

Marek KOZIOL*

ZRÓŻNICOWANIE ENTOMOFAUNY SZYSZEK ŚWIERKA POSPOLITEGO *PICEA ABIES* (L.) KARST. W ASPEKCIE ZMIENNEGO OBRADZANIA DRZEWOSTANÓW ŚWIERKOWYCH W TATRZAŃSKIM PARKU NARODOWYM

DIVERSIFICATION OF ENTOMOFAUNA OF NORWAY SPRUCE *PICEA ABIES*
(L.) KARST. CONES IN THE ASPECT OF VARIABLE SPRUCE STANDS
MASTING IN THE TATRY NATIONAL PARK

Abstract. In 1987–1992 the qualitative and quantitative share of insects infesting the Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. cones in the Tatra National Park was studied. Number of individuals dynamics of the chosen insects species was observed, herein the phenomenon of prolonged diapause. There were collected over 67,000 of insects belonging to 46 species from 5 orders. The most numerous and the most often met species were: *Kaltenbachiola strobi* (Winn.), *Plemeliella abietina* Seitn., *Cydia strobilella* L. The cones entomofauna collected in years with weaker intensity of spruce masting was over twice more numerous and more diverse in species (41 species) in comparison with entomofauna obtained from cones in heavy mast years (27 species). The cones from weak mast years were markedly more often and heavier infested with species: *Torymus azureus* Boh., *Tetrastichus strobilanae* Ratz., *Venturia transfuga* Grav., *Triplatygaster contorticornis* Ratz., *Lycoriella solani* Winn., *Anogmus* sp. aff. *vala* (Walker), *Anogmus hohenheimensis* Ratz., *Strobilomyia anthracina* (Czerny) i *Torymus caudatus* Boh. Trophic groups were distinguished, which were characterised with use of ecological indicators: permanency, domination and species diversity. Cones infestation with conophagous: *P. abietina* and *K. strobi* found out to be heavier in weak masting years, by 2.33% and 24.89% respectively; the similar tendency was with parasitoids and predators (by 7.7%). However, infestation with seminiphagous *P. abietina* was heavier (by 21.76%) in strong masting years. The population dynamics of *P. abietina* and *K. strobi* shows the tendency to alternating number growth and fall each 2 years. It was proved that part of the *P. abietina* and *K. strobi* population has ability to undergo prolonged diapause. *K. strobi* parasitoids have synchronized diapause with diapause of its host.

Key words: Norway spruce, Tatra Mts., cones, entomofauna, population dynamic, diapause.

* Akademia Rolnicza im. Hugona Kołłątaja w Krakowie, Wydział Leśny, Katedra Entomologii Leśnej, Al. 29 Listopada 46, 31-425 Kraków, e-mail: mekoziolek@wp.pl

1. WSTĘP

Merocenoza szyszek świerka pospolitego *Picea abies* (L.) Karst. jest swoistym mikrośrodowiskiem leśnym posiadającym własną niepowtarzalną zoocenozę, złożoną z wielu gatunków owadów z różnych grup systematycznych (Holste 1922, Čermak 1952, Bakke 1955, Jakovlev 1961, Arend 1967, Stadnickij 1969, 1971, Saksons 1973, Milišauskas 1976, Skrzypczyńska 1982, 1986, Skrzypczyńska i in. 1994, 1998, Witteczek 1998).

Większość owadów zasiedlających stale szyszki świerka to gatunki, których larwy lub gąsienice odżywiają się różnymi częściami szyszek. Ścisły związek troficzny tych gatunków z szyszkami świerka sprawia, że liczebność ich populacji jest w sposób szczególnie zależna od dostępności bazy pokarmowo-lęgowej w postaci szyszek. Dotyczy to zwłaszcza gatunków istotnych gospodarczo, które uszkadzają szyszki i nasiona świerka. Niektóre spośród tych gatunków wykształciły specyficzne mechanizmy adaptacyjne, np. zdolność przechodzenia kilkuletniej diapauzy, które uniezależniają ich liczebność od wpływu wahań urodzaju szyszek. Światowe doniesienia na ten temat są stosunkowo nieliczne, często sprzeczne ze sobą i wymagają wyjaśnień (Bakke 1963, Stadnickij 1969, Stadnickij i Grebenščikova 1971, Stadnickij i Golutvina 1975, Stadnickij i in. 1978, Annila 1984).

Aby zachować leśne zasoby genowe najcenniejszych populacji rodzimych świerczyn w Polsce, zwiększa się powierzchnię drzewostanów, upraw i plantacji nasiennych oraz rangę ochrony tych obiektów przed szkodliwymi czynnikami. Dla wypracowania skutecznych metod ochrony zbiorów nasion świerka przed szkodnikami konieczne jest prowadzenie wszechstronnych badań nad biologią, ekologią oraz rolą owadów zasiedlających szyszki.

W Polsce brak jest opracowań dotyczących zachowań populacyjnych i dynamiki liczebności populacji owadów związanych pokarmowo z szyszkami świerka w powiązaniu z typowym dla tego drzewa zmiennym urodzajem szyszek. Tego rodzaju badania powinny stanowić podstawę wszystkich prac prognostycznych dotyczących tej grupy owadów. Zagadnienie to wymaga wieloletnich obserwacji z uwagi na bardzo nieregularne i rzadkie lata silnego obradzenia szyszek świerka w Polsce (przeciętnie od 3 do 5 lat).

W pracy przedstawiono wyniki badań, które po raz pierwszy zostały przeprowadzone na terenie Tatrzańskiego Parku Narodowego (TPN) w latach 1987–1992.

Badania miały na celu określenie:

– zróżnicowania w składzie jakościowym i ilościowym owadów zasiedlających szyszki świerka pospolitego *P. abies* w drzewostanach TPN w latach zmiennej intensywności owocowania świerka (urodzaju nasion),

