

JAROSŁAW SKŁODOWSKI, PAULINA GARBALIŃSKA

Zmiany zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących drzewostany zaburzone przez huragan – wyniki pierwszych 6 lat obserwacji w Puszczy Piskiej*

Changes in ground beetle assemblages inhabiting forest stands disturbed by the hurricane – the results of the first 6 years of the observations in Puszcza Piska Forest

ABSTRACT

Skłodowski J., Garbalińska P. 2010. Zmiany zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących drzewostany zaburzone przez huragan – wyniki pierwszych 6 lat obserwacji w Puszczy Piskiej. Sylwan 154 (8): 552-568.

A survey on the structure and species composition of ground beetle assemblages inhabiting forest stands disturbed by the hurricane was carried out. During the first 6 years after the hurricane two distinct phases of carabids response to the disturbance could be observed. The first 3 years were characterised by relatively minor, although mostly statistically significant changes in carabids abundance, mean individual biomass and assemblages structure. In the 4th year after the hurricane, the second phase started comprising profound changes in all analysed parameters. The state of development of ground beetle assemblages inhabiting disturbed stands worsened considerably, however it did not reach the very low level recorded in assemblages inhabiting clear-cuts. The study revealed that the regression of carabid assemblages in post-hurricane stands occurred with a time lag of 3 years after the hurricane. Moreover, no symptoms of carabid assemblages regeneration could be observed.

KEY WORDS

hurricane, disturbance, post-hurricane stands, *Carabidae*, ground beetles, assemblages structure, MIB, SPC/MIB model

ADDRESSES

Jarosław Skłodowski – e-mail: sklodowski@wl.sggw.pl

Paulina Garbalińska – e-mail: pagar2@op.pl

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

Wstęp

Huragany zaburzają strukturę i funkcjonowanie ekosystemów leśnych, które po ich przejściu tworzy mozaika obszarów z całkowicie połamanymi drzewami porozdzielanymi fragmentami ocalałych drzewostanów [Pickett, White 1985; Faliński 1986; Pontailier i in. 1997; Pickett i in. 1999; Szwagrzyk 2000; Bengtsson i in. 2000; Chapin i in. 2002; Wolf i in. 2004]. W zaburzonych drzewostanach wzrasta heterogeniczność środowiska. Pojawiają się nowe mikrośrodowiska, związane z leżącymi połamanymi pniami i wykrotami. Dominują jednak powierzchnie z połamanymi drzewami, czyli odsłonięte i niechronione koronami drzew. Dlatego dzięki wysuszającemu działaniu słońca i wiatru gleba szybciej przesyca, co z kolei pociąga za sobą zmianę w składzie gatunkowym runa oraz fauny – zwłaszcza bezkręgowej [Ulanova 2000; Bouget,

* Badania finansowane z tematu badawczego Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego nr N 309 294 934

Duelli 2004; Bouget 2005a; Skłodowski 2007a, b, c]. Efektem jest przebudowa zgrupowań bezkręgowców, w tym biegaczowatych (*Col. Carabidae*) [Bouget 2005b].

Podobnie na ekosystemy leśne zadziałał huragan w lipcu 2002 roku, który uszkodził 33 000 ha drzewostanów sosnowych w północno-wschodniej Polsce. Do celów badawczych pozostawiono w stanie „nieuprzątniętym” 445 ha zaburzonych drzewostanów. Badania, mające na celu śledzenie regeneracji ekosystemów leśnych, rozpoczęto w maju 2003 roku i trwają bez przerwy do dziś [Skłodowski, Zdzioch 2005a, b, 2006; Skłodowski, Garbalińska 2007a, b, c].

Do śledzenia zmian regresyjnych i regeneracyjnych w roli zoindykatorów użyliśmy różnych grup systematycznych, między innymi epigeicznych biegaczowatych (*Col. Carabidae*). Moment zaburzenia drzewostanu przez huragan to początek jego długotrwałego wpływu na ekosystem. Wpływ ten ma początkowo charakter regresyjny. W międzyczasie pojawiają się siewki i młode drzewa, jednak czy jest to jednoznaczne z początkiem regeneracji ekosystemu? Aby odpowiedzieć na to pytanie, należy również zbadać reakcje zoindykatorów, jednak w dłuższej, trwającej kilka lat serii badań. Bouget [2005b], obserwując biegaczowate w drzewostanach pohuraganowych zaledwie przez 2 lata, nie stwierdził symptomów rozpoczęcia procesów regeneracji zgrupowań biegaczowatych. Dlatego koniecznym jest obserwowanie dłuższych serii. Dysponując serią 6-letnich badań przeprowadzonych na terenie Nadleśnictwa Pisz można pokusić się o postawienie następujących pytań eksploracyjnych:

- czy głębokość zmian regresyjnych zgrupowań biegaczowatych w 6-letniej skali czasowej wzrasta czy maleje wraz z upływem czasu od zaburzenia?
- czy zmiany regresyjne zachodzą w czasie równomiernie?
- czy w ciągu 6 lat badań można zauważyć pierwsze symptomy regeneracji zgrupowań biegaczowatych?

Celem pracy jest odpowiedź na powyższe pytania.

Teren badań i metodyka

Badania przeprowadzono w latach 2003–2008 w drzewostanach sosnowych rosnących na siedlisku boru mieszanego na terenie nadleśnictwa Pisz w drzewostanach pohuraganowych (zwanach dalej zaburzonymi – „Z”) oraz w niezaburzonych drzewostanach kontrolnych w nadleśnictwie Maskulińskie (zwanach dalej kontrolnymi - „K”). Drzewostany „Z” i „K” podzielono na 5 klas wieku, jednak klasy te nie były zgodne z powszechnie przyjmowanymi w leśnictwie: klasa 1 – 20–40 lat, 2 – 40–50, 3 – 50–60, 4 – 60–80 i 5 – powyżej 80 lat. Każdy wariant wiekowy powtórzono 3 razy, co dało 30 powierzchni badawczych (po 15 w drzewostanach zaburzonych i kontrolnych).

Na każdej powierzchni na początku maja zakładano po 5 pułapek STN [Szyszko 1985], które funkcjonowały od końca października. Przeglądy pułapek odbywały się co 1,5 miesiąca. Podczas oznaczania biegaczowatych do gatunku mierzono długość każdego osobnika, którą przeliczano na biomasę według formuły opracowanej przez Szujckiego i in. [1983]. Pozwalało to obliczyć średnią biomasę osobniczą SBO, która jest dodatnio skorelowana z wiekiem drzewostanu [Szyszko 1983, 1990, 1997; Skłodowski 1995, 2002, 2006a, b]. Do opisu stanu rozwoju sukcesyjnego zgrupowań biegaczowatych wykorzystano wskaźnik SCP (suma cech progresywnych), który również jest dodatnio skorelowany z wiekiem drzewostanu [Skłodowski 1995, 1997, 2002, 2006a, b, 2009]. Oba wskaźniki przedstawione w układzie współrzędnych XY tworzą model SCP/SBO, który dobrze przedstawia stan rozwoju sukcesyjnego fauny biegaczowatych [Skłodowski 1997, 2009]. Zgrupowania zamieszkujące stare drzewostany, będące w zaawan-

sowanej fazie sukcesji, umiejscowione są wysoko po prawej stronie wykresu. Zgrupowania np. zrębów wyciętych w miejscu starodrzewu układają się nisko po lewej. Odległość na modelu SCP/SBO pomiędzy zgrupowaniami starodrzewów oraz upraw przedstawia dystans regresyjny zgrupowań biegaczowatych. Dystans ten można obliczyć na podstawie twierdzenia cosinusów. Dodatkowo wartość kąta, pod jakim przebiega wykreślony między wspomnianymi punktami wektor, w zależności od swej wielkości wyraża regresyjny lub regeneracyjny trend zmian [Skłodowski 1995, 1997, 2009]. Z kolei obliczając pierwiastek iloczynu SBO×SCP uśredniamy w ten sposób parę współrzędnych SBO i SCP otrzymując łatwą do testowania statystycznego pojedynczą wartość przedstawiającą stan rozwoju zgrupowań biegaczowatych. Ponadto do interpretacji stanu rozwojowego zgrupowań wykorzystano łożność osobników, liczbę gatunków i udział w zgrupowaniach osobników należących do grup różnych zasięgów geograficznych, różnych preferencji środowiskowych czy grup o różnym typie uskrzydlenia. Liczbę gatunków biegaczowatych standaryzowano metodą Simberloffa najmniejszą liczbą złowionych osobników [Krebs 1999].

