

JAROSŁAW SKŁODOWSKI, PAULINA GARBALIŃSKA

## Zgrupowania biegaczowatych (*Coleoptera*, *Carabidae*) w trzecim roku regeneracji drzewostanów Puszczy Piskiej zniszczonych przez huragan

Ground beetle assemblages (*Coleoptera*, *Carabidae*) in the third year of regeneration of pine forests in Piska Forests destroyed by a hurricane

### ABSTRACT

Skłodowski J., Garbalińska P. 2007. Zgrupowania biegaczowatych (*Coleoptera*, *Carabidae*) w trzecim roku regeneracji drzewostanów Puszczy Piskiej zniszczonych przez huragan. Sylwan 4: 49-63.

The paper presents the results of a three-year research on ground beetle (*Carabidae*) assemblages conducted in the stands of the Piska Primeval Forest damaged by the 2002 hurricane and in control stands. Observations were carried out in the stands categorised into 5 age classes: class I (20-40 years), class II (40-50 years), class III (50-60 years), class IV (60-70 years) and class V (over 70 years). Beetles were caught using modified Barber's traps. The soil CO<sub>2</sub> efflux rate and C:N ratio were measured. The Ward cluster analysis and Canonical Correspondence Analysis (CCA) clearly distinguished between carabid assemblages in the stands damaged by the hurricane and control stands. In damaged stands there was an increase in the number of *Carabidae* species with the simultaneous decrease in their abundance. The proportion of forest and European species has been considerably reduced. A marked decline in abundance of hygrophilous species in favour of xerophylous ones was also noted. The observed reduction in the SPC (Sum of Progressive Characteristics) index may indicate the preservation of changes in carabid assemblages and that their regeneration has not yet started.

### KEY WORDS

Ground beetles, carabid beetles, *Carabidae*, destroyed stands, damaged stands, hurricane, regeneration succession, windbreak, windthrow

### ADDRESSES

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

Paulina Garbalińska – Katedra Ochrony Lasu i Ekologii SGGW;  
ul. Nowoursynowska 159; 02-776 Warszawa

### Wstęp

W lipcu 2002 roku lasy północno-wschodniej Polski nawiedził huragan, wyrządzając szkody na powierzchni 33 000 ha. Klęska huraganu objęła Puszcze: Piską, Borecką i Kurpiowską, zaś ślad widocznych zniszczeń tworzył pas długości 130 km i szerokości 12 km. Obecnie zniszczone drzewostany są już odnowione, jedynie do badań naukowych pozostawiono w stanie „nienaruszonym” 445 ha lasu na terenie leśnictwa Szast w Nadleśnictwie Pisz. Wiosną 2003 roku Katedra Ochrony Lasu i Ekologii rozpoczęła obserwację nad regeneracją zniszczonego ekosystemu drzewostanów sosnowych. W badaniach uwzględniono zgrupowania epigeicznych biegaczowatych, pajaków, wijów, skoczogonków oraz żuka leśnego. Badano również następujące parametry środowiskowe: dyfuzję glebowego dwutlenku węgla, stosunek C/N, pH gleby, tempo dekompozycji materii organicznej oraz wskaźnik LAI (wskaźnik powierzchni listowia).

W pierwszym roku, jaki upłynął od klęski huraganu, odnotowano spadek liczebności przedstawicieli *Carabidae* w drzewostanach zniszczonych w porównaniu z drzewostanami kontrolnymi. W zgrupowaniach biegaczowatych zaobserwowano pojawienie się gatunków nieleśnych z rodzaju *Amara* i *Harpalus* oraz wzrost udziału kserofili. Jednocześnie zmniejszył się udział osobników należących do gatunków leśnych, jak i higrofilnych [Skłodowski, Zdziach 2005a, 2005b]. W zgrupowaniach zamieszkujących starodrzewy obserwowano mniej przedstawicieli dużych zoofagów, niż w zgrupowaniach biegaczowatych zamieszkujących analogiczne pod względem wieku drzewostany kontrolne, niezniszczone huraganem [Skłodowski, Zdziach 2005a, 2005b].

W drugim roku regeneracji drzewostanów zaobserwowane wcześniej zmiany w zgrupowaniach biegaczowatych pogłębiły się. Nastąpiła dalsza redukcja liczebności *Carabidae*, a udział fauny leśnej, higrofilii i dużych zoofagów zmalał na korzyść gatunków kserofilnych oraz nieleśnych z rodzaju *Amara* i *Harpalus* [Skłodowski, Zdziach 2006]. Odnotowano również przekształcenia w środowisku zniszczonych drzewostanów. Polegały one z jednej strony na miejscowym spontanicznym pojawieniu się młodego pokolenia sosny i brzozy, z drugiej – na silnym przesuszeniu ściółki i warstwy mszystej, która w wielu miejscach uległa degeneracji.

W 2005 roku kontynuowano obserwacje nad procesem regeneracji zaburzonego ekosystemu – był to trzeci rok badań. Analizując wybrane parametry zgrupowania biegaczowatych dążono do ustalenia obecnego kierunku zmian zgrupowań żyjących w drzewostanach zniszczonych przez huragan. Podjęto również próbę uchwycenia momentu ewentualnego rozpoczęcia regeneracji zgrupowań biegaczowatych – jak dotąd nie stwierdzonego w ciągu dwóch pierwszych lat badań.

## Teren badań

Obserwacje kontynuowano na stałych powierzchniach badawczych założonych w 2003 r. w drzewostanach zniszczonych przez huragan (Nadleśnictwo Pisz, Leśnictwo Szast) i w niezniszczonych drzewostanach kontrolnych (Nadleśnictwo Maskulińskie, Leśnictwo Zaroślak). W obu nadleśnictwach, oznaczonych dalej w pracy skrótami: „P” (powierzchnie pohuraganowe Nadleśnictwa Pisz) i „M” (powierzchnie kontrolne Nadleśnictwa Maskulińskie), brano pod uwagę drzewostany rosnące na siedlisku boru świeżego. Podzielono je na pięć klas wiekowych, różnych od tych, jakie stosuje się w praktyce leśnej: I klasa – drzewostany 20-40-letnie, II – drzewostany 40-50-letnie, III – drzewostany 50-60-letnie, IV – drzewostany 60-70-letnie, V – drzewostany ponad 70-letnie. Każdy wariant wiekowy drzewostanów zniszczonych „P” i niezniszczonych „M” powtórzone 3 razy, co dało w sumie 30 powierzchni badawczych.

## Metodyka

PRACE TERENOWE. Do odławiania fauny biegaczowatych użyto zmodyfikowanych pułapek Barbera, w których zastosowano lejek ograniczający wpadanie małych kręgowców. Na każdej powierzchni zainstalowano po 5 takich pułapek ustawionych w transekcie, odległości między pułapkami wynosiły 10 m. Kontrole pułapek przeprowadzono od maja do końca października, w odstępach 6 tygodni.

Próby glebowe do wyznaczenia stosunku C/N pobrano w terminach: 29 kwietnia, 5 sierpnia i 24 października. Próby pobierano z głębokości 10 cm, z warstwy mineralnej położonej tuż pod warstwą próchniczną. Analizę zawartości pierwiastków wykonało autoryzowane laboratorium: Centrum Analityczne – Zakład Analiz Fizykochemicznych SGGW w Warszawie.

