

KRZYSZTOF PŁATEK

Charakterystyka zmian liczebności cetyńców (*Tomicus piniperda* L. i *T. minor* Hart.; *Coleoptera: Scolytidae*) w wybranych drzewostanach sosnowych Nadleśnictwa Tuczno, w latach 1996-2003

Characterisation of changes in abundances of pine-shoot beetles (*Tomicus piniperda* L. and *T. minor* Hart.; *Coleoptera: Scolytidae*) in selected pine stands of the Tuczno Forest District in the years 1999-2003

ABSTRACT

The objective of the studies was to characterise the population dynamics of pine-shoot beetles (*Tomicus piniperda* L. and *T. minor* Hart.; *Coleoptera: Scolytidae*) and to evaluate differences in their abundances in different parts of selected pine stands. Beetle abundances were monitored using pheromone traps with Tomodor dispenser distributed on control plots over a total area of about 400 hectares. Observations indicated a high dynamics of beetle abundances in subsequent years, as well as a high spatial variation in beetle abundances within the study area. Besides, it was shown that changes in pine-shoot beetle abundances in the stands under study were, to a great extent, asynchronous.

KEY WORDS

pine-shoot beetle, *Tomicus*, population, changes in abundances

Wstęp

Cetyńce (*Tomicus piniperda* L. i *T. minor* Hart.) stale należą do najbardziej efektywnych sprawców posuszu w drzewostanach sosnowych. Gatunki te powodują uszkodzenia drzew w dwojaki sposób. Larwy drążąc chodniki pod korą i uszkadzając tkanki wpływają negatywnie na stan fizjologiczny drzewa. Imago natomiast podczas żeru regeneracyjnego lub uzupełniającego drążą chodniki w rdzeniach pędów szczytowych partii koron. Jesienią pędy te oblamują się, a korony pozostają często bardzo zdeformowane. Żery cetyńców wpływają negatywnie na przyrost wysokości i biomasy drzew. Z jednej strony cetyńce odgrywają rolę tzw. szkodników pierwotnych, atakując podczas żeru uzupełniającego lub regeneracyjnego zupełnie sprawne fizjologicznie drzewa, a z drugiej strony odgrywają rolę tzw. szkodników wtórnych, atakując drzewostany sosnowe osłabione żerami foliofagów. Największe nasilenie ataku cetyńców na uszkodzone żerami foliofagów drzewa przypada przeważnie na rok następny po zakończeniu gradacji foliofagów, a w największym stopniu atakowane są drzewa najbardziej uszkodzone [Cedervind i in. 2003]. Opanowanie osłabionych drzew przez cetyńce, utrudnia lub uniemożliwia ich regenerację, zdecydowanie negatywnie wpływając na przyrost drzew [Langström i in. 2001]. Ponieważ cetyńce są stale bardzo ważnym

KRZYSZTOF PŁATEK

Katedra Ekologii i Ochrony Środowiska
Uniwersytet Szczeciński
ul. Wąska 13
71-415 Szczecin
kplatek@univ.szczecin.pl

elementem biocenozy borów sosnowych, a niekiedy nawet źródłem szkód powstających w tych drzewostanach, jak również obiektem stałego monitoringu w ramach rutynowych czynności w ochronie lasu, cenne wydają się być informacje poszerzające wiedzę na temat proce-

sów populacyjnych tych gatunków, w tym dotyczące dynamiki zmian liczebności osobników w różnych warunkach siedliskowo-drzewostanowych. Celem pracy było scharakteryzowanie tych zmian liczebności cetyńców na terenie wybranych drzewostanów sosnowych w Nadleśnictwie Tuczo.

