkcyjna rolą wszystkożerców nie są w pełni wyjaśnione i są nadal przedmiotem badań. Brak możliwości pełnych oznaczeń gatunkowych w sytuacji licznych prób wymaganych w badaniach ekologicznych tu przełamano przez rozeznania na poziomie rodzajów, a nawet rodzin, zwłaszcza, gdy dysponujemy wiedzą o strategii życiowej poszczególnych jednostek systematycznych nicieni.



Rycina 2. Zmiany struktury troficznej nicieni glebowych (udział grup w %) w toku sukcesji wtórnej w okresie od 2 do 117 lat po osuszeniu bagien Biebrzańskich i ich użytkowania jako łąki trwałe. Bagno oznacza stanowiska na nie odwodnionych torfowiskach naturalnych. Liczba badanych stanowisk wynosi 30. Cechą najbardziej charakterystyczną jest wzrost udziału nicieni drapieżnych i wszystkożernych oraz zmniejszenie udziału fitofagów obligatoryjnych wraz z sukcesją (wg Wasilewskiej 2006).

Figure 2. Changes in trophic structure in community of soil nematodes (% trophic groups) during the secondary succession (2- 117 years) in Biebrza Wetlands after drainage and their use as permanent meadows. Bagno – means sites on undrained wetlands. Total number of study sites = 30. The most characteristic community feature is an increase in percentage of predatory and omnivorous nematodes and decrease in contribution of obligatory plant parasites along the succession (after Wasilewska 2006).

Klasyfikacja gatunków na podstawie ich strategii życiowych typu r-K (Pianka 1970) wprowadzona i opracowana dla nicieni przez Bongersa (1990), zaowocowała powstaniem wskaźnika dojrzałości zespołu czy grupy troficznej (ang. MI – *Maturity Index*). Wskaźnik ten można traktować jako miarę stopnia rozwoju ekosystemu – od przewagi produktywności do przewagi wydajności systemu, zaś skażenia i występujące zakłócenia w środowisku, jako odkształcenia od naturalnego przebiegu sukcesji (Odum 1985; Wasilewska 2002, 2006). Poszczególne jednostki taksonomiczne nicieni, na podstawie strategii życiowych i różnej wrażliwości na stres, zostały zaklasyfikowane do grup, którym nadano odpowiednie rangi od 1 do 5. Rangę 1 nadano grupie kolonizatorów (ang. *colonizers* – c: krótkie cykle życiowe, wysoki stopień reprodukcji, tolerancja na zakłócenia); rangę 5 nadano gatunkom trwałym (ang. *persisters* – p: długie cykle życiowe, słaba zdolność kolonizowania, mała ilość potomstwa, wrażliwość na zakłóce-



Rycina 3. Wskaźnik dojrzałości zespołu nicieni (MI) na łąkach torfowych zróżnicowanych pod względem czasu od odwodnienia i typu torfu w dolinach rzek Biebrzy i Narwi. Punkt „0” oznacza naturalne, nie odwodnione bagna. Strzałki wskazują kierunek zmian po odwodnieniu. MI zmniejsza się drastycznie po przekształceniu bagiennych gleb olesowych w łąkę uprawną. Część zacieniona wskazuje „powierzchnię bioindykacji”, co odpowiada pierwszym 25 latom sukcesji, po osuszeniu gleb pochodzenia olesowego. Jest to okres zbieżny z intensywnym procesem murszenia torfu (wg Wasilewskiej 1994).

Figure 3. Maturity index (MI) of nematode communities in fen meadows differentiated by the time after drainage and type of peat. Data from the Biebrza and Narew valleys. „0” means natural, undrained fens. Arrows indicate the direction of changes after drainage. MI decreases drastically after drainage and transformation of alder carr and into cultivated meadows. The shaded area indicates intensive murching processes during the first 25 years of succession (after Wasilewska 1994).

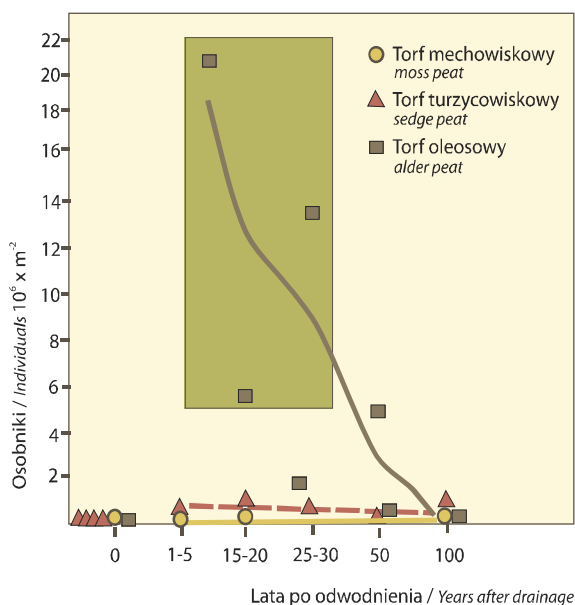
nia). Pozostałe taksony zajęły pozycje pośrednie między „c” a „p”. Wskaźnik dojrzałości zespołu jest sumą wartości na skali c – p dla każdego taksonu, pomnożoną przez proporcję tego taksonu w ogólnej liczebności zespołu. Powyższe stwierdzenia można zilustrować przykładem ukazującym zmianę struktury troficznej (ryc. 2) i wskaźnika dojrzałości sukcesyjnej zgrupowań nicieni (ryc. 3) na osuszonych Bagnach Biebrzańskich. Konsekwencje osuszania bagien, analizowane w oparciu o zespoły nicieni, przedstawiono zgodnie z niżej podanymi wynikami Wasilewskiej (1991c).

Według autorki osuszenie gleb torfowych jest czynnikiem stresującym ekosystem, zaś siła stresu zależy od genety torfu – najsłabsza jest na glebach pochodzących z torfów mechowiskowych (gdzie struktura porów glebowych pozwala na zachowanie dużej wilgotności, mimo odwodnienia), a najsilniejsza na glebach wykształconych z torfów olesowych, najbardziej przesuszonych, o małych zdolnościach retencyjnych, ze względu na strukturę porów. Duży udział mają tam makropory, którymi woda łatwo odpływa i mikropory zawierające wodę niedostępną dla roślin, mało jest natomiast mezoporów, zapewniających retencję wody. Nicienie reagują na ten stres wzrostem aktywności fitofagów oraz bakteriofagów i mykofagów, a spadkiem liczebności pantofagów i drapieżców, uproszczeniem składu gatunkowego i zmniejszeniem przeciętnego ciężaru osobniczego. Konsekwencją tych zmian strukturalnych jest pogorszenie kondycji szaty roślinnej, wzrost stopnia mineralizacji żywej i martwej tkanki roślinnej, szybszy turnover materii organicznej (małe formy) i zmniejszenie stabilności biocenozy (na skutek eliminacji K – strategów). Stopień przesuszenia odwodnionych gleb torfowych pochodzenia olesowego, zagospodarowanych łąkowo, korelował z nasileniem liczebności *Paratylenchus* sp. (ryc. 4).