Tempo dyfuzji dwutlenku węgla z gleby mierzono bezpośrednio w terenie przy użyciu miernika Gazex. Miernik ten działa na podstawie porównania kontrolnej próbki powietrza z zadaną w promieniowaniu podczerwonym. Dokładność metody oceniana jest w promilach ppm-a.

PRACE LABORATORYJNE I ANALIZA DANYCH. Odłowione biegaczowate oznaczano do gatunku i mierzono z dokładnością do 0,5 mm. Długość osobników *Carabidae* przeliczano na biomasę za pomocą formuły przedstawionej przez Szujeckiego i innych [1983]. Średnią biomasę osobniczą SBO wyliczano jako iloraz sumy biomasy wszystkich biegaczowatych i ich liczebności.

Stan rozwojowy zgrupowań biegaczowatych opisano wskaźnikiem SCP (suma cech pozytywnych), którego wartości są dodatnio skorelowane z wiekiem zamieszkiwanego przez biegaczowate drzewostanu [Skłodowski 1995, w druku]. Wskaźnik ten obliczany jest jako suma udziałów w zgrupowaniu osobników należących do grup gatunków, które najliczniej spotykane są w starych, dojrzałych drzewostanach. Grupy te, wyróżnione na podstawie czterech różnych klasyfikacji biegaczowatych, obejmują: gatunki leśne, duże zoofagi (drapieżniki o masie ciała przekraczającej 100 mg), gatunki o zasięgu związanym z Europą (czyli stenobionty) oraz gatunki o jesiennym typie rozwoju (ze względu na większy udział energii wbudowanej w biomasę oraz wolniejsze tempo jej przekazywania na wyższe poziomy tryficzne gatunki te są uznawane za energetycznie oszczędne). Teoretycznie wskaźnik SCP może osiągać maksymalną wartość 400 jednostek (4 razy 100%), jednakże w praktyce notowano około 350 jednostek.

Badania statystyczne wykonano na podstawie pakietów Statistica [Statistica; StatSoft, Inc. (1997)]. Zgodność danych z rozkładem normalnym sprawdzono za pomocą testu Shapiro-Wilka. Do stwierdzenia różnic pomiędzy badanymi wariantami zastosowano dwuczynnikową analizę wariancji (two-ways ANOVA). Pierwszą grupę czynników stanowiły dane zebrane w zniszczonych i w niezniszczonych drzewostanach. Drugą grupę utworzyły dane zebrane w poszczególnych wariantach wiekowych drzewostanów. Do zbadania post-hoc różnic pomiędzy danymi zastosowano test NIR.

Podobieństwa gatunkowe zgrupowań badano numeryczną analizą skupień przy użyciu metody Warda i odległości Euklidesowej jako miary podobieństwa. W celu zilustrowania różnic pomiędzy zgrupowaniami utworzono rozkłady liczebności gatunków, według ich rang (tzw. wykresy Whittakera) z jednoczesnym wyrównywaniem logarytmicznym serii danych. Wyrównywanie danych dokonano na podstawie procedury przedstawionej przez Krebsa [1999]. Do próby interpretacji różnic pomiędzy zgrupowaniami biegaczowatych oraz identyfikacji gradientów wpływających na te zgrupowania zastosowano analizę kanoniczną CCA (canonical correspondence analysis – ter Braak & Smilauer 1997).

## Wyniki

W trzecim roku obserwacji fauny biegaczowatych odłowiono łącznie 5115 osobników należących do 38 gatunków, w tym 1829 osobników z 32 gatunków na powierzchniach piskich i 3286 osobników z 26 gatunków na powierzchniach kontrolnych (tab. 1). Podobnie jak w pierwszych dwóch latach badań, różnice w liczebności i składzie gatunkowym zgrupowań były znaczne. Średnia liczba osobników odłowionych na powierzchniach pohuraganowych (24,4 os./pułapkę) była wyraźnie, niemal dwa razy mniejsza niż na powierzchniach kontrolnych (43,8 os./pułapkę). Drzewostany zniszczone charakteryzowały się również nieznacznie mniejszą średnią liczbą gatunków (5,5 gat./pułapkę) w porównaniu z kontrolą (6,8 gat./pułapkę). Analiza numeryczna podobieństwa gatunkowego, wykonana metodą Warda, wyróżniła dwie aglomeracje, wyraźnie oddzielając zgrupowania badane w drzewostanach zniszczonych „P” i w kontrolnych „M” (ryc. 1).

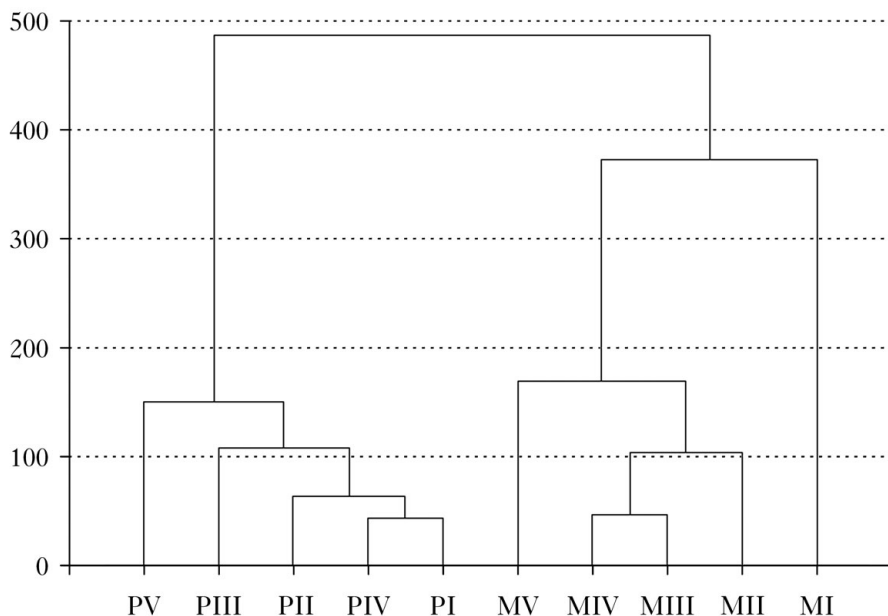
Tabela 1.