Materiały i metody

Obserwacje liczebności cetyńców prowadzono na obszarze około 400 ha zróżnicowanych drzewostanów sosnowych. Do obserwacji w kolejnych latach wytypowano od 15 do 32 powierzchni kontrolnych. Jako powierzchnię kontrolną w tych badaniach uznano najbliższe otoczenie drzewa kontrolnego, reprezentatywnego dla drzewostanu, na którym zawieszona była pułapka feromonowa. W celu kontroli liczebności odławiano chrząszcze w pułapki feromonowe typu IBL – 3 z dyspenserem Tomodor. Obserwacje prowadzono w latach 1996 – 2003, jednak z wyjątkiem roku 1998. W kolejnych latach wyboru powierzchni kontrolnych dokonywano kierując się ciągłością obserwacji na danej powierzchni kontrolnej oraz różnorodnością drzewostanów pod względem cech taksacyjnych. Pułapki na powierzchniach kontrolnych funkcjonowały od końca lutego do końca lotu godowego cetyńców (ostatnie odłowione chrząszcze). Pułapki kontrolowano co 10-14 dni. Znajdujące się w zbiorniku pułapki chrząszcze zbierano, a następnie dokładnie liczone. Nie dzielono zebranych chrząszczy na cetyńca większego i cetyńca mniejszego.

W każdym roku obserwacji określano:

- łączną liczbę schwytanych osobników na każdej powierzchni kontrolnej,
- średnią liczbę chrząszczy schwytanych w pułapki na terenie całego obszaru badań.

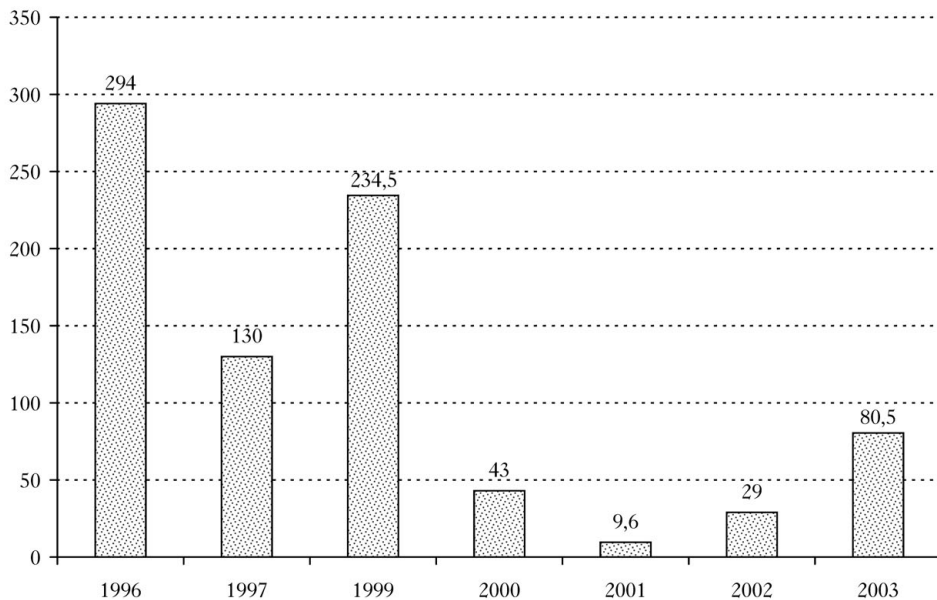
Na podstawie uzyskanych wyników starano się ocenić:

- ogólną dynamikę zmian liczebności chrząszczy cetyńców w badanych drzewostanach
- na podstawie średniej liczby odłowionych chrząszczy na całym badanym terenie,
- zróżnicowanie ich liczebności w poszczególnych fragmentach drzewostanów – na podstawie różnic w liczbie odłowionych chrząszczy na poszczególnych powierzchniach kontrolnych,
- dynamikę zmian liczebności w poszczególnych fragmentach drzewostanów – na podstawie liczby odłowionych osobników na poszczególnych powierzchniach kontrolnych w kolejnych latach obserwacji.