Takson ten przyjął pozycję superdominanta (20 x 106 osob. x m²) w pierwszych latach po osuszeniu, dominanta (5 x 106 osob. x m²) 25 – 30 lat później, stając się taksonem akcydentalnym po 100 latach od odwodnienia (Wasilewska 1991c). *Paratylenchus* sp., któremu nadano rangę 2 w relacjach r – K selekcji dla nicieni (Bongers 1990) praktycznie zanika w późniejszych etapach sukcesji, a dochodzą do głosu fitofagi zaliczone do wyższych rang jak *Tylenchorhynchus*, *Helicotylenchus*, *Pratylenchus*, *Rotylenchus*, larwy *Heterodera* i larwy *Meloido-gyne* – o rangach 3 i *Longidorus* – o randze 5 (Wasilewska 2006). *Paratylenchus* sp. ma więc cechy gatunku pionierskiego.

Nicienie zaliczane do rodzaju *Paratylenchus* określa się jako migrujące, zewnętrzne pasożyty roślin. Gatunki tego rodzaju należą do najmniejszych fitofagicznych nicieni. Żerują na korzeniach wielu gatunków roślin, mają więc szerokie spektrum roślin żywicielskich. Powodują zahamowanie wzrostu i chlorozę roślin. Uważa się, że wszystkie gatunki rodzaju *Paratylenchus* są odporne na ekstremalne temperatury i wilgotność, szczególnie w stadium 4. Pozwala im to przeżywać okresy drastycznych zmian wilgotności gleby i długie okresy bez odżywiania się. Duża odporność na przesuszenie gleby wyróżnia *Paratylenchus* sp. spośród innych migrujących, ektopasożytniczych fitofagów.

Różne poczynania prowadzące do degradacji środowiska, takie jak przenawożenie azotem mineralnym, a także intensyfikacja zabiegów agrarnych, skażenie kwaś-



Rycina 4. Liczebność *Paratylenchus* sp. na glebach torfowych użytkowanych łąkowo w zależności od liczby lat jakie upłynęły od osuszenia i od typu torfu. (Dolina Biebrzy i Narwi). Rok 0 oznacza nie odwodnione bagna naturalne. Krzywe dopasowywane wielomianem I lub II stopnia. Część zacieniona wskazuje okres po osuszeniu, w którym liczebność *Paratylenchus* sp. można uznać za wskaźnik głębokich zmian strukturalnych w ekosystemie, co jest zbliżone z intensywnym procesem murszenia torfu olesowego (wg Wasilewskiej 1991a).

Figure 4. Numbers of *Paratylenchus* sp. in fen meadow soils differentiated by the time since drainage and the origin of peat (Biebrza and Narew valleys). Year 0 means undrained wetlands. Curves are fitted by I or II degree polynomial. Shaded area indicates the period after drainage, when the *Paratylenchus* sp. can be treated as an index of drastic changes in the ecosystem structure, which corresponds with the intensive mashing process of alder peat. (after Wasilewska 1991a).

nymi deszczami, czy omówione wcześniej osuszenie gleb torfowych, a dalej takie oddziaływania jak uproszczenie składu gatunkowego biocenoz, ujednoczenie warunków środowiskowych (np. monokultury) i powiększanie obszaru pól uprawnych, wiążą się ze wzrostem liczebnym pionierskich gatunków fitofagicznych nicieni (Wasilewska 1991b, 1995, 1997, 2002, 2006).

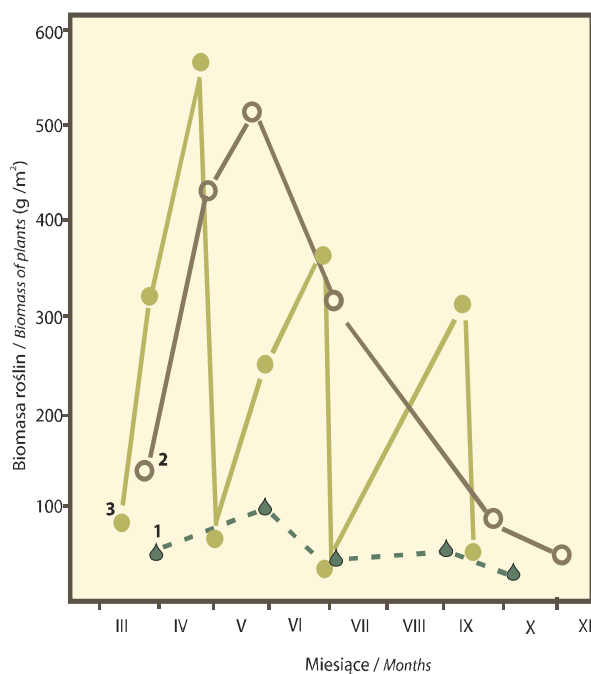
Migracje zwierząt między ekosystemami krajobrazu rolniczego.

Poza inwazjami „dużymi” (geograficznymi) gatunków obcych dla fauny Polski, pewien charakter zjawisk inwazyjnych obserwujemy również w skali mniejszej, lokalnej. Między ekosystemami krajobrazu rolniczo-leśnego migrują zwierzęta zasiedlające ekosystemy, które dotąd nie były przez nie zamieszkałe lub zostały z nich wyeliminowane. Takie zjawiska najczęściej mają miejsce, kiedy dochodzi do mniej lub bardziej dramatycznych zmian w środowiskach (degradacja), po czym następuje ich odbudowa. Degradacje środowisk mogą mieć różne przyczyny i mogą być wywołane: 1) działalnością człowieka (uprawy polowe, wykaszanie roślinności, wprowadzanie jednogatunkowych wieloletnich upraw, np. lasów, stosowanie intensywnej chemii, niszcze-

nie drapieżców, odwodnienia) oraz 2) czynnikami naturalnymi (powodzie, pożary, wichury).

Warunki pokarmowe

Skutki przekształcania środowiska odczuwają przede wszystkim zwierzęta zasiedlające nadziemne warstwy roślin. Szczególnie roślinożerca, dla których rośliny są głównym pokarmem. Deficyt pokarmu w środowisku zasiedlanym przez zwierzęta, jego niedostępność lub nieprzydatność (w przypadku roślinożerców starzenie się roślin, zanieczyszczenie), zmusza je do migracji. Zwierzęta roślinożerne napotyka na niekorzystne warunki w środowiskach, gdzie w wyniku różnych zabiegów gospodarczych wprowadzane są zmiany w naturalnym cyklu vegetacyjnym zespołów roślinnych. Najbardziej dramatyczne zmiany warunków pokarmowo-siedliskowych zachodzą w uprawach polowych, gdzie przynajmniej raz w roku (najczęściej dwukrotnie) zostaje zebrana wszystka roślinność i przeorana gleba. Zmienia się również wilgotność, nasłonecznienie, temperatura środowiska i przestrzeń życiowa. Wiele tych owadów ginie w czasie zbioru plonu i zabiegów uprawowych, część opuszcza środowisko w poszukiwaniu nowych miejsc żerowania. Nowe zespoły zwierząt formują się głównie z imigrantów i tylko takich, które zdolne są szybko zasiedlić nowopowstające zbiorowisko roślinne. W stosunkowo krótkim okresie vegetacji roślin uprawowych tacy imigranci mogą wyprowadzić stadia rozwojowe, które będą zdolne opuścić środowisko, kiedy będzie pozbawione roślin.



Rycina 5. Zmiany biomasy zielonych części roślin na łąkach: nie użytkowanej, uprawianej i koszonej 3 razy w roku oraz na pastwisku. 1 - pastwisko, 2 - łąka nie użytkowana, 3 - koszona 3 razy w roku (Andrzejewskiej 1979).

Figure 5. Changes in green plant biomass in meadows: unused, cultivated and mowed three times of a year and on the pasture. 1 - pasture, 2 - meadow unused, 3 - used and mowed three times of year (after Andrzejewska 1979).