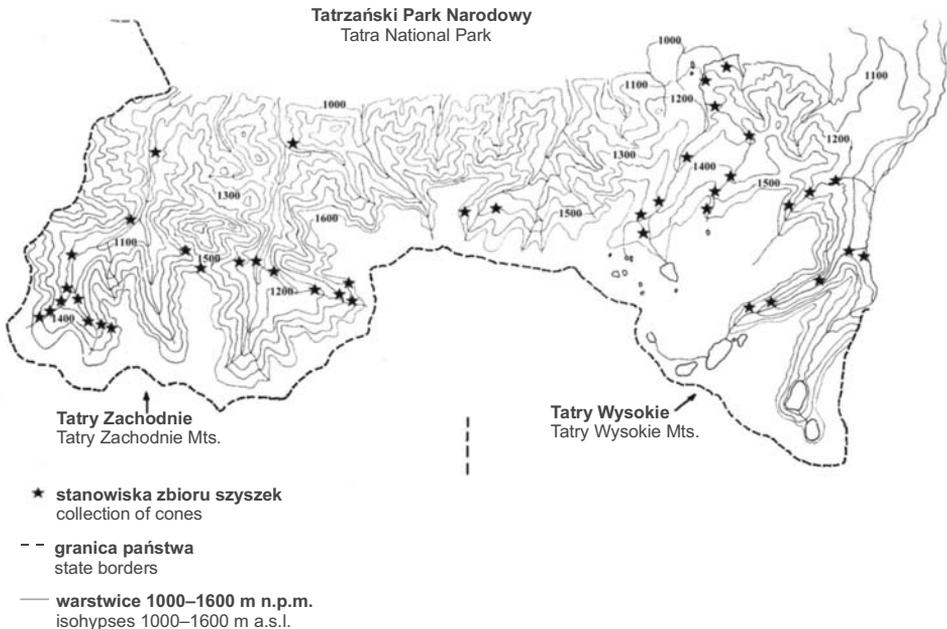
– dynamiki liczebności najliczniej występujących gatunków owadów oraz zjawiska ich przedłużonej diapauzy w powiązaniu ze zmiennym urodzajem szyszek.

2. METODYKA

Próby szyszek świerka *P. abies* zbierano z drzew rosnących na wybranych 42 stałych powierzchniach, które zlokalizowano co 100 m pionowego położenia nad poziomem morza (ryc. 1). W reglu dolnym powierzchnie znajdowały się na wysokościach od 1000 do 1200 m n.p.m., natomiast w reglu górnym na wysokościach od 1300 do 1560 m n.p.m. Stanowiska obserwacyjne rozmieszczono w rejonach:

- doliny Suchej Wody oraz jej odnóg: dolinie Gąsienicowej i dolinie Pańszczycy;
- odgałęzieniach doliny Białki: dolinie Waksmundzkiej oraz dolinie Roztoki;
- okolicach Gęszej Szyi i Równi Waksmundzkiej;
- doliny Kościeliskiej oraz przy Polanie Smytniej i dolinie Tomanowej;
- doliny Chochołowskiej, dolinie Jarząbczej i dolinie Wyżniej Chochołowskiej;
- okolicach Iwaniackiej Przełęczy oraz dolinie Kondratowej.

Ogółem do badań zebrano 5780 szyszek z 289 drzew. Każda próba zawierała 20 szyszek. W laboratorium, z każdej próby wybierano losowo 5 szyszek. Szyszki



Ryc. 1. Stanowiska w Tatrzańskim Parku Narodowym, na których zbierano do badań próby szyszek świerka *Picea abies* w latach 1987–1992

Fig. 1. Localization of plots in the Tatra National Park where spruce *Picea abies* cones used in the study were collected in 1987–1992

rozcinano wzdłuż trzpienia, oddzielano poszczególne łuski nasienne, a potem wybierano z nich nasiona, które również rozcinano. Następnie odnotowywano liczbę uzyskanych larw i poczwerek różnych owadów i określano ich przynależność gatunkową. Pozostałe 15 szyszek z każdej próby przeznaczano do hodowli w fotoeklektorach lub szklanych słojach. Założone hodowle trzymano w nieogrzewanym pomieszczeniu przez dwa lata, a po upływie tego czasu likwidowano. Okres ten podyktowany był diapauzą niektórych gatunków owadów oraz tym, że w warunkach naturalnych zazwyczaj przez taki okres szyszki utrzymują się na drzewie, a następnie opadają. Hodowle kontrolowano raz w tygodniu, od momentu wylęgu pierwszych owadów na wiosnę.

W każdym roku wykonywano przybliżoną ocenę intensywności obradzania świerka, aby określić wpływ dostępności bazy łągowo-żerowej w postaci szyszek na zróżnicowanie składu jakościowego i ilościowego zasiedlających je owadów. W tym celu szacowano wzrokowo ilość owocujących drzew oraz intensywność pokrycia ich koron przez szyszki, określając bieżący urodzaj według trzystopniowej skali:

- urodzaj słaby (szyszki obserwowane w niewielkiej ilości, na nielicznych drzewach, głównie na świerkach rosnących swobodnie i na skraju drzewostanu);
- urodzaj średni (szyszki obserwowane w większych ilościach na drzewach rosnących na skraju drzewostanu, natomiast umiarkowanie wewnątrz drzewostanu);
- urodzaj dobry (szyszki obserwowane w dużych ilościach na większości drzew, nieco słabiej wewnątrz drzewostanu).

Uzyskane owady grupowano według związków troficznych, wzorując się na opracowaniach Skrzypczyńskiej (1982, 1986). Przyjęto następujący podział:

- konofagi (larwy lub gąsienice odżywiają się różnymi częściami szyszek, uszkadzając łuski nasienne oraz zawarte w nich nasiona);
- seminifagi (larwy żerują wyłącznie wewnątrz nasion),
- saprofagi i koprofagi (larwy odżywiają się martwą substancją organiczną oraz ekskrementami innych owadów);
- pasożytnicy i drapieżce;
- owady sezonowe, dla których szyszka stanowi schronienie, często przypadkowe.

Sporządzono zestawienia tabelaryczne dla otrzymanych owadów, według wyróżnionych grup troficznych, które następnie charakteryzowano przy użyciu wskaźników ekologicznych (stałości – C, dominacji – D, zróżnicowania gatunkowego – d) podanych przez Szujckiego (1980). Przy analizie materiału wyróżniono następujące grupy, w zależności od procentowej wartości współczynnika stałości:

- eukonstanty (75%),
- konstanty (50,01–75%),
- subkonstanty (30,01–50%),
- gatunki akcesoryczne (15–30%),

– akcydenty (<15%).

Wyróżniono również następujące klasy dominacji (D) gatunków, w zależności od procentowej wartości współczynnika dominacji:

- eudominanci (>10%),
- dominanci (5,01–10%),
- subdominanci (2,01–5%),
- recedenci (1–2%).

3. WYNIKI

3.1. Intensywność obradzania świerka w okresie badań

Ogólna intensywność obradzania szyszek świerka w TPN kształtowała się: w latach 1989 i 1990 na poziomie urodzaju słabego, w latach 1987 i 1991 – urodzaju średniego i w latach 1988 i 1992 – urodzaju dobrego.

