

3

JERZY R. STARZYK i ZBIGNIEW WITKOWSKI

**Zmiany zgrupowań owadów kambio- i ksylofagicznych
towarzyszące sukcesji wtórnej lasu w grądach
Puszczy Niepołomickiej**

The changes of cambio- and xylophagous insect
communities during the secondary succession
of the oak-hornbeam association in the Niepołomice Forest

Celem badań było prześledzenie zmian zachodzących w składzie gatunkowym i strukturze zgrupowań owadów kambio- i ksylofagicznych w toku sukcesji wtórnej lasu grądowego (*Tilio-Carpinetum*) w Puszczy Niepołomickiej. Do badań wybrano równocześnie 6 powierzchni: 1) zrąb jednoroczny, 2) zrąb 7-letni, 3) 15-letni młodnik, 4) młody drzewostan 25-letni, 5) dojrzały drzewostan 95-letni oraz 6) drzewostan klimaksowy w wieku 150 lat. W oparciu o analizę podobieństwa oraz cechy strukturalne badanych zgrupowań owadów wykazano, iż inicjalne zgrupowanie kambio- i ksylofagów pojawiło się w 15-letnim młodniku (powierzchnia 2). Kolejne fazy rozwojowe zgrupowania prowadzą do zgrupowania finalnego, reprezentowanego przez gatunki żyjące w pniakach na obu zrębach (powierzchnie 1 i 2). Zgrupowanie finalne pod względem składu gatunkowego i cech strukturalnych wyraźnie nawiązuje do grupy gatunków charakterystycznych dla dojrzałych drzewostanów (powierzchnie 5 i 6). Obserwacje przebiegu zmian składu gatunkowego, liczby osobników oraz różnorodności na poszczególnych powierzchniach wykazały, że najwyższe wartości wskaźniki te uzyskały w drzewostanach dojrzałych (powierzchnie 5 i 6). Zmiany equitability w toku sukcesji były bardzo nieznaczne. Dwa inne parametry — średnia wielkość osobnika oraz stosunek samic do samców w populacjach poszczególnych gatunków w toku sukcesji stopniowo wzrastały, uzyskując najwyższe wartości w finalnej fazie sukcesji kambio- i ksylofagów, na powierzchniach 1 i 2.

I. Wstęp

Opisy zmian zachodzących w ekosystemie w toku sukcesji ograniczały się najczęściej do przedstawienia dynamiki zbiorowisk roślinnych. Znacznie rzadziej można spotkać w piśmiennictwie opis przekształceń zbiorowisk roślinnych oraz towarzyszących im zmian w zespołach zwierząt (Collier i in. 1978). Na terenie Puszczy Niepołomickiej pierwszą próbą równoległego opisu sukcesji lasu grądowego i towarzyszących jej zmian w zespołach ptaków były prace Głowacińskiego (1972, 1975).

Zmiany sukcesyjne zachodzące w zespołach owadów żerujących pod korą drzew (kambiofagów), a także pod korą i w drewnie (kambio-ksylofagów) można opisywać z dwóch punktów widzenia. Jednym z nich jest opis sukcesji gatunków, wynikającej ze starzenia się określonego substratu pokarmowego (Mamaev 1977, Wiąckowski 1957). Innym sposobem opisu jest śledzenie zmian w zespołach owadów, w miarę postępującego rozwoju drzewostanu, w którym owady te żyją (Lindeman 1966). Celem niniejszej pracy jest przedstawienie zmian w zespołach kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów zachodzących w toku rozwoju lasu grądowego Puszczy Niepołomickiej.

II. Teren i metody badań

Badania terenowe prowadzono w latach 1977 i 1978 w homogennym siedlisku kompleksu leśnego Groble, leśnictwo Ispina) w Puszczy Niepołomickiej (Bzowski 1973, Klein 1978, Medwecka-Kornaś 1971). Na terenie kompleksu leśnego wybrano 6 powierzchni zajmujących 3200 m² każda, reprezentujących pełny szereg rozwojowy asocjacji roślinnej lasu grądowego *Tilio-Carpinetum* (Denisiuk, Medwecka-Kornaś 1976) z dominującym w runie *Aegopodium podagraria* L.

Powierzchnia 1 została założona w oddziale 63 leśnictwa Ispina, w dwa lata po wycięciu zrębem zupełnym 120-letniego drzewostanu. W 1976 roku zręb został obsadzony sadzonkami dębu, grabu, lipy i jesionu. Na badanej powierzchni kambiofagi, kambio-ksylofagi i ksylofagi zasiedlały 21 pniaków dębowych, 5 pniaków sosnowych i 3 pniaki grabowe.

Powierzchnia 2 — położona w oddziale 46 leśnictwa Ispina — została założona na 7-letnim zrębie dębowym powstałym po wycięciu około 80-letniego drzewostanu. W okresie badań na zrębie rosły naloty dębu, lipy i grabu w wieku około 5—6 lat. Na badanej powierzchni stwierdzono 5

pniaków dębowych i 2 pniaki sosnowe opanowane przez kambiofagi, kambio-ksylofagi i ksylofagi.

Powierzchnia 3 — usytuowana w oddziale 63 leśnictwa Ispina — została założona w młodniku dębowo-grabowo-lipowym w wieku 10—15 lat. Stwierdzono, iż na 1 ha badanej powierzchni przypada 4000 drzew o pierśnicy ≥ 3 cm. Na podstawie tablic zasobności drzewostanów (Szymkiewicz 1971) obliczono, że biomasa tego drzewostanu obejmuje około $60 \text{ m}^3/\text{ha}$. Na badanej powierzchni kambiofagi, kambio-ksylofagi i ksylofagi zasiedlały 6 stojących drzew dębu, 3 stojące graby, leżące fragmenty strzał i gałęzie obu gatunków drzew oraz świeżo ścięte, niewielkie pniaki dębowe i grabowe.