Tabela 3. Sukcesja gatunków skoczków *Auchenorrhyncha* na nowo zasianą łąkę.

Table 3. Species succession of leafhoppers *Auchenorrhyncha* in new seeded meadow.

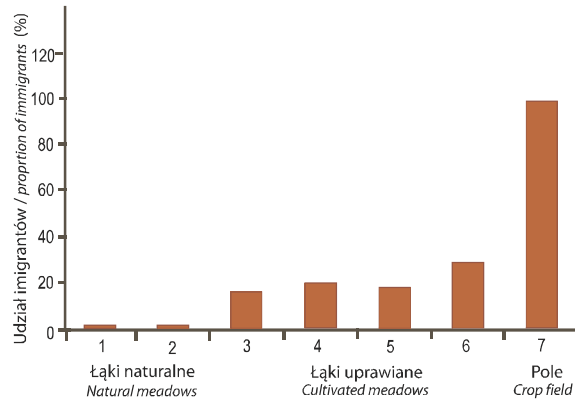
Gatunki / Species	Lata, Miesiące Years, Months				
	1978				1979
	V	VI	VII	VIII	
<i>Javesella pellucida</i>	+	+	+	+	+
<i>Macrosteles laevis</i>		+	+	+	+
<i>Arthaldeus pascuellus</i>			+	+	+
<i>Psammotetix alienus</i>			+	+	+
<i>Macrosteles 6-notatus</i>			+	+	
<i>Deltocephalus pulicaris</i>			+	+	+
<i>Forcipata citrinella</i>				+	+
<i>Elymana sulphurella</i>				+	+
<i>Sorhoanus assimilis</i>					+
<i>Notus flavipennis</i>					+
<i>Streptanus aemulans</i>					+
<i>Athysanus argentarius</i>					+
<i>Philaenus spumarius</i>					+
<i>Doratura stylata</i>					+
<i>Agallia brachyptera</i>					+
larwy / larvae				+	+

Podobne, choć mniej radykalne, zmiany środowiska pokarmowego zachodzą na uprawach łąkowych wykaszanych raz lub trzykrotnie w sezonie oraz na pastwiskach spaszanych przez cały sezon wegetacyjny. Zbieranie plonu i spaszanie roślin wprowadzie zmniejsza bazę pokarmową roślinożerców, ale równocześnie opóźnia starzenie się roślin i ich obumieranie, wydłuża sezon wegetacyjny (ryc. 5), a więc i przydatność dla żerowania i rozwoju roślinożernych owadów (Andrzejewska 1979).

Jakość i biomasa roślin i jej zmienność w czasie sezonu wegetacyjnego oraz zakłócenia warunków abiotycznych wpływają bezpośrednio na liczebność i skład gatunkowy roślinożerców, szczególnie owadów roślinożernych. Do takich należą np skoczki (*Hemiptera* - *Auchenorrhyncha*). Są one liczną, a często najliczniejszą grupą owadów zasiedlających warstwę zielną różnych zbiorowisk trawistych, a także upraw. Jakkolwiek stanowią jednorodną pod względem pokarmowym grupę owadów (odżywiających się sokiem roślin), różnią się preferencjami pokarmowymi (są wśród nich monofagi i polifagi), cechami ekologicznymi (gatunki eurytopowe i stenotopowe) oraz strategią rozwoju.

Zasiedlanie nowych środowisk, „wolnych” od zespołów skoczków, z reguły następuje sukcesywnie. Wraz z rozwojem zbiorowisk roślinnych pojawiają się zwierzęta. Już pierwsze wschodzące rośliny w uprawach polnych i nowo zakładanych łąkach zasiedlane są przez owady o cechach „pionierskich”, inwazyjnych. Charakteryzują się one zdolnością do długich przelotów, szerokim spektrum pokarmowym, stosunkowo wysoką rozrodznością (wysoka płodność samic i często więcej niż jedno pokolenie w sezonie wegetacyjnym), łatwo znoszą zmienne warunki abiotyczne. Dlatego znajdują się w pierwszej grupie owadów nalatujących na nowe lub zaburzone uprawą i użytkowaniem śro-

dowisko (Raatikainen i Vassarainen 1973; Waloff 1984; Andrzejewska 1991). Mogą wystąpić w wysokich zagęszczeniach i swoim żerowaniem powodować duże zniszczenia roślin, tym bardziej że są zdolne do przenoszenia chorób wirusowych. W miarę upływu czasu, rozwoju i zróżnicowania zespołów roślinnych zespoły skoczków wzbogacane są przez kolejne gatunki, jednak na uprawach polowych i łąkach kośnych pozostają one dominantami (tab. 3).



Rycina 6. Udział (%) gatunków pochodzących wyłącznie z imigracji w zespołach skoczków *Auchenorrhyncha* zasiedlających łąki rezerwowe (1, 2), uprawiane (3, 4, 5, 6) i pole (7) (wg Andrzejewskiej 1991).

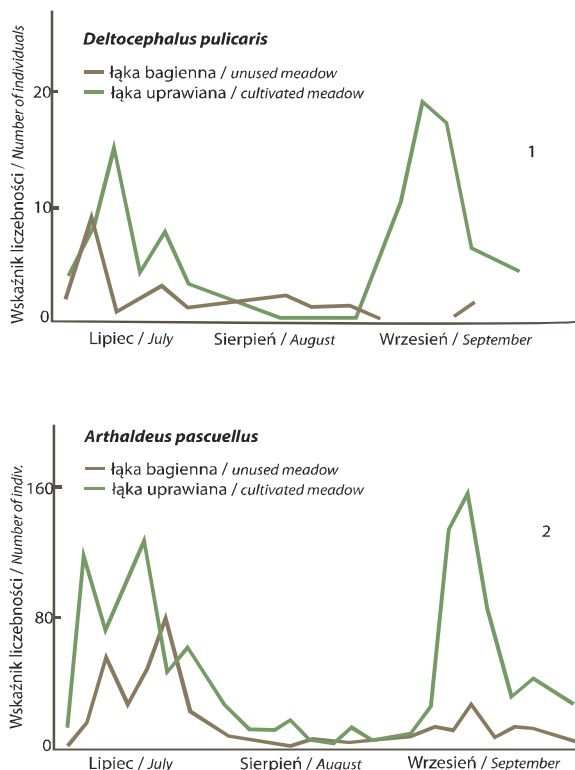
Figure 6. Percentage of leafhopper *Auchenorrhyncha* immigrants inhabiting natural meadows (1, 2), cultivated meadows (3, 4, 5, 6) and crop field (7) (after Andrzejewska 1991).

Natomiast na łąkach nie użytkowanych gatunki pionierskie przestają dominować, są wypierane przez gatunki o cechach stenotopowych i w zespołach stabilizujących się środowisk najczęściej zajmują już tylko niewielki procent (ryc. 6; Andrzejewska 1991).

W warunkach klimatycznych Polski do gatunków pionierskich występujących na łąkach i uprawach można zaliczyć: gatunki należące do rodzaju *Macrosteles*, głównie *Macrosteles laevis* i *M. sexnotatus*, *Deltocephalus pulicaris*, *Javesella pellucida*, *Arthaldeus pascuellus* (Andrzejewska 1991, 1999).

