

PAULINA GARBALIŃSKA, JAROSŁAW SKŁODOWSKI

Zróźnicowanie wielkości ciała wybranych gatunków biegaczowatych w ekosystemach leśnych Puszczy Piskiej zaburzonych przez huragan w 2002 roku

Body size differentiation in selected carabid species inhabiting Puszcza Piska forest ecosystems disturbed by the hurricane in 2002

ABSTRACT

Garbalińska P., Skłodowski J. 2008. Zróźnicowanie wielkości ciała wybranych gatunków biegaczowatych w ekosystemach leśnych Puszczy Piskiej zaburzonych przez huragan w 2002 roku. Sylwan 11: 3-15.

Intraspecific differentiation in body size was investigated for *Carabus arcensis*, *C. violaceus* and *Pterostichus niger* populations inhabiting pine forests disturbed by the hurricane and non-disturbed ones. Post-hurricane stands were localized in Szast Reference Forest (Pisz Forest District, NE Poland) disturbed by the hurricane in July 2002 and left "untouched" as an experimental area. Non-affected stands were set in Maskulińskie Forest District (NE Poland). Beetles were sampled using pitfall traps. The hurricane contributed to significant reduction in both *C. arcensis* and *C. violaceus* body length. However, an opposite trend was observed for *P. niger*, which increased considerably in body size in disturbed stands compared to control ones. The most pronounced changes were observed in 2007. Differences in habitat preferences and food resources utilization of *C. arcensis*, *C. violaceus* and *P. niger* are discussed.

KEY WORDS

body size, *Carabus arcensis*, *Carabus violaceus*, *Pterostichus niger* disturbance, hurricane, intraspecific differentiation

ADDRESSES

Paulina Garbalińska – Katedra Ochrony Lasu i Ekologii; SGGW;
ul. Nowoursynowska 159; 02-776 Warszawa; e-mail: pagar2@op.pl

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

Wstęp

Wielkość ciała organizmu w znacznym stopniu warunkuje jego rozrodczość, zdolności migracyjne, sposób eksploatacji zasobów środowiska, bilans energetyczny, konkurencyjność i wiele innych aspektów jego biologii [Brandl, Topp 1985; Šustek 1987; Sota i in. 2000; Magura i in. 2006]. Ponieważ modyfikacja rozmiarów ciała osobników tego samego gatunku może być sygnałem świadczącym o zmianach zachodzących w środowisku, uznawana jest za miarę warunków bytowania populacji [McGeoch 1998; Niemi, McDonald 2004].

Zmiany średnich wymiarów ciała na poziomie zgrupowania (czyli wielu gatunków) pod wpływem przemian środowiska obserwowano u chrząszczy z rodziny biegaczowatych (*Carabidae*). Chrząszcze te ze względu na zróźnicowanie taksonomiczne i ekologiczne, wysoki stopień poznania, a także łatwość odłowu standardowymi metodami – są powszechnie wykorzystywane w monitoringu zooindykacyjnym ekosystemów [Szyszko 1983, 1990; Skłodowski 1995, 1997, 2007; Ings, Hartley 1999; Szyszko i in. 2000, 2006; Poole i in. 2003; Bouget 2005; Schwerk, Szyszko 2007a, b].

Szyszko [1983, 1990; zobacz też Szyszko i in. 2000, Schwerk, Szyszko 2007a, b] jako pierwszy sugerował, że zręby leśne będące silnym zaburzeniem, generują u biegaczowatych redukcję (nawet o 75%) średniej biomasy osobniczej (SBO) w zgrupowaniach. Również Skłodowski [1995, 1997, 2002, 2006] obserwował redukcję SBO biegaczowatych w następstwie wykonania zrębów zupełnych, wycięcia gniazd czy przygotowania mechanicznego, nawożenia, zakwaszania i wapnowania gleby. Spadek średniej wielkości ciała opisano również w przypadku zgrupowań zasiedlających ekosystemy leśne poddane presji urbanizacji [Grandchamp i in. 2000; Niemelä i in. 2002; Magura i in. 2004, 2006]. Istotny spadek SBO biegaczowatych charakteryzował też ekosystemy dotknięte zaburzeniami naturalnymi, np. pożarem [Skłodowski 1997] czy huraganem [Skłodowski, Zdzioch 2005a, b, 2006; Skłodowski 2007b; Skłodowski, Garbalińska 2007a, b, c]. We wszystkich przypadkach obserwowano to samo zjawisko: zaburzone ekosystemy leśne kolonizowane są przez małe gatunki nieleśne, podczas gdy duże leśne (m.in. z rodzaju *Carabus*) ustępują [Szyszko 1983; Šustek 1987; Grandchamp i in. 2000; Koivula i in. 2002; Niemelä i in. 2002, 2007; Skłodowski 2002, 2006, 2007b; Bouget, Duelli 2004; du Bus de Warnaffe, Lebrum 2004; Bouget 2005; Skłodowski, Zdzioch 2005a, b, 2006; Magura i in. 2006; Skłodowski, Garbalińska 2007a, b, c].

Wraz ze zmianą średniej wielkości ciała chrząszczy zmienia się średnia wielkość poszczególnych gatunków, co uwzględnili przy obliczaniu SBO – wążący chrząszcze Szyszko [1983] i mierzący ich długości Skłodowski [1995, 1997, 2002, 2006, 2007b]. Natomiast niektórzy autorzy [m.in. Brandl, Topp 1985; Grandchamp i in. 2000; Niemelä i in. 2002; Magura i in. 2004, 2006] dane o rozmiarach osobników poszczególnych gatunków zaczerpnęli z literatury, pomijając tym samym ewentualne zróżnicowanie wielkości ciała populacji lokalnych w badanym środowisku.

Zaburzenie ekosystemu leśnego wywołane huraganem również może przyczynić się do zmian wymiarów poszczególnych gatunków. Można założyć, że pogorszenie jakości środowiska, np. jego przesuszenie wynikające z braku osłony koron drzewostanu, powinno skutkować redukcją wymiarów chrząszczy. Hipotezy badawcze, jakie poddaliśmy testowaniu, brzmią następująco: (i) poszczególne gatunki leśnych biegaczowatych reagują na zaburzenie drzewostanu przez huragan zmianą długości ciała, (ii) reakcja ta może być zróżnicowana i jest zależna od biologii gatunku.

Teren badań i metody

Odlów biegaczowatych prowadzono na terenie Lasu Referencyjnego Szast (Nadleśnictwo Pisz, leśnictwo Szast). Jest to 445-hektarowy fragment borów sosnowych zaburzonych przez huragan w 2002 roku, pozostawiony w stanie „nienaruszonym” do celów naukowych. Od wiosny 2003 Katedra Ochrony Lasu i Ekologii SGGW prowadzi na jego terenie obserwacje zmian zaburzonego ekosystemu. Powierzchnie kontrolne zlokalizowano w Nadleśnictwie Maskulińskie (leśnictwo Zaroślak).

