

Jerzy M. Gutowski¹✉, Daniel Kubisz², Krzysztof Sućko¹, Karol Zub³

Sukcesja saproksylicznych chrząszczy (Coleoptera) na powierzchniach pohuraganowych w drzewostanach sosnowych Puszczy Piskiej⁴

The succession of saproxylic beetles (Coleoptera) on windthrow areas in the Scots pine stands of the Piska Forest

Abstract. The aim of our investigations was to identify the abundance and dynamics of species composition of saproxylic beetles in those Scots pine stands damaged by a windstorm in the Piska Forest in 2002. We compared three plots: (1) a windthrow area without human interference (reference forest ‘Szast’), (2) an area managed after the windstorm, and (3) a control area, not disturbed by the windstorm. During study period (2005–2007) we captured about 24,000 individual Coleoptera, belonging to 659 species, including 322 saproxylic species. Moreover, we discovered 42 species new to the Mazury Lake District. We encountered more species and specimens of Coleoptera in the stands managed after windstorm than in the reference forest ‘Szast’, but this difference was not statistically significant. The lowest number of specimens was found in those stands left undisturbed by the windstorm (control plot). The dominance structure in ‘Szast’ differed slightly from the community structure in managed stands and was completely different from that of the undisturbed forest. The Shannon-Weaver index of species diversity was highest for the stands not affected by the windstorm, substantially lower for the reference forest ‘Szast’, and lowest for managed windthrow stands. The difference between undisturbed forest and windthrow areas was considerably bigger than that between the reference forest ‘Szast’ and managed stands affected by the windstorm. During three years of study, we recorded distinct changes in the dominance structure of beetles, a decrease of the species diversity index and statistically-significantly fewer species in 2007 than in 2005. Our investigations demonstrated that dead wood left in the forest did not cause an increase in those beetles considered as tree stand pests.

Disturbance caused by windstorms positively affected species diversity of beetles in the Scots pine stands. The monitoring of succession in saproxylic beetle communities should be concomitant with the monitoring of dead wood and should be done on more than one reference surface.

Key words: saproxylic beetles, Coleoptera, biodiversity, windthrow, pine stands, Piska Forest, NE Poland

1. Wstęp

Chrząszcze (Coleoptera) są najbogatszym w gatunki rzędem owadów. Ich liczbę ocenia się w Polsce na około 6 300. Chrząszcze saproksyliczne to grupa owadów uzależnionych od obecności martwego drewna. Pod względem miejsca występowania są wśród nich gatunki żyjące w korze, pod korą, w drewnie, a także w próchnie, natomiast pod względem rodzaju pokarmu – gatunki,

których pokarmem są grzyby rozkładające drewno, drapieżne chrząszcze odżywiające się owadami i innymi organizmami zasiedlającymi to środowisko, gatunki odżywiające się odchodami (koprofagi) oraz szczątkami innych zwierząt saproksylicznych (nekrofagi) znajdujących się w martwym drewnie albo w dziuplach starych żywych drzew, a także gatunki żyjące w soku wyciekającym z drzew. Niejednokrotnie powiązania troficzne stanowią kombinację i połączenie wyżej wymienionych

¹ Europejskie Centrum Lasów Naturalnych IBL, 17–230 Białowieża;

✉ Fax 85 68 12 203, e-mail: jgutowski@las.ibl.bialowieza.pl

² Instytut Systematyki i Ewolucji Zwierząt PAN, ul. Św. Sebastiana 9, 31-049 Kraków

³ Zakład Badania Ssaków PAN, 17-230 Białowieża

⁴ Badania zrealizowano w ramach projektu koordynowanego przez prof. Kazimierza Rykowskiego pt. „Monitorowanie zmian na obszarach sztucznej i naturalnej regeneracji lasu w północno-wschodniej Polsce po klęsce huraganu”, finansowanego przez DGLP (BLP-278)

zachowań w trakcie przebiegu cyklu życiowego poszczególnych gatunków. Chrząższe wykorzystują też martwe drewno jako miejsce schronienia przed drapieżcami, niekorzystnymi warunkami pogodowymi oraz jako miejsce zimowania (np. przedstawiciele rodziny Carabidae).

Saproksyliczne Coleoptera stanowią istotny element różnorodności biologicznej. Biorą udział w wielu procesach zachodzących w ekosystemie i stanowią niezastąpiony czynnik równowagi ekologicznej (Gutowski et al. 2004, Gutowski 2006). Wśród saproksylicznych chrząszczy znaleźć można wiele gatunków rzadkich, zagrożonych wyginięciem i ginących. Szereg z nich jest objętych ochroną gatunkową w Polsce. Do tej grupy należą także kambiofagi i kambioksylofagi, uważane za szkodniki gospodarcze i mające duże znaczenie w leśnictwie.

Huragan, który 4.07.2002 r. przeszedł przez obszar Puszczy Piskiej i sąsiadujących terenów, spowodował zniszczenie dużych obszarów drzewostanów i w konsekwencji zainicjował zmiany w zespołach zamieszkujących je gatunków. Miąższość drzew uszkodzonych na powierzchni około 33 tys. ha oszacowano na 4 mln m³ (Taradejna 2004, Dobrowolska 2007, Zubkowicz 2007, Rykowski 2008). Szczególnie mocno odbiło się to na organizmach saproksylicznych, w tym chrząszczach. Ogromna ilość martwego drewna, powstała w wyniku niszczycielskiej siły wiatru wpłynęła bez wątpienia na ich liczebność, a prawdopodobnie również na skład gatunkowy tej grupy owadów. Wpływ wspomnianego huraganu na wybrane chrząszcze epigeiczne badany jest przez zespół z Katedry Ochrony Lasu i Ekologii SGGW (Skłodowski, Zdzioch 2005; Rutkiewicz 2007; Skłodowski 2007b; Skłodowski, Duda 2007; Skłodowski, Garbalińska 2007; Garbalińska, Skłodowski 2008).

Literatura dotycząca wpływu skutków huraganów na zgrupowania owadów jest dość bogata (m.in. Långström 1983, 1984; Kawecka, Gutowski 1988; Gutowski, Kubisz 1995; Wermelinger et al. 1996; Bouget, Duelli 2004), brakuje jednak prac, które dotyczyłyby porównania pod tym kątem obszarów wyłączonych całkowicie z zagospodarowania z obszarami podlegającymi normalnym zabiegom ratowniczym i odnowieniowym, zwłaszcza w odniesieniu do owadów saproksylicznych w drzewostanach sosnowych. Informacje o chrząszczach związanych z sosną zwyczajną, gatunkiem dominującym na terenie badań, znaleźć można m.in. w pracach Kinelskiego i Szujeckiego (1964), Joly (1976), Krivosheiny (1987), Gutowskiego i Kubisza (1995), Dominika i Starzyka (2004), Eklunda i Larssona (2004). Faunę borów sosnowych Polski, w tym chrząszcze, badał zespół specjalistów koordynowanych przez Muzeum i Instytut Zoologii PAN: Cantharidae – Chobotow (1993), Carabidae – Leśniak (1993), Chrysomelidae – Wąsowska (1994), Curculionidae – Cholewicka-

Wiśniewska (1994), Buprestidae i Cerambycidae – Gutowski (1995).

Celem niniejszej pracy jest:

– zbadanie struktury zgrupowań Coleoptera, ze szczególnym uwzględnieniem chrząszczy saproksylicznych, na terenach pohuraganowych w borach sosnowych Puszczy Piskiej;

– porównanie składu gatunkowego i liczebności chrząszczy saproksylicznych na terenach, gdzie wiatrolomy i wiatrowały uprzątnięto (las gospodarczy; fot. 1) i w miejscach, gdzie drzewostan pozostawiono po huraganie bez ingerencji człowieka (las referencyjny „Szast”; fot. 2);

– określenie zmian składu gatunkowego Coleoptera na terenach po zaburzeniu w stosunku do drzewostanów nie narażonych na działanie huraganu w 2002 r.;

– określenie stopnia „naturalności” borów sosnowych Puszczy Piskiej na tle podobnych kompleksów leśnych w innych częściach Polski;

– ocena możliwości wykorzystania lasu referencyjnego „Szast” jako refugium dla chrząszczy saproksylicznych;



Fot. 1. Puszcza Piska, las gospodarczy II kl. wieku, powierzchnia badawcza nr 10 (2005 r.) (fot. K. Sućko)
Photo. 1. Piska Forest, managed forest of 21–40 years old, study plot No. 10 (2005 year).



Fot. 2. Puszcza Piska, Las Referencyjny „Szast”, V kl. wieku, powierzchnia badawcza nr 1 (2005 r.) (fot. K. Sućko)
Photo. 2. Piska Forest, „Szast” Reference Forest, stand of 81–100 years old, study plot No. 1 (2005 year).

– zbadanie wpływu pozostawionego w lesie martwego drewna na liczebność chrząszczy uznawanych za szkodniki leśne;

– wypracowanie założeń do monitoringu organizmów saproksylicznych.

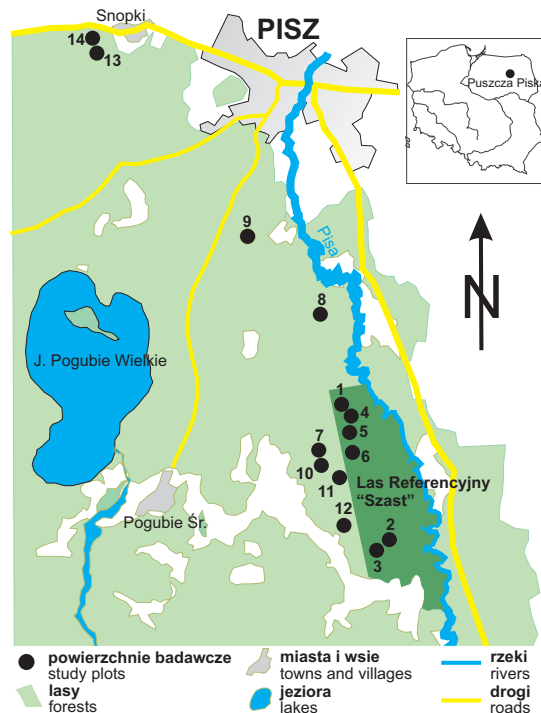
Przyjęto następującą hipotezę roboczą: nagromadzenie się dużych ilości martwego drewna powinno wpłynąć na zwiększenie liczebności saproksylicznych chrząszczy, a w dalszej perspektywie również na zwiększenie ich bogactwa gatunkowego w lesie referencyjnym „Szast”. Uprzątnięcie zniszczonego drzewostanu, powstanie dużych przestrzeni otwartych, odsłonięcie gleby itp., mające miejsce w otaczającym lesie gospodarczym, powinno z kolei wpłynąć w pierwszym okresie na zwiększenie się udziału gatunków nieleśnych, a w następnych latach na wyraźne zmniejszenie liczby gatunków saproksylicznych w porównaniu z terenem pozostawionym naturze.

2. Teren badań

Puszcza Piska położona jest w północno-wschodniej Polsce, w zasięgu Działu Północnego. Geograficznie należy do Pojezierza Mazurskiego, a administracyjnie leży w woj. warmińsko-mazurskim. Obszar badań leży w granicach białostockiej dyrekcji Lasów Państwowych (Taradejna et al. 2003) na terenie Leśnego Kompleksu Promocyjnego „Lasy Mazurskie”. Puszcza Piska, jeden z największych obszarów leśnych w północnej Polsce, straciła jednak swój puszczański charakter – na jej terenie dominują wtórne drzewostany młodszych klas wieku, w większości monokultury sosnowe. Na terenie

Nadleśnictwa Pisz, gdzie prowadzono badania, sosna zajmuje 84% powierzchni, a dominującym typem siedliskowym jest bór świeży – 63% powierzchni i bór mieszany świeży – 20% (Taradejna 2003).

Las referencyjny „Szast” na terenie Nadleśnictwa Pisz (obręb Wilcze Bagno, Leśnictwo Szast) powstał poprzez wyłączenie decyzją Ministra Środowiska z



Rycina 1. Rozmieszczenie powierzchni badawczych w Puszczy Piskiej

Figure 1. Distribution of the study plots in the Piska Forest

Tabela 1. Lokalizacja powierzchni badawczych na terenach pohuraganowych w borach sosnowych Puszczy Piskiej (R – Las Referencyjny „Szast”, G – las użytkowany gospodarczo, K – drzewostany kontrolne, nieobjęte huraganem)
Table 1. Locations of the study plots on windthrow areas in the Scots pine stands of the Piska Forest (R – “Szast” Reference Forest, G – managed forest, K – undisturbed control stands)

Pow. badawcza Study plot	Oddział Compartment	Klasa wieku Age class	Współrzędne geograficzne Geographical coordinates		Charakterystyka obszaru Character of area
			N	E	
1	75a	≥V	53°34'29,3"	21°48'54,6"	R
2	117a	≥V	53°33'05,3"	21°49'44,3"	R
3	118a/b	≥V	53°32'57,1"	21°49'43,7"	R
4	75h	II	53°34'25,7"	21°49'01,4"	R
5	75h	II	53°34'13,1"	21°49'05,4"	R
6	89d	II	53°34'04,0"	21°49'11,8"	R
7	90c	≥V	53°34'02,9"	21°48'37,2"	G
8	41jc	≥V	53°35'23,1"	21°48'37,7"	G
9	26a	≥V	53°36'02,8"	21°47'36,4"	G
10	90g	II	53°33'29,2"	21°49'07,4"	G
11	101c/d	II	53°33'48,1"	21°48'59,6"	G
12	106d	II	53°33'15,0"	21°49'01,3"	G
13	248a	≥V	53°38'14,2"	21°43'50,0"	K
14	239f	II	53°38'16,7"	21°43'53,2"	K

zabiegów gospodarczych 445 ha nie uprzętniętego lasu na rzecz obserwacji leśnej sukcesji regeneracyjnej i jako punkt odniesienia dla lasów zagospodarowanych w celu porównawczym oraz świadczącym o stopniu przyrodniczej poprawności gospodarowania (Taradejna 2004). Obszar ten charakteryzuje się dużą ilością martwej masy drzewnej, warunkującej rozwój organizmów saproksylicznych (grzyby, mszaki, porosty, bezkręgowce, niektóre kręgowce). Dodatkowe informacje dotyczące charakterystyki drzewostanów lasu referencyjnego „Szast” oraz otaczających, można znaleźć w pracach Dobrowolskiej (2007) i Skłodowskiego (2007a).