Gatunki stenotopowe zasiedlają łąkę wolniej. Wynika to z ich mniejszej zdolności do rozprzestrzeniania się („lotności”) i większych wymagań w stosunku do warunków pokarmowo-tsiedliskowych. Szybkość, z jaką następuje zasiedlenie łąki przez zespół skoczków o zróżnicowanych cechach ekologicznych, także zależy od ich obecności w środowiskach otaczającego krajobrazu. Mała różnorodność ekosystemów w krajobrazie powstaje zwłaszcza wtedy, kiedy likwidowane są tzw. użytki ekologiczne (np. zasypywanie drobnych oczek wodnych otoczonych naturalną roślinnością). Tworzone są przez to duże powierzchnie jednorodnych upraw. Duże odległości między ekosystemami utrudniają lub wręcz uniemożliwiają zasiedlenie środowiska przez gatunki mniej lotne i o wąskich wymaganiach pokarmowo-siedliskowych, a uprzywilejowuje gatunki inwazyjne (Andrzejewska 2002).

Gatunki skoczków, które w warunkach klimatycznych Polski mogą wprowadzić także drugie, jesienne po-



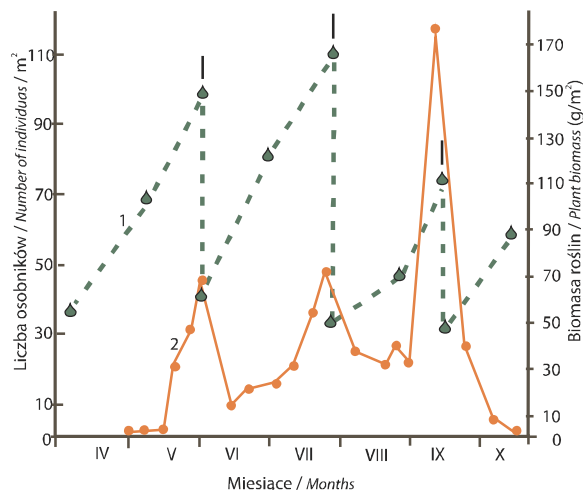
Rycina 7. Dynamika liczebności gatunków pionierskich (*Arthaldeus pascuellus* i *Deltoccephalus pulicaris*) na łąkach rezerwatowej i uprawianej (wg Andrzejewskiej 1979).

Figure 7. Number dynamics of a pioneer species on unused (1) and cultivated (2) meadows (after Andrzejewska 1979).

kolenie, w tym okresie na łąkach rezerwatowych (nie użytkowanych), wśród masy zasychających, starzejących się roślin, znajdują już tylko niewielką ilość odpowiedniego pokarmu. Migrują na łąki uprawiane obfitujące aż do późnej jesieni w zielone rośliny „odmładzane” przez koszenie. Na łąkach rezerwatowych pozostają nieliczne osobniki, zaś na łąkach uprawianych tworzą znaczną część jesiennego zespołu skoczaków. Do tych gatunków należą między innymi: *Deltoccephalus pulicaris* i *Arthaldeus pascuellus* (ryc. 7).

Zmianom biomasy zielonych części roślin towarzyszą podobne zmiany w liczebności owadów roślinożernych. Na łąkach kośnych każdy zbiór trawy powoduje znaczącą redukcję liczebności owadów (ryc. 8). Jest to wynik kilku czynników: niszczenia i wypłaszania owadów w czasie prac gospodarczych, zmiany warunków abiotycznych, zmniejszenia przestrzeni życiowej i bazy pokarmowej, a także „wystawiania” owadów na aktywność drapieżców, zarówno bezkręgowych jak i ptaków, a także żab.

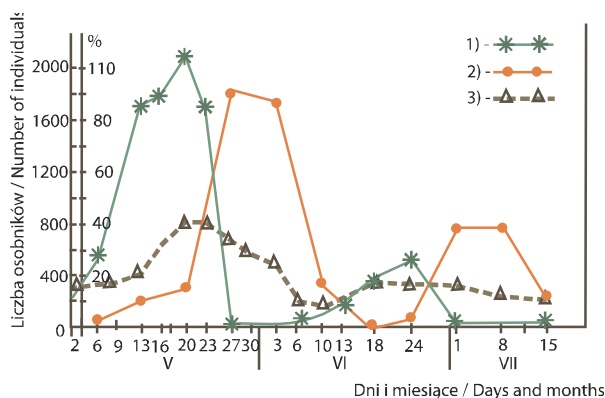
Poza biomasą zielonych części roślin w środowisku, i jej zmianami w sezonie wegetacyjnym, o zasiedleniu lub emigracji decyduje stan fizjologiczny roślin. Nie tylko starzenie się roślin, ale ich niszczenie w wyniku żerowania jest także przyczyną powstawania form migracyjnych np. uskrzydłych mszyc *Myzus persicae* (Homoptera, Aphididae). To zjawisko jest związane nie tylko z sezonową mi-



Rycina 8. Zmiany zagęszczenia zespołu skoczaków *Auchenorrhyncha* na uprawianej i koszonej łące (wg Andrzejewskiej 1999). Strzałki wskazują daty koszenia. 1 – biomasa zebranych roślin, 2 – zagęszczenie skoczaków.

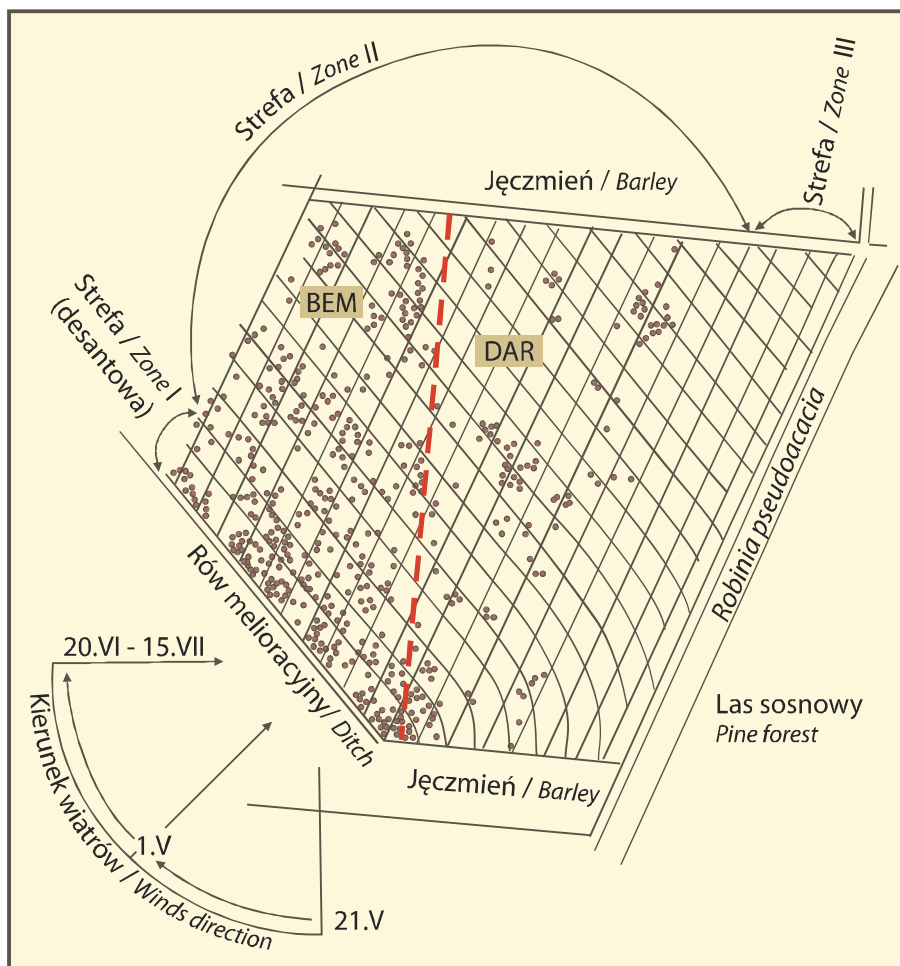
Figure 8. Changes in the density of the community of leafhoppers on a mown fertilized meadow (after Andrzejewska 1999). Arrows indicate the dates of mowing. 1 – plant biomass, 2 – leafhoppers density.