Wykaz gatunków biegaczowatych odłowionych w pułapki Barbera w drzewostanach zniszczonych przez huragan (P) i kontrolnych (M) w klasach wiekowych I-V

List of carabid beetle species caught in pitfall traps in stands destroyed by the hurricane (P) and in control stands (M) in age classes I-V

Gatunek	PI	PII	PIII	PIV	PV	MI	MII	MIII	MIV	MV
<i>Acupalpus brunnipes</i> (Sturm, 1825)				1						
<i>Agonum fuliginosus</i> (Duftschmid, 1812)								1		
<i>Amara aenea</i> (De Geer, 1774)		2		1	3					
<i>A. brunnea</i> (Gyllenhal, 1810)		1								
<i>A. communis</i> (Panzer, 1797)					1					
<i>A. consularis</i> (Duftschmid, 1812)					1					
<i>A. lunicollis</i> (Schiodte, 1837)	6	15	23	32	52		1		1	
<i>Calathus erratus</i> (C. R. Sahlberg, 1827)	4		1		2		4	1		
<i>C. melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)								1		
<i>C. micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	8	15	24	21	37	321	63	26	55	91
<i>Carabus arcensis</i> (Herbst, 1784)	175	126	113	175	258	138	174	96	116	188
<i>C. convexus</i> (Fabricius, 1775)										2
<i>C. coriaceus</i> (Linnaeus, 1758)						66	72	44	22	68
<i>C. glabratus</i> (Paykull, 1790)	2	2	2		2	11	2	4	1	6
<i>C. granulatus</i> (Linnaeus, 1758)				1	2					
<i>C. hortensis</i> (Linnaeus, 1758)	1	2	2	1	9	7	6	10		8
<i>C. nemoralis</i> (O. F. Muller, 1764)	1	1	1	1		1	1	1		3
<i>C. violaceus</i> (Linnaeus, 1758)	65	43	121	49	56	60	98	63	50	57
<i>Cychnus caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	2	1	1		1	5	12	7	6	6
<i>Cymindis vaporariorum</i> (Linnaeus, 1758)		1					1		1	
<i>Harpalus affinis</i> (Schränk, 1781)					1					
<i>H. latus</i> (Linnaeus, 1758)	1			3	1		1			
<i>H. quadripunctatus</i> (Dejean, 1829)	1		2		1					1
<i>H. rufipes</i> (de Geer, 1774)	4	4	3	6	6					
<i>H. rufitarsis</i> (Illiger, 1778)		2	2		1					
<i>H. tardus</i> (Panzer, 1797)								1		
<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1799)		2	1							
<i>N. germinyi</i> Fauvel in Grenier, 1863	1		1	1	1					
<i>Pterostichus aethiops</i> (Panzer, 1797)				1	1	3	3	1	1	2
<i>P. caeruleus</i> (Linnaeus, 1758)	22	6	7	6	5	9	9	7	6	20
<i>P. cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	1				3	1		1		
<i>P. diligens</i> (Sturm, 1824)								1		
<i>P. melanarius</i> (Illiger, 1798)	1						2			
<i>P. niger</i> (Schaller, 1783)	12	13	12	45	46	122	141	120	121	204
<i>P. oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	23	26	16	31	32	128	92	60	88	159
<i>P. vernalis</i> (Panzer, 1796)		1							1	
<i>P. virens</i> (O. F. Muller, 1776)	1				4					3
<i>Synuchus nivalis</i> (Illiger, 1798)			1		1					
Liczba osobników	331	263	334	374	527	876	682	441	469	818
Liczba gatunków	19	18	19	15	25	16	18	14	13	15

Różnice pomiędzy zgrupowaniami powierzchni pohuraganowych „P” i kontrolnych „M” wskazał także rozkład liczebności gatunków uporządkowanych według rang. Drzewostany zniszczone charakteryzowały się większą liczebnością gatunków *Carabidae* niż drzewostany nie dotknięte huraganem, a różnice te były tym większe, im starszy jest drzewostan (ryc. 2). Jest to



Ryc. 1.

Podobieństwo gatunkowe zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących drzewostany zniszczone przez huragan (P) i kontrolne (M) w klasach wiekowych I-V. Metoda Warda, odległość Euklidesowa

Cluster analysis for the carabid beetle assemblages inhabiting stands destroyed by the hurricane (P) and control stands (M) in age classes I-V. Ward's method, Euclid's distance

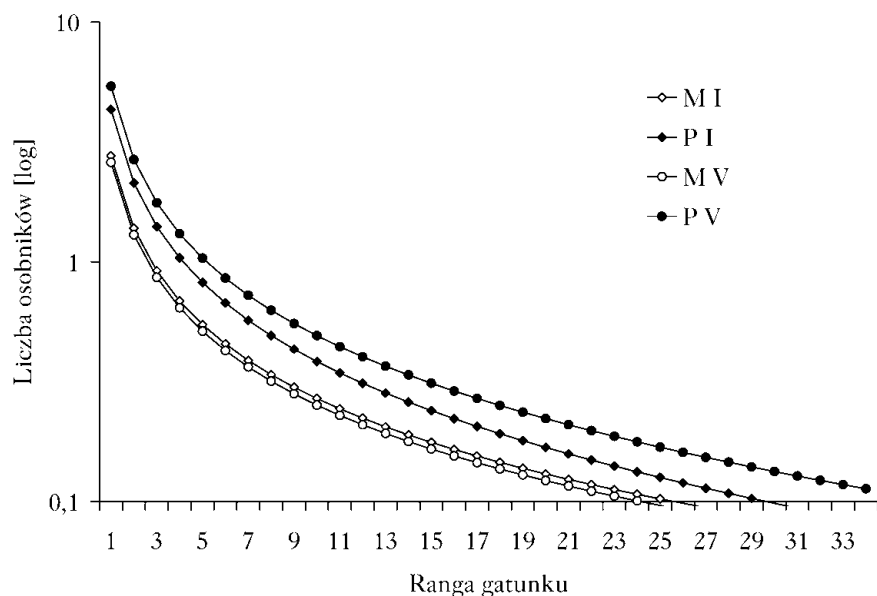
uwarunkowane zaostreniem struktury dominacyjnej w zgrupowaniach drzewostanów pohuraganowych polegającym na znacznej dominacji jednego gatunku (nawet powyżej 50%) przy jednoczesnym zmniejszeniu wskaźników subdominantów (do 10%).

Podobnie jak w pierwszych dwóch latach badań, znaczne różnice zaobserwowano również w strukturze gatunkowej. Redukcji o 11-17% uległ udział osobników gatunków leśnych w zgrupowaniach drzewostanów „P” w porównaniu z kontrolnymi „M” (NIR,  $p < 0,001$ ), nie stwierdzono jednak istotnych różnic pomiędzy wariantami wiekowymi (ryc. 3; tab. 2). Wraz z ubytkiem fauny leśnej w zniszczonych drzewostanach piskich „P” notowano więcej przedstawicieli rodzaju *Amara* i *Harpalus* niż na powierzchniach kontrolnych. Było to odpowiednio: 137 osobników z rodzaju *Amara* i 38 osobników z rodzaju *Harpalus* w drzewostanach pohuraganowych wobec 2 i 3 osobników na terenach niezaburzonych (tab. 1).

Odnotowano również mniejszy udział gatunków jesiennych (NIR,  $p < 0,001$ ) i europejskich (NIR,  $p < 0,001$ ) w zgrupowaniach drzewostanów „P” w stosunku do kontrolnych „M”, przy czym różnice te dochodziły nawet do 25%. W zgrupowaniach powierzchni pohuraganowych zaobserwowano także redukcję udziału osobników gatunków higrofilnych (NIR,  $p < 0,001$ ) sięgającą 25% (ryc. 4; tab. 2). Ponadto stwierdzono, że udział higrofilów w zgrupowaniach młodych drzewostanów był mniejszy niż w zgrupowaniach starych drzewostanów (NIR,  $p = 0,050-0,005$ ).

Ubytek higrofilów zrównoważyły częściowo kserofile, których udział w zgrupowaniach drzewostanów „P” większy był o 10-35% niż w zgrupowaniach „M” (NIR,  $p < 0,001$ ) (ryc. 5; tab. 2).