Wyniki

Na podstawie średniej liczby odłowionych chrząszczy na powierzchni kontrolnej można powiedzieć, że w latach 1996-2003 liczebność cetyńców na badanym obszarze ulegała bardzo dynamicznym zmianom. W okresie tym największa średnia liczba chrząszczy została zanotowana w roku 1996 (294 osobniki), najmniejsza natomiast w roku 2001 (9,6 osobnika) (ryc. 1). W latach 1996-1999 liczebność cetyńców utrzymywała się generalnie na dość wysokim poziomie, mimo znacznego spadku liczebności w roku 1997. Od roku 2000 zanotowano bardzo wyraźny spadek liczebności z minimum w roku 2001 oraz powolnym wzrostem liczebności od 2002 roku (ryc. 1). W skali całego badanego terenu stwierdzono zatem bardzo duże wahania liczebności cetyńców w okresie obserwacji.

Po dokonaniu analizy liczby odłowionych chrząszczy na poszczególnych powierzchniach kontrolnych w ramach badanego obszaru stwierdzono, że liczba odławianych cetyńców na tych powierzchniach była bardzo zróżnicowana. Zróżnicowanie liczby odłowionych osobników na powierzchniach kontrolnych było bardzo wyraźne w każdym roku obserwacji.



Ryc. 1.

Zmiany liczebności chrząszczy cetyńców (*Tomicus* spp.) w latach 1996-2003 na badanym obszarze (na podstawie średniej liczby chrząszczy na powierzchni kontrolnej)

Changes in pine-shoot beetles (*Tomicus* spp.) in the years 1999-2003 in the study area (on the basis of the mean number of beetles on a control plot)

W kolejnych latach stwierdzano zawsze kilka powierzchni kontrolnych, na których liczba osobników była wyraźnie większa niż na pozostałych powierzchniach. Z drugiej strony jednak, w latach ogólnie dużej liczebności, na niektórych powierzchniach kontrolnych notowano bardzo małą liczbę cetyńców, a nawet ich brak (tab.). Ponadto bardzo duża była rozbieżność między najmniejszą i największą liczbą odłowionych cetyńców na badanym obszarze. Różnie układał się też stosunek najmniejszej i największej liczebności do liczebności średniej (ryc. 2).

Uwagę zwraca również dynamika zmian liczebności na różnych powierzchniach kontrolnych. Zmiany liczby odłowionych osobników na poszczególnych powierzchniach z roku na rok były bardzo nierównomierne. W wielu przypadkach stosunkowo duża liczebność chrząszczy utrzymywała się przez parę lat, a w następnym okresie obniżała się mniej lub bardziej gwałtownie (tab.). Kierunki zmian liczebności w kolejnych latach na poszczególnych powierzchniach były bardzo różne. Zaobserwowano, że mimo bardzo dużych ogólnych wzrostów lub spadków liczebności na badanym obszarze, na jednej lub kilku powierzchniach kontrolnych zmiany liczebności były odwrotne (tab.). Zupełną zgodność kierunku zmian liczebności na wszystkich powierzchniach kontrolnych stwierdzono tylko raz tj. między rokiem 1997 a 1999. Najprawdopodobniej wynikało to jednak z braku odpowiednich danych w roku 1998. Najmniej zróżnicowane zmiany w ramach badanego obszaru zanotowano między rokiem 2001 a 2002 (tab.).

Na niektórych powierzchniach kontrolnych więcej chrząszczy odławiano przez kilka kolejnych lat i jednocześnie były to liczebności wyróżniające te powierzchnie, pod tym względem, od innych powierzchni kontrolnych. Można było wyróżnić również kilka powierzchni kontrolnych, na których średnia liczebność cetyńców w całym okresie badań była znacznie większa w porównaniu z innymi powierzchniami kontrolnymi (tab., ryc. 3).

Tabela 1.