W 1987 r. stosunkowo najsilniej obradzały drzewostany dolnej strefy regla dolnego (1000 m n.p.m.) oraz średniej partii regla górnego (1400 m n.p.m.). Powyżej oraz poniżej wymienionych położen urodzaj był słaby. W 1988 r. miał miejsce bardzo obfity urodzaj szyszek. Jedynie w górnej strefie regla górnego (1450–1560 m n.p.m.) intensywność obradzania świerka była średnia. Rok 1989 był wyjątkowo niekorzystny dla zbioru szyszek, z uwagi na ogólne, bardzo słabe owocowanie świerka. Tylko w środkowych partiach regla górnego (1400 m n.p.m.) obradzanie świerka było średnie. Rok 1990 był również niekorzystnym rokiem nasiennym dla tatrzańskiego świerka, szczególnie w drzewostanach regla dolnego. Intensywność obradzania szyszek była obfitsza jedynie w drzewostanach górnej granicy lasu (1500–1560 m n.p.m.). W 1991 r. wielkość urodzaju szyszek świerka na różnych wysokościach n.p.m. była zbliżona do urodzaju z roku 1987. W reglu dolnym oraz w dolnej (1300 m n.p.m.) i środkowej (1400 m n.p.m.) strefie regla górnego obserwowano urodzaj świerka, na poziomie stopnia średniego. W 1992 r. wystąpiło ponowne, bardzo dobre obradzanie świerka, o nasileniu zbliżonym do roku urodzaju 1988, chociaż w środkowych partiach regla górnego (1400 m n.p.m.) było ono nieco słabsze niż w 1988 r.

3.2. Charakterystyka owadów zasiedlających szyszki świerka w aspekcie zmiennej intensywności owocowania świerka

W wyniku sześcioletnich badań otrzymano, bezpośrednio oraz w wyniku hodowli z materiału badawczego, 67 178 egz. owadów reprezentujących 46 gatunków z 5 rzędów (tab. 1).

Tabela 1. Wykaz owadów otrzymanych z szyszek świerka *Picea abies* (L.) Karst. według rzędów w relacji do urodzaju szyszek w Tatrzańskim Parku Narodowym w latach 1987–1992

Table 1. The list of insects obtained from spruce *Picea abies* (L.) Karst. cones by orders in relation to cones abundance in the Tatra National Park in 1987–1992

Rząd Order	Urodzaj Abundance										Razem Total	
	słaby weak			średni medium			dobry strong			liczba gatunków no of species	liczba egzemplarzy no of insects	%
	liczba gatunków no of species	liczba egzemplarzy no of insects	%	liczba gatunków no of species	liczba egzemplarzy no of insects	%	liczba gatunków no of species	liczba egzemplarzy no of insects	%			
Heteroptera	15			1	22	0,11	1			1	22	0,03
Hymenoptera	7	2621	7,54	16	1657	8,18	10	157	1,28	18	4434	6,60
Coleoptera	5	28	0,08	5	22	0,11	3	18	0,15	8	68	0,10
Lepidoptera	14	4476	12,88	5	2864	14,14	5	1434	11,78	5	8774	13,06
Diptera		27627	79,50	12	15688	77,46	9	10565	86,79	14	53880	80,20
Razem Total	41	34752	100	39	20253	100	27	12173	100	46	67178	100

W szyszkach pozyskanych w latach słabego (1989 i 1990 r.) i średniego (1987 i 1991 r.) urodzaju świerka stwierdzono wyraźnie większą liczbę zasiedlających je owadów, które również były bardziej zróżnicowane gatunkowo, niż w szyszkach zebranych z drzew w latach dobrego urodzaju (1988 i 1992 r.). Z jednej próby szyszek zebranych w latach słabego i średniego urodzaju wykazano średnio odpowiednio 332 i 273 egz., natomiast w latach dobrego urodzaju świerka otrzymano średnio 123 egz. owadów. Entomofauna szyszek zebranych w latach słabego obradzania świerka reprezentowana była przez 41 gatunków, natomiast w latach dobrego urodzaju szyszek – przez 27. Wśród owadów wyhodowanych z materiału entomologicznego uzyskanego z szyszek zebranych w latach słabego i średniego urodzaju świerka, zdecydowanie więcej stwierdzono przedstawicieli błonkówek (Hymenoptera) oraz motyli (Lepidoptera), natomiast mniej muchówek (Diptera) (tab. 2).

W wymienionych latach eukonstanty, konstanty i subkonstanty reprezentowane były przez gatunki: *Cydia strobilella* L., *Kaltenbachiola strobi* (Winn.), *Plemeliella abietina* Seitz., *Clinodiplosis cilicrus* (Kieff.), *Camptomyia* sp., *Asynapta strobi* (Kieff.) i *Lestodiplosis holstei* (Kieff.). Wśród owadów stwierdzonych w szyszkach zbieranych w latach słabego urodzaju do wymienionych typów stałości zaliczono również gatunki: *Torymus azureus* Boh., *Tetrastichus strobilanae* Ratz., *Venturia transfuga* Grav., *Triplatygaster contorticornis* Ratz.

Do gatunków akcesorycznych wyhodowanych z materiału entomologicznego z szyszek zebranych podczas słabego urodzaju należały: *Strobilomyia anthracina* (Czerny), *Lycoriella solani* Winn., *Anogmus hohenheimensis* Ratz., *Anogmus* sp. aff. *vala* (Walker) i *Torymus caudatus* Boh., natomiast spośród owadów otrzymanych z szyszek zebranych podczas dobrego urodzaju – gatunek *T. azureus*.

Klasę akcydentów w szyszkach zebranych w okresie niskiej intensywności owocowania świerka reprezentowały następujące gatunki: *Cydia illutana* H.-S., *Dioryctria abietella* (Den. et. Schiff.), *Eupithecia abietaria* Goeze, *Ernobius abietis* Fabr., *Drosophila* spp., *Palloptera laetabilis* Loew., *Liotryphon strobilorum* (Thomson) i *Gastrodes abietum* Bergr. W szyszkach zebranych podczas dobrego urodzaju, akcydentami były gatunki: *S. anthracina*, *L. solani*, *T. strobilanae*, *T. contorticornis*, *A. hohenheimensis*, *V. transfuga*, *Corticaria serrata* Payk.

W latach dobrej i słabej intensywności owocowania świerka (urodzaju nasion) eudominantami były te same gatunki, tj.: *K. strobi*, *P. abietina*, *C. strobilella*. Wśród dominantów gatunek *C. cilicrus* występował tylko w szyszkach zebranych w latach słabszego urodzaju. W szyszkach zebranych w okresie małej intensywności owocowania świerka subdominantami okazały się: *L. solani*, *T. azureus*, *T. strobilanae* i *L. holstei*, natomiast w okresie intensywnego obradzania – *Camptomyia* sp. i *C. cilicrus*.

W szyszkach zebranych w latach słabego urodzaju do recedentów należały: *A. strobi*, *Camptomyia* sp., *T. contorticornis* i *A. sp. aff. vala*, natomiast w szyszkach zebranych w latach urodzajnych: *A. strobi* i *L. holstei*.

