

Reakcje biegaczowatych (Coleoptera: Carabidae) na skutki
huraganu – wyniki 4 lat badań drzewostanów
pohuraganowych Puszczy Piskiej

Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) response to the effects of
a hurricane – a four-year study from post-hurricane stands
in the Puszcza Piska Forest

JAROSŁAW SKŁODOWSKI, PAULINA GARBALIŃSKA

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

ABSTRACT: In July 2002, 33000 ha of pine forest in north-eastern Poland were hit by a hurricane. Since spring 2003, a survey on carabid assemblages inhabiting the damaged stands has been carried out. The Carabidae fauna of affected stands in the Pisz Forest District was compared with that of non-affected stands in the Maskulińskie Forest District. In both stand types 15 plots in 5 age classes were established (3 plots in each class): class I (20–40 years old), II (40–50), III (50–60), IV (60–80) and V (above 80 years old). The disturbance contributed to a profound decrease in carabid abundance, although carabid species richness was significantly higher in the damaged stands compared to the control ones. Both a cluster analysis and CCA analysis clearly distinguished between the post-hurricane and control assemblages. The hurricane considerably reduced the proportion of forest European autumn breeding and hygrophilous species individuals in carabid assemblages. Moreover, a marked decline in MIB (Mean Individual Biomass) and SPC (Sum of Progressive Characteristics) index in the disturbed stands was observed. An inverse trend was noticed for hemizoophages, open-habitat and xerophilous species individuals, which increased in abundance significantly in stand openings. The most pronounced differences were recorded in 2006.

KEY WORDS: Coleoptera: Carabidae, ground beetles, disturbance, hurricane, regenerative succession.

Wstęp

Zaburzenia naturalne są zjawiskami stosunkowo krótkotrwałymi, stanowią jednak integralny komponent ekosystemów leśnych i w istotny sposób wpływają na dynamikę ich struktury i funkcjonowania. Dotyczy to zarówno zaburzeń wielkoobszarowych, takich jak rozległe pożary i huragany, jak i dynamiki luk w drzewostanie opartej na obumieraniu pojedynczych drzew lub ich niewielkich grup (BENGTSSON i in. 2000; CHAPIN i in. 2002; FALIŃSKI 1986; PICKETT, WHITE 1985; PICKETT i in. 1999; PONTAILLER i in. 1997; SZWAGRZYK 2000; WOLF i in. 2004).

Uszkodzenie drzewostanu przez fizyczną działalność wiatru to dopiero początek długotrwałego wpływu huraganu na ekosystem leśny. W drzewostanie pohuraganowym wzrasta heterogeniczność warunków mikrosiedliskowych. Drzewa stojące tworzą mozaikę z powstałymi lukami, dla których charakterystyczne są duże ilości silnie nasłonecznionego martwego drewna oraz przesuszona gleba i ściółka. Modyfikacji ulega też struktura runa leśnego oraz procesy akumulacji i rozkładu martwej materii organicznej w podłożu (BOUGET 2005a; BOUGET, DUELLI 2004; PASCARELLA i in. 2004; ULANOVA 2000). Tak daleko idące przekształcenia ekosystemów leśnych nie pozostają bez wpływu na zasiedlające je organizmy (BOUGET 2005a, 2005b; BOUGET, DUELLI 2004; ULANOVA 2000).

Okazja do śledzenia zmian w strukturze i funkcjonowaniu drzewostanów pohuraganowych pojawiła się w lipcu 2002 roku, kiedy lasy północno-wschodniej Polski nawiedził huragan, łamiąc i wywracając drzewa na łącznej powierzchni 33000 ha. Większość zniszczonych drzewostanów uprzątnięto i odnowiono, jednak 445 ha lasu w Nadleśnictwie Pisz pozostawiono w stanie nienaruszonym do celów badawczych. Wiosną 2003 roku Katedra Ochrony Lasu i Ekologii SGGW rozpoczęła obserwację zniszczonych drzewostanów. Do śledzenia zmian regresyjnych, a następnie regeneracyjnych w ekosystemie wykorzystano bezkręgowce ściółkowe i epigeiczne, m.in. biegaczowate (Coleoptera: Carabidae). Zgrupowania epigeicznych biegaczowatych powszechnie uznawane są za użyteczny wskaźnik zmian zachodzących w środowisku (BOUGET 2005a; INGS, HARTLEY 1999; SKŁODOWSKI 2002, 2006; SZYSZKO 1983). Chrząszcze te w latach 2003–2005 badali SKŁODOWSKI i ZDZIOCH (2005a, 2005b, 2006), a w roku 2006 – SKŁODOWSKI i GARBALIŃSKA (2007a, 2007b). Obok biegaczowatych w badaniach uwzględniono również zgrupowania epigeicznych wijów i skoczogonków, populacje żuka leśnego – *Geotrupes stercorosus* (HARTM.) oraz zgrupowania chrząszczy saproksylicznych. Analizowano także następujące parametry środowiskowe: tempo dyfuzji CO₂ z gleby, stosunek C/N gleby, tempo dekompozycji materii organicznej w glebie oraz wskaźnik powierzchni listowia LAI.

Celem prezentowanych badań było śledzenie charakteru i kierunku zmian zachodzących w kolejnych latach w zgrupowaniach biegaczowatych zasiedlających drzewostany pohuraganowe. Podjęto również próbę zaobserwowania symptomów ewentualnej regeneracji tych zgrupowań po zaburzeniu ekosystemu przez huragan.

Teren badań i metody

Odłów biegaczowatych prowadzono w drzewostanach pohuraganowych (Nadleśnictwo Pisz, leśnictwo Szast) oznaczanych w pracy skrótem „P” oraz w kontrolnych – niezniszczonych drzewostanach (Nadleśnictwo Maskulińskie, leśnictwo Zaroślak) oznaczanych w pracy skrótem „M”. Do badań wytypowano drzewostany rosnące na siedlisku boru świeżego w 5 klasach wiekowych: klasa I – 20–40 lat, II – 40–50, III – 50–60, IV – 60–80, V – powyżej 80 lat. Każdy wariant wiekowy drzewostanów powtórzono 3 razy, co dało w sumie 30 powierzchni badawczych. Na każdej z nich założono po 5 pułapek typu STN (SZYSZKO 1985), które kontrolowano od początku maja do końca października w odstępach 6-tygodniowych.

