

Kornik drukarz

i jego rola w ekosystemach leśnych



Monografia pod redakcją
Wojciecha Grodzkiego

KORNIK DRUKARZ I JEGO ROLA W EKOSYSTEMACH LEŚNYCH

ISBN 978-83-63895-08-2



Centrum Informacyjne
Lasów Państwowych

Kornik drukarz

Ips typographus (L.)

i jego rola w ekosystemach leśnych



Monografia pod redakcją
Wojciecha Grodzkiego



Centrum Informacyjne
Lasów Państwowych

Wydano na zlecenie Dyrekcji Generalnej Lasów Państwowych
Warszawa 2013

© **Centrum Informacyjne Lasów Państwowych**

ul. Bitwy Warszawskiej 1920 r. nr 3

02-362 Warszawa

tel. 22 822 49 31, faks 22 823 96 79

e-mail: cilp@cilp.lasy.gov.pl

www.lasy.gov.pl

Recenzje

prof. dr hab. Sławomir Mazur, Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego, Warszawa
dr inż. Alfred Król, Zespół Ochrony Lasu w Krakowie

Opracowanie redakcyjne

Antonina Arkuszewska

Zdjęcia

Stanisław Bałazy (S.B.), Wojciech Grodzki (W.G.), Jacek Hilszczański (J.H.),
Wojciech Janiszewski (W.J.), Mieczysław Kosibowicz (M.K.), Tadeusz Kowalski (T.K.),
Jerzy R. Starzyk (J.R.S.)

Zdjęcia na okładce

Wojciech Grodzki, Wojciech Janiszewski

Korekta językowa

Elżbieta Kijewska

ISBN 978-83-63895-08-2

Projekt graficzny

www.anter.waw.pl

Skład i przygotowanie do druku

ANTER Poligrafia Andrzej Leśkiewicz

Druk i oprawa

Ośrodek Rozwojowo-Wdrożeniowy Lasów Państwowych w Bedoniu

Zamiast przedmowy – <i>Jacek B. Michalski</i>	5
1. Wstęp – <i>Wojciech Grodzki, Andrzej Kolk</i>	13
2. Charakterystyka gatunku – <i>Jerzy R. Starzyk</i>	17
2.1. Pozycja systematyczna	17
2.2. Cechy charakterystyczne imago i stadiów przedimaginalnych	18
2.3. Rozsiedlenie na tle zasięgu występowania świerka w Europie i Azji	20
2.4. Bionomia i cykl rozwojowy	23
2.4.1. Rośliny żywicielskie i materiał lęgowy	23
2.4.2. Okres pojawu i rójka chrząszczy	26
2.4.3. Bionomia	29
2.4.4. Żer dojrzewający (uzupełniający) i regeneracyjny	34
2.4.5. Zimowanie	34
3. Feromony agregacyjne i antyferomony – <i>Andrzej Kolk</i>	37
4. Czynniki ograniczające liczebność populacji	43
4.1. Czynniki abiotyczne – <i>Andrzej Mazur, Jacek B. Michalski</i>	43
4.2. Czynniki biotyczne	46
4.2.1. Organizmy entomopatogeniczne – <i>Stanisław Bałazy</i>	46
4.2.2. Parazytoidy – <i>Jacek Hilszczański</i>	49
4.2.3. Drapieżne bezkręgowce – <i>Andrzej Mazur, Jacek B. Michalski</i>	57
4.2.4. Inne czynniki – <i>Jacek Hilszczański, Andrzej Mazur</i>	73
5. Mechanizm zasiedlania drzew przez kornika drukarza	77
5.1. Identyfikacja i wybór drzewa do zasiedlenia – <i>Wojciech Grodzki</i> ..	77
5.2. Reakcja obronna drzewa – <i>Wojciech Grodzki</i>	79
5.3. Grzyby towarzyszące kornikowi drukarzowi i ich rola w zamieraniu świerków – <i>Robert Jankowiak</i>	84
6. Czynniki stymulujące rozród kornika drukarza	95
6.1. Cechy siedliska i drzewostanu – <i>Wojciech Grodzki</i>	95
6.2. Czynniki abiotyczne i antropogeniczne – <i>Jerzy R. Starzyk</i>	99
6.2.1. Czynniki abiotyczne	99
6.2.2. Czynniki antropogeniczne	102
6.3. Gradacje foliofagów i patogeny – <i>Andrzej Kolk</i>	103

7. Historia gradacji kornika drukarza – <i>Wojciech Grodzki, Jacek B. Michalski</i>	109
7.1. Gradacje w Polsce	109
7.2. Gradacje w Europie	122
8. Rola i znaczenie kornika drukarza – <i>Wojciech Grodzki, Andrzej Kolk, Jacek Hilszczański</i>	127
8.1. Wprowadzenie	127
8.2. Lasy gospodarcze	127
8.3. Obszary chronione	130
9. Metody prognozowania zagrożenia drzewostanów świerkowych – <i>Wojciech Grodzki, Jacek Hilszczański, Andrzej Kolk, Jerzy R. Starzyk</i> ..	137
10. Metody i strategie ograniczania liczebności populacji kornika drukarza w drzewostanach zagrożonych – <i>Andrzej Kolk, Wojciech Grodzki</i>	149
10.1. Metody ograniczania liczebności kornika drukarza	149
10.2. Strategie zwalczania kornika	155
11. Praktyczna realizacja strategii ograniczania liczebności kornika drukarza na przykładzie świerczyn Beskidu Śląskiego i Żywieckiego w latach 2007–2010 – <i>Kazimierz Szabla</i>	161
11.1. Wprowadzenie	161
11.2. Realizacja strategii ograniczania szkodników wtórnych świerka w latach 2007–2010	162
11.3. Rozmiar cięć sanitarnych w latach 2007–2010	163
11.4. Działania organizacyjne i wykonawcze	168
11.5. Prace Zespołu Antykryzysowego w latach 2007–2010	172
11.6. Działania towarzyszące	176
Literatura	179

Gromada owadów (Insecta), obejmująca kilka milionów gatunków, jest ciekawą i piękną, a zarazem największą gromadą wśród fauny naszego globu. Zachwyca czarującym kolorytem jej przedstawicieli, intryguje złożonością ich rozwoju, ukrytym sposobem życia i zróżnicowaniem wielkości. „Tajemniczym” trybem rozwoju charakteryzują się kambio- i ksylofagi, do których należą chrząszcze (Coleoptera), a w nich znana rodzina korników (Scolytidae)¹.

Wspaniałe słowo „korniki” towarzyszy mi już 65 lat, od kiedy w 1947 roku po raz pierwszy w życiu zobaczyłem przedstawiciela tej rodziny. Miało to miejsce w Kłodzku na Dolnym Śląsku, w alei niedużych kulisto strzyżonych jesionów (*Fraxinus excelsior* L.). Spostrzegłem na ich pniach odpadającą korowinę, a pod nią i na niej wygryzione w olbrzymiej ilości, jeden przy drugim, gęsto – jakby specjalnie uszeregowane – chodniki macierzyste jesionowca pstrego *Leperisinus fraxini* Panz. [obecnie *Hylesinus varius* (Fabr.)].

W 1947 roku rozpocząłem studia na Wydziale Rolniczo-Leśnym Uniwersytetu Poznańskiego. Na drugim roku studiów leśnych zgłosiłem się do znakomitego entomologa „kornikarza” – znawcy korników oraz autora pierwszego w Polsce opracowania pt. „Korniki i smoliki (*Pissodini et Ipidae*). Lwów 1922” – wybitnego leśnika i prawego człowieka, prof. dr. inż. Aleksandra Kozikowskiego, byłego profesora Wydziału Lasowego Politechniki Lwowskiej. Miałem ten wielki zaszczyt i szczęście być jego wychowankiem oraz dyplomantem. Profesor zapytał mnie wówczas, gdzie mieszkam, a po mojej odpowiedzi usłyszałem: „Jacek, będziesz robił korniki Ziemi Kłodzkiej”. Koledzy moi kierowali ku mnie wciąż cierpkie uwagi, że „nie mogłeś czegoś większego wybrać, tylko takie małe robaczki”. Bali się studenci korników jak ognia, nie tylko ze względu na małe rozmiary, ale także trudności w oznaczaniu takich gatunków jak *Crypturgus*, *Cryphalus*, *Pityophthorus*, *Trypophloeus*, a i większych, jak *Polygraphus* czy *Hylastes* (Grocholski i in. 1976). Drżeli na ćwiczeniach, gdy korniki były tematem zajęć z entomologii leśnej, nie mówiąc już o kolokwiałach. Lecz to są czasy już bardzo odległe.

¹ O niezbyt fortunnej pozycji korników i wyrzynników w systematyce i włączeniu ich jako podrodziny Scolytinae lub rodziny Scolytidae oraz Platypodidae kolejno do Curculionidae lub Curculionidea (Wood 1982; Burakowski i in. 1992; Lawrence, Newton 1995; Alonso-Zarazaga, Lyal 1999) wspominali Michalski i Mazur (1999). Układ ten wydaje się być niepraktycznym, tym bardziej że korniki, wyrzynniki i ryjkowce (Scolytidae i Platypodidae oraz Curculionidae) różnią się diametralnie biologią, etologią i budową chrząszczy. Obowiązujący przedtem układ systematyki Reittera (1913) był praktyczny i jasny przy oznaczaniu gatunków z podrodzin Scolytinae i Ipiniae.

Ja natomiast zacząłem przemierzać dziesiątki kilometrów po górzystych okolicach Ziemi Kłodzkiej, posługując się przedwojennym rowerem, jako środkiem transportu. I tak udało mi się wykazać w pracy dyplomowej 31 gatunków korników, wraz z ich drapieżcami i pasożytami (dziś znalazłbym dwa razy tyle). Wśród nich, w 1950 roku, natknąłem się, chyba jako pierwszy w Polsce, na roztocze związane właśnie z rodzajem *Leperisinus* Reitter. Znalazłem je w żerowisku jesionowca rdzawego (*L. orni* Fuchs), gatunku bardzo blisko spokrewnionego z jesionowcem pстрыm (*L. fraxini*), pierwszym kornikiem, którego zobaczyłem w życiu. Dziwny, ciekawy i szczęśliwy dla mnie zbieg okoliczności. „Na 48 żerowisk znalezionych wówczas w młodniku jesionowym tylko 6 było ukończonych, w pozostałych żerowiskach wykształcone były 2 lub 3 chodniki larwalne. W chodnikach znajdowały się liczne roztocze (Acarina), które prawdopodobnie atakowały jaja lub młode larwy” – to cytat z mojej pracy dyplomowej, opublikowanej 1957/1956 w „Polskim Piśmie Entomologicznym”, t. XXVI nr 11 s. 162. Związkami roztoczy z kornikami, jak również z drapieżcami i pasożytami wielu gatunków korników, zajmowałem się w swoim naukowym życiu przez wiele lat.

Taki był początek mojej, trwającej już od dziesiątek lat, gdyż mimo przejścia na emeryturę w 1995 roku nadal pracuję i publikuję, przygody naukowej z ciekawą i interesującą rodziną korników, ważną dla lasów naszej Ojczyzny. Mottem mego postępowania było i jest do końca moich dni „dobro i ochrona lasu ponad wszystko”.

W 1949 roku zostałem asystentem – wolontariuszem, po czym jeszcze na Uniwersytecie Poznańskim otrzymałem stanowisko zastępcy młodszego asystenta. Dalej, poprzez wszystkie stopnie naukowe, doszedłem do stanowiska profesora zwyczajnego, kierownika Katedry Entomologii Leśnej Akademii Rolniczej im. A. Cieszkowskiego. Wszystkie stopnie i tytuł naukowy uzyskałem na podstawie prac związanych z ukochanymi przeze mnie „korniczkami”. Miałem też wielkie szczęście spotkać w życiu gatunki nowe dla nauki i opisać je (sześć gatunków i dwie odmiany), byłem współautorem opisu trzech nowych gatunków i dwóch stadiów roztoczy (Acarina). Spotkała mnie też wielka przyjemność jako entomologa – moim nazwiskiem nazwano dwa gatunki roztoczy (Acarina) i chrząszczy (Coleoptera).

Kornika drukarza *Ips typographus* (Linnaeus, 1758) (syn. *Bostrichus octodentatus* Paykull, 1800) po raz pierwszy w życiu zobaczyłem w masywach górskich Ziemi Kłodzkiej, gdzie spotykałem go później na wielu stanowiskach. Najlepiej wspominam go z masywu Śnieżnika, należącego wówczas do Nadleśnictwa Międzygórze. Występował na wysokości ponad 1000 m n.p.m., z pokrewnym mu gatunkiem – kornikiem drukarczykiem *Ips amitinus* (Eichh.). Czteroooczaka świerkowca *Polygraphus poligraphus* (L.) znalazłem na wysokości 1400 m n.p.m. Drzewostany świerkowe tych terenów wówczas i obecnie to niebo a ziemia. Terytorium obecnego Parku Narodowego Gór Stołowych, o którym pisałem w monografii „Przyroda Parku

Narodowego Gór Stołowych” (Michalski 2008), to tragiczny i bolesny obraz pozostałości po pięknych drzewostanach dawnych nadleśnictw: Szczytna, Polanica, Karolewo (Karłów), częściowo Duszniki (obecnie Zdroje). Niestety podobne moje odczucia dotyczą i innych parków narodowych, w tym Tatrzańskiego, Białowieskiego czy Gorczańskiego.

Nie zapomnę nigdy, jak mój wspaniały szef, prof. Aleksander Kozikowski, mówił do mnie: „Jacek pamiętaj, że kornika trzeba trzymać krótko, w ryzach, przy uździe, inaczej cię zeżre”. I na tym właśnie polega sztuka opanowania drukarza. Wszystkie pojawiające się zwiastuny i oznaki jego bytności w drzewostanie, jak pojedyncza suszka, dwa zrudziałe drzewa, gniazdko świerków czy gniazda z większą ilością drzew, to już niebezpieczna sytuacja. Trzeba „trzymać krótko”, wycinając i koryjąc, a rzecz w tym, by prawidłowe postępowanie za żadną cenę nie dopuściło do rozwoju gradacji, która – w przypadku drukarza i gatunków towarzyszących mu przy opanowywaniu drzewostanów świerkowych – postępuje bardzo szybko (Michalski, Mazur 1999). Przypomina mi się moja pierwsza praktyka w Nadleśnictwie Głuchołazy. Byli jeszcze wtedy gajowi – oni znali każde drzewo w swym rewirze, kontrolowali, a potem alarmowali. Dziś gajowych brak. Nie chcę jednak rozwijać tego tematu.

Wracając do kornika drukarza, to do jego powtarzających się gradacji dochodzi od dziesięcioleci w obu zasięgach świerka. Występuje w górach i na pogórzach, zwykle bywając na tych terenach groźniejszym niż na nizinach. Nierozsądne postępowanie wobec kornika drukarza i bagatelizowanie jego znaczenia zawsze prowadziło do katastrofalnych skutków i olbrzymich strat gospodarczych (Michalski 1998b). Ostatnia gradacja w drzewostanach świerkowych Beskidu Śląskiego i Żywieckiego jest dobitnym przykładem tego, co kornik drukarz potrafi zrobić ze zbyt starymi świerczynami. Gdyby nie desperackie wysiłki leśników, skutki tej gradacji byłyby znacznie poważniejsze.

„Na czele korników świerkowych kroczy ‘Król korników’ – drukarz – *Ips typographus*. Bledną przy nim wszystkie inne, on jest postrachem dla lasu”. Tak pisał Jan Kloska (1929) (cytat za: Michalski 1998b). Uważam jednak, że ze względu na klęski w naszym kraju, ale też w Europie i Azji (gradacje widziałem w kilkunastu krajach, nie tylko naszego kontynentu), należy się bliskiemu nam kornikowi drukarzowi tytuł „króla wszystkich korników Europy”. Mniemam też, że na półkuli północnej – w Stanach Zjednoczonych i Kanadzie – na miano „króla korników” zasłużył któryś z gatunków rodzaju bielozjad *Dendroctonus* Erichson 1836.

Obowiązkiem moim jest wspomnieć też o podejściu Braci Leśnej do zagadnień związanych z kornikiem drukarzem i o podejmowanej przez nią walce z tym największym sprawcą strat w świerczynach Polski. Dotyczy to też gatunków z nim związanych, które zwykle pomagają drukarzowi w opanowaniu świerków, rozradzając

się bardzo szybko po klęskach żywiołowych. Są to głównie *Pityogenes chalcographus* (L.), *Ips amitinus*, *Pityophthorus pityographus* (Ratz.), *Cryphalus asperatus* (Gyll.) [synonim: *Cryphalus abietis* (Ratz.)], *Polygraphus poligraphus*, a także niekiedy *Xylechinus pilosus* (Ratz.). Trzy pierwsze z wymienionych wyżej gatunków rozwijają się zwykle na czubach wycinanych świerków, a niekiedy zasiedlają je także pod grubą korą, gdyż ich populacja jest zawsze bardzo duża. O wspaniałej walce leśników z gradacjami kornikowymi pisałem już w przeszłości (Michalski 1998b, 2007).

Zagadnienia związane z masowymi wystąpieniami korników i ich konsekwencjami oraz z walką z nimi prowadzoną przez leśników w całej Polsce były powodem wyrażanych przez grupę tzw. ekologów poglądów sprzecznych z celami i działaniami gospodarczymi Lasów Państwowych. Na własnej skórze odczułem ataki dwóch słynnych ekologów, podejmując polemikę z nimi po wygłoszeniu referatu w Gorczańskim Parku Narodowym (Michalski 2001; Tomiałojć, Witkowski 2002; Michalski 2003; Tomiałojć, Witkowski 2004). Muszę stwierdzić, że jako leśnik byłem zwolennikiem ułożenia poprawnych stosunków z ekologami i wzajemnego uzgodnienia kwestii dotyczących gospodarowania w lesie w sytuacji gradacji kornikowych. Jednak zwoływane przy różnych okazjach spotkania kończyły się zwykle opuszczaniem sali obrad przez znanych przedstawicieli ekologów, w tym także – niestety – leśników. Dziwne i niezrozumiałe jest to postępowanie.

Pragnę w tym miejscu wspomnieć o zasłużonych polskich ipidologach, bez których stan wiedzy o kornikach nie byłby taki, jak jest obecnie. Wymienię ich w ujęciu chronologicznym, posługując się bibliografią ipidologiczną (Michalski 1972), jedyną, jaka obejmuje wyłącznie polskich autorów. Wśród nich są przede wszystkim leśnicy, ale też zoologzy i biologzy. Są to ludzie zasłużeni dla polskich lasów, ochroniarze, wybitni pedagodzy leśni i badacze, których domeną zainteresowań jest „żywy las” i życie owadów w tajemniczym pejzażu leśnym.

Pierwszy z nich to prof. Zygmunt Mokrzecki – leśnik, który w latach 1922–1934 zwracał uwagę na kornika drukarza w swoich 11 publikacjach (Mokrzecki 1923a, b; 1925a, b, c), z których najważniejszą – jak sądzę – jest praca o „rabusiach i pasożytach kornika drukarza na ziemiach polskich” (Mokrzecki 1933).

Profesor Ludwik Sitowski, zoolog, wspaniały erudyta, opublikował pracę dotyczącą pasożytów korników (Sitowski 1930).

Mój drogi profesor, Aleksander Kozikowski, jako jeden z pierwszych zwracał uwagę na znaczenie i szkody wyrządzane w lesie przez kornika drukarza (Kozikowski 1922, 1931, 1952). Współpracował również z prof. Romanem Kuntze (biologiem), z którym opublikował pracę dotyczącą korników (1935). Profesor Kuntze też opublikował kilka prac zawierających cenne uwagi o kornikach (1927a, b, 1929a, b, 1932).

Należy również wymienić dwóch bardzo zasłużonych leśników: prof. Mariana Nunberga i prof. Jana Jerzego Karpińskiego, których bez wątpienia można uznać za najwybitniejszych ipidologów. Miałem to szczęście znać ich osobiście, a odwiedzając prof. Karpińskiego dyskutowałem z nim nad rodzajem *Polygraphus*. Myślę, że jego najpiękniejszym dziełem jest – napisana wspólnie z prof. Konstantym Strawińskim, zoologiem z Lublina – książka „Korniki ziem Polski”, pierwsza taka publikacja w naszym kraju (Karpiński, Strawiński 1948). Poza tą książką profesor jest autorem szeregu prac dotyczących rozsiedlenia korników w Polsce (Karpiński 1925, 1926, 1931, 1932a, b) oraz kilku prekursorskich prac ekologicznych dotyczących Puszczy Białowieskiej (Karpiński 1931, 1932a, b, 1933, 1939/1948) i pracy faunistycznej o kornikach występujących w Pienińskim Parku Narodowym. Jest autorem opisu nowego gatunku *Pityophthorus polonicus* Karp. (1949) i stwierdzenia gatunków nowych dla fauny Polski. Prof. J. J. Karpiński był osobą bardzo krytyczną wobec prac innych autorów, czego dowodem była jedna uwaga krytyczna skierowana do prof. Fr. Feifera, dotycząca korników znalezionych na ziemiach Ordynacji Zamojskiej (1927), i pięć uwag odnoszących się do prac prof. Nunberga (1955a, b, c, 1956, 1957).

Profesor dr Marian Nunberg był wychowankiem prof. A. Kozikowskiego, u którego się doktoryzował we Lwowie w 1929 roku i u niego pracował. W 1938 roku habilitował się również na Politechnice we Lwowie. Miałem również wielkie szczęście i zaszczyt wielokrotnie bywać u niego zarówno w pracy, jak i w domu, gdzie prowadziliśmy długie, interesujące rozmowy o kornikach. Był też recenzentem mojego doktoratu i habilitacji oraz profesury. Namawiał mnie zawsze, gdy spotykaliśmy się, abym zajął się kornikami i wyrynnami Afryki i Ameryki Południowej. Żałuję, że z tego nie skorzystałem, ale to już się nie odstanie. Druga taka propozycja (współpracy z prof. S.L. Woodem) też upadła, bo stan wojenny przeszkodził w realizacji zaplanowanych na sześć lat prac nad kornikami Ameryki Południowej.

Profesor Nunberg pozostawił po sobie olbrzymi i wartościowy dorobek naukowy dotyczący biologii, systematyki i synonimiki korników i wyrynnów. Był autorem 12 książek, w tym kluczy do oznaczania korników (Scolytidae) i wyrynnów (Platytopodae), obumierków (Rhizophagidae) i łyszczynkowatych (Nitidulidae), ale też pięknej pozycji opisującej uszkodzenia wywołane przez owady (1964), a także książki o najważniejszych leśnych szkodnikach owadzich (1950a), a ponadto dwóch tomów podręcznika entomologii leśnej (Nunberg 1959). Reszta pozycji dotyczy rozsiedlenia, biologii oraz pasożytów korników w Polsce.

W gronie ipidologów należy również wymienić prof. dr. hab. inż. Zenona Capeckiego, wieloletniego pracownika krakowskiej placówki Instytutu Badawczego Leśnictwa, który wiele ciekawych prac poświęcił ochronie lasu przed kornikami, głównie kornikiem drukarzem, zwracając uwagę na jego znaczenie gospodarcze w lasach górskich Polski.

Kornik drukarz jest jednym z najlepiej poznanych owadów zarówno od strony biologicznej oraz ekologicznej, jak i w aspekcie praktycznym – w kwestiach czynnej ochrony lasu przed szkodami oraz ekonomicznej oceny ich wielkości (Grodzki 2007b). Biorąc pod uwagę wiele setek prac naukowych dotyczących „króla korników” – *Ips typographus*, i gatunków zwykle mu towarzyszących, wydawałoby się, że jest on owadem świetnie i dogłębnie poznanym. Niestety wciąż pojawiają się nowe pytania i wątpliwości wymagające wyjaśnień na podstawie kolejnych przeprowadzanych badań nie tylko u nas ale i w Europie. Przybliżeniu tych zagadnień służyć ma niniejsza monografia, podsumowująca aktualny stan wiedzy o tym niepozornym, a równocześnie tak ważnym dla lasów i leśnictwa chrząszczy.

prof. dr hab. inż. *Jacek B. Michalski*

- prof. dr hab. inż. Stanisław Bałazy* Instytut Badań Środowiska Rolniczego i Leśnego PAN
ul. Bukowska 19, 60–809 Poznań
e-mail: balazy@man.poznan.pl
- dr hab. inż. Wojciech Grodzki,*
prof. IBL Instytut Badawczy Leśnictwa
Zakład Gospodarki Leśnej Regionów Górskich
ul. Fredry 39, 30-605 Kraków
e-mail: W.Grodzki@ibles.waw.pl
- dr hab. inż. Jacek Hilszczański,*
prof. IBL Instytut Badawczy Leśnictwa
Zakład Ochrony Lasu Sękocin Stary
ul. Braci Leśnej, 05-090 Raszyn
e-mail: J.Hilszczanski@ibles.waw.pl
- dr inż. Robert Jankowiak* Uniwersytet Rolniczy im. H. Kołłątaja
Katedra Fitopatologii Leśnej
al. 29 Listopada 46, 31-425 Kraków
e-mail: rljankow@cyf-kr.edu.pl
- prof. dr hab. inż. Andrzej Kolk* Instytut Badawczy Leśnictwa
Zakład Ochrony Lasu Sękocin Stary
ul. Braci Leśnej 3, 05-090 Raszyn
e-mail: A.Kolk@ibles.waw.pl
- dr hab. inż. Andrzej Mazur* Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu
Katedra Entomologii Leśnej
ul. Wojska Polskiego 71 C, 60-625 Poznań
e-mail: andrzejm@up.poznan.pl
- prof. dr hab. inż. Jacek B. Michalski* Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu
Katedra Entomologii Leśnej
ul. Wojska Polskiego 71 C, 60-625 Poznań
- prof. dr hab. Jerzy R. Starzyk* Uniwersytet Rolniczy im. H. Kołłątaja
Katedra Ochrony Lasu, Entomologii i Klimatologii Leśnej
al. 29 Listopada 46, 31-425 Kraków
e-mail: rljstarz@cyf-kr.edu.pl
- dr inż. Kazimierz Szabla* Regionalna Dyrekcja Lasów Państwowych w Katowicach
ul. św. Huberta 43/45, 40-543 Katowice
e-mail: kazimierz.szabla@katowice.lasy.gov.pl



Wojciech Grodzki, Andrzej Kolk

Kornik drukarz *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Scolytinae) jest jednym z najważniejszych gatunków owadów leśnych. Wynika to w pierwszym rzędzie z jego kluczowej roli w ekosystemach leśnych, jak i znaczenia dla gospodarki człowieka. Liczne badania naukowe przyczyniają się do coraz bardziej szczegółowego poznania tego gatunku, choć równocześnie, w obiegowej wiedzy leśnej, funkcjonują liczne stereotypy i schematy myślowe oparte na starszych, niekoniecznie aktualnych poglądach. Szybki przyrost wiedzy sprawia, że śledzenie na bieżąco literatury naukowej staje się coraz trudniejsze, zwłaszcza dla praktyków.

Kornik drukarz jest najgroźniejszym kambiofagiem świerka. Uszkadzając łyko i miazgę, powoduje w krótkim czasie zamieranie drzew. Przy niskiej liczebności populacji często i licznie opanowuje drzewa osłabione, powalone, złamane lub ścięte. Jako gatunek ciepłolubny zasiedla świerki rosnące we wnętrzu rozluźnionego drzewostanu, w lukach lub na skraju zrębów czy też na powierzchniach wiatrołomowych. Natomiast w okresie gradacji opanowuje również drzewa zdrowe, niewykazujące oznak osłabienia, i doprowadza do zamierania całych drzewostanów. Dotyczy to zwłaszcza litych świerczyn w starszym wieku, rosnących na niewłaściwych siedliskach, zarówno na niżu, jak i w górach. W ostatnich dziesięcioleciach rozległe obszarowo i trwające przez kilka lat gradacje kornika drukarza miały miejsce nie tylko w Polsce, ale również w innych krajach środkowej Europy.

I. typographus jest jednym z najlepiej poznanych gatunków owadów, a prace mu poświęcone liczyć można co najmniej w setkach, jeśli nie w tysiącach. Zajmują się nim liczne ośrodki naukowe w Europie i Azji, zwłaszcza tam, gdzie na znacznych powierzchniach występują drzewostany świerkowe, w których się rozwija. Mimo znacznego stopnia poznania kornika drukarza, a może właśnie dlatego, wciąż rodzą się kolejne pytania i wątpliwości wymagające wyjaśnienia na drodze badań naukowych. Historia jego gradacyjnych wystąpień w świerczynach Europy, w tym Polski, powtarzających się okresowo od wielu dziesięcioleci, dowodzi jego znaczenia dla lasów i leśnictwa, a co za tym idzie – wskazuje na potrzebę kontynuowania prac zmierzających do dalszego pogłębiania wiedzy o tym gatunku owada.

W literaturze krajowej i europejskiej znaleźć można prace zawierające podsumowanie stanu wiedzy o korniku drukarzu lub omawiające w sposób przystępny jego morfologię, biologię i ekologię oraz znaczenie gospodarcze, a także metody

ochrony przed nim drzewostanów świerkowych. W polskim piśmiennictwie pozycje takie pojawiały się co najmniej od początków II Rzeczypospolitej. W 1922 roku we Lwowie ukazało się opracowanie „Smoliki i korniki (*Pissodini et Ipidae*). Podręcznik dla leśników” (Kozikowski 1922), w 1947 roku Instytut Badawczy Leśnictwa w Krakowie wydał „Najważniejsze korniki świerka” (Nunberg 1947). Tematyka kornika drukarza pojawiała się w wydawanych później podręcznikach entomologii leśnej (np. Nunberg 1959; Kielczewski i in. 1967; Szujecki 1995), kluczach do oznaczania owadów (Nunberg 1954, 1981), a także atlasach i poradnikach poświęconych owadom leśnym (Nunberg 1950a, b; Bilczyński 1974; Mazur 1994; Grodzki 1998b; Michalski, Mazur 1999; Kolk, Starzyk 2009). Profesor Antonin Pfeffer, jeden z najwybitniejszych ipidologów, jest autorem obszernego opracowania faunistycznego omawiającego czeskie korniki (Pfeffer 1955) oraz klucza do oznaczania korników i wyrzniękówek (Pfeffer 1989).

