

Wpływ zmian temperatury i wilgotności na cykle rozwojowe i znaczenie owadów w ekosystemach leśnych w związku z prawdopodobnymi zmianami klimatycznymi

The effect of temperature and humidity changes on insects development their impact on forest ecosystems in the context of expected climate change

Tomasz Jaworski[✉], Jacek Hilszczański

Instytut Badawczy Leśnictwa, Zakład Ochrony Lasu, Sękocin Stary, ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn

✉ Tel. +48 22 7150549, e-mail: T.Jaworski@ibles.waw.pl

Abstract. Ongoing climate change is mainly evident as increased in average temperature. It is expected to have a significant impact on world's biomes, with forest ecosystems especially vulnerable to these changes. The effect of climate change on forests is both indirect, through its impact on various tree species of different ecological requirements, and direct, through its impact on all living components of the forest ecosystem. Among the latter, insects are the group of the greatest importance, including species detrimental to forest health. The impact of climate change on forest insects may be reflected in their distribution, phenology, activity, number of generations and, indirectly, through impact on their natural enemies. Predicting the future direction and pace of the climate change, as well as direct and indirect consequences of its effect on forest insects is difficult and often subject to considerable inaccuracy. The paper presents a review of data from the published literature in this area of study. The influence of the basic climate parameters, temperature and humidity, on forest herbivore insects is discussed, particularly in the context of the most probable scenarios of climate change, i.e. the gradual increase in the average temperature. Observed and projected impacts of climate change in relation to the influence of herbivorous insects on forest ecosystems are characterized. We present some of the possible adaptation strategies of forest management to the expected climate changes.

Key words: global warming, forest insects, population dynamics, forest insects outbreaks, range shift, phenology, forest management

1. Wstęp

Zmiany klimatu, niezależnie od pierwotnej przyczyny tego zjawiska, mają istotne znaczenie dla środowiska naturalnego Ziemi. Wpływowi temu podlegają także ekosystemy leśne. Odbywa się to z jednej strony poprzez bezpośrednie oddziaływanie zmienionych parametrów klimatu na poszczególne gatunki drzew mających różne wymagania ekologiczne, z drugiej natomiast na wszystkie pozostałe żywe komponenty lasu. Wśród tych ostatnich największe znaczenie mają owady, a w pierwszej kolejności gatunki uznawane za szkodliwe z punktu widzenia gospodarki leśnej.

Owady należą do zwierząt ektotermicznych. Oznacza to, że są one silnie uzależnione od warunków termicznych otoczenia. Stąd też warunki klimatyczne, obok obecności roślin pokarmowych, są podstawowym elementem kształtującym zasięgi geograficzne owadów. Jakiegokolwiek zmiany klimatu nie pozostają obojętne dla zgrupowań owadów, a ich wpływ uwidaczniać się może między innymi poprzez zmiany zasięgu, fenologii, aktywności, liczby generacji rozwijających się w ciągu roku czy przeżywalności w okresie zimy.

Wśród współczesnych poglądów na temat zmian klimatu dominują opinie przewidujące wzrost średniej temperatury globu (IPCC 2007). Większość spośród

kilkudziesięciu modeli prognostycznych wskazuje, że w związku z podwojeniem koncentracji dwutlenku węgla (co nastąpi za 60–100 lat) średnia temperatura globalna może wzrosnąć o 1,7–5,3°C. Najczęściej wymieniana jest wartość 2,3°C, co oznacza wzrost o około 0,3°C na dekadę.

W odróżnieniu od temperatury wilgotność charakteryzuje się większą zmiennością i brakiem występowania tak wyraźnego trendu. Wraz ze wzrostem średniej temperatury przewiduje się nieznaczne zwiększenie ilości opadów na środkowych i północnych obszarach półkuli północnej. Pomimo tego, w strefie umiarkowanej należy liczyć się raczej z nasileniem deficytu wody, jako że wzrost temperatury będzie prowadził do zwiększonego parowania. Przesuszeniu gleby będą także sprzyjać takie czynniki, jak: skrócenie okresu zalegania pokrywy śnieżnej, duże nasycenie wierzchnich warstw gruntu w końcu zimy i zwiększony odpływ wód powierzchniowych (Sadowski 1996; Chmura et al. 2010).

Przewidywane zmiany klimatu będą, zdaniem wielu autorów, miały wiele niekorzystnych skutków dla lasów (Wigley 1993; Ayres, Lombardero 2000; Battisti 2008; Moore, Allard 2008). Dla przykładu, przewiduje się wzrost liczby pożarów i gwałtownych zjawisk atmosferycznych (powodzie, huragany), w wyniku których ulegnie wzmoczeniu negatywna rola szkodników wtórnych (Sadowski 1996; Logan et al. 2003). Gatunki drzew o wąskich zakresach tolerancji ekologicznej (np. świerk, jodła) będą w Europie ustępować na korzyść gatunków o szerokim zakresie optimum ekologicznych (np. topola, olsza), co wiąże się ze zmianą struktur dominacyjnych fitofagów (Ryszkowski et al. 1995). Przewidywane są przesunięcia północnych i południowych granic zasięgów wielu gatunków owadów w kierunku wyższych szerokości geograficznych oraz na wyższe położenia nad poziomem morza (Pawłowski 1995; Parmesan 1996; Walther et al. 2002; Parmesan, Yohe 2003; Menéndez 2007; Battisti 2008). Wiąże się to z ryzykiem ekspansji lub zawleczenia i zaaklimatyzowania nowych, niekiedy bardzo groźnych szkodników. Dla wielu rodzimych gatunków fitofagów realne jest zwiększenie liczby generacji w roku, wzrost szans przetrwania zimy i w konsekwencji wzrost liczebności ich populacji (Ayres, Lombardero 2000; Battisti 2008; Netherer, Schopf 2010). Zmiany klimatu mogą być także przyczyną zwiększenia aktywności szkodliwej gatunków rodzimych, które wcześniej nie miały istotnego znaczenia gospodarczego (Tenow et al. 1999).

Prognozowanie przyszłego kierunku i tempa zmian klimatu, a także bezpośrednich i pośrednich skutków jego oddziaływania, jest niezwykle trudne i często obciążone dużym błędem. Wynika to z nieprzewidywalności i zmienności w czasie i przestrzeni parametrów klimatu, różnorodności sposobów jego oddziaływania na po-

szczególne grupy funkcjonalne biocenoz i, wreszcie, ze stopnia złożoności tych ostatnich. Niezależnie od tego, istotne jest poznanie mechanizmów oddziaływania klimatu na poszczególne elementy składowe ekosystemów, a w przypadku środowisk leśnych na owady, będące grupą troficzną o pierwszorzędym znaczeniu dla ich funkcjonowania. Niniejsze opracowanie stanowi przegląd wybranej literatury z tego zakresu. Omówiono w nim sposoby oddziaływania podstawowych parametrów klimatu, temperatury i wilgotności, na owady fitofagiczne, przede wszystkim w kontekście najbardziej prawdopodobnego scenariusza zmian klimatu, tj. sukcesywnego wzrostu średniej temperatury globu. Wpływ wilgotności został w niniejszej pracy ujęty w mniejszym stopniu, co wynika z niewielkiej liczby badań dotyczących tego elementu klimatu oraz trudności w interpretowaniu i częstych rozbieżności w ich wynikach. W dalszej części scharakteryzowano, najczęściej z podaniem przykładów, przewidywane i obserwowane skutki zmian klimatu Ziemi w odniesieniu do wpływu owadów fitofagicznych na ekosystemy leśne. Na koniec omówiono niektóre aspekty adaptacji gospodarki leśnej w kontekście przewidywanych zmian klimatu w odniesieniu do oddziaływania owadów fitofagicznych.