gracją mszyc, ale wynika też z konieczności zmiany rośliny żywicielskiej niszczonej ich żerowaniem (zmiany chemizmu i funkcji fizjologicznych i w konsekwencji zasychanie rośliny). Na roślinach doświadczalnych (pojedynczych krzakach ziemniaków), rozwój populacji mszyc trwa około trzech tygodni, osiągając bardzo wysokie zagęszczenia (do 2000 osobników na jednym krzaku ziemniaka). Rośliny są w znacznym stopniu niszczone powodując produkcję form uskrzydłych (ok. 25% populacji) i migrację mszyc. Pro-



Rycina 9. Zmiany tendencji migracyjnych w trzech fazach rozwoju populacji mszyc *Myzus persicae* (wg Galeckiej i Kajak 1971). 1 – dynamika liczebności, 2 – wskaźnik emigracji form bezskrzydłych, 3 – procent form lotnych.

Figure 9. Changes in migratory tendencies in different phases of aphid population dynamics *Myzus persicae* (after Galecka and Kajak 1971). 1 – dynamics of numbers, 2 – index of emigration of apterous forms, 3 – percentage of alate morphs.



Rycina 10. Rozmieszczenie ognisk żerowania stonki ziemniaczanej *Leptinotarsa decemlineata* na dwóch odmianach ziemniaków: BEM i DAR oddzielone czerwona przerywaną linią. Ogniska żerowania oznaczono kółkami (wg Kaczmarek 1955b).

Figure 10. Localization of feeding points of Colorado beetles *Leptinotarsa decemlineata* on two varieties of potato plants: BEM and DAR (separated by broken red line). Circles show the feeding points (after Kaczmarek 1955b).

ces opuszczania rośliny (także przez migrację pieszą) rozpoczyna się w fazie kiedy roślina może jeszcze wyżywić znaczną liczbę owadów (ryc. 9).

Ale zmiany w fizjologii rośliny stosunkowo wcześnie wywołują tendencje migracyjne. Zjawisko migracji ma dla mszyc znaczenie nie tylko jako możliwość opuszczenia rośliny, która stała się mniej przydatna jako pokarm, ale równocześnie jest drogą jaką następuje opanowywanie dalszych roślin, a więc rozprzestrzenienie gatunku (Gałęcka 1968, 1984; Gałęcka i Kajak 1971).

Dalszą przyczyną rozprzestrzeniania się owadów, migrowania poza rośliny (środowisko macierzyste) jest nadmierne ich zagęszczenie w stosunku do zasobów pokarmowych i przestrzeni życiowej. Np. drobne larwy piędzika przedzimka *Operophtera brumata* (Lepidoptera), po wylęgu wchodzi do pączków roślin żywicielskich i tam żerują na rozwijających się młodych listkach. Im wyższe zagęszczenie

larw tym trudniej znaleźć wolny od nich pączek. Wówczas larwy wędrują w górę gałązki i na jej szczycie snują nić. Leciotki, są zwiewane i niesione wiatrem. Ta bierna, ale masowa migracja larw (jedyne stadium zdolne do rozprzestrzeniania poza środowisko macierzyste) jest skuteczną formą opanowywania nawet odległych środowisk (Varley i Gradwell 1953). Dzięki możliwości rozwoju na wielu gatunkach drzew i krzewów (choć mniej tolerowany pokarm powoduje znaczne obniżenie parametrów produkcyjnych owadów) larwy piędzika mogą występować w dużych zagęszczeniach i powodować znaczne szkody w uprawach leśnych i w sadach.

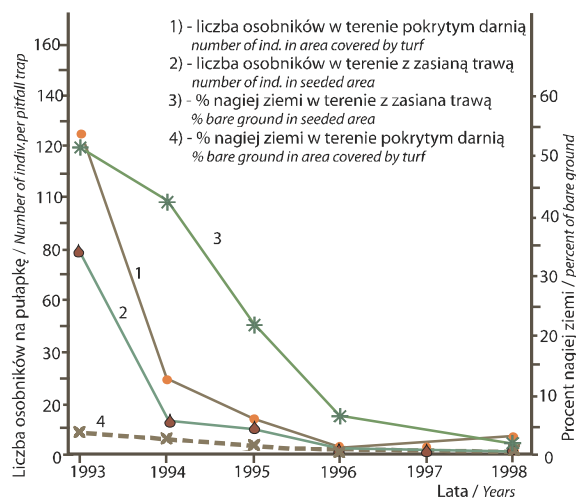
Przyczyny niedoboru pokarmu, lub jego złej „jakości”, powodujące konieczność migracji populacji roślinożercy są bardzo różne. Np. stonka ziemniaczana *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera), chociaż jej masowa inwazja nastąpiła stosunkowo niedawno (w ubiegłym wieku), jest już

gatunkiem włączonym w sieć układów biocenotycznych, ekosystemów (jeśli przyjąć, że wskaźnikiem adaptacji stonki jest obecność w środowisku zespołu drapieżców, które redukują w znacznym procencie liczebność każdego jej stadium rozwojowego). Wiosenna migracja stonki ziemniaczanej w poszukiwaniu pierwszego pokarmu odbywa się z miejsc zimowania, zaraz po wylęgu. Główna masa chrząszczy migruje z wiatrem, ale poza biernym przemieszczaniem owady są zdolne wybierać uprawy bardziej przez nie preferowane (gatunek ziemniaków i okres ich rozwoju), o wyższej wilgotności (w bliskości zbiorników wodnych, szczególnie po zimowym przesuszeniu). Nalot stonki na kartofliska początkowo powoduje nagromadzenie chrząszczy przy granicy pola i dopiero później następuje stopniowe opanowywanie całej jego powierzchni. Rozmieszczenie owadów na kartoflisku nie jest równomierne. Jeśli pole przylega do lasu tworzy on naturalną barierę przed inwazją owadów i w tej strefie zagęszczenie ognisk żerowania owadów jest istotnie mniejsze niż na pozostałej części kartofliska (ryc.10).

Jesienną migrację, masowe przeloty chrząszczy „wymusza” na owadach zasychanie roślin i jesienny sprzęt ziemniaków. Wtedy opuszczają one kartofliska i szukają innych żerowisk, a późną jesienią opuszczają również miejsca zimowania (Kaczmarek 1955 a).

Pionierskie gatunki pająków

W grupie pająków 3 gatunki są powszechnie uznane za pionierskie. Są to *Erigone atra*, *E. dentipalpis* i *Oedothorax apicatus*, które dominują na polach w całej Europie, zjawiają się pierwsze na wszelkich terenach rekonstruowanych lub zniszczonych (Łuczak 1979; Platen 1996; Snazell i Clarke 2000; Samu i Szinetar 2002; ryc. 11).