Natomiast problematykę gradacji kornikowych w Polsce i Europie obszernie omówili Michalski (1998b, 2007) oraz Skuhřavý (2002). W latach 1988–2002 w ramach programu międzynarodowej współpracy naukowo-technicznej COST realizowana była Akcja E-16 BAWBILT (*Bark And Wood Boring Insects In Living Trees – Owady kambio-i ksylofagiczne żerujące w żywych drzewach*), której plonem jest obszerne opracowanie podsumowujące wiedzę o tej grupie organizmów, obejmującej także kornika drukarza (Lieutier i in. 2004).

W polskim piśmiennictwie leśnym brak jest jednak monograficznego opracowania poświęconego kornikowi drukarzowi, zarówno jako obiektowi zainteresowań badawczych, jak i czynnikowi o podstawowym znaczeniu dla lasów i gospodarki leśnej. Ze względu na rolę i znaczenie to właśnie *I. typographus*, jak żaden inny gatunek, na takie opracowanie zasługuje. Próbą wypełnienia tej luki jest niniejsza monografia. Celem pracy podjętej przez jej autorów było podsumowanie stanu wiedzy na temat kornika drukarza, jego biologii, ekologii, znaczenia w przyrodzie i gospodarce oraz możliwości sterowania jego populacjami, z wykorzystaniem możliwie najbardziej aktualnych wyników badań naukowych. Istnieje obszerna wiedza na temat mechanizmów wyboru i zasiedlania drzew przez kornika, reakcji między nim a zasiedlanym drzewem, komunikacji chemicznej czy zastosowań informacji przestrzennej w odniesieniu do tego gatunku i stwarzanych przez niego problemów.

W Polsce wiele uwagi poświęcono możliwości wykorzystania syntetycznych analogów feromonów kornika drukarza. Technologia ta weszła do praktyki ochrony lasu i zdomowała się w niej, mimo że w środowiskach naukowców i praktyków opinie na temat masowego użycia feromonów w leśnictwie są obecnie coraz bardziej podzielone. Zgodny jest jednak pogląd, że ich stosowanie w lasach przyczynia się do ograniczania liczebności populacji kornika drukarza.

Ze zrozumiałych względów wiele miejsca w pracy poświęcono gradacjom kornika drukarza, zwłaszcza mającym miejsce w ostatnim czasie na terenie naszego kraju. Starano się przybliżyć mechanizmy wpływające na powstawanie i rozwój gradacji oraz możliwości ograniczania ich dynamiki i skutków. Znaczna część przyrodników uważa, że nie ma skutecznych metod ograniczania populacji kornika drukarza. Prezentujemy zatem przykłady skutecznych działań ochronnych w warunkach gradacyjnych, wzięte wprost z praktyki leśnej. Staraliśmy się także wskazać na pozytywne aspekty występowania *I. typographus*, zwłaszcza w obszarach chronionych.

Z punktu widzenia praktyki dobra prognoza zagrożeń jest podstawą do podejmowania racjonalnych decyzji odnośnie do planowania i realizacji działań ochronnych, dlatego w monografii wiele miejsca poświęcono dyskusji nad metodami prognozowania zagrożenia drzewostanów świerkowych ze strony kornika drukarza i towarzyszących mu innych gatunków korników.

Na podstawie dotychczasowego stanu wiedzy na temat przebiegu różnych gradacji kornika drukarza na terenie Polski opracowano strategię ograniczania jego liczebności w drzewostanach zagrożonych. Strategia ta została z powodzeniem zastosowana w świerczynach Beskidu Śląskiego i Żywieckiego, co starano się przedstawić w końcowych rozdziałach monografii.

Ze względu na przyjętą konstrukcję książki, a także złożoność omawianej problematyki wynikającą z liczby i zakresu dotychczasowych badań dotyczących kornika drukarza, nie udało się uniknąć w niej powtórzeń. Jednakże podobne informacje, pojawiające się w różnych rozdziałach, mogą stanowić ułatwienie dla czytelników w zrozumieniu konkretnych, opisanych w nich zagadnień.

Wiedza o korniku drukarzu jest bogata i dotyczy praktycznie wszystkich aspektów jego występowania w ekosystemach leśnych. Jest ona jednak rozproszona i często znana tylko stosunkowo wąskiemu gronu specjalistów. Wobec nasilających się ataków na leśnictwo i gospodarkę leśną, odnoszących się bardzo często (a może najczęściej) do postępowania z kornikiem drukarzem, to właśnie leśnicy-praktycy zmuszeni są do obrony swego punktu widzenia oraz zasadności prowadzonych działań. Potrzebują argumentów, najlepiej popartych wynikami badań naukowych, których przecież nie brakuje. Informacje podane w przystępny sposób mogą okazać się bardzo pomocne. Stworzenie takiego źródła informacji i argumentów było celem przyświecającym autorom tej monografii.



2. Charakterystyka gatunku

Jerzy R. Starzyk

2.1. Pozycja systematyczna

Według obecnie przyjętej systematyki korniki (Scolytinae) są podrodziną chrząszczy w obrębie rodziny ryjkowcowatych (Curculionidae). Poprzednio były one sklasyfikowane jako oddzielna rodzina kornikowate (Scolytidae).

W Polsce stwierdzono występowanie 116 gatunków korników, skupionych w 34 rodzajach. W obrębie rodzaju *Ips* De Geer, 1775, który należy do plemienia Ipini występuje sześć gatunków, a mianowicie: kornik ostrozębny *Ips acuminatus* (Gyll.), kornik drukarczyk *Ips amitinus* (Eichh.), kornik modrzewiowiec *Ips cembrae* (Heer), kornik zrosłozębny *Ips duplicatus* (C.R. Sahlb.), kornik sześciozębny *Ips sexdentatus* (Börn.) i kornik drukarz *Ips typographus* (L.). Wspólną cechą chrząszczy kornika drukarza, kornika drukarczyka, kornika zrosłozębnego i kornika modrzewiowca jest występowanie czterech zębów na ścięciu każdej pokrywki. Natomiast jedną z najważniejszych cech odróżniających kornika drukarza od pozostałych wymienionych gatunków jest matowe, tłusto opalizujące ścięcie pokrywki. W środkowej Europie, oprócz sześciu wyżej wymienionych gatunków, występuje jeszcze *Ips mansfeldi* (Wachtl). Gatunki te różni ich morfologia, wygląd żerowisk, wybór żywiciela oraz agresywność zasiedlania drzew. Badania nad ich pokrewieństwem filogenetycznym wykazały, że nie mają one wspólnego pochodzenia. Natomiast korniki: drukarz, drukarczyk, zrosłozębny i modrzewiowiec stanowią grupę monofiletyczną (jednolitą) (Stauffer i in. 1997).

Kornik drukarz *Ips typographus* jako gatunek nowy dla wiedzy został opisany w roku 1758 przez K. Linneusza pod nazwą *Dermestes typographus*. Po wyróżnieniu rodzaju *Ips* przez Degeera w 1775 roku, został do niego zaliczony przez Reitera w roku 1894.

Synonimy: *Bostrichus octodentatus* Paykull, *Ips japonicus* Nijjima.

Polska nazwa gatunku kornik drukarz związana jest z bardzo regularnym przebiegiem chodników larwalnych pod korą świerka, których układ przypomina drukowane wiersze.

Nazwy rodzime *Ips typographus* w niektórych językach obcych:

Eight-toothed spruce bark beetle (jęz. angielski)

Buchdrucker, grossere 8-zähniger (jęz. niemiecki)

Typographe, grand scolyte de l'épicéa (jęz. francuski)

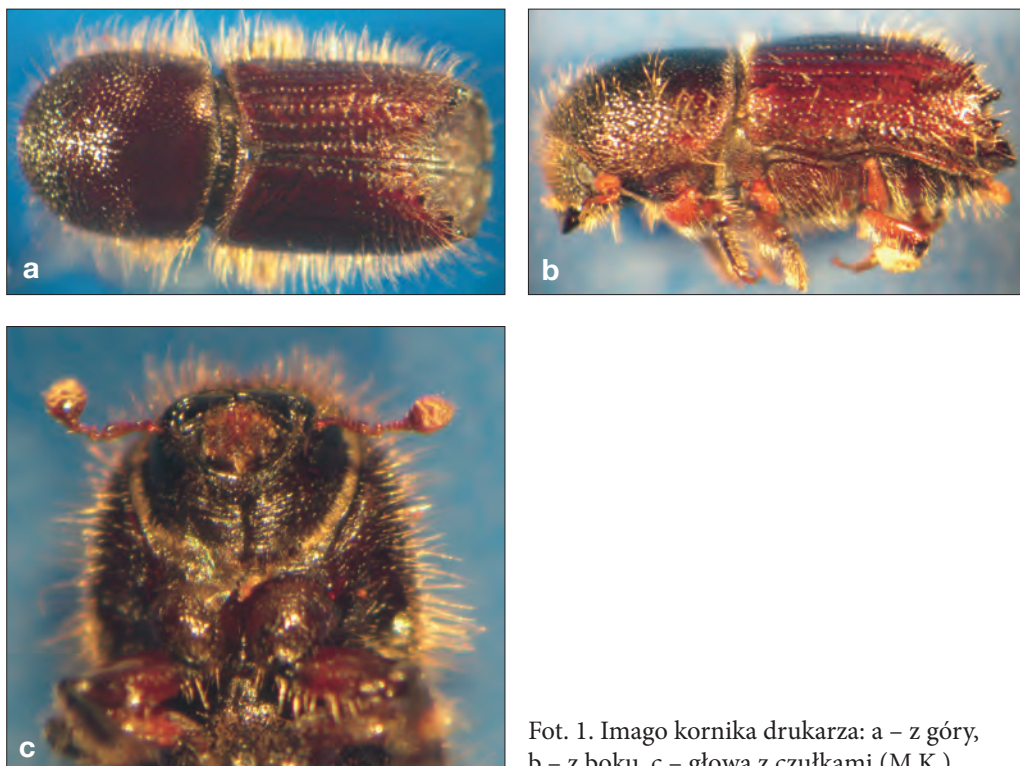
Granbarkbille (jęz. norweski)

Lýkožrout smrkový (jęz. czeski)

Lýkožrut smrekový (jęz. słowacki)

2.2. Cechy charakterystyczne imago i stadiów przedimaginalnych

Chrząszcz (imago), długości 4–6 mm i szerokości około 2 mm, jest barwy smo-
listo-brunatnej lub brunatno-czarnej (fot. 1a, b). W przypadku ograniczonej
możliwości żerowania larw mogą wylęgać się okazy mniejsze, o długości ciała
3,9 mm (Skuhřavý 2002). Również Sallé i in. (2005) stwierdzili negatywny wpływ
dużego przegęszczenia populacji na wielkość ciała chrząszczy. Badania przeprowa-
dzone przez Grodzkiego (2004a) w Sudetach wykazały, że długość ciała chrząsz-
czy zależy od warunków drzewostanowych. W drzewostanach świerkowych po-
łożonych na wysokości powyżej 800 m n.p.m., gdzie zarówno stopień defoliacji,



Fot. 1. Imago kornika drukarza: a – z góry, b – z boku, c – głowa z czułkami (M.K.)

jak i ilość zamaryłych drzew były wyższe niż w drzewostanach niżej położonych (poniżej 800 m n.p.m.), długość ciała chrząszczy była większa. Świeżo wylęgły, młody chrząszcz jest początkowo jasnożółty, a później – po odbyciu żeru dojrzewającego (uzupełniającego), ciemnieje. Najpierw ciemnieją pokrywy, a później górna i dolna część ciała. Chrząszcz ma ciało walcowate i krępe, pokryte na przednim brzegu przedplecza i po bokach ścięcia pokryw rdzawymi szczecinkami. Najdłuższe i najgęściejsze włoski znajdują się na czole, przednim brzegu przedplecza, przed ścięciem pokryw i po jego bokach. Czoło na głowie jest grubo ziarniste. W środku czoła, w jego dolnej części, znajduje się duży wzgórek. Czułki są buławkowate, z wyraźnym załamanymi szwami na wewnętrznej stronie (fot. 1c). Czułki i nogi są rude (Brauns 1975). Przedplecze (ogłądane z góry) w przedniej części jest skośnie ścięte i ma zarys trapezu. Przednia połowa przedplecza jest szorstka i pokryta zagiętymi do tyłu ząbkami, a tylna – gładka, lśniąca, z rzadkim, ale wyraźnym punktowaniem (Stark 1952). Pokrywy są szeroko walcowate, z tyłu zwężone, 1,4 razy tak długie jak szerokie. Pokrywy punktowane w regularnych szeregach są lśniąca, z matowym i tłusto opalizującym (mydlanym) połyskiem na drobno punktowanym ścięciu (Balachowsky 1949; Pfeffer 1955; Nunberg 1981). Ta ostatnia cecha pozwala na łatwe odróżnienie kornika drukarza od pozostałych gatunków z rodzaju *Ips*. Na pokrywach występują rzędy grubych wklęsłych punktów, natomiast międzyrzędy są gładkie, lśniąca i niepunktowane. Na skośnym ścięciu pokrywy znajdują się 4 stożkowate zęby, każdy na oddzielnej podstawie, z których trzeci – licząc od góry, jest największy (zwłaszcza u samca) i zakończony guziczkowatym spiczastym zgrubieniem. Skrzydła błoniaste są dłuższe i szersze aniżeli pokrywy. Dymorfizm płciowy u imago jest niewyraźnie zaznaczony. Samice mają owłosienie w przedniej części przedplecza bardziej gęste aniżeli samce, a ponadto występują u nich bruzdy pod narządami gębowymi (Skuhřavý 2002). Znacznie mniej wyraźne cechy (u 22–84% okazów) – według Schlytera i Cederholm (1981) – to wzgórek na górnej części głowy nad żuwaczkami, bardziej wyraźny u samca niż u samicy oraz trzeci ząb na ścięciu pokryw, również większy u samca.

Jajo jest owalne, mlecznobiałe i błyszczące, o długości 0,6–1 mm, i o szerokości około 0,5 mm (Nunberg 1959) (fot. 2).



Fot. 2. Imagines i jaja kornika drukarza złożone w inicyjalnym chodniku macierzystym (W.G.)



Fot. 3. Larwy kornika drukarza w chodnikach larwalnych (W.G.)



Fot. 4. Poczwarki kornika drukarza w kolebkach poczwarkowych założonych w korze (W.G.)

Larwa nieposiadająca odnóży, grzbietobrzusznie łukowato zgięta, jest biała o jasnej głowie, która później staje się żółto-brunatna (fot. 3). Wyrosnięta larwa przed przepoczwarczeniem ma długość 5–9 mm (Bilczyński 1974, SkuhraVý 2002).

Poczwarka długości 5–6 mm jest mleczno-biała, z wyraźnie widocznymi czułkami, nogami i skrzydłami. Zarysem ciała przypomina imago (fot. 4).

2.3. Rozsiedlenie na tle zasięgu występowania świerka w Europie i Azji

Kornik drukarz jest rozprzestrzeniony w całej Europie, włącznie z Kaukazem (w Fennoskandii sięga poza koło podbiegunowe). Poza Europą został stwierdzony na Syberii (włącznie z Zabajkałem i Jakucją), w Kraju Przymorskim, na Sachalinie, Kamczatce, w Chinach (północna Mandżuria), Korei (Stark 1952) i Japonii (Lawson i in. 1995). Najbardziej na zachód wysuniętym miejscem jego występowania są Pireneje na granicy hiszpańsko-francuskiej, a najdalej na wschód – japońska wyspa Hokkaido, gdzie występuje podgatunek *Ips typographus* ssp. *japonicus* Niiijima. W Europie zasięg występowania kornika drukarza na północy sięga do Laponii, a na południu – do północnej Grecji i Turcji, natomiast w Azji na północy – do południowego obszaru arktycznej tundry (68–69° szerokości geograficznej północnej), a na południu – przez północną część Kazachstanu, Mongolie i północne Chiny (SkuhraVý 2002).

Rozprzestrzenienie w krajach europejskich: Austria, Belgia, Bośnia-Hercegowina, Bułgaria, Dania, Estonia, Finlandia, Francja, Grecja, Gruzja, Holandia, Jugosławia, Litwa, Luksemburg, Łotwa, Niemcy, Norwegia, Polska, Republika Czeska,

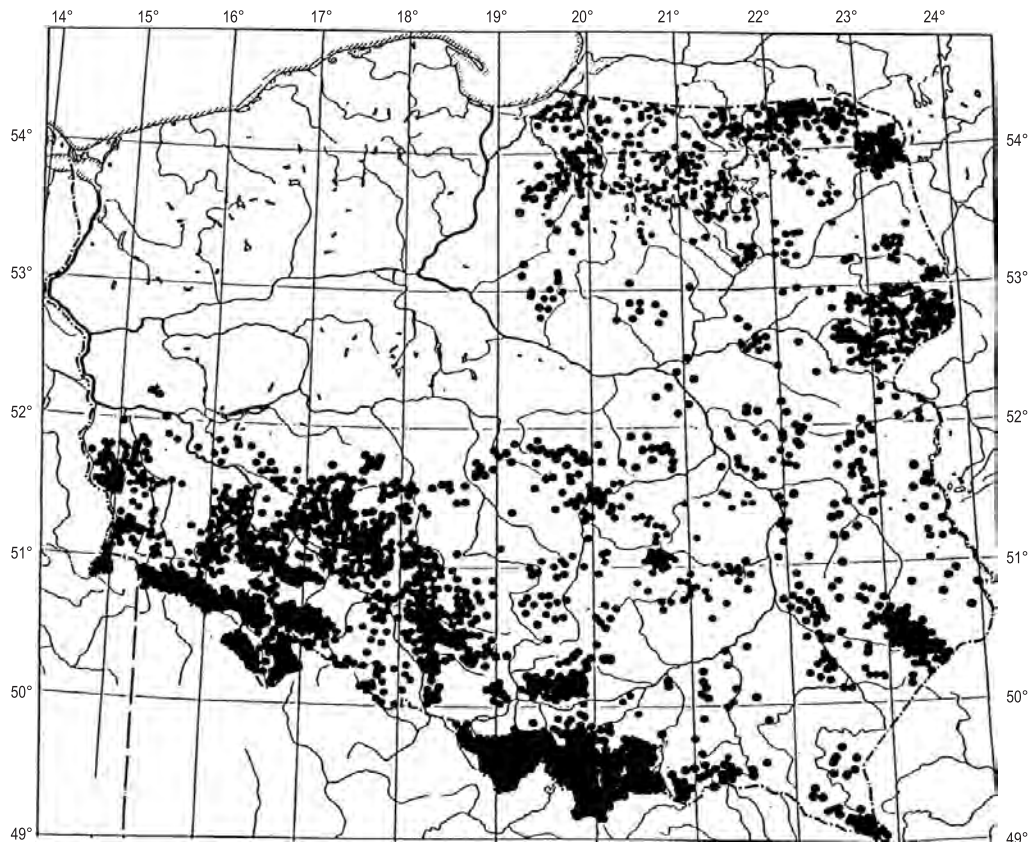
Rumunia, Rosja (północna i środkowa Rosja, zachodnia i wschodnia Syberia, Daleki Wschód), Słowacja, Słowenia, Szwecja, Szwajcaria, Tadżykistan, Turcja, Ukraina, Wielka Brytania (stwierdzony w Szkocji, ale nie zadomowiony), Węgry, Włochy (głównie część północna).

Rozprzestrzenienie w Azji: Chiny (Heilongjiang), Gruzja (część azjatycka), Japonia (Hokkaido, Honshu), Ludowo-Demokratyczna Republika Korei, Republika Korei, Rosja (Syberia, Daleki Wschód), Tadżykistan, Turcja (część azjatycka).

Obszar występowania kornika drukarza pokrywa się z zasięgiem rozprzestrzenienia jego głównej rośliny żywicielskiej, jaką jest świerk pospolity *Picea abies* (L.) H. Karst. Na północy Europy zasięg występowania świerka pospolitego rozciąga się od Norwegii (70° szerokości geograficznej północnej) do Rosji. Występuje on także w Alpach, Sudetach i Karpatach oraz na Bałkanach. Na wschodzie sięga do Uralu, gdzie stopniowo wypiera go świerk syberyjski (*Picea obovata* Ledeb.) (ryc. 1). W Polsce świerk pospolity rośnie głównie w północno-wschodniej części kraju, na południu, w górach i na pogórzu. Nie występuje w sposób naturalny w centralnej i zachodniej Polsce (tzw. pas bezświerkowy) (ryc. 2).



Ryc. 1. Zasięg występowania świerka pospolitego *Picea abies* (L.) H. Karst. w Europie (wg Boratyńskiej 1998)



Ryc. 2. Występowanie świerka pospolitego w Polsce (wg Boratyńskiej 1998)

W Polsce kornik drukarz jest pospolity w całym kraju i został stwierdzony we wszystkich krainach faunistycznych (Burakowski i in. 1992). Występuje w obu zasięgach świerka pospolitego, zarówno na terenach nizinnych, jak i podgórskich. W górach sięga do górnej granicy lasu, preferując miejsca nasłonecznione (luki, przedzielienia, ściany drzewostanu) oraz wystawy od południowej do zachodniej. Gatunek ten charakteryzuje się szerokim spektrum wymagań ekologicznych i ma znaczne zdolności adaptacyjne, co w korzystnych warunkach klimatycznych i troficznych sprzyja szybkiemu wzrostowi liczebności jego populacji. Występuje zarówno w litych świerczynach, jak i w drzewostanach mieszanych, z przewagą lub udziałem świerka. Wykazuje tendencje do masowych pojawów gradacyjnych, zwłaszcza w warunkach osłabienia lub uszkodzenia drzewostanów świerkowych przez różne czynniki abiotyczne i biotyczne.

2.4. Bionomia i cykl rozwojowy

2.4.1. Rośliny żywicielskie i materiał lęgowy

Główną rośliną żywicielską kornika drukarza w Europie jest świerk pospolity *Picea abies* (L.) H. Karst. (fot. 5). Niekiedy żeruje także na sośnie zwyczajnej *Pinus sylvestris* L. (fot. 6) i modrzewiu europejskim *Larix decidua* Mill., a rzadko na jodle pospolitej *Abies alba* Mill. (Bilczyński 1974) i limbie *Pinus cembra* L. Natomiast w Azji rozwija się w: *Picea obovata* Ledeb., *P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *Abies alba* Mill., *A. sibirica* (Ledeb.), *A. holophylla* Maxim., *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *A. nordmanniana* Spach, *Pinus sibirica* De Tour, *P. koraiensis* Sieb. et Zucc., *Larix sibirica* Ledeb. (Stark 1952). Głównie opanowuje drzewostany w wieku powyżej 50 lat, osłabione przez hubę korzeni, opieńki, szkodniki liściożerne czy suszę lub uszkodzone przez huragan, okiść, pożar, imisje przemysłowe i inne czynniki. Wówczas jest typowym szkodnikiem wtórnym. W warunkach znacznego zagęszczenia populacji (w okresie gradacji) kornik drukarz może atakować również drzewa całkowicie zdrowe, które nie są w stanie obronić się przed jego zmasowanym atakiem (Schwerdtfeger 1955; Thalenhorst 1958; Švihra 1973). Wówczas powodowane przez niego szkody mają charakter pierwotny. Może również zasiedlać drzewa młodsze, I lub II klasy wieku. Opanowuje także świeże wywroty i złomy, ścięty i nieokorowany surowiec pozostający po zimowych cięciach gospodarczych oraz pozostałości poźrębowe. Zasiedlanie strzały osłabionych lub żywych drzew rozpoczyna się u nasady jeszcze zielonej korony świerków. Później żerowiska są zakładane poniżej i powyżej tego miejsca. Według badań Starzyka i in. (2000) rozkład procentowy żerowisk kornika drukarza na strzałach świerków w Bieszczadzkiem Parku Narodowym był następujący: dolna część pnia – 55,4%, środkowa – 35%, górna – 9,6%.

Stwierdzono zależność występowania żerowisk tego gatunku od grubości kory (Schwerdtfeger 1955). Żerowiska kornika drukarza najczęściej występują pod korą o grubości 5,5–6,5 mm, natomiast brak ich pod korą o grubości poniżej 2,5 mm (Grünwald 1986).



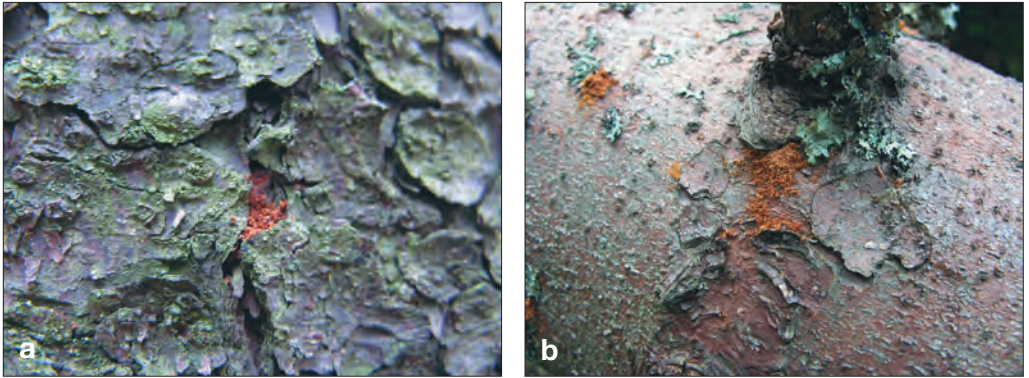
Fot. 5. Żerowisko kornika drukarza pod korą świerka pospolitego (W.G.)



Fot. 6. Odmienny wygląd żerowisk kornika drukarza na strzale sosny zwyczajnej (J.H.)

Drzewa zasiedlane przez kornika drukarza można rozpoznać na podstawie takich symptomów jak:

- brunatne trocinki wyrzucane z komory godowej i chodników macierzystych, które gromadzą się między łuskami kory (fot. 7a), w kątach grubych gałęzi (fot. 7b), u podnóża pnia w szyi korzeniowej i na rosnących tam roślinach zielonych lub w pajęczynach; należy jednak pamiętać, że utrzymują się tam przez krótki czas, ponieważ są zwiewane przez wiatr i zmywane przez deszcz,
- wycieki żywicy pojawiające się na korze podczas wgryzania się chrząszczy,
- przedwczesne opadanie na ściółkę matowych zielonych igieł z jeszcze żywych drzew zasiedlonych (fot. 8),
- przebarwienie się igliwia w dolnej części korony w okresach od maja do czerwca oraz od sierpnia do września na kolor żółty, a następnie czerwony,
- płyty kory odbite przez dzięcioły (fot. 9), najczęściej w górnej części strzały, tuż pod koroną, w okresie jesieni i zimy.



Fot. 7. Trocinki po wgrzyzieniach kornika drukarza: a – w szczelinach kory stojącego świerka, b – u nasady gałęzi na drzewie leżącym (W.G.)



Fot. 8. Zielone igły świerków zasiedlonych przez kornika drukarza (igły opadły na ściółkę) (W.G.)



Fot. 9. Świerki z odbitą korą z żerowiskami kornika drukarza (W.G.)

2.4.2. Okres pojawu i rójka chrząszczy

Chrząszcze (postacie imaginalne), po przezimowaniu w ściółce i glebie mineralnej lub pod korą drzew, spotykane są przez cały okres wegetacyjny, od kwietnia do sierpnia, a nawet do września. Najpierw pojawiają się samce, a później samice, i rozpoczyna się rójka. Decydujący wpływ na rozpoczęcie i długość trwania rójki ma temperatura powietrza i warunki meteorologiczne. Czynniki te mają również istotny wpływ na liczbę chrząszczy odławianych do pułapek feromonowych (Bakke 1992).

Rójka do założenia pierwszej generacji rozpoczyna się w czasie, kiedy środowisko, w którym zimuje imago, tj. kora lub ściółka ogrzeje się do temperatury 14°C, a temperatura powietrza w ciągu dnia wynosi 18–20°C, co na nizinach ma miejsce zwykle w drugiej połowie kwietnia i z początkiem maja. Natomiast w górach rójka może się opóźnić, głównie z przyczyn mikroklimatycznych, nawet o przeszło miesiąc. Na południowych stokach i w miejscach nasłonecznionych rójka rozpoczyna się wcześniej (pod koniec kwietnia), a na chłodniejszych stokach północnych oraz w miejscach ocienionych ulega opóźnieniu i odbywa się tam w drugiej

połowie maja (Bilczyński 1974). Największe nasilenie rójki ma miejsce przy temperaturze 25–30°C. Rójka trwa zwykle 2–3 tygodnie, jednak przy deszczowej i zimnej pogodzie ulega wydłużeniu nawet do 5–7 tygodni, lecz trudniej jest wyznaczyć jej początek czy koniec (Brauns 1975). Według badań przeprowadzonych w Czechach rójka rozpoczyna się już przy temperaturze powietrza poniżej 15,4–16,6°C i nasila się w temperaturze około 18°C.