2. Oddziaływanie klimatu na owady

Podstawowe parametry klimatu, tj. temperatura i wilgotność, oddziałują na owady zarówno bezpośrednio, jak i pośrednio. Wpływ bezpośredni uwidacznia się poprzez ograniczanie bądź stymulowanie aktywności larw i postaci dorosłych, dyspersję owadów w środowisku, kształtowanie fenologii i długości rozwoju, możliwości przetrwania niekorzystnych warunków pogodowych, genetykę populacyjną itp. Wpływ pośredni należy rozumieć jako wszelkie oddziaływanie klimatu na środowisko występowania owadów, a więc oddziaływanie na formacje roślinne, fenologię roślin, jakość pokarmu, aktywność drapieżców, parazytoidów czy entomopatogenów.

Należy podkreślić, że zestawienie przedstawione w niniejszym rozdziale nie wyczerpuje listy możliwych relacji pomiędzy zmieniającym się klimatem a dynamiką populacji owadów. Istotne jest jednak zaprezentowanie przykładów podstawowych interakcji zachodzących pomiędzy wymienionymi elementami.

2.1. Wpływ bezpośredni

2.1.1. Aktywność

Owady jako organizmy zmiennocieplne wykazują bardzo wyraźnie zmiany aktywności w zależności od temperatury otaczającego środowiska (Bale et al. 2002;

Menéndez 2007). Zwiększenie temperatury do poziomu optimum termicznego powoduje przyspieszenie metabolizmu owadów, co bezpośrednio przekłada się na wzmożenie ich aktywności. W warunkach strefy umiarkowanej wzrost średniej temperatury oznacza między innymi intensywniejszy i dłuższy sumaryczny czas aktywności dobowej imagines wielu gatunków fitofagów leśnych, rozumianej jako czas przeznaczony na żerowanie (w przypadku gatunków odbywających żer regeneracyjny i uzupełniający), kopulację i wyszukiwanie miejsc do składania jaj (Moore, Allard 2008; Netherer, Schopf 2010). To z kolei może pociągać za sobą zwiększenie dyspersji owadów w środowisku leśnym, częstsze składanie jaj, czy możliwość zasiedlania większej liczby roślin żywicielskich.

2.1.2. Długość rozwoju

W warunkach podwyższonej temperatury następuje szybszy rozwój jaj, larw i poczwerek owadów, co jest zjawiskiem charakterystycznym między innymi dla dużej liczby gatunków leśnych (Szujewski 1998). Krótszy czas rozwoju stadiów przedimaginalnych oznacza skrócenie czasu ich ekspozycji na niekorzystne warunki otoczenia, takie jak niskie temperatury, nadmierna bądź niedostateczna wilgotność, ataki drapieżców i pasożytów czy aktywność entomopatogenów. Może to przyczynić się do zwiększenia sukcesu rozrodczego wielu gatunków owadów.

Wpływ temperatury na długość rozwoju larwalnego obserwowano w warunkach laboratoryjnych między innymi dla dwóch ważnych gatunków rodzimych foliofagów, tj. brudnicy mniszki, *Lymantria monacha* (L.) i brudnicy nieparki, *L. dispar* (L.) (Karolewski et al. 2007). W obu przypadkach wzrost temperatury wpływał na skrócenie okresu rozwoju od stadium jaja do poczwarki. Uzyskano jednak odmienne rezultaty dotyczące przeżywalności larw obu fitofagów. W miarę podnoszenia średniej temperatury otoczenia, gąsienice brudnicy mniszki wykazywały podwyższoną śmiertelność, podczas gdy przeżywalność gąsienic brudnicy nieparki wzrastała. Wymienione różnice wynikają prawdopodobnie z istnienia różnych optimum termicznych u obu gatunków, co z resztą znajduje odbicie w ich odmiennych preferencjach środowiskowych. Rezultaty opisanego doświadczenia dobrze obrazują różnorodność oddziaływania parametrów klimatu na rozwój owadów, nawet w stosunku do blisko spokrewnionych gatunków.

2.1.3. Fenologia

W warunkach strefy umiarkowanej cykliczność okresów aktywności owadów w środowisku jest uwarunkowana następstwem pór roku. Kluczowe znaczenie ma tutaj temperatura, będąca czynnikiem limitującym

aktywność owadów. Zmiany średniej temperatury przekładają się na zmiany w fenologii owadów, co jest jednym z lepiej udokumentowanych przejawów ocieplania się klimatu Ziemi. Do najbardziej charakterystycznych symptomów tego zjawiska należą obserwacje wcześniejszego pojawu niektórych gatunków owadów wiosną i dłuższy okres ich aktywności (Walther et al. 2002; Logan et al. 2003; Parmesan, Yohe 2003; Menéndez 2007; Moore, Allard 2008). Opisane przykłady mogą mieć szczególnie duże znaczenie w przypadku fitofagów mających więcej niż jedno pokolenie w ciągu roku. Wzrost średniej temperatury, powodując przyspieszenie rozwoju, może wpływać na zwiększenie liczby generacji tych gatunków. W ten sposób dochodzi do skrócenia cyklu rozwojowego, zwiększenia liczby larw przypadających na jedną roślinę pokarmową, jak również do wzrostu częstotliwości gradacji. Negatywny, z punktu widzenia gospodarki leśnej, wpływ wzrostu średniej temperatury obserwuje się na przykład w przypadku kornika drukarza, *Ips typographus* (L.), będącego najgroźniejszym szkodnikiem świerka w Europie, w tym również w Polsce (Jönsson et al. 2007; Netherer, Schopf 2010).

Dla wielu gatunków owadów strefy umiarkowanej kluczowe znaczenie mają warunki klimatyczne panujące zimą. Wzrost temperatury w tym okresie może spowodować wzrost przeżywalności, co ma miejsce szczególnie przy północnych i górnych granicach zasięgów gatunków, gdzie drastycznie niska temperatura powoduje zwiększoną śmiertelność w populacji. Z drugiej strony wiele gatunków nie jest w stanie zakończyć rozwoju bądź przystąpić do kontynuowania żerowania wiosną bez wystarczającej liczby dni z odpowiednio niską temperaturą (Jönsson et al. 2007; Netherer, Schopf 2010). Negatywne oddziaływanie na gatunki zimujące w ściółce i glebie może mieć także zmniejszenie się grubości pokrywy śnieżnej i czasu jej zalegania na skutek wzrostu średniej temperatury i wilgotności (Nupponen et al. 2010).

2.1.4. Genetyka populacyjna

Zmieniający się klimat może być przyczyną szybszych niż zwykle adaptacji ewolucyjnych. Krótki przegląd badań dotyczących tego zagadnienia w odniesieniu do niektórych gatunków owadów przedstawili Menéndez (2007), Moore i Allard (2008) oraz Régnière (2009). Obserwowano między innymi wykształcenie się w krótkim czasie cech przystosowawczych europejskiego motyla *Aricia agestis* (Den. & Schiff.) do nowych warunków termicznych, w postaci przesunięcia progów temperatury indukującej diapauzę. Innym przykładem jest północnoamerykańska stonka *Chrysomela aeneicollis* (Schaeff.), u której zaobserwowano wzrost częstości występowania alleli odpowiedzialnych za syntezę białek

warunkujących odporność na niskie temperatury. Hill i inni (1999) przedstawili wyniki świadczące o występowaniu zmian morfologicznych w populacji motyla *Pararge aegeria* (L.). Osobniki z populacji, które skolonizowały w Wielkiej Brytanii nowe obszary w ciągu 20 lat poprzedzających badania, miały średnio większą powierzchnię skrzydeł oraz masę tułowia w porównaniu z osobnikami z populacji osiadłych. Wzrost częstości występowania form dyspersyjnych zaobserwowano także na Wyspach Brytyjskich u dwóch przedstawicieli szarańczaków, *Conocephalus discolor* (F.) i *Metrioptera roeselii* (Hagenbach), które w ostatnich latach poszerzyły areale swojego pierwotnego występowania (Thomas et al. 2001).