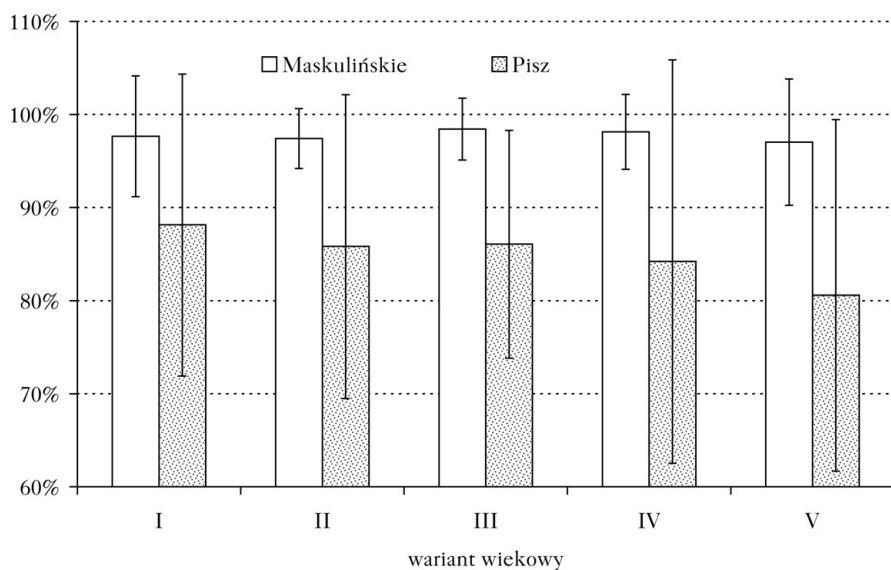
Uwagę zwraca wzrost udziału dużych zoofagów w zgrupowaniach terenów pohuraganowych w porównaniu z powierzchniami kontrolnymi (NIR,  $p < 0,05$ ) – potwierdzono różnice



Ryc. 2.

Zlogarytmizowana krzywa liczebności gatunków biegaczowatych w drzewostanach zniszczonych przez huragan (P) i kontrolnych (M) w klasach wiekowych: I i V

Log-fitted species abundance curves for carabid beetle in stands destroyed by the hurricane (P) and control stands (M) in age classes: I and V



Ryc. 3.

Udział osobników należących do gatunków leśnych w zgrupowaniach biegaczowatych zamieszkujących drzewostany zniszczone (P) i kontrolne (M) w klasach wiekowych I-V

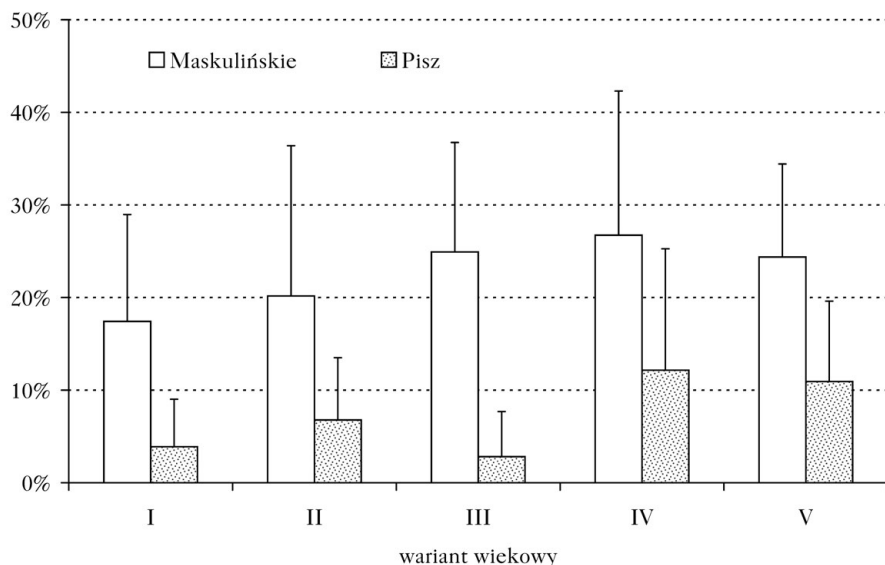
Proportion of forest species individuals in carabid beetle assemblages inhabiting stands destroyed by the hurricane (P) and control stands (M) in age classes I-V

Tabela 2.

Wykaz gatunków biegaczowatych odłowionych w pułapki Barbera w drzewostanach zniszczonych przez huragan (P) i kontrolnych (M) w klasach wiekowych I-V

List of carabid beetle species caught in pitfall traps in stands destroyed by the hurricane (P) and in control stands (M) in age classes I-V

Zmienna	df	MS	F	p	NIR post hoc test
Udział osobników dużych zoofagów					
powierzchnia	1	1260,221	4,207	0,042	P>M (p=0,042)
wiek	4	591,038	1,973	n.i.	–
powierzchnia × wiek	4	1176,634	3,928	0,005	PI>PV, MI (p<0,01-0,0001); PII, PIII, MIII>MI (p<0,001); PIV, MII>MI (p<0,001); PV<MIII (p<0,050); MIV, MV>MI (p<0,020)
Udział osobników gatunków leśnych					
powierzchnia	1	6119,766	37,515	<0,001	P<M (p<0,001)
wiek	4	73,551	0,451	n.i.	–
powierzchnia × wiek	4	50,797	0,311	n.i.	–
Udział osobników gatunków europejskich					
powierzchnia	1	15296,5	42,185	<0,001	P<M (p<0,001)
wiek	4	1182,071	3,26	0,014	II, IV<III (p<0,005); V<III (p<0,010)
powierzchnia × wiek	4	382,986	1,056	n.i.	–
Udział osobników gatunków jesiennych					
powierzchnia	1	12782,64	33,615	<0,001	P<M (p<0,001)
wiek	4	1100,858	2,895	<0,001	II, IV, V<III (p<0,010)
powierzchnia × wiek	4	444,184	1,168	n.i.	–
Udział osobników gatunków kserofilnych					
powierzchnia	1	3262,987	35,198	<0,001	P>M (p<0,001)
wiek	4	89,323	0,964	n.i.	–
powierzchnia × wiek	4	83,553	0,901	n.i.	–
Udział osobników gatunków higrofilnych					
powierzchnia	1	8905,812	72,867	P<0,001	P<M (p<0,001)
wiek	4	369,404	3,022	0,02	I<IV (p<0,005); I<V (p<0,050); II<IV (p<0,050)
powierzchnia × wiek	4	106,732	0,873	n.i.	–
SCP					
powierzchnia	1	78102,74	36,014	<0,001	P<M (p<0,001)
wiek	4	7370,874	3,399	0,011	I<III (p<0,050); II, IV<III (p<0,010); V<III (p<0,001)
powierzchnia × wiek	4	1071,081	0,494	n.i.	–
SBO					
powierzchnia	1	0,028	2,550114	n.i.	–
wiek	4	0,094	8,520429	<0,001	I<III (p<0,005); II<III (p<0,010); IV, V<II (p<0,050); IV, V<III (p<0,001)
powierzchnia × wiek	4	0,022	1,948175	n.i.	–



Ryc. 4.

