

Wiad. entomol.	25, Supl. 1: 97-110	Poznań 2006
----------------	---------------------	-------------

Biegaczowate (*Coleoptera: Carabidae*) w drugim roku spontanicznej sukcesji regeneracyjnej zniszczonych przez huragan drzewostanów Puszczy Piskiej

Ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*) in second year of regenerative
succession of Pisz forests destroyed by hurricane

JAROSŁAW SKŁODOWSKI¹, PAWEŁ ZDZIOCH²

¹Katedra Ochrony Lasu i Ekologii SGGW, ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa;
e-mail: sklodowski@wl.sggw.waw.pl

²ul. Żwirki i Wigury 32, 06-300 Pzasnysz; e-mail: pawelzdzioch@gmail.com

ABSTRACT: In 2002 in Pisz Forest strong wind damaged 30000 h of pine forest. In total 30 plots were selected for studies, 15 plots in Pisz District Forest damaged by hurricane and 15 plots in Maskólińskie District Forest – control – not damaged. There were distinguished five age classes of forest: I (10–30 years old), II (30–40 y.), III – (40–50 y.), IV (50–70 y.) and V (above 70 years old). In total 8363 individuals belonging to 59 species were caught during two years studies. The cluster Ward analysis as well as canonical CA analysis showed substantial differences of carabids assemblages occurring in damaged and non damaged forests. The interference of hurricane in Pisz forest brought about changes in carabid assemblages, including a reduction in the proportion of individuals of forest species, reduction in the mean individual biomass (MIB) and in the sum of positive characteristics (SCP indicator). In damaged forest small zoophages, hemizooophages, an open area and eurytopic species were frequently observed. Hurricanes disturbance in pine forest caused a drastic decrease in MIB, a reduction in the proportion of hygrophilous species, and an increase of xerophilous species and their proportion in the assemblage.

KEY WORDS: *Coleoptera*, *Carabidae*, storm, windthrow, regeneration succession.

Wstęp

Czwartego lipca 2002 roku lasy północno-wschodniej Polski zostały zniszczone przez huragan, który połamał lub poprzewracał drzewa na ponad 30 tys. ha. Większość zniszczonych drzewostanów bardzo sprawnie i szybko

uprzątnięto, po czym odnowiono. Do celów badawczych na terenie Nadleśnictwa Pisz pozostawiono jedynie około 300 hektarów w nienaruszonym stanie w celu obserwacji sukcesji regeneracyjnej.

Huragany, podobnie jak pożary czy powodzie w istocie swej nie są zjawiskami „negatywnymi”, ale są niezbędną częścią składową istniejących ekosystemów. Zaburzenia te z reguły są gwałtowne i krótkotrwałe, ale jednocześnie są przyczyną długookresowych fluktuacji struktury i funkcjonowania ekosystemów (CHAPIN i in. 2002). Zmieniają strukturę biocenoz i tworzących je populacji poprzez gwałtowną zmianę warunków środowiska. Mimo to zaburzenia te są integralną częścią ekosystemów.

W 2003 roku Katedra Ochrony Lasu i Ekologii rozpoczęła badania nad sukcesją regeneracyjną ekosystemu zniszczonego przez huragan. Ponieważ reakcje zgrupowań biegaczowatych na zaburzenia w drzewostanach są dobrze poznane, również i tę rodzinę wytypowano jako bioindykator przekształceń ekosystemu boru sosnowego po klęsce huraganu (SKŁODOWSKI, ZDZIOCH 2005a, 2005b).

Pierwszy rok wykazał daleko idące przekształcenie ekosystemu, począwszy od redukcji tempa respiracji gleby, wskaźnika LAI, po istotne przeobrażenie zgrupowań biegaczowatych, między innymi utratę leśnych gatunków, higrofilii i redukcję średniej biomasy osobniczej SBO. Drugi rok obserwacji miał odpowiedzieć na pytanie, czy odnotowane zmiany zgrupowań biegaczowatych ulegną dalszemu pogłębieniu, czy też regeneracja ekosystemu i zgrupowań rozpocznie się „raptownie”, co będzie rzutować na poprawę wskaźników zgrupowań biegaczowatych? Odpowiedź na to pytanie jest celem niniejszej pracy.

Miejsce i metoda badań

Badania prowadzono w drzewostanach zniszczonych przez huragan na terenie Nadleśnictwa Pisz (Leśnictwo Szast) i w drzewostanach kontrolnych, niezniszczonych – sąsiedniego Nadleśnictwa Maskulińskie (Leśnictwo Zarosław). Wytypowano drzewostany na siedlisku boru świeżego w pięciu klasach wiekowych: I – 20–40 lat, II – 40–50 lat, III – 50–60 lat, IV – 60–70 lat i V – powyżej 70 lat. Każdy wariant wiekowy reprezentowały 3 powtórzenia. Na każdej z 30 powierzchni użyto po 5 pułapek Barbera. Kontroli pułapek dokonywano od maja do końca października, co 6 tygodni.

Oznaczone do gatunku osobniki mierzono, zaś ich długość przeliczano na biomasę za pomocą formuły opracowanej w Katedrze Ochrony Lasu i Eko-

logii (SZUJECKI i in. 1983). Średnią biomasę osobniczą SBO wyliczono jako iloraz sumy biomas i liczby osobników w zgrupowaniu. Ponadto zastosowano wskaźnik SCP (SKŁODOWSKI 1997). Wskaźniki SBO i SCP są dodatnio i istotnie skorelowane z wiekiem drzewostanu (SZYSZKO 1983; SKŁODOWSKI 1987).