<i>Hapleginella laevifrons</i> (Loew) (Dipt., Chloropidae)	11	0,19	2,36	2	0,67	1,64			
<i>Drosophila</i> sp. (Dipt., Drosophilidae)	137	2,40	6,30						
<i>Palloptera laetabilis</i> Loew. (Dipt., Pallopteridae)	87	1,52	8,66						
Parazytoidy i drapieżce: Parasitoids and predators:		d = 1,82			d = 2,01		d = 1,68		
<i>Torymus azureus</i> Boheman (Hym., Torymidae)	749	19,73	60,63	463	26,93	65,57	17,72	22,22	
<i>Torymus caudatus</i> Boheman (Hym., Torymidae)	21	0,55	16,53	13	0,75	21,31	1,30	5,05	
<i>Tetrastichus strobilanae</i> Ratz. (Hym., Eulophidae)	748	19,70	54,33	434	25,25	63,93	5,29	9,09	
<i>Triplatygaster contorticornis</i> Ratz. (Hym., Platygasteridae)	670	17,65	42,52	121	7,04	49,18	5,29	11,11	
<i>Anognmus hohenheimensis</i> Ratz. (Hym., Pteromalidae)	49	1,29	12,60	82	4,77	29,51	5,56	9,09	
<i>Anognmus piceae</i> (Ruschka) (Hym., Pteromalidae)	3	0,08	3,15	1	0,06	1,64			
<i>Anognmus strobilorum</i> (Thomson) (Hym., Pteromalidae)	8	0,21	4,72	3	0,17	4,92			
<i>Anognmus</i> sp. aff. <i>vala</i> (Walker) (Hym., Pteromalidae)	176	4,64	14,17	313	18,21	27,87	0,79	2,02	
<i>Trichomalus campestris</i> (Walker) (Hym., Pteromalidae)	1	0,03	0,79						
<i>Venturia transfuga</i> Grav. (Hym., Ichneumonidae)	177	4,66	32,28	191	11,11	52,46	3,97	7,07	
<i>Liotryphon strobilorum</i> (Thomson) (Hym., Ichneumonidae)	5	0,13	3,15	15	0,87	14,75	0,53	2,02	
<i>Phaogenes osculator</i> Thunb. (Hym., Ichneumonidae)	7	0,18	4,72	10	0,58	3,28	0,53	1,01	
<i>Stenomacrus femorellis</i> Holar (Hym., Ichneumonidae)	1	0,03	0,79	2	0,12	1,64			
<i>Enizemum nigricornis</i> Ths. (Hym., Ichneumonidae)	3	0,08	1,57	2	0,12	1,64	0,26	1,01	
<i>Bracon variator</i> Nees (Hym., Ichneumonidae)	3	0,08	2,36	1	0,06	1,64			
<i>Blacus exilis</i> Nees (Hym., Ichneumonidae)				79	4,60	22,95	60,05	31,31	
<i>Blacus hastatus</i> Holar (Hym., Ichneumonidae)									
<i>Lestodiplosis holstei</i> (Kieffer) (Dipt., Cecidomyiidae)	1176	30,97	37,01						
Owady sezonowe: Seasonal insects:		d = 1,82			d = 1,50		d = 0,36		
<i>Gastrodes abietum</i> Berg. (Heter., Lygaeidae)				22	78,57	14,75			
<i>Oxytelus nitidulus</i> Grav. (Col., Staphylinidae)	1	3,85	0,79						
Staphylinidae	9	30,77	2,36						
<i>Corticaria serrata</i> (Payk.) (Col., Lathridiidae)	11	42,31	4,72	1	3,57	1,64	7,14	1,01	
<i>Latridius nodifer</i> Westw. (Col., Lathridiidae)	1	3,85	0,79	1	3,57	1,64	92,86	5,05	
<i>Cryptophagus subfumatus</i> Kraatz. (Col., Cryptophagidae)	3	11,54	2,36	2	7,14	3,28			
<i>Rhizophagus depressus</i> (Fabr.) (Col., Rhizophagidae)				1	3,57	1,64			
<i>Trechus striatulus</i> Putz. (Col., Carabidae)	1	3,85	0,79						
<i>Episyrrhus cinctellus</i> (Zett) (Dipt., Syrphidae)	1	3,85	0,79	1	3,57	1,64			

Odsetek konofagów, saprofagów i koprofagów oraz parazytoidów i drapieźców był większy wśród owadów uzyskanych z szyszek zebranych podczas słabego i średniego urodzaju (tab. 2). Procent seminifagów był mniejszy w porównaniu z analogicznymi odsetkami wśród owadów uzyskanych z szyszek zebranych podczas dobrego urodzaju nasion. Grupy konofagów, seminifagów, saprofagów i koprofagów miały identyczne gatunki eudominantów i dominantów. Jedynie w szyszkach zebranych podczas średniego urodzaju świerka dominantem wśród saprofagów był również *E. abietis*. Obliczone wskaźniki różnicowania gatunkowego okazały się wyższe w grupie sapro- i koprofagów dla owadów otrzymanych z szyszek zebranych w latach słabego urodzaju.

Wśród parazytoidów i drapieźców uzyskanych z szyszek z lat słabego i średniego urodzaju eudominantami były: *T. azureus*, *T. strobilanae*, *L. holstei*, *T. contorticornis*, *A. sp. aff. vala* i *V. transfuga*, natomiast w szyszkach zebranych w latach dobrego urodzaju – jedynie *L. holstei* oraz *T. azureus*. Dominantami wśród parazytoidów otrzymanych z szyszek zebranych w latach dobrego urodzaju były: *T. strobilanae*, *T. contorticornis* i *A. hohenheimensis*. W tej grupie obliczony wskaźnik różnicowania gatunkowego okazał się najwyższy dla owadów uzyskanych z szyszek zebranych podczas średniej intensywności owocowania świerka.