Zarówno drzewostany zaburzone, jak i kontrolne wyznaczono na siedlisku boru świeżego w 5 klasach wiekowych różniących się od tych powszechnie przyjętych w leśnictwie: klasa I – 20-40 lat, klasa II – 40-50 lat, klasa III – 50-60 lat, klasa IV – 60-80 lat i klasa V – powyżej 80 lat. Każdy wariant powtórzono 3 razy uzyskując łącznie 30 powierzchni badawczych. Na każdej z nich założono po 5 pułapek typu STN [Szyszko 1985], które kontrolowano co 6 tygodni od początku maja do końca października. W dalszej części pracy przyjęto następujące nazewnictwo powierzchni: jako powierzchnie „piskie” (P) przyjęto nazywać powierzchnie założone w drzewostanach zaburzonych przez huragan, natomiast jako powierzchnie kontrolne (M) – powierzchnie badane w drzewostanach kontrolnych.

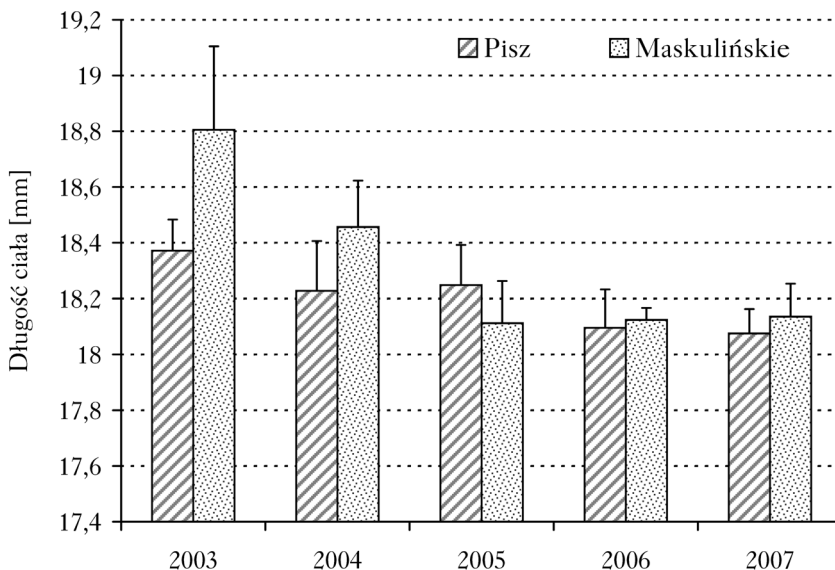
Złowione chrząszcze oznaczano do gatunku i mierzono (z dokładnością do połowy milimetra), przy czym długość ciała przyjmowano jako odległość od szczytu szczęk do szczytu pokryw. Do dalszej analizy wybrano 3 duże gatunki leśnych biegaczowatych: *Carabus arcensis*, *C. violaceus* i *Pterostichus niger*, które łowiły się na wszystkich powierzchniach „pohuraganowych” i kontrolnych w liczebności wystarczającej do przeprowadzenia analizy statystycznej. Dla każdego gatunku obliczono średnią oraz medianę długości ciała osiągniętej w kolejnych latach badań.

Do analizy statystycznej wykorzystano pakiet Statistica firmy StatSoft. Zgodność danych z rozkładem normalnym zweryfikowano testem Shapiro-Wilka. Ponieważ rozkład danych odbiegał od normalnego, do stwierdzenia różnic pomiędzy badanymi drzewostanami użyto nieparametrycznego testu U Manna-Whitney’a.

Wyniki

Analizie poddano długości ciała 3919 osobników *Carabus arcensis*, 1096 osobników *C. violaceus* oraz 711 osobników *Pterostichus niger*.

Na powierzchniach P łowiono mniejsze osobniki *C. arcensis* niż w drzewostanach kontrolnych (ryc. 1). W rok po huraganie średnia długość ciała w obu wariantach wynosiła 18,37 i 18,81 mm ($p < 0,001$), natomiast w roku 2007 – odpowiednio 18,08 i 18,14 mm ($p < 0,05$). Podobnie obserwowano mniejsze osobniki *C. arcensis* w populacjach badanych w poszczególnych klasach wiekowych drzewostanów piskich w stosunku do kontrolnych. W roku 2004 w drzewostanach II klasy wieku różnice te wynosiły: 17,96 mm vs. 18,57 mm; $p < 0,001$, w roku 2006: 17,87 mm vs. 18,19 mm; $p < 0,05$, zaś w 2007 roku: 17,99 mm vs. 18,14 mm; $p < 0,005$. Odpowiednio w drzewostanach IV klasy wieku w 2003 zanotowano następujące różnice: 18,49 mm vs. 18,99 mm; $p < 0,001$, w 2004: 18,24 mm vs. 18,69 mm; $p < 0,005$ oraz w drzewo-



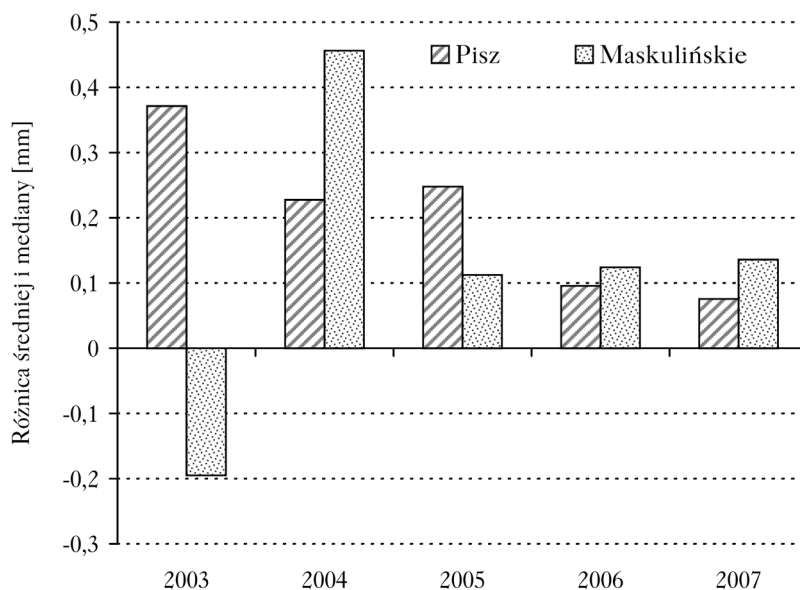
Ryc. 1.