Odłowione biegaczowate oznaczano do gatunku i mierzono, a ich długości przeliczano na biomasę używając formuły opracowanej przez SZUJECKIEGO i in. (1983). Dzielnik sumę biomas wszystkich biegaczowatych przez ich liczebność uzyskano wskaźnik SBO (Średnia Biomasa Osobnicza), którego wartości są pozytywnie skorelowane z wiekiem drzewostanu (SKŁODOWSKI 1995, 2002, 2006; SZYSZKO 1983, 1997). Do opisu stanu rozwojowego zgrupowań biegaczowatych wykorzystano również wskaźnik SCP (Suma Cech Pozytywnych) stanowiący sumę udziałów w zgrupowaniu osobników gatunków europejskich, leśnych, dużych zoofagów i o jesiennym typie rozwoju (SKŁODOWSKI 1997, 2002, 2006). Wartości wskaźnika SCP korelują pozytywnie z wiekiem drzewostanu [$r = + 0,93$, $p = 0,0001$, $n = 76$; SKŁODOWSKI (1997)]:

$$Y = 74,9 + 102 \times \text{LOG} (X)$$

Gdzie:

Y – wielkość wskaźnika SCP

X – wiek drzewostanu

Analizę statystyczną wykonano w oparciu o pakiet Statistica [Statistica; StatSoft, Inc. (1997)]. Zgodność danych z rozkładem normalnym zweryfikowano testem Shapiro-Wilka. Do stwierdzenia różnic pomiędzy badanymi wariantami, w przypadku danych o rozkładzie normalnym, zastosowano

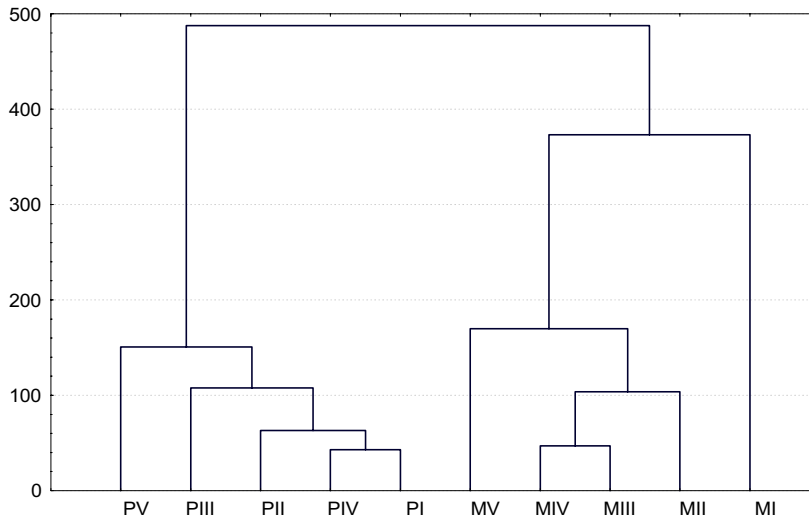
3-czynnikową analizę wariancji ANOVA. Pierwszą grupę czynników stanowiły dane zebrane w drzewostanach zniszczonych i niezniszczonych, drugą grupę – dane z poszczególnych wariantów wiekowych, natomiast trzecią – dane z kolejnych lat badań 2003–2006. Do analizy „post-hoc” różnic pomiędzy danymi zastosowano test NIR. W przypadku danych, których rozkład odbiegał od normalnego, wykorzystano test U Manna-Whitneya. Liczbę gatunków poddano standaryzacji najmniejszą liczbą odłowionych osobników zgodnie z formułą rarefakcyjną Simberloffa (KREBS 1999). Podobieństwo gatunkowe zgrupowań badano numeryczną analizą skupień przy użyciu metody Warda i odległości Euklidesowej jako miary podobieństwa. Do próby interpretacji różnic między zgrupowaniami biegaczowatych oraz identyfikacji gradientów wpływających na te zgrupowania wykorzystano analizę kanoniczną CCA (TER BRAAK, SMILAUER 1997). W analizie tej zastosowano test Monte Carlo w celu potwierdzenia istotności skorelowania z osiami poszczególnych czynników, w tym gatunków i badanych powierzchni.

Wyniki

W latach 2003–2006 odłowiono łącznie 15 501 osobników Carabidae należących do 66 gatunków. Na powierzchniach pohuraganowych notowano większe bogactwo gatunkowe biegaczowatych w porównaniu z powierzchniami kontrolnymi: średnia dla 4 lat wyniosła 8,8 gatunku przypadające na jeden wariant wiekowy w drzewostanach uszkodzonych przez huragan vs. 6,6 w drzewostanach kontrolnych ($Z = 5,2670$; $p < 0,001$). Różnice te rosły w kolejnych latach badań: 7,7 vs. 6,3 w roku 2003 ($Z = 2,7168$; $p < 0,007$), 6,9 vs. 5,5 w 2004 ($Z = 2,5094$; $p < 0,02$) i 11,8 vs. 6,6 w 2006 ($Z = 4,6663$; $p < 0,001$). Tylko w roku 2005 wynik nie był istotny statystycznie (8,7 vs. 7,9; n.i.). Odwrotną tendencję zaobserwowano w przypadku liczby osobników: w zgrupowaniach pohuraganowych łowność była niemal 2-krotnie niższa, niż w zgrupowaniach kontrolnych: średnio 0,12 vs. 0,23 osobników/dobocylinder ($F = 58,3642$; $p < 0,001$). Analiza wariancji nie wykazała istotnych różnic w liczebności biegaczowatych na obu powierzchniach w kolejnych latach badań.

Analiza klastrowa podobieństwa gatunkowego wykonywana dla kolejnych lat badań za każdym razem wyraźnie oddzielała zgrupowania biegaczowatych zasiedlających drzewostany pohuraganowe od zgrupowań drzewostanów kontrolnych (Ryc. 1).