Rójka do założenia drugiej generacji (przy sprzyjającej temperaturze powietrza) odbywa się na początku lipca (Brauns 1975), a rójka do założenia generacji siostrzanej – między I i II rójką, czyli około trzy tygodnie po pierwszej rójce. Niekiedy kornik drukarz może zakładać pokolenie siostrzane bez dodatkowej kopulacji (Anderbrant, Löfqvist 1988). Terminy rozpoczęcia poszczególnych rójek u kornika drukarza zamieszczono w tab. 1 (Bilczyński 1974).

W warunkach ekstremalnie długiego, gorącego i suchego sezonu wegetacyjnego obserwowano rójki i rozwój dwóch pełnych i dwóch siostrzanych generacji kornika drukarza (Brauns 1975). W związku z tym zorientowanie się w ilości generacji w danym roku jest utrudnione. Niekiedy rojące się chrząszcze w niższych partiach górskich są przenoszone przez wiatr wyżej i wówczas mamy do czynienia z tzw. rójką pozorną.

Podczas rójki lot chrząszczy kornika drukarza składa się z dwóch faz: rozprzestrzeniania się w poszukiwaniu odpowiednich miejsc do opanowania oraz zasiedlania wybranych drzew i rozmnażania. Na początku fazy rójki chrząszcze kierują się ku najjaśniejszej części horyzontu i wznoszą się w górę po torze prawie pionowym. Silne okazy, o większej zawartości ciała tłuszczowego w odwołku, które jest zużytkowywane dla wytworzenia energii potrzebnej do lotu (Gries 1985), lecą ponad koronami drzew lub brzegiem lasu w kierunku otwartej przestrzeni. Kornik drukarz w locie dyspersyjnym bywa też prawdopodobnie przywabiany przez ciemny zarys grupy świerków lub obrzeże drzewostanu. Faza rozprzestrzeniania się kornika drukarza, niezależnie od usytuowania drzewostanów świerkowych i zagęszczenia populacji, prowadzi do wielkopowierzchniowego rozlotu chrząszczy (Sanders 1987). W czasie rójki chrząszcze przelatują na stosunkowo niewielką odległość

Tabela 1. Początek rójek kornika drukarza (wg Bilczyńskiego 1974, nieco zmienione)

Rójka	Okres	Miejsce
I	20–28 kwietnia – pierwsza połowa maja	na nizinach i w górach do 900 m n.p.m.
	20 maja – początek czerwca	w górach ponad 900 m n.p.m.
II	początek lipca	na nizinach
	od połowy lipca do połowy sierpnia	w górach do 900 m n.p.m.
Rójka do generacji siostrzanej odbywa się między I i II rójką		

(kilkaset metrów), ale kiedy wieje silny wiatr, są przenoszone na odległość kilkunastu, a nawet kilkudziesięciu kilometrów. Pojedyncze chrząszcze kornika drukarza były znajdowane w odległości 43 km (Platonoff 1940), 50 km (Nilssen (1984), a nawet 60 km (Nuorteva 1955) od najbliższych drzewostanów świerkowych. Lot na dalszą odległość składa się z krótszych, o podobnej długości odcinków (Forsse, Solbreck 1985). Dużą rolę w rozprzestrzenianiu się chrząszczy odgrywa ciężar ich ciała: większe okazy przelatują na dalszą odległość (Gries 1985).

Badania nad migracjami kornika drukarza prowadzono przy zastosowaniu metod znakowania chrząszczy, m.in. farbami proszkowymi. Według badań Zumra (1992) większość oznakowanych chrząszczy była znajdowana w sztucznych pułapkach z feromonem „Pheroprax” w odległości do 200 m od miejsca wypuszczenia, a tylko niewielki procent (około 3%) w odległości 1000 m. Weslien i Lindelöw (1989) odławiali znakowane okazy w odległości 100, 1000 i 1600 m. Duelli i in. (1997) zbierali znakowane chrząszcze w odległości 50, 200 i 500 m, a ponadto stwierdzili, że co najmniej 12,2% okazów odbywa lot migracyjny. W ciągu jednego dnia kornik drukarz może przelecieć dystans do 750 m w lesie, a pojedyncze okazy były znajdowane w odległości 8 km od lasu (Botterweg 1982). Podczas rójki chrząszcze wybierają miejsca nasłonecznione, przy czym na kierunek ich lotu ma też wpływ wiatr. W lesie większość chrząszczy lata na wysokości 2–9 m nad poziomem gruntu, a około 10% na wysokości 20–30 m nad koronami drzew (Furuta i in. 1996), natomiast poza lasem (około 700 m) chrząszcze latają najczęściej na wysokości 5 m, około 5% z nich powyżej 10 m, a jeden okaz odłowiono na wysokości 100 m (Duelli i in. 1986). W okresie bezwietrznym kornik drukarz leci w linii prostej, z szybkością 0,5–1 m/sek. (Duelli i in. 1997).

Kornik drukarz jest gatunkiem o aktywności dziennej. Badania nad jego aktywnością dobową prowadzono, licząc chrząszcze przylatujące zarówno do drzew pułapkowych jak i do pułapek feromonowych. Kuhn (1949) stwierdził, że chrząszcze zaczynały przylatywać do drzew pułapkowych między godz. 9:00 a 11:00, osiągając maksimum między godz. 12:00 a 13:00. Później liczba chrząszczy stopniowo się zmniejszała, a wyraźny spadek ich liczebności miał miejsce po godz. 15:00. Końcowy okres przylotu chrząszczy miał miejsce między godz. 17:00 a 19:00. Według badań Funke i Petershagena (1991) początek przylotu kornika drukarza do pułapek feromonowych rozpoczął się przed godz. 10:00, a maksimum miało miejsce – podobnie jak w przypadku przylotu do drzew pułapkowych – między godz. 12:00 a 14:00. Chrząszcze przylatywały do pułapek aż do godz. 20:00. Należy jednak zaznaczyć, że duży wpływ na aktywność dobową chrząszczy kornika drukarza, a tym samym na ich przylot do drzew pułapkowych i pułapek feromonowych, mają warunki meteorologiczne, w tym głównie temperatura powietrza i opady atmosferyczne, a także długość dnia.

2.4.3. Bionomia

Kornik drukarz jest gatunkiem poligamicznym. Samce, tzw. chrząszcze pionierskie, z chwilą nastania sprzyjającej pogody wyszukują odpowiednie miejsca lęgowe w postaci wywrotów, śniego- i wiatrołomów jesiennych, zimowych lub pochodzących z wczesnej wiosny, a także drzew żywych, ale osłabionych działaniem różnych czynników, oraz nieokorowanego drewna pozostałego po zimowych cięciach gospodarczych. Drzewa takie muszą mieć świeże łyko. Kornik drukarz, występując masowo, w formie gradacji, atakuje również drzewa o pełnej żywotności i zdrowotności, bez widocznych oznak osłabienia, doprowadzając je w krótkim czasie do zamarcia. Drzewa takie bronią się, zalewając wgryzające się korniki żywicą. Wydobywająca się żywica ścieka strużkami po powierzchni kory. Po wyschnięciu jaśnieje i na początku pierwszej i częściowo drugiej rójki drzewa takie wyglądają z daleka jakby były spryskane wapnem. Baier (1996) wykazał, że wraz ze wzrostem zagęszczenia promieniowych kanałów żywicznych i ich grubości, zmniejszała się liczba prób wgryzania się kornika drukarza, a wzrastał udział chrząszczy zalewanych żywicą. Na początku pierwszej i częściowo drugiej rójki samce chrząszczy pionierskich są również licznie odławiane do sztucznych pułapek z feromonem „Pheroprax” (Zuber, Benz 1992). Chrząszcze pionierskie są przywabiane do świerków przez wydzielane substancje wabiące, głównie α -pinen (tzw. wabienie pierwotne). Następnie, podczas wgryzania komory godowej, chrząszcze te rozpoczynają wydzielanie feromonu agregacyjnego, zwabiającego do zasiedlanego drzewa osobniki obu płci. Po znacznym wzroście liczebności przylatujących nowych chrząszczy jest wydzielany feromon antyagregacyjny (epideiktyczny), który hamuje przylot dalszych osobników. Mechanizmy te są szerzej omówione w rozdz. 3 i 5.

Kornik drukarz ma stosunkowo wysokie wymagania świetlne i termiczne. Dlatego najpierw opanowuje świerki rosnące na obrzeżach drzewostanu lub wolno stojące w lukach, a także drzewostany silnie przerzedzone. Samiec wgryza się pod korę w miejscach, gdzie jest ona cieńsza, pod odstające brzegi łusek albo w szczeliny koło sęków lub pod nimi. Z tego względu wgryzienia są często mało widoczne (Bilczyński 1974). Podczas wgryzania się chrząszczy pod korę, na zewnątrz wyrzucane są brunatne trocinki. Na drzewach stojących kornik drukarz zasiedla najpierw środkową część strzały, a później jej partię dolną i częściowo górną. Żerowiska kornika drukarza mogą niekiedy sięgać do szczytu korony, gdzie grubość strzały wynosi 3–4 cm. Tylko chrząszcze zimujące w ściółce opanowują drzewa, rozpoczynając od ich dolnych partii (Brauns 1975).

Po wgryzieniu się w korowinę, samiec wgryza w niej w ciągu 2–4 dni płaską jamkę, tzw. komorę godową, o średnicy 5–7 mm. W jej wnętrzu odbywa się kopulacja i zapłodnienie samic. Zwykle nie jest ona widoczna na wewnętrznej stronie



Fot. 10. Początkowe żerowisko kornika drukarza (W.G.)

kory oderwanej od drewna. Natomiast, jeżeli kora jest cienka, wówczas komorę godową widać w całości. Do komory godowej zwabiane są samice, zwykle dwie lub trzy (rzadziej jedna lub cztery, a wyjątkowo 5–7), które po zapłodnieniu zaczynają wygryzać chodniki macierzyste o szerokości 3–4 mm (fot. 10). Chodniki macierzyste biegną na drzewach stojących regularnie wzdłuż włókien. Jeżeli jest jeden chodnik macierzysty, wówczas jest on zawsze skierowany w górę od komory godowej. Jeżeli są dwa chodniki macierzyste, wówczas jeden jest skierowany do góry, a drugi w dół od komory godowej. Przy trzech chodnikach macierzystych jeden chodnik biegnie do góry, a dwa w dół. Jeżeli są cztery chodniki macierzyste, wówczas dwa są skierowa-

ne do góry, a dwa w dół od komory godowej (fot. 11a–d). Na drzewach leżących brak jest takiej regularności, jednak chodniki macierzyste biegną również wzdłuż włókien. Chodniki macierzyste przebiegają w łyku, na granicy z drewnem, dlatego też są zawsze dobrze widoczne na wewnętrznej stronie kory. Jeżeli kora jest cienka, wówczas są słabo zaznaczone na powierzchni drewna. Długość chodników macierzystych jest zmienna – zależy od warunków klimatycznych, i waha się od 5–15 cm (Brauns 1975), najczęściej wynosząc 8–10 cm. Według badań przeprowadzonych w Bieszczadzkim Parku Narodowym (Starzyk i in. 2000) długość chodników macierzystych wahała się od 4,8 do 18 cm (średnia 7,4 cm), przy czym średnia długość chodników zmniejszała się wraz ze wzrostem ich liczby w żerowisku (żerowiska 1-chodnikowe – 5,8 cm, 2-chodnikowe – 5,4 cm, 3-chodnikowe – 5,3 cm, 4-chodnikowe – 4,8 cm). Ponadto stwierdzono, że najkrótsze chodniki macierzyste występowały na drzewach żywych, a najdłuższe – na zamierających lub świeżo obumarłych. Podobną zależność wykazano w przypadku liczby chodników larwalnych przypadających na jeden chodnik macierzysty. W niższych położeniach górskich chodniki macierzyste są dłuższe aniżeli na wyżej położonych stanowiskach (Grodzki 2004a). Przy niskiej temperaturze samica nie składa jaj lub składa ich mało, ale pomimo tego przedłuża chodnik macierzysty. Niekiedy chodniki macierzyste z dwóch leżących nad sobą żerowisk łączą się ze sobą i wówczas ich długość wydaje się pozornie jeszcze większa. Chodniki macierzyste do założenia generacji siostrzanej charakteryzują się dłuższym odcinkiem końcowym, pozbawionym



Fot. 11. Żerowiska kornika drukarza wygrzyzone pod korą z: a – jednym chodnikiem macierzystym, b – dwoma chodnikami, c – trzema chodnikami, d – czterema chodnikami (W.G.)

chodników larwalnych (tzw. chodnik sterylny lub wdowi). W okresie gradacji kornika drukarza przeciętne zagęszczenie chodników macierzystych wynosi około 36 szt./10 dm² (Niemeyer i in. 1995). Chodnik macierzysty ma jeden, rzadziej dwa lub trzy otworki wentylacyjne (zwrotnicowe), które umożliwiają samicy obracanie się w chodniku. Podczas drążenia chodników macierzystych przez samice powstają rdzawobrunatne trocinki (mączka), które są wypychane do komory godowej, a na-

stępnie, przez otwór wejściowy do żerowiska, są wyrzucane przez samca na zewnątrz. Okres wysypywania się trocinek trwa 2–4 tygodni (Brauns 1975), najczęściej 3 tygodnie (Bilczyński 1974). Podczas drążenia chodnika macierzystego samica wygryza po jego obu stronach, w odstępach co 2 mm (niekiedy co 1–10 mm), zagłębienia, tzw. nyże jajowe i składa w nich pojedyncze jaja, przykrywając je trocinkami. Liczba jaj złożonych w pojedynczym chodniku macierzystym waha się w granicach 30–80 sztuk, a niekiedy dochodzi nawet do 100 sztuk. Samica składa jaja, kiedy temperatura wynosi 12–33°C (Wermelinger, Seifert 1999). Drążenie chodnika macierzystego i składanie jaj trwa 2–4 tygodni. W okresie składania jaj samica jest wielokrotnie zapłodniana.

Po tygodniu, a najpóźniej po trzech tygodniach z jaj wylęgają się larwy, które wygryzają w łyku chodniki mniej więcej prostopadłe do chodnika macierzystego, o przebiegu falistym. Chodniki larwalne na początku są bardzo wąskie i biegną obok siebie, a potem stopniowo rozszerzają się i oddalają. Ich długość sięga 4–7 cm (Brauns 1975), a szerokość w końcowej części około 5 mm. Najdłuższe i najstarsze chodniki larwalne zaczynają się najbliżej komory godowej, a najkrótsze są przy końcach chodników macierzystych. Chodniki larwalne są dobrze widoczne w korze, natomiast niezbyt wyraźnie na drewnie. Są one wypełnione bardzo drobną, brunatną mączką w formie trocinek oraz ekskrementami. Duża liczba chodników larwalnych przecinających w poprzek łyko doprowadza do zabicia drzewa. Całe żerowisko kornika drukarza – złożone z komory godowej, chodników macierzystych i chodników larwalnych, ma zarys owalny. Niekiedy ze względu na rozciągnięty okres składania jaj przez samicę, w jednym żerowisku można znaleźć obok siebie zarówno świeżo wylęgłe chrząszcze, jak i poczwarki, larwy, a czasem również jaja (Bilczyński 1974). Liczba żerowisk kornika drukarza na jednym drzewie zależy od jego wielkości, a także nasilenia rójki (fot. 12). Według Bilczyńskiego (1974) na jednym metrze bieżącym strzały 80–100-letnich świerków może występować 50 żerowisk, a na całym drzewie wysokości 20 m – 1000 żerowisk, z których może się wylęgnąć 100 000 chrząszczy. Stwierdzono silną liniową korelację między rozmiarami świerków a liczbą chrząszczy przypadających na jedno drzewo. Średnia liczba chrząszczy na drzewie o pierśnicy 24 cm wynosiła 7300, co odpowiada liczbie chrząszczy odłowionych do jednej sztucznej pułapki feromonowej (Weslien 1992a).

Okres żerowania i rozwoju larwy trwa od trzech do czterech tygodni, a jego długość zależy od temperatury otoczenia. Po zakończeniu żerowania larwa poszerza koniec chodnika larwalnego, przygotowując owalną kolebkę poczwarkową o wymiarach 8×5 mm (Nunberg 1959). Jest ona położona w korze (wówczas widoczna dopiero po jej przełamaniu) lub na granicy kory i drewna, wyścielona ciemnobrunatnymi drobnymi trocinkami (Grodzki 1998a). Okres przepoczwarczenia się przypada najczęściej na drugą połowę czerwca. Stadium poczwarki trwa od tygodnia do

dwóch tygodni. Chrzążcze (imagines) wylęgają się około połowy lipca i początkowo są białawe, a później stopniowo żółkną i ciemnieją. Po około czterech tygodniach stają się ciemnobrunatne (Brauns 1975). Wygryzają się spod kory otworami o średnicy 1,5–2 mm. Według Knoche (1904), Merkera i Wilda (1954) oraz Annili (1969) chrząszcze rodzicielskie mogą zimować dwukrotnie i następnie przystępować do rozrodu. Natomiast z badań przeprowadzonych w południowo-wschodniej Norwegii wynika, że zimują one w ściółce tylko raz, a wyjątkowo dwa razy (Austarå, Midtgaard 1986).



Fot. 12. Świerk opanowany przez kornika drukarza (W.G.)

W sprzyjających warunkach ciepłych pełny cykl rozwojowy kornika drukarza trwa 2–2,5 miesiąca. W takich warunkach może on wyprowadzić dwa pokolenia w ciągu roku. Zwykle ma to miejsce na nizinach oraz w niższych położeniach górskich na silnie nasłonecznionych stokach. Na wysokości ponad 1000 m n.p.m., zwłaszcza na stokach o wystawie północnej jest tylko jedna pełna generacja. W niższych położeniach górskich, w miejscach niezbyt nasłonecznionych, występuje 1,5 generacji w ciągu roku.

Duży wpływ na rozwój poszczególnych stadiów rozwojowych kornika drukarza ma temperatura. W miarę jej wzrostu skraca się okres rozwoju larw. W temperaturze 20°C pełny cykl rozwojowy – od jaja do wylęgu imago, trwa 29 dni (Wermelinger, Seifert 1998). Dolna temperatura progowa rozwoju *Ips typographus* wynosi 7,8°C, górna – 33,7°C, a optymalna – 28,9°C, natomiast maksymalny wzrost liczebności populacji ma miejsce przy temperaturze 28°C (Wermelinger, Seifert 1999).

Przy niskiej liczebności populacji kornika drukarza liczba samców i samic jest zbliżona – indeks płciowy wynosi około 1:1. Natomiast w okresie pojawu gradacyjnego zmienia się on na korzyść samic. Przykładowo, w Bawarii na początku gradacji przeważały liczbowo samice w stosunku 1:1,89, a pod koniec jej trwania zwiększył się udział samców (1:0,89) (Lobinger 1996). U kornika drukarza nie stwierdzono dzieworódtwa.

2.4.4. Żer dojrzewający (uzupełniający) i regeneracyjny

Młode chrząszcze odbywają żer dojrzewający w okolicy kolebki poczwarkowej, a w razie braku miejsca żerują na innym drzewie (Bilczyński 1974). Żer dojrzewający jest prowadzony w wierzchnich warstwach drewna i ma wygląd nieregularnych chodników, których rozgałęzienia podobne są do rozwidleń poroży jelenia, albo szerokich płatów naruszających biel (fot. 13). Trwa on co najmniej 2 tygodnie, ale przy niekorzystnych warunkach termicznych może się przedłużać nawet do czterech tygodni. Po ukończeniu żeru dojrzewającego chrząszcz wygryza w korze kolisty otwór wylotowy o średnicy 1,5–2 mm i po wydostaniu się na zewnątrz, przystępuje do rójki. Jeżeli chrząszcz nie uzyska dojrzałości płciowej przed zimą (II generacja), wówczas żer dojrzewający odbywa wiosną na nieokorowanym drewnie. Chrząszcze dojrzałe płciowo rozpoczynają wiosenną rójkę wcześniej, aniżeli chrząszcze, które nie odbyły żeru uzupełniającego. Żer regeneracyjny odbywany jest tylko przez część starych chrząszczy, które dały początek pierwszemu pokoleniu, i ma miejsce zwykle około trzech tygodni po rójce do założenia pierwszej generacji. Samce prowadzą go po bokach komory godowej, a samice przedłużają stare chodniki macierzyste. Chrząszcze zimujące w ściółce prowadzą żer dojrzewający lub regeneracyjny u podstawy drzew posuszowych, w pniakach pochodzących ze zrębów zimowych (głównie poniżej poziomu ściółki), a z braku odpowiedniego materiału lęgowego nawet na młodych drzewach (Brauns 1975).



Fot. 13. Żer uzupełniający kornika drukarza widoczny na: a – powierzchni drewna, b – wewnętrznej stronie korowiny (J.R.S.)

2.4.5. Zimowanie

Kornik drukarz może zimować w różnych stadiach rozwojowych. Najczęściej zimuje jako chrząszcz (imago), rzadziej jako poczwarka, a wyjątkowo w stadium larwy (Schneider-Orelli 1947; Brauns 1975; Biermann 1977; Zumr 1982a; Zahradník

1996). Larwy wytrzymują w ciągu zimy przechłodzenie do -13°C , poczwarki do -17°C , a imagines do -30°C (Annala 1969). W środkowej Europie chrząszcze zapadają w stan diapauzy zimowej przy temperaturze 20°C , kiedy długość dnia skracza się poniżej 16 godz. (w 50% przypadków diapauza ma miejsce, gdy stosunek długości jasnej do ciemnej części doby wynosi 14,7 : 9,3) (Doleżał, Sehnal 2007).

Młode chrząszcze drugiego pokolenia lub generacji siostrzanej mogą zimować w żerowiskach macierzystych, w żerowiskach założonych, ale nie ukończonych przed zimą, albo poza nimi – w pniakach, pod korą drzew posuszowych oraz w ściółce lub glebie mineralnej do głębokości 10 cm, a niekiedy także pod korzeniami, w opuszczonych norach mysich (Nunberg 1959). Na Półwyspie Skandynawskim kornik drukarz ma zwykle jedną generację w ciągu roku, a większość chrząszczy zimuje w ściółce w pobliżu drzew żywicielskich (Weslien 1992a).

Chrząszcze zimujące w ściółce grupują się zwykle w okolicy nabiegów korzeniowych (Brauns 1975). Na podstawie badań przeprowadzonych w Polsce (Nadl. Oleśnica Śląska, RDLP we Wrocławiu) wykazano, że większość chrząszczy kornika drukarza zimowała pod korą drzew uprzednio przez niego zasiedlonych (71,2%), a znacznie mniej w ściółce i glebie mineralnej. Ponadto spośród chrząszczy zimujących w ściółce najwięcej (96,2%) było w bezpośrednim sąsiedztwie pnia, w promieniu do 1 m (Onyśko, Starzyk 2011). Według Braunsa (1975) w ciepłe zimowe dni można obserwować chrząszcze zmieniające swoje miejsce zimowania w ściółce. Badania przeprowadzone w Norwegii wykazały, że większość chrząszczy zimuje pod korą leżących drzew lub ich fragmentów, aniżeli pod korą drzew stojących zasiedlonych przez kornika drukarza (Petersen, Austarå 1975).

Zumr (1982a) stwierdził różnice w czasie opuszczania miejsca zimowania przez chrząszcze kornika drukarza w zależności od miejsca i warunków zimowania. Chrząszcze zimujące pod korą wałków świerkowych wyłożonych na obrzeżu drzewostanu opuszczały miejsce zimowania od 14 do 16 dni wcześniej aniżeli okazy zimujące w glebie na zrębie zupełnym, a chrząszcze zimujące w wałkach świerkowych umieszczonych wewnątrz drzewostanu o 11–13 dni wcześniej niż chrząszcze hodowane w fotoeklektorach umieszczonych w drzewostanie o małym zwarciu. Imagines *Ips typographus* opuszczają miejsce zimowania wtedy, gdy suma temperatur efektywnych, czyli temperatur powyżej zera fizjologicznego, osiągnie określoną wartość: w glebie – $117,5^{\circ}\text{C}$, a w łyku – 120°C . Natomiast zasiedlanie wałków i drzew pułapkowych odbywa się, kiedy suma temperatur efektywnych² dla kornika w powietrzu wynosi co najmniej 139°C , a kończy się, gdy wynosi ona 189°C (Zumr 1982b).

² Więcej na temat sumy temperatur efektywnych jest w rozdz. 9, na s. 137.



3. Feromony agregacyjne i antyferomony

Andrzej Kolk

Kornik drukarz *Ips typographus* od lat stwarza stałe zagrożenie dla świerczyn, zarówno w górach jak i na niżu. Jego zwalczanie prowadzone było głównie za pomocą wykładania drzew pułapkowych oraz wyznaczania i usuwania drzew trocinkowych. Przez wiele lat w Polsce ścinano każdego roku kilkanaście tysięcy drzew pułapkowych, których wyłożenie często wywoływało skutek odwrotny od zamierzonego, sprzyjając rozwojowi populacji kornika. Ze względu na duże jej rozprzelenie na rozległych obszarach, naturalne pułapki były wykładane nie zawsze w dostatecznej liczbie, a przy tym często były korowane w spóźnionym terminie. Nie były więc skutecznym środkiem zwalczania korników, lecz korzystnym miejscem jego rozmnożenia. Nadto zrywka drzew pułapkowych i ich wywóz były bardzo uciążliwe. Mając na uwadze zmniejszenie pracochłonności oraz podwyższenia efektywności zwalczania kornika drukarza i towarzyszących mu innych gatunków, w wielu ośrodkach naukowych podjęto badania nad możliwością wykorzystania w ochronie lasu syntetycznych analogów związków chemicznych wytwarzanych przez owady i drzewa (Kolk 2000).

Związki te, obejmujące regulatory i inhibitory wzrostu i rozwoju, a także środki wewnątrzgatunkowej i międzygatunkowej łączności biologicznej organizmów, nazywane są semiozwiązkami lub chemicznymi informatorami. Należą do nich feromony, kairomony, allomony, hormony i antyfidanty. Z dotychczasowych badań wynika, że największe znaczenie w ochronie lasu mają feromony.

Termin feromony do literatury przedmiotu wprowadzili Karlson i Lüscher (1959) na określenie niewidocznych związków chemicznych służących do porozumiewania się zwierząt. W stosunku do owadów termin ten został po raz pierwszy użyty przez Karlsona i Butenandta w 1959 roku. Termin „feromon” pochodzi z połączenia greckich słów „pherein” – nieść i „hormone” – pobudzać. Feromony to związki chemiczne, które wydziela jeden osobnik w celu wywołania reakcji neurofizjologicznej u innego osobnika tego samego gatunku. Feromony wydzielane przez owady należą do najsilniej działających substancji biologicznie aktywnych. Działają przeważnie w bardzo niskich stężeniach (3×10^{-12} g/m³ substancji) na znaczne odległości. Wpływają na zachowanie i rozwój osobników tego samego gatunku oraz stanowią jeden z głównych elementów systemu informacji wewnątrzgatunkowej.

Feromony, w zależności od typu reakcji, jaki wywołują u osobników tego samego gatunku, można podzielić na cztery grupy. Są to: atraktanty, arestanty, stymulatory i repelenty (Dethier i in. 1960). W ochronie lasu, z tych czterech grup związków mogą być stosowane repelenty – związki odstrasżające, o działaniu przeciwnym w stosunku do atraktantów.

W wyniku licznych badań (Borden, Stokkink 1971) nad wyborem i akceptacją rośliny żywicielskiej przez różne gatunki korników stwierdzono, że sposób atakowania i wykorzystania drzew–gospodarzy przez korniki ma podłoże chemiczne (feromonowe). Skupianie się korników na określonych drzewach regulują dwa wyraźne typy funkcjonalne feromonów: feromony kontaktowe, wytwarzane i uwalniane podczas kontaktu z nowym materiałem drzewnym, oraz feromony ekskrementów, do wytwarzania których jest konieczne, by owad odżywił się tkanką nowego materiału drzewnego. Skupianie się korników zależy głównie od feromonów kontaktowych, podczas gdy uwalnianie feromonów do odchodów sygnalizuje przydatność pokarmową materiału drzewnego (Bakke 1973).

U gatunków monogamicznych osobnikiem atakującym drzewo–gospodarza, w gryzającym otwór wejściowy oraz chodnik macierzysty, jest samica, która wytwarza główny feromon agregacyjny. U gatunków poligamicznych jest to zwykle samiec.

Feromony korników związane są z układem pokarmowym, a nie z aparatem rozrodczym, jak to ma miejsce w przypadku atraktantów płciowych motyli. Materiał o działaniu atraktanta gromadzi się w jelicie tylnym owadów przed lub podczas inicjacji drążenia chodnika (Bakke 1973). U korników, oprócz feromonów skupiających, stwierdzono również istnienie feromonów antyagregacyjnych, powodujących odstrasżanie chrząszczy. Wytwarzanie ich ma na celu sterowanie procesem zasiedlania drzew przez chrząszcze. Na przykład samica *Dendroctonus pseudotsugae* Hopkins wydziela atrakcyjny dla samców seudenol, a samiec po wejściu pod korę, do chodnika, który rozpoczęła drążyć samica, zaczyna produkować MCH (metylo-cyklo-heksan). Jest to feromon o działaniu repelentnym, inaktywujący działanie seudenolu, w wyniku czego zamyka on dostęp do chodnika macierzystego osobnikom tego samego gatunku lub gatunków pokrewnych (Vité, Francke 1976). Syntetyczny preparat MCH jest wykorzystywany do zabezpieczania ściętych drzew iglastych przed niektórymi gatunkami korników.