Badania statystyczne wykonano z użyciem pakietu STATISTICA (StatSoft 1995). Zgodność danych z rozkładem normalnym sprawdzono za pomocą testu Shapiro-Wilka. Do porównań danych odbiegających od rozkładu normalnego użyto testu U Manna-Whitneya. Podobieństwo gatunkowe oceniono za pomocą analizy aglomeracji. Zgrupowania biegaczowatych analizowano metodą kanoniczną CA, przy użyciu programu CANOCO (ter Braak and Smilauer 1995).

Wyniki

W trakcie dwóch lat badań złowiło się łącznie 8363 osobników biegaczowatych (4126 w 2003 i 4237 w 2004 roku) należących do 59 gatunków. Ponieważ tabela gatunkowa dotycząca pierwszego roku badań przedstawiona była w dwóch pracach (SKŁODOWSKI, ZDZIOCH 2005a, 2005b), w tabeli (Tab.) ukazano gatunki i liczebność stwierdzoną tylko w drugim roku badań – w pierwszym roku badań prawie połowa osobników (4082) reprezentowała rodzaj *Carabus* L. W drzewostanach pohuraganowych złowiło się dwukrotnie mniej osobników tego rodzaju niż w drzewostanach kontrolnych (było to odpowiednio 1308 i 2774 sztuk). W drugim roku po huraganie nastąpił wyraźny spadek liczby osobników z rodzaju *Carabus* z 818 do 490 w drzewostanie pohuraganowym, a w drzewostanie kontrolnym wzrost z 1262 do 1512. Ogólna liczba gatunków stwierdzona we wszystkich wariantach wiekowych w Piszcu to 51 (34 gatunki w 2003 roku i 32 w 2004), a w Maskulińskim 34 gatunki (23 w 2003 i 24 w 2004). Różnice łowności wybranych gatunków przedstawia diagram (Ryc. 1).

Średnia liczba osobników biegaczowatych łwionych w zniszczonych huraganem drzewostanach (15,8 szt./pułapkę/rok), była znacznie niższa niż w drzewostanach kontrolnych (40,0 szt./pułapkę; $U = 4075$, $p < 0,001$). W 2003 roku było to odpowiednio 19,8 i 35,2 szt./pułapkę ($U = 1777$, $p < 0,001$). Rok później średnia łowność wynosiła zaledwie 11,7 w drzewostanach pohuraganowych i aż 44,8 szt./pułapkę w drzewostanach kontrolnych ($U = 292$, $p < 0,001$).

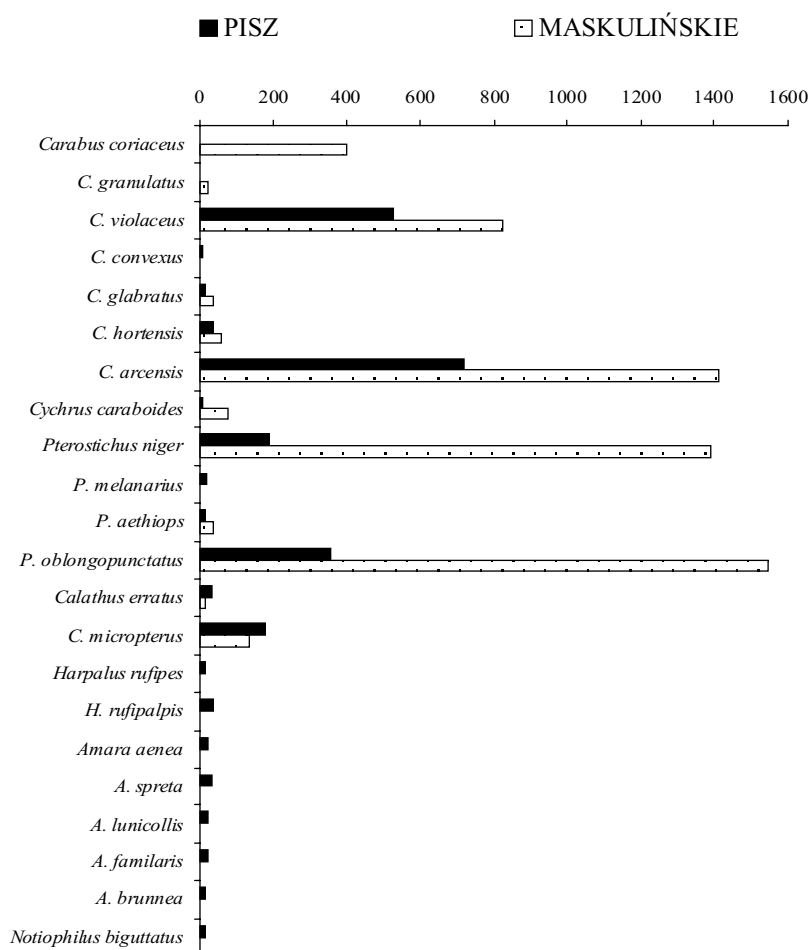
Tab. Wykaz gatunków biegaczowatych złowionych w drugim roku badań w zniszczonych przez huragan drzewostanach (P) oraz kontrolnych (M) w różnych klasach wieku: I–V