Średnia długość ciała osobników *Carabus arcensis* na powierzchniach pohuraganowych (Pisz) i kontrolnych (Maskulińskie) w latach 2003-2007

Mean body length of *Carabus arcensis* individuals inhabiting post-hurricane (Pisz) and control (Maskulińskie) stands in years 2003-2007

stanach V klasy wieku w 2003: 18,42 mm vs. 18,91 mm; $p < 0,001$. Zarówno na powierzchniach P, jak i M odnotowano pomiędzy latami 2003-2007 redukcję długości ciała *C. arcensis*, przy czym na powierzchniach kontrolnych redukcja ta była większa (ryc. 1). Pomimo to, zmniejszenie długości *C. arcensis* na powierzchniach piskich z 18,37-18,25 mm w okresie 2003-2005 do 18,08 mm w roku 2007 okazało się istotne ($p < 0,005-0,001$). O trwałym kierunku zmian rozkładu długości *C. arcensis* w drzewostanach piskich może świadczyć malejąca w ciągu kolejnych lat obserwacji różnica pomiędzy średnią a medianą długości osobnika (ryc. 2). Różnica ta jest dodatnia, zaś stałe jej zmniejszenie może sugerować przyjęcie strategii produkcji mniejszych osobników.

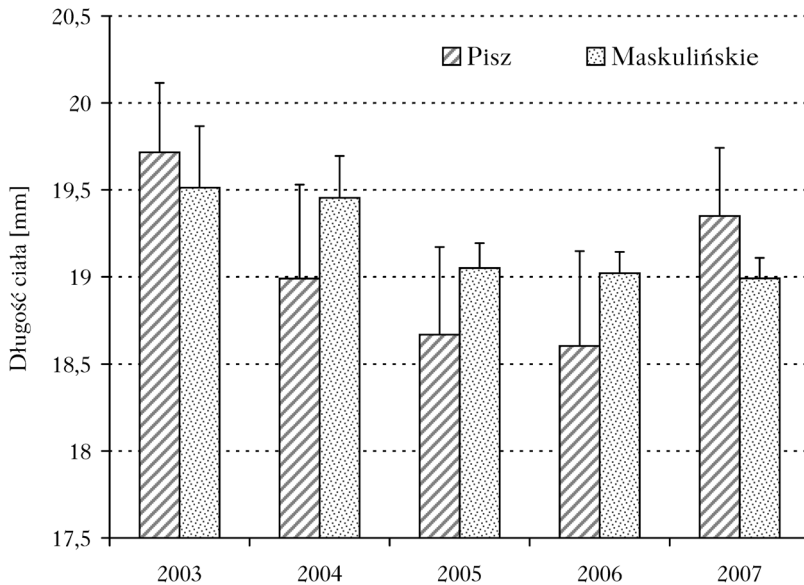
W rok po huraganie osobniki *P. niger* osiągały średnio większe rozmiary na powierzchniach zaburzonych w porównaniu z kontrolnymi (odpowiednio 19,72 mm i 19,51 mm). W kolejnych 3 latach dłuższe osobniki tego gatunku łowiły się w drzewostanach kontrolnych: 18,99 mm na powierzchniach P vs. 19,45 mm na powierzchniach M; $p < 0,005$ (2004 rok), 18,67 mm vs. 19,10 mm; n.s. (2005), 18,60 mm vs. 19,02 mm; $p < 0,50$ (2006). W 2007 roku przedstawiciele *P. niger* ponownie okazali się więksi na powierzchniach piskich: 19,35 mm vs. 18,99 mm; $p < 0,005$ (ryc. 3). Dalsze porównania pomiędzy wariantem pohuraganowym a kontrolnym układają się mniej spójnie. Większe osobniki *P. niger* łowiono na powierzchniach pohuraganowych II klasy wieku (19,47 mm vs. 19,11 mm; $p < 0,05$) w roku 2003 oraz I (19,47 mm vs. 19,01 mm; $p < 0,005$) i V klasy wieku (19,37 mm vs. 18,85 mm; $p < 0,005$) w roku 2007. Z kolei w roku 2004 istotnie większe chrząszcze obserwowano w drzewostanach kontrolnych II klasy wieku (18,54 mm vs. 19,75 mm; $p < 0,005$), a w 2006 – IV klasy wieku (18,46 mm vs. 19,03 mm; $p < 0,05$). Na powierzchniach pohuraganowych największe chrząszcze łowiono w rok po zaburzeniu (19,72 mm w porównaniu z latami 2004-2006; $p < 0,005-0,001$), a w roku 2007 odnotowano kolejny wzrost średniej długości ciała *P. niger* (ryc. 3): 19,35 mm w porównaniu z 18,67 mm w roku 2005;



Ryc. 2.

Różnica średniej i mediany długości ciała osobników *C. arcensis* na powierzchniach pohuraganowych (Pisz) i kontrolnych (Maskulińskie) w latach 2003-2007.

The difference between mean and median of body length of *C. arcensis* individuals inhabiting post-hurricane (Pisz) and control (Maskulińskie) stands in years 2003-2007



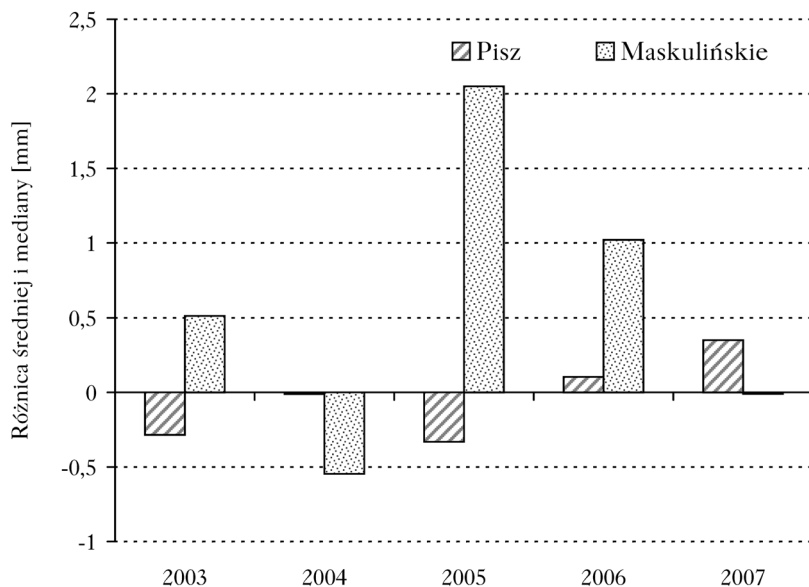
Ryc. 3.

Średnia długość ciała osobników *Pterostichus niger* na powierzchniach pohuraganowych (Pisz) i kontrolnych (Maskulińskie) w latach 2003-2007.