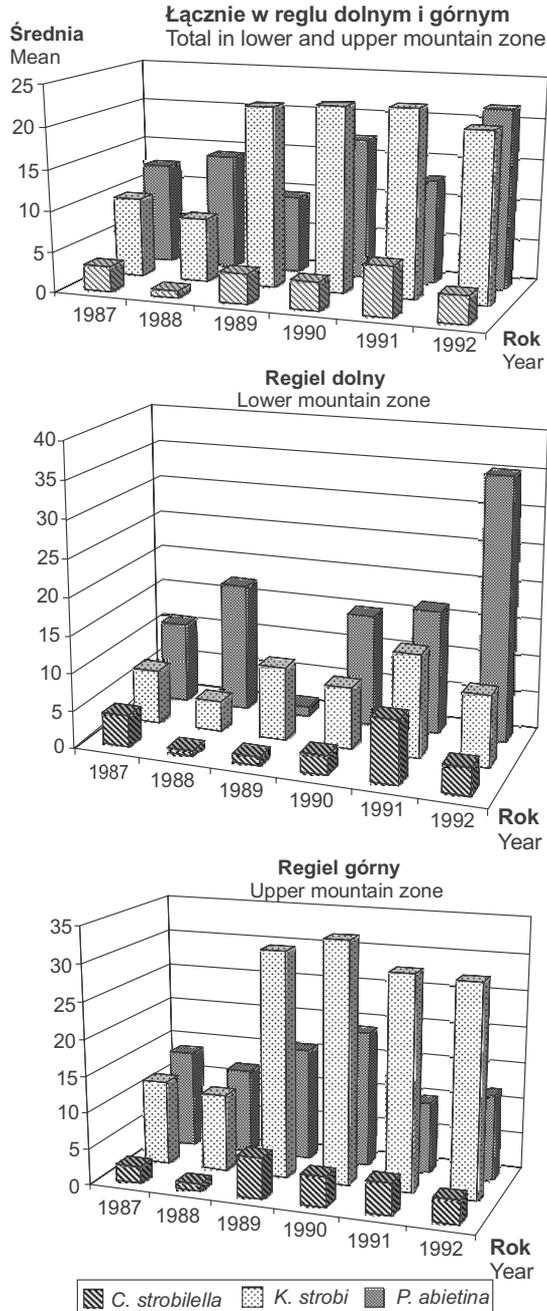
Obliczone wskaźniki różnicowania gatunkowego miały wartości wyraźnie wyższe dla grupy owadów sezonowych pochodzących z szyszek zebranych w latach słabego urodzaju.

3.3. Dynamika liczebności populacji *Cydia strobilella*, *Plemeliella abietina* i *Kaltenbachiola strobi* w powiązaniu ze zmiennym urodzajem szyszek

Liczebność *C. strobilella* wykazywała istotne analogie ze zmiennym urodzajem szyszek. W latach dobrego urodzaju średnia liczba gąsienic w szyszkach (0,86; w 1988 r. i 3,44 w 1992 r.) była mniejsza niż w latach słabszych urodzajów (3,70 w 1989 r., 3,48 w 1990 r. i 6,11 w 1991 r.) (ryc. 2).

W reglu górnym najsilniejsze zasiedlenie szyszek przez gąsienice *C. strobilella*, nastąpiło w 1989 r. (średnio 5,64), bezpośrednio po obfitym urodzaju w 1988 r. (średnio 0,99). W następnych latach miał miejsce tylko nieznaczny spadek liczby gąsienic zasiedlających szyszki (średnia w 1990 r. – 4,15; w 1991 r. – 4,39; w 1992 r. – 3,29).

W reglu dolnym, w latach oddzielających dobre urodzaje, świerki owocowały bardzo słabo lub wcale. Zagęszczenie gąsienic w szyszkach w reglu dolnym było największe w latach bezpośrednio poprzedzających obfite lata nasienne: w roku 1987 (średnio 4,2) i 1991 (średnio 8,4). W 1989 r. świerki w reglu dolnym owocowały bardzo słabo, w 1990 r. obrodziły w stopniu słabym, a w 1991 r. w stopniu średnim. W tych latach szyszki były stopniowo zasiedlane przez coraz większą liczbę gąsienic (w 1990 r. średnio 2,59, w 1991 r. – 8,4), aż do ponownego, dobrego roku nasiennego (1992 r.), gdy liczba gąsienic w szyszkach znowu spadła (średnia 3,65).



Ryc. 2. Średnia liczba *Cydia strobilella*, *Kaltenbachiola strobi* i *Plemeliella abietina* otrzymanych z szyszek świerka *Picea abies* zebranych na terenie Tatrzańskiego Parku Narodowego w latach 1987–1992

Fig. 2. The mean number of *Cydia strobilella*, *Kaltenbachiola strobi* i *Plemeliella abietina* obtained from *Picea abies* cones collected in the Tatra National Park in 1987–1992

W latach 1989 i 1991 procentowy udział okazów *C. strobilella* wykazujących tendencję do przedłużonej diapauzy był większy (tab. 3). Odsetek ten wynosił odpowiednio 16,96 i 20,07%. Wymienione lata były równocześnie okresami największego zasiedlenia szyszek przez gąsienice *C. strobilella* oraz słabego i średniego urodzaju świerka. W pozostałych latach tylko niewielka część motyli wylęgała się po dwuletnim okresie hodowli (od 4,01 do 9,06 %).

Liczebność populacji *P. abietina* wykazywała co dwa lata ogólną tendencję wzrostową. Dynamika liczebności populacji tego owada wydaje się być uzależniona w dużym stopniu od wahań liczebności *C. strobilella*. W latach, w których w szyszkach występowało dużo gąsienic *C. strobilella*, liczba larw *P. abietina* była niższa i odwrotnie. Zależność ta jest szczególnie wyraźna w latach 1988, 1990 i 1992.

Tabela 3. Procentowy udział *Cydia strobilella* i *Kaltenbachiola strobi* o jednorocznej i przedłużonej diapauzie, zasiedlających szyszki *Picea abies* w reglu dolnym i reglu górnym w Tatrzańskim Parku Narodowym w latach 1987–1991

Table 3. The percentage of *Cydia strobilella* i *Kaltenbachiola strobi* with one-year and prolonged diapause, infestating *Picea abies* cones in lower and upper mountain zone of the Tatra National Park in 1987–1991

Wysokość n.p.m., na której zbierano szyszki z drzew Altitude a.s.l. at which cones were collected from the trees	Rok zbioru szyszek Year of cones collection	Procent <i>C. strobilella</i> wylęgłych po diapauzie: Percentage of <i>C. strobilella</i> hatched after diapause		Procent <i>K. strobi</i> wylęgłych po diapauzie: Percentage of <i>K. strobi</i> hatched after diapause	
		jednorocznej one-year	przedłużonej prolonged	jednorocznej one-year	przedłużonej prolonged
Regiel górny Upper mountain zone (1300–1560 m)	1987	95,98	4,02	85,41	14,59
	1988	92,67	7,33	49,58	50,42
	1989	83,79	16,21	81,46	18,54
	1990	92,83	7,17	39,26	60,74
	1991	79,88	20,12	78,26	21,74
Regiel dolny Lower mountain zone (1000–1200 m)	1987	95,96	4,04	87,01	12,99
	1988	81,03	18,97	52,75	47,25
	1989	79,63	20,37	73,13	26,87
	1990	91,82	8,18	51,84	48,16
	1991	79,96	20,04	81,29	18,71
Razem Total (1000–1560 m)	1987	95,99	4,01	85,88	14,12
	1988	90,98	9,02	50,22	49,78
	1989	83,04	16,96	80,51	19,49
	1990	92,35	7,65	40,84	59,16
	1991	79,93	20,07	79,16	20,84

K. strobi nie wykazywała w okresie badań dużych wahań liczebności populacji. Po nagłym wzroście liczebności populacji w 1989 r., jej frekwencja utrzymywała się stale na wysokim poziomie, szczególnie w górnej strefie regla górnego. W reglu dolnym *K. strobi* występowała w znacząco mniejszym nasileniu i wykazywała bardziej wyraźne fluktuacje ilościowe z tendencją do przemiennej co dwa lata wzrostu i spadku średniej liczby larw w szyszkach.