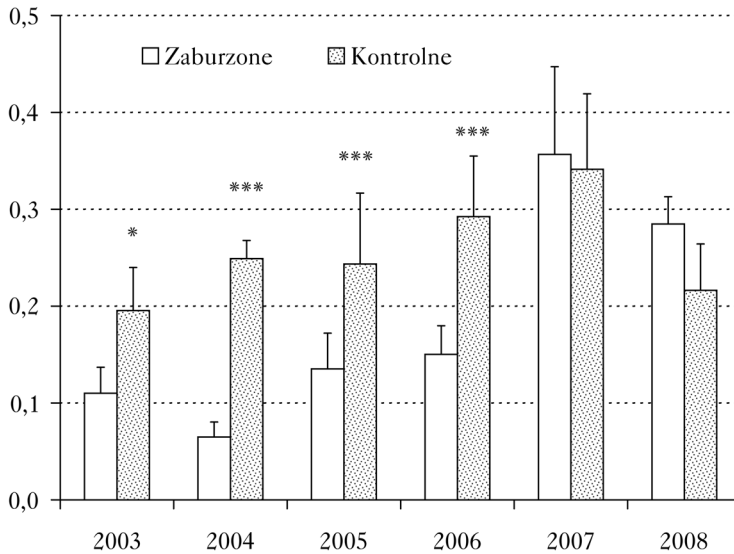
Analizę statystyczną wykonano posługując się programem Statistica [2008]. Zgodność rozkładów empirycznych z rozkładem normalnym sprawdzono testem Shapiro-Wilka. W przypadku zgodności danych z rozkładem normalnym, w obliczeniach stosowano 3-czynnikową analizę wariancji, w której badano następujące czynniki: wariant (zaburzenie vs. kontrola), wiek drzewostanów (klasy wiekowe 1-5) oraz rok badań (2003-2008). W przypadku danych odbiegających od rozkładu normalnego stosowano nieparametryczny test U Manna-Whitney'a. Podobieństwo gatunkowe analizowano numeryczną metodą Warda.

Wyniki

Podczas 6 lat obserwacji w drzewostanach „Z” złowiono 18 022 osobniki należące do 82 gatunków, natomiast w drzewostanach „K” – 19 550 osobników należących do 53 gatunków (razem 37 572 osobniki i 90 gatunków). Średnia łożność biegaczowatych w całym okresie badań wyższa była w drzewostanach „K” (0,26 vs. 0,18 osobnika/dobopułapkę; $Z=5,2885$; $p<0,001$). Łowność w drzewostanach „K” istotnie statystycznie przewyższała łożność w drzewostanach „Z” do 2006 roku. W latach 2007 i 2008 wyższą łożność biegaczowatych zanotowano w drzewostanach „Z” – jednak nie potwierdzono istotności tej obserwacji (ryc. 1).

Średnia standaryzowana liczba gatunków biegaczowatych obliczona dla całego okresu badań wyższa była w drzewostanach „Z” niż w „K” (odpowiednio 11,13 i 8,33; $Z=4,60471$; $p<0,001$). Istotna przewaga łożności gatunków zaznaczyła się dopiero w 2006. W roku 2007 przewaga liczby gatunków w drzewostanach „Z” okazała się nawet dwukrotna. Natomiast w latach 2003-2005 obserwowano duże wahania liczby gatunków w poszczególnych wariantach (ryc. 2).

Gatunki o zasięgu tzw. „europejskim” (tzn. występujące w Europie, względnie w Europie i na Syberii albo na Kaukazie) są stenobiontami, dlatego można było się spodziewać silnego ograniczenia ich udziału w zgrupowaniu biegaczowatych pod wpływem huraganu. Rzeczywiście, średni udział tej grupy obliczony dla całego okresu badań był niższy w zgrupowaniach zamieszkujących drzewostany „Z” w porównaniu do drzewostanów „K” (odpowiednio $35,24 \pm 6,87\%$ oraz $58,77 \pm 6,28\%$; NIR, $p<0,001$). W kolejnych latach dysproporcja pomiędzy udziałem gatunków „europejskich” w drzewostanach „Z” i „K” systematycznie pogłębiała się: 2003 – 50,9% vs. 55,8% (n.i.); 2004 – 36,8% vs. 45,0% (NIR, $p<0,05$); 2005 – 38,4% vs. 60,5% (NIR, $p<0,001$), 2006 – 31,2% vs. 65,7% (NIR, $p<0,001$), 2007 – 25,6% vs. 70,9% (NIR, $p<0,001$) i w 2008 – 28,6% vs. 54,8% (NIR, $p<0,001$).

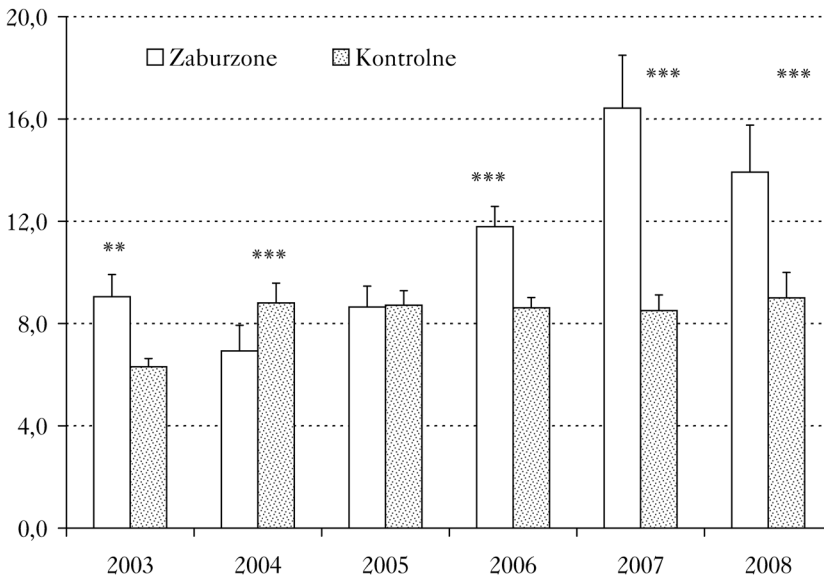


Ryc. 1.

Łowność *Carabidae* [osobniki/dobopułapkę] na jednej powierzchni badawczej w drzewostanach zaburzonych i kontrolnych w latach 2003-2008

Catchability of *Carabidae* [individuals/trapping-day] on a single study plot in disturbed and control stands in years 2003-2008

poziomy istotności: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$ (test U Manna-Whitney'a)
 significance levels: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$ (Mann-Whitney U test)



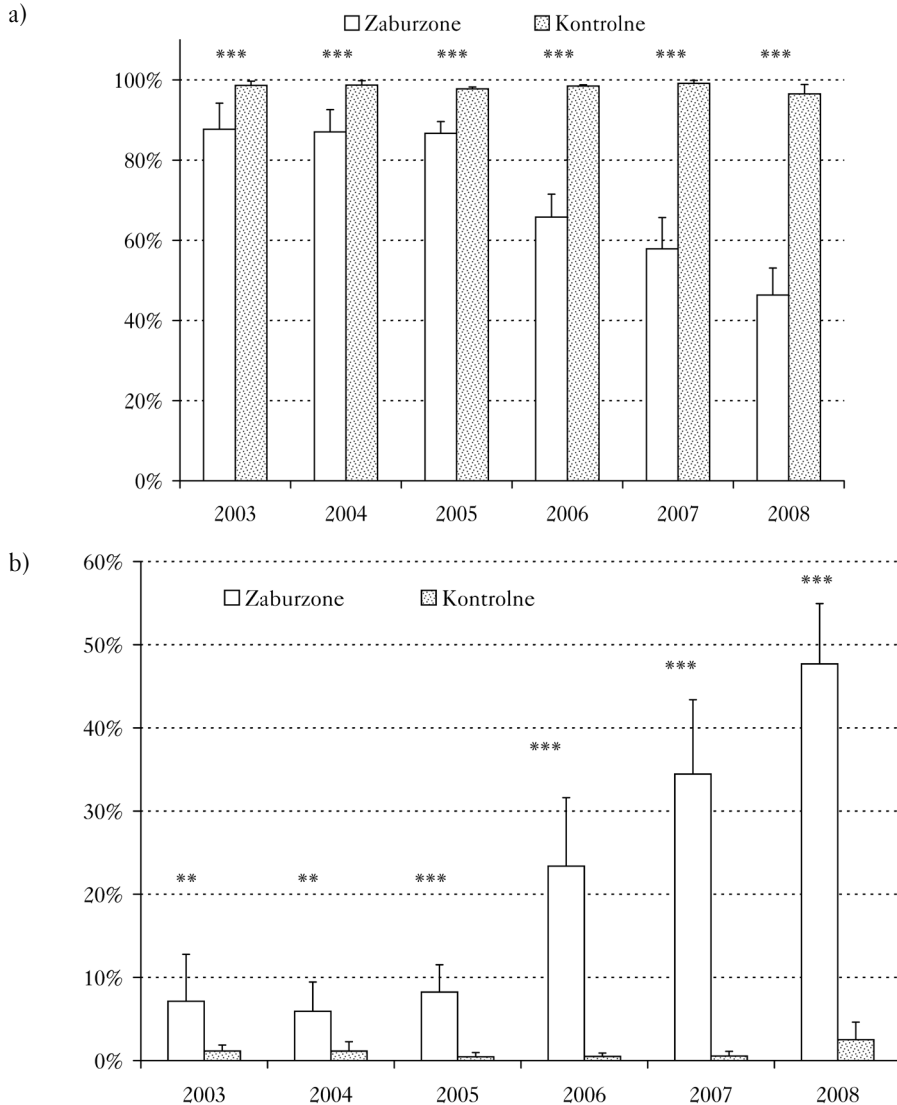
Ryc. 2.