Powierzchnia 4 — założona w oddziale 46 leśnictwa Ispina — obejmowała młody drzewostan dębowo-grabowo-lipowy w wieku 20—25 lat. Na 1 ha przypada średnio 5000 drzew o pierśnicy ≥ 3 cm. Na podstawie tablic zasobności drzewostanów (Szymkiewicz 1971) przyjęto, iż miąższość tego drzewostanu wynosi $116,5 \text{ m}^3/\text{ha}$. Kambiofagi, kambio-ksylofagi i ksylofagi zasiedlały na badanej powierzchni 8 stojących dębów, 3 fragmenty leżących strzał dębowych i 2 świeżo ścięte pniaki dębowe.

Powierzchnię 5 wybrano w oddziale 45 leśnictwa Ispina, w dojrzałym, 70—95-letnim drzewostanie dębowo-grabowo-lipowym. W wyniku badań stwierdzono, iż na 1 ha przypada 225 drzew o pierśnicy ≥ 30 cm oraz 1075 drzew o pierśnicy ≥ 3 cm i < 30 cm. Na podstawie tablic zasobności drzewostanów (Szymkiewicz 1971) przyjęto, iż miąższość tego drzewostanu wynosi $380 \text{ m}^3/\text{ha}$. Na badanej powierzchni kambiofagi, kambio-ksylofagi i ksylofagi zasiedlały 5 drzew, 3 pniaki oraz leżące na ziemi kłody, fragmenty strzał i gałęzie dębowe.

Powierzchnia 6, wybrana w oddziale 60 leśnictwa Ispina na terenie rezerwatu Lipówka, obejmuje drzewostan dębowy w wieku 100—150 lat (Dziewolski 1976). Na podstawie badań stwierdzono, iż na 1 ha przypada 175 drzew o pierśnicy ≥ 30 cm oraz 1025 drzew o pierśnicy ≥ 3 cm i < 30 cm. Według badań dendrometrycznych przeprowadzonych w rezerwacie (Dziewolski 1978) przyjęto, iż miąższość drzewostanów wynosi $545 \text{ m}^3/\text{ha}$. Na badanej powierzchni kambiofagi, kambio-ksylofagi i ksylofagi zasiedlały 9 drzew stojących, 3 pniaki, fragmenty leżących kłód oraz gałęzie dębowe.

Imagines kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów zbierano na badanych powierzchniach trzema metodami: 1) zbiór z miejsca żerowania lub składania jaj na materiale lęgowym, 2) z hodowli laboratoryjnych założonych z fragmentów kory i drewna z żerującymi larwami oraz 3) przy pomocy czerpakowania roślinności runa. Podczas analizy materiału lęgowego (drzewa, pniaki, gałęzie) określano liczbę larw, poczwerek, chodników larwalnych i macierzystych oraz otworów wylotowych imagines oddzielnie dla każdego gatunku. Skład gatunkowy i liczbę drzew o określonej pierśnicy przypadającą na 1 hektar obliczano na podstawie wyników

pomiarów pierśnicy wszystkich drzew rosnących na poletkach o powierzchni 1600 m² lub na dwu ostatnich powierzchniach 2500 m², zakładanych po jednym na każdym stanowisku.

Różnorodność gatunkową (H') imagines badanej grupy owadów oceniano przy pomocy wzoru *S h a n n o n a* (1948):

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i,$$

gdzie p_i oznacza frakcję określonego gatunku w zgrupowaniu występującym na badanym stanowisku, s — oznacza liczbę gatunków w zgrupowaniu.

Wskaźnik struktury dominacji gatunków (J') obliczano przy pomocy wzoru *T r a m e r a* (1969):

$$J' = H' / \log_2 s.$$

Podobieństwo fauny imagines na poszczególnych stanowiskach (s) obliczano przy pomocy zmodyfikowanego przez *M a r c z e w s k i e g o* i *S t e i n h a u s a* (1954) wskaźnika podobieństwa *J a c c a r d a* $s = w/a + b - w$, gdzie w oznacza liczbę wspólnych osobników wszystkich gatunków na obu stanowiskach, a i b — liczbę osobników na porównywanych stanowiskach. Średnie rozmiary ciała osobnika (SRC) w zgrupowaniu obliczano na podstawie następującego równania:

$$SRC = \sum_{i=1}^s SRC_i / S,$$

gdzie SRC_i oznacza średnie rozmiary ciała określonego (i -tego) gatunku według danych z piśmiennictwa, S — liczbę gatunków w zgrupowaniu.

III. Wyniki badań

Ogółem w trakcie badań zebrano 445 imagines należących do 32 gatunków kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów. Ponadto zebrano 1423 larwy należące do 30 gatunków (tab. I).

Przy pomocy analizy podobieństwa zebranej fauny imagines wykazano, że wśród badanej fauny zgrupowania owadów na powierzchniach 4 i 5 oraz 1 i 2 stanowią dwie odrębne, wewnętrznie spójne grupy (ryc. 1). Zgrupowanie kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów na powierzchni 6 jest najbardziej podobne do zgrupowania gatunków na powierzchniach 3 i 5. Natomiast zgrupowanie owadów wyróżnione na powierzchni 2 jest najbardziej podobne do zgrupowań na powierzchniach 1, 5, 4 i 6.