Carabid beetles collected in second year of study in forests destroyed by hurricane (P) and in control forests (M) in different age: I–V

Lp. No	Gatunek Species	P					M				
		I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	<i>Agonum fuliginosus</i> (DUFTSCHMID, 1812)									1	
2	<i>Amara aenea</i> (DE GEER, 1774)	1	4	3	6	7					
3	<i>A. brunnea</i> (GYLLENHAL, 1810)	1	2	1		3					
4	<i>A. communis</i> (PANZER, 1797)		2		2	3					
5	<i>A. consularis</i> (DUFTSCHMID, 1812)		1								
6	<i>A. lunicollis</i> SCHIOEDTE, 1837	2	13	4	4	1				1	
7	<i>A. plebeja</i> (GYLLENHAL, 1810)					2					
8	<i>A. tibialis</i> (PAYKULL, 1798)			1							
9	<i>Badister lacertosus</i> (STURM, 1815)					2					
10	<i>Calathus erratus</i> (C. R.SAHLBERG, 1827)			5	1		5	1		1	
11	<i>C. micropterus</i> (DUFTSCHMID, 1812)	2	6	7	2	12	27	10	5	16	16
12	<i>Carabus coriaceus</i> LINNAEUS, 1758						51	55	31	33	20
13	<i>C. granulatus</i> (LINNAEUS, 1758)						11	9		1	4
14	<i>C. marginalis</i> FABRICIUS, 1775									1	
15	<i>C. violaceus</i> LINNAEUS, 1758	23	26	52	39	16	115	81	78	61	61
16	<i>C. convexus</i> FABRICIUS, 1775		4		1	1					
17	<i>C. glabratus</i> PAYKULL, 1790	2	1		2	9	1		2	1	6
18	<i>C. hortensis</i> LINNAEUS, 1758	2	1	2	1	9	15	9	10	1	8
19	<i>C. nemoralis</i> O. F. MÜLLER, 1764	1						1	1		
20	<i>C. arcensis</i> HERBST, 1784	41	77	25	99	56	123	166	170	184	202
21	<i>Harpalus rufipes</i> (DE GEER, 1774)		2		1	2					
22	<i>H. quadripunctatus</i> DEJEAN, 1829		2	1	1	3				1	
23	<i>H. rufipalpis</i> (STURM, 1818)			1							
24	<i>H. latus</i> (LINNAEUS, 1758)			1							

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
25	<i>H. signaticornis</i> (DUFTSCHMID, 1812)									1	
26	<i>H. tardus</i> (PANZER, 1797)	1			2						
27	<i>Cychrus caraboides</i> (LINNAEUS, 1758)		2		2	1	8	12	15	14	11
28	<i>Leistus ferrugineus</i> (LINNAEUS, 1758)						3				
29	<i>Notiophilus aesthuans</i> (MOTSCHULSKY, 1864)			1	2	1					
30	<i>N. aquaticus</i> (LINNAEUS, 1758)					1					
31	<i>N. biguttatus</i> (FABRICIUS, 1799)		1		2	2				1	
32	<i>N. germinyi</i> FAUVEL in GRENIER, 1863			1		1					
33	<i>Poecilus versicolor</i> (STURM, 1824)	2	2		2	4				2	
34	<i>P. minor</i> (GYLLENHAL, 1827)					1					
35	<i>Pterostichus niger</i> (SCHALLER, 1783)	6	20	10	18	10	103	110	150	158	184
36	<i>P. melanarius</i> (L.)	2			2	4					
37	<i>P. aethiops</i> (PANZER, 1797)						1	1	1	2	1
38	<i>P. oblongopunctatus</i> (FABRICIUS, 1787)	41	44	18	20	43	169	211	152	252	200
39	<i>P. nigrita</i> (PAYKUL, 1790)				1					1	
40	<i>P. virens</i> (MULL 1776)				1					1	
41	<i>Stomis pumicatus</i> (PANZER, 1796)						1				
42	<i>Synuchus nivalis</i> (ILLIGER, 1798)					1					
Liczba osobników Number of specimens		127	210	133	211	195	633	666	615	734	713
Liczba gatunków Number of species		14	18	16	22	25	14	12	11	21	11

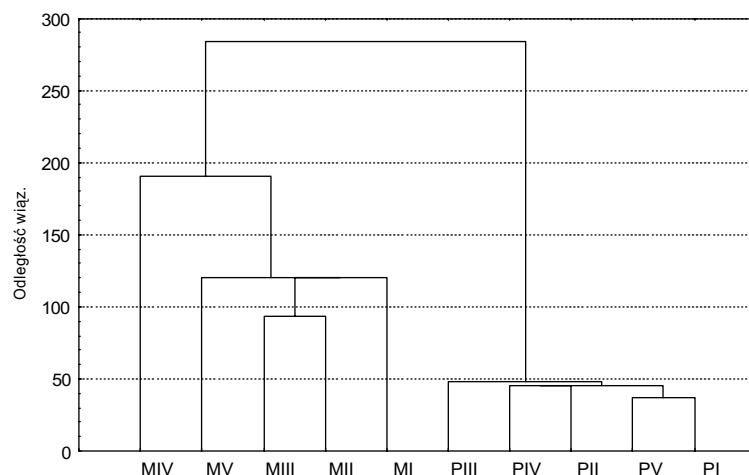
Średnia liczba gatunków w Piszcu była istotnie niższa (5,0 gatunku/pułapkę) niż w kontrolnym środowisku (6,2; $U = 7238$, $p < 0,001$). W drugim roku po huraganie wartość ta jeszcze bardziej zmniejszyła się w Piszcu z 5,4 w 2003 do 4,61 w 2004 ($U = 2106$, $p = 0,008$), natomiast w lasach kontrolnych wzrosła z 5,89 do 6,44 gat./pułapkę ($U = 2383$, $p = 0,11$).