Średnia liczba gatunków *Carabidae* (standaryzowana metodą rarefakcji Simberloffa) notowanych na jednej powierzchni badawczej w drzewostanach zaburzonych i kontrolnych w latach 2003-2008

The mean number of *Carabidae* species (standarized using Simberloff rarefaction formula) observed on a single study plot in disturbed and control stands in years 2003-2008

oznaczenia jak na ryc. 1; denotes as on fig. 1

W ciągu 6 lat udział osobników gatunków leśnych w zgrupowaniach w drzewostanach zaburzonych systematycznie zmniejszał się osiągając mniejszą średnią w stosunku do kontroli o 26,3% ($Z=10,75$; $p<0,001$). W okresie 2003-2005 udział fauny leśnej w zgrupowaniach drzewostanów oscylował na poziomie około 87%, pozostając w stosunku do wskazań kontroli o około 10% niższy. Od roku 2006 różnice zaczęły się powiększać (ryc. 3a). Ubywającą faunę leśną zastępowały gatunki eurytopowe (ryc. 3b), których średni udział w całym okresie badań w zgrupowaniach „Z”



Ryc. 3.

Udział osobników gatunków leśnych (a) i eurytopowych (b) w zgrupowaniach *Carabidae* zasiedlających drzewostany zaburzone i kontrolne w latach 2003-2008

Frequency of forest (a) and eurytopic (b) species individuals in *Carabidae* assemblages inhabiting disturbed and control stands in years 2003-2008

poziomy istotności: *** $p<0,001$; ** $p<0,01$; * $p<0,05$ (a – test *post-hoc* NIR; b – test U Manna-Whitney'a)

significance levels: *** $p<0,001$; ** $p<0,01$; * $p<0,05$ (a – LSD *post-hoc* test; b – Mann-Whitney U test)

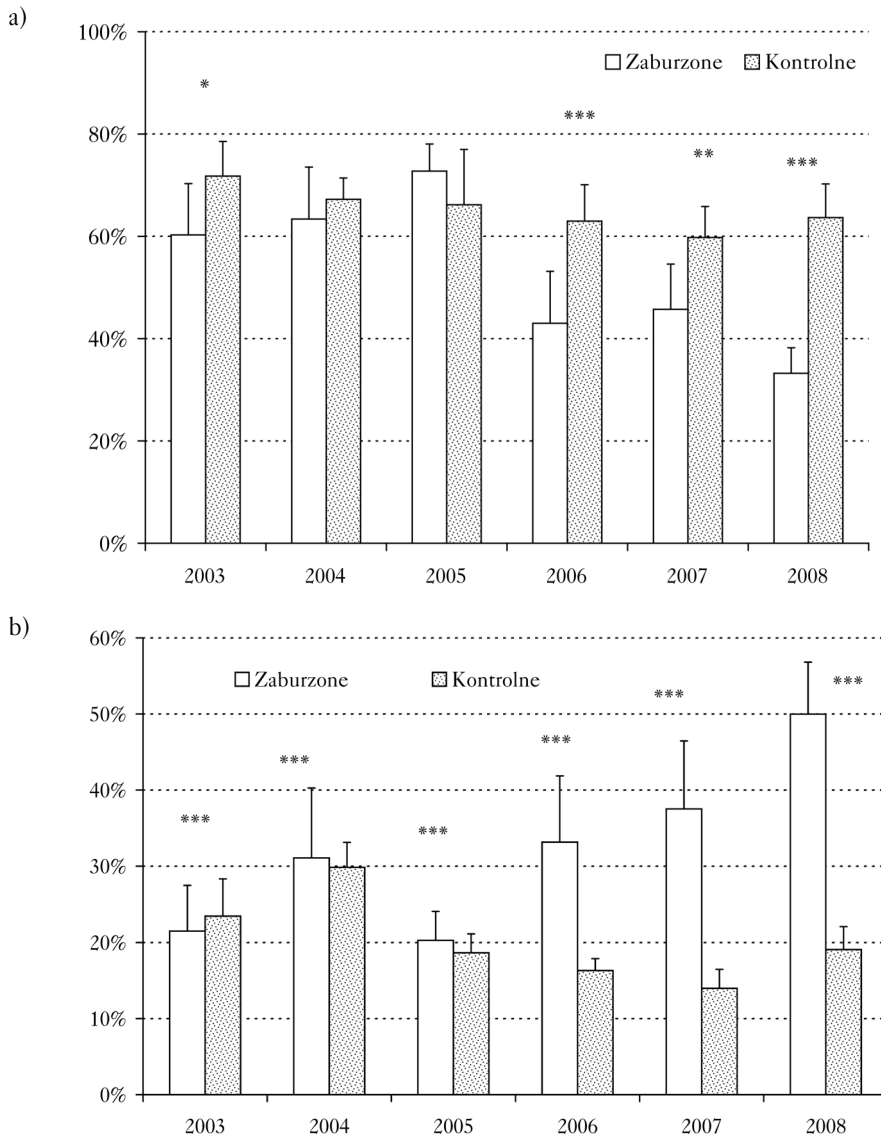
osiągnął 21,1%, zaś w zgrupowaniach „K” – 1,1% ($Z=10,0817$; $p<0,001$). Również i w przypadku tej grupy, tempo zmian wyraźnie zwiększyło się od roku 2006. Wiązało się to z ekspansją gatunków *Amara lunicollis* (11,1-38,5%), *Calathus erratus* (2,8- 4,8%) i *Harpalus rufipalpis* (3,3-5,0%).

Udział dużych zoofagów różnił się istotnie zarówno między wariantami, jak i poszczególnymi latami (interakcja wariant \times rok: $F=3,5178$; $p<0,001$). W całym okresie badań był niższy w zgrupowaniach „Z” w stosunku do „K”, średnio o 12,2% (NIR; $p<0,001$). Wspomniana różnica zaznaczyła się jednak dopiero od 2006 roku, kiedy to udział dużych zoofagów w zgrupowaniach „Z” ulegał stopniowej redukcji, zaś w „K” pozostawał na tym samym poziomie (ryc. 4a). Udział małych zoofagów również mniejszy był w zgrupowaniach drzewostanów zaburzonych „Z”. Jednak test *post-hoc* NIR ($p<0,001$) potwierdził różnice tylko dla lat: 2005 – 17,4% vs. 33,6%, 2007 – 19,6 vs. 39,6% i 2008 – 21,4% vs. 34,3%. Ubytek w zgrupowaniu dużych i częściowo małych zoofagów uzupełniły hemizoofagi, których średni udział w całym okresie badań w zgrupowaniu „Z” wyższy był niż w „K” (odpowiednio 22,5% oraz 0,6%; $Z=10,8387$; $p<0,001$). Różnica udziału hemizoofagów w zgrupowaniach „Z” i „K” wzrastała, co uwidoczniło się od 2006 roku (ryc. 4b).

W całym okresie badań średni udział gatunków brachypterycznych (bezskrzydłych) w zgrupowaniach zasiedlających drzewostany „Z” był niższy niż w drzewostanach „K” (odpowiednio 61,8% i 78,9%; $Z=6,13672$, $p<0,001$). Różnice między badanymi wariantami stały się istotne od 2006 roku, w którym udział gatunków brachypterycznych w zgrupowaniach „Z” zaczął się systematycznie zmniejszać tak, że w 2008 roku różnica ta osiągnęła 37,5% (ryc. 5a). W tym samym czasie w zgrupowaniach „Z” zanotowano wzrost liczby gatunków makropterycznych, których udział w całym okresie badań wyższy był w stosunku do kontroli (odpowiednio 32,3% i 20,2%; $Z=4,557487$, $p<0,001$). Udział gatunków makropterycznych w zgrupowaniach „Z” zaczął wzrastać od 2006 roku (ryc. 5b), głównie dzięki licznemu pojawieniu się makropterycznego gatunku *A. lunicollis*. Natomiast udział gatunków dimorficznych w zgrupowaniach „Z” pozostawał w trakcie obserwacji na poziomie niższym niż 10%, co i tak średnio było znacznie wyższe niż w zgrupowaniach kontrolnych (odpowiednio 5,9% oraz 0,9%; $Z=7,1089$; $p<0,001$).

Analiza podobieństwa gatunkowego w pierwszym roku po huraganie wyodrębniła 2 duże aglomeracje drzewostanów „Z” i „K”, przy czym do aglomeracji drzewostanów kontrolnych włączone zostały najstarsze drzewostany zaburzone Z5 (ryc. 6). W drugim roku badań zgrupowania „Z” i „K” zostały zupełnie odseparowane i stan ten utrzymał się do końca badań, przy czym odległość separacji na diagramie wykazała tendencję wzrostu, co oznacza zmniejszające się podobieństwo pomiędzy zgrupowaniami biegaczowatych drzewostanów zaburzonych i kontrolnych.