Rycina 11. Średnia liczba pająków aeronautów złowiona w pułapkach, w ciągu sześciu lat od zagospodarowania terenu, tj. obsiania gleby trawą lub wyłożenia darnią. Pokazano też procent nagiej ziemi (wg Snazell i Clarke 2000).

Figure 11. Mean numbers per trap of aeronauting spiders taken in pitfall traps on the turf, or seeded areas in 6 years of restoration. Percentage bare ground is also shown. (after Snazell and Clarke 2000).

Tabela 4. Istotne współczynniki korelacji rang Spaermanna między warunkami środowiska, a liczebnością gatunków *Erigone dentipalpis* *E. atra* (wg Downie i in. 2000).

Tabela 4. Significant Spaerman rank correlations between variables and *Erigone dentipalpis* and *E. atra* abundance.

Zmienne / Variables	Gatunki / Species	
	<i>Erigone dentipalpis</i>	<i>Erigone atra</i>
Bogactwo gatunkowe roślin Plant species richness	- 0,19	- 0,58*
Obecność ściółki Litter layer	- 0,35*	- 0,12
Pokrywa mchów Moss cover	- 0,39*	- 0,53*
Wilgotność Moisture	- 0,35*	- 0,56*
pH gleby Soil pH	0,43*	0,60*
Zmienność środowiska Habitat variability	0,31*	0,48*
Intensywność gospodarki Intensity of management	0,37*	0,68*

* - zależności istotne przy / essential relations at $p < 0,01$

Należą one do rodziny *Linyphiidae*, są zwierzętami drobnymi, rozpinają nieregularne sieci na powierzchni gleby, w zagłębieniach terenu, mogą też łowić zdobycz bez sieci (Sunderland i in. 1986). Są to drapieżce wielożerne, głównym ich pokarmem są mszyce i skoczogonki. Uważa się, że spełniają one ważną rolę w regulacji liczebności tych owadów na polach (Halley i in. 1996; Marc i in. 1999; Thorbek i in. 2004). Wymienione gatunki zaliczyć można do eurytopowych, o dużej tolerancji dla zmiennych warunków środowiskowych. Wszystkie one występują najliczniej na polach zbóż i nadmorskich łąkach solniskowych, a także na

Tabela 5. Porównanie właściwości pionierskich gatunków pająków, licznych na polach uprawnych, z gatunkami leśnymi (wg Toft 1976; Alderweireld i De Keer 1988; Thorbek i in. 2004).

Tabela 5. Selected characteristics (life traits) of pioneer spider species occurring abundantly in arable fields as compared with forest species (according to Toft 197; Alderweireld and De Keer 1988; Thorbek et al. 2004)

	<i>Linyphiidae</i>	
	Gatunki pól Agrobiont species	Gatunki leśne Forest species
Liczba jaj w ciągu życia Number of eggs / life time	>200	<30
Liczba kokonów / samica Number of cocoons / female	5	1
Liczba generacji w ciągu roku Number of generations / year	1-2	0,5
Okres rozmnażania Breeding period	III-VIII	Wiosna Spring
Rozloty Aerial dispersal	W ciągu całego życia During whole life time	Brak Absent

łąkach sztucznych i pastwiskach. Oba gatunki z rodzaju *Erigone* spotkać można niemal we wszystkich siedliskach, nie tylko na terenach otwartych, ale też w lasach. Poza poprzednio wymienionymi środowiskami są one liczne także na wydmach nadmorskich, torfowiskach niskich i wrzosowiskach (Hänggi i in. 1995).

Uważa się, że gatunki pionierskie, opanowujące pola uprawne, wywodzą się z obszarów efemerycznych, na których zachodzą naturalne zaburzenia, jak np. obszary zalewowe (Samu i Szinetar 2002). W Polsce na terenie zalewnych torfowisk doliny Biebrzy rzeczywiście stwierdzono te gatunki, ale są tam bardzo nieliczne (Kajak i in. 2000; Kupryjanowicz 2000). Liczebność obu gatunków *Erigone* jest ujemnie skorelowana ze wszystkimi tymi cechami środowiska, które preferuje ogromna większość gatunków pająków, a więc z bogactwem roślinności, obecnością ściółki, pokrywą mchów, wysoką wilgotnością. Natomiast są dodatnio skorelowane z pH, zbitą glebą, dużymi obszarami pól, częstymi zmianami w środowisku (tab. 4; Duffey 1975, 1978; Downie i in. 2000).

W takich środowiskach jak pola uprawne, nowe łąki i pastwiska wymienione tu gatunki pionierskie są dominantami, ich zagęszczenie (obu gatunków *Erigone*) dochodzi do 300 osobników na m² (Nyffeler i Sunderland 2003).

Te gatunki są aeronautami, czyli mogą drogą powietrzną pokonać odległość nawet kilkudziesięciu kilometrów, mogą też przemieszczać się pieszo po powierzchni ziemi (Thomas i Jepson 1999; Thomas i in. 2003). Corocznie wiosną odbywa się na nowo kolonizacja pól uprawnych z otaczających miejsc zimowania; po zbiorach one znikają z pól (Łuczak 1979; Lemke i Poehling 2002). Corocznie powtarza się cykliczna kolonizacja pomimo, że jak wykazano eksperymentalnie omawiane tu gatunki mogą pozostać na polu w czasie zimy, mogą przetrwać orkę (Duffey 1978), jednak ich liczebność jest wtedy bardzo mała, mniej niż 10 osobników m² (Lemke i Poehling 2002).

Zauważono, że jeżeli blisko pól znajdują się wyspy trwałej roślinności np. pasy zadrzewień lub chwastów, w których można przezimować lub schronić się w czasie zabiegów agrotechnicznych wówczas na polach jest większa liczebność pająków (Lemke i Poehling 2002; Wolak 2002; Kajak i Oleszczuk 2004; Kajak 2007; Öberg i in. 2008) Wzbożenie krajobrazu sprzyja różnorodności i obfitości fauny drapieżców na polach.

Jest jednak na to także inny punkt widzenia. Z niektórych obserwacji wynika, że pająkom jest na tyle dobrze na pasach trwałej roślinności, że tam już pozostają. Duża liczebność w pobliżu pól nie ma żadnego wpływu na liczebność na samych polach, zwłaszcza nie docierają one do centrum upraw wielkoobszarowych (Samu i in. 1999). Prawdopodobnie jest to zależne od różnej lokalnej sytuacji.

Okresy rozmnażania u gatunków licznie występujących na uprawach są dopasowane do terminów zabiegów agrotechnicznych. Najwięcej dojrzałych osobników występuje od maja do lipca. U blisko spokrewnionych gatunków w środowiskach naturalnych, przewaga osobników dorosłych przypada wiosną i jesienią. Składanie jaj u gatunków *Oedothorax apicatus*, *Erigone atra* i *E. dentipalpis* rozpoczyna się już w marcu. Stosują one strategię, która zabezpiecza przed wyginieniem, mianowicie samice składają małe ko-

kony, po 10 – 20 jaj, ale robią to wielokrotnie. W sumie samica może złożyć w ciągu życia ponad 200 jaj. Znacznie mniejsza jest płodność pokrewnych gatunków występujących w lasach (Thorbeck i in. 2004). Pająki ściółki w lasach mają na ogół dwuletni cykl życiowy (Toft 1976); na polach cykl jest skrócony – trwa krócej niż rok (Alderweireldt i De Keer 1988; De Keer i Maelfait 1988) (Tab. 5).