Mean body length of *Pterostichus niger* individuals inhabiting post-hurricane (Pisz) and control (Maskulińskie) stands in years 2003-2007

$p < 0,005$ i 18,60 mm w 2006; $p < 0,001$. W warunkach kontrolnych różnice pomiędzy średnią i medianą długości *P. niger* cechowały się dużymi wahaniami pomiędzy wartościami ujemnymi i dodatnimi (ryc. 4). Znacznie mniejsze wahania zanotowano w przypadku danych pochodzących z drzewostanów pohuraganowych, co może sugerować bardziej stabilną strukturę wielkości osobników *P. niger* na tych powierzchniach. Od roku 2006 na powierzchniach P różnice te są dodatnie, a ich wartość wyraźnie rośnie, co można powiązać z pojawianiem się w populacjach piskich większych osobników tego gatunku.

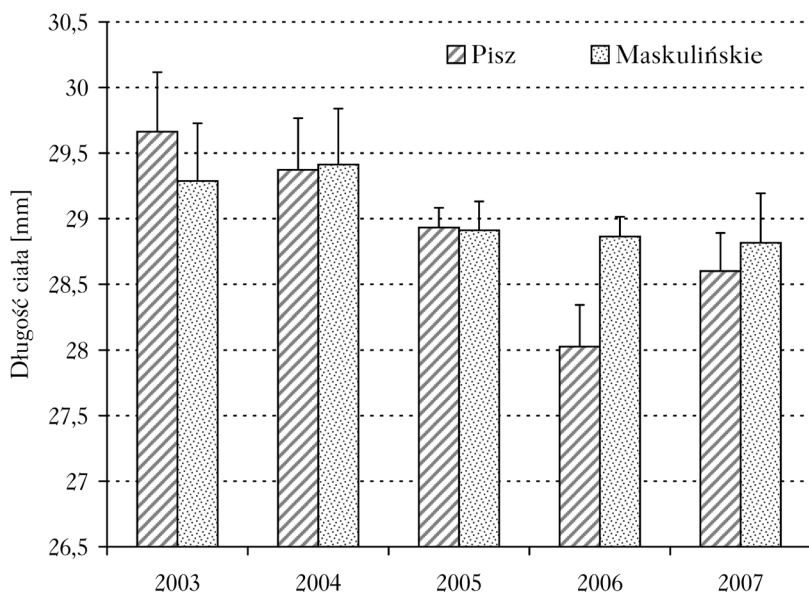
W pierwszym roku po huraganie na powierzchniach P łowiono istotnie większe osobniki *C. violaceus* niż na powierzchniach kontrolnych (29,66 mm wobec 29,29 mm; $p < 0,005$). W kolejnych latach populacje piskie charakteryzowały się mniejszą średnią długością ciała osobników w porównaniu z kontrolnymi (ryc. 5), chociaż z uwagi na stosunkowo dużą zmienność badanej cechy w drzewostanach maskulińskich istotność statystyczną różnic udało się potwierdzić tylko dla roku 2006 (28,03 mm w porównaniu z 28,86 mm; $p < 0,001$). Rozpatrując długości *C. violaceus* w populacjach żyjących w poszczególnych klasach wiekowych drzewostanów stwierdzono niewiele istotnych różnic. W roku 2003 osobniki *C. violaceus* osiągały większe rozmiary w drzewostanach piskich II i V klasy wieku w porównaniu z powierzchniami kontrolnymi (odpowiednio: 29,71 mm vs. 28,92 mm; $p < 0,001$ oraz 30,42 mm vs. 28,90 mm; $p < 0,05$). Z kolei populacje kontrolne charakteryzowały się większą średnią długością ciała w roku 2004 w drzewostanach IV klasy wiekowej (29,10 mm vs. 30,15 mm), w 2006 w drzewostanach II (28,04 mm vs. 28,93 mm), III (28,08 mm vs. 28,96 mm) i IV (27,49 mm vs. 28,73 mm) klasy wieku oraz w roku 2007 w drzewostanach III klasy wieku (28,57 mm vs. 29,02 mm) – we wszystkich przypadkach $p < 0,05$. Generalnie średnia długość ciała *C. violaceus* zasiedlających drzewostany pohuraganowe sukcesywnie malała (ryc. 5), osiągając najniższą wartość w roku 2006 – 28,06 mm. W roku 2007



Ryc. 4.

Różnica średniej i mediany długości ciała osobników *P. niger* na powierzchniach pohuraganowych (Pisz) i kontrolnych (Maskulińskie) w latach 2003-2007.

The difference between mean and median of body length of *P. niger* individuals inhabiting post-hurricane (Pisz) and control (Maskulińskie) stands in years 2003-2007



Ryc. 5.

Średnia długość ciała osobników *Carabus violaceus* na powierzchniach pohuraganowych (Pisz) i kontrolnych (Maskulińskie) w latach 2003-2007.

Mean body length of *Carabus violaceus* individuals inhabiting post-hurricane (Pisz) and control (Maskulińskie) stands in years 2003-2007

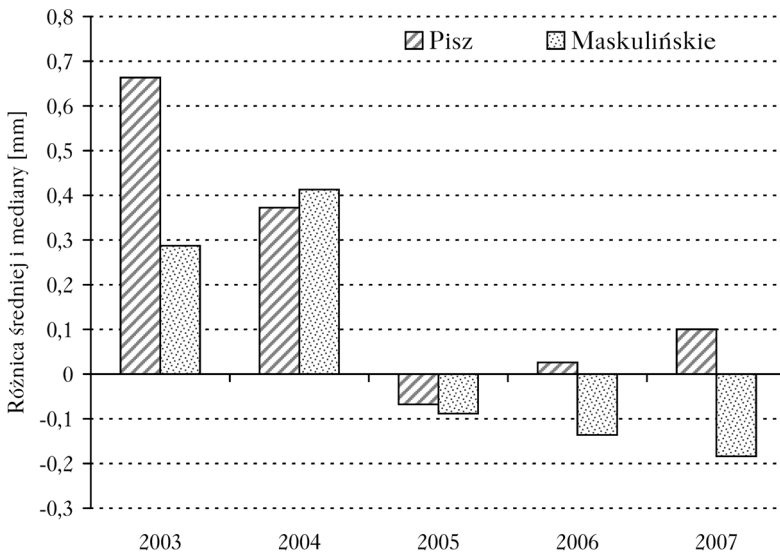
wielkość ta nieznacznie wzrosła do 28,60 mm, jednak wciąż była ona istotnie niższa niż 29,66 mm w roku 2003 ($p < 0,001$), 29,37 mm w 2004 ($p < 0,001$) i 28,93 mm w 2005 ($p < 0,05$).

Różnice pomiędzy średnią a medianą długości *C. violaceus* w pierwszych 2 latach układały się dość podobnie w obu badanych wariantach (ryc. 6). W latach 2006 i 2007 w drzewostanach pohuraganowych różnica pomiędzy średnią a medianą przyjmowała wartości dodatnie, świadczące o liczniejszym pojawianiu się w populacji osobników dużych. Odwrotnie w drzewostanach kontrolnych M – tu od 2005 roku obserwowano coraz większą ujemną różnicę między średnią a medianą (ryc. 6), co świadczy o liczniejszym pojawianiu się osobników mniejszych.