TABELA I

Wykaz gatunków kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów stwierdzonych na badanych powierzchniach w Puszczy Niepołomickiej.
Liczby w nawiasach oznaczają liczbę chodników macierzystych lub otworów wyłotowych imagines

List of cambiofagous, cambio-xylophagous and xylophagous species collected on the investigated sites in the Niepołomice Forest. Numbers in parentheses denote the numbers of motherly galleries or adult holes

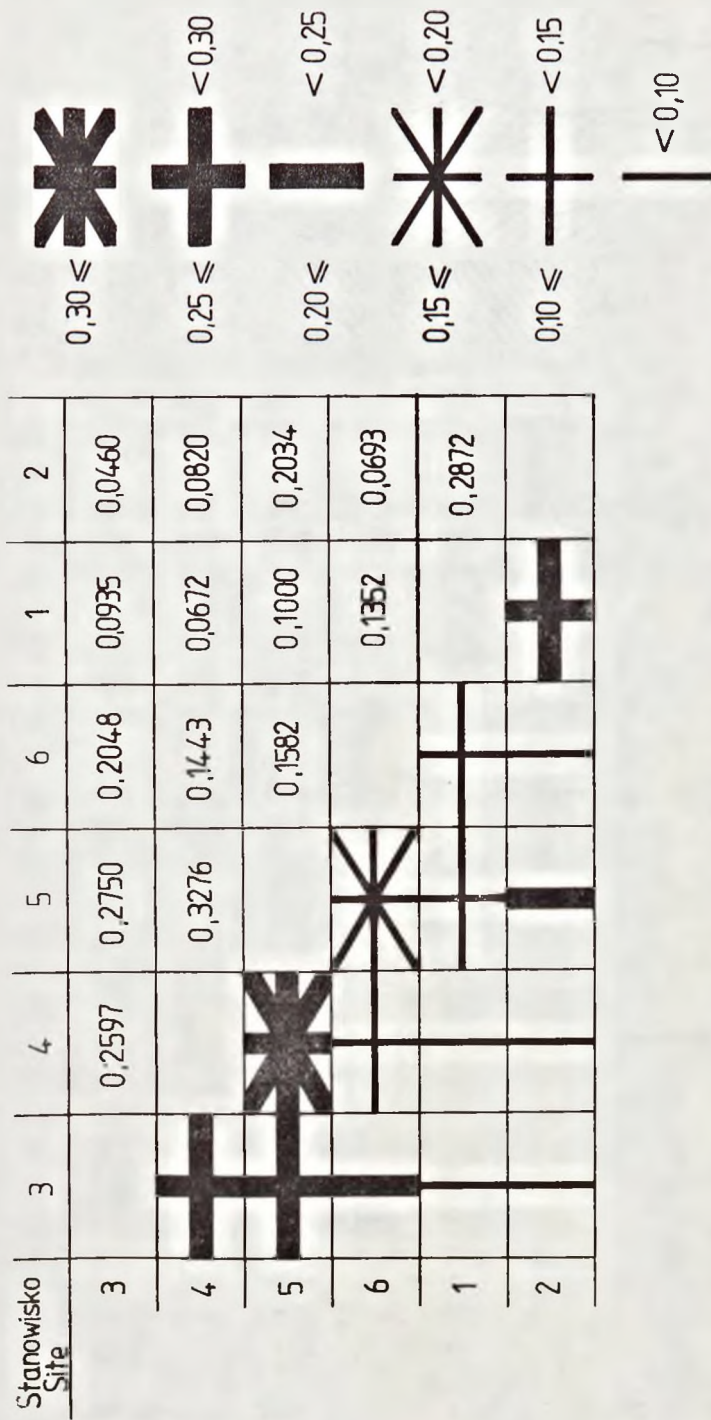
Gatunek Species	Stanowisko --- Site																		Razem Total
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6	
1. <i>Agrilus angustulus</i> Ill.	—	—	6 (10)	6	—	—	—	—	—	—	26 (6)	3	51	3	83 (16)	12			
2. <i>A. biguttatus</i> F.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	3	—	4	1			
3. <i>Alosterna tabacicolor</i> Deg.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	47	—	47			
4. <i>Criocephalus rusticus</i> L.	(3)	5 (12)	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5 (15)	7			
5. <i>Elateroides dermestoides</i> L.	(10)	(12)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(22)	—			
6. <i>Exocentrus lusitanus</i> L.	—	—	8	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	3			
7. <i>Grammoptera ruficornis</i> F.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14	—	14			
8. <i>Leiopus nebulosus</i> L.	84	—	—	18	73 (13)	13	68 (8)	9	130 (5)	20	352 (26)	60							
9. <i>Leptura maculicornis</i> Deg.	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14	—	16			
10. <i>L. rubra</i> L.	6	7	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	8			
11. <i>L. sexguttata</i> F.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6 (1)	24	6 (1)	24			
12. <i>Mesosa curculionoides</i> L.	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	2			
13. <i>Oplasia fennica</i> Payk.	—	—	5	2	—	—	—	—	—	3	1	—	—	—	8	3			
14. <i>Pissodes pini</i> L.	7	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	3			
15. <i>Plagionotus arcuatus</i> L.	2	3	11 (1)	5	—	—	—	—	—	—	108 (18)	1	83 (47)	8	204 (66)	17			
16. <i>Pogonocherus hispidulus</i> P 111	—	—	5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	1			
17. <i>Prionus coriarius</i> L.	3	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—			
18. <i>Pyrrhidium sanguineum</i> L.	—	—	4	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	4			
19. <i>Rhagium inquisitor</i> L.	10	11	31	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	41	21			