Wnioski

1. Gatunki pionierskie mimo przynależności do różnych grup troficznych i różnych grup systematycznych mają dużo cech wspólnych. Najczęściej mają one bardzo małe rozmiary na tle innych przedstawicieli danej grupy, mają zdolność migrowania, charakteryzuje je duża płodność i krótkie cykle życiowe. Są odporne na zmiany warunków środowiskowych, a nawet czują się najlepiej tam, gdzie te zmiany następują. Występują licznie na terenach zdewastowanych, nowych, po czym wraz z postępowaniem sukcesji ich znaczenie słabnie. Najczęściej są to gatunki eurytopowe.

2. Obce gatunki inwazyjne mogą, ale nie muszą mieć cech gatunków pionierskich. Na przykład omawiana tu stonka ziemniaczana jest gatunkiem stenotopowym, występuje prawie wyłącznie na ziemniakach, ma stosunkowo duże rozmiary. Podobnie dżdżownice w lasach Stanów Zjednoczonych. Gatunki te, przypadkowo zawleczone po prostu wnikają w puste miejsca. Dżdżownice zadomowiły się w wieloletnich lasach, a nie na nowych, pustych terenach, co jest właściwe gatunkom pionierskim.

Literatura

- Alderweireldt M., De Keer R. 1988. Comparison of the life history of three *Oedothorax* – species (*Araneae*, *Linyphiidae*) in relation to laboratory observations – XI Europäisches Arachnologisches Colloquium (red. J. Haupt), Berlin: 169–176.
- Andrzejewska L. 1979. Herbivorous fauna and its role in the economy of grassland ecosystems. 1. Herbivores in natural and managed meadows – Pol. ecol. Stud. 17: 267–287.
- Andrzejewska L. 1991. Formation of *Auchenorrhyncha* communities in diversified structures of agricultural landscape. Pol. ecol. Stud., 17, 3–4: 267–287.
- Andrzejewska L. 2002. Znaczenie struktur krajobrazowych w formowaniu zespołów owadów -roślinozernych (*Homoptera*, *Auchenorrhyncha*) zbiorowisk trawiastych. W: J. Banaszak (red.); Wyspy środowiskowe. Bioróżnorodność i próby typologii. Wydawnictwo Akademii Bydgoskiej im. K. Wielkiego, Bydgoszcz: 95–104.
- Andrzejewska L. 1999. The influence of human activity on insect assemblages in grasslands. W: C. A. Barlow (red.). Insect population growth and environment. Research Singpost. Trivandrum, India: 45–56.
- Bongers T. 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. Oecologia, 83: 14–19.
- Bongers T. 1999. The maturity indeks, the evolution of nematode life history traits, adaptive radiation and c – p. scaling. Plant and Soil, 212: 13–22.

- Bongers T., Bongers M. 1998. Functional diversity of nematodes. *Appl. Soil. Ecol.* 10: 239–251.
- Bongers T., Ferris H. 1999. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. *Tree*, 14: 224–228.
- De Keer R., Maelfait J.-P. 1988. Observations on the life cycle of *Erigone atra* (Araneae, Erigoninae) in a heavily grazed pasture. *Pedobiologia* 32: 201–212.
- Downie I.S., Ribera I., McCracken D.I., Wilson W.L., Foster G.N., Waterhouse A., Abernethy V.J., Murphy K.J. 2000. Modelling populations of *Erigone atra* and *E. dentipalpis* (Araneae: Linyphiidae) across an agricultural gradient in Scotland. *Agric. Ecos. Env.* 80: 15–28.
- Duffey E. 1975. Habitat selection by spiders in man-made environments. *Proc. 6th International Arachnological Congress, Amsterdam*: 53–67.
- Duffey E. 1978. Ecological strategies in spiders including some characteristics of species in pioneer and mature habitats. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 42: 109–123.
- Ferris H., Bongers T., de Goede R.G.M. 2001. A framework for soil food web diagnosis: extension of the nematode faunal analysis concept. *Appl. Soil Ecol.* 18: 13–29.
- Fridley J.D., Stachowicz J.J., Naeem S., Sax D.F., Seabloom E.W., Smith T.J., Stohlgren T.J., Tilman D., Von Holle B. 2007. The invasion paradox: Reconciling pattern and processes in species invasions. *Ecology* 88: 3–17.
- Gałęcka B. 1962. Wpływ zadrzewień śródpolnych na przebieg dynamiki liczebności mszyc ziemniaczanych i drapieżców *Coccinellidae*.
- Gałęcka B. 1968 – Niektóre reakcje grupowe *Myzus persicae* (Sulz.) w procesie opanowywania rośliny żywicielskiej. *Ekologia Polska, Seria B. T. 14, z. 3.*
- Gałęcka B. 1984. Phenological development of *Frangula alnus* Mill. in an industrial region and the number of *Aphis frangulae* Kalt. *Pol. ecol. Stud.* 10, 1–2: 141–155.
- Gałęcka B., Kajak A. 1971. Studium o ekologicznych mechanizmach redukujących populację *Myzus persicae* (Sulz.) (*Hom., Aphididae*). *Ekol. Pol.* XIX, 46: 789–806.
- Halley J. M., Thomas C.F.G., Jepson P.C. 1996. A model for the spatial dynamics of linyphiid spiders in farmland. *J. Appl. Ecology* 33: 471–492.
- Hänggi A., Stöckli E., Nentwig W. 1995. Lebensräume mitteleuropäischer Spinnen. Habitats of Central European spiders. - *Misc. Faun. Helvet.* 4: 1–459.
- Kaczmarek W. 1955a. W sprawie czynników kształtujących lokalne migracje stonki ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Ekologia Polska, T. 3, z. 3.*
- Kaczmarek W. 1955 b. Z badań nad naturalną redukcją populacji *Leptinotarsa decemlineata* Say w warunkach polowych. *Ekologia Polska, Seria A. T. 3, z. 6:* 109–179.
- Kajak A. 2007. Effects of forested strips on spider assemblages in adjacent cereal fields: dispersal activity of spiders. *Pol. J. Ecol.* 55: 691–704.
- Kajak A., Kupryjanowicz J., Petrov P. 2000. Long term changes in spider communities in the natural and drained fens in the Biebrza river valley. *Ekologia (Bratislava) Suppl.* 4: 55–64.
- Kajak, A., Oleszczuk M. 2004. Effect of shelterbelts on adjoining cultivated fields: Patrolling intensity of Carabid beetles (*Carabidae*) and spiders (*Araneae*) - *Pol. J. Ecol.* 52: 155–172.
- Kupryjanowicz J. 2005. Pająki (*Araneae*) Biebrzańskiego Parku Narodowego – w: *Przyroda Biebrzańskiego Parku Narodowego*, red. Dyrzc A., Werpachowski C., Biebrzański Park Narodowy: 275–299.
- Lavelle P., Spain A. V. 2001. *Soil ecology* – Kluwer: 1–654.
- Lemke A., Poehling H.-M. 2002. Sown weed strips in cereal fields: overwintering site and “source” habitat for *Oedothorax apicatus* (Blackwall) and *Erigone atra* (Blackwall) (*Araneae: Erigonidae*) - *Agric. Ecos. Environ* 90: 67–80.
- Marc P., Canard A., Ysnel F. 1999. Spiders (*Araneae*) useful for pest limitation and bioindication. *Agric. Ecosyst. Environ.* 74: 229–273.
- Łuczak J. 1979. Spiders in agrocoenoses. *Pol. ecol. Stud.* 5: 151–200.
- Neher D.A. 2001. Role of nematodes in soil health and their use as indicators. *J. Nematol.* 33: 161–168.
- Nyffeler M., Sunderland K.D. 2003. Composition, abundance and pest control potential of spider communities in agroecosystems.
- Öberg S., Mayr S., Dauber J. 2008. Landscape effects on recolonisation pattern of spiders in arable fields. *Agric. Ecos. Envir.* 123: 211–218.
- Odum E.P. 1985. Trends expected in stressed ecosystems. *BioScience* 35: 419–422.
- Pianka E.R. 1970. On r – and K- selection – *American Naturalist* 104: 592–597.
- Platen R. 1996. Spinnengemeinschaften mitteleuropäischer Kulturbiotope. *Arachnol. Mitt.* 12: 1–45.
- Raatikainen M., Vasarainen A. 1973. Early and high summer flight period of leafhoppers. *Ann. Agric. Fenn.* 12: 77–94.
- Samu F., Sunderland K. D., Szinetár C. 1999. Scale-dependent dispersal and distribution patterns of spiders in agricultural systems a review. *The J. Arachnology* 27: 325–332.
- Samu F., Szinetár C. 2002. On the nature of agrobiont spiders – *J. Arach.* 30: 389–402.
- Schmidt M.H., Tscharrntke T. 2005. The role of perennial habitats for Central European farmland spiders. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 105: 235–242.
- Stachowicz J.J., Fried J.H., Osman R. W., Whitlatch R.B. 2002. Biodiversity, invasion resistance and marine ecosystems function: reconciling pattern and process. *Ecology* 83: 2575–2590.
- Stohlgren T.J., Barnett D. T., Flather C., Kartesz J., Peterjohn B. 2005. Plant species invasions and pattern of invasion along the latitudinal gradient in the United States. *Ecology* 86: 2298–2309.