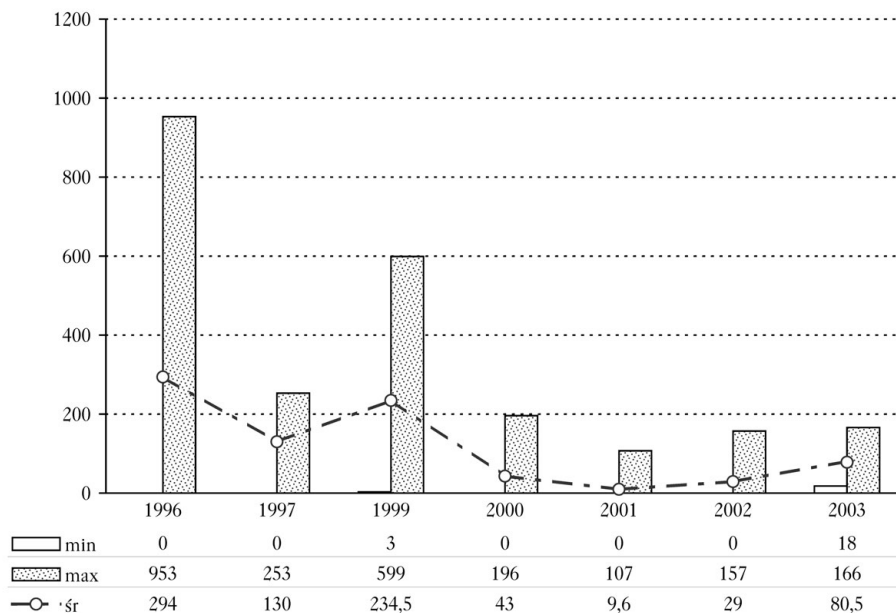
Liczebność chrząszczy cetyńców (*Tomicus* spp.) w kolejnych latach, na poszczególnych powierzchniach kontrolnych, z zaznaczonymi spadkami i wzrostami liczebności

Abundances of pine-shoot beetles (*Tomicus* spp.) during subsequent years on individual control plots with marked declines and rises

A	Lata obserwacji												Średnia liczba chrząszczy	
	1996	±	1997	±	1999	±	2000	±	2001	±	2002	±		2003
3						5	-	0						2,5
5	340	-	253	+	579	-	129	-	107	-	2	+	77	212,4
6						48	-	2	-	0				25,0
9						99	-	7						53,0
11					212	-	30	-	6	+	16	+	94	71,6
13	953	-	0	+	3									318,7
16						84	-	0						42,0
17					98	-	18	-	1	+	36	-	18	34,2
18						87	-	2						44,5
23	46	-	10			10	-	1	+	9	+	56		22,0
29	18	-	3	+	65	-	7	-	3	+	10	+	20	18,0
30	455	-	187	-	167	-	9	-	1	+	22	+	31	124,6
32	589	-	221	+	407	-	83				8	+	131	239,8
33	151	+	245	+	335	-	22	-	3	+	9	+	70	119,3
34					363	-	28	-	5	+	157	+	166	143,8
35					522	-	41	-	2	+	8	+	134	141,4
37						6	+	24	-	3				16,5
42	33	-	30	+	94	-	0	+	65	-	32	+	51	43,6
43	178	-	138	+	294	-	9	-	0	+	56	+	115	112,9
47											5	+	111	58,0
48	0	+	45	+	48	-	24	-	0	+	125	-	99	48,7
55						22	-	0	+	14				12,0
59	196	-	39	+	253	-	17	-	6	+	59	+	160	104,3
64						149	-	0	+	42				63,7
70					226	-	12	-	3	-	0			60,2
75					22	+	27	+	36	-	19			26,0
76	363	-	78	+	425	-	75	-	4	+	6	+	77	146,9
83						46	-	1	+	20				22,3
85					103	-	25	-	2	+	3	+	35	42,0
87					199	-	4	-	1	-	0	+	31	47,0
89	282	-	198	+	599	-	196	-	7	+	122	-	108	216,0
91	456	-	19	+	191	-	32	-	0	+	4	+	93	113,6
92	137	-	131	-	90	-	23	-	0	+	25	+	54	65,7
93					64	-	9						40	37,7
B	17		15		23		32		30		28		22	
C	5004		1955		5393		1376		289		812		1771	
D	294.0	-	130.0	+	234.5	-	43.0	-	9.6	+	29.0	+	80.5	
E		2		11		1		3		19		18		
F		13		0		22		27		7		3		
G		13%		100%		4%		10%		73%		86%		
H		87%		0%		96%		90%		27%		14%		