Ryc. 1. Liczebność niektórych gatunków biegaczowatych łowionych w drzewostanach zniszczonych przez huragan (Pisz) i kontrolnych (Maskulińskie)

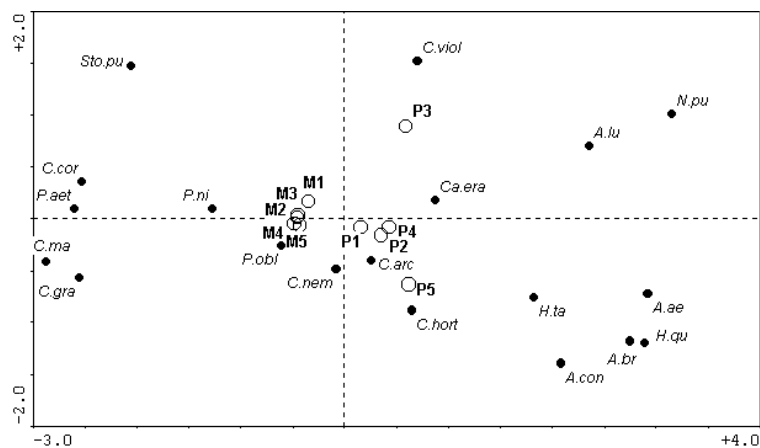
Fig. 1. Number of individuals of some carabids species collected in forest destroyed by hurricane (P) and in control forests (M)

Numeryczna analiza aglomeracji, podobnie jak w materiale z 2003 roku, również w materiale z 2004 roku (Ryc. 2), wskazała na dużą odmienność fauny *Carabidae* drzewostanów pohuraganowych (P) i kontrolnych (M). Okazało się, że „wewnętrznie” zgrupowania biegaczowatych w drzewostanach pohuraganowych są mniej zróżnicowane – czyli bardziej podobne, niż w przypadku zgrupowań drzewostanów kontrolnych (M).



Ryc. 2. Podobieństwo gatunkowe zgrupowań biegaczowatych w drzewostanach zniszczonych przez huragan (PI – PV) i kontrolnych (MI – MV)

Fig. 2. Cluster analysis for the carabid catches from destroyed forests (P) and from control forests (M); I–V – age of forests



Ryc. 3. Kanoniczna analiza CA zgrupowań biegaczowatych, wykazuje zróżnicowanie i zgromadzenie zgrupowań biegaczowatych w dwóch chmurach punktów. Oś pozioma reprezentuje gradient wilgotnościowy. Skumulowana wariancja dla 4 osi wynosi: I – 38,8%, II – 64,7%, III – 79,5% i IV – 86,9%

Fig. 3. CA for the carabid catches shows cumulative distribution for study site in destroyed forests (P – right side) and separately in control forests (M – left side). Horizontal axis denotes moisture gradient. Cumulative variation for 4 axes: I – 38.8%, II – 64.7%, III – 79.5%, IV – 86.9%

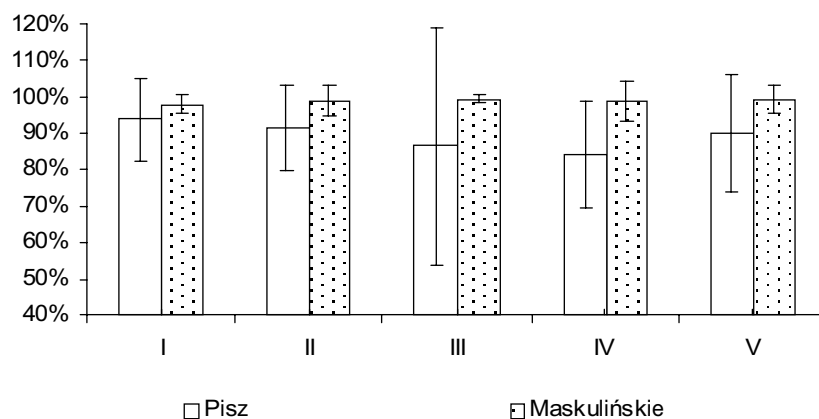
Za pomocą programu Canoco przeprowadzono analizę kanoniczną CA badanych zgrupowań biegaczowatych (Ryc. 3). Również i ta analiza wskazała na różnice pomiędzy zgrupowaniami biegaczowatych w obydwu drzewostanach. Z diagramu wynika, że fauna kserotermiczna towarzyszy drzewostanom połamanym przez huragan, zaś mezofilna i higrofilna drzewostanom kontrolnym, co sugeruje wyraźny horyzontalny rozkład preferencji wilgotności środowiska. Obserwacja upoważnia przypisanie do poziomej osi diagramu gradientu wilgotnościowego.