Powierzchnie badawcze rozmieszczono na terenie Nadl. Pisz, w leśnictwach Szast (pow. 1–7, 10–12), Brzeziny (pow. 8 i 9) i Snopki (pow. 13 i 14) (tab. 1, ryc. 1).

Wszystkie powierzchnie znajdują się w kwadratach UTM EE44 (pow. 13, 14) i EE53 (pow. 1–12).

Porównywane powierzchnie położone są na terenie płaskim, mają podobny stopień uszkodzenia drzewostanu (poza powierzchniami kontrolnymi 13 i 14 – położonymi na terenie poza oddziaływaniem huraganu) oraz są podobne pod względem innych dających się wizualnie uchwycić elementów fizjograficznych.

3. Metodyka

Badania rozpoczęto w trzecim roku po huraganie, w drzewostanach 21–40 letnich (II klasa wieku) i powyżej 80 lat (\geq V klasa wieku) na siedlisku boru świeżego. Jest to siedlisko dominujące na terenie lasów Puszczy Piskiej i generalnie w skali Polski. Obserwacje i badania w takim środowisku mają również znaczący wymiar praktyczny.

W 2005 r. w lesie referencyjnym „Szast” założono po 3 powierzchnie badawcze w każdym wariantcie wiekowym (razem 6 powierzchni; fot. 2), a ich odpowiedniki w drzewostanach o podobnych parametrach w części zagospodarowanej (gdzie martwe drewno usunięto i wprowadzono sztuczne odnowienia; fot. 1). W sumie więc funkcjonowało 12 powierzchni badawczych (1–12; tab. 1). Na każdej powierzchni badawczej wyłożono:

- pułapki barierowe trójkątne (bez feromonów), foliowe (F) – po 2, w sumie 24 pułapki,
- pułapki Moerickego (M) zawieszane na wysokości 1 m – po 3, w sumie 36 pułapek,
- pułapki barierowe typu „Netocia” (Nt), odławiające owady latające wokół pni – po 2, w sumie 24 pułapki.

Każda pułapka zaopatrzona była w pojemnik z wodnym roztworem glikolu etylenowego. Pułapki zainstalowano 19 kwietnia, a zdjęto 13 września 2005 r. Były opróżniane 6 razy, co 3–4 tygodnie (18 V, 14 VI, 7 VII, 27 VII, 22 VIII, 13 IX). Ponadto, w dniach przypadających na opróżnianie pułapek wykonywano uzupełniające analizy potencjalnego materiału żywicielskiego

chrząszczy saproksylicznych oraz odłowy metodą „na upatrzonego” i za pomocą czerpaka entomologicznego.

W 2006 r. nie odławiano owadów do pułapek, przeprowadzono natomiast 2 wyprawy terenowe (J. M. Gutowski), w trakcie których wykonywano analizy potencjalnego materiału żywicielskiego chrząszczy saproksylicznych oraz odłowy metodą „na upatrzonego” i za pomocą czerpaka entomologicznego.

W 2007 r. odłowy przeprowadzono na mniejszej liczbie powierzchni (pow. 2, 5, 7 i 12) i w krótszym okresie. Jednak dla znalezienia jeszcze jednego odniesienia (pogłębienia analizy) założono dodatkowe 2 powierzchnie badawcze w borze świeżym nie dotknięte huraganem (Leśnictwo Snopki: pow. 13 i 14; tab. 1). W 2007 roku, od 7 maja do 13 lipca, funkcjonowało 6 powierzchni badawczych, z takim samym zestawem pułapek, jak w roku 2005. Pułapki opróżniano 3 razy: 7 VI, 25 VI, 13 VII. Przeprowadzono też, jak w poprzednich latach, odłowy „na upatrzonego”, za pomocą czerpaka entomologicznego oraz analizy potencjalnego materiału lęgowego chrząszczy saproksylicznych na ww. powierzchniach.

Reasumując, w pracy porównywano populacje saproksylicznych chrząszczy w 3 głównych wariantach lokalizacyjnych: las referencyjny „Szast”, las gospodarczy pohuraganowy, las gospodarczy nieuszkodzony przez huragan (kontrolny).

Materiał zebrany, zaetykietowany i zakonserwowany w terenie w 75% roztworze alkoholu etylowego był następnie segregowany i oznaczany w laboratorium przy użyciu mikroskopu stereoskopowego.

Wskaźnik dominacji poszczególnych gatunków (D) obliczono w stosunku do liczebności wszystkich zebranych chrząszczy. Wykorzystano wzór w wersji procentowej:

$$D = \frac{n_a}{n} \times 100\%$$

gdzie: n_a – liczba osobników należących do gatunku „a” w danej próbie, n – liczba osobników Coleoptera we wszystkich próbach.

Przyjęto za Kasprzakiem i Niedbałą (1981) następujące klasy wskaźnika dominacji:

- eudominanty – 10,0% ogółu osobników porównywanej grupy,
- dominanty – 5,1–10,0%
- subdominanty – 2,1–5,0%
- recedenty – 1,1–2,0%
- subrecedenty – \leq 1,0%.

Dla oceny różnorodności gatunkowej chrząszczy saproksylicznych w porównywanych środowiskach wykorzystano wskaźnik różnorodności gatunkowej (H') Shannona i Weavera (1963). Do zbadania podobieństwa koleopterofauny badanych obiektów zastosowano wzór Sørensen.

W celu uzyskania rozkładu normalnego i jednolitości wariancji (co umożliwi zastosowanie statystyk parametrycznych), dane dotyczące liczebności odłowionych okazów i liczby gatunków zostały przetransformowane przed przystąpieniem do analiz. Zastosowano w tym przypadku pierwiastkowanie czwartego stopnia. Jest to procedura zalecana w przypadku danych charakteryzujących się silnie prawoskośnym rozkładem z dużą ilością wartości zerowych (Quinn, Keough 2002). Dla danych procentowych zastosowano transformację funkcją arcusinus, po uprzednim pierwiastkowaniu drugiego stopnia.

Do porównania różnic między latami oraz między lasami, w których uprzętnięto bądź nie uprzętnięto drewna, zastosowano liniowy model mieszany (procedura GLM w programie Statistica). W modelu tym poszczególne powierzchnie badawcze (powtórzenia w obrębie lasów poddanych różnym zabiegom) oraz daty kontroli pułapek (powtórzenia w poszczególnych latach) były potraktowane jako czynniki losowe. Rok lub rodzaj zabiegu (uprzętnięte drewno, nie uprzętnięte drewno, las nie dotknięty huraganem) były traktowane jako czynnik ustalony, ponieważ głównym celem prowadzonych badań było stwierdzenie ewentualnych różnic pomiędzy lasami poddanymi różnym zabiegom oraz różnic, które mogą wynikać z sukcesji zespołu chrząszczy – pomiędzy latami. Porównanie między latami dotyczyło tylko powierzchni, które były kontrolowane w obu latach i w tym przypadku zastosowano procedurę dla pomiarów powtórzonych. W analizach, w których zmienną były daty kontroli pułapek, zastosowano modele zagnieżdżone. W tym przypadku daty kontroli były zagnieżdżane w grupie ustalonej na podstawie rodzaju zabiegu (przy porównywaniu lasów poddanych różnym zabiegom) lub w roku (przy porównywaniu lat badań). Do sprawdzenia zależności pomiędzy udziałem martwego drewna w całkowitej miąższości drzewostanu a liczbą gatunków chrząszczy saproksylicznych wykorzystano również model liniowy, z użyciem opisanych powyżej czynników ustalonych i losowych. Udział poszczególnych zmiennych w wyjaśnieniu całkowitej zmienności liczby gatunków chrząszczy saproksylicznych sprawdzono za pomocą korelacji cząstkowej (Quinn, Keough 2002).

Analizę danych przeprowadzono przy użyciu programu Statistica. Obliczenia ilościowe i statystyczne przeprowadzono tylko dla okazów zebranych w pułapki. Materiały pozyskane innymi metodami posłużyły tylko do analiz jakościowych.

Waloryzację obiektów badawczych przeprowadzono na podstawie nieco zmodyfikowanych własnych metod (Gutowski et al. 2006):

I. Wskaźnik wagi gatunków, przypisujący punkty wg poniższej zasady:

- 1 p. – za każdy gatunek,
- 2 p. – za gatunek saproksyliczny,

4 p. – za gatunek charakterystyczny dla borów sosnowych (patrz Gutowski et al. 2006),

5 p. – za gatunek z Czerwonej Listy (Pawłowski et al. 2002),

10 p. – za gatunek prawnie chroniony.

Jeżeli gatunek spełnia kilka z powyższych kryteriów, to liczba punktów się sumuje. Aby uniknąć wpływu różnej intensywności badań w porównywanych obiektach, należy uzyskaną sumę punktów podzielić przez liczbę wszystkich gatunków wykazanych w badanym terenie.

II. Wskaźnik bazujący na liczbie stwierdzonych gatunków, uznanych za relikty ekologiczne lasów pierwotnych (tzw. gatunki puszczańskie) – 1 p. za każdy taki gatunek.

Przeprowadzono także waloryzację z wykorzystaniem wskaźnika cenności biocenoz dla ochrony bioróżnorodności REBp (Czachorowski et al. 2004).

W 2007 roku na powierzchniach 13 i 14, a w 2008 na pow. 1–9 oraz 12 (kwadraty 50×50 m) dokonano pomiaru zapasu martwego drewna, mierząc grubiznę (≥ 7 cm) wszystkich drzew stojących, leżących, złomów, fragmentów pni i konarów, a także miąższość wykrotów, pniaków i podziemnej części obumarłych drzew. Miąższość karpiny pniaków (o średnicy >15 cm) sosny obliczono na podstawie wzoru Witkowskiego (1967).

Miąższość karpiny świerka oceniono szacunkowo (na podstawie wartości przyjmowanych w podręcznikach dendrometrii) na 25–30% w stosunku do miąższości nadziemnej części drzewa. Masę fragmentów pni i konarów obliczano stosując wzór na objętość stożka ściętego, na podstawie pomiaru średnic początku i końca danego fragmentu oraz jego długości.

Martwe drewno podzielono na 4 umowne klasy (Gutowski et al. 2000):

- I – drewno i łyko zdrowe,
- II – drewno twarde, łyko rozłożone,
- III – początki rozkładu drewna,
- IV – drewno mocno rozłożone.

W 2007 r. dokonano też pomiaru miąższości drzewostanu na pow. 13 (starodrzew), a w 2008 – na pow. 1–9 i 12, mierząc pierśnice wszystkich drzew na ćwierćhektarowych powierzchniach oraz wysokość drzew wybranych dla wykreślenia krzywej wysokości, a następnie odczytując odpowiednie wartości z tablic miąższości. W celu ujednoczenia wyników uzyskane wartości przeliczono na powierzchnię 1 ha.

Oznaczeń chrząszczy dokonali: J. M. Gutowski – Lucanidae, Buprestidae, Lymexylidae, Trogossitidae, Cleridae, Byturidae, Endomychidae, Pythidae, Pyrochroidae i Cerambycidae; K. Sućko – Lycidae, Laemophloeidae i Melandryidae; G. Paśnik – wybrane rodzaje Staphylinidae oraz D. Kubisz – pozostałe rodziny.

Nazewnictwo i układ systematyczny przyjęto wg następujących prac: Gutowski (2005a, b); Lawrence, New-

ton (1995); Löbl, Smetana (2003, 2004, 2006, 2007, 2008, 2010); Mroczkowski, Stefańska (1991); Wanat, Mokrzycki (2005).

4. Wyniki

Charakterystyka faunistyczna

W latach 2005 i 2007 odłowiono do pułapek łącznie 23 251 okazów chrząszczy, w tym 18 242 należało do gatunków saproksylicznych. Na poszczególnych powierzchniach złowiono od 349 (pow. 14, funkcjonująca tylko 1 rok) do 3 674 osobników (pow. 12). Liczba gatunków odłowionych w pułapki wahała się od 76 (pow. 13, odławiająca tylko w 2007 r.) do 247 (pow. 12). Metodami nieilościowymi wykazano dodatkowo 196 gatunków, w tym 36 nieodłowionych w pułapki. Ogółem na powierzchniach pohuraganowych w Puszczy Piskiej stwierdzono 659 gatunków Coleoptera, należących do 66 rodzin (tab. 2; szczegółowy wykaz jest w Aneksie do wersji elektronicznej niniejszej pracy na stronie www.lesne-prace-badawcze.pl lub <http://wersita.com/>). Najwięcej było przedstawicieli Staphylinidae (116 gatunków), Curculionidae (79), Carabidae (40), Chrysomelidae (37), Cerambycidae (27) i Coccinellidae (26). Liczba gatunków odłowionych na poszczególnych powierzchniach badawczych waha się od 90 (pow. 14), 92 (pow. 13) do 237 (pow. 8) i 254 (pow. 12). Na wszystkich powierzchniach badawczych stwierdzono: *Scaphisoma agaricinum* (L.), *Anthaxia quadripunctata* (L.), *Dalopius*

marginatus (L.), *Ampedus balteatus* (L.), *Sericus brunneus* (L.), *Melanotus villosus* (Geoffr.), *Athous subfuscus* (Müll.), *Cardiophorus ruficollis* (L.), *Dacne bipustulata* (Thunb.), *Enicmus transversus* (Oliv.), *Anidorus nigrinus* (Germ.), *Anaspis rufilabris* (Gyll.), *A. thoracica* (L.), *Stenurella melanura* (L.), *Strophosoma capitatum* (De Geer), *Hylobius abietis* (L.), *Hylastes ater* (Payk.), *Crypturgus cinereus* (Herbst).