Reakcje zgrupowań *Carabidae* na zaburzenie ekosystemu leśnego przez huragan dobrze odzwierciedlają wskaźniki SBO i SCP oraz zbudowany na nich model SCP/SBO. Średnia wartość SBO w całym okresie badań w zgrupowaniach drzewostanów „Z” była mniejsza niż w zgrupowaniach „K” (odpowiednio 214,3 mg i 303,0 mg; $F=114,7534$; $p<0,001$; NIR, $p<0,001$). Zmiany SBO w zgrupowaniach biegaczowatych okazały się istotne, co potwierdziła analiza wariancji (np. interakcja wariant \times wiek $F=2,8899$, $p=0,026$ oraz wariant \times rok badań $F=4,2347$, $p=0,001$). Dysproporcja wartości SBO pomiędzy wariantem „Z” i „K” w poszczególnych latach wzrastała: 2003 – 306,1 vs. 388,0 (NIR, $p<0,001$); 2004 – 277,9 vs. 319,2 (NIR, $p<0,05$); 2005 – 286,5 vs. 332,9 (NIR, $p<0,05$); 2006 – 149,4 vs. 283,4 (NIR, $p<0,001$); 2007 – 145,4 vs. 233,8 ($p<0,001$) oraz w 2008 – 121,1 vs. 260,8 (NIR, $p<0,001$). Podobnie jak było w przypadku wcześ-



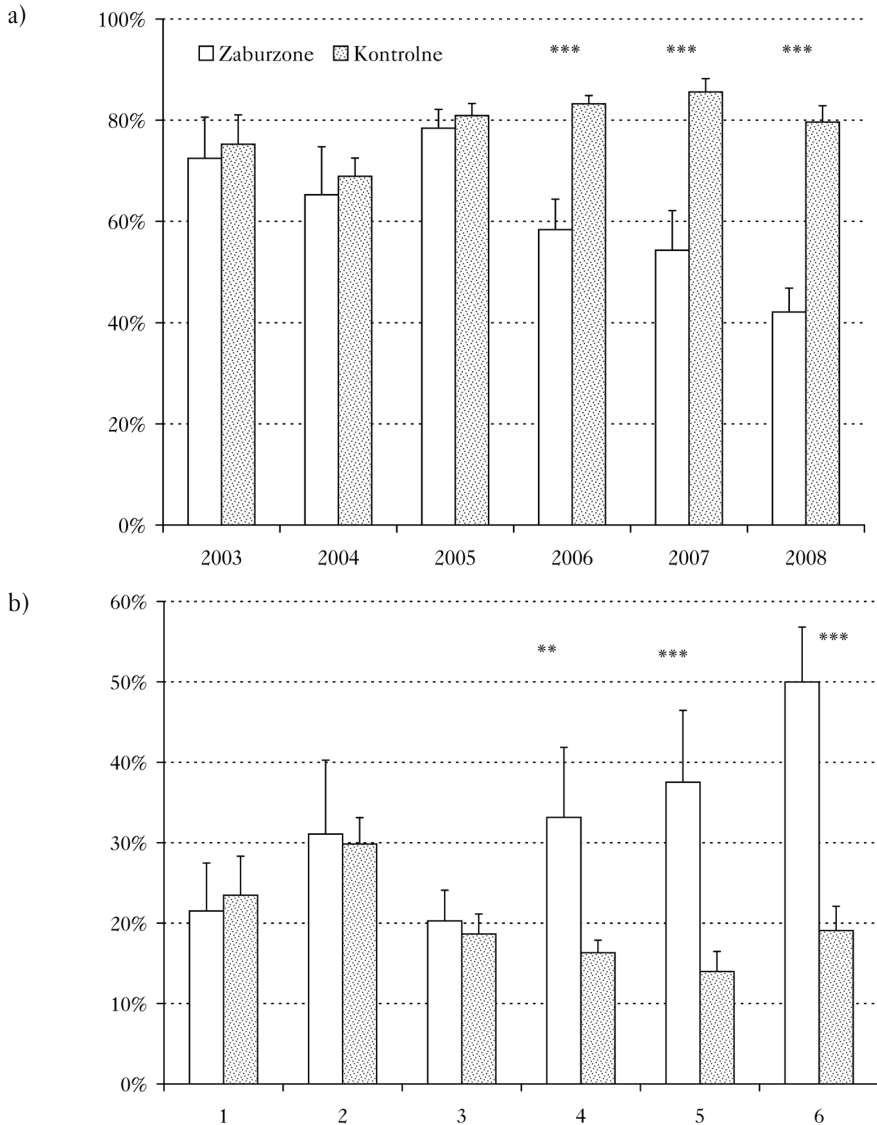
Ryc. 4.

Udział osobników należących do dużych zoofagów (a) i hemizoofagów (b) w grupowaniach *Carabidae* zasiedlających drzewostany zaburzone i kontrolne w latach 2003-2008

Frequency of large zoophages (a) and hemizoophages (b) individuals in *Carabidae* assemblages inhabiting disturbed and control stands in years 2003-2008

oznaczenia jak na ryc. 3; denotes as on fig. 3

niej prezentowanych charakterystyk, również redukcja SBO zaznaczyła się wyraźnie dopiero w 2006 roku. Średnia wartość wskaźnika SCP w całym okresie badań była niższa w grupowaniach „Z” niż w „K” (odpowiednio 200,0 oraz 280,0 jednostek; $F=293,8818$; NIR, $p<0,001$). Ponadto analiza wariancji potwierdziła istotność różnic wartości SCP w poszczególnych klasach wiekowych drzewostanu ($F=4,1376$; $p=0,004$), roku badań ($F=14,1824$; $p<0,001$) oraz interakcji



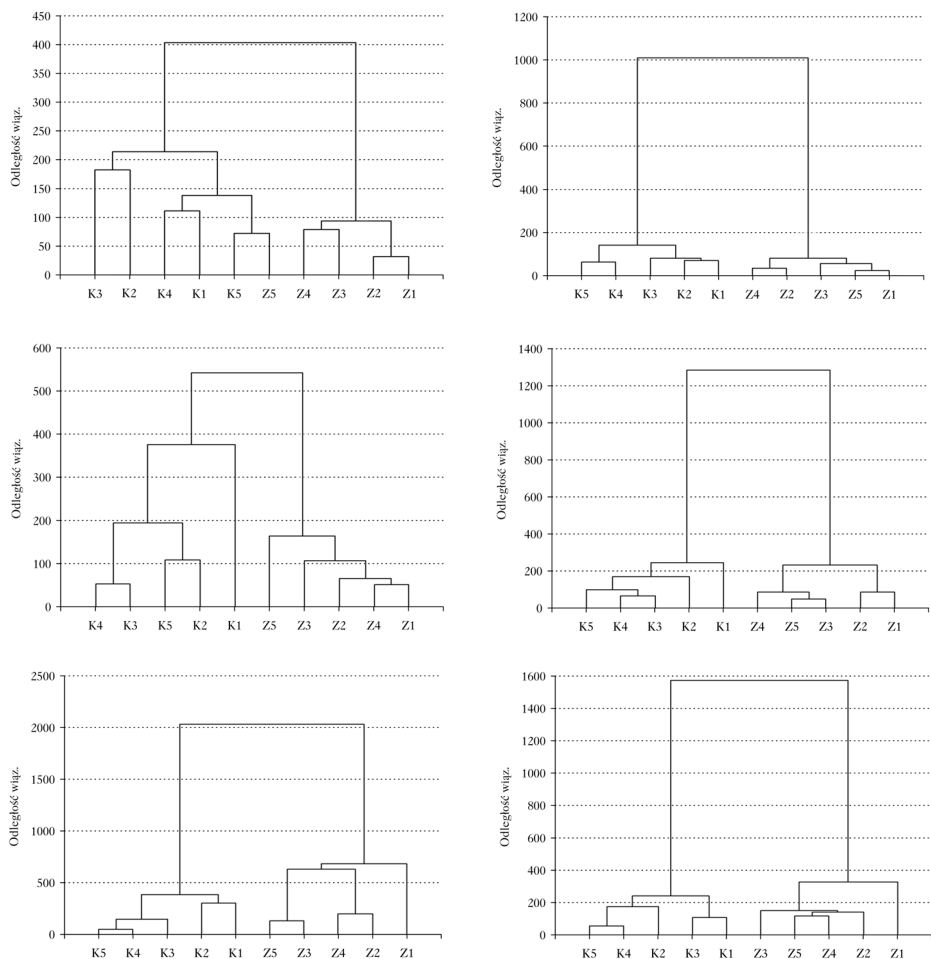
Ryc. 5.