Tab. I

Gatunek Species	Stanowisko — Site														Razem Total
	1		2		3		4		5		6		i	i	
	i*	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i	i			
20. <i>Rh. mordax</i> Deg.	26	24	19	10	4	2	2	—	85	4	121	17	257	57	
21. <i>Rh. sycophanta</i> Schrk.	—	—	—	—	—	—	—	—	14	3	3	3	17	6	
22. <i>Saperda scalaris</i> L.	6	7	2	2	29	7	3 (2)	3	37 (1)	4	89	10	166 (3)	33	
23. <i>Scolytus intricatus</i> Ratz.	—	—	—	—	17	—	8	—	90	—	31	—	146	—	
24. <i>Stenostola dubia</i> Laich.	—	—	—	—	18	10	4	3	14 (1)	2	7	6	43 (1)	21	
25. <i>Strangalia aethiops</i> Poda.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	—	8	
26. <i>S. melanura</i> L.	—	—	—	2	—	—	—	12	—	4	—	6	—	24	
27. <i>S. nigra</i> L.	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	3	
28. <i>S. quadrilasciata</i> L.	6	6	—	—	(4)	1	4	4	—	—	3 (2)	3	13 (6)	14	
29. <i>Tomixus piniperda</i> L.	5 (14)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5 (18)	—	
30. <i>Tomoxia biguttata</i> Gyll.	25 (15)	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25 (15)	9	
31. <i>Tropideres albirostris</i> Hbst.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	
32. <i>Trypodendron domesticum</i> L.	(23)	4	—	—	—	—	—	—	(17)	—	—	—	—	(40)	
33. <i>T. lineatum</i> Ol.	(10)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	(10)	
34. <i>T. signatum</i> F.	(16)	4	—	—	—	—	—	—	—	—	(10)	—	—	(26)	
35. <i>Vadonia livida pecta</i> Dan.	—	3	—	4	—	—	—	1	—	7	—	—	6 (5)	15	
36. <i>Xyleborus dispar</i> F.	—	—	—	—	—	—	—	—	6	1	—	1	—	2	
37. <i>X. saxeseni</i> Ratz.	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	—	2	1	
38. <i>Zeuzera pyrina</i> L.	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	2	—	
Razem	181 (91)	91	111 (15)	61	60 (28)	30	94 (15)	36	451 (51)	41	527 (70)	186	1423 (270)	445	
Total															

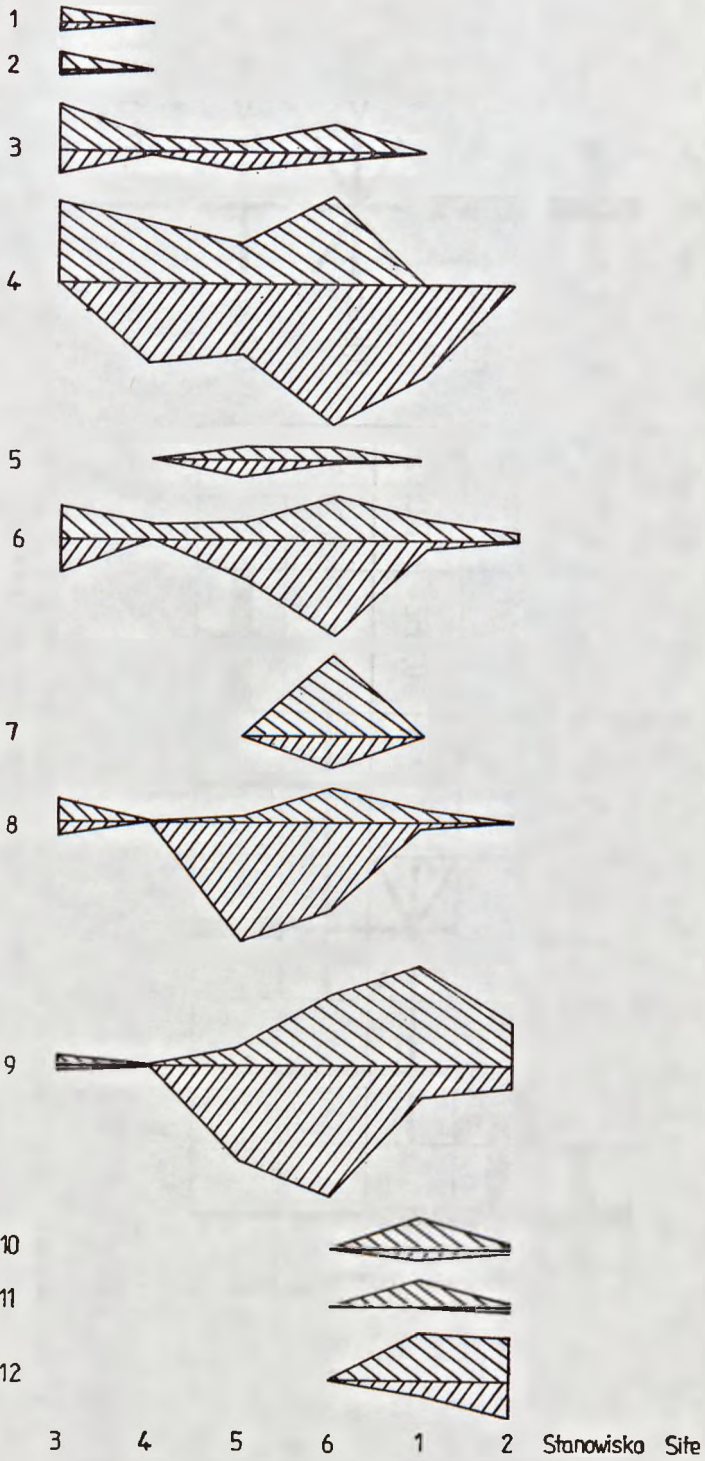
* larwy — larvae

** imagines — imagines



Ryc. 1. Uporządkowany diagram podobieństwa zgrupowań kambio-ksylofagów na badanych powierzchniach. Liczby oznaczają wartości zmodyfikowanego wskaźnika Jaccarda