Różnice te wynikały m.in. z niższego średniego udziału fauny leśnej w zgrupowaniach pohuraganowych w porównaniu ze zgrupowaniami kontrolnymi: 81,4% vs. 98,3% ($Z = 8,4792$; $p < 0,001$). Niektóre leśne biegaczowate łwione licznie w drzewostanach kontrolnych przestały pojawiać się

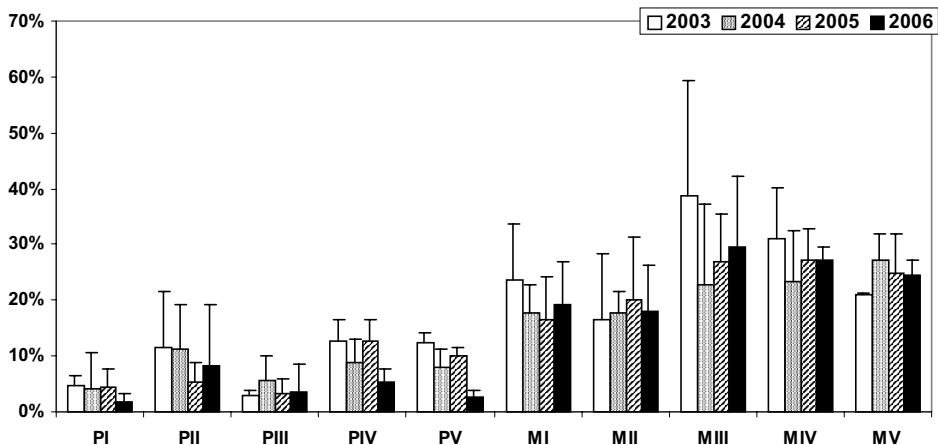


Ryc. 1. Podobieństwo gatunkowe zgrupowań biegaczowatych drzewostanów zniszczonych przez huragan (PI – PV) i kontrolnych (MI – MV) w roku 2005

Fig. 1. Cluster analysis for the carabid assemblages inhabiting post-hurricane (PI – PV) and control (MI – MV) stands in the year 2005

na powierzchniach piskich już w pierwszym roku po huraganie (np. *Carabus coriaceus* LINNAEUS). Dysproporcje te pogłębiały się z upływem czasu: w rok po huraganie wynosiły około 11% (87,4% na powierzchniach P vs. 98,8% na powierzchniach M, $Z = 4,1271$; $p < 0,001$), w latach 2004 i 2005 nie zmieniły się znacznie (85,7% vs. 98,4%, $Z = 3,6500$; $p < 0,001$ oraz 86,7% vs. 97,8%, $Z = 4,5211$; $p < 0,001$), natomiast w roku 2006 sięgnęły niemal 33% (65,6% vs. 98,3%, $Z = 4,6663$; $p < 0,001$). Gatunki leśne w drzewostanach pohuraganowych były „zastępowane” przede wszystkim przez faunę terenów otwartych, której średni udział był tam wyraźnie wyższy niż w zgrupowaniach kontrolnych: 9,6% vs. 0,7% ($Z = 7,4006$; $p < 0,001$) i która szczególnie licznie kolonizowała tereny zaburzone w roku 2006: 23,8% (w porównaniu z ok. 5% w latach 2003–2005; $p < 0,001$).

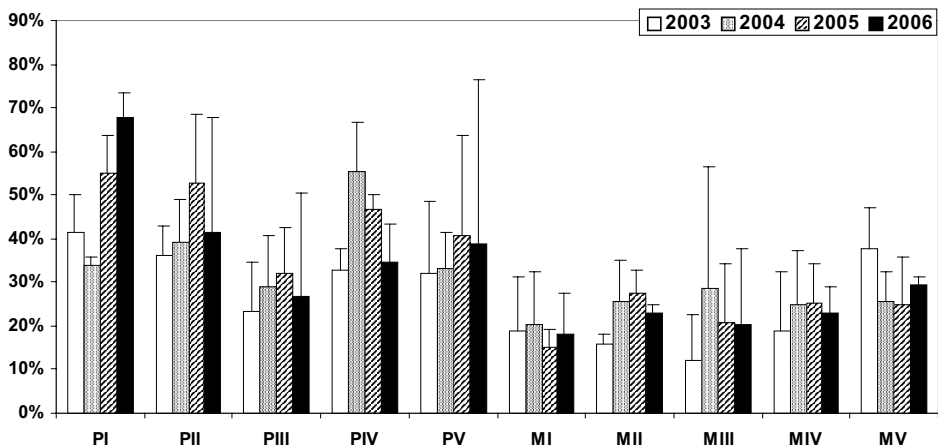
W następstwie huraganu wyraźnej redukcji uległy udziały w zgrupowaniu gatunków europejskich (średnio 38,9% na powierzchniach P vs. 53,3% na powierzchniach M; test NIR, $p < 0,001$) i o jesiennym typie rozwoju (42,4% vs. 51,9%; $p < 0,001$). Regres fauny europejskiej pogłębiał się w kolejnych latach upływających od zaburzenia: od kilku % w roku 2003 i 2004 (test NIR, n.i.) do ponad 20% w 2005 i 2006 (test NIR, $p < 0,001$). Redukcja udziału gatunków o jesiennym typie rozwoju na powierzchniach pohuraganowych w roku 2005 sięgnęła natomiast 22% (test NIR, $p < 0,001$), a w 2006 – 12% (test NIR, $p < 0,01$).



Ryc. 2. Udział osobników gatunków higrofilnych w zgrupowaniach biegaczowatych drzewostanów pohuraganowych (PI – PV) i kontrolnych (MI – MV) w latach 2003–2006

Fig. 2. Proportion of hygrophilous species individuals in carabid assemblages inhabiting post-hurricane (PI – PV) and control (MI – MV) stands in the years 2003–2006

Uszkodzenie drzewostanu przez huragan przyczyniło się do istotnego spadku udziału w zgrupowaniu fauny higrofilnej (Ryc. 2) – średnio 7% vs. 23,7% w zgrupowaniach kontrolnych ($Z = 8,5290$; $p < 0,001$), przy czym największą redukcję odnotowano w roku 2006 – o 19,4% ($Z = 4,4589$; $p < 0,001$).