Również w przypadku fitofagów leśnych istnieją przykłady świadczące o dużych zdolnościach adaptacyjnych do szybko zmieniających się warunków środowiska. Larwy piędzika przedzimka, *Operophtera brumata* (L.), będącego ważnym foliofagiem drzew i krzewów liściastych, wykluwają się wczesną wiosną, po przezimowaniu w stadium jaja na pędach roślin żywicielskich. Istotne znaczenie dla omawianego gatunku ma termin wylęgu z jaj. W przypadku zbyt wczesnego opuszczenia osłonek jajowych, w stosunku do rozwoju pąków i liści, występuje duża śmiertelność gąsienic z powodu braku pokarmu. Jednak przeprowadzone niedawno badania wskazują na występowanie naturalnej selekcji w populacjach *O. brumata*, która faworyzuje genotypy charakteryzujące się wolniejszym rozwojem jaj (Asch 2007). W konsekwencji wylęg ma obecnie miejsce kilka dni później w porównaniu z minionym okresem, dzięki czemu zachowana zostaje synchronizacja wylęgania się gąsienic z rozwojem aparatu asymilacyjnego.

2.2. Wpływ pośredni

2.2.1. Oddziaływanie na fizjologię i metabolizm roślin pokarmowych

Zmiany temperatury i wilgotności mogą oddziaływać na owady pośrednio, poprzez zmiany w metabolizmie i fizjologii roślin pokarmowych (Ayres, Lombardero 2000; Rouault et al. 2006; Moore, Allard 2008; Netherer, Schopf 2010).

Ogólnie przyjmuje się, że długotrwałe i intensywne susze, będące jednym z objawów wzrostu średniej temperatury Ziemi, powodując ogólne pogorszenie stanu zdrowotnego roślin, mogą zwiększać ich podatność na ataki fitofagicznych owadów. Aktualnym przykładem tego typu interakcji jest obserwowane w Europie zamieranie drzewostanów dębowych, między innymi w wyniku niedoboru wody i następującym po nim ataku foliofagów, kambiofagów i ksylofagów (Thomas 2008). Z drugiej strony umiarkowany wzrost temperatury (i

koncentracji CO₂) może powodować obniżenie jakości pokarmu fitofagów na skutek zmniejszenia zawartości azotu w aparacie asymilacyjnym i zwiększenia produkcji wtórnych metabolitów, takich jak taniny (Buse et al. 1998; Dury et al. 1998; Kuokkanen et al. 2001). Wpływa to na pogorszenie atrakcyjności roślin jako pokarmu i sprzyja wzrostowi ich odporności względem fitofagów.

Meta-analizę wyników publikacji na temat wpływu niedoboru wilgotności w roślinach na rozwój, przeżywalność oraz płodność fitofagów przeprowadzili Huberthy i Denno (2004) oraz Rouault i inni (2006). Jedną z przesłanek, jakie skłoniły autorów do podjęcia tego typu badań, były rozbieżności dotyczące obserwowanych w środowisku naturalnym gradacji, często rozwijających się po okresach suszy, a wynikami doświadczeń świadczących o negatywnym oddziaływaniu deficytu wody na fitofagi. Rezultaty analizy wskazują między innymi, że reakcje fitofagów na spadek zawartości wody w tkankach roślin zależą w dużej mierze od ich przynależności do danej gildii troficznej, a więc do grupy gatunków o podobnym sposobie odżywiania się. Pozytywny wpływ suszy (szczególnie długotrwałej) wykazano na owady rozwijające się w drewnie, natomiast spadek zawartości wody i turgoru w komórkach roślin miał negatywne oddziaływanie na gatunki wysysające płyny z tkanek (mszyce) oraz rozwijające się w galasach. Wyniki analizy wpływu na inne fitofagi, np. odżywiający się blaszką liściową i minujące, były niejednoznaczne.

2.2.2. Fenologia roślin pokarmowych

Rozwój wielu fitofagów jest ściśle związany z fenologią ich roślin pokarmowych (Szujecki 1998; Bale et al. 2002), która z kolei regulowana jest głównie przez warunki temperaturowe środowiska. Ten sam rodzaj oddziaływania, np. wzrost średniej temperatury, może oddziaływać na rośliny i fitofagi w różnym stopniu i z odmiennymi konsekwencjami. Znane są przykłady negatywnego wpływu zmian klimatu na skutek zakłócenia synchronizacji kluczowych procesów zachodzących na różnych poziomach troficznych ekosystemu. Na przykład wyższe temperatury wczesną wiosną mogą spowodować wcześniejszy rozwój liści dębu, co skutkuje zakłóceniem synchronizacji tego procesu z wylęgiem gąsienic piędzika przedzimka, dla którego rozwijające się liście stanowią pokarm (Visser, Holleman 2001). Podobną zależność obserwowano u brudnicy mniszki, w przypadku której rozwój pierwszego stadium larw zwykle skorelowany jest z okresem kwitnienia sosny. Kwiatostany męskie sosny stanowią wysokoenergetyczny pokarm dla larw tego gatunku, co wpływa na zwiększenie ich przeżywalności oraz przyspieszenie wzrostu. Zaburzenie tej zależności powoduje osłabienie

potencjału gradacyjnego szkodnika (Laryszew 1968; Śliżyński 1970; Withers, Keena 2001). Przykładem oddziaływania o podobnym charakterze jest zwójka *Zeiraphera griseana* (Hbn.). Z drugiej strony przyspieszenie rozwoju roślin wiosną i dłuższy sumaryczny okres wegetacji może sprzyjać szczególnie tym gatunkom fitofagów, które swój rozwój odbywają wewnątrz organizmu rośliny. Dotyczy to na przykład niektórych gatunków korników, mogących uzyskać dodatkową generację w ciągu roku (Netherer, Schopf 2010).

2.2.3. Aktywność wrogów naturalnych

Kolejnym ogniwem ekosystemu, poprzez który zmiany klimatu wpływają pośrednio na owady fitofagiczne, są wrogowie naturalni. Efektywność i sposób oddziaływania tych ostatnich, a zarazem wpływ na populacje fitofagów, mogą być rozmaite. Skalę zależności obu elementów (fitofag vs. wróg naturalny) komplikuje dodatkowo pośrednie oddziaływanie klimatu na rośliny pokarmowe. Na przykład obniżona na skutek oddziaływania suszy wartość pokarmowa roślin sprawia, że rozwój fitofagów może się wydłużyć (p. rozdz. 2.2.1.), co oznacza wzrost prawdopodobieństwa ich narażenia na atak wrogów naturalnych (Coviella, Trumble 1999; Rouault et al. 2006). Z kolei zmiana chemizmu roślin pokarmowych spowodowana oddziaływaniem parametrów klimatu przekłada się na „jakość” fitofagów jako żywicieli, na przykład dla larw parazytoidów (rozmiar ciała, zawartość substancji chemicznych). Wpływa to z kolei na takie elementy, jak: skuteczność wyszukiwania ofiar przez parazytoidy, liczba składanych jaj, rozmiary ciała czy stosunek płci (Coviella, Trumble 1999).