W strukturach zgrupowań biegaczowatych zaobserwowano wiele istotnych zmian. Udział dużych zoofagów był mniejszy w zgrupowaniach zamieszkujących drzewostany pohuraganowe, niż w zgrupowaniach kontrolnych: 70,95% vs. 64,96% ($U = 9645$, $p = 0,03$). Dla przykładu w drzewostanach III klasy wieku były to wielkości: 78,88% vs. 64,33% ($U = 252$, $p = 0,003$), zaś w najstarszych 70,5% vs. 58% ($U = 242$, $p = 0,002$).

Wydaje się, że istotnym spostrzeżeniem jest zanotowana redukcja udziału fauny leśnej (Ryc. 4), osiągająca blisko 100% w warunkach kontrolnych, do 88,44% w drzewostanie pohuraganowym ($U = 6001$, $p < 0,0001$). Największą redukcję o 14,77% zanotowano w drzewostanach IV klasy wieku ($U = 206$, $p < 0,0001$). Podobnie w zgrupowaniach biegaczowatych drzewostanów III i V klasy wieku, odpowiednie różnice wynosiły: 13,05% i 9,40% ($p < 0,0001$). Redukcji udziału gatunków leśnych w lasach pohuraganowych towarzyszyło pojawienie się gatunków z rodzaju *Harpalus* LATR. (72) i *Amarra* BONEL. (303) – dla porównania w zgrupowaniach kontrolnych liczby te wynosiły 10 i 4.

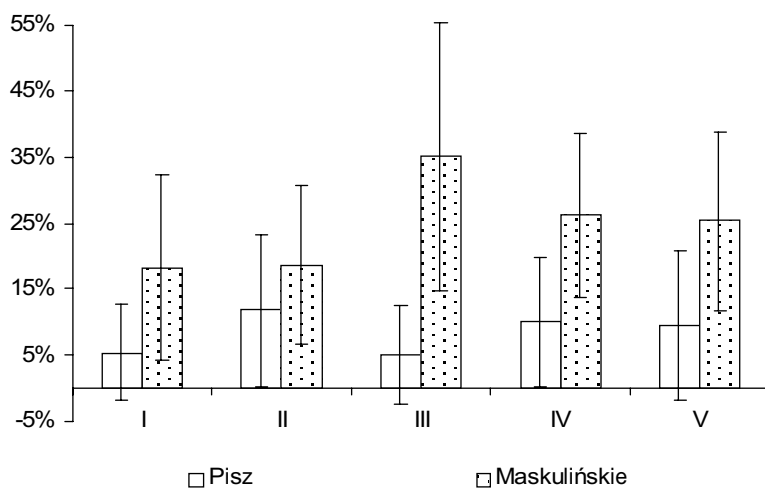
Odsłonięcie powierzchni ściółki wywołane połamaniem drzew spowodowało wyraźną reakcję w grupie gatunków kserofilnych i higrofilnych. W zniszczonym drzewostanie wzrósł udział gatunków kserofilnych z 24,80% do 35,82% ($U = 7393$, $p < 0,001$), natomiast redukcji uległ udział higrofilii o 17,04% ($U = 4037$, $p = 4037$). Najsilniejsza redukcja udziału gatunków higrofilnych miała miejsce w zgrupowaniach drzewostanów III klasy wieku, było to 30,03% ($U = 107$, $p < 0,001$), w pozostałych zgrupowaniach wielkości te były nieco niższe (Ryc. 5) – IV klasa wieku: 16,19% ($U = 125,5$, $p < 0,001$), V klasa: 15,88% ($U = 172$, $p < 0,001$), I klasa: 12,94% ($U = 99$, $p < 0,001$), II klasa: 6,77% ($U = 307$, $p = 0,034$).

Zmianę średniej biomasy osobniczej SBO oraz syntetycznego wskaźnika SCP będącego sumą udziałów gatunków jesiennych, dużych zoofagów, gatunków leśnych i europejskich pokazuje diagram SCP/SBO (Ryc. 6). SBO uległo zmniejszeniu z 0,348 g w drzewostanach kontrolnych do 0,301 g w drzewostanach pohuraganowych ($U = 542395$, $p < 0,001$). W drzewostanach I, II i V klasy wieku redukcja SBO w drzewostanach pohuraganowych była istotna ($p < 0,001$). Również redukcja SCP była znaczna – z 228,02 do



Ryc. 4. Udział osobników gatunków leśnych w zgrupowaniach biegaczowatych badanych w drzewostanach zniszczonych przez huragan (P) i kontrolnych (M) w pięciu klasach wiekowych (I–V)