- Sunderland K.D., Fraser A.M., Dixon A.F.G. 1986. Distribution of linyphiid spiders in relation to capture of prey in cereal fields. *Pedobiologia* 29: 367–375.
- Toft S. 1976. Life-histories of spiders in a Danish Beech Wood. *Natura Jutlandica* 19: 5–40.
- Snazell R., Clarke R. 2000. The colonisation of an area restored chalk downland by spiders (*Araneae*). *Ekologia (Bratislava)* 19 (Suppl.): 263–271.
- Thomas C.F.G., Jepson P.C. 1999. Differential Aerial Dispersal of Linyphiid Spiders from a Grass and Cereal Field. *J. Arachnology* 27: 294–300.
- Thomas C.F.G., Brain P., Jepson P.C. 2003. Aerial activity of linyphiid spiders: modelling dispersal distances from meteorology and behaviour. *J. Appl. Ecology* 40: 912–927.
- Thorbek P., Sunderland K.D., Topping C.J. 2004. Reproduction biology of agrobiont linyphiid spiders in relation to habitat, season and biocontrol potential. *Biol. Control* 30: 193–202.
- Varley G.C., Gradwell G.R. 1963. The interpretation of insect population changes. *Proc. Ceylon Ass. Adv. Sci.* (1962) 18: 142–156.
- Waloff N. 1984. Flight in grassland and arboreal Auchenorrhyncha (Fifth Auchenorrhyncha —Meeting in Davos, Switzerland, August 28 – 31 – *Bull. Soc. Entom. Suisse* 57, 4: 446–447.
- Wasilewska L. 1991a. Long term changes in communities of soil nematodes on fen peat meadows due to the time since their drainage. *Ekol. pol.* 39: 59–104.
- Wasilewska L. 1991b. Kierunki zmian w zespołach nicieni glebowych w ekosystemach stresowanych przez człowieka. *Przegląd Zoologiczny* 35: 177–188.
- Wasilewska L. 1991c. Communities of soil nematodes of drained fens differentiated by peat origin – *Pol. ecol. Stud.* 17: 155–178.
- Wasilewska L. 1994. Changes in biotic indices in meadow ecosystems after drainage of fens W: *Proc. Intern. Symp. „Conservation and management of fens”, June 6 – 10, 1994, Warsaw - Biebrza, Poland*). Institute for Land Reclamation and Grassland Farming in Falenty. Warszawa – Biebrza: 407–416.
- Wasilewska L. 1995. Nicienie glebowe jako wskaźniki procesów ekologicznych. *Przegląd Zoologiczny* 39: 203–212.
- Wasilewska L. 1997. Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil – inhabiting nematodes – *Russ. J. Nematol.* 5: 113–126.
- Wasilewska L. 2002. Postdrainage secondary succession of soil nematodes on fen peat meadows in Biebrza Wetland, Poland – *Pol. J. Ecol.* 50: 269–300.
- Wasilewska L. 2006. Changes in the structure of the soil nematode community over long – term secondary grassland succession in drained fen peat – *Appl. Soil Ecol.* 32: 165–179.
- Wissinger S. A. 1997. Cyclic colonization in predictably ephemeral habitats: a template for biological control in annual crop systems. *Biol. Control* 10: 4–15.
- Wolac M. 2002. The significance of unmanaged “island” habitats for epigeic spiders in a uniform agricultural landscape. W: F. Samu, Cs. Sznetár (eds); *European Arachnology*: 327–336.
- Yeats G. 2003. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. *Biology and Fertility of soils*, 37: 199–210.

Summary

The article concerns the problem of invasion of exotic species and of pioneer native species. Invasions of exotic species are rare event in soil, species rich stratum as compared to above ground strata (tab. 1). Invasions are more frequent in areas impoverished by management, or artificial (green houses, stores) than in natural ecosystems (tab. 2). The analysis is based on the characteristics of invasive, arthropod species included in the list presented by the Institute of Nature Conservation PAS (www.iop.krakow.pl/gatunkiobce). Basing on these materials it can be concluded, that the species richness of native community and regulation of numbers are in many ecosystems effective protection against invasions. But there is a group of authors describing the invasion paradox, who basing on the broad-scale studies conclude that natively rich ecosystems are likely to be hot spots for exotic species, “the rich get richer” (Friedley et. al. 2007; fig. 1).

*Much more common, than the invasions of exotic species are cyclic colonizations of new areas or ephemeral, disturbed habitats by pioneer species. We have presented characteristics of species belonging to different systematic taxons: plant feeding soil nematodes (*Paratylenchus* sp.), herbivorous insects living above ground (*Macrosteles* sp., *Arthaldeus pascuellus*, *Javesella pellucida*, *Deltocephalus pulicaris*) and predatory spiders hunting on the soil surface (*Erigone atra*, *E. dentipalpis*, *Oedothorax apicatus*). All of them have many common features, although they use different food and live in different biotops. They are eurytopic, resistant to stress, tolerant to changing abiotic conditions, they have high dispersal ability, small body sizes, short life cycles, high fertility, life history strategies and breeding periods compatible with disturbance patterns. They are very abundant in the first years after establishment of new areas and vanish, or are scarce afterwards. The colonization process by the pioneer species was illustrated by changes in the nematode communities after fen drainage (fig. 2 –4), and changes in the composition and density of leafhoppers in meadows transformed from unutilised into leys (tab. 3, fig. 5 – 8) and by changes in numbers of pioneer spiders in newly cultivated area (fig. 11). It was shown also how dispersal tendency increases in aphid population (*Myzus persicae*) with deteriorating feeding conditions (fig. 9) and ability to disperse changes during season and influence the distribution of the population of colorado beetle *Leptinotarsa decemlineata* (fig.10).*