Ze względu na szkody, jakie korniki wyrządzają w lasach, oraz duże możliwości wykorzystania feromonów do prognozowania i zwalczania tej grupy owadów, w wielu krajach, głównie w USA, RFN, Norwegii i Szwecji, przez wiele lat prowadzono intensywne badania nad identyfikacją i syntezą substancji chemicznych wydzielanych do środowiska przez poszczególne gatunki korników w celu przywabiania lub odstrasżania osobników tego samego gatunku. Do lat siedemdziesiątych

XX wieku wyizolowano, zidentyfikowano oraz zsyntetyzowano związki feromonowe u ponad 20 gatunków korników (Vité 1978).

Najdokładniej zbadane zostały feromony u kornika drukarza. Już w 1970 roku Alf Bakke opublikował obserwacje, na podstawie których stwierdził, że osobniki obydwu płci *Ips typographus* były wabione silniej do pni wcześniej zasiedlonych przez samce, niż do pni niezasiedlonych (Bakke 1970). Analizy prowadzone metodą chromatografii gazowej wykazały u samców kornika drukarza obecność następujących związków chemicznych: metylbutenolu, (a) *cis*-verbenolu, ipsdienolu i ipsenolu (Bakke 1976, Bakke i in. 1977).

Podstawowymi składnikami feromonu agregacyjnego kornika drukarza są dwa związki: *cis*-verbenol oraz 2-metyl-3-buten-2-ol – w skrócie metylbutenol (232-MB) (Kohnle i in. 1988; Byers 2004). Feromony te syntetyzowane są przez chrząszcze z zawartych w roślinie żywicielskiej tzw. prekursorów: myrcenu i α -pinenu. Prócz dwóch podstawowych składników, w zestawie związków wywarzanych przez owady, tzw. bukiecie, znajdują się jeszcze dwie substancje: ipsenol i ipsdienol, które syntetyzowane są z prostych prekursorów octanowych i mewalonowych. *Cis*-verbenol i metylbutenol wywołują dodatnią reakcję u *I. typographus*, polegającą na wabieniu go i agregacji. Zapłodnione samice wytwarzają w niewielkich ilościach ipsenol i ipsdienol. Do pewnego czasu ipsdienol uważany był za składnik feromonu agregacyjnego *I. typographus*, jednak badania wykazały, że nie wywołuje efektu wabiącego, a nawet ogranicza reakcję chrząszczy na *cis*-verbenol i metylbutenol. Ipsdienol jest wydzielany przez samice w końcowej fazie ataku korników na drzewo, kiedy samiec ma już w żerowisku jedną lub więcej samic, w celu ograniczenia konkurencji o zajmowaną przestrzeń (Birgersson i in. 1984; Birgersson, Leufvén 1988). Skład jakościowy feromonów wydzielanych z żerowisk zmienia się w kolejnych fazach ataku korników na drzewo. Jest to spowodowane zarówno zmianami w składzie feromonów wydzielanych przez owady, jak i procesami zachodzącymi w tkankach świerka wraz ze „starzeniem się” żerowisk. W przypadku kornika zrosłozębnego *I. duplicatus* (C.R. Sahlb) ipsdienol wytwarzany przez chrząszcze odgrywa istotną rolę jako allomon, tzn. substancja wywołująca reakcję korzystną dla organizmu emitującego ją, w mechanizmie konkurencji międzygatunkowej z kornikiem drukarzem (Schlyter i in. 1992).

Verbenon, który powoduje ograniczenie działania feromonu wabiącego *I. typographus* (Bakke 1981), nie występuje w jego organizmie (Birgersson i in. 1984). Verbenon powstaje w łyku drzewa, po założeniu żerowisk przez chrząszcze, w wyniku przemian biochemicznych zachodzących z udziałem wyspecjalizowanych bakterii i drożdży (Leufvén i in. 1984, 1988). Z tego względu verbenon, a być może także *trans*-verbenol, pojawia się w składzie sygnału infochemicznego w fazie wypełnienia przestrzeni drzewa przez założone żerowiska, jako dodatkowy bodziec do antyagregacji (Byers 1993).

Badania prowadzone nad działaniem poszczególnych składników feromonu agregacyjnego kornika drukarza: metylbutenolu i *cis*-verbenolu i w połączeniu z verbenonem, ipsenolem i ipsdienolem, wykazały, że obecność ipsenolu obniżała średnią łowność pułapki o 30–40%, verbenonu o 60–80%, a ipsenolu i verbenonu łącznie o około 90% (Kolk i in. 1990).

W Norwegii prowadzono badania biologiczne nad różnymi kombinacjami wymienionych związków feromonowych otrzymywanych na drodze syntezy chemicznej. Na tej podstawie firma norweska Borregaard opracowała pierwszą w Europie metodę produkcji syntetycznych feromonów agregacyjnych kornika drukarza. Wyprodukowany w Norwegii w skali doświadczalnej dwuskładnikowy syntetyczny feromon kornika drukarza Ipslure A i Ipslure B wypróbowany został również w Polsce w latach 1977–1980. W drugiej połowie lat siedemdziesiątych ubiegłego wieku produkcję feromonu agregacyjnego kornika drukarza w skali przemysłowej podjęły duże firmy: Herokan w USA i Celamerck w Niemczech.

W krajach skandynawskich – w Norwegii i Szwecji, w latach 1979–1980 – prowadzono zwalczanie kornika drukarza przy użyciu pułapek feromonowych na bardzo dużą skalę, stosując 1,5 mln pułapek feromonowych (Bakke 1989). Badania prowadzone w Polsce w latach 1977–1980 miały na celu porównanie efektywności feromonów kornika drukarza produkowanych w Norwegii, Niemczech i Stanach Zjednoczonych oraz zastąpienie dotychczasowej metody walki z kornikiem, polegającej głównie na ścinaniu i wykładaniu naturalnych drzew świerkowych, sztucznymi pułapkami feromonowymi. W wyniku tych badań stwierdzono zbliżoną efektywność działania Pheropraxu (RFN) i Heroconu (USA), z tym, że w niektórych próbach Pheroprax okazał się feromonem skuteczniejszym, a efektywność pułapek z syntetycznym feromonem agregacyjnym kornika drukarza była od 2 do 10 razy większa niż pułapek klasycznych (dłużyce). W latach osiemdziesiątych ubiegłego wieku, oprócz Pheropraxu i Heroconu, testowano feromony kornika drukarza produkcji czzechosłowackiej – Etokap SL i Etokap IT. Efektywność tych preparatów była zbliżona do Pheropraxu (Kolk i in. 1990).

W Polsce badania nad opracowaniem oryginalnego feromonu własnej produkcji, który mógłby zastąpić importowany z RFN Pheroprax, rozpoczęto w 1986 roku. Nawiązano kontakt z Instytutem Chemii Fizycznej PAN oraz z Zakładem Doświadczalnym „Chemipan”, którego laboratoria wyposażono w większość aparatury niezbędnej przy tego typu badaniach. Po zapoznaniu się z zastrzeżeniami zawartymi w opisie patentowym norweskiej firmy Borregaard Industries Limited Norge pt. „Środek zwabiający korniki, zwłaszcza korniki świerkowe”, w miejsce podstawowego związku o właściwościach wabiących, którym jest metylbutenol, wytypowano nowe związki oraz opracowano nowe składy mieszanin atraktantów. Po licznych eksperymentach laboratoryjnych i terenowych w 1990 roku wykonano in-

formacyjną serię Ipsodoru – polskiego feromonu do odłowu chrząszczy kornika drukarza (Kolk i in. 1990).

Pierwsze prace dotyczące stosowania repelentów do ochrony drzew i drzewostanów ukazały się na kontynencie amerykańskim. Dotyczyły one trzech gatunków korników: *Dendroctonus ponderosae* Hopkins, *D. pseudotsugae* i *D. rufipennis* Kirby (Borden 1997).

W Europie dotychczas przeprowadzono niewiele badań nad wykorzystaniem repelentów do ochrony drzewostanów świerkowych przed kornikiem drukarzem. Najczęściej testowanym związkiem był verbenon. Doświadczenia z verbenonem i innymi substancjami w większości przypadków były prowadzone z użyciem sztucznych pułapek, w których umieszczano tylko feromon. W efekcie, uzyskiwano zmniejszenie liczby osobników kornika drukarza odłowionych do pułapek z feromonem i repelentem (Bakke 1981, Schlyter i in. 1989, Zhang 2003). Obiecujące wyniki uzyskano także stosując verbenon razem z ipsenolem do ochrony ściętych drzew świerkowych (Bakke 1987).

Wykorzystanie substancji wydzielanych przez drzewa niebędące dla kornika drukarza gatunkami żywicielskimi (*Non-Host Volatiles* – NHV) w charakterze repelentów może również stanowić podstawę stworzenia metody bezpośredniej ochrony świerczyn poprzez zakłócanie procesu wyboru drzew żywicielskich przez korniki (Borden 1997; Schlyter, Birgersson 1999; Zhang 2001). Substancje takie są zawarte w liściach drzew liściastych (*Green Leaf Volatiles* – GLV). W badaniach laboratoryjnych stwierdzono negatywną reakcję *I. typographus* na niektóre substancje z grupy GLV, zawarte w liściach brzozy *Betula pendula* Roth. i *B. pubescens* Ehrh., zwłaszcza na alkohole: 1-hexanol, (Z)-3-hexen-1-ol oraz (E)-2-hexen-1-ol (Zhang i in. 1999b). Niektóre z tych substancji, wywołujące u kornika drukarza podobną reakcję, zawarte są także w liściach osiki *Populus tremula* L. oraz bzu czarnego *Sambucus nigra* L. i bzu koralowego *S. racemosa* L. (Zhang i in. 1999a). Substancje lotne (GLV) wydzielane przez brzozę *B. pendula* zakłócają orientację przestrzenną u kornika drukarza i rytownika pospolitego *Pityogenes chalcographus* (L.) (Byers i in. 1998).

Stosunkowo nową i słabo opracowaną jest metoda „odepchnij i przyciągnij” (ang. *push and pull*), polegająca na wykorzystaniu repelentów do odstraszenia szkodników od zagrożonych drzew, ścian drzewostanów lub składowanego drewna oraz zwabiania ich przy użyciu atraktantów do sztucznych pułapek lub w miejsca, gdzie nie mogą wyrządzić szkody albo mogą być zniszczone. Pierwsze pozytywne wyniki doświadczalnego stosowania tej metody uzyskano w Ameryce w badaniach nad *Dendroctonus ponderosae* (Lindgren, Borden 1993; Borden i in. 2003). Więcej o tej metodzie znaleźć można w rozdziale 9 niniejszego opracowania.



4. Czynniki ograniczające liczebność populacji

4.1. Czynniki abiotyczne

Andrzej Mazur, Jacek B. Michalski

Czynniki abiotyczne, do których zaliczamy temperaturę, opady atmosferyczne (wodę), wiatry i promieniowanie, jak wszystkie elementy środowiska, warunkują funkcjonowanie układów ekologicznych. Gatunki funkcjonują we właściwych dla siebie zakresach czynników, które określane są jako granice tolerancji.

Temperatura otoczenia ma dla kornika drukarza ogromne znaczenie, wpływając na jego aktywność, tempo rozwoju i liczbę generacji (Christiansen, Bakke 1988; Stenseth, Kirkendall 1989; Wermelinger 2004). Uwarunkowania termiczne rozwoju i behawioru kornika drukarza podsumowano w pracy Wermelingera (2004) na podstawie danych obserwacyjnych i doświadczalnych z lat 1990–2002 (Wermelinger, Seifert 1998, 1999; Faccoli 2002). Poniżej zestawiono najważniejsze z nich (tab. 2).

Temperatura zewnętrzna ma więc ogromne znaczenie jako czynnik zarówno ograniczający, jak i stymulujący funkcjonowanie populacji kornika drukarza. Znajomość jej wpływu jest nieodzowna do prawidłowego monitoringu populacji, oceny ryzyka występowania, a także do oceny predyspozycji (oprócz innych czynników) drzew i drzewostanów do zasiedlenia (Baier i in. 2007).

Silna zależność rozwoju kornika od warunków termicznych jest też podstawą symulacji dynamiki populacji korników i innych szkodliwych owadów leśnych oraz do sporządzenia potencjalnych scenariuszy zagrożenia w warunkach przewidywanego ocieplenia klimatu (Jönsson i in. 2007, 2011; Seidl i in. 2008; Hlásny i in. 2011; Öhrn 2012). Podwyższenie średniej temperatury rocznej może skutkować wzrostem liczby generacji w ciągu roku i nasileniem gradacji. W szczególności istotne będą zmiany temperatur w okresie późnego lata, które warunkują okres diapauzy zimowej i skutkować mogą wzrostem liczby generacji do dwóch w południowej Skandynawii i do trzech w niżowych obszarach Europy (Jönsson i in. 2011).

Czynniki świetlne mają znaczenie dla kornika zarówno w odniesieniu do jego biologii, jak i rozmieszczenia w środowisku. Kornik drukarz, podobnie jak inne gatunki korników, jest chruścikiem o aktywności dziennej, rojącym się w godzinach południowych i wczesnych popołudniowych (Wermelinger 2004), przy czym aktywność chruścicy obserwowana jest do godzin popołudniowych, a nawet wieczornych (por. rozdz. 2).

Tabela 2. Czynniki warunkujące zachowanie i rozwój kornika drukarza (za: Zumr 1986; Wermelinger, Seifert 1998; Wermelinger 2004)

Rozwój i behavior <i>Ips typographus</i>	Temperatura
Minimalna temperatura rozwoju preimaginalnego w tym:	6–8,3°C
– minimalna temperatura składania jaj	11,4°C
– minimalna temperatura rozwoju jaj	10,6°C
– minimalna temperatura rozwoju larw	8,2°C
– minimalna temperatura rozwoju poczwerek	9,9°C
– minimalna temperatury latentna dla larw i poczwerek poza żerowiskiem	0°C
– temperatura latentna dla larw i poczwerek pod korą	–25°C
– maksymalna temperatury latentna dla larw i poczwerek poza żerowiskiem	>29°C
Optymalna temperatura składania jaj	28,9°C
Optymalna temperatura rozwoju w tym:	30,4°C
– dla jaj	32,0°C
– dla larw	29,5°C
– dla poczwerek	33,3°C
Graniczna (maksymalna) temperatura rozwoju, w tym:	40,0°C
– tylko dla larw	42,0°C
Minimalna temperatura lotu (rójki)	16,5°C
Optymalna temperatura lotu	22–26°C
Suma temperatur efektywnych	334–365°C
Długość rozwoju przy 20°C (od jaja do chrząszcza)	29 dni
Śmiertelność 50% chrząszczy zimujących w drzewach	<–10°C
Minimalna temperatura przechłodzenia	–20 – –22°C

Wymagania świetlne kornika drukarza można określić jako wysokie, co przekłada się na jego preferencje w zasiedlaniu środkowej części strzały i luk w drzewostanie (por. rozdz. 2). W tym przypadku światło, jako czynnik warunkujący rozmieszczenie, jest ściśle związany z temperaturą. Natomiast znaczenie warunków świetlnych jako czynnika decydującego o rozwoju kornika drukarza zawiera się w fotoperiodyzmie. Zjawisko to badano w połowie lat 80. ubiegłego wieku (Schopf 1985, 1989). Stwierdzono, że pod wpływem krótkiego dnia następuje zahamowanie rozwoju owadów oraz opuszczanie przez nie żerowisk, mimo temperatur sprzyjających rozwojowi. Wraz ze skracaniem się dnia, zwiększa się również odporność chrząszczy na niskie temperatury. Długość dnia świetlnego jest kluczowym czynnikiem wprowadzającym owady w okres zimowania (poniżej 15 godzin) (Košťal i in. 2011). Odporność na niskie temperatury jest wynikiem koncentracji w ciałach owadów cukrów i związków tłuszczowych (Košťal i in. 2007).

Wpływ opadów atmosferycznych na populacje kornika drukarza może być pośredni i bezpośredni. W sposób pośredni opady wpływają na stan fizjologiczny

drzew, co ma zasadnicze znaczenie w procesie wyboru i zasiedlania drzew. W warunkach alpejskich stwierdzono, że w latach 1922–2007 opady w okresie marzec–lipiec zmalały o 22%, średnia temperatura tego samego okresu (ale w latach 1962–2007) wzrosła o 2°C (czyli o 13%), a szkody powodowane przez kornika drukarza były skorelowane najsilniej właśnie ze spadkiem opadów, a nie ze wzrostem temperatury. Skutkowało to przyspieszeniem terminu rójki, ale bez wydłużenia rozwoju drukarza, wcześniejszym pojawem drugiej generacji i efektywnym zakończeniem jej rozwoju (Faccoli 2009). Pojaw trzeciej generacji zależy jednak nie od temperatury, lecz od długości dnia (uznano zatem, że zmiany klimatyczne przełożą się w najbliższych latach na wzrost uszkodzeń drzewostanów i na zmianę fenologii korników).

Opady atmosferyczne w sposób bezpośredni mogą ograniczać aktywność drukarzy, zwłaszcza w okresie opuszczania żerowisk, rójki i poszukiwania drzew żywicielskich. Zwykle w okresach intensywniejszych opadów następuje spadek temperatury i wówczas oba te czynniki w sposób wyraźny mają wpływ na liczebność populacji. Zjawiska takie obserwowano w Tatrach w 1965 (Capecki 1993) oraz w Sudetach w 1968 roku (Capecki 1969). Utrzymująca się w tych latach od połowy lipca do końca lata chłodna i wilgotna pogoda spowodowała ograniczenie rójek generacji siostrzanej i drugiej kornika drukarza, mimo nagromadzenia materiału lęgowego z lat poprzednich w postaci wiatro- i śniegołomów.

Istotny wpływ warunków pogodowych na wybuch gradacji obserwowano w polskich i słowackich Tatrach. Ciepłe i suche okresy letnie w latach 1992–1995 wpłynęły na wzrost liczebności populacji, a niskie temperatury i wysoka wilgotność w latach 1996–1997 spowodowały nagły spadek liczebności populacji i liczby zasiedlanych drzew, bez względu na sposób postępowania w drzewostanach – tradycyjny po stronie słowackiej i brak ingerencji po stronie polskiej ze względu na obszar chroniony (Grodzki i in. 2006a). Niekorzystne dla rozwoju kornika warunki pogodowe sezonu wegetacyjnego też przyczyniły się do załamania gradacji w Beskidzie Śląskim i Żywieckim w 2009 roku (por. rozdz. 11)

Jednym z najważniejszych środowiskowych czynników inicjujących gradację kornika drukarza są huraganowe wiatry, powodujące uszkodzenia drzewostanów na ogromnych powierzchniach (m.in.: Capecki 1989; Michalski 1998b; Wichmann, Ravn 2001; Eriksson i in. 2005; Grodzki i in. 2006b, c; Kunca, Zúbrik 2006; Forster, Meier 2008; Grodzki, Guzik 2009).

Działanie wiatru możemy określić jako pośrednie i bezpośrednie. W sposób pośredni wiatry mogą ograniczać lub wspomagać rozlot i rozprzestrzenianie się (migracje) kornika drukarza.

Dane dotyczące możliwości rozlotu i migracji drukarza nie są jednoznaczne. Chrzążcze ostatniej generacji zimują w odległości do 5 m od drzewa (przy czym

większość danych wskazuje, że w naszych warunkach chrząszcze zimują pod korą tych drzew, na których się rozwijały (Onysko, Starzyk 2011), natomiast w Skandynawii jako miejsce zimowania preferowana jest ściółka.

Chrząszcze aktywnie latają na odległość około 500 m (Wermelinger 2004), reakcja na feromony obserwowana była do 750 m (Skuhrový 2002), natomiast odległość rozlotu modyfikowana wiatrem może osiągać nawet 8 km. Przy prędkości wiatru powyżej 1 m/s korniki lecą z wiatrem, natomiast, gdy jego prędkość jest mniejsza, mogą latać pod wiatr, reagując na feromon. Intensywność lotu zależy od temperatury powietrza, a o podjęciu lotu decyduje zawartość tłuszczów w ciele owadów (Botterweg 1982).

4.2. Czynniki biotyczne

4.2.1. Organizmy entomopatogeniczne

Stanisław Bałazy

Śpośród poznanych dotychczas patogenów kornika drukarza *Ips typographus* (L.) grupę najliczniejszą stanowią grzyby określane mianem strzępczaków (Hyphomycetes). Do niedawna grupa ta była wydzielona jako rząd w randze taksonomicznej klasy tzw. grzybów niedoskonałych (Deuteromycetes lub Fungi Imperfecti), które w swym cyklu rozwojowym wytwarzały tylko wegetatywne formy zarodnikowania konidialnego zwane anamorfami, nie poprzedzone płciowym procesem koniugacji strzępek czy gametangiów. Obecnie wiadomo, że większość spośród nich zdolna jest w określonych warunkach wytwarzać również formy zarodnikowania płciowe (teleomorfy), odpowiadające entomopatogenicznym workowcom, głównie z rzędów Hypocreales czy Clavicipitales (White i in. 2003, Hibbett i in. 2007). Na kornikach najczęściej spotykane są gatunki charakteryzujące się szerokim – na ogół – spektrumem zarażanych gospodarzy, czyli polifagiczne. W Polsce jako patogeny kornika drukarza opisane były dotychczas następujące gatunki: *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill., *B. brongniartii* (Sacc.) Petch, *B. caledonica* Bissett & Widden, *Hirsutella cf. entomophila* Pat., *Isaria farinosa* (Holm.: Gray) Fr., *Lecanicillium muscardarium* (Petch) Zare & W. Gams, *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin oraz rzadko notowany na larwach i poczwarkach różnych korników – w tym także drukarza – *Simplicillium lanoso-niveum* (v. Beyma) W. Gams. Niemal zupełnie brak jest doniesień o patogeniczności grzybów owadomorkowych (Entomophthorales) względem korników. Okazyjnie, w laboratoryjnych hodowlach różnych chrząszczy kambiofagicznych, którym towarzyszyły zazwyczaj bardzo licznie obfite wylęgi muchówek z rodziny Sciaridae, następowało masowe obumieranie osobników wsku-

tek infekcji polifagicznym owadomorkiem *Conidiobolus coronatus* (Costantin) Batko (Bałazy 2012). Patogen ten rozwijał się niekiedy również w pojedynczych chrząszczach, ale nie spotkano przypadków zakażenia kornika drukarza. Inny patogen, rozwijający się w komórkach nabłonkowych jelita dorosłych chrząszczy, jest szeroko rozprzestrzenionym pasożytem we wszystkich europejskich i azjatyckich areałach występowania kornika drukarza. W momencie odkrycia został on zaliczony do pierwotniaków pod nazwą *Haplosporidium typographi* (Weiser 1954), aktualnie pod rodzajową nazwą *Chytridiopsis* znajduje się w królestwie grzybów (Mycota).

W Polsce – a według danych z piśmiennictwa również w całej Europie i Azji – najbardziej rozpowszechniony jest pierwszy z wymienionych wyżej gatunków, tj. *B. bassiana*, natomiast w drzewostanach bawarskich oraz w alpejskich lasach Austrii, na niektórych stanowiskach spotykana była w żerowiskach korników świerka niemal równie obficie *B. caledonica*, jak i *B. bassiana* (fot. 14). Ze względu na duże podobieństwo mikromorfologii szczepów *B. brongniartii* i *B. caledonica* przeprowadzono próby zakażenia pędraków chrabąszcza majowego *Melolontha melolontha* (L.) i guniaka czerwczyka *Amphimallon solstitiale* (L.) bawarskimi szczepami *B. caledonica* i *B. bassiana*, które we wszystkich próbach dały wyniki negatywne. Pojedyncze okazy z grzybnią *B. caledonica* zebrano również na kornikach w świerczynach sudeckich oraz karpackich. Laboratoryjne próby infekcji zarówno larw, jak i dorosłych chrząszczy korników, przy zastosowaniu szczepów *B. bassiana* dawały niezmiennie bardzo zachęcające rezultaty. Również w zamkniętych hodowlach śmiertelność kornika drukarza oraz innych korników była zazwyczaj wysoka. Jednakże w warunkach naturalnych mykozy larw i poczwerek zdarzały się rzadko i ulegały im tylko pojedyncze osobniki, częstsze natomiast były zakażenia imagines w komorach godowych lub w chodnikach macierzystych. W populacjach naturalnych śmiertelność korników z powodu mykoz rzadko i tylko nieznacznie przekraczała 3% (Bałazy 1966, 1968; Bałazy i in. 1967). Wyższy był wskaźnik śmiertelności korników w czasie wylotu młodego pokolenia chrząszczy oraz ich żeru dojrzewającego, zwłaszcza w populacjach zimujących w tej fazie rozwoju.



Fot. 14. Imagines kornika drukarza przerośnięte grzybem *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. (S.B.)

Podobnie jak w laboratoryjnych próbach infekcji larw korników grzybem *B. bassiana*, również *Isaria farinosa*, *Lecanicillium muscarium* (Petch) Zare et W. Gams oraz izolowany często z owadów glebowych gatunek *Isaria fumosorosea* Wize powodowały 100% śmiertelność zakażanych larw w ciągu 4–7 dni po inokulacji, bez względu na zróżnicowanie koncentracji zarodników w zawiesinach infekcyjnych. Mało efektywne były natomiast opryski całych kłód zasiedlonych przez korniki. Przy koncentracji zarodników rzędu 3×10^6 /ml i starannym oprysku kłód uzyskiwano wprawdzie zwiększenie ilości mykoz imagines do nieco ponad 3%, jednakże nie miało ono uchwytne wpływu na śmiertelność młodego pokolenia korników. Bardziej znaczący wzrost śmiertelności uzyskano na kłodach przykrytych folią przez 2 tygodnie po zabiegu, jednakże pomimo śmiertelności chrząszczy aktywnych na powierzchni kory do około 20%, wylęgi imagines pozostawały na normalnym poziomie. Ze względu na zbyt dużą czasochłonność tych zabiegów oraz wysokie koszty przeprowadzono tylko niewielką ilość tego rodzaju prób.

Krótkoterminowe badania stanu lokalnych populacji kornika drukarza autor wykonywał wielokrotnie w ciągu ostatnich 30 lat zarówno w drzewostanach krajowych, jak i w lasach południowej Bawarii, oraz – wspólnie z profesorami R. Wegensterinerem i C. Tkaczukiem – w Austrii, stwierdzając stan populacji, szkodliwość i udział czynników mogących wpływać na ograniczanie szkód na zbliżonym poziomie. Zaskoczeniem było jednak stwierdzenie przed kilkoma laty bardzo wysokiego (17%) udziału chrząszczy z mykozami, spowodowanymi przez *B. bassiana* w populacji kornika drukarza zimującej na kilku obumarłych drzewach w około dwuhektarowej „kępie” drzewostanu świerkowego, wewnątrz większego kompleksu liściastych lasów mieszanych Nadleśnictwa Kościan k. Rąbinia (Leśnictwo Turew). Z zebranych tam materiałów uzyskano szczepy około 10 gatunków entomopatogennych strzępczaków, w tym czterech dotychczas autorowi nieznanymi, a wśród nich jedyny dotychczas w kraju okaz *Hirsutella cf. entomophila* wyrastający na korniku drukarzu. Poprzez bezpośredni kontakt z grzybnią na tym okazie uzyskano efektywne zakażenie tym gatunkiem około 10 osobników drukarza oraz podobnej liczby cetyńców *Tomicus piniperda* (L.) i rytowników *Pityogenes chalcographus*. Grzybnia *Hirsutella cf. entomophila* dobrze rozwijała się na pożywkach, nie wykazując jednakże patogeniczności względem korników. Występowanie tego gatunku grzyba na opisanym wyżej stanowisku zostało potwierdzone uzyskaniem go także później w hodowli laboratoryjnej na dwóch chrząszczach *Dryocoetes villosus* (Fabr.) zebranych z kory dębu.

Wymieniane wyżej grzyby entomopatogeniczne nie wyczerpują jednakże całego zestawu patogenów kornika drukarza, gdyż z krajowych drzewostanów wykazywane były – i są nadal znajdowane – mniej lub bardziej pospolite gatunki pierwotniaków: *Gregarina typographi* (Fuchs 1915), *Nosema typographi* (Weiser 1954)

oraz przynajmniej 5 gatunków nicieni (Rühm 1956): *Parasitorhabditis obtusa* (Fuchs), *Contortylenchus diplogaster* (v. Linstow), *Polymorphotylenchus typographi* (Fuchs) oraz – wśród chodników drobnych gatunków towarzyszących drukarzowi – *Contortylenchus laricis* (Fuchs) i *Sulphuretylenchus sulphureus* (Fuchs). Nicieńie te rozwijają się endogenicznie w jamie ciała lub koncentrując się w obrębie określonych organów wewnętrznych, które uszkadzają lub całkowicie pochłaniają.

W opracowaniach dotyczących patologii owadów – czy bezkręgowców w ogóle – dużo uwagi poświęca się różnym formom symbiozy oraz pasożytnictwa, gdyż współistnienie dwóch lub większej liczby organizmów może w bardzo istotnym stopniu modyfikować oddziaływania pomiędzy nimi i zachowania każdego z nich. Parazytoidy larw kornika drukarza należące do błonkówek są na ogół egzo-pasożytami, wysysającymi pokarm w miejscach nakłucia larwy. W przypadku *Rhopalophorus clavicornis* (Wesm.), którego larwa pasożytuje wewnątrz dorosłych chrząszczy, samica składa jajeczko do wnętrza jamy ciała. Błona otaczająca zarodek, nazywana trofoserozą, po wylęgu larwy pasożyta rozpada się na poszczególne komórki, które pochłaniają substancje tłuszczowe gospodarza, powiększając wielokrotnie swoją objętość i stanowiąc zasób pokarmu dla larwy. Nie sprawdzono dotychczas czy podobny proces ma miejsce u pokrewnych gatunków z rodzaju *Cosmophorus*. Tego rodzaju zjawiska uzasadniają traktowanie parazytoidów w kategoriach patologii owadów.