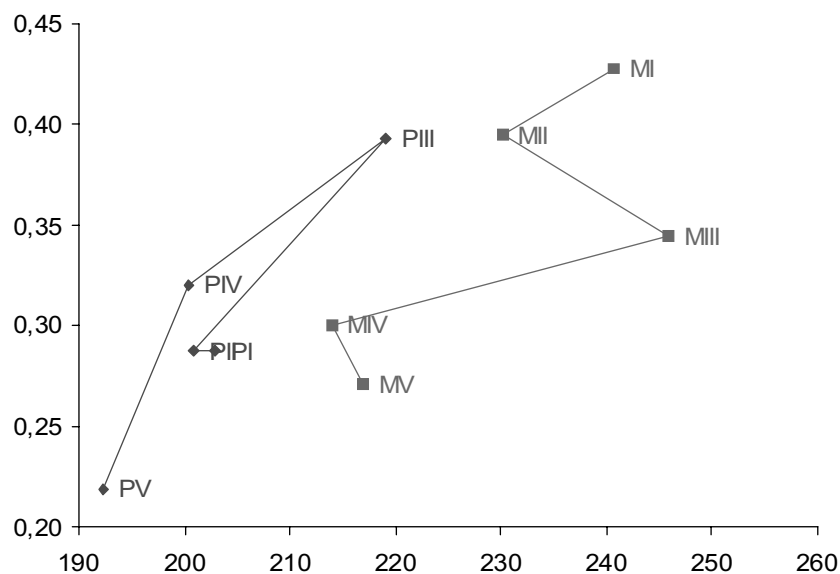
Fig. 4. Proportion of forest species in carabid assemblages living in forests destroyed by hurricane (P) and in control forests (M); I–V – age of forests



Ryc. 5. Udział osobników gatunków higrofilnych w zgrupowaniach biegaczowatych badanych w drzewostanach zniszczonych przez huragan (P) i kontrolnych (M) w pięciu klasach wiekowych (I–V)

Fig. 5. Proportion of hygrophilous species in carabid assemblages living in forests destroyed by hurricane (P) and in control forests (M); I–V – age of forests

202,53 ($U = 298$, $p < 0,001$) i wydaje się być większa w młodszych drzewostanach: I klasa wieku – 37,8 ($p < 0,001$), II klasa wieku – 29,27 ($p = 0,28$), III klasa wieku – 26,76 ($p = 0,05$), IV klasa – 13,52 ($p = 0,72$) i V klasa – 24,59 ($p = 0,001$).



Ryc. 6. Diagram SCP/SBO dla zgrupowań biegaczowatych w drzewostanach zniszczonych przez huragan (P) i kontrolnych (M) w pięciu klasach wiekowych (I–V)

Fig. 6. The SCP/MIB model of carabid assemblages in forests destroyed by hurricane (P) and in control forests (M); I–V – age of forests

Dyskusja

Badania przeprowadzone w drugim roku obserwacji wydają się wskazywać na pogłębiającą się regresję ekosystemu. Choć w niektórych częściach badanych drzewostanów zniszczonych przez huragan pojawiły się siewki, a nawet są już 2-letnie drzewka sosnowe i brzozowe, jednak w dalszym ciągu brak osłony koron drzew prolonguje o kolejny rok przesuszenie ściółki. Aktywność gleb, mierzona respiracją CO_2 w dalszym ciągu niższa jest w drzewostanach pohuraganowych o 350 ppm CO_2 w porównaniu z respiracją gleb drzewostanów niezniszczonych (SKŁODOWSKI, dane nie publikowane). Również o niższej aktywności biologicznej gleb drzewostanów pohuraganowych świadczy wolniejsze tempo dekompozycji igieł sosnowych i liści brzozowych, w porównaniu do analogicznego tempa mierzonego w drzewostanach kontrolnych (SKŁODOWSKI, dane nie publikowane).

Z niższą aktywnością biologiczną gleb w drzewostanie pohuraganowym wydaje się, że jest związana niższa łowność osobników biegaczowatych (w porównaniu z kontrolą), która w drugim roku uległa jeszcze dalszej redukcji z 19,8 do 11,7 osobników/pułapkę. Natomiast trend zmian łowności w drzewostanach kontrolnych był dokładnie odwrotny, gdyż łowność w nich wzrosła z 35,3 w pierwszym roku do 44,8 osobników/pułapkę w drugim roku. Wynik ten sugeruje zmiany przypominające pod pewnym względem konsekwencje wycięcia zrąbu zupełnego. Jednak na zrębach obserwuje się nie redukcję, ale wzrost liczebności biegaczowatych po wycięciu drzewostanu (NIEMELÄ i in. 1993; NIEMELÄ 1996; SKŁODOWSKI 2002; SZYSZKO 1983). Być może zmniejszenie aktywności biegaczowatych spowodowane jest ubytkiem ofiar – fitofagów (HARRISON 1987), których występowanie może być ograniczone brakiem żywych drzew.

Niższa aktywność biegaczowatych w drzewostanach pohuraganowych nie oznacza, że żyje w nich również mniej gatunków biegaczowatych niż w kontrolnych. Przeciwnie liczba ich jest większa, o około 50%, co wydaje się, że należy wiązać z większym zróżnicowaniem mikrosiedlisk takich jak: przeschnięta ściółka, leżące kawałki drzew i gałęzi, wykroty, muldy nimi spowodowane itp. Podobne obserwacje wzrostu liczby gatunków w zniszczonych przez huragan ekosystemach pochodzą z drzewostanów szwajcarskich (DUELLI i in. 2002). BOUGET i DUELLI (2004) sądzą, że biegaczowate nie tylko są czułe na zmiany zagęszczenia ofiar, ale również i mikrośrodowisk.

Zanotowanym zmianom doskonale odpowiadało „odseparowanie” zgrupowań biegaczowatych badanych w drzewostanie pohuraganowym od zgrupowań badanych w drzewostanie kontrolnym, które uwypukliły dwie odmienne analizy: aglomeracji – podobieństwa gatunkowego (Ryc. 2) i kanonicznej analizy gradientu CA (Ryc. 3). Analiza kanoniczna CA wskazała, że jednym z głównych czynników różnicujących zgrupowania biegaczowatych w badanych siedliskach jest wilgotność siedliska. Podobnie wydaje się sugerować skład gatunkowy zgrupowań biegaczowatych obserwowanych w drzewostanach pohuraganowych i kontrolnych (Ryc. 1). W tych pierwszych dominuje kserofilny gatunek *Carabus arcensis* HERBST.