Wyższa temperatura, jako czynnik stymulujący, może przyczynić się do zwiększenia aktywności wrogów naturalnych i ich szybszego rozwoju (Netherer, Schopf 2010). Oddziaływanie temperatury może też dotyczyć samych fitofagów i przez to wpłynąć na ich podatność na atak wrogów. Na przykład u mszyc w warunkach podwyższonej temperatury obserwowano osłabienie reakcji na feromon alarmowy, wydzielany w momencie ataku drapieżników lub parazytoidów, co potencjalnie może przyczynić się do większej śmiertelności tych fitofagów (Awmack et al. 1997). Z drugiej strony spowodowane oddziaływaniem wyższej temperatury przyspieszenie rozwoju owadów, szczególnie w tych stadiach, w których są one najbardziej narażone na atak parazytoidów, może skutkować większą przeżywalnością (Petzoldt, Seaman 2006).

3. Skutki zmian klimatu dla ekosystemów leśnych w wyniku oddziaływania entomofauny

3.1. Zmiany zasięgów fitofagów

Współczesny obraz rozmieszczenia poszczególnych gatunków owadów jest w głównej mierze wynikiem oddziaływania klimatu. Zjawisko to uwidacznia się szczególnie dobrze na granicach zasięgów, gdzie głównym czynnikiem limitującym jest temperatura. Dla przykładu, krytyczną wartością dla północnoamerykańskiego gatunku kornika *Dendroctonus frontalis* Zimm., jednego z najgroźniejszych szkodników drzew iglastych w tym rejonie, stanowi -16°C , poniżej której następuje blisko stuprocentowa śmiertelność populacji. Temperatury o takiej wartości odnotowuje się przy północnej granicy zasięgu wymienionego gatunku (Ayres, Lombardero 2000). Wydaje się więc, że wzrost średniej temperatury może umożliwić ekspansję gatunków bardziej ciepłolubnych w kierunku północnym oraz na większe wysokości nad poziomem morza. Jednocześnie przesunięciu ulegać mogą południowe i dolne granice zasięgów występowania (Parmesan 1996; Walther et al. 2002; Parmesan, Yohe 2003; Menéndez 2007; Battisti 2008). W przypadku wielu fitofagów zwiększenie zasięgu występowania wydaje się prawdopodobne dodatkowo z tego względu, że obszary ich rozmieszczenia są z reguły mniejsze niż arealy ich roślin pokarmowych.

Szczególnie w ostatnich latach obserwowano wiele przykładów, niekiedy szeroko nagłośnionych, zmian zasięgów owadów. W latach 90. w Europie Środkowej, w tym w Polsce, odnotowano pojawienie się kilku gatunków motyli z rodziny kubitnikowatych, Gracillariidae (Šefrová 2003). Wśród nich największy rozgłos uzyskał szrotówek kasztanowcowiaczek *Cameraria ohridella* Deschka & Dimić, atakujący kasztanowce białe. Prawdopodobną przyczyną ekspansji tego gatunku na nowe tereny było, oprócz zawleczenia, przesunięcie północnej i wschodniej granicy zasięgu w wyniku ocieplenia klimatu.

Ekspansje zasięgów foliofagów leśnych w Europie zostały ostatnio dobrze poznane dla dwóch gatunków miernikowców, tj. piędzika przedzimka, *O. brumata*, i paśnika jesieniaka, *Epirritia autumnata* (Borkh.), w drzewostanach północnej Skandynawii (Jepsen et al. 2008). Na omawianym obszarze oba gatunki wykazują cykliczne wzrosty liczebności i niekiedy powodują gołozery drzew liściastych. Stwierdzono, że w ostatnich 15–20 latach nastąpiło wyraźne zwiększenie arealu objętego gradacjami obu foliofagów. *O. brumata*, jako gatunek mniej odporny na niskie temperatury, dokonał ekspansji w kierunku północno-wschodnim, na tereny dotychczas objęte gradacjami *E. autumnata*. Ten nato-

miast zwiększył zasięg występowania gradacji na obszary położone w głębi łądu, cechujące się również chłodniejszym klimatem. Wzrost arealów występowania obu wymienionych gatunków wynika, zdaniem autorów badań, ze wzrostu wartości średniej temperatury rocznej oraz minimalnej temperatury zimą.

Innym, szeroko udokumentowanym przykładem zmian rozmieszczenia gatunku istotnego z punktu widzenia gospodarki leśnej może być korowódka śródziemnomorska, *Thaumetopoea pityocampa* Den. & Schiff. Gatunek jest uznawany za jednego z głównych szkodników foliofagicznych w rejonie Morza Śródziemnego. Podstawowym czynnikiem kształtującym granice zasięgu *T. pityocampa* jest temperatura w okresie zimy, podczas żerowania gąsienic na igłach różnych gatunków sosen, rzadziej innych drzew iglastych. Od połowy lat 70. XX w. do roku 2004 gatunek zwiększył areal występowania we Francji w kierunku północnym o blisko 90 km, natomiast górna granica jego zasięgu we włoskich Alpach przesunęła się w niektórych rejonach o ponad 200 metrów (Battisti et al. 2005; Battisti 2008). Podobne obserwacje dotyczą zmiany górnej granicy zasięgu *T. pityocampa* w hiszpańskich górach Sierra Nevada (Hódar, Zamora 2004). Ekspansja na obszary dotąd niezajmowane była możliwa dzięki wzrostowi średniej temperatury. Gąsienice wykazywały większą przeżywalność zimą, podczas okresu żerowania (Battisti et al. 2005, Buffo et al. 2007), natomiast cieplejsze noce latem, z temperaturą powyżej 14°C, prawdopodobnie przyczyniły się do zwiększenia dystansu i wysokości, na jakie rozprzestrzeniły się samice (Battisti et al. 2006). Wielu autorów wskazuje na konieczność stałego monitorowania zmian zasięgów owadów oraz wytypowania gatunków lub grup gatunków owadów-indykatorów zmian zachodzących w środowisku leśnym (np. Ayres, Lombardero 2000; Bale et al. 2002; Logan et al. 2003; Menéndez 2007). Podejmuje się również próby przewidywania zmian zasięgów gatunków (np. Williams, Liebhold 1995a, b; Jönsson et al. 2007; Régnière 2009). Należy w tym miejscu zaznaczyć, że w tego typu badaniach, oprócz wymagań ekologicznych organizmów, pod uwagę brane mogą być różnorodne wskaźniki, jak typologiczne (np. typ siedliska, formacje roślinne) oraz klimatyczne (średnie, minimalne i maksymalne wartości temperatury lub/i opadów w danym miesiącu). Szczególnie zmienność w czasie tych ostatnich powoduje, że wszelkie próby prognozowania zmian zasięgu owadów obarczone mogą być dużym błędem i traktować je należy jedynie jako pewnego rodzaju scenariusze zdarzeń. Istotny wpływ na wynik takiego prognozowania mogą mieć stosunkowo niewielkie zmiany przyjętych parametrów, co przy nieprzewidywalności cech klimatu w skali nawet kilku lat może uniemożliwiać tworzenie jakichkolwiek trafnych prognoz.

Badania o charakterze prognostycznym w stosunku do zmian zasięgu owadów prowadzili między innymi Williams i Liebhold (1995a, b). Do analiz wykorzystali oni dane o defoliacji drzewostanów w stanie Oregon i Pensylwania, nękanych przez zwójkę *Choristoneura occidentalis* Free. oraz brudnicę nieparkę, *L. dispar*. Rozpatrywano alternatywne scenariusze obejmujące: a) wzrost średniej temperatury o 2°C przy zakładanej niezmięnionej ilości opadów, b) wzrost średniej temperatury o 2°C i spadek ilości opadów o 0,5 mm/dzień oraz c) wzrost średnich wartości obu wymienionych parametrów. Wzrost temperatury przy niezmiennym poziomie opadów okazał się być czynnikiem wpływającym na zwiększenie zasięgu gradacji *L. dispar*, podczas gdy prognozowany obszar występowania *Ch. occidentalis* zmniejszył się. Zakładany wzrost temperatury przy jednoczesnym spadku ilości opadów spowodował zmniejszenie zasięgów gradacji obu foliofagów, natomiast wzrost obu parametrów był pozytywnie skorelowany z obszarem objętym gradacjami.