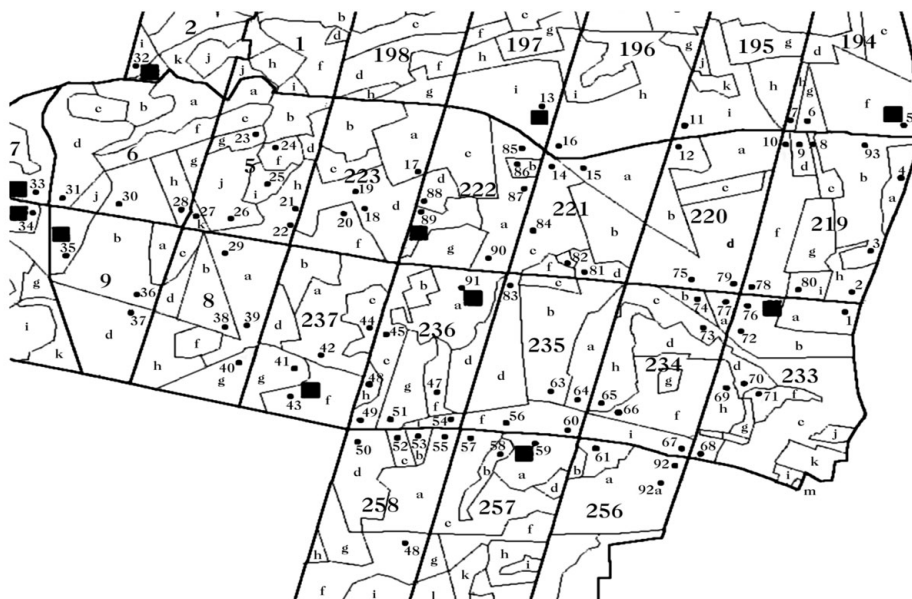
„+” – wzrost liczebności; „-” – spadek liczebności; A – numer powierzchni kontrolnej; B – liczba funkcjonujących powierzchni kontrolnych; C – suma; D – średnia; E – liczba wzrostów; F – liczba spadków; G – procent wzrostów; H – procent spadków

„+” – growth in abundance; „-” – decline in abundance; A – control plot number; B – the number of operating control plots; C – sum; D – mean; E – number of rises; F – number of declines; G – percent of rises; H – percent of declines



Ryc. 2.

Minimalne, maksymalne i średnie liczby chrząszczy na badanym obszarze w kolejnych latach obserwacji
 Minimal, maximal and mean numbers of beetles in the study area during subsequent years



Ryc. 3.

Rozmieszczenie powierzchni kontrolnych na terenie badawczym z zaznaczonymi powierzchniami, na których stwierdzono najliczniejsze występowanie chrząszczy cetyńców w okresie badań (największa średnia liczba odłowionych osobników)

Distribution of control plots in the study area with marked plots on which occurrences of pine-shoot beetles were found to be the highest during the study period (the highest mean number of caught individuals)

Z drugiej strony jednak na każdej powierzchni kontrolnej w ciągu 7 lat obserwacji zanotowano przynajmniej jeden rok bardzo znacznego spadku liczebności. Z kolei na powierzchniach kontrolnych z utrzymującą się umiarkowaną liczebnością przez większość okresu badań przynajmniej w jednym roku wystąpił bardzo wyraźny jej wzrost (tab.).