Dyskusja

Zaburzenia spowodowane huraganem modyfikują strukturę ekosystemu leśnego, panujące w nim warunki i przebiegające procesy, co wpływa na zasiedlające go organizmy oraz ich zgrupowania [Pickett, White 1985; Pickett i in. 1999; Bengtsson i in. 2000; Szwagrzyk 2000; Ulanova 2000; Chapin i in. 2002; Bouget, Duelli 2004; Bouget 2005; Skłodowski 2007a]. Obserwowane w latach 2003–2007 zmiany struktury zgrupowań biegaczowatych spowodowane zaburzeniem drzewostanu przez huragan to między innymi redukcja udziału fauny leśnej do 60%, europejskiej fauny stenobiontycznej do 28%, a dużych zoofagów – do 47% [Skłodowski, Garbalińska 2007c]. Jednocześnie wzrastał udział gatunków typowych dla wczesnych faz sukcesyjnych ekosystemów leśnych: hemizoofagów do 33%, gatunków terenów otwartych do 30%, eurytopów do 11%, zaś gatunków uskrzydłych – do 37%. Ponadto gatunki higrofilne wyraźnie ustąpiły kserofilom (odpowiednio 10% i 42%), co sugeruje znaczne zmniejszenie wilgotności siedliska na powierzchniach pohuraganowych [Skłodowski, Garbalińska 2007c].

Skutkiem modyfikacji warunków siedliskowych może być redukcja wielkości ciała leśnych gatunków biegaczowatych. I rzeczywiście – zestawienie zmian długości *C. arcensis*,



Ryc. 6.

Różnica średniej i mediany długości ciała osobników *C. violaceus* na powierzchniach pohuraganowych (Pisz) i kontrolnych (Maskulińskie) w latach 2003-2007.

The difference between mean and median of body length of *C. violaceus* individuals inhabiting post-hurricane (Pisz) and control (Maskulińskie) stands in years 2003-2007

P. niger i *C. violaceus* obserwowanych na powierzchniach zaburzonych i kontrolnych (ryc. 1, 3 i 5) potwierdziło poprawność tak postawionej tezy. Wyniki jednak nie zawsze okazywały się istotne statystycznie. Dlatego ważnym ich uzupełnieniem mogą być obserwowane w ciągu 5 lat trwania badań trendy zmian długości biegaczowatych w drzewostanach pohuraganowych. Wyraźne tendencje zmniejszenia długości ciała zanotowano w przypadku *C. arcensis* i *C. violaceus* (ryc. 1 i 5). Podobny trend (lata 2003-2006) obserwowano u *P. niger*; jednak gatunek ten w 2007 roku zmienił strategię zwiększając wymiary ciała (ryc. 3).

Wielkość osiągnięta przez imago biegaczowatych zależy od siedliskowych i pokarmowych warunków rozwoju larwy [Niemelä 1993; Sota i in. 2000; Schwerk, Szyszko 2006]. Larwy *Carabidae* są słabiej schitynizowane i mniej mobilne w porównaniu z dorosłymi chrząszczami, co czyni je szczególnie wrażliwymi na zmiany parametrów środowiska. Dotyczy to przede wszystkim dużych gatunków, charakteryzujących się długim okresem rozwoju larwalnego [Grandchamp i in. 2002; Turin i in. 2003; Magura i in. 2006]. Na rozmiary ciała biegaczowatych wpływają m.in. warunki klimatyczne [Sota i in. 2000] i rodzaj pokrywy roślinnej [Palmer 1994]. Duże znaczenia ma także żyzność siedliska. W badaniach nad wielkością biegaczowatych w Puszczy Białowieskiej wykazano, że gatunki typowe dla siedlisk żyznych osiągają na nich większe rozmiary ciała niż na siedliskach ubogich, natomiast biegaczowate dominujące na siedliskach ubogich charakteryzują się tam większymi rozmiarami w porównaniu z siedliskami żyzniejszymi [Skłodowski 2005a, b]. Ponadto wszelkie transformacje środowiska (np. urbanizacja) generują redukcję wielkości biegaczowatych (np. *C. nemoralis* [Weller, Ganzhorn 2004]).

Huragan łamiąc drzewa wraz z koronami, eksponuje dno lasu na wysuszające działanie słońca i wiatru. W efekcie dobowe i roczne wartości amplitudy temperatury wzrastają, zaś zimą siedlisko bardziej przemarza, co na przykład może być istotne dla zimującego w postaci larwy *C. violaceus* [Ulanova 2000; Bouget, Duelli 2004; Bouget 2005]. Równie ważny jest spadek wilgotności podłoża, ponieważ występowanie wielu leśnych biegaczowatych, m.in. *C. violaceus*, koreluje dodatnio z wilgotnością gleby i ściółki [Turin i in. 2003; Pearce, Venier 2006; Sroka, Finch 2006].

Rozmiary ciała osiągnięte przez larwę w ogromnym stopniu zależą od ilości i jakości dostępnego pokarmu [Niemelä 1993; Turin i in. 2003; Skłodowski 2005a, b; Schwerk, Szyszko 2006], szczególnie, że larwy wielu gatunków z rodzaju *Carabus* nie tolerują okresu głodu dłuższego niż kilka dni [Turin i in. 2003]. Larwy lepiej odżywione wyrastają w imago o większych rozmiarach ciała [Sadler i in. 2006; Schwerk, Szyszko 2006].

W warunkach silnego zaburzenia drzewostanu baza pokarmowa larw biegaczowatych może być ograniczona. Między innymi zmianie uległ skład i struktura zgrupowań skoczogonków [Sławska, Sławski 2007]. Dlatego można przypuszczać, że zmniejszenie wymiarów analizowanych gatunków biegaczowatych nie tylko potwierdza postawioną hipotezę, ale wyraźnie sugeruje ograniczenie bazy pokarmowej ich larw. Istotne mogą być natomiast różnice w reakcji poszczególnych gatunków na sytuację zaistniałą w zaburzonym ekosystemie.

Przedstawione różnice pomiędzy średnią a medianą długości (ryc. 2, 4 i 6) sugerują zróżnicowanie adaptacji wielkości ciała poszczególnych gatunków biegaczowatych do warunków panujących w drzewostanie pohuraganowym. Wynik ujemny takiego porównania świadczy o dominacji w populacji osobników cechujących się małymi wymiarami ciała. Natomiast wynik dodatni wskazuje na dominację w populacji osobników dużych. Tendencje wzrostu lub redukcji tej wielkości, zwłaszcza przebiegające kierunkowo, mogą wskazywać na proces nieprzypadkowej zmiany długości gatunku, podążającej za przekształceniami środowiska.