Ryc. 3. Udział osobników gatunków kserofilnych w zgrupowaniach biegaczowatych drzewostanów pohuraganowych (PI – PV) i kontrolnych (MI – MV) w latach 2003–2006

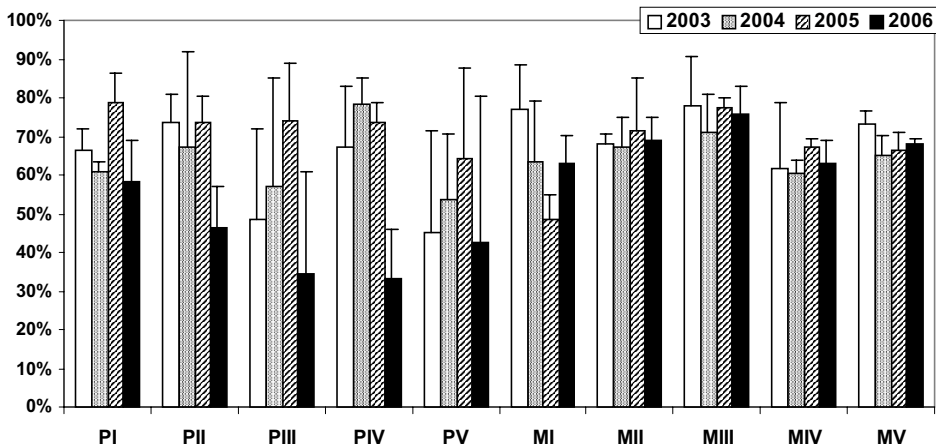
Fig. 3. Proportion of xerophilous species individuals in carabid assemblages inhabiting post-hurricane (PI – PV) and control (MI – MV) stands in the years 2003–2006

Odwrotną tendencję zaobserwowano w przypadku osobników gatunków kserofilnych (Ryc. 3), których średni udział na powierzchniach pohuraganowych był istotnie wyższy niż na kontrolnych: 39,7% vs. 22,8% ($Z = 5,6160$; $p < 0,001$).

Uszkodzenie drzewostanu przez huragan doprowadziło do licznego pojawiania się gatunków makropterycznych, podczas gdy na powierzchniach kontrolnych ich średni udział był marginalny: 17,7% vs. 0,7% ($Z = 8,8886$; $p < 0,001$). Największą różnicę odnotowano w roku 2006: 36,8% vs. 0,7% ($Z = 4,6663$; $p < 0,001$). Odwrotną tendencję zaobserwowano w przypadku gatunków dimorficznych i brahypterycznych – miały one większy udział w zgrupowaniach kontrolnych niż w pohuraganowych. Odnotowano średnio: 23,9% na powierzchniach M vs. 14,3% na powierzchniach P ($Z = 5,2014$; $p < 0,001$) dla dimorficznych oraz 75,4% vs. 68% ($Z = 1,9945$; $p < 0,050$) dla bezskrzydłych (brahypterycznych). Różnice te były zdecydowanie najwyraźniejsze w ostatnim roku badań i sięgały 16% ($Z = 4,1271$; $p < 0,001$) w przypadku gatunków dimorficznych oraz 20% ($Z = 3,1316$; $p < 0,002$) w przypadku bezskrzydłych.

Średni udział dużych zoofagów w zgrupowaniach pohuraganowych (59,9%) był niższy niż w zgrupowaniach kontrolnych (67,7%), jednak test U Manna-Whitneya nie potwierdził istotności tej różnicy.

Dopiero w ostatnim roku badań na powierzchniach piskich zaobserwowano istotną statystycznie redukcję udziału dużych zoofagów w zgrupowaniu – do 43% – w porównaniu z wartościami notowanymi na powierzchniach



Ryc. 4. Udział osobników dużych zoofagów w zgrupowaniach biegaczowatych drzewostanów pohuraganowych (PI – PV) i kontrolnych (MI – MV) w latach 2003–2006

Fig. 4. Proportion of large zoophages individuals in carabid assemblages inhabiting post-hurricane (PI – PV) and control (MI – MV) stands in the years 2003–2006

kontrolnych: 67,7% ($Z = 3,2975$; $p < 0,001$) oraz na powierzchniach pohuraganowych w latach wcześniejszych: 60,2% w roku 2003 ($Z = 2,2606$; $p < 0,050$), 63,4% w 2004 ($Z = 2,5094$; $p < 0,050$) i 72,8% w 2005 ($Z = 3,4219$; $p < 0,001$) (Ryc. 4). Ubytek dużych zoofagów w znacznym stopniu „skompensowały” hemizoofagi, szczególnie z rodzajów *Amara* BONELLI i *Harpalus* LATREILLE. Ich średni udział w zgrupowaniach piskich był istotnie wyższy niż w zgrupowaniach kontrolnych: 14,2% vs. 0,2% ($Z = 9,1221$; $p < 0,001$), a w roku 2006 różnica ta sięgnęła 26,6% ($Z = 4,6663$; $p < 0,001$).

Analiza wariancji i test NIR wskazały na istotną redukcję SBO biegaczowatych w drzewostanach zaburzonych przez huragan: średnio do 0,25 g vs. 0,35 g w zgrupowaniach kontrolnych ($F = 63,526$; $p < 0,001$). Test NIR potwierdził pogłębianie się tych różnic w kolejnych latach badań: w 2003 – 0,31 g vs. 0,39 g ($p < 0,001$), natomiast w 2006 – 0,15 g vs. 0,35 g ($p < 0,001$). W drzewostanach piskich zaobserwowano redukcję wskaźnika SCP – jego średnia wartość była istotnie niższa w zgrupowaniach pohuraganowych – 222,4 – w porównaniu ze zgrupowaniami kontrolnymi – 271,3 (test NIR, $p < 0,001$). Różnica ta rosła w kolejnych latach badań: w rok po huraganie wynosiła 31 jednostek (250,3 vs. 281,3; $p < 0,010$), a w 2006 – już 90,7 jednostek (180,6 vs. 271,3; $p < 0,001$).

Zmiany wskaźników zooindykacyjnych, a w szczególności SCP, opisujących zgrupowania biegaczowatych drzewostanów pohuraganowych, wskazały na postępującą regresję tych zgrupowań: ich stan rozwojowy w latach 2003–2005 można ocenić jako „cofnięty” o 20–30 lat, natomiast w roku 2006 – o 20–60 lat (największą regresję zaobserwowano w drzewostanach IV i V klasy wieku).