Reasumując należy zaznaczyć, że liczebność cetyńców na badanym obszarze była bardzo różnicowana w kolejnych latach i na poszczególnych powierzchniach kontrolnych, a zmiany liczebności były bardzo dynamiczne zarówno w skali całego obszaru badań jak i na poszczególnych powierzchniach kontrolnych.

Dyskusja

Bardzo duże różnice liczby odłowionych cetyńców w kolejnych latach badań były prawdopodobnie przejawem różnic poziomu liczebności populacji tych owadów na badanym obszarze, a różnice liczebności chrząszczy między poszczególnymi powierzchniami kontrolnymi były odzwierciedleniem zróżnicowanego poziomu ich liczebności w poszczególnych fragmentach drzewostanów. Założenie takie wysunięto mimo oczywistego faktu, że stosowane metody monitoringu nie oddają pełnego obrazu liczebnego poziomu populacji, gdyż część chrząszczy z pewnością skolonizowała żywe drzewa, gdyż naturalnie ulatniające się atraktanty sosnowe mają większą siłę nęcącą dla chrząszczy [Poland i in. 2003]. Z tego może również wynikać większa niekiedy efektywność odłowu chrząszczy cetyńców na drzewa pułpkowe w porównaniu z odłowami w pułpki feromonowe [Korczyński 1995]. Monitoring populacji cetyńców przy użyciu pułpek feromonowych może być mimo to stosowany między innymi w celu stwierdzenia obszarów o zwiększonym zagęszczeniu populacji jak również określenia rozkładu przestrzennego i zmian dynamiki ich populacji [Kolk 1995]. Wydaje się ponadto, że odłowu chrząszczy w pułpki feromonowe są tym bardziej miarodajne, im mniej jest konkurencyjnych względem nich drzew pułpkowych w najbliższym otoczeniu i im większe występuje zagęszczenie punktów kontrolnych.

Wyniki sugerują zatem, że lokalna populacja cetyńców w tych drzewostanach ulegała gwałtownym fluktuacjom liczebności. Co prawda nagłe wzrosty zagęszczenia populacji tych gatunków mogą być spowodowane wieloma czynnikami. Jednym z istotniejszych może być obecność w lesie nie uprzątniętego i nie zabezpieczonego surowca sosnowego, gdyż nawet niewielka jego ilość może być przyczyną zwiększonej reprodukcji cetyńców [Borkowski 2001]. Ponadto wzmożone występowanie cetyńców obserwuje się zawsze wówczas, gdy w niedalekiej odległości (do około 500 m) znajduje się tartak lub składnica drewna, gdzie składowany jest nie przetarty, nie okorowany i nie zabezpieczony surowiec sosnowy [Borkowski 2001, 2002]. Trzeba zaznaczyć jednak, że zasięg migracji chrząszczy cetyńców może być o wiele większy i może sięgać kilku kilometrów. Wydaje się jednak, że przyczyna taka nie występowała w przypadku opisywanych w tej pracy badań. Na badanym obszarze ani w jego bezpośrednim sąsiedztwie nie znajdował się bowiem przelegujący surowiec sosnowy, ani również nie był zlokalizowany obiekt o charakterze składnicy czy tartaku. W tym ostatnim przypadku wzmożona liczebność cetyńców miałyby prawdopodobnie charakter chroniczny.

Dodatkowe zainteresowanie budzi fakt, że liczebność cetyńców w ramach badanego obszaru była bardzo nierównomierna, a różnice liczebności między niedaleko od siebie położonymi powierzchniami kontrolnymi były bardzo duże. Ponadto praktycznie w każdym roku rekordowe liczby chrząszczy były odnotowane w innych fragmentach drzewostanów, a zmiany liczebności z roku na rok, na poszczególnych powierzchniach w większości przypadków były bardzo gwałtowne. Wydaje się, że niejednakowa liczba powierzchni kontrolnych w kolejnych

latach oraz niezupełnie równomierny ich rozkład na monitorowanym obszarze, nie miał decydującego wpływu na ogólny charakter uzyskanych wyników, a mógł jedynie wpłynąć na ich kompletność w niektórych latach.