Struktura dominacji, biorąc pod uwagę odłowu pułapkowe na wszystkich powierzchniach łącznie, przedstawia się następująco: eudominanty – 1 gatunek (*Anthaxia godeti* Gory et Laporte – 18,74%; fot. 3), dominanty – 1 gatunek (*A. quadripunctata* – 8,92%), subdominanty – 7 gatunków (*Enicmus transversus*, *Athous subfuscus*, *Ampedus balteatus*, *Hylastes ater*, *Dalopius marginatus*, *Scaphisoma agaricinum*, *Hylastes opacus* Er.), recedenty – 11 gatunków, subrecedenty – 605 gatunków. Porównując powierzchnie, grupy powierzchni i klasy wieku, zauważa się pewną zmienność struktury dominacji. Na poszczególnych powierzchniach badawczych najliczniejszym gatunkiem przeważnie była *A. godeti*, czasem *Enicmus transversus* (pow. 3, 4), *A. quadripunctata* (pow. 8), *Hylastes ater* (pow. 9), *Ampedus balteatus* (pow. 13), *Athous subfuscus* (pow. 14).

Wśród odłowionych okazów większość to gatunki pospolite, szeroko rozpowszechnione w Polsce. Jest jednak pewna grupa gatunków rzadziej spotykanych, bądź nie wykazywanych z Puszczy Piskiej, a nawet z całego Pojezierza Mazurskiego. Ogółem 42 gatunki stwierdzono po raz pierwszy na obszarze Pojezierza Mazurskiego: *Harpalus melancholicus* Dej., *Amara*

Tabela 2. Liczba gatunków chrząszczy z wybranych grup ekologicznych i troficznych w borach sosnowych Puszczy Piskiej [S – gatunki saproksyliczne, D – dendrofilne (ale nie saproksyliczne), G – glebowe i epigeiczne, H – hydrofilne (wodne i nadwodne), K – koprofilne, M – mycetofilne, Mr – myrmekofilne, N – nekrofilne, F – fitofagiczne na roślinności zielnej, P – drapieżne, Sf – fito- i zoosaprofagiczne, X – kambio-, ksylo- i kariofagiczne]

Table 2. Number of beetle species from selected ecological and trophic groups in the pine stands of the Piska Forest [S – saproxylic species, D – dendrophilous (but not saproxylic), G – soil and epigeic, H – hydrophilous (aquatic and semiaquatic), K – coprophilous, M – mycetophilous, Mr – myrmecophilous, N – necrophilous, F – phytophagous on herbaceous plants, P – predaceous, Sf – phyto- and zoosaprophagous, X – cambio-, xylo- i kariophagous]

Rodzina Family	Liczba gatunków Number of species	Grupa ekologiczna Ecological group								Grupa troficzna Trophic group			
		S	D	M	Mr	K	G	H	N	F	P	Sf	X
<i>Dytiscidae</i>	4							4			3	1	
<i>Carabidae</i>	40	9					29	2		1	39		
<i>Helophoridae</i>	1							1			1		
<i>Hydrophilidae</i>	9					6		3				9	
<i>Histeridae</i>	6	5			1						5	1	
<i>Leiodidae</i>	11	9		8						2		1	
<i>Scydmaenidae</i>	4	4									4		
<i>Silphidae</i>	4								4				
<i>Staphylinidae</i>	116	53		7	1	6	44	9			67		
<i>Lucanidae</i>	1	1											1
<i>Trogidae</i>	1								1			1	
<i>Geotrupidae</i>	2					2	2						
<i>Scarabaeidae</i>	19	3	2		1	12	14			4		2	2

Rodzina Family	Liczba gatunków Number of species	Grupa ekologiczna Ecological group								Grupa troficzna Trophic group			
		S	D	M	Mr	K	G	H	N	F	P	Sf	X
<i>Eucinetidae</i>	1			1			1						
<i>Scirtidae</i>	8		1					7				8	
<i>Byrrhidae</i>	2						2			2			
<i>Buprestidae</i>	15	14	1										14
<i>Eucnemidae</i>	2	2											2
<i>Throscidae</i>	2		2	2			2			2			
<i>Elateridae</i>	22	8	4	1			11			7	14	9	
<i>Lycidae</i>	2	2											2
<i>Lampyridae</i>	1						1				1		
<i>Cantharidae</i>	13	1	10							13	13		
<i>Dermestidae</i>	9	3	2						4			5	
<i>Ptinidae</i>	12	5	6	4						2		4	2
<i>Lymexylidae</i>	1	1		1									
<i>Trogossitidae</i>	2	2		1							1		
<i>Cleridae</i>	2	2									2		
<i>Dasytidae</i>	6	6									6		
<i>Malachiidae</i>	2									2			
<i>Sphindidae</i>	2	2		2									
<i>Cateretidae</i>	4		1							4			
<i>Nitidulidae</i>	23	11	4	4						10	5	8	
<i>Monotomidae</i>	7	6		6							6	1	
<i>Silvanidae</i>	4	4		2							1	2	
<i>Laemophloeidae</i>	2	2		1							1	1	
<i>Phalacridae</i>	4									4			
<i>Cryptophagidae</i>	17	10		9	1		9					9	
<i>Erotylidae</i>	5	5		5									
<i>Byturidae</i>	2									2			
<i>Cerylonidae</i>	2	2		2									
<i>Endomychidae</i>	1	1		1									
<i>Coccinellidae</i>	26	6	14	1			3	2		2	24		
<i>Corylophidae</i>	5	4		3			1					2	
<i>Latridiidae</i>	13	13		13								5	
<i>Mycetophagidae</i>	4	4		4									
<i>Ciidae</i>	8	8		8									
<i>Melandryidae</i>	7	7		4									5
<i>Mordellidae</i>	10	6		6						4			6
<i>Zopheridae</i>	2	2		1							1	1	
<i>Tenebrionidae</i>	14	11	1	5			1			2	2	7	
<i>Pythidae</i>	1	1										1	
<i>Pyrochroidae</i>	1	1									1		
<i>Oedemeridae</i>	5	2								3			2
<i>Salpingidae</i>	2	2									2	2	
<i>Anthicidae</i>	2		1				1					2	
<i>Aderidae</i>	1	1		1									1
<i>Scraptiidae</i>	6	5	1	5									5
<i>Cerambycidae</i>	27	25	1	1			1						25
<i>Chrysomelidae</i>	37		10							37			
<i>Nemonychidae</i>	1		1							1			
<i>Anthribidae</i>	5	5									1		4
<i>Rhynchitidae</i>	5		5							5			
<i>Attelabidae</i>	1		1							1			
<i>Apionidae</i>	4									4			
<i>Curculionidae</i>	79	46	13	4				1		33	2		42
Razem / Total	659	322	81	113	4	26	122	29	11	145	202	82	113

Szczegółowy wykaz w Aneksie w wersji elektronicznej na stronie www.lesne-prace-badawcze.pl lub <http://wersita.com/>
 Full list of beetle species – see Anex in electronic edition at www.lesne-prace-badawcze.pl lub <http://wersita.com/>

curta Dej., *Cryptopleurum crenatum* (Panz.), *Euconnus claviger* (Müll. et Kunze), *Metopsia similis* Zerche, *Plectophloeus nitidus* (Fairm.), *Aleochara puberula* Klug, *Lypoglossa lateralis* (Mannh.), *Phymatura brevicollis* (Kraatz), *Medon piceus* (Kraatz), *Heptaulacus testudinarius* (F.), *Cyphon ochraceus* Steph., *Scirtes*



Fot. 3. *Anthaxia godeti* Gory et Lap. (Buprestidae) – dominujący chrząszcz w drzewostanach sosnowych Puszczy Piskiej (fot. J.M. Gutowski)

Photo. 3. *Anthaxia godeti* Gory et Lap. (Buprestidae) – dominant species in pine stands of the Piska Forest



Fot. 4. Bielojad olbrzymi *Dendroctonus micans* (Kugel.) (Curculionidae) – największy przedstawiciel korników w Polsce; relikw puszczański umieszczony na Czerwonej Liście (Fot. J.M. Gutowski)

Photo 4. *Dendroctonus micans* (Kugel.) (Curculionidae) – the greatest representative of bark beetles in Poland; primeval forest relict situated on Red List



Fot. 5. *Zilora obscura* (F.) – relikw puszczański z rodziny śniadkowatych (Melandryidae) (Fot. K. Sućko)

Photo 5. *Zilora obscura* (F.) – primeval forest relict from family Melandryidae.

orbicularis (Panz.), *Hylis foveicollis* (Thoms.), *H. procerulus* (Mann.), *Dicronychus equisetioides* Lohse, *Lamprohiza splendidula* (L.), *Malthinus biguttatus* (L.), *Ptinus pilosus* (Müll.), *Ebaeus pedicularius* (L.), *Cordylepherus viridis* (F.), *Heterhelus solani* (Heer), *Epuraea variegata* (Herbst), *Cybocephalus fodori* Endr.-Y., *Rhizophagus puncticollis* (Sahlb.), *Ahasverus advena* (Waltl), *Olibrus millefolii* (Payk.), *Phalacrus championi* Guill., *Atomaria punctithorax* Reitt., *Tritoma subbasalis* (Reitt.), *Oenopia conglobata* (L.), *Cartodere constricta* (Gyll.), *Hoshihanomia perlata* (Sulz.), *Mordellistena brevicauda* (Boh.), *Spermophagus calystegiae* (Lukj. et Ter-Min.), *Luperus luperus* (Sulz.), *Clytra quadripunctata* (L.), *Cryptocephalus flavipes* F., *Lasioryhynchites caeruleocephalus* (Schall.), *Hylastes attenuatus* Er., *H. linearis* Er., *Pityophthorus morosovi* Spes. (patrz Aneks).

Wykazano 2 gatunki chronione (*Carabus granulatus* L., *C. violaceus* L.), 10 gatunków z Czerwonej Listy [*Cercyon tristis* (Ill.), *Agathidium confusum* Bris., *Plectophloeus nitidus* (Fairm.), *Stenus flavipalpis* Thoms., *Medon piceus*, *Heptaulacus testudinarius* (F.), *Rhizophagus puncticollis*, *Hoshihanomia perlata*, *Larinus sturnus* (Schall.), *Dendroctonus micans* (Kugel.) (fot. 4)] i 8 relikw puszczańskich [*Hylis procerulus* (Mann.), *Ipidia binotata* Reitt., *Zilora obscura* (F.) (fot. 5), *Prionychus melanarius* (Germ.), *Pseudocistela ceramboides* (L.), *Neomida haemorrhoidalis* (F.), *Rhyncolus sculpturatus* Waltl, *Dendroctonus micans* (fot. 4)] (Aneks).

Wśród stwierdzonych w trakcie badań, ze względu na rzadkość występowania, na uwagę zasługują: *Myrmex paykullii* Kan., *Tachyporus corpulentus* Sahlb., *Lypoglossa lateralis*, *Buprestis haemorrhoidalis* Herbst (fot. 6), *Hylis procerulus*, *Dicronychus equisetioides*, *Cybocephalus fodori*, *Rhizophagus puncticollis*, *Ahasverus advena*, *Laemophloeus muticus* (F.), *Phalacrus championi*, *Spavius glaber* (Gyll.), *Atomaria punctithorax*, *Hoshihanomia perlata*, *Anaspis bohe-*



Fot. 6. *Buprestis haemorrhoidalis* Herbst – rzadki gatunek z rodziny bogatkowatych (Buprestidae); rozwój w drzewach iglastych (fot. J.M. Gutowski)

Photo. 6. *Buprestis haemorrhoidalis* Herbst. – rare species from family Buprestidae; develops in coniferous trees.

mica Schils., *Acmaeops marginatus* (F.). Dwa z nich wymagają omówienia.

Lypoglossa lateralis – bardzo rzadko spotykany w Polsce gatunek o borealno-górskim typie rozmieszczenia; w naszym kraju znany dotąd jedynie z kilku stanowisk na południu (Sudety, Babia Góra, Wyżyna Krakowsko-Częstochowska, Bieszczady). Puszcza Piska jest pierwszym stwierdzonym stanowiskiem tego gatunku w regionie północno-wschodnim. Odłowiony zarówno w lesie referencyjnym „Szast”, jak i w lesie gospodarczym między 19 V a 14 VI 2005 r. w pułapki Moerickego.

Rhizophagus puncticolis – bardzo rzadki gatunek występujący od Japonii po Europę Środkową, o borealno-górskim typie rozszedlenia. Jest drapieżnikiem podkorowym, spotykanym przede wszystkim na drzewach liściastych. W Polsce wykazywany dotychczas jedynie z Babiej Góry i Puszczy Białowieskiej, ale przypuszczalnie szerzej rozszedlony. W Puszczy Piskiej (pow. 9) odłowiono tylko jeden okaz w pułapkę ekranową, pomiędzy 19 V a 14 VI 2005 r.

Dane faunistyczne, dotyczące niektórych gatunków odłowionych w trakcie badań zostały także wykorzystane w odrębnych publikacjach (Kubisz 2006; Kubisz et al. w druku).