4.2.2. Parazytoidy

Jacek Hilszczański

Jedną z dominujących grup wrogów naturalnych kornika drukarza są parazytoidy. Larwy tych wolno żyjących owadów, w zależności od przystosowań poszczególnych gatunków, żyją kosztem różnych stadiów rozwojowych kornika (Askew, Shaw 1986).

W Polsce badania nad tą grupą zapoczątkowali Mokrzecki (1922, 1933), Sitowski (1930), a także Nunberg (1930). Karpiński (1935a, b) był pierwszym, który zajmował się czynnikami ograniczającymi kornika drukarza, w tym parazytoidami, w lesie naturalnym. W okresie powojennym duży wkład do wiedzy na temat parazytoidów kornika, zwłaszcza w zakresie składu gatunkowego zgrupowań parazytoidów i ich biologii, wniosły obszerne prace Bałazego i Michalskiego (1960, 1962, 1964), a także: Bałazego (1966), Okołowa (1982), Capeckiego (1976, 1978), Grodzkiego (1997c, 2009a), Hilszczańskiego i in. (2007). Za granicą problematyką stawonogów, także parazytoidów, występujących w żerowiskach zajmowali się m.in.: Saalas (1917), Sachtleben (1952), Nuorteva (1957), Hedqvist (1963, 1998), Klausntzer i Förster (1974), Öunap (1986), Weslien (1992c), Feicht (2004). Krytyczny prze-

gląd gatunków oraz wiedzy na temat biologii i ekologii parazytoidów związanych z gospodarczo ważnymi kornikami, w tym z kornikiem drukarzem, przedstawili Kenis i in. (2004).

Grupy taksonomiczne, funkcjonalne i ekologiczne

Parazytoidy kornika drukarza zdominowane są przez przedstawicieli błonkoskrzydłych, należących przede wszystkim do dwu nadrodzin wchodzących w skład Apocrita (Parasitica), a mianowicie Ichneumonoidea i Chalcidoidea.



Fot. 15. *Coeloides bostrychorum* Gir. – imago (J.H.)



Fot. 16. *Roptrocerus brevicornis* Thoms. – imago (J.H.)

Chalcidoidea związane z kornikiem wywodzą się z dwóch rodzin Eurytomiidae i Pteromalidae, natomiast Ichneumonoidea reprezentowane są prawie wyłącznie przez męszelkowate Braconidae.

Najczęściej spotykane taksony, wywodzące się z rodzin należących do Chalcidoidea to: *Roptrocerus* spp., *Dinotiscus* spp., *Rhopalicus* spp., *Heydenia pretiosa* Forster, *Tomicobia seitneri* (Ruschka), *Eurytoma* spp. Najliczniejszymi podrodzinami Braconidae związanymi z kornikami, w tym kornikiem drukarzem, są kolejno: Doryctinae, Braconinae i Euphorinae. Najczęściej spotykani reprezentanci tej rodziny to szeroko rozprzestrzenione, związane z kornikiem gatunki z rodzajów: *Dendrosoter*, *Doryctes*, *Spathius*, *Coeloides* (fot. 15), *Cosmophorus* i *Rhopalophorus* (fot. 16, tab. 3).

Wśród parazytoidów korników wyróżnić można kilka grup funkcjonalnych: parazytoidy jaj, parazytoidy porażające jaja i opuszczające larwy, parazytoidy larw oraz parazytoidy postaci dojrzałych. Pierwsze dwie grupy nie mają żadnego znaczenia, jako parazytoidy kornika drukarza, natomiast parazytoidy larw i postaci dojrzałych tworzą liczną grupę wrogów naturalnych (tab. 3).

Tabela. 3. Owadzie parazytoidy występujące w żerowiskach kornika drukarza: L – larwa, I – imago, PL – parazytoid larw, PI – parazytoid imagines, ID – idiobiont, KO – koinobiont

Lp.	Gatunki	Stadium wyst. w żerowisku	Charakter trofizmu	Grupa troficzna
1	2	3	4	5
	Hymenoptera Braconidae			
1.	<i>Bracon stabilis</i> Wesm.	L	PL	ID
2.	<i>Bracon obscurator</i> Nees	L	PL	ID
3.	<i>Bracon palpebrator</i> Ratz.	L	PL	ID
4.	<i>Coeloides bostrychorum</i> Gir.	L	PL	ID
5.	<i>Coeloides sordidator</i> Ratz.	L	PL	ID
6.	<i>Coeloides foersteri</i> Haes.	L	PL	ID
7.	<i>Coeloides unguularis</i> Thom.	L	PL	ID
8.	<i>Coeloides abdominalis</i> (Zett.)	L	PL	ID
9.	<i>Coeloides scolyticida</i> Wesm.	L	PL	ID
10.	<i>Cosmophorus klugii</i> Ratz.	IL	PI	KO
11.	<i>Cosmophorus regius</i> Niez.	IL	PI	KO
12.	<i>Dendrosoter middendorffi</i> Ratz.	L	PL	ID
13.	<i>Dendrosoter protuberans</i> Nees	L	PL	ID
14.	<i>Dendrosoter flaviventris</i> Forst.	L	PL	ID
15.	<i>Dendrosoter hartigi</i> (Ratz.)	L	PL	ID
16.	<i>Doryctes leucogaster</i> Nees	L	PL	ID
17.	<i>Doryctes mutillator</i> Thunb.	L	PL	ID
18.	<i>Ecphylus silesiacus</i> Ratz.	L	PL	ID
19.	<i>Ecphylus hylesini</i> (Ratz.)	L	PL	ID
20.	<i>Lysitermus pallidus</i> Forst.	L	PL	ID
21.	<i>Ichneutes reunitor</i> Nees.	L	PL	?KO
22.	<i>Lestricus secalis</i> L.	L	PL	KO
23.	<i>Rilipertus facialis</i> (Thom.)	L	PL	KO
24.	<i>Ontsira antica</i> (Woll.)	L	PL	ID
25.	<i>Rhopalophorus clavicornis</i> (Wesm.)	L	PI	KO
26.	<i>Spathius exarator</i> L.	L	PL	ID
27.	<i>Spathius brevicaudis</i> Ratz.	L	PL	ID
28.	Ichneumonidae <i>Neurateles papyraceus</i> Ratz.	L	?PL	?KO
29.	Eurytomidae <i>Eurytoma arctica</i> Thoms.	L	PL	KO
30.	<i>Eurytoma ischioxanthos</i> Ratz.	L	PL	KO
31.	<i>Eurytoma morio</i> Boh.	L	PL	KO
32.	Pteromalidae <i>Roptrocerus mirus</i> (Walker)	L	PL	ID
33.	<i>Roptrocerus xylophagorm</i> (Ratz.)	L	PL	ID

cd. tab. 3

1	2	3	4	5
34.	<i>Chieropachys quadrum</i> (Ratz.)	L	PL	ID
35.	<i>Rhopalicus tutela</i> Ratz.	L	PL	ID
36.	<i>Rhopalicus quadratus</i> (Ratz.)	L	PL	ID
37.	<i>Dinotiscus capitatus</i> (Forst.)	L	PL	ID
38.	<i>Dinotiscus eupterus</i> (Walk.)	L	PL	ID
39.	<i>Heydenia pretiosa</i> Forst.	L	PL	ID
40.	<i>Tomicobia seitneri</i> (Ruschka)	L	PI	KO
41.	<i>Mesopolobus typographi</i> (Ruschka)	L	PL	ID
42.	<i>Metacolus azureus</i> (Ratz.)	L	PL	ID
43.	<i>Metacolus unifasciatus</i> Forst.	L	PL	ID

Parazytoidy larw należą z reguły do tzw. idiobiontów, czyli gatunków najczęściej żyjących na zewnątrz żywiciela, synowigenicznych, związanych bardziej z określonym środowiskiem, niż z konkretnym gatunkiem kornika. Natomiast parazytoidy porażające postacie dojrzałe kornika to tzw. koinobionty, silnie związane z pojedynczym żywicielem lub kilkoma pokrewnymi gatunkami żywicieli poprzez przystosowania do rozwoju w jego wnętrzu (Hilszczański 1996). Owady te należą do gatunków tzw. proowigenicznych, tzn. takich, których samice po opuszczeniu kokonu posiadają wykształcony pełny zestaw jaj.

Ekologia

Odnajdywanie żywiciela

Badania ekologii parazytoidów kornika drukarza wskazują, że w trakcie wyszukiwania żywiciela wykorzystują one różne sygnały o charakterze zapachowym, wzrokowym i termicznym. Parazytoidy dzięki bodźcom wzrokowym oraz chemicznym, zwłaszcza zapachom związanym z monoterpenami, w pierwszej kolejności wyszukują porażone drzewa i najczęściej proces ten przebiega z dalszych odległości (Wermelinger 2004). Drzewo zasiedlone przez kornika wydziela z czasem mniej monoterpenów nieutlenionych, a więcej utlenionych i benzenoidów, co prawdopodobnie świadczy o atrakcyjności drzewa, a właściwie rozwijających się na nim larw kornika, dla parazytoidów (Pettersson, Boland 2003). Nawet niezasiedlone wałki świerkowe, po potraktowaniu ich mieszaniną substancji opartych na utlenionych monoterpenach, były atrakcyjne dla *Coeloides bostrychorum* Giraud (Pettersson i in. 2001). Podobnie syntetyczne substancje wabiące oparte na utlenionych monoterpenach, aplikowane na wałki świerkowe, prowokowały reakcje samic *Rhopalicus tutela* Ratz., *Roptrocercus mirus* (Walker) i *R. xylophagorum* (Ratz.) (Pettersson 2001b). Późniejsze badania wskazywały, że substancje wabiące na krótki dystans,

atrakcyjne np. dla *R. tutela*, pochodzą raczej z reakcji zachodzącej pomiędzy mikroorganizmami, w tym grzybami i tkankami drzewa, niż bezpośrednio od larw żywiciela (Pettersson 2001a). Drugorzędne znaczenie w wabieniu parazytoidów mają dźwięki oraz ciepło powstające w trakcie aktywności ruchowej i reakcji metabolicznych larw żywiciela, chociaż Ryan i Rudinsky (1962) sugerowali odmienne relacje. Wątpliwości te rozwiali Mills i in. (1991), którzy – eksperymentując z kilkoma gatunkami parazytoidów, tj. z *C. bostrychorum*, *Dendrosoter middendorffi* Ratz. i *R. tutela*, wykazali znaczenie jedynie bodźców zapachowych w zjawisku wabienia parazytoidów. Wydaje się, że lotne substancje wydzielane przez zasiedlone drzewo lub larwy żywiciela są najważniejszym czynnikiem wabiącym parazytoidy, zarówno jeśli chodzi o wabienie z dużych odległości, jak i wabienie na krótki dystans, w którym chodzi o bezpośrednie odnalezienie konkretnego żywiciela (Mills i in. 1991).

W przypadku parazytoidów porażających postacie doskonałe kornika drukarza powszechne jest wykorzystywanie feromonów do odnajdywania żywiciela, co ma miejsce w przypadku *T. seitneri* (Mills, Schlup 1989) oraz *Rhopalophorus clavicornis* (Wesmael), jak sugeruje Faccoli (2001). Feromony agregacyjne nie odgrywają żadnej roli w odnajdywaniu drogi do żywiciela przez parazytoidy larw kornika drukarza.

Przystosowania i wymagania środowiskowe

Parazytoidy kornika drukarza tworzą dwie grupy ekologiczne. Pierwsza grupa poraża żywicieli poprzez docieranie bezpośrednio do ofiary, czyli penetrowanie żerowisk, to np. *Roptrocerus* sp. i *Eurytoma* sp. (Sullivan i in. 1999). Druga, liczniejsza grupa to parazytoidy porażające poprzez korę np. *Dinotiscus* spp., *Rhopalicus* spp., *Coeloides* spp., *Dendrosoter* spp. W przypadku tych parazytoidów grubość kory jest czynnikiem ograniczającym skuteczne porażenie żywiciela (Kruger, Mills 1990).

Parazytoidy larw kornika drukarza są ściślej związane z określonym środowiskiem, czyli zasiedlonym drzewem, niż z samym kornikiem. Na przykład *R. tutela*, *Roptrocerus* sp. czy *D. middendorffi* związane są z drzewami iglastymi, na których porażają cały szereg gatunków żywicieli. Od tej reguły są jednak wyjątki, np. *C. bostrychorum*, *Dinotiscus eupterus* (Walker), *T. seitneri* i *R. clavicornis* – parazytoidy związane ze świerkiem, podążają za kornikiem, kiedy zmienia on podstawowe drzewo żywicielskie, np. na sosnę (Turčani, Čapek 2000).

Mechanizm mono- i polifagii wśród parazytoidów kornika wynika z wielu czynników. Może być związany z przystosowaniami do penetrowania określonych środowisk, warunkowanym np. długością pokładełka, lub wynikać z preferencji co do porażania żywicieli o określonych rozmiarach ciała. Ważnym czynnikiem wpływającym na spektrum porażanych żywicieli może być także fenologia i wynikający

z niej związek występowania postaci dojrzałych parazytoidów z odpowiednimi do porażenia stadiami kornika. Korelacja występowania parazytoidów i ich żywicieli powoduje, że parazytoidy kornika opuszczają żerowiska później niż żywiciel, nawet do 1 miesiąca (Wermelinger i in. 2012). Potwierdzają to badania zasiedlonych przez kornika drukarza wałków świerkowych, na których największe porażenie korników przez parazytoidy zaobserwowano po 8 tygodniach od zasiedlenia wałków (Weslien 1992c).

Badania nad wymaganiami środowiskowymi parazytoidów kornika drukarza i ich zdolnościami dyspersyjnymi oraz behawiorem nie należą do łatwych, dlatego były prowadzone o wiele częściej w warunkach laboratoryjnych niż w terenie. Ciekawą próbę znaczenia parazytoidów podjęto w Belgii, gdzie do tkanek drzewa wstrzykiwano chlorek rubidu. Substancja ta po przejściu do ciał larw kornika, a następnie ciał parazytoidów była – dzięki zastosowaniu spektrometrów – wykrywana w ciałach postaci dojrzałych *R. tutela* (Hougardy i in. 2003).

Podobnie jak wiele innych grup owadów (np. korniki), także parazytoidy charakteryzują się preferencjami co do określonych czynników ekologicznych, np. pozycji drzewa (leżące – stojące), strefy drzewa (strzała – korona) czy nasłonecznienia. Stwierdzono, że wysokie pniaki świerkowe są chętniej niż pniaki niskie wybierane przez parazytoidy, takie jak *R. tutela* i *D. middendorffi* (Hedgren 2007). Generalnie, parazytoidy preferują górne partie strzał zasiedlonych drzew, gdzie kora jest cieńsza i ma bardziej gładką powierzchnię (Lawson i in. 1996). Silną preferencję do zasiedlonych przez kornika górnych stref świerków stojących zaobserwowano także w trakcie badań nad zimującymi stadiami rozwojowymi parazytoidów związanych z kornikiem drukarzem (Hilszczański i in. 2010). Niektóre gatunki, np. *Bracon obscurator* Nees, preferują powierzchnie otwarte, nasłonecznione, a inne, co wykazano w przypadku parazytoidea *Cosmophorus regius* Niezabitowski porażającego chrząszcze kornika, są zdecydowanie związane z miejscami zacienionymi. Populacje *C. regius* w większym stopniu reagowały na warunki mikrośrodowiskowe niż na obecność żywiciela (Hilszczański i in. 2005). Można założyć, że w przypadku wielu gatunków parazytoidów zabiegi ochroniarskie, a także działania wpływające na warunki świetlne, strukturę drzewostanu czy szeroko rozumianą bioróżnorodność, mają silny wpływ na warunki ich rozwoju, a co za tym idzie – na siłę ich oddziaływania na populacje kornika.

Wpływ na populacje kornika drukarza

Ocena skuteczności parazytoidów w ograniczaniu populacji kornika drukarza należała zawsze do istotnych problemów badawczych. Procent porażenia populacji kornika jest często traktowany jako wyznacznik znaczenia poszczególnych taksonów, i tak np. duże znaczenie przypisuje się *C. bostrychorum*, który porażał

60–95% larw korników w górnych partiach strzał drzew zasiedlonych (Bałazy, Michalski 1962) (fot. 17). W Tatrach Sitowski (1930) stwierdził porażenie 50% larw kornika przez tego parazytoidea. Także *R. xylophagorum* zaliczany jest do najważniejszych parazytoidów kornika drukarza, o czym pisali Bałazy i Michalski (1962), przypisując mu około 50% udział wśród związanych z kornikiem drukarzem gatunków. W Austrii ważnym gatunkiem okazała się także *T. seitneri* porażająca tam 40–70% samic kornika w chodnikach macierzystych (Seitner 1924). Pteromalidae niszczyły łącznie 2,5-krotnie więcej larw korników w drugim roku po zasiedleniu niż muchówki z rodziny Dolichopodidae. Obie rodziny w ciągu 2 lat zniszczyły razem od 18 do 46% korników (Wermelinger 2002).



Fot. 17. *Coeloides bostrychorum* Gir. – kokony w miejscu kolebek poczwarkowych kornika drukarza (J.H.)

Ograniczanie populacji kornika przez parazytoidy poniżej progu szkodliwości akceptowalnego ekonomicznie często jest jednak poddawane w wątpliwość (Faccoli 2001). Bardzo szybko zorientowano się, że efektywność parazytoidów jest zmienna i zależy od wielu czynników, takich jak warunki pogodowe i środowiskowe, faza gradacji kornika, charakter żeru uzupełniającego oraz konkurencja wewnętrz- i międzygatunkowa. Na przykład niskie temperatury mogą wywierać zgubny wpływ na zimujące stadia parazytoidów, a tym samym na ich efektywność. Faccoli (2002) wykazał, że w Alpach w okresie zimowania śmiertelność populacji *C. bostrychorum* wynosi aż 48,5%, a w przypadku *R. xylophagorum* – 47,5%.

Według Lawsona i in. (1997) niedocenianym zjawiskiem ograniczającym liczebność populacji jest konkurencja pomiędzy larwami kornika. Według tego autora jest ona tak duża, że utrudnia ocenę skuteczności parazytoidów. W doświadczeniu porównawczym, polegającym m.in. na wyłączeniu wpływu parazytoidów i drapieżników na larwy kornika, zaobserwowano niewielkie oddziaływanie wrogów naturalnych (17–18% śmiertelność) i to tylko w pierwszym roku. W latach następnych konkurencja między larwami kornika była najważniejszym czynnikiem powodującym śmiertelność.

Ważnym czynnikiem wpływającym na siłę oddziaływania parazytoidów jest dostępność źródeł żeru uzupełniającego, tj. kwiatów i spadzi. W badaniach, prowadzonych w – wydawałoby się ubogich – monokulturach świerkowych, Hougardy

i Grégoire (2000) stwierdzili, że było tam pod dostatkiem kwiatów, a zwłaszcza spadzi, którymi synowigeniczne parazytoidy mogą się pożywiać. Korzystny wpływ żeru uzupełniającego parazytoidów potwierdzono na przykładzie postaci dojrzałych *C. bostrychorum*, które żyły znacznie dłużej w warunkach dostępu do różnorodnych kwiatów, rosnących w drzewostanach świerkowych (Hougardy, Grégoire 2000). W Ameryce Północnej testowano z sukcesem możliwości dokarmiania parazytoidów, poprzez dostarczanie specjalnie przygotowanego pokarmu bezpośrednio na drzewa porażone przez kornika (Vanlaerhoven i in. 2005).

Niektóre z gatunków parazytoidów związanych z kornikiem drukarzem mogą być zaliczane także do hyperparazytoidów lub nawet kleptoparazytoidów, np. *Eurytoma* spp. (Sitowski 1930, Hedqvist 1963). Niewątpliwie występowanie hyperparazytoidów ma znaczenie w układzie 'kornik – jego wrogowie naturalni', ograniczając wpływ parazytoidów na korniki (Nuorteva 1957).

W większości przypadków kornikowi drukarzowi towarzyszy na tym samym drzewie kilka lub więcej gatunków parazytoidów. Często biologiczne różnice pomiędzy parazytoidami – np. *R. tutela* i *C. bostrychorum*, obejmujące m.in. różny okres dojrzewania, powodują, że gatunki te mogą współwystępować na jednym drzewie bez widocznej konkurencji (Hougardy, Grégoire 2004). Podobne zjawisko zaobserwowano w przypadku *R. tutela* i *R. xylophagorum* (Bałazy, Michalski 1962); ten ostatni gatunek może być jednakże kleptoparazytoidem, co znacznie zwiększa jego skuteczność w wyszukiwaniu żywiciela i współzawodnictwie z *R. tutela* (Hougardy 2003).

W zróżnicowanych ekosystemach naturalnych bądź zbliżonych do naturalnych parazytoidom, jako regulatorom liczebności kornika drukarza, przypisuje się znaczenie większe niż w zubożałych monokulturach świerkowych, zwłaszcza w lasach gospodarczych (Karpiński 1935). W zubożałych monokulturach skład gatunkowy zgrupowań parazytoidów jest często ograniczony (Grodzki 1997c). Jednakże w badaniach nad wpływem parazytoidów na populacje kornika drukarza prowadzonych w „Lesie Bawarskim” nie stwierdzono istotnych różnic oddziaływania parazytoidów w lasach naturalnych i lasach gospodarczych (Feicht 2004, 2006). Podobne wyniki uzyskano w lasach Puszczy Białowieskiej, gdzie porównywano jakościowy i ilościowy skład parazytoidów i drapieżników związanych z kornikiem w rezerwacie ścisłym i w lasach gospodarczych (Hilszczański i in. 2007). Przystosowania parazytoidów do zróżnicowanych warunków środowiskowych są najprawdopodobniej bardziej plastyczne, niż sądzimy, ukształtowane w toku ewolucji, w zmiennych warunkach, pod wpływem różnorodnych zaburzeń, często tak drastycznych, jak pożary i powodzie. Zmiana w środowisku, polegająca na usunięciu drzew zasiedlonych przez kornika, może spowodować straty w populacjach parazytoidów, ale są one szybko rekompensowane dzięki ogromnej witalności tych owadów.

4.2.3. Drapieżne bezkręgowce

Andrzej Mazur, Jacek B. Michalski

Pod względem ekologicznym, żerowiska kornika drukarza – podobnie jak innych kambio- i ksylofagów – stwarzają specyficzne warunki bytowania i rozwoju dla szeregu bezkręgowców powiązanych w różnym stopniu i wielorakimi zależnościami ekologicznymi ze środowiskiem podkorowym (subkortykalnym). Spotykamy wśród nich całe szeregi sukcesyjne organizmów związanych z etapem zasiedlania drzew przez korniki, rozwojem ich żerowisk, a następnie z etapem wygryzania się dojrzałych owadów z miejsc wylęgu. Żerowiska opuszczone przez „gospodarza” w istocie nie pozostają puste i pełnią funkcje miejsc bytowania dla bezkręgowców, grzybów i innych organizmów. Tym samym odgrywają dużą rolę ekologiczną w zachowaniu mozaikowości środowiska. Utrzymywanie się tego typu nisz ekologicznych możliwe jest w warunkach ekosystemów niezakłóconych gospodarką leśną i stanowi przedmiot zainteresowania ekologii w zakresie funkcjonowania ekosystemów leśnych oraz strategii ochrony przyrody i różnorodności biologicznej. Dla ochrony lasu punktem zainteresowania są organizmy antagonistyczne w stosunku do kornika drukarza podczas całego rozwoju, mogące ograniczyć liczebność jego populacji w stopniu istotnym dla ochrony drzewostanów.

Piśmiennictwo dotyczące zagadnień występowania gatunków antagonistycznych (drapieżców, parazytoidów) powiązanych z kornikami jest obszerne. Stosunkowo dużo informacji posiadamy o kompleksie gatunków związanych z żerowiskami kornika drukarza. Listy gatunków, zestawiane zwykle przez specjalistów–taksonomów, wyczerpują zagadnienia inwentaryzacji gatunków z poszczególnych taksonów i unaczynają bogactwo gatunkowe zespołów kształtujących się w tych warunkach (np. Zumr 1986; Kaczmarek, Michalski 1994; Mazur 1995; Mazur i in. 1996; Michalski 1998b, 2007; Michalski, Mazur 1999; Kenis i in. 2004; Gwiazdowicz 2008; Skorupski i in. 2012). Rzadsze są natomiast prace wyjaśniające rolę poszczególnych gatunków czy grup ekologicznych (Mills 1985), a tylko nieliczne przedstawiają kształtowanie się zespołów gatunków w żerowiskach drukarza, z podaniem etapów sukcesji i frekwencji poszczególnych gatunków zgrupowań (Weslien 1992c; Kaczmarek, Michalski 1995; Wermelinger 2002; Tykarski 2006).

W niniejszym podrozdziale omówiono organizmy drapieżne związane z kornikiem drukarzem według grup systematycznych, scharakteryzowano ich rolę ekologiczną oraz możliwości wykorzystania naturalnych zależności między tymi gatunkami w ochronie lasu, a także zestawiono omawiane gatunki w układzie tabelarycznym (tab. 4).

Tabela 4. Zestawienie drapieżnych gatunków owadów stwierdzonych w żerowiskach kornika druzkarza na terenie Polski wraz z uwagami o trofizmie i wierności w stosunku do środowiska podkorowego.

Klasy wierności:

- F₃ – gatunki wyłączne (charakterystyczne), należące do fauny nadrzewnej i subkorytkalnej (podkorowej), nie spotykane w innych środowiskach,
- F₂ – gatunki wybierające, tj. występujące zwykle na drzewach, ale również w innych środowiskach,
- F₁ – gatunki towarzyszące, tj. występujące zarówno na drzewach, jak i w innych środowiskach (bez wyraźnej preferencji w stosunku do biotopu),
- F₀ – gatunki obce, charakterystyczne dla innych środowisk, przypadkowo wchodzące w skład fauny nadrzewnej i subkorytkalnej.