Przesuszenie w trakcie sezonu wegetacyjnego siedlisk drzewostanów pohuraganowych skutkuje również utratą gatunków mezofilnych, a zwłaszcza higrofilnych. Podobnie jak w pierwszym roku sukcesji regeneracyjnej zaobserwowano redukcję względem kontroli tej grupy biegaczowatych o 17%. Wzrósł natomiast udział osobników gatunków kserofilnych, który w pierwszym roku wynosił prawie 25%, zaś w drugim już 36%. W zgrupowaniach drzewostanów zniszczonych zaobserwowano również zmniejszone udziały osobników należących do dużych zoofagów oraz do gatunków leśnych. Najsilniejsze tego typu reakcje zanotowano w drzewostanach średniowieko-

wych. Kierunek zmian sukcesyjnych, o który pytali autorzy opracowania w zeszłym roku, wydaje się wskazywać jednoznacznie na pogłębianie się regresji ekosystemu.

Głębokość zmian fauny biegaczowatych w drzewostanach pohuraganowych może w kolejnych latach ulegać jeszcze dalszej regresji. Świadczą o tym coraz liczniej pojawiające się osobniki z rodzaju *Amara* i *Harpalus*. W ekosystemach borów sosnowych są to gatunki pionierskie (SKŁODOWSKI 1995; SZUJECKI i in. 1983; SZYSZKO 1983). Pojawienie się ich potwierdza hipotezę SZYSZKO (1986, 1990, 1997) mówiącą o tym większej deformacji zgrupowania biegaczowatych następującej po silnym zaburzeniu, im wyżej było one zoorganizowane przed katastrofą.

Otrzymany obraz komplikuje nieco fakt nierównomiernego zniszczenia drzewostanu przez huragan, miejscami stoją jeszcze jak się wydaje „nie-
tknięte” kępy starszych drzew. Jest to znakomite refugium dla drobnych zwierząt. Miejsca takie, razem ze zniszczonymi fragmentami, tworzą prawdziwą mozaikę środowiskową. Przez daleką analogię można porównać je do kęp starodrzewu pozostawianego przez leśników na zrębach. W ich obrębie prawdopodobnie chronią się takie gatunki jak: *Carabus violaceus* L., *C. hortensis* L., *Pterostichus niger* (SCHALL.). Wiadomo, że zmniejszanie wielkości zrębu, a zwłaszcza silne ograniczenie powierzchni do wielkości gniazda (np. 14 arów), powoduje lepsze przeżywanie zarówno fauny leśnej, jak dużych, bardziej wymagających gatunków (FLIS, SKŁODOWSKI 1996; KOIVULA, NIE-MELÄ 2003; SKŁODOWSKI 2002).

Reasumując zmiany w zgrupowaniach biegaczowatych, jakie wykryto w drugim roku po huraganie są znaczne i pogłębione względem stanu obserwowanego w pierwszym roku regeneracji ekosystemu. Pomimo to stan zgrupowań biegaczowatych lepszy jest od tego, który obserwuje się na zrębach zupełnych czy na pożarzyskach (SKŁODOWSKI 1994; ZDZIOCH 2003). W przypadku drzewostanów pohuraganowych wynika to, zarówno z nieprzygotowania gleby pod odnowienie, jak i nie pozyskiwania grubizny. Dlatego możliwe jest przeżycie po katastrofie huraganu przynajmniej części gatunków leśnych, które mogą zagrzebywać się w ściółce w ciągu dnia. Jednak redukcja liczebności, udziałów fauny leśnej i dużych zoofagów, pojawienie się przedstawicieli rodzaju *Amara* i *Harpalus*, zastępowanie higrofilów przez kserofile, świadczy o znacznej reakcji biegaczowatych wobec tak silnego zaburzenia, jakim jest huragan.

W chwili obecnej w zgrupowaniach biegaczowatych zamieszkujących drzewostany pohuraganowe dominuje leśny kserofilny *Carabus arcensis*, natomiast w kontrolnych mezofilny *Pterostichus oblongopunctatus* (FABR.) i higrofilny *P. niger*. Opisane zmiany sugerują cofnięcie stanu rozwoju sukcesyjnego biegaczowatych o 20–40 lat, co oznacza, że zgrupowania zniszczonych

średniowiekowych drzewostanów przypominają strukturą zgrupowania młodników, zaś fauna *Carabidae* starodrzewów, upodabnia się do fauny średniowiekowych drzewostanów. Zmiany degeneracyjne zgrupowań biegaczowatych w kolejnym roku mogą się jeszcze się pogłębić.