Charakterystyka ekologiczna

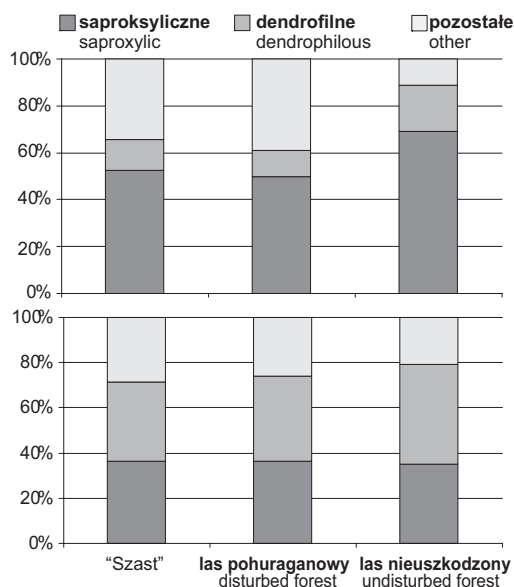
Wszystkie chrząszcze wykazane w Puszczy Piskiej przyporządkowano do określonych grup ekologicznych i troficznych, wyróżniając gatunki: S – saproksyliczne, D – dendrofilne, M – mycetofilne, Mr – myrmekofilne,

K – koprofilne i fitosaprofagi epigeiczne, G – glebowe i epigeiczne, H – hydrofilne (wodne i nadwodne), N – nekrofilne, F – fitofagiczne na roślinności zielnej, P – drapieżne, Sf – fito- i zoosaprofagiczne, X – kambio-, ksylo- i kariofagiczne. Niektóre gatunki można zaliczyć jednocześnie do dwóch grup ekologicznych. Wśród 659 gatunków wyróżniono 322 gatunki saproksyliczne (należące do 46 rodzin), 122 gatunki glebowe i epigeiczne oraz 81 gatunków dendrofilnych. Pozostałe grupy ekologiczne mają mniejszy udział. Najwięcej gatunków saproksylicznych stwierdzono wśród Staphylinidae (53 gatunki), Curculionidae (46), Cerambycidae (25), Buprestidae (14), Latridiidae (13), Nitidulidae i Tenebrionidae (po 11) (tab. 2). Procentowy udział głównych grup ekologicznych w trzech analizowanych środowiskach przedstawiono na ryc. 2. Największy udział gatunków saproksylicznych w stosunku do pozostałych grup stwierdzono w lesie nieuszkodzonym przez huragan, tam też odnotowano najmniejszy procent gatunków fitofagicznych.

Wśród grup troficznych odnotowano największy udział gatunków należących do drapieżców (203 gatunki) oraz fitofagów (145). Gatunków odżywiających się martwą substancją organiczną było mniej: kambio-, ksylo- i kariofagi – 113 gatunków, fito- i zoosaprofagi – 81 (tab. 2).

Porównanie środowisk

Zarówno w 2005, jak i w 2007 r. w lasach gospodarczych uprzątniętych po huraganie odłowiono do pułapek więcej osobników i gatunków niż w lesie referencyjnym „Szast”, jednak różnice te nie były istotne statystycznie. W 2005 r. w lasach gospodarczych odłowiono 9758 okazów chrząszczy, wśród których stwierdzono 458 gatunków (w tym 229 saproksylicznych), a w lesie referencyjnym odpowiednio 7167, 407 i 223. Wskaźnik różnorodności gatunkowej Shannona i Weavera wynosił: $H' = 4,1876$ dla lasów gospodarczych pohuraganowych i $H' = 4,0455$ dla „Szastu”. Zdecydowanie mniej osobników i gatunków złapano natomiast w lesie kontrolnym, niedotkniętym przez wiatr. Dla 2007 r., w którym badano wszystkie trzy środowiska, liczby okazów i gatunków (w nawiasie) odłowionych w tych środowiskach przedstawiają się: las gospodarczy pohuraganowy – 3492 (167), „Szast” – 1940 (130), las kontrolny – 894 (123). Liczba gatunków saproksylicznych wynosiła odpowiednio: 108, 82, 86, a wskaźnik H' : 2,0218; 2,2441; 3,1992. Łączna liczba gatunków i osobników (w nawiasach) odłowionych do pułapek (2005 i 2007 r.) w lesie uprzątniętym osiągnęła 486 (13250), a w „Szastcie” – 428 (9107). Analogiczne liczby dla gatunków saproksylicznych przedstawiają się następująco: 244 (10523) i 232 (7199). Po uwzględnieniu odłowów nieilościowych, liczby gatunków stwierdzonych w badanych



Rycina 2. Procentowy udział głównych grup ekologicznych (u góry) i troficznych (na dole) chrząszczy w porównywanych środowiskach

Figure 2. Proportion of main ecological (top) and trophic (bottom) groups of beetles in compared habitats

Tabela 3. Gatunki chrząszczy dominujące w borach sosnowych Puszczy Piskiej

Table 3. Species of Coleoptera dominating in pine stands of the Piska Forest

Gatunek Species	Udział (%) Share (%)
Las Referencyjny „Szast” „Szast” Reference Forest	
<i>Anthaxia godeti</i> Gory et Lap.	17,40
<i>Anthaxia quadripunctata</i> (L.)	9,72
<i>Enicmus transversus</i> (Oliv.)	7,90
<i>Athous subfuscus</i> (Müll.)	4,30
<i>Pityogenes chalcographus</i> (L.)	4,09
<i>Dacne bipustulata</i> (Thunb.)	3,44
<i>Mordella holomelaena</i> Apfelb.	3,05
<i>Scaphisoma agaricinum</i> (L.)	2,88
<i>Dalopius marginatus</i> (L.)	2,46
<i>Ampedus balteatus</i> (L.)	2,17
Las gospodarczy pohuraganowy Disturbed managed forest	
<i>Anthaxia godeti</i> Gory et Lap.	20,91
<i>Anthaxia quadripunctata</i> (L.)	8,91
<i>Hylastes ater</i> (Payk.)	4,49
<i>Ampedus balteatus</i> (L.)	3,86
<i>Athous subfuscus</i> (Müll.)	3,53
<i>Hylastes opacus</i> Er.	3,02
<i>Hylurgus ligniperda</i> (F.)	2,74
<i>Hylobius abietis</i> (L.)	2,47
<i>Dalopius marginatus</i> (L.)	2,32
<i>Sericus brunneus</i> (L.)	2,15
Las gospodarczy nieuszkodzony Undisturbed control stands	
<i>Ampedus balteatus</i> (L.)	19,07
<i>Sericus brunneus</i> (L.)	10,05
<i>Athous subfuscus</i> (Müll.)	9,59
<i>Dalopius marginatus</i> (L.)	4,97
<i>Trixagus dermestoides</i> (L.)	4,85
<i>Enicmus transversus</i> (Oliv.)	2,71
<i>Stenurella melanura</i> (L.)	2,71
<i>Scaphisoma agaricinum</i> (L.)	2,60
<i>Anaspis rufilabris</i> (Gyll.)	2,37
<i>Anaspis thoracica</i> (L.)	2,26

trzech środowiskach wynoszą: las uprzętnięty – 498, „Szast” – 467, las kontrolny – 141.

Struktura dominacji w „Szańcu” różni się nieco od tej zaobserwowanej w lesie gospodarczym uszkodzonym przez huragan, a zupełnie odbiega od stwierdzonej w lesie nieuszkodzonym (leśnictwo Snopki) (tab. 3). Na powierzchniach w leśn. Snopki (pow. 13 i 14) wśród gatunków dominujących brak zupełnie kwietniczków: *A. godeti* i *A. quadripunctata*, które w pozostałych dwóch grupach mają status eudominantów lub dominantów. Są też inne, znaczące różnice w składzie gatunkowym i udziale gatunków najliczniejszych.

Analizując udział głównych grup ekologicznych w zgrupowaniach chrząszczy (ryc. 2) zauważa się znaczne podobieństwo między „Szastem” i lasami uprzętniętymi po huraganie oraz wyraźną różnicę tego obiektu w stosunku do lasów nieuszkodzonych przez wiatr.

Wskaźnik podobieństwa pomiędzy zgrupowaniem wszystkich gatunków występujących w lesie referencyjnym „Szast” i w uprzętniętych drzewostanach pohuraganowych wynosił 0,67, pomiędzy „Szastem” a drzewostanami nieuszkodzonymi – 0,35, oraz pomiędzy drzewostanami uprzętniętymi a nieuszkodzonymi przez wiatr – 0,31. W odniesieniu do saproksylicznych gatunków Coleoptera podobieństwo było wyższe, ale miało podobny charakter; odpowiednio: 0,74; 0,47; 0,44.

Dla powierzchni funkcjonujących w obu latach nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic w liczbie odłowionych okazów (dla całości Coleoptera), ani pomiędzy latami, ani pomiędzy lasem referencyjnym „Szast” i lasami gospodarczymi. Jedynie całkowita liczba gatunków była istotnie wyższa w roku 2005 (test *t* dla powtórzonych pomiarów; $t = 3,97$; $p = 0,0003$). Nie stwierdzono również istotnych statystycznie różnic ani pomiędzy powierzchniami w obrębie poszczególnych lat, ani też pomiędzy lasem referencyjnym „Szast”, lasami gospodarczymi i lasami nieuszkodzonymi przez huragan. Jedyna istotna różnica w liczbie odłowionych okazów była pomiędzy kolejnymi datami odłowów w obrębie poszczególnych powierzchni badawczych i lat. Wynikało to z tego, że największa liczba gatunków i okazów odławiana była na przełomie maja i czerwca i stopniowo spadała w kolejnych sesjach odłownych.

Jeżeli chodzi o gatunki saproksyliczne na powierzchniach funkcjonujących w obu latach, to ich liczba w roku 2005 (rozpatrując poszczególne próby) była istotnie wyższa w lesie referencyjnym „Szast” niż w lesie gospodarczym ($F_{1,12} = 5,75$; $p = 0,037$). Łączna liczba gatunków była natomiast nieco wyższa w lesie referencyjnym „Szast”, zarówno w roku 2005, jak i w roku 2007. Może wynikać to z istotnej korelacji pomiędzy udziałem martwego drewna w całkowitej miąższości drzewostanu a liczbą gatunków chrząszczy saproksylicznych ($R^2 = 0,49$; $p > 0,0001$). W modelu tym uwzględniono datę kontroli pułapek jako czynnik losowy. Sam udział martwego drewna wyjaśniał 15% zmienności liczby gatunków saproksylicznych ($p = 0,0002$). W roku 2007 nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic pomiędzy wszystkimi trzema rodzajami powierzchni ($F_{2,9} = 2,1$; $p = 0,20$). Dla powierzchni funkcjonujących w obu okresach liczba gatunków saproksylicznych była istotnie wyższa w roku 2005 w porównaniu z rokiem 2007 (test *t* dla powtórzonych pomiarów; $t = 4,29$; $p = 0,0001$), chociaż liczba odłowionych okazów była podobna. Różnice pomiędzy latami pod względem liczby gatunków saproksylicznych były istotne, za-

równy w lesie referencyjnym „Szast” ($t = 2,16$; $p = 0,046$), jak i w lasach zagospodarowanych ($t = 4,25$; $p = 0,0005$). Nie stwierdzono natomiast istotnych statystycznie różnic pod względem liczby odłowionych okazów gatunków saproksylicznych pomiędzy latami i powierzchniami.

Sukcesja fauny

Trzyletni okres badań, z odłowami w pierwszym (2005) i ostatnim (2007) roku, umożliwił odnotowanie pewnych zmian w liczebności niektórych gatunków. Na rycinie 3 przedstawiono zmiany udziału 9 gatunków dominujących na powierzchniach, które funkcjonowały w obu sezonach. W przypadku eudominanta *Anthaxia godeti* (fot. 3) nastąpił wyraźny wzrost liczebności, zarówno w lesie referencyjnym „Szast”, jak i w lesie gospodarczym, uprzątniętym po huraganie. Wzrost liczebności odnotowano też u drugiego gatunku kwietniczka *A. quadripunctata* i przedstawiciela schylikowatych *Mordella holomelaena* Apfelb. Natomiast spadek liczebności stwierdzono dla *Enicmus transversus*, *Ampedus balteatus*, *Athous subfuscus*, *Hylastes ater*, *H. opacus* i *Hylobius abietis* (L.). Rozpatrując łącznie wszystkie gatunki, odnotowano znaczny spadek liczby gatunków i osobników, przy czym większy spadek obu tych parametrów odnotowano w lesie referencyjnym „Szast”.

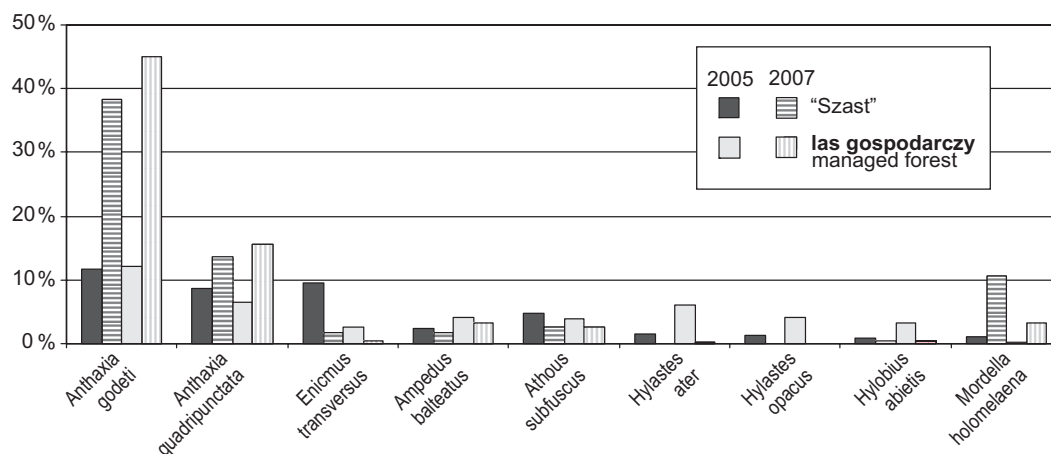
Łącznie na czterech badanych powierzchniach (2, 5, 7, 12) odłowiono w 2005 i 2007 r. 419 gatunków, w tym 234 saproksyliczne. W 2005 r. wpadło do pułapek 360 gatunków (207 saproksylicznych), a w 2007 r. – tylko 218 (135). W odniesieniu do liczby gatunków saproksylicznych o różnicach między pierwszym i trzecim rokiem odłowu świadczą też następujące dane: Coleoptera odłowione tylko w 2005 r. – 99 gatunków, tylko w 2007 – 27 gatunków, gatunki wspólne w obu latach – 108.

Większość spośród chrząszczy kserotermofilnych oraz rzadkich gatunków terenów otwartych (*Ebaeus pedicularius*, *Oedemera flavipes* (F.), *Cryptocephalus laetus* F., *Lebia cruxminor* (L.), *Phalacrus championi* Guill.) znaleziona została tylko w 2005 r., a w 5. roku po huraganie już ich nie odnotowano.

Wskaźnik różnorodności gatunkowej Shannona i Weavera, obliczony dla tych powierzchni, w ciągu tych 3 lat obniżył się wyraźnie: dla całości Coleoptera – $H' = 4,12 \rightarrow 2,46$, dla chrząszczy saproksylicznych – $H' = 3,62 \rightarrow 2,16$.