Analiza kanoniczna CCA przeprowadzona dla kolejnych lat badań za każdym razem dawała bardzo podobne rezultaty wyrażone wykresem, dlatego też przedstawiono wykres tylko dla roku 2005 (Ryc. 5).

Na diagramie CCA zgrupowania biegaczowatych drzewostanów pohuraganowych i kontrolnych zostały całkowicie rozdzielone osią pionową. Układ taki sugeruje przypisanie do osi poziomej gradientu przesuszenia środowiska związanego z zaburzeniem drzewostanu przez huragan: zgrupowania piskie zasiedlają powierzchnie o niższej wilgotności niż zgrupowania kontrolne. Oś ta wyjaśnia 82,1% zmienności danych dla gatunków i siedlisk (test Monte Carlo: $F = 4,678$; $p = 0,05$). Z osią tą najsilniej skorelowany jest stosunek C/N gleby ($-0,80$) oraz tempo dyfuzji CO_2 z gleby ($-0,89$) – oba te parametry korelowały dodatnio z danymi dla zgrupowań drzewostanów kontrolnych, a ujemnie – z danymi dla zgrupowań drzewostanów pohuraganowych.

piskich wciąż notowano obecność wielu leśnych gatunków biegaczowatych, np. *Carabus arcensis* HERBST, *Carabus violaceus* LINNAEUS, *Pterostichus niger* (SCHALLER), *Pterostichus oblongopunctatus* (FABRICIUS), co jest zgodne z obserwacjami dokonanymi na terenach pohuraganowych m.in. przez OTTE (1989) i BOUGET (2005a).

Obszary wiatrołomów stanowią złożoną mozaikę różnorodnych mikrosiedlisk, m.in. leżących na ziemi złomów, wykrotów i innych form martwego lub obumierającego drewna. W lukach pohuraganowych zachowany jest też profil glebowy, glebę nadal okrywa ściółka i warstwa mszysta, choć może być ona lokalnie zaburzona przez wykroty (BOUGET 2005a; BOUGET, DUELLI 2004; SKŁODOWSKI, ZDZIOCH 2005a, 2005b, 2006; ULANOVA 2000). Ściółka stanowi schronienie przed drapieżnikami lub wysychaniem, jest miejscem rozwoju i zdobywania pokarmu. Jej obecność i grubość stymuluje więc występowanie wielu gatunków biegaczowatych, szczególnie leśnych, cienio- i wilgociolubnych (KOIVULA 2001; KOIVULA i in. 1999; NIEMELÄ, HALME 1992; PIHLAJA i in. 2006; POOLE i in. 2003; SKŁODOWSKI 2002; SKŁODOWSKI, ZDZIOCH 2006). Również wyspy drzewostanu oszczędzone przez huragan mogą stanowić ważne refugium dla fauny leśnej, umożliwiając jej przetrwanie i kolonizację terenów otwartych (SKŁODOWSKI 2002; SKŁODOWSKI, ZDZIOCH 2005a, 2005b, 2006). Obecność gatunków leśnych można też przypisać ich migracjom z sąsiednich, ocalałych drzewostanów (GRECHANICHENKO, GUSEVA 2000; SKŁODOWSKI 2002; SKŁODOWSKI, ZDZIOCH 2006).

Z kolei brak osłony drzew, a także postępujące przesuszenie siedliska sprzyjają pojawianiu się gatunków terenów otwartych, kserofili (BOUGET, DUELLI 2004) oraz gatunków makropterycznych – sprawnych kolonizatorów wczesnych stadiów sukcesyjnych (SKŁODOWSKI 2006). Wzrost udziału osobników tych trzech grup zaobserwowano również w zgrupowaniach piskich (Ryc. 3). W lukach w drzewostanie licznie pojawiają się też leśni ubikwiści, co stwierdzono przy wycince nawet niedużych powierzchni w lesie (KOIVULA 2001; KOIVULA i in. 2002; SKŁODOWSKI 2006). SROKA i FINCH (2006) odnotowali wzrost bogactwa gatunkowego biegaczowatych postępujący wraz ze spadkiem powierzchni zwartej drzewostanu oraz w miarę zbliżania się do jego krawędzi właśnie wskutek większej heterogeniczności środowiska i licznego pojawiania się gatunków nieleśnych i eurytopowych. Również SKŁODOWSKI (2002) zaobserwował wzrost średniej liczby gatunków biegaczowatych w gradiencie: drzewostan – teren otwarty skorelowany dodatnio ze wzrostem udziału w zgrupowaniu gatunków terenów otwartych. Najprawdopodobniej wszystkie te czynniki wpływają na wysokie bogactwo gatunkowe Carabidae w drzewostanach pohuraganowych.

Huragan przyczynił się do istotnej redukcji liczebności biegaczowatych. Podobnych obserwacji w drzewostanach pohuraganowych dokonał BOUGET (2005a). Większe amplitudy temperatur i wilgotności oraz przesuszenie ściółki na obszarach pozbawionych osłony drzew prowadzą do spadku aktywności biologicznej mikroorganizmów ściółkowo-glebowych i obniżenia liczebność ściółkowych bezkręgowców. Tempo dyfuzji CO₂ z gleby, będące miarą jej aktywności biologicznej, było o 20–30% niższe na powierzchniach pohuraganowych w porównaniu z powierzchniami kontrolnymi (SKŁODOWSKI 2007). Jednocześnie odnotowano redukcję liczebności Diplopoda, Chilopoda i Collembola (SŁAWSKA, SŁAWSKI 2007; TRACZ 2007). Łuki pohuraganowe, z uwagi na brak żywych drzew, charakteryzuje też niskie zagęszczenie fitofagów (HARRISON 1987). Niewątpliwie wszystkie te czynniki mogły wpłynąć na redukcję potencjalnej bazy pokarmowej biegaczowatych i doprowadzić do spadku liczebności zgrupowania. Ponadto niektórzy autorzy sugerują, że duże ilości martwego drewna zalegającego na podłożu, jak również silnie rozwinięte runo leśne redukuje mobilność biegaczowatych i może zmniejszać ich łowność (SROKA, FINCH 2006; POOLE i in. 2003; TABOADA i in. 2006).