SUMMARY

In 2002 in Pisz Forest strong wind damaged 30000h of pine forest. In total 30 plots were selected for studies, 15 plots in Pisz District Forest (P) damaged by hurricane and 15 plots in Maskolińskie District Forest (M) – control, not damaged. There were distinguished five age classes of forest: I (10–30 years old), II (30–40 y.), III – (40–50 y.), IV (50–70 y.) and V (above 70 years old). In total 8363 individuals belonging to 59 species were caught during two years studies. In second year of study 4237 individuals belonging to 42 carabid species were caught (Table). Figure 1 shows differences between number of individuals some carabid species. The cluster Ward analysis (Fig. 2) as well as canonical CA analysis (Fig. 3). showed substantial differences of carabids assemblages occurring in damaged and non damaged forests. The interference of hurricane in Pisz forest brought about changes in carabid assemblages, including a reduction in the proportion of individuals of forest species (Fig. 4), reduction in the mean individual biomass (MIB) and in the sum of positive characteristics (SCP indicator). Model SCP/SBO is shown on Fig. 5. In damaged forest small zoophages, hemizooophages, an open area and eurytopic species were frequently observed. Hurricanes disturbance in pine forest caused a drastic decrease in MIB, a reduction in the proportion of hygrophilous species (Fig. 5), and an increase of xerophilous species and their proportion in the assemblage. Structure of carabids assemblages inhabiting damaged forests are more similar to those observed in young plantations in management forests than to those observed in control old forest.

PIŚMIENNICTWO

- BOUGET C., DUELLI P. 2004: The effects 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., OBROST M. K., WERMELINGER B. 2002: Windthrow-induced changes in faunistic biodiversity in alpine spruce forest. *For. Snow. Landsc. Res.*, **77**, 1/2: 117-131.
- FLIS L., SKŁODOWSKI J. 1998: Rębnia zupełna gniazdowa, a struktura zamieszkujących ją zgrupowań biegaczowatych (*Col. Carabidae*). *Sylvan*, Nr 3: 57-65.
- HARRISON S. 1987: Treefall gaps versus forest understorey as environments for a defoliating moth on a tropical shrub. *Oecologia*, **72**: 65-68.
- KOIVULA M., NIEMELÄ J. 2003. Gap felling as a forest harvesting method in boreal forests: responses of carabid beetles (*Coleoptera*, *Carabidae*). *Ecography*, **26**: 179-187.
- NIEMELÄ J. 1996: Invertebrates and boreal forest management. *Conserv. Biol.*, **11**, 3: 601-610.

- NIEMELÄ J., LANGOR D., SPENCE J. R. 1993: Effects of clear-cut harvesting on boreal assemblages (*Coleoptera*, *Carabidae*) in western Canada. *Conserv. Biol.*, 7, 3: 551-561.
- SKŁODOWSKI J. 1994: Wpływ pożarów o różnej intensywności na zgrupowania biegaczowatych (*Coleoptera*, *Carabidae*) zamieszkujących drzewostany sosnowe w różnym wieku. *Sylvan*, Nr 12: 131-144.
- SKŁODOWSKI J. 1995: Antropogenne przeobrażenia zespołów biegaczowatych (*Col. Carabidae*) w ekosystemach borów sosnowych Polski. [W:] SZUJECKI A. i in. (red.): Antropogeniczne przeobrażenia epigeicznej i glebowej entomofauny borów sosnowych. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii, Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa: 17-174.
- Skłodowski J. 1997: Interpretacja stanu środowiska przyrodniczego za pomocą modelu SCP/SBO zgrupowań biegaczowatych (*Col. Carabidae*). [W:] VI Sympozjum Ochrony Ekosystemów Leśnych: Waloryzacja ekosystemów leśnych metodami zooindykacyjnymi. Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa: 69-87.
- SKŁODOWSKI J. 2002. System kolonizacji zrębów leśnych przez biegaczowate oraz możliwości jego doskonalenia. Wydawnictwo SGGW, Warszawa. 134 ss.
- SKŁODOWSKI J., ZDZIOCH P. 2005a: "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. 2005b: Ground beetles (*Carabidae*, *Col.*) in the stands of the Piska Forest damaged by a hurricane – year „zero”. *Sylvan*, Nr 5: 43-51.
- 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.
- SZYSZKO J. 1983: State of *Carabidae* (*Col.*) fauna in fresh pine forest and tentative valorisation of this environment. Warsaw Agricultural University Press, Warszawa. 80 ss.
- SZYSZKO J. 1986: Dynamics of population size and development of the Carabid fauna of pine stand on poor sandy soils (facts and suppositions). [W:] Den Boer i in. (red.): Carabid Beetles. Gustav Fischer, Stuttgart – New York: 331-341.
- SZYSZKO J. 1990: Planning of prophylaxis in threatened pine forest biocenoses based on an analysis of the fauna of epigeic *Carabidae*. Warsaw Agricultural University Press, Warszawa.
- SZYSZKO J. 1997: Próba waloryzacji środowisk leśnych przy pomocy biegaczowatych (*Carabidae*, *Col.*). [W:] VI Sympozjum Ochrony Ekosystemów, Jedlnia 2–3 grudnia 1996. Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa: 42-60.
- StatSoft, Inc. 1995: STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2325 East 13th Street, Tulsa, OK, 74104.
- ter Braak, C. J. F., Smilauer, P., 1997: Canoco for Windows Version 4.02. [Computer program manual]. Centre for Biometry Wageningen, The Netherlands.
- ZDZIOCH P. 2003: Effect of fire of various intensities on assemblages of ground beetles (*Col. Carabidae*) inhabiting pine-stands at different ages. *Baltic J. Coleopterol.*, 3 (2): 101-106.