Skuteczność pułapek

Najwięcej osobników w przeliczeniu na jedną pułapkę (łowność) zловиły trójkątne pułapki barierowe, niewiele im ustępowały pułapki Moerickego, zdecydowanie mniej osobników wpadło do pułapek typu „Netocia”. Pod względem liczby odłowionych gatunków najskuteczniejsze były pułapki trójkątne (454 gatunki), a pozostałe dwa typy miały taką samą, znacznie niższą skuteczność (po 236 gatunków). Jednak analizy przeprowadzone z wykorzystaniem typu pułapki jako czynnika losowego wykazały, że nie miał on wpływu na liczbę odłowionych gatunków, choć miał istotny wpływ na liczbę odłowionych okazów. W roku 2005 stwierdzono istotnie niższą liczbę okazów odławianych w pułapki typu „Netocia” ($F_{2,212} = 8,08$; $p = 0,0004$). Liczba okazów odłowionych w ten typ pułapki była istotnie niższa zarówno w porównaniu z pułapkami barierowymi trójkątnymi, jak i pułapkami Moerickego (test post-hoc Tukeya dla prób o różnej liczebności; $p = 0,009$ i $p = 0,0004$ odpowiednio dla obu typów pułapek). Natomiast w roku 2007 istotnie więcej okazów odłowiono w pułapki Moerickego ($F_{2,33} = 9,64$; $p = 0,0005$). Liczba okazów odłowionych w ten typ pułapki była istotnie wyższa, zarówno w porównaniu z pułapkami barierowymi



Rycina 3. Zmiany udziału gatunków dominujących na powierzchniach pohuraganowych w Puszczy Piskiej w latach 2005–2007

Figure 3. Changes of proportion of dominant species on windthrow areas in the Piska Forest, in 2005–2007

wymi, jak i pułapkami typu „Netocia” (test post-hoc Tukeya dla różnych N; $p = 0,01$ i $p = 0,0005$ odpowiednio dla obu typów pułapek). Efekt wpływu pułapki na liczbę odłowionych okazów był istotny w roku 2007 tylko dla powierzchni „Szast” i lasów zagospodarowanych, natomiast nie uwidocznił się w lesie kontrolnym. Typ pułapki nie miał istotnego wpływu na liczbę odławianych gatunków.

Łącznie do pułapek złowiono w 2005 r. 578 gatunków, a w 2007 r. – 259 gatunków; w sumie w ciągu tych dwóch lat – 625 gatunków z 67 rodzin. Wyłącznie do pułapek trójkątnych wpadły 143 gatunki, do Moerickiego – 99 gatunków, a do „Netocia” – 63 gatunki.

Charakterystyka martwego drewna jako środowiska życia saproksylicznych organizmów

Miaższość martwego drewna (uwzględniając również część podziemną) na powierzchniach badawczych w P. Piskiej była bardzo zróżnicowana. W przeliczeniu na 1 ha wahała się od 7,8 (pow. 13 w drzewostanie dojrzałym, nieuszkodzonym przez wiatr) do 267,1 m³/ha (pow. 1 w „Szaście”) (tab. 4). Najwyższa była w drzewostanach powyżej 80 lat w lesie referencyjnym „Szast” (pow. 1, 2, 3), gdzie osiągała od 195,2 do 267,1 m³/ha, nieco niższa w młodszych drzewostanach tego obiektu (pow. 4, 5, 6) – od 84,8 do 112,7 m³/ha. W pohuraganowych drzewostanach gospodarczych II klasy wieku (pow. 12) miaższość martwego drewna wynosiła 28,1 m³/ha, a w drzewostanach starszych (pow. 7, 8, 9) –

od 37,4 do 67,8 m³/ha. Najmniej martwego drewna odnotowano w drzewostanach kontrolnych, nieuszkodzonych przez wiatr. W starodrzewie (pow. 13) miaższość tego drewna wynosiła 7,8 m³/ha, przy czym składały się na nią głównie pniaki (nadziemna część martwego drewna wynosiła zaledwie 0,5 m³/ha). W drzewostanie II klasy wieku (pow. 14) miaższość martwego drewna wynosiła 15 m³/ha, jednak i tu składały się na nią prawie wyłącznie pniaki (nadziemna część martwego drewna wynosiła zaledwie 1,1 m³/ha) (tab. 4). W drzewostanach pohuraganowych uprzątniętych oraz w kontrolnych nie było stojących drzew martwych i złomów ani grubowymiarowej leżaniny, a główna masa martwego drewna skoncentrowana była w pniakach i w drobnowymiarowej leżaninie.

W ogólnej masie martwego drewna dominowała sosna zwyczajna; na niektórych powierzchniach był to gatunek jedyny. Na pow. 3, 7, 8, 9 i 13 występowało ponadto martwe drewno świerka, a na pow. 12 również niewielka ilość drewna brzozy brodawkowatej. Większość martwego drewna pochodziła z huraganu w 2002 r., znacznie mniej było materiału starszego, mocniej rozłożonego, a jeszcze mniej świeżego, z ostatnich 2 lat.

Charakterystyka drzewostanu, jako potencjalnej bazy martwego drewna

Miaższość drzew żywych na powierzchniach w lesie referencyjnym „Szast” wynosiła od 15,6 do 151 m³/ha w drzewostanach starszych i od 11,7 do 29,2 m³/ha w drze-

Tabela 4. Sumaryczna miaższość (m³/ha) drzew żywych oraz martwego drewna na wybranych powierzchniach badawczych w Puszczy Piskiej

Table 4. Total volume (m³/ha) of living trees and deadwood on the selected study plots in the Piska Forest

Obiekt Object	Klasa wieku Stand age	Numer powierzchni Number of study plot	Miaższość drzew żywych Volume of living trees	Miaższość martwego drewna Volume of deadwood		
				część nadziemna over ground part	część podziemna underground part	razem total
„Szast”	≥V ≥81 years old	1	15,6	253,2	13,9	267,1
		2	66,5	195,2	19,2	214,3
		3	151,0	173,9	21,4	195,2
		średnio / average	77,7	207,4	18,2	225,5
	II 21–40 years old	4	29,2	78,8	6,0	84,8
		5	16,1	80,0	6,0	86,0
6		11,7	106,6	6,1	112,7	
	średnio / average	19,0	88,5	6,0	94,5	
Las gospodarczy Managed forest	≥V ≥81 years old	7	78,4	8,30	29,1	37,4
		8	155,3	16,4	35,4	51,8
		9	77,4	14,4	53,4	67,8
		średnio / average	103,7	13,3	39,3	52,3
	II 21–40 years old	12	21,6	7,6	20,5	28,1
Drzewostan kontrolny Control stand	V 81–100 years old	13	431,4	0,6	7,3	7,8
	II 21–40 years old	14	brak danych no data	1,1	13,8	15,0

wostanach młodszych (tab. 4). W drzewostanach powyżej 80 lat, uprzętniętych po huraganie, miąższość wynosiła od 78,4 do 155,3 m³/ha, a w młodszych (pomiar tylko na jednej powierzchni) – 21,6 m³/ha. Miąższość drzewostanu kontrolnego (starodrzewu) wynosiła 431,4 m³/ha, w tym miąższość sosny – 376,3 m³/ha, a świerka – 55,1 m³/ha.

Drzewa o średnicy równej lub większej niż 40 cm występowały sporadycznie (pow. 3 – 5 drzew, pow. 8 – 8 drzew). Jedynie na powierzchni kontrolnej w starodrzewie (pow. 13) było ich więcej – 32 drzewa. W drzewostanach pohuraganowych, oprócz sosny, na wszystkich powierzchniach występował również świerk, którego udział był znaczący na pow. 3 w „Szaście” (15,7 m³/ha) oraz na pow. 8 i 9 w lesie uprzętniętym. Niewielką miąższość miały żywe buki w drzewostanach na pow. 2, 3 i 7 oraz brzozy na pow. 4, 5, 6 i 7.

5. Dyskusja

Wykazana liczba gatunków – 659 (ok. 10% fauny Polski) – jest stosunkowo wysoka, jak na tak krótki okres badań i niewielki obszar. Niewątpliwie miało na to wpływ zastosowanie różnych rodzajów pułapek, ich duża liczba i odłowy przez cały sezon vegetacyjny. Badane tereny obejmują jednorodne, dość mocno odmłodzone drzewostany na ubogim siedlisku (bór świeży). Dlatego też nie należało się tutaj spodziewać zbyt wielu interesujących znalezisk z punktu widzenia faunistyki. Tym niemniej, takie interesujące gatunki zostały odnalezione. Sama Puszcza Piska nie była nigdy objęta szerszymi planowymi badaniami chrząszczy, stąd wiele nawet pospolitych gatunków na tym terenie zostało stwierdzonych po raz pierwszy; 42 z nich nie były dotąd znane z całego Pojezierza Mazurskiego (sensu Burakowski et al. 1983). Wśród wykazanych gatunków chrząszczy 322 można zaliczyć do saproksylicznych (tab. 2, Aneks). To więcej niż wykazano w podobnych badaniach z Puszczy Białowieskiej (293) lub z Biebrzańskiego Parku Narodowego (270) (Gutowski et al. 2006). Należy to przypisać intensywności prowadzonych tutaj badań, a nie rzeczywistemu większemu bogactwu fauny. Potwierdzeniem tego założenia może być też mniejszy udział wśród chrząszczy znalezionych w P. Piskiej tzw. reliktywów puszczańskich związanych z borami sosnowymi. Na 29 takich gatunków specyficznych dla borów sosnowych Polski (Gutowski et al. 2006; niniejsza praca), w Puszczy Białowieskiej występuje 23, w Biebrzańskim P.N. – 9, a w P. Piskiej – 8. Nie uwzględniono tu *Tachyporus corpulentus* Sahlb. (Staphylinidae), podanego w pracy Gutowskiego et al. (2006), z uwagi na powtarzające się obserwacje świadczące o jego występowaniu także w środowiskach antropogenicznie zmie-

nionych, nawet otwartych (Andrzej Melke – inf. listowna). Również stosunkowo niewielka jest w P. Piskiej liczba gatunków z „Czerwonej listy” (10) i prawnie chronionych (2) (Aneks).

Wśród gatunków odłowionych w trakcie badań wyróżnić można grupę chrząszczy synantropijnych: *Stegobium paniceum* (L.), *Monotoma picipes* Herbst, *Ahasverus advena* (Waltl), *Cryptolestes ferrugineus* (Steph.), *Cryptophagus saginatus* Sturm, *Atomaria apicalis* Er., *A. lewisi* Reitt., *A. linearis* Steph. – R, *Cartodere nodifer* (Westw.), *Latridius minutus* (L.), *Alphitobius diaperinus* (Panz.), *Cassida nebulosa* L. – R, *Ceutorhynchus syrtes* Germ. Gatunki oznaczone gwiazdką (*) bywają spotykane w wolnej przyrodzie, choć bardzo rzadko. Może to świadczyć o próbach ich ekspansji ze środowisk synantropijnych do naturalnych. Gatunki oznaczone literą „R” to szkodniki upraw rolniczych (głównie buraków cukrowych), które są ich głównym środowiskiem. Większość gatunków synantropijnych znajdowano na terenach uprzętniętych po huraganie. Oprócz tego na liście są gatunki koprofagiczne, związane przede wszystkim z odchodami bydła (np. niektóre gatunki *Aphodius*). Ich obecność w środowisku leśnym jest raczej przypadkowa (loty dyspersyjne?), gdyż w odchodach zwierząt leśnych nie występują. Znany jest fakt, że gatunki rozwijające się w środowiskach nietrwałych, pojawiających się w ekosystemach krótko, efemerycznie, wykształciły ewolucyjną zdolność szybkiej i dalekiej dyspersji (Jonsson et al. 2005). Do takich gatunków niewątpliwie należą koprofagi.

Zaskakująca jest też, zważywszy na leśny charakter badanego obszaru, obecność gatunków wyraźnie kserotermofilnych (*Dolichosoma lineare* (Rossi), *Ebaeus pedicularius*, *Oedemera flavipes*, *Anaspis brunnipes* (Muls.), *Cryptocephalus laetus*), związanych z otwartymi terenami o takim charakterze. Okazuje się, że środowiska odpowiednie do ich bytowania znajdują się zarówno na terenach uprzętniętych po huraganie, jak i w lesie referencyjnym „Szast” (Aneks). Oznacza to, że naturalne zaburzenia stwarzają warunki dla przeżycia w terenach leśnych nawet dla tak wymagających pod względem światła i ciepła gatunków jak cztery pierwsze z wyżej wymienionych, bowiem jedynie *C. laetus* znaleziony został tylko w lesie gospodarczym. Warto wspomnieć, że *E. pedicularius*, *O. flavipes* i *C. laetus* to gatunki rzadkie w Polsce. Z ciekawszych, rzadkich gatunków występujących na terenach otwartych (lub obrzeżach lasów) można jeszcze wymienić: *Lebia cruxminor*, *Phalacrus championi* Guill. *Mordellistenula perrisi* (Muls.), z których jedynie drugi znaleziony został tylko w lesie gospodarczym. Występowanie tych gatunków na terenach pohuraganowych jest dowodem na to, że naturalne zaburzenia stwarzają w lesie środowiska odpowiednie dla egzystencji zagrożonych gatun-

ków terenów otwartych, wskazuje też na ewolucyjne przystosowanie takich gatunków do bytowania w krajobrazie leśnym.