Pod wpływem niektórych innych typów zaburzeń, np. zrębów zupełnych obserwowano wzrost łowności biegaczowatych (SZYSZKO 1983). Zachodziła wtedy intensywna kolonizacja terenów zrębowych przez hemizoofagi, gatunki eurytopowe i nieleśne, miała ona jednak miejsce w przypadku całkowitego zniszczenia ściółki orką, tymczasem na obszarach pohuraganowych ściółka wciąż jest obecna.

Zgrupowania Carabidae drzewostanów pohuraganowych i kontrolnych zostały wyraźnie oddzielone, zarówno w analizie podobieństwa gatunkowego metodą dendrytów, jak i w analizie kanonicznej CCA (Ryc. 1 i 5). Jednocześnie analiza kanoniczna wskazała, że głównym czynnikiem różnicującym te zgrupowania jest stopień wilgotności siedliska. O stymulującym wpływie wilgotności podłoża na występowanie wielu biegaczowatych, szczególnie gatunków leśnych i higrofilnych pisali m.in. SKŁODOWSKI (2006) oraz SROKA i FINCH (2006). Przesuszenie ściółki w lukach pohuraganowych przyczyniło się do istotnego spadku udziału w zgrupowaniu fauny higrofilnej (Ryc. 2) i zastępowania jej przez kserofile (Ryc. 3), m.in. z rodzajów *Amara* BONELLI, *Harpalus* LATREILLE i *Poecilus* BONELLI. Podczas gdy w zgrupowaniach kontrolnych dominował *Pterostichus niger* preferujący ściółkę wilgotną, to na powierzchniach piskich wyjątkowo wysoki wskaźnik dominacji (nawet ponad 50%) uzyskał kserofilny *Carabus arcensis*.

Generalnie, 4-letnie zmiany w zgrupowaniach biegaczowatych zasiedlających drzewostany piskie miały podobny kierunek do opisywanych przez BOUGET (2005a) w lukach pohuraganowych, SKŁODOWSKIEGO (2002), KOIVULA (2001) i KOIVULA i in. (2002) w wyciętych w drzewostanach gniazdach oraz SKŁODOWSKIEGO (1995) i SZYSZKO (1983) w uprawach i młodnikach założonych na zrębach. Mimo to reakcje te nie były tak znaczne, jak w przypadku całkowitego wycięcia lub spalenia drzewostanu. Na terenach porębowych, przy zupełnym zniszczeniu ściółki orką, udział w zgrupowaniu fauny terenów otwartych sięga 46%, udział osobników gatunków leśnych może ulec redukcji do 7%, a dużych zoofagów - do 15% (SZYSZKO 1983).

Tymczasem w drzewostanach piskich średni (dla 4 lat) udział biegaczowatych terenów otwartych wyniósł 9,6%, leśnych – 81,4% a europejskich – 39%. Z kolei udział dużych zoofagów sięgał 60% i nie różnił się istotnie od udziału w zgrupowaniach kontrolnych (Ryc. 4). Wynikało to z faktu, iż do roku 2005 dominujące w zgrupowaniu przed zaburzeniem duże zoofagi związane z siedliskami świeżymi (m.in. *P. niger* i *C. coriaceus*) zastępował duży zoofag o preferencjach kserofilnych – *C. arcensis*. Chociaż klasyfikowany jako gatunek leśny, *C. arcensis* bardzo sprawnie kolonizuje luki w drzewostanie, np. SKŁODOWSKI (2002) odnotował wyższą łowność tego gatunku na zrębie w porównaniu z przyległym drzewostanem. W drzewostanie piskim nie doszło natomiast do zdominowania zgrupowania przez małe zoofagi i hemizoofagi, jak ma to miejsce na zrębach zupełnych (SZYSZKO 1983). Stąd też średnia dla 4 lat wartość SBO na powierzchniach piskich wyniosła 0,25 g, podczas gdy wycięcie zrębu może zredukować SBO do 0,077 g (SZYSZKO 1983). Wydaje się, że zachowanie w lukach pohuraganowych profilu glebowego, a w szczególności ściółki w znacznym stopniu łagodzi wpływ zaburzenia na zasiedlające je zgrupowania epigeicznych bezkręgowców, a przynajmniej biegaczowatych. Duże znaczenie mają także fragmenty ocalałego drzewostanu, leżące martwe drewno oraz niezniszczony podszyt i pojawiające się licznie naturalne odnowienie sosny i brzozy – ograniczają one przesychanie ściółki, mogą też stanowić refugium dla fauny leśnej i wilgociolubnej.

Na osobną uwagę zasługują wyniki uzyskane w ostatnim roku badań. W porównaniu z latami 2003–2005, w roku 2006 nastąpiło wyraźne pogłębienie się regresyjnych zmian w zgrupowaniach biegaczowatych zamieszkujących drzewostany pohuraganowe. Udział dużych zoofagów w zgrupowaniu uległ dalszej redukcji o 30% (Ryc. 4). Zmianie tej towarzyszył wzrost udziału

hemizoofagów o 17% i fauny terenów otwartych – o 20%. Znacznej redukcji uległy wskaźniki: SCP (do 181 jednostek z 234) i niemal 2-krotnej – SBO (do 0,15 g z 0,29 g). Stąd wniosek, że regresja zgrupowań biegaczowatych wywołana huraganem – choć opóźniona – wciąż pogłębia się, przede wszystkim wskutek postępującego przesychania ściółki. Na podstawie znajomości chronosekwencyjnego rozwoju zgrupowań biegaczowatych (SKŁODOWSKI 1997) stan zgrupowań biegaczowatych drzewostanów piskich w roku 2006 można ocenić jako „cofnięty” o 20–60 lat, podczas gdy regresja zgrupowań pohuraganowych w latach 2003–2005 osiągnęła jedynie 20–30 lat.

Trudno przewidzieć, w jakim kierunku zajdą zmiany w zgrupowaniach biegaczowatych drzewostanów pohuraganowych w kolejnych latach i czy doprowadzą one do stanu obserwowanego na zrębie zupełnym. Dalszy spadek wilgotności siedliska mógłby skutkować zdominowaniem zgrupowań przez gatunki terenów otwartych, hemizoofagi i małe zoofagi o preferencjach kserofilnych, m.in. *Calathus erratus* (C. R. SAHLBERG), *Amara* sp. i *Harpalus* sp. Niewykluczone jednak, że wzrost młodego pokolenia drzew doprowadzi do zacieniania podłoża i zahamowania przesychania ściółki, dzięki czemu w zgrupowaniach Carabidae znaczny udział będą miały duże lub małe leśne zoofagi o preferencjach mezo- i higrofilnych, takie jak: *P. niger*, *C. violaceus* czy *Calathus micropterus* (DUFTSCHMID), co mogłoby świadczyć o rozpoczęciu regeneracji tych zgrupowań.