Fig. 1. Ordered similarity diagram of the communities of cambio-xylophagous insect of the investigated sites. The numbers denote the values of the Jaccard's modified similarity index



Celem ułatwienia interpretacji wyników uzyskanych na podstawie analizy wskaźników podobieństwa przeprowadzono analizę zmian liczebności larw i imagines wybranych, dominujących gatunków (ryc. 2). Wykazano, że dla 3 grup powierzchni można wśród badanych owadów wyznaczyć gatunki charakterystyczne. Na powierzchni 3 (drzewostan 10—15-letni) występowały wyłącznie *Exocentrus lusitanus* i *Pyrrhidium sanguineum*. Wyłącznie na powierzchniach 5 i 6 (dojrzałe drzewostany dębowe 70—95- i 150-letnie) obserwowano *Rhagium sycophanta* i *Leptura sexguttata*. Natomiast na powierzchniach 1 i 2 stwierdzono występowanie *Leptura rubra*, *Criocephalus rusticus* i *Rhagium inquisitor*.

Wśród gatunków występujących licznie na kilku powierzchniach można również zauważyć preferowanie niektórych z nich (ryc. 2). *Stenostola dubia* najliczniej pojawia się w drzewostanie najmłodszym na powierzchni 3. *Leiopus nebulosus*, *Saperda scalaris* i *Plagionotus arcuatus* wyraźnie najliczniej występują w dojrzałych drzewostanach na powierzchniach 5 i 6, natomiast *Rhagium mordax* preferuje drzewostany dojrzałe (powierzchnie 5 i 6) oraz pniaki pozostałe po ściętych drzewach (powierzchnie 1 i 2).

Na podstawie analizy różnorodności gatunkowej (H') i struktury dominacji gatunków (J') kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów na poszczególnych powierzchniach (tab. II) wykazano, iż najwyższa różnorodność gatunkowa przypada na powierzchnie 5 i 6 reprezentujące zespół owadów charakterystycznych dla dojrzałych drzewostanów. Drzewostany młodszych klas wieku (powierzchnie 3 i 4) posiadają znacznie niższe wartości omawianego wskaźnika, natomiast fauna zasiedlająca pniaki (powierzchnie 1 i 2) w miarę starzenia się pniaków wyraźnie ubożeje.

Wskaźnik określający równomierność rozkładu struktury dominacji gatunków (J') w toku sukcesji zmieniał się bardzo nieznacznie (od 0,8165 na powierzchni 2 do 0,8976 na powierzchni 1). Ponieważ wskaźnik różnorodności gatunkowej (H') jest syntetyczną miarą zarówno liczby gatunków, jak i ich struktury dominacji, znaczne zmiany wskaźnika H' przy niewielkich zmianach J' dowodzą, iż w toku sukcesji liczba gatunków badanej grupy troficznej znacznie się zmieniała (tab. I).

Inną grupą cech wyraźnie różniących badane zgrupowania jest stosunek płci imagines oraz stosunek liczby osobników gatunków więk-

Ryc. 2. Zmiany liczebności imagines (część górna, 1 mm = 1 osobnik) i larw (część dolna, 1 mm = 4 osobniki) wybranych gatunków kambio-ksylofagów w toku sukcesji wtórnej lasu grądowego. 1 — *Exocentrus lusitanus*, 2 — *Pyrrhidium sanguineum*, 3 — *Stenostola dubia*, 4 — *Leiopus nebulosus*, 5 — *Rhagium sycophanta*, 6 — *Saperda scalaris*, 7 — *Leptura sexguttata*, 8 — *Plagionotus arcuatus*, 9 — *Rhagium mordax*, 10 — *Leptura rubra*, 11 — *Criocephalus rusticus*, 12 — *Rhagium inquisitor*

Fig. 2. Number of individuals changes of the Imagines (upper part, 1 mm = 1 specimen) and larvae (lower part, 1 cm = 4 specimen) of selected cambio-xylophagous insect during the secondary succession of the oak-hornbeam forest

TABELA II

Wybrane parametry charakteryzujące zgrupowania kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów w toku sukcesji lasu w grądach Puszczy Niepołomickiej

The selected characteristics of the communities of cambiophagous, cambio-xylophagous and xylophagous species during the secondary succession of the oak-hornbeam forest association in the Niepołomice Forest