Udział osobników należących do gatunków brachypterycznych (a) i makropterycznych (b) w zgrupowaniach *Carabidae* zasiedlających drzewostany zaburzone i kontrolne w latach 2003-2008

Frequency of brachypterous (a) and macropterous (b) species individuals in *Carabidae* assemblages inhabiting disturbed and control stands in years 2003-2008

oznaczenia jak na ryc. 3; denotes as on fig. 3

wariant×rok badań ($F=18,8210$; $p<0,001$). Wielkość wskaźnika SCP zgrupowań „Z” już w pierwszym roku po huraganiu była mniejsza niż w zgrupowaniu „K” (odpowiednio 253,4 i 281,5 NIR, $p<0,05$). Różnica pomiędzy wskaźnikiem SCP w drzewostanach „Z” i „K” stopniowo zwiększała się (np. w 2005 234,5 vs. 282,9; NIR, $p<0,001$), jednak od roku 2006 różnice te stały się bardziej widoczne i w ostatnim roku obserwacji zanotowano następujące wielkości wskaźnika SCP: 114,0 vs. 268,8 (NIR, $p<0,001$).

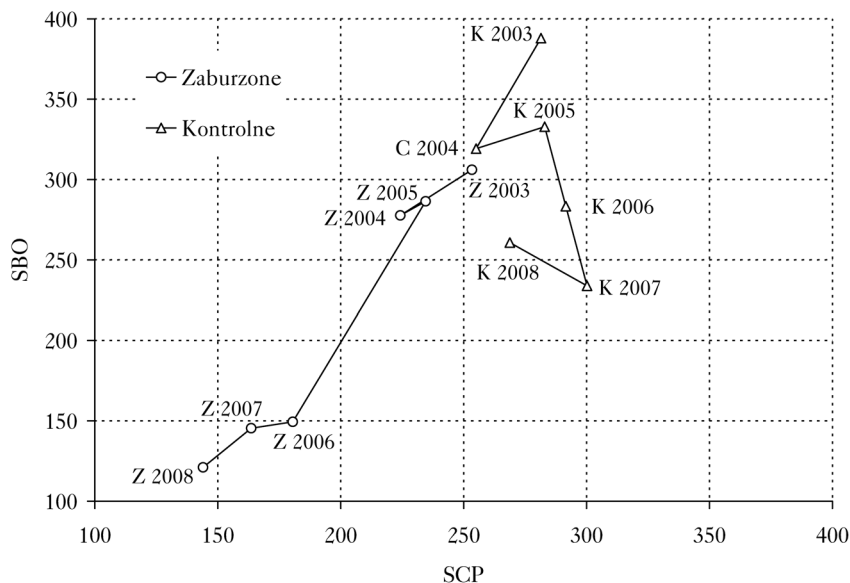


Ryc. 6.

Dendrogramy podobieństwa gatunkowego zgrupowań *Carabidae* zasiedlających drzewostany zaburzone (Z) i kontrolne (K) w różnym wieku (1-5) w latach 2003-2008 (metoda Warda, odległość Euklidesowa)

Dendrograms of species similarity of *Carabidae* assemblages inhabiting disturbed (Z) and control (K) stands of different age (1-5) in years 2003-2008 (Ward's metod, Euclidean distance)

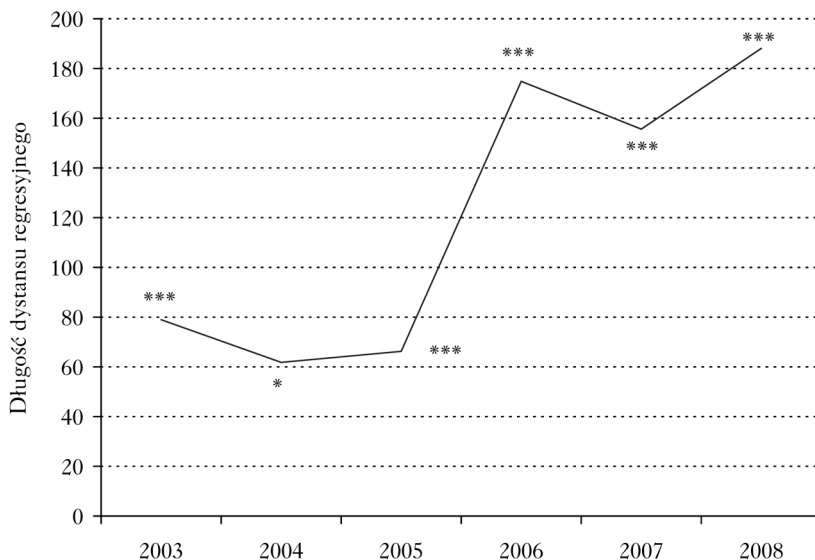
Odległości na diagramie SCP/SBO między zgrupowaniami „Z” i „K” wyrażają dystans regresyjny, którego długość w trakcie kolejnych lat badań zwiększała się (ryc. 7 i 8). Analiza wariancji potwierdziła różnice pomiędzy wartościami dystansu regresyjnego między drzewostanami „Z” i „K” ($F = 223,1$; $p < 0,001$), jak i różnice interakcji wariant×rok badań ($F=9,8616$, $p<0,001$). W pierwszym roku badań średni dystans regresyjny zgrupowań biegaczowatych „Z” wynosił 79,0 jednostek (NIR, $p<0,001$), zaś w 2 następnym trochę się zmniejszył (ryc. 8). Przełomowym okazał się rok 2006, w którym dystans regresyjny wzrósł o największą wartość – 123,6 jednostek (NIR, $p<0,001$). Taki wzrost może sugerować znaczne pogorszenie się kondycji zgrupowań biegaczowatych w drzewostanach zaburzonych. Do końca okresu badań długość dystansu regresyjnego pomiędzy zgrupowaniami pohuraganowymi „Z” i kontrolnymi „K” zwiększyła się do 133,0 (NIR, $p<0,001$).



Ryc. 7.

Model SCP/SBO zgrupowań *Carabidae* zasiedlających drzewostany zaburzone (Z) i kontrolne (K) w latach 2003-2008

The SPC/MIB model of *Carabidae* assemblages inhabiting disturbed (Z) and control (K) stands in years 2003-2008



Ryc. 8.

Długości dystansu regresyjnego między parami zgrupowań *Carabidae* zasiedlających drzewostany zaburzone i kontrolne w latach 2003-2008

The length of regression distances between the pairs of *Carabidae* assemblages inhabiting disturbed and control stands in years 2003-2008

poziomy istotności: *** p<0,001; ** p<0,01; * p<0,05 (test *post-hoc* NIR)
 significance levels: *** p<0,001; ** p<0,01; * p<0,05 (LSD *post-hoc* test)

Dyskusja

Drzewostany pohuraganowe stanowią mozaikę powierzchni całkowicie połamanych drzewostanów i oddzielających je ocalałych wąskich pasów lasu. Gleba drzewostanów zaburzonych względem kontrolnych miała niższą wilgotność wagową (o 1,6%), początkowo większą zawartość azotu, wyższą wartość pH, niższe tempo respiracji oraz dekompozycji materii organicznej [Skłodowski 2007a, b, c, niepublikowane]. Ponadto runo drzewostanów zaburzonych zdominowane było przez borówką brusznicę *Vaccinium vitis-idaea* i śmiółka pogiętego *Deschampsia flexuosa* [Sławski 2007; Skłodowski, Buszyniewicz 2007]. Obserwacje te świadczą o dużych zmianach w siedlisku zaburzonych ekosystemów. Skutkiem tych zmian był wzrost bogactwa gatunkowego biegaczowatych o 33% (ryc. 2). Wzrost liczby gatunków w innych drzewostanach pohuraganowych obserwowali również Bouget i Duelli [2004], Bouget [2005b], Duelli i Orbist [1999], Gandhi i in. [2008], a także Otte [1989a, b]. Jest to typowa reakcja zgrupowania biegaczowatych wobec silnego zaburzenia ekosystemu, np. pożaru [Szyszko 1990; Skłodowski 1995, 1997; Fernández-Fernández, Saldago Costas 2004; Buddle i in. 2006; Paquin 2008] czy wycięcia drzewostanu [Szujecki i in. 1983; Szyszko 1983, 1990; Niemelä i in. 1993; Haila i in. 1994; Skłodowski 1995, 1997; Koivula i in. 2002; du Bus de Warnaffe, Lebrun 2004; Huber, Baumgarten 2005; Martikainen i in. 2006].

Wzrost bogactwa gatunkowego biegaczowatych wynika z szybkiej kolonizacji gatunkami terenów otwartych i eurytopowymi. Ponieważ tempo imigracji gatunków nieleśnych przeważa nad tempem ustępowanie gatunków leśnych, całkowita liczba gatunków wzrasta [Niemelä i in. 1988, 1993, 2007; Koivula 2002 a, b; Bouget 2005a; Huber, Baumgarten 2005]. Na tej samej powierzchni pohuraganowej w 2008 roku zanotowano kserofilne hemizoofagi terenów otwartych (*A. bifrons*, *A. equestris*, *H. anxius*, *H. rufipalpis* i *H. Tardus*), eurytopowe higrofile (*B. lacertosus*, *P. nigrita* i *S. pumicatus*) oraz duże leśne zoofagi o różnych preferencjach wilgotności środowiska (*C. arcensis* (kserofil), *C. hortensis*, *C. nemorealis*, *C. violaceus* (mezofil) i *P. niger* (higrofil)). Należy podkreślić, że wyraźny wzrost liczby gatunków biegaczowatych nastąpił dopiero w 2006 roku, co wskazuje na opóźnienie reakcji biegaczowatych na zaburzenie drzewostanu. W roku tym pojawiły się nieświerdzone wcześniej gatunki nieleśne: *A. aenea*, *A. communitis*, *A. equestris*, *H. flavescens*, *H. solitaria* i *M. minutulus*.