Wnioski

Obserwowany w latach 2003–2006 spadek wartości wskaźników SBO i SCP świadczy o zmianach regresyjnych zachodzących w zgrupowaniach biegaczowatych zasiedlających drzewostany pohuraganowe.

Postępująca z roku na rok redukcja wartości wskaźników SBO i SCP oraz wzrost udziału w zgrupowaniu fauny kserofilnej spowodowane brakiem osłony drzew i przesuszeniem ściółki świadczą o pogłębiającej się regresji ekosystemu.

Wydaje się, że zmiany struktury zgrupowań biegaczowatych związane z ich regresją są w znacznym stopniu opóźniane i „łagodzone” przez zachowaną na powierzchniach pohuraganowych ściółkę oraz leżące na niej powalone drzewa.

Jak dotąd nie zaobserwowano symptomów rozpoczęcia sukcesji regeneracyjnej zgrupowań biegaczowatych zasiedlających drzewostany Puszczy Piskiej zaburzone przez huragan.

SUMMARY

In July 2002, 33,000 ha of pine forest in north-eastern Poland were hit by a hurricane. Since spring 2003, a survey on carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages inhabiting the damaged stands has been carried out. The ground beetle fauna of the affected stands in the Pisz Forest District was compared with that of non-affected stands in the Maskulińskie Forest District. In both Pisz and Maskulińskie stands 15 plots in five different age classes were established (3 plots in each class): class I (20–40 years old), II (40–50), III (50–60), IV (60–80) and V (above 80 years old). Beetles were sampled using Barber's traps. The disturbance contributed to a profound decrease in carabid abundance, although carabid species richness was significantly higher in the damaged stands compared to the control ones. Both the cluster analysis and CCA analysis clearly distinguished between carabid assemblages inhabiting the disturbed and the control stands (Fig. 1, Fig. 5). The hurricane considerably reduced the proportion of forest European autumn breeding and hygrophilous species individuals in carabid assemblages with the most pronounced differences recorded in 2006 (Fig. 2). Moreover, in 2006 a marked decline in proportion of large zoophages in the disturbed stands was observed (Fig. 4). MIB (Mean Individual Biomass) and SPC (Sum of Progressive Characteristics) index declined considerably with the lowest value recorded in 2006. An inverse trend was noticed for hemizoophages, open-habitat and xerophilous species individuals, which increased in abundance significantly in stand openings (Fig. 3). MIB and SPC index reduction in the post-hurricane stands suggests that the regression of carabid assemblages is still in progress and its regeneration has not started yet.

PIŚMIENNICTWO

- BENGTSSON J., NILSSON S. G., FRANC A., MENOZZI, P. 2000: Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *For. Ecol. Manage.*, **132**: 39-50.
- BOUGET C. 2005a: Short-term effect of windthrow disturbance on ground beetle communities: gap and gap size effects. [W:] *European Carabidology 2003. Proceedings of the 11th European Carabidologist Meeting*. DIAS Report: No 114: 25-39.
- BOUGET C. 2005b: Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests. Part II. Effects of gap size and gap isolation. *For. Ecol. Manage.*, **216**: 15-27.
- BOUGET C., DUELLI P. 2004: The effect of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biol. Conserv.*, **118**: 281-299.
- CHAPIN, F. S. III, MATSON, P. A., MOONEY, H. A. 2002: *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag, New York, Inc. 435 ss.
- DUELLI P., ORBIST M. K. 1999: Räumen oder belassen? Die Entwicklung der faunistischen Biodiversität auf Windwurfflächen im Schweizerischen Alpenraum. *Versh. Ges. Oekol.*, **29**: 193-200.
- DUELLI P., ORBIST M. K., WERMELINGER B. 2002: Windthrow included changes in faunistic biodiversity in alpine spruce forests. *For. Snow Landsc. Res.*, **77**: 117-131.

- FALIŃSKI J. B. 1986: Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forest. Ecological studies in Białowieża Forest. W. Junk, Dordrecht. 537 ss.
- GRECHANICHENKO T., GUSEVA N. 2000: Carabid communities (Col. Carabidae) in different forest biotopes in central forest steppe. *Entomol. Rev.*, **80**: 592-599.
- HARRISON S. 1987: Tree fall gaps versus forest understory as environments for a defoliating moth on a tropical scrub. *Oecologia*, **72**: 65-68.
- INGS T. C., HARTLEY S. E. 1999: The effect of habitat structure on carabid communities during the regeneration of a native Scottish forest. *For. Ecol. Manage.*, **119**: 123-136.
- KOIVULA M. 2001 [mscr.]: Carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in boreal managed forests – meso-scale ecological patterns in relation to the modern forestry – PhD thesis. University of Helsinki. 120 ss.
- KOIVULA M., KUKKONEN J., NIEMELÄ J. 2002: Boreal carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodivers. Conserv.*, **11**: 1269-1288.
- 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.
- KREBS C. J. 1999: Ecological methodology. 2nd edition. Addison Wesley, Longman. 620 ss.
- NIEMELÄ J., HALME E. 1992: Habitat associations of carabid beetles in fields and forests on the Åland Islands, SW Finland. *Ecography*, **15**: 3-11.
- OTTE J. 1989: Ecological investigations on the importance of wind-throw areas for the insect fauna. Part II. *Waldhygiene*, **18**: 1-36.
- PASCARELLA J. B., AIDE T. M., ZIMMERMAN J. K. 2004: Short-term response of secondary forests to hurricane disturbance in Puerto Rico, USA. *For. Ecol. Manage.*, **199**: 379-393.
- PICKETT S. T. A., WHITE P. S. 1985: The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York. 472 ss.
- PICKETT S. T. A., WU J., CADENASSO M. L. 1999: Patch dynamics and the ecology of disturbed ground: a framework for synthesis. [W:] WALKER L. R. [red.]: *Ecosystems of disturbed ground*. Elsevier, Amsterdam: 707-722.
- PIHLAJA M., KOIVULA M., NIEMELÄ J. 2006: Responses of boreal carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) to clear-cutting and top-soil preparation. *For. Ecol. Manage.*, **222**: 182-190.
- PONTAILLER J. -Y., FAILLE A., LEMÉE G. 1997: Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). *For. Ecol. Manage.*, **98**: 1-15.
- POOLE A., GORMALLY M., SHEEHY SKEFINGTON M. 2003: The flora and carabid beetle fauna of a mature and regenerating semi-natural oak woodland in south-east Ireland. *For. Ecol. Manage.*, **177**: 207-220.
- SŁAWSKA M., SŁAWSKI M. 2007: Zmiany w składzie i strukturze epigeiczno-glebowych zgrupowań Collembola w drzewostanach Puszczy Piskiej zniszczonych przez huragan. [W:] SKŁODOWSKI J. (red.): *Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej*. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw: 53-95.