Podobne prace przeprowadzono także w Finlandii (Vanhanen et al. 2007). Określono między innymi potencjalne zmiany rozmieszczenia brudnicy mniszki i brudnicy nieparki na podstawie wybranych scenariuszy zmian średniej temperatury zawarte w raporcie Międzyrządowego Zespołu ds. Zmian Klimatu (IPCC) z 2001 r. Każda z przeprowadzonych symulacji (tj. wzrostu temperatury o 1,4°C, 3,6°C i 5,8°C) dała rezultat w postaci przesunięcia obszarów występowania obu gatunków. Północne i południowe granice zasięgów uległy przemieszczeniu odpowiednio o 500–700 i 100–900 kilometrów w kierunku bieguna północnego.

3.2. Aktywność szkodotwórcza fitofagów, częstotliwość gradacji

Wiele gatunków owadów należy, z punktu widzenia gospodarki leśnej, do organizmów szkodliwych. Cykliczne gradacje niektórych fitofagów wiążą się między innymi z obniżeniem kondycji zdrowotnej lasów, strat w produkcji drzewnej i ponoszeniem wysokich kosztów ograniczania liczebności populacji szkodników. Stąd też istotne jest uzyskanie odpowiedzi na pytanie, w jakim stopniu przewidywane zmiany klimatyczne wpłyną na negatywne oddziaływanie owadów na lasy.

Interesujące badania dotyczące tego zagadnienia przeprowadzili badacze amerykańscy (Currano et al. 2008), którzy szczegółowej analizie poddali fosylia roślinne sprzed 59–52 mln lat (przełom paleocenu i eocenu). W okresie tym nastąpił wzrost temperatury o ok. 6°C, jeden z największych w historii Ziemi, co było wynikiem zwiększonej koncentracji CO₂ w powietrzu. Autorzy badań uważają, że ówczesna sytuacja klimatyczna Ziemi była podobna do obserwowanej obecnie.

Stwierdzono, że stopień uszkodzenia blaszek liściowych przez foliofagi był dodatnio skorelowany ze wzrostem średniej temperatury i koncentracji dwutlenku węgla. Wy tłumaczenie tego zjawiska jest następujące: zwiększenie stężenia CO₂ w powietrzu przekłada się na wzrost udziału węgla w stosunku do azotu w tkankach roślin, co z kolei wpływa na obniżenie wartości odżywczej pokarmu. Z tego powodu straty wynikające z niższej wartości pokarmu muszą być rekompensowane większą konsumpcją. Przekładając wyniki wspomnianych badań na obecnie obserwowane zmiany klimatu, należy spodziewać się zwiększenia konsumpcji aparatu asymilacyjnego przez foliofagi, a tym samym zwiększenia skali uszkodzeń drzewostanów (Rouault et al. 2006; Battisti 2008; Currano et al. 2008; DeLucia et al. 2008).

Zmiana warunków termicznych i wilgotnościowych może mieć zarówno pozytywne, jak i negatywne oddziaływanie na owady. Przykłady dwóch gatunków fitofagów leśnych, dla których wzrost temperatury miał diametralnie różne znaczenie podaje Battisti (2008). W latach 1985–1992 w południowych Alpach obserwowano, na niespotykaną dotychczas skalę, gradację zasnuń północnej *Cephalcia arvensis* Panzer – błonkówki będącej oligofagiem świerka. Gatunek ten zwykle nie wykazuje tendencji do masowych pojawów, co wynika z niewielkich zdolności dyspersyjnych, niskiej płodności samic i długiego, trwającego niekiedy kilka lat okresu diapauzy i związanej z nią wyższej śmiertelności części populacji. Główną przyczyną eksplozji liczebności *C. arvensis* były występujące w ciągu kilku lat przed gradacją okresy wyjątkowo wysokiej temperatury oraz susza w czerwcu i lipcu, w okresie żerowania larw. Podwyższona temperatura i niska wilgotność spowodowały z jednej strony skrócenie rozwoju larw, z drugiej natomiast umożliwiły przyspieszenie procesu przepoczwarczenia i uniknięcie wejścia w stan przedłużonej diapauzy. W ten sposób gatunek rozwijał przez kilka lat z rzędu jedną generację w ciągu roku, co doprowadziło do gwałtownego wzrostu jego liczebności.

Zjawisko o odmiennym charakterze obserwowano, również na obszarze Alp, u innego foliofaga – wskaźnicy modrzewianeczki, *Zeiraphera griseana* (= *diniiana*). Zwójka ta rozwija się na kilku gatunkach iglastych, jednak na omawianym obszarze jej główną rośliną pokarmową jest modrzew. Gatunek ma duże znaczenie z uwagi na powtarzające się w 8–10-letnich cyklach gradacje, których historię oszacowano na podstawie badań dendrochronologicznych na ponad tysiąc lat wstecz (Esper et al. 2006). Gąsienice wylęgają się wiosną z przezimowanych jaj i rozpoczynają żer na rozwijających się igłach. Począwszy od roku 1989, przez kilka następujących sezonów obserwowano drastyczny spadek liczebności populacji wskaźnicy modrzewianeczki i w

konsekwencji załamanie się gradacji foliofaga. Analizy meteorologiczne przeprowadzone wkrótce potem wykazały, że na dużą śmiertelność populacji miała wpływ wysoka temperatura w okresie zimy i wiosny, która była przyczyną większej śmiertelności jaj, oraz zaburzenia synchronizacji wylęgu larw i rozwoju igieł.

Zmiany klimatu mogą być również przyczyną wzrostu aktywności szkodliwej gatunków, które wcześniej na danym terenie nie miały istotnego znaczenia gospodarczego. W Finlandii analizowano częstotliwość występowania gradacji borecznika rudego *Neodiprion sertifer* (Geoff.) w odniesieniu do zakładanego wzrostu temperatury i wpływu wybranych elementów środowiska (Virtanen et al. 1996). Stwierdzono między innymi, że głównym czynnikiem ograniczającym występowanie gradacji tego gatunku w północnej Finlandii jest występowanie dni z temperaturą niższą niż –36°C zimą, poniżej której odnotowuje się wysoką śmiertelność jaj. W tych samych badaniach uwzględniono scenariusz zakładający wzrost średniej temperatury zimowej o 3,6°C do roku 2050. Według autorów ocieplenie klimatu może doprowadzić do wzrostu częstotliwości gradacji borecznika rudego na obszarach, na których dotąd były one sporadyczne lub nie występowały wcale.

Podobne symulacje, dotyczące dynamiki populacji kornika drukarza, przeprowadzono w południowej Szwecji (Jönsson et al. 2007). Obecnie gatunek ten ma na omawianym terenie tylko jedną generację w ciągu roku, jednak przy zakładanym wzroście średniej temperatury rocznej o 2–3°C możliwe jest występowanie drugiej rójki chrząszczy, a wzrost o 5–6°C może doprowadzić do rozwoju kolejnej generacji chrząszczy. Autorzy badań zastrzegają, że wymagania termiczne *I. typographus*, nawet przy spełnieniu zakładanego scenariusza ocieplenia klimatu, mogą nie być zapewnione co roku. Znaczenie dla możliwości rozwoju drugiej generacji kornika ma odpowiednio wczesny termin przystępowania do rójki wiosną oraz skrócenie okresu rozwoju jaj, larw i poczwerek pierwszej generacji.