Również z opóźnieniem zareagowała łośność biegaczowatych, która przez pierwsze 4 lata była mniejsza w zgrupowaniach zaburzonych niż w kontrolnych. Dopiero w latach 2007-2008 wzrosła do takiego poziomu jak w drzewostanach kontrolnych (ryc. 1). Dwukrotne zmniejszenie łośności w pierwszych 2-4 latach upływających od huraganu obserwowali Bouget [2005a] oraz Gandhi i in. [2008]. Redukcję łośności biegaczowatych można wiązać z rozwojem runa bądź z obecnością leżących pni drzew [Poole i in. 2003; Sroka, Finch 2006; Tabaoda i in. 2006; Thomas i in. 2006]. Skłodowski [2002] śledząc przemieszczanie się biegaczowatych metodą CMR zauważył, że w gęstych płatach jagody biegaczowate przemieszczają się wolniej niż poza nimi. Również zmniejszenie mobilności biegaczowatych na poletkach o większej gęstości roślin zauważyli Thomas i in. [2006]. Dlatego zmiany łośności biegaczowatych w badanych drzewostanach do 2006 roku można częściowo tłumaczyć dynamicznym rozwojem pokrywy runa, m.in. światłolubnego i nitrofilnego śmiółka pogiętego [Sławski 2007; Skłodowski, Buszyniewicz 2007]. Jednak nie wszystkie powierzchnie pohuraganowe zarósł śmiółek. Dodatkową przyczyną zmniejszenia łośności biegaczowatych mogło być powolne ustępowanie gatunków leśnych i przynajmniej z początku, niezastępowanie ich przez gatunki nieleśne. Dopiero od 2006 roku gatunki eurytopowe i gatunki terenów otwartych rozpoczęły kolonizować drzewostany zabu-

rzony, co doprowadziło do wzrostu łowności biegaczowatych. Być może szybszą kolonizację drzewostanów zaburzonych przez nieleśne gatunki biegaczowatych zainicjonowały ekstermalne warunki meteorologiczne w 2006 roku. Z całego 6-letniego okresu badań, rok 2006 cechował się zarówno najmroźniejszą zimą (temperatura przy gruncie $-32,2^{\circ}\text{C}$), jak i najgorętszym sezonem letnim, przy jednoczesnym braku opadów (maksymalna temperatura powietrza $32,6^{\circ}\text{C}$).

Zaburzenie drzewostanu wpłynęło również na gatunki o ograniczonym, „europejskim” zasięgu występowania, których udział w zgrupowaniach w kolejnych latach zmniejszał się. Wynikało to z zastępowania np. *C. violaceus*, *C. micropterus* i *P. niger* przez palearktyczne *C. arcensis* i *A. lunicollis*. Podobny proces zastępowania gatunków o ograniczonym zasięgu występowania przez gatunki o szerokim zasięgu notowano przy oddziaływaniu zrębów zupełnych i pożarów [Szyszko 1983, 1990; Skłodowski 1995, 1997]. Zaburzenie drzewostanu przez huragan skutkowało redukcją udziału fauny leśnej, która w ostatnim roku badań stanowiła mniej niż połowę zgrupowań *Carabidae* (ryc. 3). Podobne obserwacje mieli w drzewostanach pohuraganowych Bouget i Duelli [2004], Bouget [2005b], Gandhi i in. [2008] oraz Otte [1989a, b]. Taki kierunek zmian udziału fauny leśnej można zaobserwować również na powierzchniach zrębowych [Szujewski i in. 1983; Szyszko 1983, 1990; Niemelä i in. 1993, 1996, 2007; Skłodowski 1995, 1997, 2002; Koivula i in. 2002; Huber, Baumgarten 2005; Pearce, Venier 2006; Ulyshen i in. 2006].

Ustępującą stenotopową faunę leśną w zgrupowaniach drzewostanów pohuraganowych zastąpiły gatunki eurytopowe o szerokiej tolerancji w stosunku do warunków środowiska (ryc. 3). Koivula i in. [2002] oraz Niemelä i in. [1993] nie zauważyli istotnego wpływu takich zaburzeń jak np. zręb na eurytopowe biegaczowate. Jednak w badanych przez nas zgrupowaniach drzewostanów „Z” wzrost udziału eurytopów był proporcjonalny do ustępowania fauny leśnej (zwłaszcza od 2006 roku – ryc. 3). Konsekwencją wymiany tych gatunków był wzrost łowności i bogactwa gatunkowego biegaczowatych w latach 2006-2008 (ryc. 1 i 2). Nasze obserwacje zgodne są z badaniami Bougeta [2005b], który zarejestrował wzrost liczebności gatunków eurytopowych w drzewostanach pohuraganowych. Podobnie oddziałują zręby zupełne [Szujewski i in. 1983; Szyszko 1983, 1990; Niemelä i in. 1993, 2007; Skłodowski 1995, 1997; Elek i in. 2005], a nawet pożary [Fernández-Fernández, Saldago Costas 2004]. Zastępowanie leśnych biegaczowatych przez biegaczowate eurytopowe i terenów otwartych w drzewostanach „Z” oznacza zastępowanie gatunków biocenoz bardziej dojrzałych przez gatunki charakterystyczne dla wcześniejszych faz rozwojowych ekosystemu leśnego, co jest symptomem procesów regresyjnych.

Opóźniona o 3 lata była również redukcja udziału dużych i małych zoofagów i równoczesny wzrost udziału hemizoofagów (ryc. 4). Również w tym przypadku rok 2006 okazał się „progiem”, od którego proces kolonizacji drzewostanów „Z” przez hemizoofagi (zwłaszcza *A. lunicollis*) stał się intensywniejszy. Pojawianie się hemizoofagów z rodzajów *Amara* i *Harpalus* w 2 lub 3 roku po huraganie zauważyli Otte [1989a], Gandhi i in. [2008] i Bouget [2005b]. Ekspansja hemizoofagów i regres dużych zoofagów jest typową reakcją zgrupowań biegaczowatych na zręby zupełne i pożary [Szujewski i in. 1983; Szyszko 1983, 1990; Skłodowski 1995, 1997, 2006a, b, c]. Wydaje się, że ekspansja śmialka pogiętego w drzewostanach „Z” [Skłodowski, Buszyniewicz 2007; Sławski 2007] sprzyjała hemizoofagom wykorzystującym nasiona traw jako źródło pokarmu (np. *A. lunicollis*, *H. rufipalpis* i *P. rufipes*). Ponieważ w cyklu produkcyjnym drzewostanów hemizoofagi dominują w zgrupowaniach zamieszkujących uprawy sosnowe, zaś w drzewostanach 10-letnich i starszych występują już w ich miejscu zoofagi [Szujewski i in. 1983; Szyszko 1983, 1990; Skłodowski 1995, 1997], dlatego tak liczne występowanie hemizoofagów w drzewostanach „Z” należy interpretować jako oznakę zmian regresyjnych zaburzonego ekosystemu.

Nieleśne gatunki biegaczowatych najczęściej są gatunkami uskrzydłonymi o dużej sile dyspersji. Większość z nich związana jest z suchymi, porośniętymi trawami nasłonecznionymi siedliskami [Burakowski i in. 1973, 1974; Niemelä i in. 1993; Koivula 2002a; Koivula i in. 2002; Koivula, Niemelä 2003; Huber, Baumgarten 2005]. Z kolei gatunki bezskrzydłe (brachypteryczne) są gatunkami późnych faz rozwoju sukcesyjnego drzewostanu. Dlatego w zaburzonych drzewostanach „Z” gatunki bezskrzydłe ustępowały, natomiast ich miejsce zajmowały ekspansywne gatunki makropteryczne, co wyraźnie zaznaczyło się od 2006 roku (ryc. 5). Podobna redukcja udziału fauny brachypterycznej na korzyść makropterycznej może być konsekwencją huraganów [Otte 1989a; du Bus de Warnaffe, Lebrun 2004; Bouget 2005a; Gandhi i in. 2008], pożarów [Skłodowski 1995; Fernández-Fernández, Saldago Costas 2004] i zrzębów zupełnych [Szujcecki i in. 1983; Szyszko 1983, 1990; Skłodowski 1995, 1997, 2006a, b, c; Butterfield 1997; du Bus de Warnaffe, Lebrun 2004, Elek i in. 2005].