Trofizm:

- e – euzoofagi, h – hemizoofagi, p – parazoofagi, m – mycetofagi, f – fitofag, s – schizofag, pas – pasożyt,
- ? – dane niepewne lub nieznanne

Rząd i rodzina	Gatunki w układzie alfabetycznym	Klasa wierności	Trofizm
1	2	3	4
RHAPHIDIDES	<i>Rhaphidia ophiopsis</i> L.	F ₃	e
COLEOPTERA: Carabidae ³	<i>Dromius agilis</i> (Fabr.)	F ₃	e
	<i>Dromius angustatus</i> Brull.	F ₃	e
	<i>Dromius fenestratus</i> (F.)	F ₃	e
	<i>Dromius quadrimaculatus</i> L.	F ₃	e
	<i>Nothiophilus biguttatus</i> (Fabr.)	F ₀	e
	<i>Nothiophilus rufipes</i> (Curt.)	F ₃	e
	<i>Trechus latus</i> (Putz.)	F ₃	e
	<i>Trechus pulchellus</i> (Putz.)	F ₃	e
	<i>Trechus striatulus</i> (Putz.)	F ₃	e
Cerylonidae	<i>Tachyta nana</i> Gyll.	F ₃	e
	<i>Cerylon ferrugineum</i> (Steph.)	F ₂	m
	<i>Cerylon impressum</i> Er.	F ₃	m
Cisidae	<i>Cis bidentatus</i> (Ol.)	F ₂	m
Clambidae	<i>Calyptomerus alpestris</i> L.	F ₂	m
Cleridae	<i>Thanasimus formicarius</i> (L.)	F ₃	e
	<i>Thanasimus femoralis</i> (Zett.)	F ₃	e
Cryptophagidae	<i>Atomaria alpina</i> Heer	F ₂	m
	<i>Atomaria apicalis</i> Er.	F ₀	m
	<i>Atomaria atrata</i> Reitt.	F ₁	m
	<i>Atomaria lewisi</i> Reitt.	F ₀	m
	<i>Cryptophagus cylindrus</i> (Kiesw.)	F ₂	m, s

³ Nazwy taksonomiczne i układ systematyczny chrząszczy przyjęto za: Borowiec L. 2012. *Iconographia Coleopterorum Poloniae*, www.colpolon.uni.wroc.pl

1	2	3	4
Cryptophagidae	<i>Cryptophagus dentatus</i> (Hrbst.)	F ₁	m, s
	<i>Cryptophagus montanus</i> (Brisout)	F ₁	m, s
	<i>Cryptophagus scanicus</i> (L.)	F ₁	m, s
Curculionidae	<i>Crypturgus cinereus</i> (Hrbst.)	F ₃	f
	<i>Crypturgus hispidulus</i> Thoms.	F ₃	f
	<i>Crypturgus pusillus</i> (Gyll.)	F ₃	f
Histeridae	<i>Paromalus parallelepipedus</i> (Hrbst.)	F ₃	e
	<i>Plegaderus discisus</i> Er.	F ₃	e
	<i>Plegaderus saucius</i> Er.	F ₃	e
	<i>Plegaderus vulneratus</i> (Panz.)	F ₃	e
Hydrophilidae	<i>Megasternum concinuum</i> (Marsh.)	F ₁	f, s
Latriidiidae	<i>Aridius nodifer</i> (Westw.)	F ₁	m
	<i>Cartodere angustata</i> (Steph.)	F ₁	m
	<i>Corticaria lambiana</i> (Sharp)	F ₂	? m
	<i>Corticaria longicollis</i> (Zett.)	F ₂	m
	<i>Corticaria longicornis</i> Hrbst.	F ₃	m
	<i>Enicmus fungicola</i> (Thoms.)	F ₂	m
	<i>Enicmus rugosus</i> (Hrbst.)	F ₂	m
	<i>Lathridius minutus</i> (L.)	F ₂	m
Leiodidae	<i>Agathidium bescidicum</i>	F ₁	m
	<i>Agathidium confusum</i> Bris.	F ₁	m
	<i>Agathidium nigripenne</i> (F.)	F ₁	m
	<i>Agathidium pizarum</i> (Bris.)	F ₁	m
	<i>Agathidium rotundatum</i> (Gyll.)	F ₁	m
	<i>Leiodes brandisi</i> (Holdh.)	F ₁	m
Lycidae	<i>Platycis minutus</i> (F.)	F ₁	h
Monotomidae	<i>Monotoma longicollis</i> (Gyll.)	F ₂	p
	<i>Monotoma picipes</i> (Hrbst.)	F ₀	s
	<i>Rhizophagus bipustulatus</i> (F.)	F ₃	e
	<i>Rhizophagus cribratus</i> (Gyll.)	F ₂	e
	<i>Rhizophagus depressus</i> (Fabr.)	F ₃	e
	<i>Rhizophagus dispar</i> (Payk.)	F ₂	e
	<i>Rhizophagus ferrugineus</i> (Payk.)	F ₃	e
	<i>Rhizophagus nitidulus</i> (F.)	F ₂	e
Nitidulidae	<i>Epurea angustula</i> (Sturm)	F ₃	h
	<i>Epurea binotata</i> Reitt.	F ₃	h
	<i>Epurea boreella</i> (Zett.)	F ₃	h
	<i>Epurea deubeli</i> Reitt.	F ₃	h?
	<i>Epurea leviuscula</i> (Gyll.)	F ₃	h
	<i>Epurea murseuli</i> Reitt.	F ₃	h

cd. tab. 4

1	2	3	4
Nitidulidae	<i>Epurea muehli</i> Reitt.	F ₃	h
	<i>Epurea pygmaea</i> (Gyll.)	F ₃	h
	<i>Epurea rufomarginata</i> (Steph.)	F ₂	h
	<i>Epurea terminalis</i> (Mann.)	F ₂	h
	<i>Epurea thoracica</i> (Tourn.)	F ₃	h
	<i>Glischrochilus quadripunctatus</i> (L.)	F ₃	e
	<i>Ipidia quadrimaculata</i> (Quens.)	F ₂	h
	<i>Pityophagus ferrugineus</i> (L.)	F ₃	h
Omaliidae	<i>Omalius fontisbellaquaei</i> Fourcr.	F ₁	?
Pythidae	<i>Pytho depressus</i> (L.)	F ₂	e
Salpingidae	<i>Salpingus ruficollis</i> (L.)	F ₂	p
Silvanidae	<i>Silvanus unidentatus</i> (Ol.)	F ₂	p
	<i>Uleiota planata</i> (L.)	F ₂	p
Sphindidae	<i>Aspidiophorus orbiculatus</i> (Gyll.)	F ₂	m
Staphylinidae	<i>Acrulia inflata</i> (Gyll.)	F ₃	h
	<i>Aleochara bipistulata</i> (L.)	F ₀	e
	<i>Aleochara sparsa</i> (Heer)	F ₁	e
	<i>Anotylus rugosus</i> (Fabr.)	F ₀	p
	<i>Anthophagus omalinus</i> (Zett.)	F ₀	p
	<i>Atheta aeneipennis</i> Thoms. = <i>A. picipennis</i> (Mann.)	F ₀	h
	<i>Atheta amicula</i> (Steph.)	F ₀	h
	<i>Atheta benickiella</i> Brund.	F ₀	h
	<i>Atheta clientula</i> (Er.)	F ₀	h
	<i>Atheta excellens</i> (Kr.)	F ₀	h
	<i>Atheta fungi</i> (Grav.)	F ₀	h
	<i>Atheta hansseni</i> Strand	F ₀	h
	<i>Atheta harwoodi</i> Williams	F ₀	h
	<i>Atheta</i> (= <i>Enalodroma</i>) <i>hepatica</i> (Er.)	F ₁	h
	<i>Atheta ischnocera</i> Thoms.	F ₀	h
	<i>Atheta laevana</i> (Muls. et Rey)	F ₁	h
	<i>Atheta longicornis</i> (Grav.)	F ₀	h
	<i>Atheta monticola</i> (Thoms.)	F ₀	h
	<i>Atheta myrmecobia</i> (Kr.)	F ₁	h
	<i>Atheta palustris</i> (Kiesw.)	F ₀	h
	<i>Atheta aeneicollis</i> (Sharp) = <i>A. petryi</i> (Heer)	F ₁	h
	<i>Atheta picipes</i> (Thoms.) = <i>A. excavata</i> (Gyll.)	F ₂	h
	<i>Atheta pilicornis</i> (Thoms.)	F ₀	h
	<i>Atheta procera</i> (Kr.)	F ₀	h
	<i>Atheta puberula</i> (Sharp)	F ₀	h
	<i>Atheta sodalis</i> (Er.)	F ₀	h

1	2	3	4
<i>Staphylinidae</i>	<i>Atheta spatula</i> (Fauv.)	F ₀	h
	<i>Atheta tibialis</i> (Heer)	F ₀	h
	<i>Atheta trinotata</i> (Kr.)	F ₁	h
	<i>Biploporus bicolor</i> (Denny)	F ₂	h
	<i>Bisnius fimetarius</i> (Grav.)	F ₁	e
	<i>Bisnius sordidus</i> (Grav.)	F ₁	e
	<i>Bolitochara obliqua</i> Er.	F ₂	h
	<i>Coryphium angusticolle</i> (Steph.)	F ₂	e
	<i>Dadobia immersa</i> (Er.)	F ₂	h
	<i>Dexiogyia corticina</i> (Er.)	F ₂	h
	<i>Dinaraea arcana</i> (Er.)	F ₂	h
	<i>Eusphalerum longipenne</i> (Er.)	F ₀	p
	<i>Eusphalerum rectangulum</i> (Fauv.)	F ₀	p
	<i>Gabrius expectatus</i> Smet.	F ₂	e
	<i>Gabrius splendidulus</i> (Grav.)	F ₃	e
	<i>Hapalaraea floralis</i> (Payk.)	F ₀	p
	<i>Halaparaea linearis</i> (Zett.)	F ₂	p
	<i>Leptusa eximia</i> (Kr.)	F ₀	h
	<i>Leptusa fuliginosa</i> (Aúbe)	F ₂	h
	<i>Leptusa fumida</i> (Er.)	F ₃	h
	<i>Leptusa pulchella</i> (Mann.)	F ₃	h
	<i>Liogluta microptera</i> (Thoms.)	F ₀	h
	<i>Megarthus depressus</i> (Payk.)	F ₁	p
	<i>Mniusa incrassata</i> (Muls. et Rey)	F ₀	h
	<i>Nudobius lentus</i> (Grav.)	F ₃	e
	<i>Omalium rugatum</i> (Muls. et Rey)	F ₁	p
	<i>Oxypoda alternans</i> (Grav.)	F ₀	p
	<i>Oxypoda skalitzky</i> (Bernh.)	F ₀	p
	<i>Oxypoda umbrata</i> (Gyll.)	F ₀	p
	<i>Philonthus quisquiliarius</i> (Gyll.)	F ₀	e
	<i>Phloeodroma concolor</i> (Kr.)	F ₃	h
	<i>Phloeonomus lapponicus</i> (Zett.)	F ₃	h
	<i>Phloeonomus minimus</i> (Er.)	F ₃	h
	<i>Phloeonomus planus</i> (Payk.)	F ₃	h
	<i>Phloeonomus pusillus</i> (Grav.)	F ₃	h
	<i>Phloeonomus punctipennis</i> Thoms.	F ₃	h
	<i>Phloeopora corticalis</i> (Grav.)	F ₃	h
	<i>Phloeopora testacea</i> (Mann.)	F ₃	h
	<i>Phyllodrepoidea crenata</i> (Grav.)	F ₃	h
	<i>Placusa depressa</i> Maeklin	F ₃	h

cd. tab. 4

1	2	3	4
Staphylinidae	<i>Placusa incopleta</i> Sjöberg	F ₃	h
	<i>Placusa pumilio</i> (Grav.)	F ₃	h
	<i>Placusa tachyporoides</i> (Waltl)	F ₃	h
	<i>Plectophloeus zoufali</i> Mach.	F ₁	?
	<i>Proteinus brachypterus</i> (F.)	F ₁	h
	<i>Quedius cincticollis</i> (Kr.)	F ₀	e
	<i>Quedius lucidulus</i> (Er.)	F ₀	e
	<i>Quedius mesomelinus</i> (Marsh.)	F ₂	e
	<i>Quedius molochinus</i> (Grav.)	F ₁	e
	<i>Quedius ochropterus</i> Er.	F ₂	e
	<i>Quedius paradisianus</i> (Heer)	F ₀	e
	<i>Quedius plagiatus</i> Mann.	F ₃	e
	<i>Quedius punctatellus</i> (Heer)	F ₀	e
	<i>Siagonium quadricorne</i> Kirby et Spencer	F ₂	e
	<i>Stennus flavipalpis</i> Thoms.	F ₀	e
	<i>Stenus fossulatus</i> Er.	F ₀	e
	<i>Stenus fuscicornis</i> Er.	F ₀	e
	<i>Stenus junco</i> (Payk.)	F ₀	e
	<i>Synthomium aeneum</i> (Müll.)	F ₁	h
	<i>Tachinus laticollis</i> (Grav.)	F ₀	h
	<i>Tachinus pallipes</i> (Grav.)	F ₀	h
	<i>Tachinus rufipes</i> (L.)	F ₀	h
	<i>Thinotus morion</i> (Grav.)	F ₀	p
<i>Xantholinus glabratus</i> (Grav.)	F ₂	e	
<i>Xylodromus depressus</i> (Grav.)	F ₀	p	
Trogossitidae	<i>Nemozoma elongatum</i> (L.)	F ₃	e
	<i>Tenebroides mauritanicus</i> (L.)	F ₁	f
Tenebrionidae	<i>Corticeus linearis</i> (Fabr.)	F ₃	h
	<i>Corticeus fraxini</i> (Kugel.)	F ₃	h
	<i>Corticeus unicolor</i> Pill.	F ₂	h
Zopheridae	<i>Bitoma crenata</i> (Fabr.)	F ₂	h
	<i>Lasconotus jelskii</i> (Wank.)	F ₃	h
DIPTERA, Lonchaeidae	<i>Lonchaea chorea</i> F.	F ₂	p?
	<i>Lonchaea collini</i> Hack.	F ₂	p?
	<i>Lonchaea laticornis</i> Mg.	F ₂	p?
	<i>Lonchaea limatula</i> Coll.	F ₂	p?
	<i>Lonchaea parvicornis</i> Mg.	F ₂	p?
	<i>Lonchaea seitneri</i> Hed.	F ₂	p?
	<i>Lonchaea tarsata</i> Fll.	F ₂	p?
Palloppteridae	<i>Taxoneura</i> (= <i>Pallopptera</i>) <i>usta</i> Meig	F ₂	p?

1	2	3	4
Dolichopodidae	<i>Medetera bilineata</i> Frey.	F ₂	e?
	<i>Medetera dichrocera</i> Kowarz	F ₂	e?
	<i>Medetera fasciata</i> Frey.	F ₂	e?
	<i>Medetera signaticornis</i> Lw.	F ₂	e?
HETEROPTERA, Anthocoridae	<i>Piezosternus cursitans</i> Fall.	F ₂	e
ACARI ⁴ , MESOSTIGMATA			
Celaenopsidae	<i>Celaenopsis badius</i> C. L. Koch	F ₂	e
	<i>Pleuronectocelaeno austriaca</i> Vitzl.	F ₂	e
Sejidae	<i>Sejus hinangensis</i> Hirschm. et. Kaczm.	F ₂	e
	<i>Sejus togatus</i> C. L. Koch	F ₃	e
Parasitidae	<i>Gamasodes spiniger</i> (Träg.)	F ₂	e
	<i>Eugamasus magnus</i> (Kramer)	F ₂	e
	<i>Holoparasitus calcaratus</i> (C. L. Koch)	F ₃	e
	<i>Paragamasus misellus</i> (Berlese)	F ₃	e
	<i>Pergamasus mediocris</i> Berlese	F ₁	e
	<i>Porrhostaspis lunulata</i> Müller	F ₁	e
	<i>Vulgarogamasus kraepelini</i> (Berlese)	F ₁	e
Ascidae	<i>Arctoseius cetratus</i> (Selln.)	F ₂	e
	<i>Gamasellodes bicolor</i> (Berlese)	F ₁	e
	<i>Lasioseius ometes</i> (Oudm.)	F ₂	e
	<i>Proctolaelaps fiseri</i> (Samš.)	F ₂	e
	<i>Proctolaelaps pini</i> (Hirschm.)	F ₂	e
	<i>Proctolaelaps rotunda</i> (Hirschm.)	F ₂	e
Veigaiaiiidae	<i>Veigaia nemorensis</i> (C. L. Koch)	F ₂	e
Digamasellidae	<i>Dendrolaelaps apophyseus</i> Hirschm.	F ₂	e
	<i>Dendrolaelaps armatus</i> Hirschm.	F ₂	e
	<i>Dendrolaelaps comatus</i> Hirschm.	F ₂	e
	<i>Dendrolaelaps disetosimilis</i> Hirschm.	F ₂	e
	<i>Dendrolaelaps hexaspinosus</i> Hirschm.	F ₂	e
	<i>Dendrolaelaps latus</i> Hirschm.	F ₃	e
	<i>Dendrolaelaps longifallax</i> Hirschm.	F ₃	e
	<i>Dendrolaelaps nostricornutus</i> Hirschm. et Wiśn.	F ₂	e
	<i>Dendrolaelaps punctatus</i> Hirschm.	F ₂	e
	<i>Dendrolaelaps quadrisetosimilis</i> Hirschm.	F ₂	e
	<i>Dendrolaelaps quadrisetus</i> (Berlese)	F ₃	e
	<i>Dendrolaelaps tetraspinosus</i> Hirschm.	F ₂	e
	<i>Dendrolaelaps trapezoides</i> Hirschm.	F ₂	e

⁴ Nazwy gatunkowe i układ systematyczny roztoczy przyjęto za opracowaniem Skorupskiego i in. (2012).

cd. tab. 4

1	2	3	4
Eviphididae	<i>Iphidosoma fimetarium</i> (Müll.)	F ₂	e
Ameroseiidae	<i>Ameroseius longitrichus</i> Hirschm.	F ₂	e
Laelapidae	<i>Hypoaspis aculeifer</i> (Canestr.)	F ₃	e
Microgyniidae	<i>Microgynium rectangulatum</i> Träg.	F ₃	e
Phytoseiidae	<i>Amblyseius obtusus</i> (C. L. Koch)	F ₂	e
	<i>Anthoseius richteri</i> (Karg)	F ₂	e
	<i>Anthoseius verrucosus</i> Wainst.	F ₂	e
	<i>Typhlodromus richteri</i> Karg	F ₂	e
Polyaspidae	<i>Polyaspis patavinus</i> Berlese	F ₃	e
Trachytidae	<i>Trachytes aegrota</i> (C. L. Koch)	F ₃	e
Trematuridae	<i>Trichouropoda bipilis</i> (Vitzt.)	F ₂	e
	<i>Trichouropoda dalarnaensis</i> Hirschm. et Zirngiebl-Nicol	F ₂	e
	<i>Trichouropoda elegans</i> (Kramer)	F ₂	e
	<i>Trichouropoda galica</i> Wiśn. et Hirschm.	F ₂	e
	<i>Trichouropoda longiovalis</i> Hirschm. et Zirngiebl-Nicol	F ₂	e
	<i>Trichouropoda obscura</i> (C. L. Koch)	F ₂	e
	<i>Trichouropoda ovalis</i> (C. L. Koch)	F ₂	e
	<i>Trichouropoda polytricha</i> (Vitzt.)	F ₂	e
	<i>Trichouropoda structura</i> Hirschm. et Zirngiebl-Nicol	F ₂	e
<i>Trichouropoda vitzthumilongiseta</i> Hirschm. et Wiśn.	F ₂	e	
Urodynychidae	<i>Uroobovella ipidis</i> (Vitzt.)	F ₂	e
	<i>Uroobovella vinicolora</i> (Vitzt.)	F ₂	e
Veigaiaidae	<i>Veigaia cerva</i> (Kramer)	F ₃	e
	<i>Veigaia nemorensis</i> (C. L. Koch)	F ₂	e
Zerconidae	<i>Zercon curiosus</i> Träg.	F ₃	?
ACTINEDIDA	<i>Iponemus gaebleri</i> (Schaarschmidt)	F ₃	e
Tarsonemidae	<i>Tarsonemus ips</i> Lindquist	F ₂	e
ACARIDIDA,	<i>Schwiebea nova</i> (Oudm.)	F ₂	m, s
Acarididae	<i>Michaelopus corticalis</i> (Michael)	F ₁	m, s
Metrioppiidae	<i>Ceratoppia bipilis</i> (Hermann)	F ₁	m
Oribatulidae	<i>Paraleius leontynychus</i> Berlese	F ₁	s
	<i>Phauloppia lucorum</i> (C. L. Koch)	F ₁	s
NEMATODA	<i>Parasitylenchus dispar</i> Fuchs	F ₂	pas
	<i>Contortylenchus diplogaster</i> (V. Listow) Rühm	F ₂	pas
	<i>Polymorphotylenchus typographi</i> (Fuchs) Rühm	F ₂	pas
	<i>Parasitorhabditis obtusa</i> (Fuchs) Rühm	F ₂	pas

Podkorowe organizmy drapieżne, ze względu na specjalizację i tolerancję pokarmową wyrażoną udziałem pokarmu mięsnego, można podzielić na trzy zasadnicze grupy. Są to euzoofagi, czyli organizmy ściśle drapieżne, odżywiające się wyłącznie pokarmem zwierzęcym. Druga kategoria obejmuje organizmy fakultatywnie i okresowo pobierające pokarm z tkanek zwierzęcych – czyli hemizoofagi. Trzecią grupą są parazoofagi, odżywiające się zwykle pokarmem organicznym, ale niezwierzęcym, i tylko incydentalnie pobierające pokarm zwierzęcy (Szujecki 1978; Mazur, Perliński 1995).

Obserwowano wielokrotnie, że w całym bogactwie bezkręgowców bytujących pod korą część gatunków jest specyficznych, związanych ze środowiskiem sposobem rozwoju i specjalizacją pokarmową. Natomiast niektóre gatunki spotykane są pod korą okresowo lub zupełnie przypadkowo. W celu określenia zależności korników i owadów drapieżnych zastosowano skalę klas wierności (Szujecki 1983), dostosowaną do specyfiki środowiska podkorowego (Mazur, Perliński 1995).

Chrząszcze (Coleoptera)

Jest to grupa owadów bardzo różnorodna, nie tylko w środowisku podkorowym, ale w ogóle w ekosystemach lądowych. Typowe chrząszcze drapieżne zaliczane do podrzędu Adephaga (m.in. pływakowate, biegaczowate) nie występują licznie pod korą drzew. Tylko gatunki z niewielu rodzajów wyspecjalizowały się do życia na powierzchni kory, po której sprawnie biegają po gałęziach, nawet wysoko w koronach drzew. Należy do nich rodzaj *Dromius* sp., obejmujący w naszej faunie kilka gatunków drobnych chrząszczy, z których najczęściej spotykanym jest *D. quadrimaculatus* (L.), stwierdzony w chodnikach wielu gatunków korników (Michalski, Mazur 1999). Także bardzo małym gatunkiem chrząszcza z tej rodziny, spotykanym powszechnie w środowisku subkorytkalnym, jest *Tachyta nana* (Gyll.). Inne gatunki biegaczowatych stwierdzane w żerowiskach korników trafiają tam przypadkowo w czasie poszukiwania pokarmu lub miejsc zimowania i nie są związane rozwojem ze środowiskiem podkorowym.

Gnilikowate (Histeridae), zaliczane do podrzędu chrząszczy wielożernych (Polyphaga), są drapieżnikami. Wiele gatunków i rodzajów tych chrząszczy spotyka się w chodnikach ksylofagów, a niektóre wykazują daleko idące przystosowania morfologiczne do podkorowego trybu życia (skrajne spłaszczenie ciała, przybieranie kształtu cylindrycznego i drobnych rozmiarów ciała) (Mazur 1981).

W chodnikach kornika drukarza wykazywane były gatunki z rodzajów *Plegaderus* sp., *Paromalus* sp. i *Platysoma* sp.

Kusakowate (Staphylinidae), stanowiące najliczniejszą gatunkowo rodzinę chrząszczy w środowisku podkorowym, reprezentowane są zarówno przez formy wysoko wyspecjalizowane, jak i zupełnie przypadkowe (Mazur 1995; Smoleński



Fot. 18. Drapieżny kusak *Nudobius lentus* (Grav.) (J.H.)

2002). Kusakowate w większości są zoofagami. Formy o większych rozmiarach ciała, jak np. *Nudobius lentus* (Grav.) (fot. 18) i *Quedius plagiatus* Mann. są chrząszczami drapieżnymi (euzoofagami). Również ich larwy są drapieżne i przechodzą rozwój w chodnikach kambiofagów. Wymienione kusaki mogą efektywnie redukować liczebność m.in. kornika drukarza (np. Karpiński 1935). Duża ruchliwość kusakowatych jest też powodem, że na

przykład drapieżniki epigeiczne (tzn. bytujące na powierzchni gleby), w poszukiwaniu pokarmu penetrują środowisko podkorowe, zwłaszcza na drzewach leżących, mających kontakt z podłożem. Tym też można tłumaczyć duży udział gatunków przypadkowych w żerowiskach drukarza (Mazur 1995; Tykarski 2006). Jednak większość kusakowatych to chrząszcze drobne, a niektóre wręcz bardzo małe i odżywiające się w sposób para- i hemizoofagiczny. Od niedawna, zgodnie z najnowszymi poglądami taksonomicznymi, do kusakowatych zaliczane są też chrząszcze marnikowate (Pselaphinae), o bardzo małych rozmiarach ciała – będące parazoofagami i występujące w różnych typach środowiska podkorowego, oraz chrząszcze z podrodziny Scaphidiinae. Obie te podrodziny, a zwłaszcza Scaphidiinae, zaliczane są do chrząszczy grzybożernych (Löbl 1970; Borowski 2006).

Do efektywnych drapieżników należą chrząszcze z rodziny przekraskowatych (Cleridae), a wśród nich najbardziej znany w praktyce leśnej przekrask mróweczka *Thanasimus formicarius* (L.) (fot. 19). Jest on podręcznikowym przykładem gatunku drapieżnego w stadium zarówno owada dorosłego, jak i larwy, który skutecznie poluje na korniki i inne owady przechodzące rozwój pod korą drzew (Gauß 1954; Mazur 1975; Szujecki 1995). Jest też jednym z niewielu gatunków drapieżnych chrząszczy, któremu w ostatnich latach poświęcono dużo uwagi badawczej. *Thanasimus formicarius* jest biologicznie przystosowany do drapieżnego trybu życia. Chrząszcze o wydłużonym ciele i stosunkowo długich bieżnych odnóżach, sprawnie biegając po powierzchni kory drzew stojących i leżących, polują na korniki, kózki i smoliki. Samice składają około 60–120 jaj pod korę drzew, a charakterystyczne różowawe larwy (fot. 20) polują na larwy kambio- i ksylofagów przechodzących rozwój pod korą, głównie gatunków iglastych. Fenologia przekraska jest dostosowana do pojawu gatunków korników i kózek, nie tylko wiosennych, ale

również pojawiających się później (Schroeder, Weslien 1995; Schroeder 1999). Młode chrząszcze przepoczwarczają się w kolebkach pod korą drzew już na jesieni – przed zimowaniem. Na wiosnę opuszczają one kolebki i zaczynają polować na owady nalatujące na materiał lęgowy. W warunkach skandynawskich stwierdzono, że rozwój larwalny większej części populacji trwa dwa lata, a tylko u 6% larw stwierdzono przepoczwarczenie jesienią w roku złożenia jaj (Schroeder 1999)⁵. Jest to informacja ważna z punktu widzenia dostosowania metod ochrony drzewostanów do potrzeb zachowania fauny pożytecznej (drapieżnej i pasożytniczej) i zapewnienia warunków jej rozwoju.

W warunkach laboratoryjnych stwierdzono, że chrząszcze przekraska zjadają w ciągu około 2–4 miesięcy swego życia 60–130 drukarzy (Weslien, Regnander 1992), a larwy mogą zredukować potomstwo drukarza o 60% (Schroeder 2003). W warunkach gradacji stwierdzono ponadto zależność pomiędzy gęstością żerowisk kornika drukarza na jednostce powierzchni a liczbą larw i chrząszczy przekraska, tj. obserwowano wyższą liczebność populacji przekraska, a wzrost zagęszczenia larw tego gatunku w żerowiskach powodował wzrost śmiertelności drukarzy. Świadczy to o dużej roli drapieżnictwa larw przekraska w ograniczaniu liczebności populacji kornika (Weslien 1994). Badano też mechanizm powszechnie znanej reakcji drapieżników – w tym przypadku przekraska, na feromony wydzie-



Fot. 19. Przekrask mróweczka *Thanasimus formicarius* (L.) (J.H.)



Fot. 20. Drapieżna larwa *Thanasimus formicarius* (L.) (W.J.)

⁵ W warunkach klimatycznych Polski rozwój ten następuje szybciej, a stadium zimującym są larwy pod korą drzew. Przepoczwarczenie odbywa się wiosną. Prawdopodobnie następuje też nakładanie się generacji lub przedłużanie okresu rozwoju, gdyż w ciągu roku spotyka się larwy w różnych stadiach (Burakowski i in. 1986).

lane przez kornika drukarza i substancje zapachowe drzewa. Drapieżnik posiada receptory węchowe, zdolne reagować na feromony wielu korników, co wskazuje, że jest on w stanie wykryć i rozróżnić poszczególne gatunki (Hansen 1983; Tømmerås 1985). W północnej części kraju oraz na obszarach górskich, oprócz przekraska mróweczki, występuje drugi podobny gatunek – przekrasek rudonogi *Thanasimus femoralis* (Zett.) (Mazur 1975; Burakowski i in. 1986). Jak wykazano w badaniach porównawczych obu gatunków (Schroeder 2003), różną się one fenologią lotu. Przekrasek mróweczka rozpoczyna swoją aktywność równocześnie z lotem cetyńca większego i polesiaka obramowanego, natomiast przekrasek rudonogi – nieco później, w okresie lotu kornika drukarza.

Drapieżny tryb życia w chodnikach kambiofagów i ksylofagów prowadzą także gatunki z kilku innych rodzin. Do takich drapieżców należą chrząszcze z rodzaju *Rhizophagus* Hrbst. (dawniej klasyfikowane do rodziny Rhizophagidae – obumierkowate, obecnie do Monotomidae), o wydłużonym i nieco spłaszczonym kształcie ciała. Ich larwy i postacie doskonale spotykane są pod korą drzew w chodnikach wielu gatunków korników i innych owadów podkorowych (Nunberg 1967; Michalski 1998b; Michalski, Mazur 1999), przy czym poszczególne gatunki obumierków nie są ściśle wyspecjalizowane, ani w stosunku do gatunku gospodarza, ani też w stosunku do rodzaju pokarmu, i mogą przebywać pod korą różnych gatunków drzew. Oprócz drapieżnictwa w stosunku do jaj, larw, poczwerek i postaci doskonałych korników, larwy i chrząszcze obumierków mogą odżywiać się wyciekającym sokiem drzewnym, pleśniami i zarodnikami grzybów (hub). Niektóre gatunki przebywają okresowo nawet w środowisku glebowym. Wysoko wyspecjalizowanym drapieżnikiem bielojada olbrzymiego *Dendroctonus micans* (Kugel.) jest *Rh. grandis* (Gyll.). Chrząszcze tego obumierka bardzo silnie reagują na feromony i monoterpyny izolowane z chodników larwalnych bielojada, co jest wykorzystywane w monitoringu i zwalczaniu bielojada m.in. na Wyspach Brytyjskich (Fielding i in. 1991; Wainhouse i in. 1991; Grégoire i in. 1992; Couillien, Grégoire 1994). Obserwacje prowadzone na terenie Polski wskazują, że w przypadku krajowych gatunków obumierków okres ich pojawu i reakcja na feromony także są skorelowane z biologią korników. Dotyczy to zwłaszcza *Rhizophagus depressus* (Fabr.), który reaguje pozytywnie na Linoprax i osiąga kulminację liczebności w okresie rójki drwalnika, oraz *Rh. nitidulus* (Fabr.) i *Rh. cribratus* (Gyll.), reagujących w taki sam sposób na Chalco-prax i rójkę rytownika pospolitego (Kubisz 1992).

Z rodziny łyszczynkowatych (Nitidulidae) z żerowiskami korników i środowiskiem podkorowym związane są chrząszcze z rodzaju *Epurea* Er., których w kraju występuje blisko 30 gatunków (Nunberg 1976). Zarówno larwy, jak i chrząszcze żyją pod korą, ale spotykane są także przy wyciekającym i fermentującym soku drzew. Niektóre gatunki występują również na grzybach, zwłaszcza hubach (*E. distincta*

Grimm.), kwiatach, a także w gniazdach trzmieli i norach ziemnych ssaków (*E. depressa* Ill.). W chodnikach korników żyją ponadto inne drapieżne gatunki z rodziny – *Ipidia quadrimaculata* (Quens.) i *Pityophagus ferrugineus* (L.).