Różnice między średnią a medianą, jakie przedstawiono dla *C. arcensis* na powierzchni kontrolnej, były zmienne i tylko część obserwacji układała się według jednolitej tendencji (ryc. 2). Natomiast w drzewostanach pohuraganowych trend redukcji wspomnianej wielkości był wyraźny i stały. Różnice były dodatnie, zaś sukcesywne zmniejszanie się ich wartości sugeruje zmianę strategii produkcji dużych osobników na mniejsze.

W przypadku populacji *P. niger* zasiedlających powierzchnie kontrolne różnice pomiędzy średnią i medianą cechowały się bardzo dużymi wahaniami (ryc. 4). W drzewostanach pohuraganowych różnice te osiągały mniejsze wartości, jednak wyraźna była tendencja ich zmiany z ujemnych na dodatnie. Wskazuje to na stopniowe zastępowanie mniejszych osobników *P. niger* większymi.

Ostatni z badanych gatunków *C. violaceus* zarówno w drzewostanach kontrolnych, jak i pohuraganowych opisywała tendencja redukcji różnicy pomiędzy średnią a medianą, co mogłoby świadczyć o przyjmowaniu strategii produkcji mniejszych osobników. Różnica jednak polega na tym, że w zaburzonych drzewostanach proces ten w 2 ostatnich latach obserwacji był wyraźnie spowolniony (ryc. 6).

Kserofilny *C. arcensis* jest leśnym termofilem występującym w starodrzewach, w ekotonach, a także na terenach otwartych, m.in. na torfowiskach i zrębach [Skłodowski 2002; Turin i in. 2003]. Gatunek ten szybko kolonizuje zręb już w pierwszym roku po jego wycięciu i osiąga na nim wyższą łowność niż w przyległym drzewostanie [Skłodowski 2002]. Spośród trzech rozpatrywanych gatunków to właśnie *C. arcensis* powinien teoretycznie znaleźć najlepsze warunki do życia w zaburzonym ekosystemie. Biorąc pod uwagę powyższe obserwacje, nie zdziwiła jego większa łowność w lukach pohuraganowych (lata 2005-2007) w porównaniu z drzewostanami kontrolnymi [Skłodowski 2007b, Skłodowski, Garbalińska 2007a, b]. Natomiast zaskakujący może być fakt, że w drzewostanach zaburzonych przez huragan osiągał on mniejsze rozmiary ciała i wykazywał stały trend do ich dalszej redukcji.

Być może tendencja zmniejszanie wielkości ciała *C. arcensis* podyktowana jest wzrostem liczebności populacji. Przez odległą analogię przytoczyć można obserwację redukcji rozmiarów *Carabus japonicus* w populacjach sympatrycznych z populacjami *C. dehaanii* w porównaniu z sytuacją, gdy zasięgi występowania populacji obu gatunków nie pokrywały się [Sota i in. 2000]. Sota i in. [2000] odnotowali też, że proporcje średniej długości ciała między poszczególnymi gatunkami zależą od liczby gatunków biegaczowatych w zgrupowaniu. Wraz ze wzrostem liczby gatunków proporcje długości ciała między dwoma najbardziej podobnymi wielkością gatunkami malały, wzrastał natomiast stosunek długości ciała największego do najmniejszego gatunku. Według cytowanych autorów u podłoża tych zmian może leżeć zjawisko rozsunięcia nisz oraz wyzwolenia konkurencyjnego – cechy morfologiczne (w tym przypadku długość ciała) osobników ulegają modyfikacji w zależności od obecności lub braku konkurentów. W efekcie nawet w bogatych gatunkowo zgrupowaniach poszczególne gatunki zachodzą na siebie wielkością ciała w niewielkim stopniu lub wcale, co pozwala na ich współwystępowanie.

Podobnie Brandl i Topp [1985] odnotowali, że zróźnicowanie długości ciała koegzystujących gatunków z rodzaju *Pterostichus* może być związane z oddziaływaniami konkurencyjnymi między nimi – przynajmniej w ekosystemach stabilnych, podlegających jedynie rzadkim zaburzeniom.

Cytowane przykłady redukcji długości ciała poszczególnych gatunków biegaczowatych w obliczu presji innych gatunków mogą sugerować istnienie podobnego mechanizmu pod wpływem zwiększenia liczebności na poziomie jednego gatunku. Zmiany w populacjach *C. arcensis* oraz częściowo *C. violaceus* doskonale ilustrują to przypuszczenie. Natomiast nie pasuje tutaj *P. niger*, który wykazał w ostatnich latach pewną tendencję „inwestowania” w duże osobniki.

Być może różnice przyjętych strategii wynikają częściowo z odmiennej diety badanych gatunków. *P. niger* poluje na gąsienice i postacie dorosłe motyli, kosarze, mrówki, roztocza oraz chrząszcze [Skłodowski 2002], a więc ofiary w mniejszym stopniu przywiązane do siedlisk wilgotnych niż ślimaki i dżdżownice dominujące w diecie *C. arcensis* i *C. violaceus*. W silnie nasłonecznionych lukach pohuraganowych bujnie rozwija się runo leśne sprzyjając wielu gatunkom foliofagów i antofili: motylom dziennym, ćmom, chrząszczom (szczególnie stonkom i ryjkowcom), pluskwikom i błonkówkom [Magura 2002; Bouget, Duelli 2004], które mogą stanowić dogodną bazę pokarmową dla *P. niger*. Z kolei wiele gatunków dżdżownic w niesprzyjających warunkach obniżonej wilgotności siedliska zmniejsza liczebność i migruje w głębsze partie gleby [Górny 1975], co czyni je mniej dostępnymi dla drapieżników epigeicznych, takich jak *C. arcensis* i *C. violaceus*.

Równie prawdopodobną przyczyną mogą być różnice morfologiczne pomiędzy analizowanymi gatunkami. Na tle stosunkowo wysoko wysklepionych *C. arcensis* i *C. violaceus*, *P. niger* jest gatunkiem o spłaszczonej budowie ciała. Spłaszczone grzbieto-brzusznie ciało oraz silnie rozwinięte trochantery trzeciej pary odnóży ułatwiają chrząszczowi penetrację ściółki i różnych zakamarków [Evans 1977]. W zaburzonych przez huragan drzewostanach ściółka, profil glebowy oraz warstwa mszysta pozostają niemal nienaruszone [Ulanova 2000; Bouget, Duelli 2004; Bouget 2005; Skłodowski, Zdzioch 2005a, b, 2006; Skłodowski 2007b; Skłodowski, Garbalińska 2007a, b, c]. Ściółka ma decydujące znaczenie dla leśnych biegaczowatych, gdyż stanowi miejsce rozwoju, zdobywania pokarmu, schronienia przed drapieżnikami lub wysychaniem, a także zimowania [Niemelä, Halme 1992; Koivula i in. 1999; Poole i in. 2003; Skłodowski 2002, 2007b; Pihlaja i in. 2006; Sroka, Finch 2006; Niemelä i in. 2007]. Wydaje się, że *P. niger* ze względu na spłaszczone ciało może najgłębiej i najintensywniej penetrować nawet twardą, wypalaną przez słońce ściółkę.