- SKŁODOWSKI J. 1995: Antropogeniczne przeobrażenia zespołów biegaczowatych (Col. Carabidae) w ekosystemach borów sosnowych Polski. [W:] SZUJECKI A. i in. (red.): Antropogeniczne przeobrażenia epigeicznej i glebowej entomofauny borów sosnowych Polski. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii, Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa: 17-174.
- SKŁODOWSKI J. 1997: Interpretacja stanu środowiska leśnego za pomocą modelu SCP/SBO zgrupowań biegaczowatych (Col. Carabidae). [W:] VI Sympozjum Ochrony Ekosystemów Leśnych, Jedlnia 2–3 grudnia 1996. Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa: 69-87.
- SKŁODOWSKI J. 2002: System kolonizacji zrębu zupełnego przez biegaczowate oraz możliwości jego doskonalenia. Rozprawa habilitacyjna. Wydawnictwo SGGW, Warszawa. 134 ss.
- SKŁODOWSKI J. 2006: Anthropogenic transformation of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Białowieża Primeval Forest, Poland: from primeval forests to managed woodlands of various ages. *Entomol. fennica*, **17**: 296-314.
- SKŁODOWSKI J. 2007: Wybrane wskaźniki opisujące stan środowiska. [W:] SKŁODOWSKI J. (red.): Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw: 21-34.
- SKŁODOWSKI J., GARBALIŃSKA P. 2007a: Zgrupowania biegaczowatych (Coleoptera, Carabidae) w trzecim roku regeneracji drzewostanów Puszczy Piskiej zniszczonych przez huragan. *Sylvan*, **151** (4): 49-63.
- SKŁODOWSKI J., GARBALIŃSKA P. 2007b: Ground beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) in the third year of regeneration after a hurricane in the Puszcza Piska pine forest. [W:] SKŁODOWSKI J. (red.): Proceedings of the Sixth Symposium of Baltic Coleopterologists, Akademia, Kaunas, Lithuania: 7–9 September 2006. *Baltic J. Coleopterol.*, **7** (1): 17-36.
- SKŁODOWSKI J., ZDZIOCH P. 2005a: Biegaczowate (Carabidae, Col.) drzewostanów Puszczy Piskiej zniszczonej przez huragan – rok „zero”. *Sylvan*, **149** (5): 43-51.
- SKŁODOWSKI J., ZDZIOCH P. 2005b: “The day after” – first year of carabid recolonization of pine forest damaged by hurricane. [W:] SKŁODOWSKI J. i in. (red.): Protection of Coleoptera in The Baltic Sea Region. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw: 185-193.
- SKŁODOWSKI J., ZDZIOCH P. 2006: Biegaczowate (Coleoptera: Carabidae) w drugim roku spontanicznej sukcesji regeneracyjnej zniszczonych przez huragan drzewostanów Puszczy Piskiej. [W:] HURUK S. i in. (red.): Biegaczowate (Coleoptera: Carabidae) środowisk antropogenicznych. *Wiad. entomol.*, **25**, Supl. 1: 97-110.
- SROKA K., FINCH O.-D. 2006: Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (Coleoptera, Carabidae). *J. Insect. Conserv.*, **10**: 335-350.
- StatSoft Inc. 1997: Statistica for Windows (Computer program manual). – Tulsa, OK, USA.
- SZUJECKI A., MAZUR S., PERLIŃSKI S., SZYSZKO J. 1983: The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw. 196 ss..
- SZWAGRZYK J. 2000: Rozległe naturalne zaburzenia w ekosystemach leśnych: ich zasięg, charakter i znaczenie dla dynamiki lasu. *Wiad. ekol.*, **46** (1): 3-19.
- SZYSZKO J. 1983: State of Carabidae (Col.) fauna in fresh pine forest and tentative valorisation of this environment. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw. 80 ss.

- SZYSZKO J. 1985: STN – efektywna pułapka do odłowu epigeicznych Carabidae w środowisku leśnym. Wyd. Kom. Biol. Gleb. PTG, Warszawa. 41 ss.
- SZYSZKO J. 1997: Próba waloryzacji środowisk leśnych przy pomocy biegaczowatych (Carabidae, Col.). [W:] VI Sympozjum Ochrony Ekosystemów Leśnych, Jedlnia 2–3 grudnia 1996. Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa: 42-60.
- TABOADA A., KOTZE D. J., TÁRREGA R., SALGADO J. M. 2006: Traditional forest management: Do carabid beetles respond to human-created vegetation structures in oak mosaic landscape? *For. Ecol. Manage.*, **237**: 436-449.
- TRACZ H. 2007: Fauna Diplopoda i Chilopoda w ekosystemach drzewostanów pohuraganych i kontrolnych [W:] SKŁODOWSKI J. (red.): Monitoring zooindykacyjny pohuraganych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw: 97-105.
- TER BRAAK C. J. F., SMILAUER P. 1997: Canoco for Windows – Version 4.02. [Computer program manual]. Centre for Biometry. Wageningen. The Netherlands.
- ULANOVA N. G. 2000: The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *For. Ecol. Manage.*, **135**: 155-167.
- WOLF A., MŘLLER P. F., BRADSHAW R. H. W., BIGLER J. 2004: Storm damage and long-term mortality in a semi-natural, temperate deciduous forest. *For. Ecol. Manage.*, **188**: 197-210.