3.3. Gatunki inwazyjne

Owady należą prawdopodobnie do tej grupy zwierząt, w której elementy obce dla danego regionu są najliczniej reprezentowane. Zmiany klimatu mogą przyczynić się do zaadaptowania się, wzrostu liczebności populacji oraz ekspansji obcych gatunków, z reguły lepiej przystosowanych do nowych warunków niż taksony rodzime (Capdevila-Argüelles, Zilletti 2008). Wzrost temperatury może wpłynąć pozytywnie na liczebność populacji zawleczonego gatunku, którego rozwój i przeżywalność były dotąd ograniczane, na przykład przez zbyt niskie temperatury. Oprócz zmian klimatu istotnym czynnikiem jest także bezpośrednia działalność czło-

wieka, jak wprowadzanie egzotycznych gatunków roślin i fitofagów czy przypadkowe zawlekanie do nowego środowiska.

W ekosystemach leśnych Europy za inwazyjne należy uznać dwa gatunki motyli z rodziny kibitnikowatych, tj. *Parectopa robiniella* Clem. i *Phyllonorycter robiniella* (Clem.), zawleczone na kontynent europejski z Ameryki Północnej (Šefrová 2003). Ich gąsienice rozwijają się w minach drążonych w liściach robinii białej, *Robinia pseudoacacia* L., sprowadzonej do Europy już na początku XVII w. jako drzewo użytkowe. Mimo obecności rośliny pokarmowej od kilku stuleci oba gatunki motyli zostały po raz pierwszy odnotowane dopiero w drugiej połowie XX stulecia w południowych rejonach kontynentu. Od tego czasu obserwowano ich ekspansję w kierunku północnym, co mogło być spowodowane ocieplającym się klimatem.

3.4. Adaptacje fitofagów do nowych roślin pokarmowych

Zmiany zasięgów owadów, wynikające z oddziaływania zmienionych parametrów klimatu, mogą być także przyczyną ich adaptacji do nowych roślin pokarmowych. Z taką sytuacją mamy do czynienia szczególnie wtedy, gdy na nowym areale występowania fitofaga znajdują się gatunki blisko spokrewnione z jego pierwotną rośliną pokarmową. Prawdopodobne jest wówczas poszerzenie przez fitofagi spektrum roślin żywicielskich, a nawet zmiana preferencji pokarmowych poprzez wykorzystanie dostępnych nisz pokarmowych. Za przykład może posłużyć ekspansja korowódki śródziemnomorskiej, *T. pityocampa*, zaobserwowana w górach Sierra Nevada w południowo-wschodniej Hiszpanii. Wzrost średniej temperatury w ciągu kilkudziesięciu ostatnich lat umożliwił rozprzestrzenienie się gatunku w wyższe partie gór, na tereny dotychczas wolne od jego występowania. Zmianie rozmieszczenia towarzyszyła też adaptacja do nowej rośliny żywicielskiej, reliktoowego podgatunku sosny pospolitej, *Pinus sylvestris* var. *nevadensis* (Hódar, Zamora 2004).

4. Adaptacja gospodarki leśnej do zmian klimatycznych w kontekście oddziaływania entomofauny

Współczesne leśnictwo staje w obliczu wielu wyzwań i zagrożeń, wśród których przewidywane zmiany klimatu należą do jednych z najważniejszych. Zmiana czynników klimatycznych będzie miała zarówno pozytywne, jak i negatywne oddziaływanie na ekosystemy leśne. W rejonach strefy umiarkowanej spodziewane jest wydłużenie okresu wegetacyjnego i przyspieszenie tem-

pa fotosyntezy na skutek zwiększonej koncentracji CO₂, co może przełożyć się na wzrost produkcji masy drzewnej. Z kolei czynniki stresowe w postaci niedoboru wody, gwałtownych zjawisk atmosferycznych oraz zwiększonej aktywności patogenów i fitofagów mogą przyczynić się do pogorszenia kondycji lasów. Zatem, w konsekwencji prognozowanych zmian klimatu, należy liczyć się także ze zmianami w strukturze, produktywności i funkcjonowaniu ekosystemów leśnych, co odbije się na gospodarce leśnej. Z powyższych względów obecnie istotne staje się podejmowanie działań mających na celu adaptowanie ekosystemów leśnych i szeroko rozumianej gospodarki leśnej do zmieniających się warunków klimatycznych (Rezolucja H4 1993; Spittlehouse, Steward 2003; Moore, Allard 2008; Netherer, Schopf 2010).

Adaptacja leśnictwa do zmian klimatu może być rozpatrywana dwojako. Z jednej strony jest to proces po części samoistny, choć z pewnością ograniczony i przebiegający w tempie zbyt wolnym w stosunku do postępujących zmian. Tak definiowana adaptacja wynika z naturalnej zdolności ekosystemów leśnych do przystosowania się do nowych warunków. Z drugiej strony przystosowanie lasów i leśnictwa powinno odbywać się na drodze świadomego prowadzenia gospodarki leśnej w sposób uwzględniający obecne i przewidywane zmiany klimatu, przy zapewnieniu pełnienia produkcyjnych, ekologicznych i społecznych funkcji lasów lub przynajmniej przy zminimalizowaniu ich strat. W skład tak rozumianego przystosowywania leśnictwa do skutków zmian klimatu wchodzi również modyfikowanie obowiązującego prawa i przepisów.

Strategia adaptacji lasów (naturalnych ekosystemów) oraz leśnictwa (a więc praktyki i postępowania gospodarczego) do zmian klimatu w odniesieniu do oddziaływania entomofauny musi uwzględniać wiele aspektów. Część postępowania w zasadzie nie będzie odbiegać od ogólnych wytycznych oraz zaleceń hodowlanych i ochronnych stosowanych w leśnictwie od lat. Pierwszorzędne znaczenie, jeśli chodzi o stabilność i odporność drzewostanu na stres, w tym na ataki owadów, ma dostosowanie składu gatunkowego drzewostanu do warunków siedliska. Duże nadzieje wiąże się także z możliwością wykorzystania naturalnej odporności drzew (gatunków, populacji, fenotypów) na żery owadów. Należy przy tym podkreślić, że działania tego typu powinny być poprzedzone badaniami nad dziedzicznością cech odporności. Uwzględnienie fenologii drzew i ich szkodników przy planowaniu odnowień lasu może zapobiec lub ograniczyć stopień defoliacji, na przykład na skutek zaburzenia synchronizacji terminu rozwoju aparatu asymilacyjnego i wylęgu larw foliofagów. Sztandarowy przykład w tym zakresie stanowi propagowanie późno rozwijających się form dębu, bardziej

odpornych na uszkodzenia powodowane przez mróz i wiosenny żer foliofagów. Na znaczeniu zyskiwać powinny gatunki o mniejszej wrażliwości na niedobory wody, co może w dużym stopniu ograniczyć pierwotne osłabienie drzew i drzewostanów w przypadku wystąpienia suszy, a tym samym zniwelować ryzyko wtórnego ataku przez fitofagi. Przykładami tego typu drzew mogą być dąb bezszypułkowy lub olsza szara, o mniejszych wymaganiach wilgotnościowych w stosunku do dębu szypułkowego i olszy czarnej, mających obecnie wielokrotnie większe znaczenie. Coraz częściej powinny być podejmowane takie działania, jak mała retencja wód w lasach, dzięki której obniżone może być ryzyko stresu związanego z niedoborem wody, a pośrednio także z atakiem szkodników wtórnych.