4. DYSKUSJA

Entomofauna szyszek świerka wykazywała wyraźne zróżnicowanie liczebne w okresach zmiennej intensywności obradzania drzewostanów świerkowych w TPN. W szyszkach zebranych w latach słabego urodzaju świerka stwierdzono większą liczbę zasiedlających je owadów oraz gatunków w porównaniu z entomofauną uzyskaną z szyszek pozyskanych w okresach zwiększonego owocowania.

Przeprowadzone obserwacje kształtowania się urodzaju szyszek w poszczególnych latach i na różnych wysokościach n.p.m. wskazują na coroczne obradzanie świerka i to nawet tych samych drzew w górnych partiach regla górnego. Stwarza to szczególnie korzystną bazę pokarmową i rozwojową dla zasiedlających je owadów, podczas gdy w reglu dolnym po obfitych latach nasiennych ma miejsce gwałtowny spadek urodzaju, który znacznie pogarsza sytuację bytową owadów.

Podstawą prac prognostycznych dotyczących szkodliwych owadów jest śledzenie dynamiki liczebności ich populacji. Szkodniki szyszek i nasion cechuje swoista dynamika, której nie posiadają inne zgrupowania owadów, ponieważ nie wykazują nagłych wahań liczebności spowodowanej czynnikami natury egzogenicznej (np. pasożytnictwo), a głównym regulatorem liczebności populacji jest u nich dostępność bazy pokarmowej (obfitość szyszek) oraz czynniki natury endogenicznej – płodność samic i diapauza. Kono- i seminifagi cechuje duża płodność, ale zarazem wysoka śmiertelność w stadium jaja i w młodszych stadiach larwalnych. Większość tych owadów posiada zdolność kilkuletniej diapauzy, która ogranicza w pewnym stopniu niekorzystny wpływ wahań urodzaju szyszek na liczebność ich populacji (Stadnickij i Grebenščikova 1971, Stadnickij i Golutvina 1975, Stadnickij i in. 1978). Wyniki przeprowadzonych badań wykazały, że dynamika liczebności populacji najliczniejszych szkodników szyszek na terenie TPN była w dużym stopniu uzależniona od wahań urodzaju szyszek.

Wyraźna zależność między dynamiką liczebności populacji konofagów a zmiennym urodzajem szyszek wystąpiła w odniesieniu do *Cydia strobilella*. Jest to zgodne z wynikami badań Bakke (1963) i Annila (1984), którzy stwierdzili, że wahania liczebności populacji tego gatunku wydają się być kształtowane przez zmiany urodzaju szyszek. W przedstawionych badaniach, w latach nieurodzajnych zasiedlenie szyszek przez gąsienice tego gatunku było znacznie większe niż w

latach dobrego obradzania świerka. W drzewostanach regla dolnego największe ilości gąsienic w szyszkach stwierdzano w latach poprzedzających dobry urodzaj szyszek, natomiast w drzewostanach regla górnego – w latach bezpośrednio po roku dobrego urodzaju. Na różnice te wydaje się mieć bezpośredni wpływ specyficzny przebieg obradzania szyszek świerka w Tatrach, który obserwowano na różnych wysokościach n.p.m. W latach nasiennych urodzaj szyszek świerka jest najbardziej obfity w reglu dolnym, w którym drzewostany mają większe zwarcie, a tym samym większą liczbę owocujących świerków na jednostce powierzchni. Baza pokarmowa w postaci szyszek jest tu bardziej obfita w porównaniu z bazą szyszek w wyższych położeniach. Średnia liczba gąsienic w szyszkach z niższych położen jest niska na skutek rozproszenia populacji wśród dużej liczby szyszek. Bezpośrednio po silnym urodzaju świerk w reglu dolnym owocuje przez kilka lat w stopniu bardzo słabym, natomiast w górnych partiach regla górnego bardziej intensywnie i prawie corocznie w stopniu słabym i średnim. W okresie ogólnie słabego obradzania świerka liczba gąsienic *C. strobilella* w szyszkach jest wysoka, szczególnie w drzewostanach regla górnego, gdzie dla tego gatunku istnieje najobfitsza baza pokarmowa w postaci szyszek. W następnych latach oddzielających od siebie dobre urodzaje, świerk zaczyna intensywniej owocować najpierw na średnich wysokościach n.p.m. (1200–1300), a następnie w reglu dolnym. W roku poprzedzającym wystąpienie ponownego, ogólnie dobrego urodzaju średnie zagęszczenie gąsienic w szyszkach regla dolnego osiąga swoje maksimum.

Badania wykazały, że dynamika populacji *K. strobi* miała tendencję przemiennego wzrostu i spadku liczebności, co dwa lata. Gatunek ten wydaje się wykazywać specyficzny mechanizm diapauzy (tab. 3). Charakteryzuje się on przemiennością populacji, która ma stosunkowo duży udział okazów o przedłużonej diapauzie. Interesujące jest również to, że podobne zachowania wykazują parazytoidy *K. strobi*. W roku 1990, w którym prawie 60% okazów *K. strobi* miało przedłużoną diapauzę, *P. contorticornis* również wykazywał podobną tendencję (ok. 81,9% owadów wylęgło się po drugim roku hodowli). Podobnie, liczny udział okazów o przedłużonej diapauzie wystąpił u *A. strobilanae* (38,2%) oraz *T. azureus* (45,45%). Zaobserwowano, że parazytoidy *K. strobi* mają diapauzę w wyraźnym stopniu zsynchronizowaną z diapauzą swego żywiciela.

Opisana specyfika mechanizmu diapauzy *K. strobi*, może tłumaczyć charakter wahań populacji tego gatunku i może świadczyć o dobrym przystosowaniu do zmiennego obradzania szyszek świerka. Okazało się również, zgodnie z poglądem szeregu autorów (Bakke 1963, Stadnickij 1969, Stadnickij i in. 1978), że diapauza parazytoidów *K. strobi* jest zsynchronizowana z diapauzą żywiciela. Wykazano także, że stosunkowo duża część populacji *T. azureus*, *P. contorticornis*, *A. strobilane* ma przedłużoną diapauzę, a nie przeważnie jednoroczną, jak twierdzili Stadnickij i in. (1978) oraz Dumčius (1986).