Udział osobników należących do gatunków higrofilnych w zgrupowaniach biegaczowatych zamieszkujących drzewostany zniszczone (P) i kontrolne (M) w klasach wiekowych I-V

Proportion of hygrophilous species individuals in carabid beetle assemblages inhabiting stands destroyed by the hurricane (P) and control stands (M) in age classes I-V

dochodzące nawet do 27% (tab. 2). W zgrupowaniach biegaczowatych drzewostanów piskich „P” dominował duży zoofag – *Carabus arcensis* preferujący środowisko kserofilne. Natomiast w zgrupowaniach kontrolnych „M” najczęstszym dominantem był duży zoofag o preferencjach mezofilno-higrofilnych – *Pterostichus niger*. Wśród subdominantów zgrupowań biegaczowatych drzewostanów pokłeskowych „P” zanotowano gatunki obce dla środowiska leśnego: *P. caerulescens* (powierzchnia PI) oraz *A. lunicollis* (powierzchnie: PII, PIII, PIV, PV).

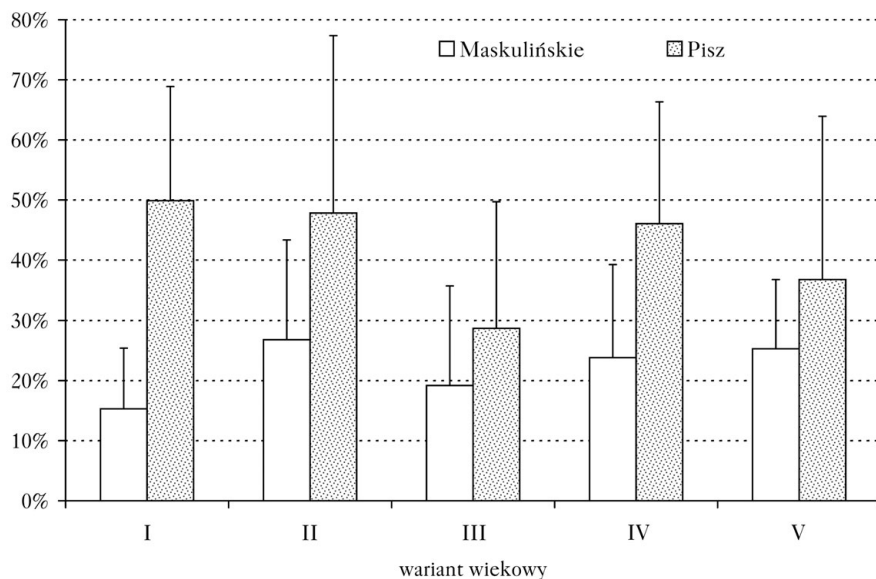
Zróznicowanie wartości wskaźników SBO i SCP w zgrupowaniach „P” i „M” przedstawia model SCP/SBO (ryc. 6). Choć różnice nie wydają się duże, przesunięcie charakterystyk zgrupowań drzewostanów „P” na lewo w stosunku do pozycji zgrupowań „M” w kierunku mniejszych wartości, wskazuje na gorszą kondycję tych pierwszych.

Analiza wariancji (tab. 2) potwierdziła istnienie różnic wartości wskaźnika SCP zarówno między klasami wiekowymi drzewostanów I-V ( $p < 0,05$ ), jak i wariantami ich zniszczenia P – M ( $p < 0,001$ ). Wskaźnik ten osiągnął w drzewostanach pohuraganowych wartości o 11-25% mniejsze niż na terenach kontrolnych (NIR,  $p < 0,001$ ). Spośród wariantów wiekowych największą wartością wskaźnika SCP charakteryzowały się drzewostany III klasy wieku (NIR,  $p < 0,05-0,001$ ).

W przypadku SBO statystycznie istotne różnice odnotowano tylko między wariantami wiekowymi ( $p < 0,001$ ). Największą średnią biomasa osobniczą biegaczowatych zaobserwowano w drzewostanach III klasy wieku (NIR,  $p < 0,01-0,001$ ).

Istnienie różnic między siedliskami drzewostanów zniszczonych „P” i kontrolnych „M” wykazała również analiza kanoniczna (ryc. 7). Po lewej stronie osi pionowej odwzorowane są zgrupowania drzewostanów kontrolnych MI-MV, po jej prawej stronie – drzewostanów pohuraganowych PI-PV. Z osią poziomą koreluje gradient przesuszenia siedliska, związany z destrukcją

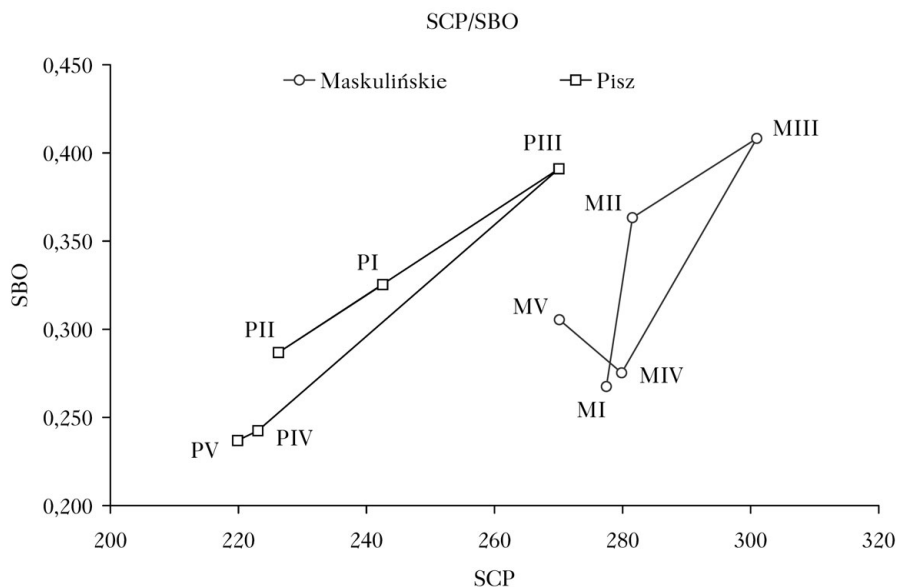




Ryc. 5.