Parametr — Characteristic	Stanowisko — Site					
	1	2	3	4	5	6
Różnorodność gatunkowa (H') Species diversity	3,41	2,29	3,08	2,15	3,32	3,45
Struktura dominacji (J') Relative abundance	0,898	0,817	0,860	0,833	0,896	0,845
Stosunek płci Sex ratio	0,75	0,30	2,39	3,0	0,71	0,60
Liczebność gatunków większych do mniejszych od średniej wielkości ciała Number of individuals ratio of species greater to smaller than mean body size	2,37	4,0	0,33	0,24	0,58	1,35
Objętość substratu pokarmowego opanowanego przez owady Volume of food base attacked by the insects (w m ³ /ha)	0,055	0,010	0,044	0,027	0,462	1,293
Udział biomasy opanowanej przez owady w większości całego drzewostanu Fraction of biomass attacked by insects in the total biomass of forest stand (%)	93,22	37,04	0,07	0,02	0,12	0,24

szych od średniej wielkości osobnika (*SRC*) do liczby osobników gatunków mniejszych od średniej (tab. II). W drzewostanach młodszych (powierzchnie 3 i 4) przeważały liczbowo gatunki małe, zaś w populacjach poszczególnych gatunków wyraźnie przeważały samce. W zgrupowaniach fauny charakteryzujących dojrzały drzewostan (powierzchnie 5 i 6) liczebność obu grup gatunków znacznie się wyrównała, a w populacjach nieznacznie przeważały samice. Wreszcie w zgrupowaniach fauny pniaków (powierzchnie 1 i 2) gatunki duże uzyskały wyraźną przewagę liczebną, a w populacjach poszczególnych gatunków wyraźnie przeważały samice (tab. II).

Interesująco przedstawia się udział gatunków kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów w konsumpcji zasiedlonego materiału lęgowego (tab. II). Jak wynika z porównania biomasy całego drzewostanu z biomasą opioną przez omawianą grupę owadów (drzew, leżących strzał, kłód, gałęzi i pniaków), straty biomasy w drzewostanach najmłodszych klas wieku (powierzchnie 3 i 4) wahają się w granicach 0,02—0,07% biomasy drzewostanu. Drzewostany starsze zaatakowane są nieco silniej (powierzchnie 5 i 6), ponieważ udział biomasy drewna zaatakowanego w biomase całego drzewostanu waha się w granicach 0,12—0,24%. Odmienne przedstawia się sytuacja na powierzchniach 1 i 2, gdzie obiektem zasiedlonym przez kambiofagi, kambio-ksylofagi i ksylofagi były pniaki. Na powierzchni 1 opioną było aż 93,22% biomasy pniaków, natomiast na powierzchni 2 analogiczny wskaźnik wynosił 37,04%.

IV. Dyskusja

Na podstawie uzyskanych wyników badań można przeprowadzić próbę wyznaczenia granic zgrupowań badanych owadów. Wyniki analizy podobieństwa oraz analiza zmian liczebności dominujących gatunków w badanej serii sukcesyjnej pozwalają na wyróżnienie trzech grup powierzchni: grupa powierzchni 1 i 2, grupa powierzchni 5 i 6 oraz powierzchnia 3. Wyniki analizy podobieństwa fauny sugerują, iż powierzchnia 4 jest najbardziej zbliżona do powierzchni 5, jednakże cechy struktury zgrupowania kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów na tej powierzchni: różnorodność gatunkowa (*H'*), struktura dominacji (*J'*), stosunek liczebny populacji gatunków dużych do gatunków małych, stosunek płci i konsumpcja substratu pokarmowego w drzewostanie wskazują na silne powinowactwo fauny tej powierzchni do fauny owadów na powierzchni 3 (tab. II).

Ostatecznie więc, w badanym szeregu sukcesyjnym, występują trzy zgrupowania kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów:

a) Zgrupowanie związane z drzewostanem młodym (powierzchnie 3 i 4). Gatunkami charakterystycznymi w tym zgrupowaniu są *Exocentrus lusitanus*, *Mesosa curculionoides*, *Pogonocherus hispidus*, oraz *Pyrrhidium sanguineum*. Spośród gatunków licznie występujących *Stenostola dubia* wyraźnie wybiera ten typ drzewostanu.

b) Zgrupowanie związane z drzewostanem dojrzałym (powierzchnie 5 i 6). Do gatunków wyłącznych dla tego zgrupowania zaliczyć możemy *Agrius biguttatus*, *Alosterna tabacicolor*, *Leptura sexguttata*, *Rhagium sycophanta* oraz *Strangalia aethiops* i *Xyleborus dispar*. Spośród gatunków dominujących preferencje ku temu zgrupowaniu wykazują *Saperda scalaris*, *Leiopus nebulosus* i *Plagionotus arcuatus*.

c) Zgrupowanie związane z pniakami pozostałymi po wycięciu drzewostanu (powierzchnie 1 i 2). Do gatunków wyłącznych dla tego zgrupowania zaliczyć możemy *Criocephalus rusticus*, *Leptura rubra*, *Prionus coriarius* i *Rhagium inquisitor*. Spośród gatunków dominujących z wymienionym zgrupowaniem najsilniej związany jest *Rhagium mordax*.