Dokładna analiza wyników pokazuje, że różnice liczebności cetyńców, między poszczególnymi powierzchniami kontrolnymi, kształtowały się w sposób bardzo zaskakujący. W wielu przypadkach w sąsiadujących ze sobą fragmentach drzewostanów, na powierzchniach kontrolnych niewiele oddalonych od siebie, różnice w liczbie cetyńców były ogromne. Ponadto zmiany liczebności na tych powierzchniach miały przynajmniej częściowo charakter asynchroniczny tzn. jeśli ogólnie dla całego obszaru oraz na większości powierzchni kontrolnych w danym roku obserwowano spadek liczebności w stosunku do roku poprzedniego, to na jednej lub kilku powierzchniach notowano wzrost liczebności, a więc zmiany odwrotne. Z drugiej strony, jeśli dla ogółu badanego terenu i większości powierzchni kontrolnych stwierdzono wzrost, to na niektórych powierzchniach stwierdzono spadek liczebności chrząszczy. Najbardziej asynchroniczne zmiany liczebności cetyńców zanotowano między rokiem 2001 a 2002. Co prawda asynchroniczność zmian na poszczególnych powierzchniach w obrębie monitorowanego obszaru była większa wówczas, gdy zmiany w skali całego obszaru były niewielkie, wydaje się jednak, że było to również kwestią zagęszczenia powierzchni kontrolnych i zagęszczenie tych powierzchni mogło mieć w tym wypadku istotne znaczenie.

Nie ulega jednak wątpliwości, że na badanym terenie liczebność chrząszczy cetyńców była bardzo zróżnicowana, a zmiany ich liczebności były mniej lub bardziej asynchroniczne. Podobny charakter zmian liczebności stwierdzono w badanych drzewostanach odnośnie motyli brudnicy mniszki [Płatek 1999] oraz strzygoni choinówki [Szyszko, Lech 1997].

Na podstawie średniej liczby odłowionych chrząszczy z wielu lat na monitorowanym obszarze można było wyznaczyć fragmenty drzewostanów częściej nawiedzane i teoretycznie bardziej zagrożone przez cetyńce (ryc. 3), wydaje się jednak, że dynamika zmian liczebności cetyńców w czasie oraz rozkład liczebności w przestrzeni wskazuje raczej na brak stałego zagrożenia tych drzewostanów.

Niewątpliwie obserwacje zmian liczebności cetyńców w kolejnych latach powiązane z analizą przestrzenną tych zmian dostarczają więcej informacji o dynamice ich populacji oraz mogą dać dobre podstawy do przewidywania zmian liczebności tych gatunków.

Wnioski

- ✦ W drzewostanach objętych badaniami, w latach 1996-2003 zaobserwowano bardzo duże zmiany liczebności cetyńców,
- ✦ Bardzo duże były różnice w liczebności chrząszczy między poszczególnymi powierzchniami kontrolnymi w ramach badanego arealu drzewostanów,
- ✦ Zmiany liczebności cetyńców w poszczególnych fragmentach drzewostanów miały w niektórych latach wyraźnie asynchroniczny charakter.

Literatura

- Borkowski A. 2001. Zagrożenia drzewostanów sosnowych przez cetyńca *Tomicus piniperda* (L.) i *T. minor* (Hart.) wokół tartaku w Zagnańsku., Sylwan 10: 87-91.
- Borkowski A. 2001. Zasiadanie drzew pułapkowych przez cetyńce *Tomicus piniperda* (L.) i *T. minor* (Hart.) w drzewostanach rosnących wokół tartaku i składnicy drewna. Sylwan 11: 81-83.
- Borkowski A. 2002. Opad cetyny w drzewostanach przylegających do tartaków i składnic drewna w Górach Świętokrzyskich. Sylwan 5: 61-64.
- Cedervind J., Pettersson M., Långström B. 2003. Attack dynamics of the pine shoot beetle, *Tomicus piniperda* (Col.; Scolytinae) in Scots pine stands defoliated by *Bupalus piniaria* (Lep.; Geometridae). Agricultural and Forest Entomology 5 (3): 253-261.