Spośród gatunków uznawanych w leśnictwie za poważne szkodniki drzewostanów, w trakcie badań stwierdzono następujące: *Phaenops cyaneus* (F.), *Agrilus viridis* (L.), *Elateroides dermestoides* (L.), *Tetropium castaneum* (L.), *Tomicus piniperda* (L.). Żaden z nich nie występował w wysokiej liczebności, wręcz przeciwnie – odnotowano jedynie pojedyncze lub nieliczne okazy. Częściej spotykano jedynie szkodnika upraw – *Hylobius abietis*, ale jego liczebność była wyraźnie wyższa w lasach gospodarczych niż w „Szańcie” i ponadto w trakcie trzech lat trwania obserwacji wyraźnie się zmniejszyła (ryc. 3). Według doniesień literaturowych (Rutkiewicz 2007), w pierwszym i drugim roku po zaburzeniu na powierzchniach pohuraganowych odnotowano liczniejszy pojaw *Monochamus galloprovincialis pistor* (Germ.), *Pissodes pini* (L.), *Tomicus minor* (Hart.) i *T. piniperda*, które jednak nie miały znaczenia gospodarczego. Na brak masowych pojavów wspomnianych kambiofagów miał prawdopodobnie wpływ termin huraganu. Większość gatunków uważanych za szkodniki, z uwagi na wiosenny ich pojaw, zakończyła już swoją aktywność. Letnie upały spowodowały szybkie przesuszenie kambium, sprawiając, że niejednokrotnie materiał taki w ogóle nie był zasiedlany przez owady. W następnym roku powalone lub złamane drzewa nie były już atrakcyjne jako pokarm dla leśnych szkodników, natomiast były stopniowo zasiedlane przez inne gatunki owadów saproksylicznych, nie powodujących szkód w drzewostanach. O tym, że materiał z jesiennych i zimowych huraganów jest chętniej zasiedlany przez korniki, wspominają Bouget i Duelli (2004). Nasłonecznienie i przesuszenie materiału pohuraganowego w P. Piskiej ogranicza potencjalne występowanie wielu gatunków wymagających do swego rozwoju materiału zacienionego i o większej wilgotności. Dotyczy to zwłaszcza gatunków związanych z grzybami.

Postawiona na wstępie hipoteza robocza została w tym etapie badań zweryfikowana negatywnie. Okazało się, że aktualnie liczba gatunków i osobników analizowanych chrząszczy jest zbliżona w lesie referencyjnym „Szast” i w lasach uprzętniętych po huraganie. Jeszcze mniej gatunków i osobników odnotowano w lesie nieuszkodzonym przez wiatr (kontrolnym). Na uzyskany obraz ma niewątpliwie wpływ pojawienie się na badanym obszarze gatunków nieleśnych, typowych dla terenów otwartych. Wskaźnik różnorodności gatunkowej Shannona-Weavera, dla wszystkich chrząszczy kształtuje się w badanych środowiskach P. Piskiej na stosunkowo wysokim poziomie (por. Gutowski 1995), przy czym różnorodność jest zdecydowanie wyższa w drzewostanach nieuszkodzonych przez wiatr. Należy

odnotować, że wskaźnik ten wyliczony na podstawie danych zebranych w roku 2005 był znacznie wyższy niż obliczony dla roku 2007. Może to oznaczać, że po zaburzeniu wciąż jeszcze trwają procesy degradacyjne, powodujące, że regeneracja fauny Coleoptera jeszcze się nie rozpoczęła. O głębokości zmian ekosystemu świadczy m.in. udział takich gatunków, jak *Anthaxia godeti* i *A. quadripunctata*, których liczebność w drzewostanach kontrolnych jest niska, a w pohuraganowych – bardzo wysoka, przy czym w piątym roku po huraganie ich udział wzrósł w stosunku do obserwowanego w trzecim roku (ryc. 3). Skłodowski (2007b) stwierdził, na podstawie analizy liczebności biegaczowatych, że jeszcze rok po zaburzeniu proces degradacji ekosystemu, zapoczątkowany uszkodzeniami drzewostanów w 2002 r. pogłębiał się na skutek przesuszenia ściółki na powierzchniach pohuraganowych.

Sądzymy, że w przypadku naturalnych zaburzeń, do których można zaliczyć m.in. pożary i huragany, nie należy mówić o cofnięciu się sukcesji ekosystemu (Skłodowski 2007b). Lokalne zmiany zachodzące wśród roślin, zwierząt i grzybów są naturalnym przejawem funkcjonowania lasu. Zaburzenia takie zwiększają skalę zróżnicowania ekosystemu, jest to tylko kwestia skali rozpatrywania zjawiska (patrz też Bouget i Duelli 2004).

W 2005 r. liczba gatunków chrząszczy saproksylicznych w „Szańcie”, rozpatrując poszczególne próby, była wyższa niż w lesie gospodarczym, natomiast w 2007 r. nie stwierdzono różnic pomiędzy „Szastem”, lasem zagospodarowanym i lasem kontrolnym. Dystans (w sensie ekologicznym, mówiący o zaawansowaniu procesów sukcesyjnych) pomiędzy lasami nieuszkodzonymi przez wiatr i uszkodzonymi jest znacznie większy niż między lasem referencyjnym „Szast” i lasami gospodarczymi, uprzętniętymi po huraganie. Jednak skutki zaburzenia są wyraźniejsze i głębsze w lesie gospodarczym niż w lesie, gdzie pozostawiono wiatrołomy i wiatrowały na miejscu.

Większy udział chrząszczy (rozpatrując łącznie wszystkie powierzchnie) w lasach gospodarczych niż w lesie referencyjnym mógłby się wydawać zaskakujący. Jednak uwzględnienie w 2007 r. w badaniach również drzewostanów nieobjętych huraganem pokazuje, że jest to sytuacja całkiem normalna.

W lesie bez zaburzenia, a przy tym ubogim w martwe drewno, liczba gatunków i liczebność osobników są znacznie niższe niż w krajobrazie po wielkoobszarowym zaburzeniu.

Zaburzenie zwiększa liczbę występujących gatunków i ich liczebność, m.in. na skutek napływu taksonów związanych z terenami otwartymi, często nawet nieleśnych. Zaburzenie oddziałuje mocniej, gdy na taki teren wkracza człowiek z zabiegami uprzętnającymi i sztucznym odnowieniem lasu. Nawet w odniesieniu do gatunków saproksylicznych wyniki te dają się w znacz-

nej części wytłumaczyć biologią rozpatrywanych chrząszczy. Otóż w lasach gospodarczych w dalszym ciągu pozostaje wiele zasiedlonego przez nie materiału lęgowego w postaci gałęzi, pniaków, karp itp. Dodatkowo teren taki, jako bardziej nasłoneczniony i otwarty, stanowi dogodny i atrakcyjny miejsce dla wielu gatunków z analizowanych rodzin, a zwłaszcza dla bogatkwatych i kózkowatych, które są bardzo ciepłolubne. Otwarta przestrzeń ułatwia nieskrepowany lot, co może zwiększać prawdopodobieństwo wpadania do pułapek, zwłaszcza barierowych (F, Nt). Z obserwacji terenowych wynika, że w lasach gospodarczych, po huraganie, aż do chwili obecnej (2008 r.), pojawia się więcej świeżo obumarłych drzew, co jest ubocznym skutkiem prowadzonych prac uprzętających i odnowieniowych, a także spowodowane jest wywracaniem osłabionych i odsoniętych drzew przez kolejne wichury. Ponadto tereny te zasilane są, dzięki migracji, przez chrząszcze wywodzące się z sąsiadującego lasu referencyjnego „Szast”. Trzeba też wziąć pod uwagę fakt, że cykl rozwojowy wielu gatunków trwa nawet kilka lat, dlatego też efekty nagromadzenia potencjalnego materiału lęgowego dla szeregu saproksylicznych Coleoptera można obserwować nieco później. Z drugiej strony wskutek sztucznego bądź naturalnego odnowienia dna lasu jest bardziej zacienione, co ogranicza występowanie gatunków terenów otwartych. Wobec tego potwierdzenie założonej na wstępie hipotezy będzie możliwe dopiero w przyszłości. Konieczne są więc dalsze badania.

Nieco inne wyniki w odniesieniu do korników uzyskano w Szwajcarii, w uszkodzonych przez wiatr w 1990 r. świerczynach, gdzie zarówno liczba gatunków, jak i osobników była wyższa w drzewostanach nieuprzętniętych (Wermelinger et al. 1996). Trzeba jednak zwrócić uwagę na fakt, że badania szwajcarskie dotyczą różnych od polskich warunków geograficznych, fizjograficznych (góry) oraz innego gatunku w drzewostanie (świerk). W analizowanym materiale z Puszczy Piskiej same korniki były też, podobnie jak całość chrząszczy, liczniej i w większej liczbie gatunków odławiane w lesie gospodarczym.

Wzrost liczby gatunków na powierzchniach pohuraganowych w stosunku do powierzchni kontrolnych wykazano w odniesieniu do badanych w Puszczy Piskiej ptaków lęgowych (Żmichorski 2008) oraz chrząszczy z rodziny Carabidae (Skłodowski 2007b). Drugi z autorów stwierdza, że huragan (jeżeli nie usuwamy drewna) nie niesie dla ekosystemu tak drastycznych zmian, jak zręby zupełne. Znajduje to częściowe potwierdzenie w naszych badaniach nad wszystkimi Coleoptera, w których powierzchniach pohuraganowych uprzętnięte można w kilku przypadkach traktować jak zręby zupełne. Zmiany tam zaobserwowane są większe niż te w lesie

referencyjnym „Szast” w stosunku do lasów nieuszkodzonych przez wiatr.

Skłodowski i Duda (2007) oraz Garbalińska i Skłodowski (2008) wykazali, że w drzewostanach zniszczonych przez huragan osobniki *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba), *Carabus arcensis* Herbst i *C. violaceus* są średnio mniejsze niż w drzewostanach nieuszkodzonych przez wiatr. Podobną różnicę w wielkości *Alosterna tabacicolor* (De Geer) (Cerambycidae) odnotowano przy porównaniu naturalnych grądów w Białowieckim Parku Narodowym z drzewostanami użytkowanymi gospodarczo na tym siedlisku (Gutowski 1986). Jest to dowód na to, że rozległe naturalne zaburzenia, bądź gospodarka człowieka, mogą wpływać nie tylko na zmiany składu i liczebności gatunków, ale także na wielkość osobników. Należy odnotować, że niektóre gatunki, w zależności od ich biologii, mogą reagować na takie zaburzenia wzrostem wielkości, jak np. *Pterostichus niger* (Schall.) (Garbalińska, Skłodowski 2008).

Interesująco przedstawia się porównanie Puszczy Piskiej i badanych trzech środowisk do borów innych obiektów przyrodniczych w Polsce (Puszcza Białowiecka, Biebrzański Park Narodowy, Bory Tucholskie, Puszcza Kozińska, Nadl. Świerkianiec) (Gutowski et al. 2006). Wskaźniki podobieństwa okazały się bardzo niskie. Stosunkowo najwyższy (około 32%) odnotowano między zgrupowaniami chrząszczy Puszczy Piskiej i Biebrzańskiego P.N. (tab. 5). Spośród badanych środowisk najmniej od borów innych regionów Polski różniły się powierzchnie w lesie referencyjnym „Szast”, a najbardziej – uprzętnięte powierzchnie pohuraganowe.

Waloryzacja przyrodnicza na podstawie trzech różnych metod (Gutowski et al. 2006) pozwala uplasować Puszcę Piską (jako całość) na V miejscu, po P. Białowieckiej, Biebrzańskim P.N., lesie referencyjnym „Szast” i Borach Tucholskich, a przed P. Kozińską i Nadl. Świerkianiec (tab. 6). Według tej syntetycznej oceny „Szast” znalazł się na III miejscu, lasy pohuraganowe uprzętnięte na VIII, a nieuszkodzone przez huragan – na IX miejscu. Analiza ta ukazuje spore (w przyszłości prawdopodobnie rosnące) znaczenie lasu referencyjnego „Szast”, na tle generalnie ubogiej Puszczy Piskiej, dla ochrony bogactwa gatunkowego chrząszczy. Bogactwo gatunkowe wielu grup chrząszczy saproksylicznych, zwłaszcza tych związanych z nadrzewnymi grzybami, jest wg Bouget i Duelli (2004) najwyższe około 10 lat po śmierci drzew. W borealnych świerczynach największe bogactwo gatunkowe chrząszczy obserwuje się 5–20 lat po śmierci drzew (Sippola et al. 2002). Warto odnotować fakt, że drzewostany nieuszkodzone przez wiatr znalazły się na ostatnim miejscu waloryzowanych obiektów, co wskazuje na pozytywne oddziaływanie na różnorodność biologiczną chrząszczy nawet powierzchni pohuraganowych uprzętniętych i zagospodarowanych.

Dodatkowym wskaźnikiem leśnego charakteru fauny chrząszczy może być procentowy udział gatunków saproksylicznych w stosunku do wszystkich występujących na danym terenie (ryc. 4). Wskaźnik ten jest dla Puszczy Piskiej bardzo niski (49,3%) i odbiega od wymienionych wcześniej obiektów przyrodniczych (63,8–76,7%). W obrębie samej Puszczy największy

udział tych chrząszczy był w drzewostanach nieuszkodzonych przez wiatr, następnie w lesie referencyjnym „Szast”, a najmniejszy – w drzewostanach pohuraganych uprzętniętych. Udział ten niewiele się różni w zależności od klasy wieku drzewostanu – w drzewostanach 20–40-letnich wynosi 51,8%, a dla co najmniej 80-letnich – 52,8%.