Ocieplenie klimatu sprzyja zmianom zasięgów niektórych organizmów, w tym wielu szkodliwych gatunków owadów. Ryzyko pojawienia się gatunków inwazyjnych i określenie strat wynikających z ich oddziaływania na ekosystemy leśne często mogą być oszacowane z wyprzedzeniem, na podstawie znajomości wymagań ekologicznych fitofagów, rozmieszczenia roślin pokarmowych itp. Z pomocą mogą tutaj przyjść nowoczesne narzędzia, takie jak systemy informacji przestrzennej, modele prognostyczne i różnego rodzaju symulacje (Williams, Liebhold 1995a, b; Jönsson et al. 2007; Vanhannen et al. 2007; Régnière 2009). W przyszłym planowaniu gospodarczym niezbędne będzie także włączenie elementu zmienności i niepewności oraz analizy ryzyka, jak również wdrażanie systemów wspomagania decyzji na wypadek pojawienia się nowych gatunków szkodliwych owadów (Moore, Allard 2008; Chmura et al. 2010; Netherer, Schopf 2010).

Wraz z rozwojem handlu, tj. zwiększeniem ilości transportowanych towarów i poszerzeniem arealów ich dystrybucji, zwiększa się ryzyko zawlekania obcych gatunków owadów mających znaczenie w leśnictwie. Szczególne zadanie ma zatem do spełnienia kontrola handlu drewnem i przepisy kwarantannowe. Zachodzi także konieczność wypracowania systemu efektywnego wykrywania, monitorowania i kontroli populacji gatunków inwazyjnych.

5. Podsumowanie

Obecnie wiele dowodów wskazuje na występowanie zmian klimatu na Ziemi. Najpowszechniej brana jest pod uwagę hipoteza mówiąca o wzroście średniej temperatury Ziemi, między innymi na skutek zwiększenia koncentracji dwutlenku węgla w atmosferze. Prognozowane zmiany mogą mieć istotny wpływ na ekosystemy leśne i dotyczą wszystkich elementów biocenoz leśnych; zarówno drzew, które są podstawowym komponentem la-

sów, jak i pozostałych grup organizmów. Zmiany klimatu mają też kluczowe znaczenie dla fitofagicznych gatunków owadów, a podstawowe parametry klimatu, czyli temperatura i wilgotność, oddziałują na nie zarówno bezpośrednio, jak i pośrednio. Wyniki badań przeprowadzonych w celu określenia wpływu zmian klimatu na rozwój i aktywność owadów są często niejednoznaczne, lecz synteza ich rezultatów daje podstawę do wysunięcia ogólnych wniosków:

1. Ocieplenie klimatu sprzyja gatunkom eurytopowym, o szerokim typie rozmieszczenia geograficznego i polifagom. Wynika to przede wszystkim z większej plastyczności ekologicznej i zdolności adaptacyjnych tych organizmów.

2. Ogólne obserwacje wpływu zmian klimatu na fitofagi sugerują, że wzrasta obecnie rola gatunków ciepłolubnych, o południowym typie rozmieszczenia, co wynika z przesunięcia granic zasięgów w kierunku północnym i stanowisk wyżej położonych nad poziomem morza.

3. Na skutek zmieniających się warunków klimatycznych statusy pewnych gatunków fitofagów mogą ulec zmianie. Rola jednych może wzrosnąć, podczas gdy znaczenie innych może ulec zmniejszeniu.

4. Rośnie liczebność i znaczenie fitofagów zimujących w stadium jaja, w porównaniu do gatunków, które okres zimowy spędzają w innych stadiach rozwojowych. Koresponduje to ze wzrostem średnich temperatur zimowych w ostatnim okresie. Prawdopodobnie stadia larwalne, poczwarki i imagines wykazują zwiększoną śmiertelność w tym okresie, podczas gdy jaja są bardziej odporne.

5. Stres w postaci niedoboru wody, jako jeden z elementów ocieplającego się klimatu, może mieć wieloraki wpływ na dynamikę populacyjną fitofagów. Efekt oddziaływania uzależniony jest nie tylko od częstotliwości występowania i stopnia nasilenia deficytu wody, ale także od przynależności fitofaga do danej grupy troficznej (gildii), czyli od sposobu pobierania pokarmu. Generalnie gatunki rozwijające się w drewnie wykazują pozytywną reakcję na umiarkowany spadek wilgotności środowiska. Dla gatunków odżywiających się sokami wysysanymi z tkanek roślin, jak również dla owadów galasotwórczych niedobór wilgotności wpływa negatywnie. Badania w odniesieniu do typowych foliofagów odżywiających się blaszką liściową oraz gatunków minujących nie dają jednoznacznych wyników.

6. Zmieniający się klimat, wraz ze stale wzrastającym natężeniem handlu i wymiany towarów, może sprzyjać inwazyjnym gatunkom fitofagów. Brak efektywnych wrogów naturalnych na nowych arealach oraz większa plastyczność gatunków obcych w porównaniu z rodzimymi może przyczynić się do wzrostu poziomu szkód.

Literatura

- Asch, van, M. 2007. Seasonal synchronization between trophic levels under climate change: genetic and environmental effects on winter moth egg hatching. Dissertations University Groningen.
- Awmack C.S., Woodcock C.M., Harrington R. 1997. Climate change may increase vulnerability of aphids to natural enemies. *Ecological Entomology*, 22: 366–368.
- Ayres M.P., Lombardero M.J. 2000. Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *The science of the total environment*, 262(3): 263–286.
- Bale J.S., Masters G.J., Hodkinson I.D., Awmack C., Bezemer T.M., Brown V.K., Butterfield J., Buse A., Coulson J.C., Farrar J., Good J.E.G., Harrington R., Hartley S., Jones T.H., Lindroth R.L., Press M.C., Symioudis I., Walitt A.D., Whittaker J.B. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8(1): 1–16.
- Battisti A. 2008. Forests and climate change – lessons from insects. *iForest*, 1: 1–5. http://www.sisef.it/forest/pdf/Battisti_210.pdf [20.10.2010].
- Battisti A., Stastny M., Buffo E., Larsson S. 2006. A rapid altitudinal range expansion in the pine processionary moth produced by the 2003 climatic anomaly. *Global Change Biology*, 12(4): 662–671.
- Battisti A., Stastny M., Netherer S., Robinet C., Schopf A., Roques A., Larsson S. 2005. Expansion of Geographic Range in The Pine Processionary Moth Caused by Increased Winter Temperatures. *Ecological Applications*, 15: 2084–2096.
- Buffo E., Battisti A., Stastny M., Larsson S. 2007. Temperature as a predictor of survival of the pine processionary moth in the Italian Alps. *Agricultural and Forest Entomology*, 9: 65–72.
- Buse A., Good J.E.G., Dury S., Perrins C.M. 1998. Effects of elevated temperature and carbon dioxide on the nutritional value of leaves of oak (*Quercus robur* L.) as food for the Winter Moth (*Operophtera brumata* L.). *Functional Ecology*, 12: 742–749.
- Capdevila-Argüelles L., Zilletti B. 2008. A perspective on climate change and invasive alien species. Convention on the conservation of European wildlife and natural habitats. http://www.coe.int/t/dg4/cultureheritage/nature/bern/invertebrates/inf05rev_2008_en.pdf [20.10.2010]
- Chmura D.J., Howe G.T., Anderson P.D., St.Clair J.B. 2010. Przystosowanie drzew, lasów i leśnictwa do zmian klimatycznych. *Sylwan*, 154(9): 587–602.
- Coviella C.E., Trumble J.T. 1999. Effects of Elevated Atmospheric Carbon Dioxide on Insect-Plant Interactions. *Conservation Biology*, 13(4): 700–712.
- Currano E.D., Wilf P., Wing W.L., Labandeira C.C., Lovelock E.C., Royer D.L. 2008. Sharply increased insect herbivory during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(6): 1960–1964.
- DeLucia E.H., Casteel C.L., Nabity P.D., O'Neill B.F. 2008. Insects take a bigger bite out of plants in a warmer, higher carbon dioxide world. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 1781–1782.
- Dury S.J., Good J.E.G., Perrins C.M., Buse A., Kaye T. 1998. The effects of increasing CO₂ and temperature on oak leaf palatability and the implications for herbivorous insects. *Global Change Biology*, 4: 55–61.
- Esper J., Büntgen U., Frank D.C., Nievergelt D., Liebhold A. 2006. 1200 years of regular outbreaks in alpine insects. *Proceedings of the Royal Society, Series B*, 274: 671–679.
- Hill J.K., Thomas C.D., Blakeley D.S. 1999. Evolution of flight morphology in a butterfly that has recently expanded its geographic range, *Oecologia*, 121:165–170.
- Hódar J.A., Zamora R. 2004. Herbivory and climatic warming: a Mediterranean outbreak caterpillar attacks a relict, boreal pine species. *Biodiversity and Conservation*, 13: 493–500.
- Huberthy A.F., Denno R.F. 2004. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology*, 85(5): 1383–1398.
- IPCC. 2007. Intergovernmental Panel on Climate Change. Fourth Assessment Report. <http://www.ipcc.ch/> [12.08.2013].
- Jepsen J.U., Hagen S.B., Ims R.A., Yoccoz N.G. 2008. Climate change and outbreaks of the geometrids *Operophtera brumata* and *Epirritia autumnata* in subarctic birch forest: evidence of a recent outbreak range expansion. *Journal of Animal Ecology*, 77(2): 257–264.
- Jönsson A.M., Harding S., Barring L., Ravn H.P. 2007. Impact of climate change on the population dynamics of *Ips typographus* in southern Sweden. *Agricultural and Forest Meteorology*, 146: 70–81.
- Karolewski P., Grzebyta J., Oleksyn J., Giertych M.J. 2007. Effects of temperature on larval survival rate and duration of development of *Lymantria monacha* (L.) on needles of *Pinus silvestris* (L.) and of *L. dispar* (L.) on leaves of *Quercus robur* (L.). *Polish Journal of Ecology*, 55(3): 595–600.
- Kuokkanen K., Julkunen-Tiitto R., Keinänen M., Niemelä P., Tahvanainen J. 2001. The effect of elevated CO₂ and temperature on the secondary chemistry of *Betula pendula* seedlings. *Trees*, 15: 378–384.
- Laryšev N.K. 1968. Dopolnienije nadzoru za monashenkoj. *Lesnoje Chozājstvo*, 9: 66–67.
- Logan J.A., Régnière J., Powell J.A. 2003. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1(3): 130–137.
- Menéndez R. 2007. How are insects responding to global warming. *Tijdschrift voor Entomologie*, 150: 355–365.
- Moore B.A., Allard G.B. 2008. Climate change impacts on forest health. Forest Health & Biosecurity Working Papers FBS/34E. Forest Resources Development Service, Forest Management Division, FAO, Rome.
- Netherer S., Schopf A. 2010. Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests – General aspects and the pine processionary moth as specific example. *Forest Ecology and Management*, 259: 831–838.
- Nupponen H., Salokannel S., Thomsson P.-M., Vanhatal A. 2010. The impact of climate change on invasive alien insect distribution and diversity. <http://www.helsinki.fi/>