- Kolk A. 1995. Feromony i inne związki infochemiczne korników sosny i świerka oraz możliwości ich wykorzystania w ochronie lasu., Materiały konferencyjne: „Szkodniki wtórne, ich rola oraz znaczenie w lesie”. Wydawnictwo „Acarus”, Poznań. 43-51.
- Korczyński I. 1995. Spostrzeżenia na temat odłowu cetyńców (*Tomiscus piniperda* L.) w sztuczne pułapki. Materiały konferencyjne: „Szkodniki wtórne, ich rola oraz znaczenie w lesie”. Wydawnictwo „Acarus”, Poznań. 53-57.
- Lånagström B., Erkki A., Hellqvist C., Varama M., Niemelä P. 2001. Tree Mortality, Needle Biomass Recovery and Growth Losses in Scots Pine Following Defoliation by *Diprion pini* (L.) and Subsequent Attack by *Tomiscus piniperda* (L.). Scandinavian Journal of Forest Research 16 (4): 342-353.
- Płatek K. 1999. Zależność występowania brudnicy mniszki (*Lymantria monacha* L.) od niektórych charakterystyk drzew i drzewostanów w okresie międzygradacyjnym w Nadleśnictwie Tuczo. Maszynopis pracy doktorskiej. Instytut Badawczy Leśnictwa, Warszawa.
- Poland T. M., De Groot P., Burke S., Wakarchuk D., Hack R. A., Nott R., Scar T. 2003. Development of an improved attractive lure for the pine shoot beetle, *Tomiscus piniperda* (Coleoptera: Scolytidae). Agricultural and Forest Entomology 5 (4): 293-300.
- Szyszko J., Lech A. 1997. Charakterystyka występowania motyli i poczwarek strzygoni choinówki (*Panolis flammea* Schiff.) w okresie międzygradacyjnym w drzewostanach sosnowych w Nadl. Potrzebowice i Tuczo. Sylwan 6: 45-63.

SUMMARY

Characterisation of changes in abundances of pine-shoot beetles (*Tomiscus piniperda* L. and *T. minor* Hart.; Coleoptera: Scolytidae) in selected pine stands of the Tuczo Forest District in the years 1999-2003

Pine-shoot beetles are an important element of pine biocoenoses and at the same time one of the most efficient causing agents of standing dead trees. Ecological and economic significance of these beetles necessitates a permanent monitoring of their population.

The purpose of the studies was to characterise the population dynamics of pine-shoot beetles in selected pine stands of the Tuczo Forest District in the years 1996-2003. Beetle abundances were monitored using pheromone traps with the Tomodor dispenser distributed on control plots over a total area of about 400 hectares. During subsequent years, the number of control plots with traps ranged from 15 to 32.

Study results pointed to considerably dynamic changes in abundances of beetles. The mean number of caught individuals ranged from 9.6 to 296.0. High differences were noted in number of caught beetles between individual control plots (even between neighbour plots) in the same observation year, and in the next years. The abundances of pine-shoot beetles on the majority of control plots were both very low and very high during the whole study period. Changes in abundances on control plots were in part asynchronous. This indicates that changes in abundances noted on some control plots were opposed to changes noted on other control plots and contrary to the change determined for the whole study area. On the basis of long-term averages, it was possible to identify fragments of stands in which pine-shoot beetles occur most frequently. However, a high dynamics in the whole study area and a very high spatial variation in beetle abundances point to rather low threat posed to forest stands by pine-shoot beetles.