P. abietina najliczniej zasiedlała nasiona w latach dobrych urodzajów, a najmniej w latach, w których w szyszkach było dużo gąsienic *C. strobilella*. Jest to

zgodne z poglądem Anilla (1984), że szkodniki nasion są przystosowane zarówno do zmian urodzaju nasion, jak i do wahań populacji konofagów – ich konkurentów pokarmowych. Według Skuhrová i Skuhrový (1960) i Anilla (1966), tylko 5% larw *P. abietina* przepoczwarza się po jednym zimowaniu, a pozostałe diapauzują od 2 do 4, a nawet 7 lat. Przepuszczalnie dlatego podczas całego okresu badań uzyskano tylko nieliczne imagines tego gatunku.

Powyższe spostrzeżenia i rozważania mają charakter wstępny i wymagają weryfikacji z obserwacjami w innych górskich drzewostanach świerkowych. Potwierdzenie ich może mieć istotne znaczenie praktyczne przy ewentualnym postępowaniu ochronnym w drzewostanach i plantacjach nasiennych usytuowanych na różnych wysokościach n.p.m. Przykładowo, najkorzystniejszym terminem do ewentualnego zwalczania *C. strobilella* w reglu dolnym, wydaje się rok bezpośrednio poprzedzający dobry urodzaj. W reglu górnym regularne owocowanie świerka upodabnia rosnące tu drzewostany do plantacji nasiennych. Owady mają tu do dyspozycji stałą bazę lęgową i żerową, stąd też wahania ich populacji są tu łagodniejsze, a zasiedlenie szyszek przez te szkodniki jest wysokie. Dla ochrony szyszek i nasion przed szkodliwymi owadami niezbędna jest stała kontrola ich występowania, a w roku dobrego urodzaju powinny być stosowane również środki zapobiegające zasiedleniu szyszek przez *P. abietina*.

5. PODSUMOWANIE WYNIKÓW I WNIOSKI

Reasumując wyniki badań można stwierdzić, że przebieg obradzania szyszek świerka pospolitego *Picea abies* (L.) Karst. w Tatrzańskim PN na różnych wysokościach n.p.m. ma specyficzny charakter. W drzewostanach regła dolnego świerk obradza silnie ale nieregularnie, podczas gdy w wyższych partiach regła górnego drzewostany świerkowe obradzają corocznie w stopniu słabym lub średnim. W reglu górnym owady mają do dyspozycji stałą bazę lęgową i żerową, stąd też wahania liczebności ich populacji są tu łagodniejsze, a zasiedlenie szyszek przez te szkodniki jest wyższe niż w reglu dolnym.

Entomofauna szyszek zebranych w latach niskiej intensywności obradzania świerka była liczniejsza i bardziej zróżnicowana gatunkowo w porównaniu z uzyskaną z szyszek zebranych w okresach zwiększonego owocowania. Wśród owadów zasiedlających szyszki zebrane w latach słabego i średniego urodzaju świerka, wyraźnie więcej stwierdzono błonkówek oraz motyli, natomiast mniej muchówek. Najliczniej i najczęściej występującymi gatunkami podczas całego okresu badań (niezależnie od intensywności owocowania świerka) były: *Kaltenbachiola strobi* (Winn.), *Plemeliella abietina* Seitn. i *Cydia strobilella* L., a następnie *Clinodiplosis cilicrus* (Kieff.), *Lestodiplosis holstei* (Kieff.), *Asynapta*

strobi (Kieff.) i *Camptomyia* sp. W szyszkach uzyskanych w latach słabego urodzaju wyraźnie częściej i liczniej niż w okresie dobrego urodzaju stwierdzane były: *Torymus azureus* Boh., *Tetrastichus strobilanae* Ratz., *Venturia transfuga* Grav., *Triplatygaster contorticornis* Ratz., a następnie *Lycoriella solani* Winn., *Anogmus* sp. aff. *vala* (Walker), *Anogmus hohenheimensis* Ratz., *Strobilomyia anthracina* (Czerny) i *Torymus caudatus* Boh.

Liczebność konofagów, saprofagów i koprofagów oraz parazytoidów i drapieżców była większa w przypadku szyszek zebranych podczas słabego i średniego urodzaju, natomiast liczebność seminifagów była większa podczas dobrego urodzaju nasion. W grupach konofagów, seminifagów, saprofagów i koprofagów, eudominantami i dominantami były te same gatunki, tj.: *Kaltenbachiola strobi* (Winn.), *Cydia strobilella* L., *Plemeliella abietina* Seitn., *Clinodiplosis cilicrus* (Kieff.), *Asynapta strobi* (Kieff.) i *Camptomyia* sp. Wśród parazytoidów i drapieżców w latach słabego i średniego urodzaju szyszek eudominantami i dominantami były: *Torymus azureus* Boh., *Tetrastichus strobilanae* Ratz., *Lestodiplosis holstei* (Kieff.), *Triplatygaster contorticornis* Ratz., *Anogmus* sp.aff. *vala* (Walker) i *Venturia transfuga* Grav., natomiast w szyszkach zebranych w latach dobrego urodzaju były nimi jedynie gatunki: *Lestodiplosis holstei* (Kieff.) oraz *Torymus azureus* Boh. W latach dobrego urodzaju dominantami wśród parazytoidów były: *Tetrastichus strobilanae* Ratz., *Triplatygaster contorticornis* Ratz. i *Anogmus hohenheimensis* Ratz.

Dynamika liczebności populacji najliczniejszych gatunków owadów zasiedlających szyszki świerka na terenie Tatrzańskiego Parku Narodowego była w dużym stopniu zależna od wahań urodzaju szyszek. Zasiedlenie szyszek przez gąsienice *Cydia strobilella* L. było większe w latach słabego urodzaju, przy czym w drzewostanach regła dolnego w roku poprzedzającym dobry urodzaj, a w reglu górnym – bezpośrednio po roku dobrego owocowania.

Zaobserwowano, że dynamika populacji *Plemeliella abietina* Seitn. i *Kaltenbachiola strobi* (Winn.) wykazuje tendencję przemiennej wzrostu i spadku liczebności co dwa lata. Seminifag – *Plemeliella abietina* Seitn. wydaje się być przystosowany zarówno do zmian urodzaju szyszek, jak i wahań liczebności jego konkurentów pokarmowych spośród konofagów. Liczebność tego gatunku była największa w latach dobrego urodzaju szyszek, a najmniejsza, gdy w szyszkach były liczne gąsienice *Cydia strobilella* L. Konofag – *Kaltenbachiola strobi* (Winn.) wykazywał zmienną liczebność populacji w zasiedlanych szyszkach świerka, i różnił się udziałem okazów o przedłużonej diapauzie. Diapauza parazytoidów *K. strobi* była na ogół zsynchronizowana z diapauzą swojego żywiciela.