W całym szeregu sukcesyjnym najmniej podobne są do siebie zgrupowania kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów na powierzchniach 2 i 3. Między tymi powierzchniami bowiem zachodzi najbardziej istotna zmiana w strukturze źródła pokarmu dla badanej grupy owadów. Na powierzchni 2 stwierdzone gatunki owadów odżywiają się pokarmem, który pochodzi jeszcze z poprzedniej generacji drzewostanu, na powierzchni 3 po raz pierwszy jako pokarm wykorzystana zostaje nowa generacja drzew. Słuszne jest zatem, aby zgrupowanie kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów na powierzchni 3 uważać za zgrupowanie inicjalne w całym szeregu sukcesji tej grupy organizmów. Zgrupowanie inicjalne (powierzchnie 3 i 4) charakteryzuje niewielkie bogactwo gatunków, niewielka różnorodność gatunkowa — przeważają w nim gatunki o niewielkich rozmiarach ciała, a w populacjach poszczególnych gatunków — samce. W miarę dojrzewania drzewostanu miejsce zgrupowania inicjalnego zajmuje zgrupowanie odznaczające się największą liczbą gatunków, najwyższymi wartościami wskaźnika różnorodności gatunkowej oraz znacznie bardziej wyrównanymi proporcjami między liczebnością gatunków dużych i małych, a także znacznie bardziej wyrównaną proporcją między samcami i samicami w populacjach poszczególnych taksonów. Wycięcie drzewostanu powoduje wykształcenie się nowego zgrupowania kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów o cechach wyraźnie nawiązujących do poprzedniego zgrupowania. Zmniejsza się wyraźnie liczba gatunków i różnorodność gatunkowa, mimo to nadal zwiększa się udział w zgrupowaniu populacji gatunków dużych oraz udział samic w populacjach poszczególnych taksonów (tab. I i II).

Opisane wyżej zmiany potwierdzają obserwacje Lindemana (1966) nad składem gatunkowym i liczebnością kambio-ksylofagów w toku rozwoju drzewostanu dąbrowy lasostepu. Autor ten również wykazał

największe bogactwo gatunków w drzewostanach dojrzałych i stopniowe ubożenie fauny pniaków w miarę ich starzenia się.

Powyższy opis zmian zachodzących w zgrupowaniu kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów w wyniku sukcesji roślinności wskazuje na bardzo interesujące zjawisko. Okazuje się, iż sukcesja tej grupy biofagów jest przesunięta w czasie w stosunku do sukcesji roślinności. Inicjalne zgrupowanie kambiofagów, kambio-ksylofagów i ksylofagów tworzy się dopiero w około 10 lat po rozpoczęciu sukcesji roślinności. Zgrupowanie owadów występujących w drzewostanie dojrzałym nie jest ostatecznym etapem sukcesji tej grupy organizmów, tworzą one bowiem kolejne zgrupowanie stanowiące pod każdym względem wyraźną kontynuację poprzedniego. Zgrupowanie to jako źródło pokarmu wykorzystuje powoli zmieniającą się strukturę i skład chemiczny pniaki (Wiąckowski 1957) po nie istniejącej już generacji drzew. Czas trwania tego zgrupowania oceniono na kilka lat, co potwierdza obserwacje Wiąckowskiego (1957), który twierdzi, iż fauna zasiedlająca pniaki sosnowe, począwszy od 10 roku po wycięciu drzew, składa się już głównie z organizmów saprofagicznych i przypomina coraz bardziej typową faunę glebową.

Interesującym zjawiskiem, które warte jest również przedyskutowania, są stosunkowo niewielkie ubytki biomasy powodowane przez omawianą grupę owadów w badanych drzewostanach Puszczy Niepołomickiej. Drzewostany te poddane są szkodliwemu działaniu emisji pyłowo-gazowych pochodzących z Huty im. Lenina (Myczkowski 1975). Ponadto częstym zjawiskiem na tym terenie są masowe pojawy szkodników liściożernych (foliofagów), wśród których dominującą rolę odgrywa zwójka zieloneczka *Tortrix viridana* L. (Witkowski, Langer 1978). Pomimo tego przeprowadzone badania dowiodły, że frakcja biomasy opanowanej przez kambiofagi, kambio-ksylofagi i ksylofagi w drzewostanach młodszych była znikoma (zaledwie 0,02-0,07%), a w drzewostanach starszych — niewiele większa (0,12-0,24%). Ponadto dokładne badania szkodliwej entomofauny rezerwatu Lipówka (Starzyk 1974) wykazały, że mimo znacznego bogactwa gatunkowego fauny kambiofagów, kambio-ksylofagów rezerwatu, wśród gatunków tej grupy nie stwierdzono tendencji do masowego pojawu. Świadczy to o znacznej żywotności i zdrowotności badanych drzewostanów.

Katedra Entomologii Leśnej Akademii Rolniczej w Krakowie
Zakład Ochrony Przyrody i Zasobów Naturalnych PAN w Krakowie