Opisane zmiany w zgrupowaniach biegaczowatych wynikają z powstałych różnic w składzie gatunkowym, co potwierdzono analizą Warda (ryc. 6). Zmniejszenie podobieństwa gatunkowego zgrupowań biegaczowatych drzewostanów pohuraganowych i kontrolnych odnotowali również Otte [1989a] – od 55 do 70% w drugim roku po zaburzeniu – oraz Gandhi i in. [2008] – od 74 do 80% w okresie 2-4 lata po zaburzeniu. Stopień podobieństwa faunistycznego zgrupowań biegaczowatych badanych przez nas drzewostanów zmieniał się w kolejnych latach (ryc. 6). Najniższe podobieństwo (55%) zanotowano w roku 2004. Jednak zgrupowania „Z” cechowała zbliżona struktura dominacji do kontrolnej „K”, o czym świadczy wartość wskaźnika Renkonena – 68,0% [Garbalińska – informacja ustna]. W kolejnych latach różnice faunistyczne pogłębiały się nie tylko wskutek wymiany gatunkowej, ale i przebudowy struktury dominacji zgrupowań (wskaźnik Renkonena w roku 2007 osiągnął najniższą wartość 36,19%). Dopiero w 2008 roku podobieństwo składu gatunkowego wzrosło do 65%, zaś struktury dominacji – do 45,8%, co może sugerować spowolnienie zmian regresyjnych w zgrupowaniach biegaczowatych drzewostanów „Z”.

Wpływ huraganu na biocenozę zaburzonego ekosystemu leśnego znakomicie zilustrowały wskaźniki SBO i SCP przedstawione w modelu SCP/SBO (ryc. 7). Zgrupowania drzewostanów „K” zlokalizowane są w prawym górnym rogu modelu (wysokie wartości obu wskaźników). Średnia SBO z całego okresu badań wyniosła 303,3 mg, a SCP – 280,0 jednostek, co w skalibrowanym modelu SCP/SBO odpowiada zgrupowaniom biegaczowatych zasiedlających drzewostany około 40-letnie [Skłodowski 1997, 2009]. Taki wynik świadczy o dobrej kondycji biocenozy kontrolnych, ponieważ średni wiek badanych przez nas drzewostanów (zarówno „K” jak i „Z”) wynosił około 40 lat. Redukcja SBO w kolejnych latach w drzewostanach „K” wynikała ze wzrostu udziału małego zoofaga *C. micropterus* i redukcji udziału *C. arcensis* i *C. violaceus*. Natomiast w zgrupowaniach „Z” oba wskaźniki tworzące model SCP/SBO poddane były stałej redukcji, co odzwierciedlało stopniowe przesuwanie się zgrupowań „Z” w kierunku lewego dolnego rogu modelu (ryc. 7), w którym znajdują się zgrupowania zamieszkujące uprawy [Skłodowski 1995, 1997, 2009]. Obserwacja ta sugeruje znaczną regresję zgrupowań biegaczowatych.

Również i zmiany tych dwóch wskaźników okazały się nierównomierne. W okresie 2003-2005 w zgrupowaniach „Z” redukcja wartości SCP i SBO była stosunkowo niewielka, dlatego zmiany regresyjne wyrażone długością dystansu regresyjnego nie pogłębiały się (ryc. 8). Wartość wskaźnika SCP zgrupowań „Z” w roku 2005 odpowiadała zgrupowaniom zamieszkującym drzewostany 30-70-letnie [Skłodowski 1997, 2009]. W 2006 roku w strukturze dominacji małe gatunki *C. micropterus* i *A. lunicollis* „wyprzedziły” duże *C. arcensis*, *C. violaceus* i *P. niger*, co odzwierciedliła

redukcja wartości SBO (ryc. 7). Z kolei ubytek gatunków biegaczowatych charakterystycznych dla dojrzałych i niezaburzonych drzewostanów: gatunków jesiennego typu rozwoju, europejskich i leśnych, również wpłynął na redukcję wartości wskaźnika SCP. Zmiany wskaźników SBO i SCP skutkowały ponad 2-krotnym wydłużeniem dystansu regresyjnego w 2006 roku (ryc. 8). Do roku 2008 kierunek wywołanych przez huragan zmian zgrupowań biegaczowatych nie zmienił się, choć zmniejszyło się ich tempo. Świadczy o tym niewielka redukcja wartości SBO i SCP, która wpłynęła na zmniejszenie przyrostu długości dystansu regresyjnego (ryc. 8). Spadek wartości SCP w ciągu 6 lat upływającym od huraganu odpowiadał „cofnięciu” stopnia rozwoju fauny biegaczowatych do poziomu, jaki zgrupowania biegaczowatych osiągają w 3-10-letnich uprawach i młodnikach sosnowych [Skłodowski 1997, 2009].

Podsumowanie

Przedstawione zmiany w zgrupowaniach zasiedlających zaburzony ekosystem miały charakter regresyjny. Fauna typowa dla niezaburzonych drzewostanów ustępowała, pojawiały się natomiast gatunki eurytopowe i pionierskie. Według Szyszko [1990] największe zmiany w zgrupowaniach biegaczowatych zachodzą w ciągu pierwszych 3 lat upływających od wycięcia zrębu. W naszych badaniach nasilenie zmian regresyjnych stwierdziliśmy dopiero w 4-6 roku od huraganu, co sugeruje opóźnienie regresji ekosystemu zaburzonego przez huragan. Jednocześnie przedstawione wyniki sugerują dalsze pogłębianie się zmiany regresyjnej w zaburzonym ekosystemie w kolejnych latach. Prawdopodobnie tempo tych zmian obniży się. Jednocześnie nie zaobserwowaliśmy symptomów regeneracji zgrupowań biegaczowatych.

Na początku artykułu postawiliśmy 3 pytania. W pierwszym zapytaliśmy o to, czy głębokość zmian regresyjnych zgrupowań biegaczowatych w 6-letnim ciągu badań wzrasta, czy maleje wraz z upływem czasu od zaburzenia. Okazało się, że po gwałtownym wzroście w 4 roku badań, głębokość zmian zaczęła się zmniejszać. Na pytanie dotyczące charakteru zmian regresyjnych w upływającym czasie należy odpowiedzieć, że nie zachodzą one równomiernie, zaś ich głębokość zależy prawdopodobnie od czynników abiotycznych. Nie stwierdziliśmy też pierwszych symptomów regeneracji zgrupowań biegaczowatych.

Literatura

- Bengtsson J., Nilsson S. G., Franc A., Menozzi P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132: 39-50.
- Bouget C. 2005a. Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests. Part I: Do environmental changes induce a gap effect? *Forest Ecology and Management* 216: 1-14.
- Bouget C. 2005b. 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 114: 25-39.
- Bouget C., Duelli P. 2004. The effect of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation* 118: 281-299.
- Buddle C. M., Langor D. W., Pohl G. R., Spence J. R. 2006. Arthropod responses to harvesting and wildfire: Implications for emulation of natural disturbance in forest management. *Biological Conservation* 128: 346-357.
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. 1973. *Chrząższe – Coleoptera*. Biegaczowate – *Carabidae*, część I. Katalog Fauny Polski XXIII, t. 2, nr 20. PWN, Warszawa.
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. 1974. *Chrząższe – Coleoptera*. Biegaczowate – *Carabidae*, część II. Katalog Fauny Polski XXIII, t. 3, nr 22. PWN, Warszawa.
- Butterfield J. 1997. Carabid community succession during the forestry cycle in conifer plantations. *Ecography* 20: 614-625.
- du Bus de Warnaffe G., Lebrun P. 2004. Effects of forest management on carabid beetles in Belgium: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation* 118: 219-234.
- Chapin F. S. III, Matson P. A., Mooney H. A. 2002. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer-Verlag New York, Inc. 435.