Należy kontynuować badania nad biologią i rolą owadów zasiedlających szyszki świerka, aby na tej podstawie opracować skuteczne metody ochrony zbioru nasion przed szkodnikami.

Pragnę serdecznie podziękować za pierwsze oznaczenie oraz sprawdzenie mojego oznaczenia wybranych owadów Panom: dr. Josefovi Šedivému (Ústav Ochrany Rostlin, Praha, Czechy) (Ichneumonidae), dr. Zdenkovi Boučkovi (British Museum Natural History, London) (Chalcidoidea), dr. Jerzemu Lisowi (Muzeum Przyrodnicze, Bytom) (Heteroptera), dr. Andrzejowi Palaczykowi (Zakład Zoologii Systematycznej i Ekologii Zwierząt PAN, Kraków) (Diptera) i dr. Sawoniewiczowi (Instytut Zoologii PAN, Warszawa) (Ichneumonidae).

Ponadto oznaczenia wykonali nieżyjący już: dr. Bolesław Burakowski (Instytut Zoologii PAN, Warszawa) (Coeloptera) i doc. dr. Miroslav Čapek (Vyzkumny ústav lesného hospodarstva, Banská Štavnica, Słowacja) (Braconidae).

Praca została złożona 28.06.2007 r. i przyjęta przez Komitet Redakcyjny 30.08.2007 r.

LITERATURA

- Annala E. 1966. On the occurrence of *Plemeliella abietina* Seitn. (Dipt., Cecidomyiidae) and *Megastigmus strobilobius* Ratz. (Hym., Chalcididae) in Finland. Ann. Ent. Fenn., 32: 3-11.
- Annala E. 1984. Population fluctuation of some cone and seed insects in Norway spruce. Proc. Cone and Seed Insects Working Party Conference S 2.07-01. IUFRO, Athens, Georgia, USA, 31 July-6 August 1983, Asheville: 57-64.
- Arend H. 1967. Über den tierischen Abbau von Fichtenzapfen. Z. Angew. Entomol., 59: 74-109.
- Bakke A. 1955. Insects reared from spruce cones in northern Norway 1951. Norsk Ent. Tidsskr., 9: 152-212.
- Bakke A. 1963. Studies on the spruce-cone insects *Laspeyresia strobilella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae), *Kaltenbachiola strobi* (Winn.) (Diptera: Itonididae) and their parasites (Hymenoptera) in Norway. Meddel. Fra Det Norske. Skogfors., 67: 1-151.
- Čermak K. 1952. Hmyzi škudči semen našich lesních dřevin. Prace vyzk. ust. lesn. I. Lesn. Knih., 5: 5-87.
- Dumčius O. 1986. The parasites of the spruce-cone gall midge *Kaltenbachiola strobi* (Winn.) in the Lithuanian SSR. [In:] Proceedings of the 2nd International Conference of the Cone and Seed Insects Working Party IUFRO S2.07-01 (ed. A. Roques), Briançon (France), Sept. 3-5, 1986: 285-295.
- Holste G. 1922. Fichtenzapfen- und Fichtensamenbewohner Oberbayerns. Z. Angew. Entomol., 8: 125-160.
- Jakovlev B. P. 1961. Vrediteli šišek i semjan eli. Petrozavodsk, Gosud. Izd. Karel'skoj ASSR.
- Milišauskas Z. 1976. Lietuvos TSR paprastuosios egles (*Picea abies* Karst.) kankorėžių entomofauna. Acta Entomol. Lituan. Vilnius, 3: 37-47.
- Saksons J. A. L. 1973. Entomofauna generatīvných organov sosny (*Pinus silvestris* L.) i eli (*Picea abies* Karst.) v Latvīniskoj SSR. Zašč. Lesa, Riga: 29-52.
- Skrzypczyńska M. 1982. The entomofauna of the cones of spruce, *Picea abies* (L.) Karst. in Poland. Z. Angew. Entomol., 94: 21-32.
- Skrzypczyńska M. 1986. Insects of cones and seeds of Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst. in Poland. [In:] Proceedings of the 2nd Conf. IUFRO W.P. S2.07-01 (ed. A. Roques), Briançon (France), Sept. 3-5 1986, 27-38.

- Skrzypczyńska M., Koziol M., Kosibowicz M. 1998. Szkodliwe owady i ich pasożytnictwo zasiedlające szyszki świerka pospolitego *Picea abies* (L.) Karst. w Beskidzie Śląskim i Beskidzie Żywieckim. Wiad. Entomol., supl., 17: 1-186.
- Skrzypczyńska M., Kożuch J., Gibas S. 1994. Conophagous and seminifagous insects of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. in Babia Góra National Park and its surroundings. J. Appl. Entomol., 118: 321-326.
- Skuhrová M., Skuhrový V. 1960. Bejlomorky. Praha, ČSAZV.
- Stadnickij G. V. 1969. Parazitičeskie chal'cidy i proktotrupidy (Hymenoptera; Chalcidoidea, Proctotrupoidea) v šiškach eli obyknovnoj. Sborn. nauč. issl. rab. po lesn. chozj. vyp., 12: 229-243.
- Stadnickij G. V. 1971. Charakteristika šiškach eli evropejskoj [*Picea abies* (L.) Karst.] kak staci obitanija i naselajuščego ich entomokompleksa. Ent. Obozr. 50: 85-94.
- Stadnickij G. V., Golutvina L. S. 1975. K voprosu o dinamike čislennosti vreditel'ej generativnyh organov chojnyh porod. Zašč. lesa, vyp. 1, Leningrad: 76-85.
- Stadnickij G. V., Grebenščikova V. P. 1971. Dinamika čislennosti vreditel'ej šiškach eli. Trudy Petr. Lesn. opyt. stan., 1: 181-199.
- Stadnickij G. V., Jurčenko G. I., Smetanin A. N., Grebenščikova V. P., Pribylova M. V. 1978. Vrediteli šiškach i semjan chojnyh porod. Moskva, Izd. Lesnaja Promyšlennost.
- Szujecki A. 1980. Ekologia owadów leśnych. PWN, Warszawa.
- Wittecsek K. 1998. Owady uszkadzające szyszki i nasiona świerka pospolitego *Picea abies* (L.) Karst. w wybranych drzewostanach Gorczańskiego Parku Narodowego. Parki Nar. Rez. Przynr., 17: 111-123.