Ciekawym zjawiskiem jest niszczenie jaj korników przez skryciki (rodzaj *Crypturgus* sp.), należące do tej samej rodziny – Scolytinae. Są to bardzo drobne chrząszcze, o wielkości ciała od 0,9 mm do 1,5 mm, które do założenia własnych chodników macierzystych wykorzystują już wygryzione chodniki innych korników, kózek, bogatków i smolików, niszcząc w tym momencie jaja i najmłodsze larwy „gospodarzy” (Karpiński, Strawiński 1948; Okołów 1963; Bałazy 1966; Michalski 1967; Nunberg 1981; Michalski, Mazur 1999). Obserwowano również niszczenie jaj kornika drukarza przez rytownika pospolitego (Bałazy 1966).



Fot. 21. Drapieżny chrząszcz *Corticeus fraxini* (Kugel.) (J.H.)

Muchówki (Diptera)

Środowisko podkorowe jest miejscem bytowania i rozwoju wielu grup i gatunków muchówek. Najliczniejsze wśród nich są formy schizofagiczne (żywiące się martwymi szczątkami roślin i zwierząt), fitofagiczne i mycetofagiczne, a tylko nieliczne prowadzą drapieżny tryb życia. Do typowych zoofagów należą gatunki z rodzajów *Lonchaea* sp., z obfitującej w gatunki rodziny Lonchaeidae, oraz gatunki z rodzaju *Medetera* sp., z rodziny Dolichopodidae. Muchówki z rodzin Cecidomyiidae, Sciaridae, Anthomyidae, Phoridae, a także innych, jak Xylophagidae, Larvaevoridae, Odyiniidae oraz Statiomyidae i Muscidae, występują licznie w środowisku podkorowym jako saprofagi. Skład gatunkowy muchówek w żerowiskach korników i ich rola ekologiczna pozostają nadal nie do końca poznane (Michalski, Ratajczak 1989; Michalski, Banaszak 1994). Duże rozbieżności i dyskusje na łamach piśmiennictwa specjalistycznego budzi sposób odżywiania gatunków z rodziny Lonchaeidae. U gatunków przechodzących rozwój w środowisku podkorowym obserwowano zarówno sapro- i koprofagizm, jak i drapieżnictwo (Lieutier 1979; Kenis i in. 2004). Gatunki z rodzaju *Lonchaea* sp. obserwowano zarówno w detrytusie, jak i pod korą drzew iglastych, jako obligatoryjne drapieżniki żerujące na jajach, larwach i postaciach doskonałych owadów podkorowych. Nieco więcej informacji w specjali-

stycznym piśmiennictwie jest na temat gatunków z rodzaju *Medetera* sp. Są to muchówki związane z wieloma gatunkami korników i innych kambiofagów, drapieżne w stosunku do ich jaj, larw i imagines. Ich rozwój jest ściśle sprzężony z rozwojem żywiciela. Obserwowano to na przykładzie *Medetera dendrobaena* Kow. (Nicolai 1995; Dippel i in. 1997). Samice tego gatunku mogą składać około 120 jaj, a moment ich składania następuje krótko po tym, jak drzewa zostają zasiedlone przez korniki. Obserwowano też silne relacje pomiędzy zagęszczeniem larw korników i larw muchówek. Rozwój jest jednoroczny z jedną lub dwiema generacjami. Zimują poczwarki pod korą drzew zasiedlonych.

Jako gatunki drapieżne, mające znaczenie w ograniczaniu liczebności korników, wymieniane są także *Lonchaea bruggeri* Morge, *L. collini* Hackm. i *L. laticornis* Meig. z rodziny Lonchaeidae, obejmującej blisko 100 gatunków występujących w Europie, z czego tylko 37 wykazano z naszego kraju (Chudzicka, Skibińska 2007). W Polsce Lonchaeidae są rodziną słabo poznaną.

Wpływ drapieżnych muchówek na śmiertelność korników ocenia się jako niski, jednak odnotowane są przypadki, że zagęszczenie larw muchówek może sięgać 10 larw na 100 cm² powierzchni kory, co przekłada się na śmiertelność korników rzędu 70–90% (Nuorteva 1959; Kenis i in. 2004).

U drapieżnych muchówek obserwowano też takie zjawiska, jak kanibalizm (przy niskiej liczebności ofiar) czy zabijanie większej liczby ofiar (przy ich wysokim zagęszczeniu), niż wynikałoby to z potrzeb pokarmowych (Kenis i in. 2004).

Drapieżne muchówki, które łapią korniki w czasie lotu, należą do łowikowatych (Asilidae). Są to stosunkowo duże owady o chwytnych odnóżach i wydłużonym, silnym aparacie gębowym (służącym do zabijania i wysysania ofiar), bardzo dobrze latające. W Polsce stwierdzono ponad 90 gatunków tych muchówek, polujących bardzo sprawnie zarówno na latające, jak i siedzące owady w różnych typach środowisk (Trojan 2007).

Korniki w czasie swojego lotu i podczas penetracji eksponowanych części pni padają także ofiarą ważek (Odonata), zwłaszcza gatunków z rodzaju *Aeshna* sp. – dużych i penetrujących odległe od zbiorników wodnych rewiry (Łabędzki 1989).

Oprócz wymienionych grup owadów, drapieżnikami bytującymi w chodnikach korników są także nieliczne gatunki pluskwiaków różnoskrzydłych (Heteroptera) z rodziny dziubałkowatych Anthocoridae (Gorczyca 2004), przechodzące rozwój pod korą drzew i polujące zwykle na mało ruchliwe stadia rozwojowe korników i inne drobne bezkręgowce.

Do powszechnie znanych subkortykalnych owadów drapieżnych, związanych z ekosystemami leśnymi, należą wielbłądki (Rhaphidioptera). Jest to rząd owadów ciepłolubnych, unikających miejsc wilgotnych, który obejmuje w naszej faunie zaledwie 10 gatunków o zbliżonym trybie życia i wymaganiach ekologicznych

(Czechowska 2007). Larwy wielbłądek przechodzą kilkanaście stadiów rozwojowych (w warunkach laboratoryjnych 13–16), przez co ich cykl życiowy przeciąga się na 2–3 lata i więcej. Stadium zimującym są larwy, przepoczwarczenie następuje na wiosnę, a do efektywnego zakończenia rozwoju niezbędne są niskie temperatury (około 0°C). Postacie dorosłe wielbłądek wykazują aktywność dzienną, natomiast stadia larwalne są typowymi fotofobami – o aktywności nocnej, unikającymi światła. Owady doskonale odżywiają się wszystkimi, słabo schitynozowanymi bezkręgowcami, przy czym duży udział w ich diecie mają mszyce. O trofizmie larw brak jest szczegółowych danych. Prawdopodobnie są one niewyspecjalizowanymi drapieżnikami, odżywiającymi się mało ruchliwymi owadami podkorowymi o miękkim ciele (zwłaszcza larwami i poczwarkami) (Aspöck i in. 1991).

Roztocze (Acari)

Roztocze są liczną i jedną z najbardziej zróżnicowanych gatunkowo grup bezkręgowców zasiedlających żerowiska kornika drukarza (Kiełczewski, Wiśniewski 1983; Michalski, Ratajczak 1989; Michalski i in. 1992a, b; Gwiazdowicz 2007, 2008; Skorupski i in. 2012). Spotyka się wśród nich wyspecjalizowane grupy typowych drapieżców i parazytoidów atakujących korniki, ale również inne drobne bezkręgowce i nicienie oraz grupę typowych komensali – korzystających z bogatych resztek organicznych i grzybni rozwijających się w żerowiskach. Mimo licznych badań zmierzających do poznania zgrupowań roztoczy towarzyszących kornikom, stan wiedzy na ten temat, zwłaszcza o ich ekologii, ciągle jest niski.

Do wyspecjalizowanych drapieżników atakujących jaja korników należą gatunki z rodzajów *Iponemus* sp. i *Paracarophenax* sp., natomiast roztocza z rodzajów *Pyemotes* sp. i *Digamasellus* sp. atakują larwy i poczwarki. Postacie dorosłe korników, ze względu na ich rozmiary i stwardniały chitynowy oskórek, nie są atakowane. Kolonizacja i zasiedlanie żerowisk korników przez roztocze odbywa się drogą forezji (biernego przenoszenia), a organizmami przenoszącymi są zarówno korniki, jak i inne chrząszcze towarzyszące i parazytoidy (Moser, Bogenschütz 1984).

Szczegółowy zestaw gatunków roztoczy stwierdzonych w żerowiskach kornika drukarza zawierają opracowania Michalskiego (1998b, 2007), Michalskiego i Mazura (1999) oraz Gwiazdowicza (2008). Są to przeglądowe opracowania oparte na bogatym piśmiennictwie. Wyniki studiów i badań nad składem gatunkowym i sukcesją akarofauny w żerowiskach kornika drukarza zawierają opracowania Kaczmarka i Michalskiego (1994, 1995). Opisane przez nich zgrupowania, w których stwierdzili 47 gatunków z rzędu Mesostigmata, obejmującego przeważnie formy drapieżne, pod względem składu gatunkowego nie odbiegają zasadniczo od zestawu roztoczy zanotowanego w szeregu innych pracach (Kiełczewski, Wiśniewski 1983; Michalski i in. 1985, 1992a, b), innymi słowy nie są specyficzne dla kornika

drukarza i są podobne do innych zgrupowań w żerowiskach pozostałych korników drzew iglastych. Ponadto skład gatunkowy roztoczy, a zwłaszcza stosunki ilościowe pomiędzy gatunkami tworzącymi zespoły, zależy od fazy rozwoju żerowiska gospodarza, przykładowo w początkowej i końcowej fazie rozwoju żerowiska w zgrupowaniu Mesostigmata dominuje *Proctolaelaps fišeri* (Samš.), natomiast w środkowych fazach rozwoju panuje *Dendrolaelaps quadrisetus* (Berlese). Pomimo podobieństwa zgrupowań pod względem składu gatunkowego, największe bogactwo gatunków stwierdzono właśnie w żerowiskach *Ips typographus* (Kaczmarek, Michalski 1995).

Znaczenie roztoczy jako czynnika powodującego śmiertelność kornika drukarza określana jest jako niewielka, mimo że np. w przypadku ogłodka mieczonośnego *Scolytus ensifer* Eichh. odnotowywano nawet 90% śmiertelność populacji (redukcja jaj gospodarza), powodowaną przez *Pyemotes* sp. i *Iponemus* sp. (Kiełczewski, Michalski 1962; Michalski 1962; Bałazy, Kiełczewski 1965; Kiełczewski i in. 1983; Lipa, Chmielewski 1977).

Uwagi o ekologii i znaczeniu biocenotycznym

Zestawienie owadów i roztoczy obserwowanych w żerowiskach kornika drukarza (tab. 4) unaocznia ogromne bogactwo gatunków, tworzących często skomplikowane związki i wzajemne zależności pomiędzy sobą a środowiskiem. Na różnorodność tych merocenoz (małe grupy gatunków zamieszkujących określone fragmenty roślin, charakteryzujące się działaniem czynników regulacyjnych) składają się gatunki drapieżne, wszystkożerne i liczne formy mycetofagiczne, odżywiające się pleśniami, zarodnikami i strzępkami grzybów oraz śluzowcami. Środowisko to bywa ponadto penetrowane przez gatunki przypadkowe, a w okresie zimowym może być wykorzystywane jako miejsce schronienia i zimowania dla szeregu innych gatunków, często zupełnie z nim niezwiązanych.

Większość gatunków obserwowanych w chodnikach drukarza nie jest wąsko wyspecjalizowana w kierunku zasiedlania żerowisk tylko tego kornika, lecz jest ogólnie przystosowana do życia w środowisku podkorowym świerka, lub w ogóle – drzew iglastych. Tylko nieliczne z nich wymagają bardzo specyficznych, nie do końca poznanych, warunków bytowania. Musimy sobie zdawać sprawę, że rola i obecność kornika drukarza w biocenozie leśnej, jako gatunku otwierającego sukcesję i dostęp do mikrośrodowiska podkorowego, jest kluczowa (Gutowski 2004) dla określonej puli gatunków i nieodzowna do ich funkcjonowania w ekosystemie leśnym. Usuwanie z drzewostanów drzew zasiedlonych przez korniki w ramach prac sanitarnych przerywa sukcesję gatunków podkorowych i zubaża ekosystem o ten element fauny. Niektóre gatunki stają się więc skrajnie rzadkie i mogą bytować jedynie w warunkach niezakłóconych procesów obumierania drzew. Do takich gatunków, związanych z opuszczonymi żerowiskami drukarza i innych korników

świerka, należą przykładowo: *Pytho kolwensis* (Sahlb.), *Boros schneideri* (Panz.), *Rhysodes sulcatus* (Fabr.), *Cucujus cinnaberinus* (Scop.), które rozwijają się w próchniejących pniach świerków i innych gatunków drzew.

Właśnie powiązania zagrożonych gatunków organizmów saproksylicznych z procesami zamierania świerków, inicjowanymi zwykle przez kornika drukarza, są argumentem służącym udowodnianiu tezy o słuszności pozostawiania posuszu świerkowego, aby zachować różnorodność biologiczną. Liczne dyskusje i polemiki toczone są w różnych mediach, wykraczając często poza ramy tradycyjnych periodyków z zakresu leśnictwa, ochrony przyrody i środowiska. Publikacje te unaczynają jednocześnie, jak ważny jest problem zamierania drzewostanów, nie tylko dla społeczności lokalnych (Gieburowski 2009; Grodzki, Guzik 2009), ale także w skali międzynarodowej (Kunca, Zúbrik 2006; Lausch i in. 2011; Mączka 2012; Sliwinski 2012; Zwijacz-Kozica 2012).

Ochrona naturalnych procesów ekologicznych, m.in. zamierania i rozkładu drzew zaatakowanych przez korniki, stwarzająca możliwość sukcesji dalszym organizmom saproksylicznym jest uzasadniona na obszarach prawnie chronionych. W lasach gospodarczych utrzymanie wysokiej higieny – wynikające z ryzyka pojawu kornika i rozpadu drzewostanu – nie sprzyja zachowaniu różnorodności gatunkowej owadów ksylobiontycznych i związanej z nimi fauny drapieżnej i pasożytniczej, dlatego coraz powszechniejsze są argumenty o konieczności pozostawiania pewnych ilości drzew do naturalnego rozkładu (Szujewski, Mokrzycki 1995; Kolk 1999; Starzyk i in. 2008). Postulat ten dotyczy również świerków zasiedlonych przez drukarza czy ściigi (*Tetropium* sp.) w okresie międzygradacyjnym (Hilszczański 2008).

4.2.4. Inne czynniki

Jacek Hilszczański, Andrzej Mazur

Powszechnie znanymi wrogami naturalnymi korników są ptaki. Korniki wchodzi bowiem w skład ich diety. Rodziną, która wyróżnia się przystosowaniami morfologicznymi i behawioralnymi do zdobywania pokarmu spod kory drzew, są dzięcioły Picidae. Spośród rodzimych gatunków dzięciołów z lasami świerkowymi jest związany przede wszystkim dzięcioł trójpalczasty *Picoides tridactylus* (L.), bardzo często odżywiający się różnymi stadiami rozwojowymi kornika drukarza, które mogą stanowić do 89% jego diety (Pechacek 1994). Dzięciołowi temu przypisuje się znaczącą rolę w regulacji populacji kornika, zwłaszcza w okresach międzygradacyjnych (Fayt i in. 2005). Obliczono, że przy temperaturze -12°C dzięcioł trójpalczasty potrzebuje średnio około 3200 larw kornika, aby zaspokoić dzienne kalorycz-

ne zapotrzebowanie. Zdolność dzięcioła trójpalczastego do regulacji populacji kornika drukarza zależy od przestrzennej i czasowej heterogeniczności struktury lasu, która wpływa na reprodukcję, liczebność i dyspersję tego ptaka (Fayt i in. 2005). Dzięcioł ten wymaga zachowania stojących, martwych świerków o miękkim drewnie, niezbędnych do wykuwania w nich dziupli lęgowych.

Korniki, w tym – jak stwierdzono – również kornik drukarz, stanowią składnik diety pokarmowej ptaków: świergotka drzewnego, pliszki siwej, kosa, sikor, kowalika, pełzacza leśnego i zięby (Mokrzecki 1933; Karpiński 1935; Karpiński, Strawński 1948; Bałazy 1966).

Innym czynnikiem ograniczającym populację kornika drukarza jest konkurencja wewnątrz- i międzygatunkowa. Niedocenianym zjawiskiem jest zwłaszcza konkurencja wewnątrzgatunkowa, która okazuje się głównym mechanizmem ograniczającym populację kornika na obszarach pohuraganowych w Szwecji (Komonen i in. 2011). Konkurencja taka wynika głównie z gęstości zasiedlenia materiału lęgowego, co ma duży wpływ na cechy larw oraz późniejszych postaci dojrzałych kornika. Larwy z silnie zasiedlonych drzew (31 larw/100 cm²) są o 50% lżejsze od larw z drzew słabo zasiedlonych (0,5 larwy/100 cm²), cechują się także mniejszą zawartością tłuszczu.

Wykształcone z takich larw imagines produkują o połowę mniej potomstwa niż owady wyrosłe w lepszych warunkach, są także od nich mniejsze (Sallé i in. 2005). W przypadku samców obserwuje się mniejszą aktywność w produkcji feromonu (Anderbrant i in. 1985). Podobne wyniki uzyskiwano w hodowlach w warunkach laboratoryjnych, w których wraz ze wzrostem zagęszczenia larw spada ich przeżywalność (Anderbrant 1990). Regułą jest, że w żerowisku larwy unikają się nawzajem, pomimo to przy silnym zagęszczeniu mają trudności z osiągnięciem 1,6 mg wagi (sucha masa), gwarantującej im pełny rozwój (De Jong, Grijpma 1986). Również konkurencja między pierwszym a drugim pokoleniem kornika może wpływać na jego sukces rozrodczy (Faccoli, Bernardinelli 2011).

Korniki związane ze świerkiem z reguły charakteryzują się odmiennymi preferencjami. Do zasiedlenia wybierają różne drzewa lub strefy danego drzewa i dokonują swoistego podziału zajmowanych nisz (Byers 1993; Schlyter, Anderbrant 1993). Czasami współwystępowanie z kornikiem drukarzem okazuje się korzystne. Na przykład w przypadku rytownika pospolitego *Pityogenes chalcographus* stwierdzono, że osiąga on wyraźnie większy sukces rozrodczy na drzewach zasiedlonych, można powiedzieć „przygotowanych” wcześniej, przez drukarza (Hedgren 2004). Jednak w specyficznych warunkach korniki zasiedlające świerka konkurują ze sobą o pokarm, co powoduje skutki podobne jak w przypadku konkurencji wewnątrzgatunkowej. Konkurencja pomiędzy gatunkami ma miejsce zwłaszcza w okresach dominacji poszczególnych gatunków, np. w Sudetach dominacja rytownika pospo-

litego w pewnych okresach powodowała ograniczenie populacji kornika drukarza (Grodzki 1997a). Podobny mechanizm zaobserwowano w drzewostanach na Wyżynie Śląskiej w przypadku masowego wystąpienia kornika zrosłozębnego *Ips duplicatus* C.R. Sahlb., który na zasiedlonych świerkach wypierał kornika drukarza (Grodzki 2012). W konkurencji między kornikiem drukarzem a kornikiem zrosłozębnym zwykle jednak ten pierwszy odnosi sukces, ponieważ jest większy i bardziej płodny. Dlatego *I. duplicatus* zazwyczaj unika drzew (stref drzewa) zasiedlonych przez drukarza, w czym pomaga mu wyraźna, międzygatunkowa różnica w budowie chemicznej emitowanych feromonów agregacyjnych (Schlyter i in. 1992; Schlyter, Anderbrant 1993).



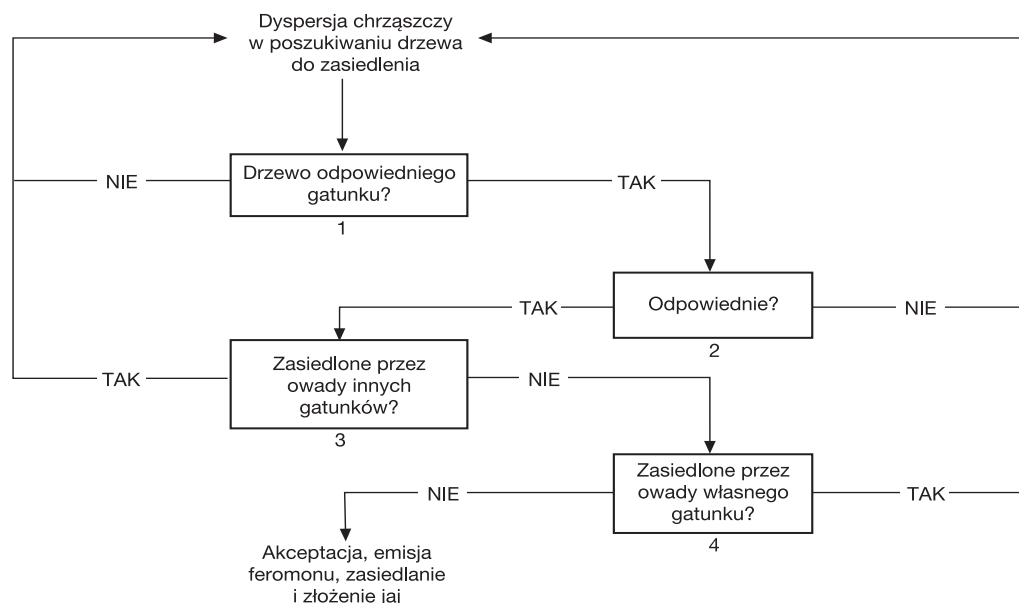
5. Mechanizm zasiedlania drzew przez kornika drukarza

5.1. Identyfikacja i wybór drzewa do zasiedlenia

Wojciech Grodzki

Owady porozumiewają się ze sobą i z otoczeniem za pomocą skomplikowanych mechanizmów komunikacji chemicznej. Polega ona na odbieraniu sygnałów w postaci substancji chemicznych, wydzielanych przez żywe organizmy (drzewa, inne owady) i odpowiedniej ich interpretacji. Oprócz mechanizmów komunikacji opisanych w rozdziale omawiającym feromony, u kornika drukarza istnieje także podobny mechanizm pozwalający na identyfikację i wybór drzewa nadającego się do zasiedlenia. Proces ten, określany w literaturze jako *behavioural avoidance* – zachowanie polegające na unikaniu, zachodzi wskutek odbierania przez chrząszcze określonych sygnałów chemicznych (ryc. 3).

Identyfikacja i wybór drzewa nadającego się do zasiedlenia jest to rodzaj selekcji negatywnej, skutkującej odrzuceniem drzew emitujących sygnały wskazujące,



Ryc. 3. Hipotetyczny schemat decyzyjny przy wyborze drzewa żywicielskiego przez korniki (wg Bordena 1997)

że z różnych względów nie są one odpowiednie do zasiedlenia (Byers 1995). Identyfikacja taka odbywa się na dwóch poziomach. Pierwszy, będący rodzajem wstępnej selekcji, polega na sprawdzeniu, czy dane drzewo jest osobnikiem określonego gatunku, będącego drzewem żywicielskim (a zatem nadającym się do zasiedlenia). Osobniki kornika drukarza, odbywające w drzewostanie lot w poszukiwaniu drzew do zasiedlenia, lądują bowiem na wielu drzewach, niekoniecznie świerkach, testując je pod tym względem poprzez odbieranie sygnałów chemicznych w postaci substancji wydzielanych przez drzewa. Drzewa, które nie należą do gatunku żywicielskiego (w przypadku kornika drukarza – niebędące świerkami), wydzielają substancje określane w literaturze jako *Non-Host Volatiles* (NHV), odbierane przez kornika jako sygnał negatywny, skłaniający chrząszcze do podjęcia dalszych poszukiwań (Zhang 2001). Ma to znaczenie zwłaszcza w warunkach drzewostanów wielogatunkowych, w których korniki muszą zidentyfikować drzewa odpowiedniego dla nich gatunku. Jednocześnie obecność drzew gatunków domieszkowych w świerczynach stanowi czynnik decydujący o ich mniejszej podatności na rozrody kornika drukarza (Grodzki i in. 1999; Grodzki 2001).

Odbiór sygnałów chemicznych oraz ich rozpoznanie są także podstawą mechanizmu wyboru drzewa odpowiedniego do zasiedlenia spośród drzew należących do gatunku żywicielskiego dla kornika drukarza. Kornik ten reaguje na substancje, które wprawdzie pochodzą od właściwego gatunku drzewa, ale ich proporcje wskazują, że jest ono z jakichś względów nieodpowiednie do zasiedlenia (Zhang, Schlyter 2004).

Istnieją dwie teorie dotyczące mechanizmu wyboru przez korniki drzewa nadającego się do zasiedlenia. Pierwsza z nich mówi o lokalizacji takich drzew ze znacznej odległości na podstawie specyficznych lotnych sygnałów chemicznych emitowanych przez drzewa chore lub uszkodzone (a zatem w jakiś sposób osłabione). Mechanizm ten nazywany jest „wabieniem pierwotnym”. W myśl drugiej teorii chrząszcze, odbywając lot w drzewostanie, lądują na wielu drzewach, testując je „z bliska” (a nawet „smakując”) pod względem emitowanych przez nie sygnałów chemicznych. Chodzi tu zarówno o stwierdzenie, czy dane drzewo należy do gatunku żywicielskiego (Zhang 2001), jak i o odebranie ewentualnych „sygnałów słabości” (Austara i in. 1986). Jest także trzeci mechanizm, polegający na reakcji chrząszczy danego gatunku na feromony wydzielane przez owady innych gatunków, które już zasiedliły dane drzewo (Borden i in. 1987).

Przeprowadzone badania wykazały, że kornik drukarz słabo reaguje na sygnały chemiczne emitowane przez drzewo żywicielskie (Führer i in. 1991; Lindelöw i in. 1992) lub nie reaguje na nie wcale (Schlyter i in. 1987a). Symulacje komputerowe dowiodły, że przy odpowiedniej liczebności jego populacji znaczna jej część może odnajdywać drzewa odpowiednie do zasiedlenia na podstawie średnicy pnia. Zda-

rza się także, że takie drzewo jest testowane przez chrząszcze pod względem jego zdolności obronnych (słabsze drzewa, bardziej podatne na atak, nie wydzielają odpowiedniej ilości żywicy, umożliwiając chrząszczom wydzielenie feromonów agregacyjnych), jednak mechanizm ten był rzadko obserwowany (Byers 1996). W procesie wyboru drzewa ważną rolę odgrywa także szczególna selekcja negatywna oparta na odbiorze sygnałów infochemicznych, tzn. eliminacja drzew żywicielskich, ale już w pełni zasiedlonych przez współwystępujące lub konkurencyjne gatunki owadów (Byers 2004).

Jak wspomniano wcześniej, przy wyborze drzewa do zasiedlenia kornik drukarz powinien reagować na sygnały wskazujące na osłabienie drzewa. Jednym z najczęściej występujących czynników osłabiających świerki są choroby korzeni, zwłaszcza zgnilizna opieńkowa powodowana przez grzyby z rodzaju *Armillaria* oraz huba korzeni, której sprawcą są grzyby z rodzaju *Heterobasidion*. Można postawić hipotezę o zmianach w składzie chemicznym łyka lub żywicy drzew zainfekowanych przez te patogeny, wskutek uwalniania przez nie metabolitów do tkanek gospodarzy, lub doznanego stresu. Madziara-Borusiewicz i Strzelecka (1977) stwierdziły, że igły pobrane z drzew porażonych przez opieńki cechowała zwiększona zawartość produktów utleniania terpenów: limonenu, β -felandrenu, kamfenu i octanu bornylu, i wyraziły przypuszczenie, że substancje te mogą stanowić swoisty sygnał dla kornika drukarza. Hipoteza ta nie znalazła potwierdzenia w odniesieniu ani do opieńki, ani też do huby korzeni (Christiansen, Huse 1980; Jankovsky i in. 2003), chociaż Kula i Ząbecki (1999) sugerują, że występowanie tych patogenów może mieć wpływ na kształtowanie się składu gatunkowego kambiofagów na świerku. Wydaje się, że potwierdzenie lub wykluczenie hipotetycznego związku 'świerk – opieńka/huba – kornik drukarz' wymaga podjęcia szczegółowych badań z zastosowaniem zaawansowanych metod laboratoryjnych, takich jak chromatografia, elektroantenografia, testy olfaktometryczne itp.

5.2. Reakcja obronna drzewa

Wojciech Grodzki

Każde drzewo atakowane przez wgryzające się w nie owady broni się. W przypadku kornika drukarza, a także innych owadów kambiofagicznych o charakterze szkodników fizjologicznych, reakcja obronna przejawia się w uruchamianiu mechanizmów mających na celu uniemożliwienie lub przynajmniej znaczne utrudnienie ataku, tzn. zasiedlenia drzewa, w konsekwencji powodującego jego śmierć. W rozważaniach nad tymi mechanizmami używa się dwóch pojęć: obrony i odpor-

ności, które w zasadzie są komplementarne i odnoszą się do sytuacji drzewa, zanim zostanie zaatakowane – odporność, lub do sytuacji indukowanych przez atakujące je chrząszcze – obrona (Lieutier 2004).