Tabela 5. Podobieństwo (%) zgrupowań chrząszczy borów sosnowych Puszczy Piskiej i innych obiektów przyrodniczych w Polsce

Table 5. Similarity (%) between beetle communities of particular objects

Obiekt* Object*	Drzewostany Puszczy Piskiej / Stands of Piska Forest			
	„Szast”	uszkodzone disturbed stands	nieuszkodzone undisturbed control stands	ogółem total
Puszcza Białowieska Białowieża Primeval Forest	42,29	40,60	33,45	28,78
Biebrzański Park Narodowy Biebrza National Park	44,70	42,19	31,77	31,99
Bory Tucholskie Tuchola Woods	45,86	42,81	34,06	27,83
Puszcza Kozienicka Kozienicka Forest	42,80	39,18	31,44	26,11
Nadl. Świerklaniec Świerklaniec Forest District	41,34	36,34	39,23	23,57

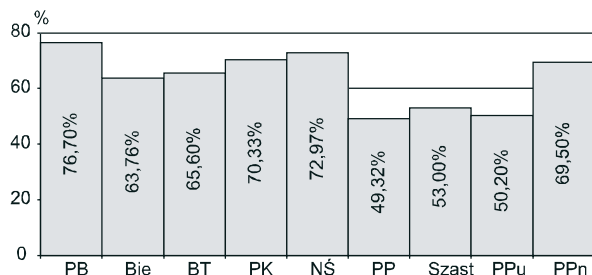
* skład zgrupowań chrząszczy w tych obiektach wg Gutowski et al. 2006
beetle communities in these objects after Gutowski et al. 2006

Tabela 6. Waloryzacja borów sosnowych na podstawie gatunków chrząszczy

Table 6. Valorization of pine forests based on the occurrence of the Coleoptera species

Obiekt Object	Bezwzględna (i procentowa w stosunku do najwyższej stwierdzonej) wartość wskaźnika oraz pozycja w rankingu (liczba rzymska) według metody: Absolute (and proportional in relation to the highest recorded) value of the index, and rank (Roman numeral) according to the method of:			Średnia pozycja w rankingu na podstawie trzech metod (liczba rzymska) oraz średnia procentowa wartość ogólnego wskaźnika waloryzacyjnego (w nawiasie) Mean rank according to the three applied methods (Roman numeral) and mean percentage of the general valorization index (in parentheses)
	wskaźnika wagi gatunków indicator of the species importance	liczby gatunków reliktowych number of relict species	cenności biocenoz dla ochrony bioróżnorodności REBp value of biocoenoses for biodiversity protection REBp	
Puszcza Białowieska Białowieża Primeval Forest	3,56 (100) I	23 (100) I	2,08 (100) I	I (100)
Biebrzański P. N. Biebrza N. P.	2,91 (81,7) VI	10 (43,5) II	0,90 (43,3) II	II (56,2)
Bory Tucholskie Tuchola Woods	3,47 (97,5) II	1 (4,3) IX	0,78 (37,5) IV	IV (46,4)
Puszcza Kozienicka Kozienicka Forest	3,37 (94,7) IV	5 (21,7) V	0,42 (20,2) VI	VI (45,5)
Nadleśnictwo Świerklaniec Świerklaniec Forest District	3,10 (87,1) V	3 (13,0) VII	0,24 (11,5) VIII	VII (37,2)
Puszcza Piska Piska Forest	2,60 (73,0) IX	8 (34,8) III	0,63 (30,3) V	V (46,0)
ogółem total	2,80 (78,7) VII	6 (26,1) IV	0,86 (41,3) III	III (48,7)
drzewostany uszkodzone disturbed stands	2,66 (74,7) VIII	4 (17,4) VI	0,39 (18,8) VII	VIII (37,0)
drzewostany nieuszkodz. undisturbed stands	3,44 (96,6) III	2 (8,7) VIII	0,00 (0,0) IX	IX (35,1)

Ilość martwego drewna (uwzględniając część podziemną) w badanych drzewostanach ponad 80-letnich w lesie referencyjnym „Szast” jest bardzo duża – wynosi średnio prawie 225 m³/ha. Duża jest także jego miąższość w drzewostanach młodszych (20–40 letnich) – średnio 94 m³/ha. Również stosunkowo duża, mimo usunięcia najcenniejszego surowca, jest miąższość martwego drewna na powierzchniach pohuraganowych użytkowanych gospodarczo – średnio 52 m³/ha w drzewostanach ponad 80 letnich i 28 m³/ha w drzewostanie II klasy wieku (tab. 4, ryc. 5). Natomiast w drzewostanach sosnowych Puszczy Piskiej nie dotkniętych huraganem martwego drewna jest bardzo mało, zarówno na powierzchniach badawczych, jak i w innych miejscach, na co wskazują przeprowadzone przez autorów lustracje terenowe. Jedynie miąższość zdeponowana pod ziemią, w postaci pniaków po ściętych drzewach, jest znaczna.

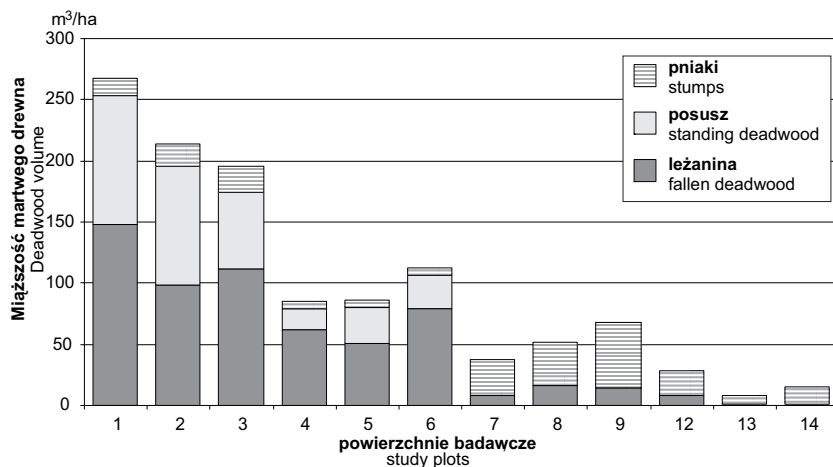


Rycina 4. Udział gatunków saproksylicznych wśród Coleoptera wybranych borów sosnowych Polski (PB – Puszcza Białowiecka, Bie – Biebrzański Park Narodowy, BT – Bory Tucholskie, PK – Puszcza Kozienicka, NŚ – Nadleśnictwo Świerklaniec, PP – Puszcza Piska, Szast – Las Referencyjny „Szast”, PPU – Puszcza Piska, drzewostany uszkodzone i zagospodarowane, PPn – Puszcza Piska, drzewostany nieuszkodzone przez wiatr)

Figure 4. Share of saproxylic Coleoptera species in selected pine forests in Poland (PB – Białowieża Primeval Forest, Bie – Biebrza N. P., BT – Tuchola Woods, PK – Kozienicka Forest, NŚ – Świerklaniec Forest District, PP – Piska Forest, Szast – “Szast” Reference Forest, PPU – Piska Forest, disturbed stands, managed, PPn – Piska Forest, undisturbed stands)

Ten rodzaj martwego drewna jest jednak wykorzystywany przez stosunkowo niewielką grupę gatunków saproksylicznych. Baza rozwojowa pozostałych gatunków, związanych z grubowymi kłódami czy posuszem, prawie nie istnieje. Dotyczy to też po części drzewostanów pohuraganowych użytkowanych gospodarczo. Odliczając bowiem część podziemną, pozostała ilość martwego drewna wynosi średnio w drzewostanach starszych tylko 13 m³/ha, a w młodszych – 8 m³/ha. W dodatku jest to prawie wyłącznie drobnowymiarowa leżanina, nieprzydatna do rozwoju wielu stenotopowych, rzadkich gatunków organizmów saproksylicznych (ryc. 5). Pewnym miernikiem jakości martwego drewna jest ilość stojących drzew i złomów oraz leżących kłód o długości (wysokości) minimum 2 m i średnicy co najmniej 20 lub 40 cm. Te dwie wartości (w odniesieniu do grubości pni) wyznaczają cezurę dla wielu gatunków bardziej wymagających pod względem troficznym, warunkując stabilne warunki rozwoju dla niektórych z nich. W Szwecji ponad 50% gatunków saproksylicznych rozwija się w kłódach grubszych niż 20 cm, a około 15% w drewnie grubszym od 40 cm (Jonsson et al. 2005). Z uwagi na niedostatek takich drzew w europejskich lasach, gatunki te są zazwyczaj bardzo rzadkie. Okazuje się, że na powierzchniach badawczych w Puszczy Piskiej drzew martwych o średnicy co najmniej 40 cm praktycznie nie ma. Jedynie na pow. 3 w „Szaście” odnotowano 2 drzewa stojące i 6 kłód. Również niewiele jest martwych drzew o średnicy co najmniej 20 cm, a ich obecność stwierdzono tylko w lesie referencyjnym „Szast” i w śladowych ilościach na pow. 7 i 8. Reasumując, ilość martwego drewna w Puszczy Piskiej (poza lasem referencyjnym „Szast”) w porównaniu z borami sosnowymi Puszczy Białowieckiej czy Biebrzańskiego P. N. jest niewielka (Gutowski et al. 2006), podobnie jak w borach sosnowych w skali całej Polski (Stachura-Skierczyńska, Bobiec 2008).

Pewnym ograniczeniem dla występowania niektórych gatunków saproksylicznych, nawet w „Szaście”,



Rycina 5. Miąższość różnych kategorii drewna martwego na powierzchniach badawczych w Puszczy Piskiej

Figure 5. Volume of different categories of deadwood on the study plots in the Piska Forest

jest niewielkie zróżnicowanie nagromadzonego drewna pod względem stopnia rozkładu i wilgotności. Większość materiału pochodzi z huraganu w 2002 r. i reprezentuje średni stopień rozkładu (III klasa), a drewno jest przeważnie mocno przesuszone. Wszystko to sprawia, że gatunki wymagające do swego rozwoju mocniej rozłożonego drewna, bądź materiału świeższego oraz bardziej wilgotnego mogą nie znaleźć warunków do bytowania na tym terenie – ciągłość „dostawy” martwego drewna nie jest w pełni zachowana (Gutowski et al. 2004). Tym niemniej, taka „wyspa” lasu z dużym udziałem martwych drzew, bez ingerencji w naturalne procesy, będzie korzystnie wpływać na stabilizację występowania organizmów saproksylicznych w szerszej skali – krajobrazu, w którym dominują drzewostany sztuczne, ujednoczone wiekowo i gatunkowo, pozbawione niemal zupełnie martwego drewna. Niewątpliwie wpływ takiego lasu, jako refugium cennych gatunków saproksylicznych, byłby bardziej znaczący, gdyby powierzchnia lasu referencyjnego „Szast” była większa.

6. Podsumowanie i wnioski

1. W trakcie badań przeprowadzonych w latach 2005–2007 na powierzchniach pohuraganowych w Puszczy Piskiej odłowiono około 24 tys. okazów Coleoptera należących do 659 gatunków, w tym 322 gatunków związanych z drewnem.

2. Odkryto 42 gatunki chrząszczy nowe dla całego Pojezierza Mazurskiego.

3. Wykazano, że *Tachyporus corpulentus* (Staphylinidae) powinien być usunięty z listy gatunków relikwów puszczańskich charakterystycznych dla borów sosnowych Polski, zaproponowanej przez Gutowskiego et al. (2006).

4. Stwierdzono przewagę liczby osobników Coleoptera odłowionych w lasach gospodarczych pohuraganowych w stosunku do lasu referencyjnego „Szast”. Najmniejszą liczbę osobników odłowiono w lasach nieuszkodzonych przez wiatr (kontrolnych). Różnice te nie są jednak istotne statystycznie.

5. W lasach gospodarczych uprzętniętych po huraganie odnotowano więcej gatunków chrząszczy (498) niż w lesie referencyjnym „Szast” (467); mniej gatunków znaleziono w lesie nieuszkodzonym przez wiatr. Różnice te nie są jednak istotne statystycznie.

6. Wykazano, że różnice liczebności i składu gatunkowego chrząszczy saproksylicznych w trzech badanych środowiskach w większości nie są statystycznie istotne.

7. Struktura dominacji gatunkowej owadów w „Szańcu” różni się nieco od zaobserwowanej w lesie gospodarczym uszkodzonym przez huragan, a zupełnie odbiega od stwierdzonej w lesie nieuszkodzonym.

8. Wskaźnik różnorodności gatunkowej Shannona-Weavera, obliczony dla wszystkich gatunków Coleoptera odłowionych w pułapki w 2007 r. okazał się najwyższy dla lasów nieuszkodzonych przez wiatr ($H' = 3,1992$), znacznie niższy dla lasu referencyjnego „Szast” ($H' = 2,2441$), a najniższy dla lasu gospodarczego uprzętniętego po huraganie ($H' = 2,0218$).

9. Wskaźnik podobieństwa pomiędzy gatunkami występującymi w lesie referencyjnym „Szast” i w uprzętniętych drzewostanach pohuraganowych wynosi 0,6681, pomiędzy „Szastem” a nieuszkodzonymi – 0,3534, a pomiędzy uprzętniętymi i nieuszkodzonymi przez wiatr – 0,3102.

10. Dystans pomiędzy lasami nieuszkodzonymi przez wiatr i uszkodzonymi, mierzony różnymi wskaźnikami opisującymi stan procesów sukcesyjnych, jest znacznie większy niż między lasem referencyjnym „Szast” i lasami gospodarczymi, uprzętniętymi po huraganie.

11. W trakcie 3 lat badań odnotowano wyraźne zmiany w strukturze dominacyjnej chrząszczy, obniżył się wskaźnik różnorodności gatunkowej oraz statystycznie istotnie zmniejszyła się liczba gatunków.

12. Według syntetycznej waloryzacji borów sosnowych w różnych obiektach przyrodniczych w Polsce las referencyjny „Szast” znalazł się na wysokiej, III pozycji, co wskazuje na jego dużą wartość dla ochrony różnorodności biologicznej. Zaburzenia powodowane przez huragany wyraźnie zwiększają bogactwo gatunkowe chrząszczy borów sosnowych.

13. W dalszych latach prawdopodobnie zaczną się zwiększać pozytywny wpływ nagromadzenia dużej ilości różnorodnego martwego drewna w lesie referencyjnym „Szast” na bogactwo gatunków leśnych oraz na różnorodność gatunkową.

14. Dotychczasowe badania nie wykazały negatywnego wpływu pozostawionego w lesie martwego drewna na zwiększenie liczebności chrząszczy uznawanych za szkodniki drzewostanów.

15. Brak było dotąd możliwości prowadzenia długoterminowych badań porównawczych nad zaburzeniami wielkoobszarowymi po huraganach. Powołanie lasu referencyjnego „Szast” stworzyło taką szansę. Badania takie powinny, obok skali drzewostanów, obejmować także poziom krajobrazu.

16. Badania prowadzone na obszarach pohuraganowych pozostawionych bez ingerencji człowieka są niezwykle istotne dla poznania naturalnych procesów przebiegających w borach sosnowych, które dominują na terenie Polski, co może mieć znaczenie nie tylko poznawcze, ale i praktyczne.