Podobną rolę do ściółki mogą spełniać wykroty, złomy i mniejsze fragmenty martwych lub obumierających drzew [Bouget, Duelli 2004; Bouget 2005; Skłodowski 2007b, Skłodowski, Zdzioch 2005a, b, 2006; Skłodowski, Garbalińska 2007a, b, c]. Bardzo często leżące na ziemi pnie złamanych drzew mają odstającą korę i są podłużnie popękane, a przez to dostępne dla *P. niger*. Takie obumierające drzewa są zasiedlane przez liczne bezkręgowce saproksyliczne stanowiące potencjalne ofiary drapieżnych biegaczowatych [Bouget, Duelli 2004]. Jabin i in. [2004] wykazali, że martwe drewno leżące na podłożu, szczególnie na obrzeżach lasu i na terenach pozbawionych osłony drzewostanu, przyciąga ogromne bogactwo epigeicznej makrofauny, przede wszystkim wiję, pajęczaki, równonogi oraz larwy i postacie dorosłe owadów, w tym drapieżne kusaki i biegacze.

Uzyskane wyniki pozwalają na potwierdzenie hipotezy, że reakcje badanych biegaczowatych na zaburzenie ekosystemu przez huragan są zróżnicowane, co wynika z odmiennej biologii i ekologii analizowanych gatunków, szczególnie z ich zdolności do wykorzystywania potencjalnej bazy pokarmowej i kryjówek dostępnych w lukach pohuraganowych. Zarówno ściółka, jak i murszejące pnie drzew są doskonałymi kryjówkami i miejscami zdobywania pokarmu, z których największą szansę skorzystania ma *P. niger*. Czy mogą one podnosić atrakcyjność siedliska na tyle wysoko, że *P. niger* „uzna” je za biotop optymalny, w którym opłaca się inwestować w większe osobniki? Pytanie to z konieczności pozostaje bez odpowiedzi, która może być udzielona po dalszych latach obserwacji.

Wnioski

✦ Modyfikacja warunków siedliskowych w ekosystemie zaburzonym przez huragan doprowadziła do zmian średniej długości leśnych biegaczowatych.

- ♣ Zmiany wielkości ciała poszczególnych gatunków przebiegały w odmiennych kierunkach, co można kojarzyć z różnicami w ich biologii.
- ♣ W populacjach *C. arcensis* i *C. violaceus* zaobserwowano tendencję do zmniejszania rozmiarów ciała, co może wiązać się z mniej korzystnymi dla tych gatunków warunkami siedliskowymi. W przypadku *C. arcensis* w grę może również wchodzić wzmóźona konkurencja wewnątrzgatunkowa będąca następstwem wzrostu liczebności tego gatunku w lukach pohuraganowych.
- ♣ W populacjach *P. niger* zasiedlających drzewostany zaburzone przez huragan odnotowano wzrost średniej długości osobników świadczący o korzystnych warunkach żerowania i rozwoju larw. Można również wnioskować, że przedstawiciele tego gatunku charakteryzują się większą niż *C. arcensis* i *C. violaceus* efektywnością eksploatacji bazy pokarmowej potencjalnie dostępnej w lukach pohuraganowych. Dotyczy to przede wszystkim zdolności penetrowania ściółki i leżących na podłożu pni obumierających i martwych drzew.

Literatura

- 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. 2005. Short-term effect of windthrow disturbance on ground beetle communities: gap and gap size effects. *European Carabidology 2003. Proceedings of the 11th European Carabidologist Meeting. DIAS Report: No 114: 25-39.*
- Bouget C., Duelli P. 2004. The effect of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biol. Conserv.* 118: 281-299.
- Brandl R., Topp W. 1985. Size structure of *Pterostichus* spp. (*Carabidae*): aspects of competition. *Oikos* 44: 234-238.
- Chapin F. S. III, Matson P. A., Mooney H. A. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology.* Springer-Verlag New York.
- du Bus de Warnaffe G., Lebrun P. 2004. Effects of forest management on carabid beetles in Belgium: implications for biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 118: 219-234.
- Evans M. E. G. 1977. Locomotion in the *Coleoptera Adephaga*, especially *Carabidae*. *J. Zool., Lond.* 181: 189-226.
- Grandchamp A.-C., Niemelä J., Kotze J. 2000. The effects of tramping on assemblages of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) in urban forests in Helsinki, Finland. *Urban Ecosystems* 4: 321-332.
- Górny M. 1975. *Zoekologia gleb leśnych.* Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa.
- 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.
- Jabin M., Mohr D., Kappes H., Topp W. 2004. Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak-beech forest. *For. Ecol. Manage.* 194: 61-69.
- 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.
- Magura T. 2002. Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *For. Ecol. Manage.* 157: 23-37.
- Magura T., Tóthmérész B., Lövei G. L. 2006. Body size inequality of carabids along an urbanisation gradient. *Basic and Applied Ecology* 7: 472-482.
- Magura T., Tóthmérész B., Molnár T. 2004. Changes in carabid beetle assemblages along an urbanisation gradient in the city of Debrecen, Hungary. *Landscape Ecology* 19: 747-759.
- McGeoch M. A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biol. Rev.* 73: 181-201.
- Niemelä J. 1993. Interspecific competition in ground-beetle assemblages (*Carabidae*): what have we learned? *Oikos* 66: 325-335.
- Niemelä J., Halme E. 1992. Habitat associations of carabid beetles in fields and forests on the Åland Islands, SW Finland. *Ecography* 15: 3-11.
- Niemelä J., Kotze D. J., Venn S., Penev L., Stoyanov I., Spence J., Hartley D., Montes de Oca E. 2002. Carabid beetle assemblages (*Coleoptera, Carabidae*) across urban-rural gradients: an international comparison. *Landscape Ecology* 17: 387-401.
- Niemelä J., Koivula M., Kotze D. J. 2007. The effects of forestry on carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*) in boreal forests. *J. Insect Conserv.* 11: 5-18.