Udział osobników należących do gatunków kserofilnych w zgrupowaniach biegaczowatych zamieszkujących drzewostany zniszczone (P) i kontrolne (M) w klasach wiekowych I-V

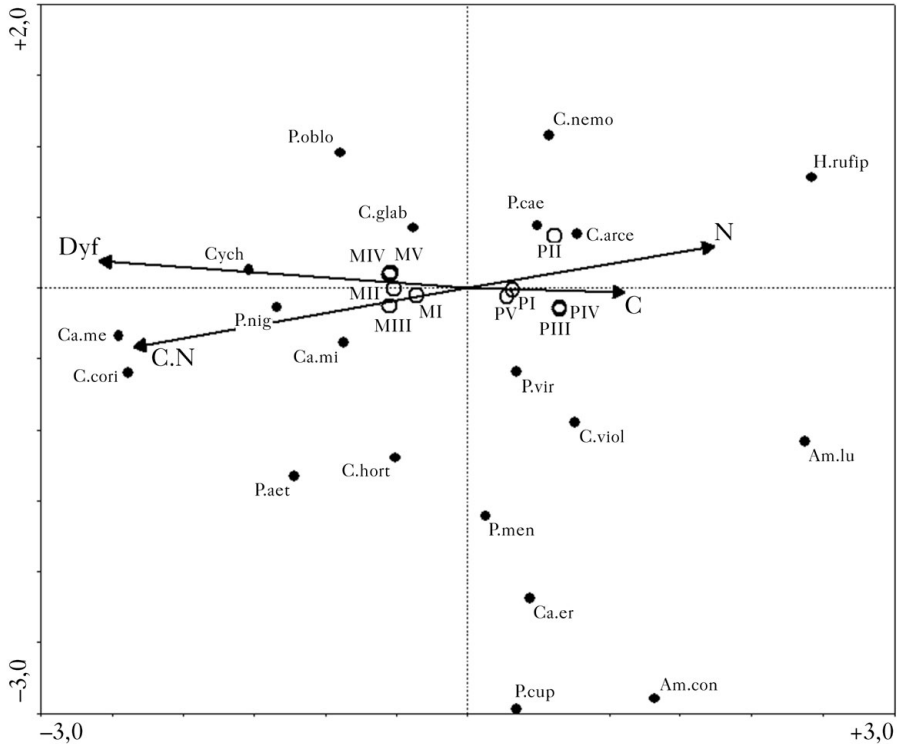
Proportion of xerophilous species individuals in carabid beetle assemblages inhabiting stands destroyed by the hurricane (P) and control stands (M) in age classes I-V



Ryc. 6.

Model SCP/SBO zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących drzewostany zniszczone (P) i kontrolne (M) w klasach wiekowych I-V

The SPC/MIB (SCP/SBO) model of carabid beetle assemblages inhabiting stands destroyed by the hurricane (P) and control stands (M) in age classes I-V



Ryc. 7.

Diagram analizy kanonicznej CCA (canonical correspondence analysis) zgrupowań biegaczowatych drzewostanów zniszczonych (P) i kontrolnych (M) w klasach wiekowych I-V

CCA-ordination of carabid beetle assemblages inhabiting stands destroyed by the hurricane (P) and control stands (M) in age classes I-V

Oznaczenia wektorów reprezentujących badane parametry środowiska: N – zawartość azotu w glebie; C – zawartość węgla w glebie; C.N – stosunek zawartości węgla do azotu w glebie; Dyf – tempo dyfuzji CO<sub>2</sub> z gleby. Pełne nazwy gatunków znajdują się w Tabeli 1  
Abbreviations of the environmental variables: N – nitrogen content of soil; C – carbon content of soil; C.N – C/N ratio of soil; Dyf – soil CO<sub>2</sub> efflux rate. (For full names of species, see Table 1)

drzewostanu. Oś pozioma wyjaśnia 82,1% zmienności danych dla gatunków i siedłisk. Test Monte Carlo potwierdził istotność osi poziomej ( $F=4,678$ ;  $p=0,005$ ). Z osią tą najbardziej skorelowany jest stosunek C/N (-0,80) oraz tempo dyfuzji dwutlenku węgla z gleby (-0,89).

## Dyskusja

Biegaczowate bardzo wyraźnie reagują na zmiany w środowisku leśnym, szczególnie na zmiany o charakterze silnych zaburzeń, takie jak zręby zupełne i pożary lasu [Skłodowski 1995a; Szyszko 1983, 1990, 2002]. Już w trakcie pierwszych dwóch lat regeneracji ekosystemu drzewostanów sosnowych w Puszczy Piskiej zauważono różnice pomiędzy zamieszkującymi je zgrupowaniami i zgrupowaniami powierzchni kontrolnych [Skłodowski, Zdzioch 2005a, 2005b, 2006]. Raportowane przez Skłodowskiego i Zdziocha [2005a, 2005b, 2006] przykłady regresji fauny biegaczowatych znalazły potwierdzenie również w trzecim roku spontanicznej sukcesji regeneracyjnej ekosystemu.

Widoczną reakcją na zniszczenie drzewostanu przez huragan był wzrost bogactwa gatunkowego zgrupowania biegaczowatych. Na powierzchniach pohuraganowych odłowiono

łącznie więcej gatunków *Carabidae* niż w drzewostanach kontrolnych, chociaż średnia liczba gatunków przypadających na pułapkę była tu mniejsza (tab. 1).

Podobnych obserwacji w lukach pohuraganowych dokonali inni autorzy: Dueli i Orbist [1999], Dueli i inni [2002], Bouget i Dueli [2004], Bouget [2005]. Wzrost liczby gatunków w drzewostanach pohuraganowych skorelowany jest dodatnio z wielkością luki [Bouget 2005]. Wzrost liczby gatunków biegaczowatych notowano również w przypadku innych zaburzeń w ekosystemie, m.in. zrębów. Skłodowski [2002] odnotował zwiększenie bogactwa gatunkowego *Carabidae* w gniazdach zakładanych w drzewostanach sosnowych w celu ich przebudowy. Z kolei Szyszko [1983] zaobserwował, że najwięcej gatunków tych chrząszczy łowi się w plantacjach założonych po wykonaniu zrębu, a ich łowność spada w miarę wzrostu i dojrzewania drzewostanu.

Należy jednak zwrócić uwagę, że zniszczony przez huragan i nieuprzątnięty drzewostan stwarza nieco inne warunki do życia niż zręb zupełny [Skłodowski, Zdzioch 2006]. Z powierzchni zrębowych usuwane jest drewno grubowymiarowe, a gleba orana jest w pasy [Sippola i in. 1998; Skłodowski, Zdzioch 2005a]. Tymczasem z przeglądu literatury dokonanego przez Ulanową [2000] wynika, że huragan nie tylko wyrządza większe szkody w drzewostanach średniowiekowych i starych, ale również przyczynia się w nich do większego zróżnicowania środowiska. Obszary wiatrołomów nie są homogenne, wręcz przeciwnie – stanowią złożoną mozaikę różnorodnych mikrosiedlisk, takich jak leżące na ziemi złomy i drewno o różnych gabarytach, a także wykroty i muldy nimi spowodowane [Bouget 2003; Skłodowski, Zdzioch 2006]. Ponadto odsłonięcie podłoża sprzyja rozwojowi roślinności zielnej runa [Bouget 2003]. Każde z tych mikrosiedlisk może stanowić potencjalne miejsce zdobywania pokarmu, ukrycia lub przezimowania dla wielu biegaczowatych [Bouget 2003; Bouget, Dweli 2004; Niemelä, Halme 1992; Skłodowski, Zdzioch 2006], może też sprzyjać kolonizacji terenu przez te chrząszcze [Skłodowski 2002].