17. Konieczna jest kontynuacja badań, bowiem dopiero po dalszych kilku-kilkunastu latach możliwa będzie pełniejsza ocena znaczenia lasu referencyjnego „Szast” dla ochrony leśnej różnorodności biologicznej. Badania te powinny mieć charakter monitoringu i

obejmować najważniejsze grupy ekologiczne borów sosnowych i zachodzące w nich procesy. Należy prowadzić m.in. monitoring ilości i struktury martwego drewna, oraz pomiar żywych drzew o pierśnicy równej lub większej niż 40 cm, a także monitoring składu gatunkowego i liczebności wybranych grup chrząszczy.

18. Monitoring chrząszczy za pomocą pułapek barierowych (IBL2-bis; po 3 pułapki na powierzchni, 3-krotny cykl odłowów co 2–3 tygodnie) powinien być prowadzony na 6 powierzchniach badawczych (50×50 m) – po dwie (drzewostany powyżej 80 lat) w lesie referencyjnym “Szast” (pow. 1 i 2), lesie uprzętniętym po huraganie (pow. 7 i 8) i w drzewostanie nieuszkodzonym przez wiatr (pow. 13; tu jest konieczne założenie jeszcze jednej powierzchni ze starodrzewem). Należy go prowadzić początkowo co 3 lata, po trzech nawrotach – co 5 lat.

19. Monitoring martwego drewna powinien obejmować drzewa stojące oraz pniaki i tylce złomów, a także leżące kłody o średnicy równej lub większej niż 20 cm. Pomiary co 3 lata w trzech nawrotach, później co 5 lat. Pomiar żywych drzew na ww. powierzchniach, w cyklu analizycznym do pomiaru martwego drewna.

20. Należałoby rozważyć celowość założenia podobnych lasów referencyjnych w innych rejonach Polski, by umożliwić szersze zbadanie ich wpływu na środowisko i ocenić znaczenie dla ochrony przyrody.

21. Ewentualne nowe lasy referencyjne powinny mieć większą powierzchnię (co najmniej 10 km²), by zmniejszyć efekt brzegowy oraz umożliwić niezakłócony przebieg (ciągłość) podstawowych procesów przyrodniczych.

Podziękowania

Jesteśmy wdzięczni pracownikom Nadleśnictwa Pisz za pomoc okazaną w trakcie prowadzenia badań. Dziękujemy też Panom Grzegorzowi Paśnikowi za oznaczenie niektórych gatunków kusakowatych, Andrzejowi Melke za uwagi dotyczące klasyfikowania Staphylinidae do określonych grup ekologicznych, Kazimierzowi Borowskiemu za pomoc we wprowadzaniu danych do bazy komputerowej, a Abibie Boulahdjel za udział w pomiarach martwego drewna.

Literatura

- Bouget C., Duelli P. 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation*, 118: 281–299.
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. 1983. Chrząszcze Coleoptera: Scarabaeoidea, Dascilloidea, Byrrhoidea i Parnoidea. Katalog fauny Polski, część XXIII, tom 9. PWN Warszawa, 294 pp. + 1 nbl.
- Chobotow J. 1993. Cantharidae (Coleoptera) of pine forests in Poland. *Fragmenta Faunistica*, 36: 147–156.
- Cholewicka-Wiśniewska K. 1994. The structure of weevil communities (Coleoptera, Curculionidae) of selected Polish pine forests. *Fragmenta Faunistica*, 36: 397–439.
- Czachorowski S., Pakulnicka J., Szczepański W. 2004. Walo-ryzacja obszarów przyrodniczo cennych – w poszukiwaniu nowego wskaźnika. *Trichopteron*, 11: 11.
- Dobrowolska D. 2007. Odnowienie naturalne lasu w drzewostanach uszkodzonych przez wiatr na terenie północno-wschodniej Polski. *Leśne Prace Badawcze*, 2: 45–60.
- Dominik J., Starzyk J. 2004. Owady uszkadzające drewno. Warszawa, PWRiL, 550 pp. + 200 kolor. fot.
- Eklund S., Larsson E. 2004. Inventory report on insects depending on logs of *Pinus sylvestris*. St Anna, Östergötland, Sweden. Final report, Univ. Linköping, 19 pp. + Appendix A, B.
- Garbalińska P., Skłodowski J. 2008. Body size differentiation in selected carabid species inhabiting Puszcza Piska forest stands disturbed by the hurricane. *Baltic Journal of Coleopterology*, 8, 2: 101–114.
- Gutowski J. M. 1986. Species composition and structure of the communities of longhorn beetles (Col., Cerambycidae) in virgin and managed stands of *Tilio-Carpinetum stachyotosum* association in the Białowieża Forest (NE Poland). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 102, 4: 380–391.
- Gutowski J. M. 1995. Changes in communities of longhorn and buprestid beetles (Coleoptera: Cerambycidae, Buprestidae) accompanying the secondary succession of the pine forests of Puszcza Białowieska. *Fragmenta Faunistica*, 38: 389–409.
- Gutowski J. M. 2005a. Kózkowate (Cerambycidae). w: W. Bogdanowicz, E. Chudzicka, I. Pilipiuk, E. Skibińska (eds). Fauna Polski – charakterystyka i wykaz gatunków. T. I. MiIZ PAN, Warszawa, 2004, 49–53, 73–76.
- Gutowski J. M. 2005b. Bogatkowate (Buprestidae). w: W. Bogdanowicz, E. Chudzicka, I. Pilipiuk, E. Skibińska (eds). Fauna Polski – charakterystyka i wykaz gatunków. T. I. MiIZ PAN, Warszawa, 2004, 114–118, 132–133.
- Gutowski J. M. 2006. Saproksyliczne chrząszcze. *Kosmos*, 55, 1: 53–73.
- Gutowski J. M. (red.), Bobiec A., Pawlaczyk P., Zub K. 2004. Drugie życie drzewa. Warszawa – Hajnówka, WWF Polska, 245 pp.
- Gutowski J. M., Buchholz L., Kubisz D., Ossowska M., Sućko K. 2000. Chrząszcze saproksyliczne jako wskaźnik odkształceń ekosystemów leśnych borów świeżych. [Sprawozdanie końcowe z I etapu badań w ramach tematu BLP-793, koordynowanego przez M. Falencą-Jabłońską]. Inst. Bad. Leśn., Warszawa [mscr.].
- Gutowski J. M., Buchholz L., Kubisz D., Ossowska M., Sućko K. 2006. Chrząszcze saproksyliczne jako wskaźnik odkształceń ekosystemów leśnych borów sosnowych. *Leśne Prace Badawcze*, 4: 101–144.
- Gutowski J. M., Kubisz D. 1995. Entomofauna drzewostanów pohuraganowych w Puszczy Białowieskiej. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa*, 4, 788: 91–129.
- Joly R. 1976. Les insectes ennemis des pins. Ecole Nationale du Génie Rural, des Eaux et des Forêts, Centre de Nancy, vol. I – 222 pp, vol. II – 45 tablic.
- Jonsson B. G., Krusys N., Ranius T. 2005. Ecology of species living on dead wood – lessons for dead wood management. *Silva Fennica*, 39, 2: 289–309.
- Kasprzak K., Niedbała W. 1981. Wskaźniki biocenotyczne stosowane przy porządkowaniu i analizie danych w ba-

- daniach ilościowych. w: M. Górný i L. Grüm (red.). Metody stosowane w zoologii gleby. PWN Warszawa, 397–436 pp.
- Kawecka A., Gutowski J. M. 1988. Skutki huraganowych wiatrów z zimy 1982/1983 r. w Puszczy Białowieskiej. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa*, 677: 125–144 + 2 wkładki.
- Kinelski S., Szujewski A. 1964. Szkodniki wtórne spalowanych drzewostanów sosnowych w nadleśnictwie Szeroki Bór w Puszczy Piskiej. *Sylwan*, 1963, 6: 37–49.
- Krivoshchina N. P. 1987. Formirovanie kompleksov stvolovych nasekomych na osnovnykh lesoobrazujuschich porodach lesnoj zony evropejskoj casti SSSR. w: F. N. Pravdin (red.). Soobshchestva ksilofilnykh nasekomykh v usloviyakh izbytochnogo uvlaznenija. Nauka, Moskva, 16–65 pp.
- Kubisz D. 2006. Oedemeridae i Scaptiidae Polski (Coleoptera, Tenebrionoidea). Monografie Faunistyczne, 24, 165 pp.
- Kubisz D., Gawroński R., Gutowski J. M., Wanat M. [w druku]. The Mordellidae (Coleoptera: Tenebrionoidea) of north-eastern Poland, a faunistic synopsis. *Polish Journal of Entomology*.
- Långström B. 1983. Within-tree development of *Tomicus minor* (Hart.) (Col., Scolytidae) in wind-thrown Scots pine. *Acta Entomologica Fennica*, 42: 42–46.
- Långström B. 1984. Windthrown scots pines as brood material for *Tomicus piniperda* and *T. minor*. *Silva Fennica*, 18, 2: 187–198.
- Lawrence J. E., Newton A. F. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). w: J. Pakaluk & S. A. Ślipiński (red.). Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa, 779–1006 pp.
- Leśniak A. 1993. Carabidae (Coleoptera) of pine forests in Poland. *Fragmenta Faunistica*, 36: 157–174.
- Löbl I., Smetana A. 2003. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, vol. 1. Apollo Books, Stenstrup, 819 pp.
- Löbl I., Smetana A. 2004. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, vol. 2. Apollo Books, Stenstrup, 942 pp.
- Löbl I., Smetana A. 2006. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, vol. 3. Apollo Books, Stenstrup, 690 pp.
- Löbl I., Smetana A. 2007. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, vol. 4. Apollo Books, Stenstrup, 935 pp.
- Löbl I., Smetana A. 2008. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, vol. 5. Apollo Books, Stenstrup, 670 pp.
- Löbl I., Smetana A. 2010. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, vol. 6. Apollo Books, Stenstrup, 924 pp.
- Mroczkowski M., Stefańska J. 1991. Coleoptera – Chrząszcze. w: J. Razowski (red.). Wykaz zwierząt Polski. Warszawa, IŚiEZ PAN, 3: 7–197.
- Pawłowski J., Kubisz D., Mazur M. 2002. Coleoptera chrząszcze, w: Z. Głowaciński (red.). Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych. Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków: 88–110.
- Quinn G. P., Keough M. J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, 538 pp.
- Rutkiewicz A. 2007. Analiza występowania kambio- i kambioksylofilnych chrząszczy na sośnie oraz towarzyszącej ich chodnikom faunie subkortykałnych Coleoptera, na terenie Lasu Referencyjnego Szast. w: J. Skłodowski (red.). Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej. Wydawnictwo SGGW, Warszawa, 151–177.
- Rykowski K. 2008. Niewykorzystana szansa. *Echa Leśne*, 7: 9–10.
- Shannon C. E., Weaver W. 1963. The mathematical theory of communication. Univ. of Illinois Press.
- Sippola A.-L., Siitonen J., Punttila P. 2002. Beetle diversity in timberline forests: a comparison between old-growth and regeneration areas in Finnish Lapland. *Annales Zoologici Fennici*, 39: 69–86.
- Skłodowski J. 2007a. Opis terenu badań. w: J. Skłodowski (red.). Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej. Warszawa, Wydawnictwo SGGW, 13–20 pp.
- Skłodowski J. 2007b. Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń Puszczy Piskiej oparty na biegaczowatych (Coleoptera, Carabidae). w: J. Skłodowski (red.). Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej. Warszawa, Wydawnictwo SGGW, 113–149 pp.
- Skłodowski J., Duda T. 2007. Zmiany długości żuka leśnego *Anoplotrupes stercorosus* w drzewostanach zniszczonych przez huragan i w drzewostanach kontrolnych. w: J. Skłodowski (red.). Monitoring zoindykacyjny pohuraganowych zniszczeń ekosystemów leśnych Puszczy Piskiej. Wydawnictwo SGGW, Warszawa, 107–111 pp.
- Skłodowski J., Garbalińska P. 2007. Zgrupowania biegaczowatych (Coleoptera, Carabidae) w trzecim roku regeneracji drzewostanów Puszczy Piskiej zniszczonych przez huragan. *Sylwan*, 4: 49–63.
- Skłodowski J., Zdziach P. 2005. Biegaczowate (Carabidae, Col.) drzewostanów Puszczy Piskiej zniszczonej przez huragan – rok „zero”. *Sylwan*, 5: 43–51.
- Stachura-Skierczyńska K., Bobiec A. 2008. Raport – Stare drzewa i martwe drewno w polskich lasach. OTOP, Warszawa, 19 pp.
- Taradajna M. [2003]. 30 lat Nadleśnictwa Pisz. Pisz, Media Art, 21 pp.
- Taradajna M. 2004. Dwa lata po huraganie w Puszczy Piskiej. *Las Polski*, 19: 16–17.
- Taradajna M., Szymkiewicz M., Pyrczak W. 2003. Leśny Kompleks Promocyjny Lasy Mazurskie. Olsztyn, Regionalna Dyrekcja Lasów Państwowych w Olsztynie, 48 pp. + 1 mapa.
- Wanat M., Mokrzycki T. 2005. A new checklist of the weevils of Poland (Coleoptera: Curculionidae). *Genus*, 16, 1: 69–117.
- Wąsowska M. 1994. Leaf beetles (Coleoptera, Chrysomelidae) of selected pine forests in Poland. *Fragmenta Faunistica*, 36: 387–396.
- Wermelinger B., Seifert M., Duelli P. 1996. The succession of bark beetle diversity in windthrow areas. Proc. 20 Int. Congr. Entomol., Firenze, Aug. 25–31, 1996, p. 518.
- Witkowski Z. 1967. Określanie miąższości karpiny sosnowej w zależności od niektórych elementów pomiarowych drzewa. *Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych PTPN*, 21, 2: 717–745.
- Zubkiewicz R. 2007. Puszcza Piska pięć lat później. *Las Polski*, 15–16: 14–15.
- Żmichorski M. 2008. Huragan a ptaki lęgowe. *Las Polski*, 6: 18–19.