- Elek Z., Magura T., Tóthmérész B. 2005. Effect of canopy closure of a young Norway spruce plantation on ground beetles. *European Carabidology* 2003. Proceedings of the 11th European Carabidologist Meeting. DIAS Report 114: 89-97.
- Faliński J. B. 1986. Vegetation dynamics in temperate lowland primeval forest. *Ecological studies in Białowieża Forest*. W. Junk. Dordrecht.
- Fernández-Fernández M. M., Salgado Costas J. M. 2004. Recolonization of a burnt pine forest (*Pinus pinaster*) by *Carabidae* (Coleoptera). *European Journal of Soil Biology* 40: 47-53.
- Gandhi K. J. K., Gilmore D. W., Katovich S. A., Mattson W. J., Zasada J. C., Seybold S. J. 2008. Catastrophic windstorm and fuel-reduction treatments alter ground beetle (*Coleoptera: Carabidae*) assemblages in a North American sub-boreal forest. *Forest Ecology and Management* 256: 1104-1123.
- Haila Y., Hanski I. K., Niemelä J., Punttila P., Raivio S., Tukia H. 1994. Forestry and the boreal fauna: matching management with natural forest dynamics. *Annales Zoologici Fennici* 31: 187-202.
- Huber C., Baumgarten M. 2005. Early effects of forest regeneration with selective and small scale clear-cutting on ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) in a Norway spruce stand in Southern Bavaria (Höglwald). *Biodiversity and Conservation* 14: 1989-2007.
- Koivula M. 2002a. Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*). *Forest Ecology and Management* 167: 103-121.
- Koivula M. 2002b. The forest road network – a landscape element affecting the distribution of boreal carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*). W: Szyszko J. [red.]. *How to protect or what we know about Carabid Beetles*. Warsaw Agricultural University Press. 287-299.
- Koivula M., Kukkonen J., Niemelä J. 2002. Boreal carabid-beetle (*Coleoptera, Carabidae*) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodiversity and Conservation* 11: 1269-1288.
- 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.
- Krebs C. J. 1999. *Ecological methodology*. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc.
- Martikainen P., Kouki J., Heikkala O. 2006. The effects of green tree retention and subsequent prescribed burning on ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*) in boreal pine-dominated forests. *Ecography* 29: 659-670.
- Niemelä J., Langor D., Spence J. R. 1993. Effects of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (*Coleoptera: Carabidae*) in Western Canada. *Conservation Biology* 7 (3): 551-561.
- Niemelä J., Haila Y., Halme E., Lahti T., Pajunen T., Punttila P. 1988. The distribution of carabid beetles in fragments of old coniferous taiga and adjacent managed forest. *Annales Zoologici Fennici* 25: 107-119.
- Niemelä J., Haila Y., Punttila P. 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography* 19: 352-368.
- Niemelä J., Koivula M., Kotze D. J. 2007. The effects of forestry on carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*) in boreal forests. *Journal of Insect Conservation* 11: 5-18.
- Otte J. 1989a. *Ökologische Untersuchungen zur Bedeutung von Windwurfflächen für die Insektenfauna (Teil I)*. *Waldhygiene* 17: 193-247.
- Otte J. 1989b. *Ökologische Untersuchungen zur Bedeutung von Windwurfflächen für die Insektenfauna (Teil II)*. *Waldhygiene* 18: 1-36.
- Paquin P. 2008. Carabid beetle (*Coleoptera: Carabidae*) diversity in the black spruce succession of eastern Canada. *Biological Conservation* 141: 261-275.
- 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. *Ecological Indicators* 6: 780-793.
- Pickett S. T. A., White P. S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Pontailleur J.-Y., Faille A., Lemée G. 1997. Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). *Forest Ecology and Management* 98: 1-15.
- Poole A., Gormally M., Sheehy Skefington M. 2003. The flora and carabid beetle fauna of a mature and regenerating semi-natural oak woodland in south-east Ireland. *Forest Ecology and Management* 177: 207-220.
- 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. 2006a. Biegaczowate (*Col. Carabidae*) na zrębach w Puszczy Białowieskiej. *Sylwan* 150 (10): 3-11.
- Skłodowski J. 2006b. 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. 2006c. Monitoring of anthropogenic changes in Białowieża Primeval Forest. Carabidae. W: Szujecki A. [red.]. Zoindication-based monitoring of anthropogenic transformations in Białowieża Primeval Forest. Warszawa: Agricultural University Press, Warszawa. 109-172.
- Skłodowski J. 2007a. Wybrane wskaźniki opisujące stan środowiska. W: Skłodowski J. [red.]. Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii, Wydawnictwo SGGW, Warszawa. 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. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii, Wydawnictwo SGGW, Warszawa. 113-149.
- Skłodowski J. 2007c. Dyskusja. W: Skłodowski J. [red.]. Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii, Wydawnictwo SGGW, Warszawa. 179-200.
- Skłodowski J. 2009. Interpreting the condition of the forest environment with use of the SCP/MIB model of carabid communities (*Col. Carabidae*). *Baltic Journal of Coleopterology* 9 (2): 89-100
- Skłodowski J., Buszyniewicz J. 2007. Zmiana runa leśnego na terenie drzewostanów zniszczonych przez huragan obserwowana metodą naziemnej rejestracji fotograficznej. W: Skłodowski J. [red.]. Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii, Wydawnictwo SGGW, Warszawa. 47-51.
- Skłodowski J., Garbalińska P. 2007a. Zgrupowania biegaczowatych (*Coleoptera*, *Carabidae*) w trzecim roku regeneracji drzewostanów Puszczy Piskiej zniszczonych przez huragan. *Sylvan* 151 (4): 49-63.
- Skłodowski J., Garbalińska P. 2007b. Ground beetle assemblages (*Coleoptera*, *Carabidae*) in the third year of regeneration after a hurricane in the Puszcza Piska pine forest. *Baltic Journal of Coleopterology* 7 (1): 17-36.
- Skłodowski J., Garbalińska P. 2007c. Reakcje biegaczowatych (*Coleoptera*: *Carabidae*) na skutki huraganu – wyniki 4 lat badań drzewostanów pohuraganowych Puszczy Piskiej. *Wiadomości Entomologiczne* 26 (3): 207-223.
- Skłodowski J., Zdzioch P. 2005a. Biegaczowate (*Carabidae*, *Col.*) drzewostanów Puszczy Piskiej zniszczonej przez huragan – rok „zero”. *Sylvan* 149 (5): 43-51.
- Skłodowski J., Zdzioch P. 2005b. "The day after" – first year of carabid recolonization of pine forest damaged by hurricane. W: Skłodowski J. et al. [eds.]. 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. *Wiadomości Entomologiczne* 25, Supplement 1: 97-110.
- Sławski M. 2007. Zmiany składu gatunkowego roślinności runa na powierzchniach powiatrolomowych w Nadleśnictwie Pisz. W: Skłodowski J. [red.]. Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej. Katedra Ochrony Lasu i Ekologii, Wydawnictwo SGGW, Warszawa. 35-46.
- Sroka K., Finch O.-D. 2006. Ground beetle diversity in ancient woodland remnants in north-western Germany (*Coleoptera*, *Carabidae*). *Journal of Insect Conservation* 10: 335-350.
- Statistica (data analysis software system). 2008. StatSoft, Inc.
- Szujeci A., Mazur S., Perliński S., Szyszko J. 1983. The process of forest soil macrofauna formation after afforestation of farmland. Wydawnictwo SGGW-AR, Warszawa.
- Szwagrzyk J. 2000. Rozległe naturalne zaburzenia w ekosystemach leśnych: ich zasięg, charakter i znaczenie dla dynamiki lasu. *Wiadomości Ekologiczne* 46 (1): 3-19.
- Szyszko J. 1983. State of *Carabidae* (*Col.*) fauna in fresh pine forest and tentative valorisation of this environment. Wydawnictwo SGGW-AR, Warszawa.
- Szyszko J. 1985. STN – efektywna pułapka do odłowu epigeicznych *Carabidae* w środowisku leśnym. Wyd. Kom. Biologia Gleb. PTG.
- Szyszko J. 1990. Planning of prophylaxis in threatened pine forest biocoenoses based on an analysis of the fauna of epigeic *Carabidae*. Wydawnictwo SGGW, Warszawa.
- Szyszko J. 1997. Próba waloryzacji środowisk leśnych przy pomocy biegaczowatych (*Carabidae*, *Col.*). W: VI Sympozjum Ochrony Ekosystemów Leśnych, Jedlnia 2-3 grudnia 1996. Fundacja „Rozwój SGGW”. Warszawa. 42-60.
- Taboada A., Kotze D. J., Tárrega R., Salgado J. M. 2006. Traditional forest management: Do carabid beetles respond to human-created vegetation structures in oak mosaic landscape? *Forest Ecology and Management* 237: 436-449.
- Thomas C. F. G., Brown N. J., Kendall D. A. 2006. Carabid movement and vegetation density: implications for interpreting pitfall trap data from split-field trials. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 113: 51-61.
- Ulanova N. G. 2000. The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management* 135: 155-167.
- Ulyshen M. D., Hanula J. L., Horn S., Kilgo J. C., Moorman C. E. 2006. The response of ground beetles (*Coleoptera*: *Carabidae*) to selection cutting in a South Carolina bottomland hardwood forest. *Biodiversity and Conservation* 15: 261-274.
- Wolf A., Müller P. F., Bradshaw R. H. W., Bigler J. 2004. Storm damage and long-term mortality in a semi-natural, temperate deciduous forest. *Forest Ecology and Management* 188: 197-210.

SUMMARY**Changes in ground beetle assemblages inhabiting forest stands disturbed by the hurricane – the results of the first 6 years of the observations in Puszcza Piska Forest**

Study on the structure and species composition of ground beetle assemblages was carried out in years 2003-2008 in forest stands disturbed by the hurricane in 2002 (Pisz Forest District) and in control stands (Maskulińskie Forest District). The following characteristics of carabid assemblages were considered: catchability (fig. 1), standardized species number (fig. 2), proportion of forest and eurytopic species (fig. 3), proportion of large zoophages and hemizoophages (fig. 4), proportion of brahypterous and macropterous species (fig. 5), similarity of dominance structure (fig. 6), MIB and SPC indices comprised in the SPC/MIB model (fig. 7) as well as the length of the regression distances (fig. 8). Regarding all the characteristics mentioned, two phases of carabid assemblages reaction to the disturbance could be distinguished. The first phase covered years 2003-2005 and was described by minor, however mostly statistically significant changes in ground beetles abundance, mean individual biomass and assemblages structure. The second phase referred to years 2006-2008 and started with considerable changes in all considered characteristics of the assemblages. The survey therefore led to the conclusion, that the regression of carabid assemblages took place with a time lag of 3 years after the hurricane. Furthermore, the regression continued to the end of the study, as until the year 2008 no symptoms of carabid assemblages regeneration were recorded.