Niezwykle istotnym czynnikiem wpływającym na występowanie biegaczowatych jest ściółka [Niemelä, Halme 1992; Skłodowski, Zdzioch 2006]. W przeciwieństwie do zrębów, gdzie gleba często orana jest w pasy, na terenach pohuraganowych profil glebowy uległ zniszczeniu tylko w niewielu miejscach, a glebę nadal okrywa warstwa ściółki [Skłodowski, Zdzioch 2006]. O znaczeniu ściółki do przeżycia biegaczy pisało wielu autorów. Stanowi ona miejsce polowania, jak i schronienia przed drapieżnikami lub wysychaniem, a jej grubość stymuluje występowanie wielu gatunków *Carabidae*, szczególnie fauny leśnej i cieniulubnej [Koivula i in. 1999; Koivula 2001; Skłodowski 2002]. Dzięki temu na „nieuprzątniętych” powierzchniach „P” leśne gatunki biegaczowatych wciąż występują (tab. 1), co zgodne jest z obserwacjami Otte [1980] i Bouget [2003]. Nie bez znaczenia pozostają również wyspy drzewostanu – kępy drzew oszczędzone przez huragan – mogą one stanowić refugium dla gatunków leśnych, skąd mają one możliwość kolonizacji terenów otwartych [Skłodowski 2002; Skłodowski, Zdzioch 2006]. Obecność leśnych gatunków biegaczowatych można też przypisać ich migracjom z sąsiednich drzewostanów [Grechanichenko, Guseva 2000; Skłodowski 2002].

Z drugiej strony w warunkach przesuszenia gleby i braku osłony drzew w ekosystemie pojawiają się przedstawiciele rodzajów o preferencjach kserofilnych (np. *Amara*, *Harpalus*, *Poecilus*) oraz sprawni kolonizatorzy początkowych stadiów sukcesyjnych, których strategia przetrwania oparta jest na szybkim przemieszczaniu się. Dla przykładu – jeżeli weźmie się pod uwagę pająki biegające i sieciowe, to w miejscach takich według [Bouget, Dueli 2004] przeważać będą te pierwsze. W drzewostanach pohuraganowych, obok kolonizatorów, mogą pojawić się też leśni ubikwiści – co między innymi stwierdzono przy wycince nawet niedużych powierzchni w lesie [Koivula 2001; Koivula i in. 2002; Skłodowski 2006]. Wszystko to przyczynia się do

zwiększenia bogactwa gatunkowego zgrupowania *Carabidae* na powierzchniach zniszczonych w porównaniu z powierzchniami kontrolnymi.

Mimo wzrostu liczby gatunków biegaczowatych pod wpływem zaburzenia ekosystemu przez huragan, ich liczebność wykazała tendencję spadkową. Na powierzchniach piskich odnotowano mniej osobników *Carabidae* oraz mniejszą średnią liczbę osobników przypadającą na pułapkę w porównaniu z powierzchniami kontrolnymi (tab. 1). Decydujący wpływ na występowanie biegaczowatych, obok pokrycia gleby ściółką i zróżnicowania mikrosiedlisk, ma również zagęszczenie ich ofiar [Niemelä, Halme 1992]. Można przypuszczać, że mała liczebność *Carabidae* w drzewostanie pohuraganowym jest uwarunkowana obniżoną aktywnością biologiczną gleby, a także małym zagęszczeniem fitofagów [Harrison 1987]. Tempo dyfuzji dwutlenku węgla z gleby, będące miarą jej aktywności biologicznej, było o 20-30% mniejsze na powierzchniach piskich w porównaniu z drzewostanami niezniszczonymi [Skłodowski 2007]. Zmniejszenie tempa dyfuzji dwutlenku węgla postępuje wraz ze zmniejszeniem stosunku C/N w glebie drzewostanów pohuraganowych „P”. Oba te wskaźniki w analizie CCA (ryc. 6), korelowały dodatnio z danymi uzyskanymi w drzewostanach kontrolnych, natomiast ujemnie – z danymi z drzewostanów piskich „P”. Mała aktywność biologiczna gleby na powierzchniach pohuraganowych najprawdopodobniej wynika z jej pogłębiającego się przesuszenia spowodowanego brakiem osłony drzew.

Zmiana warunków mikroklimatycznych oraz przesuszenie podłoża na obszarze zniszczonym wpłynęły nie tylko na spadek liczebności zgrupowania, ale również na jego strukturę i skład gatunkowy. Obie przeprowadzone analizy: aglomeracji oraz kanoniczna CA wyraźnie oddzieliły zgrupowania biegaczowatych drzewostanów pohuraganowych od zgrupowań drzewostanów kontrolnych (ryc. 1, 7). Jednocześnie analiza kanoniczna wykazała, że głównym czynnikiem różnicującym te zgrupowania jest właśnie wilgotność siedliska.

O daleko idących zmianach w zgrupowaniu biegaczowatych wywołanych zniszczeniem drzewostanu świadczy statystycznie istotna redukcja udziału osobników należących do gatunków leśnych, europejskich i jesiennego typu rozwojowego (tab. 2; ryc. 3). Podobne wyniki uzyskano wielokrotnie w badaniach reakcji *Carabidae* na zaburzenia: Bouget [2003] w lukach pohuraganowych, a także Skłodowski [2002], Koivula [2001], Koivula i in. [2002] w wyciętych w drzewostanach gniazdach oraz Skłodowski [1995a] i Szyszko [1983] w założonych na zrębach uprawach i młodnikach.

Pod wpływem zaburzeń w ekosystemach pojawia się fauna faworyzowana przez nowe warunki środowiska – w tym przypadku będą to kolonizatorzy początkowych stadiów sukcesyjnych, gatunki kserofilne i preferujące tereny otwarte. Obok nich licznie reprezentowane są również gatunki eurytopowe, o szerokim zakresie tolerancji względem warunków środowiska. Jednocześnie następuje wycofywanie się i spadek udziału elementów fauny stenotopowej, charakterystycznej dla drzewostanów dojrzałych, takich właśnie jak gatunki leśne, europejskie i jesiennego typu rozwoju. Ponieważ te trzy wskaźniki (na wszystkie cztery) składają się na indeks SCP, redukcja ich wielkości zdecydowała również o istotności różnic pomiędzy wartościami SCP zgrupowań pohuraganowych i kontrolnych (tab. 2; ryc. 6). Znaczne przesuszenie zniszczonych ekosystemów przyczyniło się również do istotnego spadku udziału w zgrupowaniu osobników gatunków higrofilnych i zastępowaniu ich przez kserofile z rodzajów *Amara*, *Harpalus* i *Poecilus* (tab. 1, 2; ryc. 4, 5). Podczas gdy w zgrupowaniach „M” dominował *P. niger* – mezofil, który w warunkach borów sosnowych preferuje ściółkę wilgotną i „niechętnie” przebywa w warunkach ściółki przesuszonej, to na powierzchniach „P” wyjątkowo duże wskaźniki dominacji (ponad 50%) uzyskał kserofilny *C. arcensis* (tab. 1).

W obecnych badaniach stwierdzono istotną statystycznie, choć niewielką przewagę udziału dużych zoofagów w zgrupowaniach pohuraganowych w porównaniu z kontrolnymi (tab. 2). Jednocześnie nie odnotowano istotnych różnic w analizie wariancji średniej biomasy osobniczej SBO na obu powierzchniach (tab. 2). Jest to o tyle interesująca informacja, że w ciągu 3-4 lat w młodnikach sosnowych, czyli młodych regenerujących się drzewostanach, wielkość SBO może wzrosnąć nawet dwa razy [Skłodowski 1995b]. Prawdopodobnie na uzyskany wynik wpłynął wspomniany już bardzo wysoki wskaźnik dominacji *C. arcensis* w zgrupowaniach „P” – dużego zoofaga o preferencjach kserofilnych.