- metsatietet/tiedotteet/pdf/ME408_Group7_report.pdf [20.10.2010].
- Parmesan C. 1996. Climate change and species' range. *Nature*, 382: 765–766.
- Parmesan C., Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37–42.
- Pawłowski J. 1995. Zmiany faunistyczne w Polsce od końca XVII wieku w aspekcie przeszłych i przewidywanych zmian klimatu. *Sylwan*, 139(3): 5–22.
- Petzoldt C., Seaman A. 2006. Climate change effects on insects and pathogens. Climate Change and Agriculture: Promoting Practical and Profitable Responses, III: 6–16. <http://www.climateandfarming.org/clr-cc.php> [22.10.2010].
- Rezolucja H4. Strategie dla procesu długofalowego przystosowania lasów w Europie do zmian klimatu. II ministerialna konferencja nt. ochrony lasów w Europie, 16–17 czerwca 1993. Helsinki, Finlandia. <http://www2.mos.gov.pl> [12.11.2010].
- Régnière J. 2009. Predicting insect continental distributions from species physiology. *Unasylva*, 60(1/2): 37–42.
- Rouault G., Candau J.-N., Lieutier F., Nageleisen L.-M., Martin J.-C., Warzée N. 2006. Effects of drought and heat on forest insect populations in relation to the 2003 drought in Western Europe. *Annals of Forest Science*, 63(6): 613–624.
- Ryszkowski L., Kędziora A., Bałazy S. 1995. Przewidywane zmiany globalne klimatu a lasy i zadrzewienia krajobrazu rolniczego. *Sylwan*, 139(2): 19–32.
- Sadowski M. 1996. Przewidywane zmiany klimatu i ich przyrodnicze, społeczne i polityczne konsekwencje. *Sylwan*, 140(5): 83–103.
- Spittlehouse D.L., Steward R.B. 2003. Adaptation to climate change in forest management. *BC Journal of Ecosystems and Management*, 4(1): 1–11. <http://www.forrex.org/jem/2003/vol4/no1/art1.pdf> [10.11.2010].
- Szujewski A. 1998. Entomologia leśna. Warszawa, Wyd. SGGW.
- Šefrová H. 2003. Invasions of Lithocolletinae species in Europe – causes, kinds, limits and ecological impact (Lepidoptera, Gracillariidae). *Ekologia (Bratislava)*, 22(2): 132–142.
- Śliżyński K. 1970. Żerowanie brudnicy mniszki – *Ocneria monacha* L. (Orgyidae, Lepidoptera) na kwiatostanach męskich sosny – *Pinus silvestris* L. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 40(4): 871–876.
- Tenow O., Nilssen A.C., Holmgren B., Elverum. F. 1999. An insect (*Argyresthia retinella*, Lep. Yponomeutidae) outbreak in northern birch forests, released by climatic changes? *Journal of Applied Ecology*, 36: 111–122.
- Thomas F.M., 2008. Recent advances in cause-effect research on oak decline in Europe. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 3, 037. <http://www.cababstractsplus.org/cabreviews> [24.06.2013].
- Thomas C.D., Bodsworth E.J., Wilson R.J., Simmons A.D., Davies Z.G., Musche M., Conradt L. 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature*, 411: 577–581.
- Vanhnen H., Veteli T.O., Päävinen S., Kellomäki S., Niemelä P. 2007. Climate Change and Range Shifts in Two Insect Defoliators: Gypsy Moth and Nun Moth – a Model Study. *Silva Fennica*, 41(4): 621–638.
- Virtanen T., Neuvonen S., Nikula A., Varama M., Niemelä P. 1996. Climate Change and the Risks of *Neodiprion sertifer* Outbreaks on Scots Pine. *Silva Fennica*, 30(2–3): 169–177.
- Visser M.E., Holleman L.J.M. 2001. Warmer spring disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society. London. B*, 268: 289–294.
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T.J.C., Fromentis J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416: 389–395.
- Wigley T.M.L. 1993. Climate change and forestry. *Commonwealth Forestry Review*, 72(4): 256–264.
- Williams D.W., Liebhold A.M. 1995a. Forest defoliators and climatic change: potential changes in spatial distribution of outbreaks of western spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) and gypsy moth (Lep.: Lymantriidae). *Environmental entomology*, 24(1): 1–9.
- Williams D.W., Liebhold A.M. 1995b. Herbivorous insects and global change: potential changes in the spatial distribution of forest defoliator outbreaks. *Journal of Biogeography*, 22(4/5): 665–671.
- Withers T.M., Keena M.A. 2001. *Lymantria monacha* (nun moth) and *L. dispar* (gypsy moth) survival and development on improved *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 31(1): 66–77.