Piśmiennictwo

- Bzowski M. 1973. Rzeźba i stosunki wodne dna doliny Wisły w rejonie północnej części Puszczy Niepołomickiej (The relief and hydrology of Vistula valley bottom in the region of Niepołomice Forest). *Studia Naturae A*, 7: 7—37.
- Collier B. D., Cox G. W., Johnson A. W., Miller P. C. 1978. Ekologia dynamiczna. Państw. Wydawn. Roln. i Leśne, Warszawa.
- Denisiuk Z., Medwecka-Kornaś A. 1976. Rozmieszczenie zespołów i potencjalna roślinność naturalna w północnej części Puszczy Niepołomickiej (Distribution of the plant communities and the potential natural vegetation in the northern part of the Niepołomice Forest). *Studia Naturae A*, 13: 171—195.
- Dziwolski J. 1976. Zarys historii gospodarki leśnej w Puszczy Niepołomickiej (General outline of forest management history in the Niepołomice Forest). *Studia Naturae A*, 13: 101—106.
- Dziwolski J. 1978. Drzewostany rezerwatu Lipówka w Puszczy Niepołomickiej (A characteristics of the stands in the Lipówka nature reserve in the Niepołomice Forest). *Studia Naturae A*, 17: 119—133.
- Głowaciński Z. 1972. Secondary succession of birds in an oak-hornbeam forest. *Bull. Acad. Pol. Sci., ser. biol.*, 20: 705—710.
- Głowaciński Z. 1975. Succession of bird communities in the Niepołomice Forest (Southern Poland). *Ekol. pol.* 23: 231—263.
- Klein J. 1978. Klimat lokalny doliny Wisły w rejonie północnej części Puszczy Niepołomickiej (The local climate of the Vistula Valley in the northern part of the Niepołomice Forest). *Studia Naturae A*, 14: 9—66.
- Lindeman G. W. 1966. Zasielenie duba stvolovými vrediteljami v svjazi s jeho oslableniem i otmiraniem v dubravach lesostepi. W: Vlijanie životnych na produktivnost lesnych biogeocenzov, Nauka, Moskva.
- Mamaev B. M. 1977. Biologija nasekomych razrušitelnej drevesiny. W: Itogi nauki i techniki, t. 3., Moskva, AN SSSR.
- Marczewski E., Steinhau H. 1959. O odległości systematycznej biotopów (On the systematic distance of biotops). *Zastosow. Matemat.* 4: 195—203.
- Medwecka-Kornaś A. 1971. Tematyka i cel zespołowych badań w Puszczy Niepołomickiej (Theme and scope of the team research work in the Niepołomice Forest). *Studia Naturae A*, 6: 7—12.
- Shannon L. E. 1948. A mathematical theory of communication, *Bell. Syst. Tech. J.*, 27: 379—423, 623—656.
- Starzyk J. 1974. Charakterystyka szkodliwej entomofauny leśnej rezerwatu „Lipówka” w Puszczy Niepołomickiej (The characteristic of the noxious forest entomofauna of the reserve "Lipówka" in the Niepołomice Forest near Kraków). *Acta zool. crac.* 19: 237—251.
- Szymkiewicz B. 1971. Tablice zasobności i przyrostu drzewostanów. Wyd. 4. Państw. Wydawn. Roln. i Leśne, Warszawa.
- Tramer E. J. 1969. Bird species diversity: components of Shannon's formula. *Ecology* 50: 927—929.
- Wiackowski S. 1957. Entomofauna pniaków sosnowych w zależności od wieku i rozmiaru pniaka (The entomofauna of pine stumps in relation to the age and size of stump). *Ekol. pol.* A: 1—140.
- Witkowski Z., Langer M. 1978. Zagrożenie drzewostanów dębowych Puszczy Niepołomickiej przez masowe pojawy zwojki zieloneczki, *Tortrix viridana* L. (*Lepidoptera, Tortricidae*) (Endangerment of oak stands by mass appearances of the oak leaf roller moth *Tortrix viridana* L. (*Lepidoptera, Tortricidae*)). *Studia Naturae A*, 14: 191—204.

SUMMARY

The aim of this study was to describe the changes in the communities of cambio-phagous, cambio-xylophagous and xylophagous insects in the course of secondary plant succession in an oak-hornbeam forest. Six sample plots, the age of trees being 1, 5, 15, 25, 95, and 150 years respectively, were chosen for studies. It was established, that the initial community of the insect group under study appeared in the 15 years old tree stands, and affected also the 25 years old ones too. Among the species characteristic of that community the following ones were reckoned: *Exocentrus lusitans*, *Mesosa curculionoides*, *Pogonocherus hispidus*, *Pyrrhidium sanguineum* (tab. I, figs. 1 and 2). That community was poor in species. Moreover, it was characterized by low values of the species diversity index (H'). The species belonging to small-size species prevailed, and males dominated in the populations of the particular species. The species belonging to that community utilized only 0,02—0,07% of the total mass of wood on the sample plot (tab. II).

In mature tree stands (95 and 150 years old) the occurrence of a consecutive community of cambio-phagous, cambioxylophagous and xylophagous insects was recorded. The following species were reckoned among that community: *Agrilus biguttatus*, *Alosterna tabacicolor*, *Leptura sexguttata*, *Rhagium sycophanta*, *Strangalia aethiops*, and *Xyleborus dispar* (tab. I, figs. 1 and 2). In that community the greatest number of species and specimens, and the highest values of the species diversity index (H') were established. The species of smaller- and those of larger size were more or less equal in number, and females prevailed slightly in the populations of the particular species. The tree stands were attacked by that community only in 0,12—0,24% (tab. II).

On sample plots 1 and 2, where a new generation of trees was growing as seedlings and self-sown specimens, there was established the occurrence of a community of cambio-phagous, cambioxylophagous and xylophagous insects, which constituted a pronounced continuation of the community occurring in mature tree stands, as regards its species composition and the features characteristic of its structure. Among the characteristic species the following ones were reckoned: *Criocephalus rusticus*, *Leptura rubra*, *Prionus coriarius*, and *Rhagium inquisitor* (tab. I, figs. 1 and 2). That community was poorer than the former one as regards the number of species and the values of the species diversity index. However, it was found, that large-size species dominated there, and females prevailed in the populations of the particular species. Stumps constituting the feeding basis of that community were attacked very intensively by the insect group under study. The fraction of stumps attacked oscillated between 93,22% in the year of clear-cutting, and 37,04% 6 years after clear-cutting (tab. II).

Department of Forest Entomology of Agricultural Academy in Cracow

Treść

I. Wstęp	102
II. Teren i metody badań	102
III. Wyniki badań	104
IV. Dyskusja	111
Piśmiennictwo	114
Summary	115