Podsumowując: zmiany, jakie obserwowano w trzecim roku regeneracji ekosystemu, nie wskazują na rozpoczęcie regeneracji zgrupowań biegaczowatych. Pomimo, że SBO zgrupowań pohuraganowych nie różni się od tego obserwowanego w zgrupowaniach kontrolnych, pozostałe charakterystyki zgrupowania biegaczowatych świadczą o głębokich zmianach wywołanych zniszczeniem ekosystemu przez huragan. Z jednej strony dowodzi tego dominacja kserofilnego *C. arcensis*, obecność gatunków z rodzaju *Amara* i *Harpalus* oraz ubytek higrofilii na korzyść kserofilii. Z drugiej strony zaobserwowano redukcję udziału w faunie biegaczowatych przedstawicieli gatunków jesiennych, leśnych i europejskich, a w konsekwencji redukcję wskaźnika SCP. Jednocześnie odnotowano zmniejszone tempo dyfuzji dwutlenku węgla, jak i redukcję wskaźnika C/N. Uzyskane wyniki sugerują więc zniszczenie przez huragan ekosystemu leśnego, którego stan „cofnął” się o 20-30 lat. Ponieważ jednak w różnych miejscach pojawiły się młode sosny i brzozy, przypuszczać można, że stan zgrupowań biegaczowatych nie powinien ulegać dalszej regresji.

## Literatura

- Bouget C. 2005. Short-term effect of windthrow disturbance on ground beetle communities: gap and gap size effects. *European Carabidology* 2003. Proceedings of the 11<sup>th</sup> European Carabidologist Meeting. DIAS Report. No 114: 25-39.
- Bouget C., Dulei P. 2004. The effect of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation* 118: 281-299.
- Dueli P., Orbist M.K. 1999. Räumen oder belassen? Die Entwicklung der faunistischen Biodiversität auf Windwurfflächen im Schweizerischen Alpenraum. *Versh. Ges. Oekol.* 29: 193-200.
- Dueli P., Orbist M.K., Wermelinger B. 2002. Windthrow included changes in faunistic biodiversity in alpine spruce forests. *For. Snow Landsc. Res* 77: 117-131.
- Grechanihenko 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.
- Koivula M. 2001. Carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*) in boreal managed forests – meso-scale ecological patterns in relation to the modern forestry – PhD thesis, University of Helsinki.
- Koivula M., Kukkonen J., Niemelä J. 2002. Boreal carabid beetle (*Coleoptera, Carabidae*) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Bioivers. 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*. Second edition. Addison Wesley Longman.
- Niemelä J., Halme E. 1992. Habitat associations of carabid beetles in fields and forests on the Aland 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.
- Sippola A. L., Siitonen J., Kallio R. 1998. Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish Lapland. *Scand. J. For. Res.* 13: 204-214.
- Skłodowski J. 1995a. Antropogeniczne przeobrażenia zespołów biegaczowatych (*Col. Carabidae*) w ekosystemach borów sosnowych Polski. W: Szujcecki A. i inni [red.]. *Antropogeniczne przeobrażenia epigeicznej i glebowej entomofauny borów sosnowych Polski*: 17-174. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii, Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa.

- Skłodowski J. 1995b. Soil fertilization and acidification effect on the rate of development of epigeic carabid (*Coleoptera, Carabidae*) communities in a Scots Pine forest plantation. *Folia forestalia Polonica A – Forestry*, 37: 21- 46.
- Skłodowski J. 2002. System kolonizacji zrębu zupełnego przez biegaczowate oraz możliwości jego doskonalenia. Rozprawa habilitacyjna, Wydawnictwo SGGW 134 pp.
- 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. *Entomologica Fennica*. 17: 296-314.
- Skłodowski J. 2007. Wybrane wskaźniki opisujące stan środowiska. W: Skłodowski J. [red.]. Monitoring zooindykcyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej. Warsaw Agricultural University Press.
- Skłodowski J., Zdzioch P. 2005a. Biegaczowate (*Carabidae, Col.*) drzewostanów Puszczy Piskiej zniszczonej przez huragan – rok „zero”. *Sylvan* 5: 43-51.
- Skłodowski J., Zdzioch P. 2005b. „The day after” – first year of carabid recolonization of pine forest damaged by hurricane. W: J. Skłodowski i in. [red.]. Protection of Coleoptera in The Baltic Sea Region. 185-193.
- Skłodowski J., Zdzioch P. 2006. Biegaczowate (*Coleoptera: Carabidae*) w drugim roku spontanicznej regeneracji zniszczonych drzewostanów przez huragan Puszczy Piskiej. *Wiadomości Entomologiczne* 25. Supl. 1: 97-110.
- 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.
- Szyszek, J. 1983. State of *Carabidae (Col.)* fauna in fresh pine forest and tentative valorisation of this environment. – Warsaw Agricultural University Press.
- Szyszek J. 1990. Planning of prophylaxis in threatened pine forest biocenoses based on an analysis of the fauna of epigeic *Carabidae*. – Warsaw Agricultural University Press.
- Szyszek J. 2002. Carabids as an efficient indicator of the quality and functioning of forest ecosystems useful in forest management. W: Szyszek J. i in. [red.]. How to protect or What we know about Carabid Beetles. From knowledge to application – from Wijster (1969) to Tuczno (2001): 301-318. Warsaw Agricultural University Press.
- ter Braak C. J. F., Šmilauer P. 1997. Cnoco 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. *Forest Ecology and Management* 135: 155-167.

## SUMMARY

### Ground beetle assemblages (*Coleoptera, Carabidae*) in the third year of regeneration of pine forests in Piska Forests destroyed by a hurricane

In 2002, pine stands in the Pisz Forest District (north-eastern Poland) were damaged by a hurricane. Since then, a survey on ground beetle (*Coleoptera, Carabidae*) assemblages inhabiting damaged stands has been carried out. This article presents the results of the third year of the research. Carabid beetle fauna of the damaged stands was compared with that from the undamaged stands in the Maskulińskie Forest District. In both, the damaged and control stands 15 plots in five different age classes were distinguished and investigated: class I (20-40 years), class II (40-50 years), class III (50-60 years), class IV (60-70 years) and class V (over 70 years). Ground beetles were caught using modified pitfall traps. The soil CO<sub>2</sub> efflux rate and C:N ratio were measured. A total of 5115 individuals representing 38 species were recorded. After the hurricane, the carabid assemblages markedly declined in abundance although species richness was significantly higher in damaged stands when compared with control stands (32 species and 26 species, respectively). Both, the Ward cluster analysis and Canonical Correspondence Analysis (CCA) clearly distinguished between carabid assemblages in the stands damaged by the hurricane and undamaged stands. Windthrows considerably reduced the proportion of the forest, European and autumn breeding species in carabid assemblages. A marked decline in abundance of hygrophilous species in favour of xerophilous ones was also noted. *Amara* and *Harpalus* species responded positively to the disturbance increasing their abundance and

richness in stand openings. The observed reduction in the SPC (Sum of Progressive Characteristics) index may indicate the preservation of changes in carabid assemblages and that their regeneration has not yet started.