- Palmer M. 1994. Ecological factors associated with body size in populations of *Macrothorax morbillosus* (F.) (*Carabidae*, *Coleoptera*). *Acta Oecologica* 15 (6): 689-699.
- Niemi G. J., McDonald M. E. 2004. Application of ecological indicators. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 89-111.
- Pearce J. L., Venier L. A. 2006. The use of ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*) and spiders (*Araneae*) as bioindicators of sustainable forest management: a review. *Ecol. Indicators* 6: 780-793.
- Pickett S. T. A., White P. S. 1985. The ecology of natural disturbance as patch dynamics. Academic Press, New York.
- 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.
- 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.
- Sadler J. P., Small E. C., Fiszpan H., Telfer M. G., Niemelä J. 2006. Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban-rural gradient using woodland carabid assemblages. *J. Biogeogr.* 33: 1126-1138.
- Schwerk A., Szyszko J. 2006. Succession of carabid fauna (*Coleoptera: Carabidae*) on post-industrial areas near Bełchatów (Central Poland). *Wiad. Entomol.* 25, Supl. 1: 71-85.
- Schwerk A., Szyszko J. 2007a. Mittlere Individuen Biomasse (MIB) von epigäischen Laufkäfern (*Coleoptera: Carabidae*) als Indikator für Sukzessionsstadien. *Angewandte Carabidologie* 8: 69-72.
- Schwerk A., Szyszko J. 2007b. Successional patterns of carabid fauna (*Coleoptera: Carabidae*) in planted and natural regenerated pine forests growing on old arable land. *Baltic J. Coleopterol.* 7 (1): 9-16.
- Skłodowski J. 1995. Antropogeniczne przeobrażenia zespołów biegaczowatych (*Col. Carabidae*) w ekosystemach borów sosnowych Polski. W: Szujewski 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.
- Skłodowski J. 2005a. Interspecific body size differentiation in *Carabus* assemblages in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *Proceedings of the 11th European Carabidologist Meeting*, DIAS Report, No. 114: 291-303.
- Skłodowski J. 2005b. Zróżnicowanie wielkości ciała gatunków rodzaju *Carabus* w Lasach Białowiejskich. *Sylwan* 2: 50-59.
- 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. *Entom. Fennica* 17: 296-314.
- Skłodowski J. 2007a. Wybrane wskaźniki opisujące stan środowiska. W: Skłodowski J. [red.] *Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej*. Warsaw Agricultural University Press: 21-34.
- Skłodowski J. 2007b. Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń Puszczy Piskiej oparty na biegaczowatych (*Coleoptera, Carabidae*). W: Skłodowski J. [red.] *Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej*. Warsaw Agricultural University Press: 113-149.
- Skłodowski J., Garbalińska P. 2007a. Zgrupowania biegaczowatych (*Coleoptera, Carabidae*) w trzecim roku regeneracji drzewostanów Puszczy Piskiej zniszczonych przez huragan. *Sylwan* 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. *Baltic J. Coleopterol.* 7 (1): 17-36.
- Skłodowski J., Garbalińska P. 2007c. Reakcje biegaczowatych (*Coleoptera: Carabidae*) na skutki huraganu – wyniki 4 lat badań drzewostanów pohuraganowych Puszczy Piskiej. *Wiad. Entomol.* 26 (3): 207-223.
- Skłodowski J., Zdzioch P. 2005a. Biegaczowate (*Carabidae, Col.*) drzewostanów Puszczy Piskiej zniszczonej przez huragan – rok „zero”. *Sylwan* 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 et al. *Protection of Coleoptera in The Baltic Sea Region*. 185-193.
- Skłodowski J., Zdzioch P. 2006. Biegaczowate (*Coleoptera: Carabidae*) w drugim roku spontanicznej sukcesji regeneracyjnej zniszczonych przez huragan drzewostanów Puszczy Piskiej. *Wiad. Entomol.* 25, Supl. 1: 97-110.
- 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: 53-95.
- Sota T., Takami Y., Kubota K., Ujnie M., Ishikawa R. 2000. Interspecific body size differentiation in species assemblages of the carabid subgenus *Ohomopterus* in Japan. *Popul. Ecol.* 42: 279-291.
- 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.
- Šustek Z. 1987. Changes in body size structure of carabid communities (*Coleoptera, Carabidae*) along an urbanisation gradient. *Biologia (Bratislava)* 42: 145-156.

- Szwagrzyk J. 2000. Rozległe naturalne zaburzenia w ekosystemach leśnych: ich zasięg, charakter i znaczenie dla dynamiki lasu. *Wiad. Ekol.* XLVI, 1: 3-19.
- 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 biocoenoses based on an analysis of the fauna of epigeic *Carabidae*. Warsaw Agricultural University Press, Warszawa.
- Szyszek J., Vermeulen H. J. W., Klimaszewski K., Abs M., Schwerk, A. 2000. Mean individual biomass (MIB) of ground beetles (*Carabidae*) as an indicator of the state of the environment. W: Brandmayr P., Lövei G., Zetto Brandmayr T., Casale A, Vigna Taglianti A. [red.] Natural history and applied ecology of carabid beetles. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow: 289-294.
- Turin H., Penev L., Casale A. 2003. The genus *Carabus* in Europe. A synthesis. *Fauna Europaea Everebrata* No. 2. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.
- Ulanova N. G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *For. Ecol. Manage.* 135: 155-167.
- Weller B., Ganzhorn J. U. 2004. Carabid beetle community composition, body size and fluctuating asymmetry along an urban-rural gradient. *Basic Appl. Ecol.* 5: 193-201.

SUMMARY

Body size differentiation in selected carabid species inhabiting Puszcza Piska forest ecosystems disturbed by the hurricane in 2002

In July 2002, hurricane disturbed 33 000 ha of pine forest in north-eastern Poland. Since spring 2003, a survey on carabid beetle (*Coleoptera: Carabidae*) assemblages inhabiting post-hurricane stands (Pisz Forest District) has been carried out. The obtained results have been compared to that from non-affected stands in the Maskulińskie Forest District. 15 plots in five different age classes were established in both Pisz and Maskulińskie stands (3 plots in each age class): class I (20-40 years old), II (40-50 years old), III (50-60 years old), IV (60-80 years old) and V (above 80 years old). Beetles were sampled using pitfall traps.

This article deals with intraspecific body size differentiation for selected carabid species inhabiting post-hurricane and control stands. Body length of 3919 *Carabus arcensis*, 1096 *C. violaceus* and 711 *Pterostichus niger* individuals was analysed. The following hypotheses were set: (i) the disturbance induces changes in certain forest species body length, (ii) body length changes may differ between species and depend on their biology.

For both *C. arcensis* and *C. violaceus* a significant reduction in body size in disturbed ecosystem was observed (fig. 1, 5). Moreover, the difference between mean and median of body length was positive and declining (fig. 2, 6), which indicates the trend towards smaller individuals production in post-hurricane stands. Considering *P. niger* a significant increase in body size (fig. 3) and a trend towards larger individuals production (fig. 4) in disturbed ecosystem were noticed.

The results obtained allowed confirming both hypotheses. Changes in body length may depend on differences in particular species diet and effectiveness in food resources utilisation in disturbed stands. However, in case of *C. arcensis* the influence of intensified intraspecific competition could be also considered, as this species increased significantly in abundance in canopy openings.