W systemie obrony drzew przed atakiem korników można wydzielić dwa poziomy, w zależności od tego, kiedy (w stosunku do momentu ataku chrząszczy) drzewo angażuje swoje zasoby. Pierwszy poziom to system „obrony wrodzonej”, posiadany przez drzewo, zanim zostanie zaatakowane. Drugi poziom to „obrona indukowana”, polegająca na mechanizmach uruchamianych w odpowiedzi na atak korników.

Obrona wrodzona, zwana także reakcją pierwotną, polega na wydzielaniu żywicy w miejscach zranień wywołanych wgrzyzaniem się chrząszczy. Jest to najprostszym mechanizmem obronny drzewa, stanowiący barierę mechaniczną przed atakiem. Jest on skuteczny w odniesieniu do gatunków drążących poziome chodniki macierzyste, np. *Dendroctonus micans* (Kugel.), gdy dochodzi do przecięcia licznych pionowych kanałów żywicznych, co powoduje obfity wyciek żywicy i zalanie chrząszczy. Do pewnego stopnia może to powstrzymać atak (Lieutier i in. 1992). Natomiast w przypadku ataku *I. typographus* skuteczność tego mechanizmu jest ograniczona. Kornik drukarz drąży bowiem chodniki macierzyste pionowe (przebiegające wzdłuż włókien), które – już w inicjalnej fazie ich drążenia – przecinają nieliczne kanały żywiczne. Wydzielanie żywicy szybko ustaje i nie stanowi rzeczywistej bariery dla chrząszczy (Christiansen, Hornvedt 1983). Nie ulega jednak wątpliwości, że mechanizm reakcji pierwotnej, choć mało znaczący, jest najbardziej widoczny dla oka leśnika, jako obraz zastygających na pniu świerka strużek żywicy.

Znacznie ważniejszym dla atakowanego drzewa jest mechanizm obrony indukowanej, zwany także reakcją wtórną. Najprostszą formą reakcji drzewa na wgrzyzanie się chrząszczy pod korę jest indukowane (w odpowiedzi na zranienie) wydzielanie żywicy. Zjawisko to zostało opisane u *Pinus taeda* L. w USA, prawdopodobnie występuje także u sosen w regionie śródziemnomorskim, gdzie atak owadów możliwy jest przez cały rok. Natura tej reakcji jest słabo zbadana – nie wiadomo np., czy „nowa” (powstała w wyniku indukowanej reakcji) żywica różni się od „starej” (czyli wydzielającej się w wyniku reakcji pierwotnej). W każdym razie nic nie wiadomo o ewentualnej roli tego mechanizmu w odniesieniu do kornika drukarza na świerku (Lieutier 2004).

Istotne znaczenie ma natomiast reakcja wtórna zwana nadwrażliwością, polegająca na powstawaniu zmian biochemicznych w łyku w konsekwencji wgrzyzania się chrząszcza. Reakcja ta, po raz pierwszy rozpoznana u *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. (Reid i in. 1967), jest stosunkowo dobrze zbadana: w Europie opisano ją szczegółowo u sosny zwyczajnej, a także u świerka pospolitego (Christiansen, Hornvedt 1983; Christiansen i in. 1987). Reakcja ta widoczna jest dopiero po zdjęciu kory, jako ciemniejsza strefa łyka i bielu wysycona żywicą, z widoczną nekrozą komó-

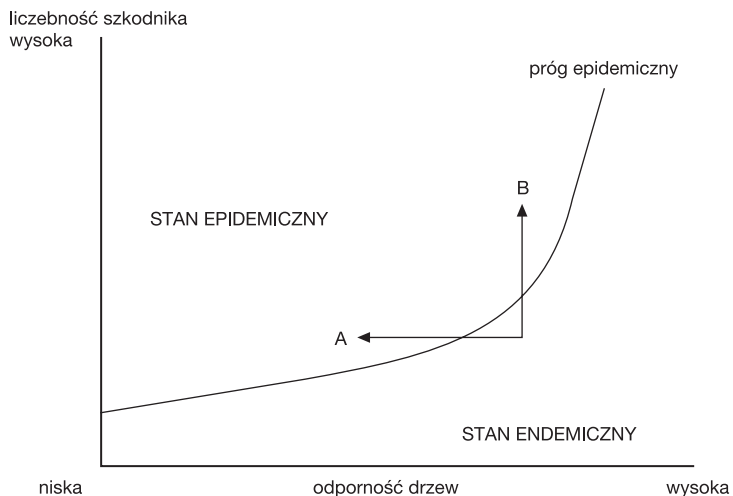
rek, umiejscowiona wzdłuż włókien przed miejscem ataku chrząszcza, rozwijająca się przed czołem obszaru zaatakowanego przez kornika i stowarzyszone z nim grzyby (Lieutier 2004). Strefa ta jest bogatsza w cukry i niektóre terpeny i fenole, syntetyzowane w reakcji na atak (Christiansen, Ericsson 1986). Wielkość (długość) tej strefy wykorzystywana była w badaniach jako miernik odporności drzew, jednak z uwagi na wielość czynników wpływających na jej rozwój nie osiągnięto w tym zakresie jednoznacznych rozwiązań praktycznych (Lieutier 2004).

Innym rodzajem reakcji są zmiany anatomiczne w łyku – zwiększa się przyrost perydermy, a wzrost liczby i grubości kanałów żywicznych wpływa na ograniczenie intensywności wgryzania się przez kornika drukarza (Baier 1996).

Kolejnym rodzajem reakcji indukowanej jest tzw. opóźniona odporność, będąca w istocie złożonym zespołem zmian w drzewie następujących w wyniku ataku kornika lub w wyniku inokulacji przenoszonym przezeń grzybem. Christiansen i Krokene (1999) stwierdzili, że drzewa sztucznie inokulowane grzybem *Ceratocystis polonica* Siem. (w dawce niezagrażającej ich życiu) wykazywały większą odporność na atak kornika, wyrażającą się niższą śmiertelnością grupy drzew zarażonych niż drzew z grupy kontrolnej. Przyczyn tego efektu upatrują oni w negatywnej reakcji pionierskich chrząszczy na sygnały emitowane przez drzewa o zwiększonej odporności, która zachodzi jeszcze przed rozpoczęciem wydzielania przez nie feromonów agregacyjnych. Mechanizm „opóźnionej odporności” został stwierdzony stosunkowo niedawno i nie jest opisany w szczegółach, stąd też nadal jest badany. Warto jednak zwrócić uwagę na hipotezę mówiącą, że nieudane (wskutek zadziałania reakcji pierwotnej lub wtórnej) ataki kornika wzmagają odporność danego drzewa, wskutek wystąpienia odporności opóźnionej (Lieutier 2004).

Na odporność drzew mają wpływ także czynniki zewnętrzne. Horntvedt (1988) stwierdził, że u świerka pospolitego jest ona niższa latem niż wiosną i jesienią. Wpływ wieku drzew w przypadku świerka pospolitego nie został określony, natomiast w przypadku *Pinus sylvestris* wiadomo, że u najstarszych drzew odporność jest wyższa, a obrona przed atakiem korników trwa dłużej (Lieutier i in. 1993).

Z odpornością drzew ściśle wiąże się tzw. próg udanego ataku (Threshold of Successful Attack – TSA). Koncepcja, a następnie model TSA, formalizujący mechanizm obrony drzewa przed atakiem korników – zaproponowany przez Thalenhorsta (1958), opracowany następnie przez Berrymana (1978) dla *Pinus contorta* i *Dendroctonus ponderosae* Hopkins – posłużył do stworzenia generalnego modelu zależności między drzewami iglastymi a atakującymi je kornikami (Christiansen i in. 1987). Model ten obrazuje relację między stanem odporności/podatności drzewa na atak korników a liczbą atakujących je chrząszczy konieczną do przełamania tej odporności. Stan dynamicznej równowagi między tymi dwoma parametrami przedstawiono na ryc. 4.



Ryc. 4. Próg epidemiczny (próg udanego ataku) – krzywa liczebności populacji szkodników, potrzebnej do przełamania odporności drzew (wg Christiansena i in. 1987)

Każde drzewo, atakowane przez wgrzające się chrząszcze, broni się. Siła tej obrony zależy od stanu fizjologicznego drzewa: drzewo ścięte lub złamane nie broni się prawie wcale, w przeciwieństwie do drzewa w pełni żywotnego. Im większa odporność (siła obrony) drzewa, tym większa liczba korników potrzebna jest do osiągnięcia „udanego ataku”, tzn. przełamania jego obrony, a w konsekwencji – zabicia drzewa. Im słabiej drzewo się broni, tym mniejsza liczba korników potrzebna jest do przekroczenia progu udanego ataku. Próg udanego ataku (TSA) może zostać przekroczony wskutek (ryc. 4): spadku odporności drzew (A), wzrostu liczebności populacji korników (B) lub też wystąpienia obu tych sytuacji równocześnie – co w praktyce zdarza się najczęściej. Do wzrostu liczebności populacji korników dochodzi zwykle w przypadku nagłej poprawy bazy lęgowej (np. wywroty i złomy) lub zmiany warunków pogodowych na sprzyjające ich rozrodowi (wysokie temperatury przyspieszają rozwój kolejnych stadiów, a w konsekwencji umożliwiają zwiększenie liczby generacji w roku). Obniżenie odporności drzew ma miejsce najczęściej w warunkach stresu powodowanego np. przez suszę czy żery owadów liściożernych. Do wystąpienia obu czynników równocześnie może dojść np. w wyniku wiatrołomów, kiedy nagle pojawia się obfita baza lęgowa, a równocześnie znaczna liczba drzew stojących wchodzi w stan stresu spowodowanego nagłym odsłonięciem czy też naderwaniem systemów korzeniowych. Przełamanie progu udanego ataku oznacza w praktyce wystąpienie warunków do gradacyjnego pojawu korników. Funkcjonowanie modelu TSA zostało dowiedzione eksperymentalnie, m.in. w odniesieniu do kornika drukarza i świerka pospolitego (Mulock, Christiansen 1986), a sam model wszedł do kanonu wiedzy o interakcjach między tymi organizmami.

Istotnym elementem strategii zasiedlania drzew przez kornika drukarza jest osiągnięcie optymalnego zagęszczenia wgryzień (a następnie – żerowisk), zapewniającego z jednej strony osiągnięcie efektu w stosunku do zasiedlanego drzewa (skutkującego przełamaniem jego reakcji obronnej, a w końcu – zabiciem), z drugiej jednak – zapewnienie sobie odpowiednich warunków do rozrodu, czyli zapobieżenie przegęszczeniu. Christiansen (1985) stwierdził, że „dawką śmiertelną” dla świerka o pierśnicy 20 cm jest 150–200 wgryzień. Eksperyment prowadzono w kontrolowanych warunkach – ostatecznie o efekcie zasiedlenia/inokulacji decydować będzie stan fizjologiczny drzew oraz warunki klimatyczne danego regionu, decydujące o ich odporności.

W kontekście modelu TSA warto uświadomić sobie, że nie ma drzew (drzewostanów) odpornych na atak korników. Przełamanie reakcji obronnej nawet najsilniejszych drzew jest tylko kwestią odpowiednio dużej liczby atakujących je korników. Wobec znanej zdolności kornika drukarza do dynamicznego rozrodu, osiągnięcie odpowiedniej liczebności populacji jest zawsze możliwe, jeśli tylko zaistnieją sprzyjające temu okoliczności. W warunkach dynamicznej gradacji i wysokiego stanu populacji opanowywane są wszystkie drzewa, niezależnie od „kosztów”, ponieważ czynnikiem sterującym zachowaniem korników jest wówczas wyłącznie dążenie do rozrodu.

W procesie wyboru drzew przez kornika drukarza mogą odgrywać rolę także zanieczyszczenia przemysłowe. Zdaniem Christiansena (1989) zasadniczym czynnikiem wpływającym na wzrost frekwencji kambiofagów jest osłabienie drzew, będące skutkiem oddziaływania emisji. Heliövaara i Väisänen (1991), prowadzący badania w strefach wysokiej koncentracji metali ciężkich, w stosunkowo młodych świerczynach, stwierdzili wysoką frekwencję oszczecika jasnego *Xylechinus pilosus* (Ratz.) przy braku *I. typographus* i rzadko występującym *Pityogenes chalcographus* (L.), wiążąc tę sytuację z rodzajem dostępnego materiału lęgowego i biologią gatunków. Gatunki o charakterze szkodników fizjologicznych, zwłaszcza z zespołu kornika drukarza, występują na drzewach mniej uszkodzonych, ale niekoniecznie przez działanie przemysłu (Novak 1962; Kudela, Wolf 1963). W tym kontekście warto przypomnieć, że kornik drukarz zaliczany jest często, lecz niesłusznie, do grupy „szkodników wtórnych”. Tymczasem *I. typographus*, w przeciwieństwie do korników z rodzajów *Trypodendron*, *Dryocoetes* czy *Hylurgops* (gatunki o wybitnie wtórnym charakterze), nie reaguje np. na etanol, będący produktem fermentacji łyka i wydzielający się z drzew obumierających (Byers 2004). Przeciwnie, silne osłabienie drzew wskutek stresu prowadzi do spadku ich atrakcyjności dla *I. typographus* i zmniejsza ich predyspozycję na jego atak (Baier 1992).

Z teorią odporności i reakcji obronnej drzew wiąże się idea „markerów odporności” – specyficznych substancji (zwłaszcza fenoli) występujących w łyku, których

zawartość mogłaby wskazywać na odporność danego drzewa na atak korników. Drzewa „odporne” i „podatne” różnią się zawartością w łyku niektórych fenoli: (+)-katechiny, astranginy, isorhapontyny, jednak różnice te zaznaczają się dopiero w kilka dni po naturalnej (atak kornika) lub sztucznej (agar) inokulacji łyka (Brignolas i in. 1998). Istnienie takich „markerów” stwierdzone zostało w badaniach prowadzonych na populacjach określonych proveniencji lub na czystych klonach (Lieutier i in. 2003a), jednak próba zweryfikowania ich istnienia przeprowadzona w Tatrach nie przyniosła jednoznacznych rezultatów, głównie z uwagi na znaczną zmienność wewnątrzpopulacyjną tego parametru w drzewostanach rosnących w warunkach naturalnych (Lieutier i in. 2003b).

5.3. Grzyby towarzyszące kornikowi drukarzowi i ich rola w zamieraniu świerków

Robert Jankowiak

Związki pomiędzy grzybami i kornikami zostały po raz pierwszy zaobserwowane w XIX wieku przez Schmidbergera (1836) i Hartiga (1844). Pionierem badań z tego zakresu był także polski uczoney, Wincenty Siemaszko, który w latach trzydziestych ubiegłego wieku prowadził badania nad związkami grzybów z kornikiem drukarzem w Puszczy Białowieskiej (Siemaszko 1939). Badacz ten opisał trzy nowe dla nauki gatunki grzybów: *Ceratocystis polonica*, *Ceratocystiopsis minuta* i *Gloeocystidium ipidophilum* Siem.

Obecnie znamy co najmniej kilka typów interakcji pomiędzy grzybami i kornikami. Najczęściej jest to obligatoryjny mutualizm lub komensalizm, a także, choć znacznie rzadziej, pasożytnictwo czy nawet antagonizm. Grzyby związane z kornikami degradują i detoksyfikują ciężko strawne dla owadów części roślin, stanowią główne lub dodatkowe źródło składników odżywczych i są kluczowe w recyklingu niektórych pierwiastków pochodzących z ekskrementów owadów. Grzyby te ponadto konkurują z innymi szkodliwymi organizmami, utrzymują odpowiednią wilgotność w chodnikach owadzych oraz dzięki swojej patogeniczności mogą zabijać zdrowe komórki roślin, co znacznie ułatwia ich konsumpcję przez owady (Beaver 1989; Six 2003, 2012). Do niedawna w literaturze naukowej przeważał pogląd, że grzyby związane z kornikami w istotny sposób „pomagają” owadom – w wyniku patogeniczności, przełamać mechanizmy odpornościowe drzew. Jednak faktyczna rola fitopatogeniczności tych grzybów jest obecnie przedmiotem dyskusji (Six, Wingfield 2011). Na podstawie aktualnej wiedzy wiadomo, że grzyby przenoszone przez korniki charakteryzują się różnym stopniem patogeniczności.

Six i Wingfield (2011) sugerują, że ta cecha grzybów jest najbardziej potrzebna samym grzybom (muszą one przeżyć w żywych tkankach drzew oraz konkurować o pokarm z innymi grzybami i organizmami) i nie odgrywa ważnej roli w ekologii owadów. Niemniej, niektóre grzyby, takie jak np. *Ophiostoma novo-ulmi* Brasier, w krótkim czasie mogą doprowadzić do zamarcia drzew (Kirisits 2004).

Korniki są powiązane z różnymi grupami grzybów, dosyć różnymi pod względem taksonomicznym. Zwykle są związane z więcej niż jednym gatunkiem grzyba i są to najczęściej workowce należące do rzędu Microascales (rodzaj *Ceratocystis*) oraz rzędu Ophiostomatales (rodzaje *Ceratocystiopsis*, *Grosmannia* i *Ophiostoma*). Grzyby te wytwarzają zarówno stadia teleomorficzne, jak i formy anamorfiniczne, przy czym rodzaj *Ophiostoma* i *Ceratocystiopsis* charakteryzuje się wytwarzaniem stadiów anamorfinicznych typu *Hyalorhinocladiella*, *Sporothrix* oraz *Pesotum* (tylko rodzaj *Ophiostoma*). Grzyby należące do rodzaju *Grosmannia* wytwarzają anamorfe typu *Leptographium*, a rodzaj *Ceratocystis* cechuje się występowaniem anamorfy typu *Thielaviopsis*. Grzyby te w literaturze naukowej funkcjonują pod angielską nazwą, jako „ophiostomatoid fungi” lub – w szerszym ujęciu – jako „blue stain fungi/sapstain fungi” – grzyby siniznowe. Obecnie do tej grupy grzybów zalicza się około 200 gatunków, które są rozpowszechnione zarówno na półkuli północnej, jak i południowej (Six 2012). Grzyby te zasiedlają różne podłoża, jednak większość z nich jest ściśle powiązana z owadami żerującymi na drzewach. Najczęstszym objawem obecności tych grzybów są niebieskawe, szare, a nawet czarne przebarwienia drewna, które znacząco obniżają wartość drewna i są związane z obecnością melaniny w ścianach komórkowych grzybów (fot. 22 A) (Kirisits 2004). Oprócz zmian w barwie drewna grzyby te mogą powodować także groźne choroby drzew leśnych, np. w Ameryce Północnej *Leptographium wagneri* (W.B. Kendr.) M.J. Wingf. powoduje zamieranie korzeni sosny i daglezi (Harrington 1993). Niektóre korniki żyją także w symbiozie nie tylko z grzybami siniznowymi, ale także z grzybami z rodzaju *Geosmithia* (Ascomycota: Hypocreales). Grzyby te, pod względem morfologii przypominają gatunki z rodzaju *Penicillium*, a ich związki z owadami są obecnie intensywnie badane (Kolařík i in. 2008). Stosunkowo mała liczba korników żyje w stałej symbiozie z grzybami podstawkowymi z rodzaju *Entomocorticium*, *Gloeocystidium* i *Phlebiopsis* (Siemaszko 1939; Six 2012). Korniki żyją także w endosymbiozie z drożdżami i grzybami drożdżopodobnymi należącymi głównie do rodzaju *Candida*, *Cryptococcus*, *Kuraishia*, *Pichia* i *Saccharomyces* (Linnakoski i in. 2012; Giordano i in. 2013). Jednakże ich rola w biologii owadów jest nieznana, choć niektóre prace o charakterze eksperymentalnym wskazują, że organizmy te oraz bakterie żyjące w przewodzie pokarmowym owadów mogą być zaangażowane w procesy trawienia i detoksyfikacji oraz produkcji feromonów (Vega, Dowd 2005).

Kornik drukarz, podobnie jak większość innych gatunków korników, przenosi zarodniki grzybów na powierzchni ciała chrząszczy (głowa, przedtułów, pokrywy) oraz w ich układzie trawiennym (Furniss i in. 1990). Do tej pory u tego kornika nie stwierdzono obecności mycetangiów – wyspecjalizowanych organów służących do przechowywania zarodników grzybów. W te specjalne struktury są najczęściej wyposażone korniki ambrozjowe, które żyją w ścisłej symbiozie z grzybami z rodzaju *Ambrosiella* i *Raffaelea* (Kirisits 2004). Istotną rolę w przenoszeniu propaguli grzybów u kornika drukarza odgrywają także roztocze (Acari), a zwłaszcza *Trichouropoda polytricha* (Vitzthum), *Dendrolaelaps quadrisetus* (Berlese) i *Urobovella ipidis* (Vitzthum) (Moser i in. 1997). Do infekcji tkanek świerka grzybami siniznowymi dochodzi podczas rójki i drażenia komór godowych oraz chodników macierzystych przez chrząszcze kornika drukarza (zarówno samce, jak i samice). Wprowadzone pod korę grzyby rozwijają się w obrębie żerowisk, a gatunki bardziej ekspansywne kolonizują także rozległe partie drewna bielastego. Grzyby wykorzystują przede wszystkim asymilaty zgromadzone w żywych komórkach łyka i komórkach miękiszu promieni rdzeniowych zlokalizowanych w drewnie bielastym. Później, lecz w znacznie mniejszym stopniu, strzępki grzybów koncentrują się w przewodach żywicznych oraz cewkach. Strzępki przedostają się z jednej komórki do drugiej, dokonując perforacji ścian komórkowych, lub przemieszczają się z jednej cewki do drugiej przez jamki (Ballard, Walsh 1984). Zazwyczaj proces zasiedlenia drewna przez grzyby jest stopniowy i przebiega według pewnego określonego schematu. Najpierw łyko i drewno są zasiedlane przez gatunki najbardziej patogeniczne, przystosowane do życia w warunkach niskiej zawartości tlenu (związanej z wysoką wilgotnością świeżego drewna) i wysokiej zawartości toksycznych żywic. Później, „przeschnięte” już drewno jest powoli kolonizowane przez gatunki odznaczające się niższym stopniem patogeniczności. W przypadku kornika drukarza rolę pierwszego kolonizatora drewna po ataku owada odgrywa *Ceratocystis polonica*. Dzięki swojej wysokiej agresywności, grzyb ten bardzo szybko zasiedla drewno bielaste, co w znaczny sposób utrudnia transport wody i doprowadza do zamarcia drzew (Solheim 1993a). Później, zamierające i martwe już tkanki świerków opanowane są przez inne gatunki grzybów, takie jak *Grosmannia penicillata*, *Ophiostoma piceae*, *O. ainoae* czy *Ceratocystiopsis minuta*, cechujące się znacznie mniejszą wirulencją (Jankowiak 2005).

Kornik drukarz jest przykładem kornika, któremu trwale i regularnie towarzyszą liczne gatunki grzybów siniznowych. Owad ten jest wektorem grzybów z rodzajów: *Ophiostoma*, *Grosmannia*, *Ceratocystiopsis*, *Ceratocystis* oraz ich stadiów konidialnych, takich jak *Pesotum*, *Hyalorhinocladiella*, *Sporothrix* czy *Leptographium*. Do tej pory w Europie wykazano 38 gatunków grzybów powiązanych z kornikiem drukarzem. Grzyby te reprezentują przede wszystkim rodzaj *Grosmannia* ze stadium

anamorficznym *Leptographium* oraz rodzaj *Ophiostoma*. W Polsce w powiązaniu z kornikiem drukarzem wykryto do tej pory 15 gatunków grzybów, oraz dwa taksony zidentyfikowane do poziomu rodzaju (tab. 5). W naszym kraju wyizolowane z chrząszczy i żerowisk kornika drukarza zespoły grzybów są w dużej mierze zbliżone pod względem składu gatunkowego i udziału ilościowego poszczególnych gatunków do zespołów grzybów towarzyszących innym gatunkom korników występujących na świerku (Jankowiak i in. 2009). Wyniki polskich badań są w tym zakresie zgodne z rezultatami uzyskanymi w innych krajach (Kirisits 2004), choć ostatnie badania przeprowadzone w krajach skandynawskich wskazują, że kornik drukarz może mieć w tych rejonach nieco odmiennych towarzyszy (Linnakoski i in. 2012). Do najczęstszych grzybów towarzyszących kornikowi drukarzowi w naszym kraju należą: *Grosmannia penicillata*, *Ophiostoma ainoae*, *Ophiostoma bicolor*, *Grosmannia piceiperda*, *Ophiostoma piceae* i *Ceratocystis polonica* (fot. 22 B–H) (Jankowiak 2004, 2005; Jankowiak i in. 2009). Dodatkowo w Polsce oraz innych krajach kornikowi drukarzowi stosunkowo pospolicie towarzyszy grzyb podstawkowy – *Gloeocystidium ipidophilum* (Siemaszko 1939; Jankowiak 2005; Kirisits 2010).

Tabela 5. Grzyby siniznowe towarzyszące kornikowi drukarzowi w Europie oraz w różnych rejonach Polski

Gatunek grzyba	Europa ^{1,2}	Polska	
		połud. ³⁻⁵	pn.-wsch. ^{6,7}
1	2	3	4
<i>Ceratocystiopsis alba</i> (DeVay, R.W. Davidson & W.J. Moller) H.P. Upadhyay	+	+	
<i>Ceratocystiopsis minuta</i> (Siemaszko) Upadhyay & Kendrick	+	+	+
<i>Ceratocystis norvegica</i> J. Reid & Georg Hausner	+		
<i>Ceratocystis polonica</i> (Siem.) C. Moreau	+	+	+
<i>Graphium fimbriisporum</i> (Morelet) K. Jacobs, T. Kirisits & M.J. Wingf.	+	+	+
<i>Graphium pseudormiticum</i> K. Jacobs, T. Kirisits & M.J. Wingfield	+		
<i>Graphium pycnocephalum</i> Grosm.	+	+	+
<i>Grosmannia cainii</i> (Olechow. & J. Reid) Zipfel, Z.W. de Beer & M.J. Wingf.	+		

¹ Kirisits (2004)

² Linnakoski i in. (2012)

³ Jankowiak (2004)

⁴ Jankowiak (2005)

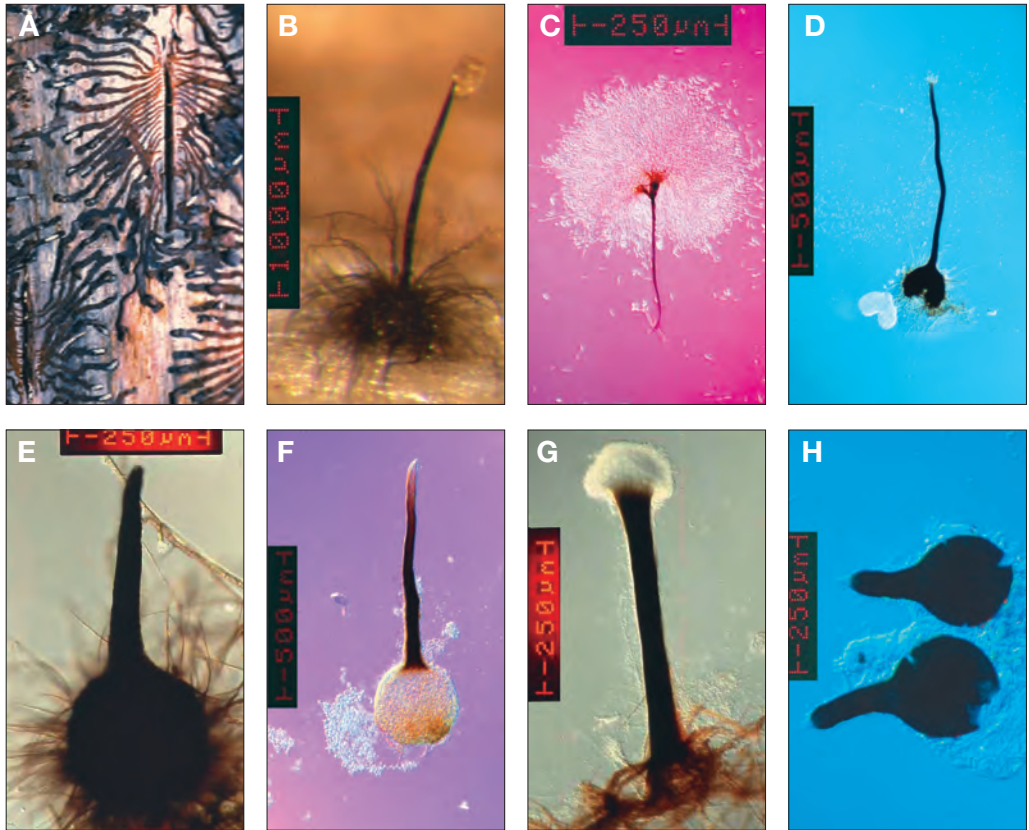
⁵ Jankowiak i in. (2009)

⁶ Jankowiak, Hilszczański (2005)

⁷ Kirisits (2010)

cd. tab. 5

1	2	3	4
<i>Grosmannia cucullata</i> (H. Solheim) Zipfel, Z.W. de Beer & M.J. Wingf.	+	+	
<i>Grosmannia olivacea</i> (Math.- Käärik) Zipfel, Z.W. de Beer & M.J. Wingf.	+		
<i>Grosmannia penicillata</i> (Grosmann) Goid	+	+	+
<i>Grosmannia piceiperda</i> (Rumbold) Goid.	+	+	+
<i>Grosmannia serpens</i> Goid.	+		
<i>Leptographium chlamydatum</i> K. Jacobs, M.J. Wingf. & H. Solheim	+		
<i>Leptographium euphyes</i> K. Jacobs & M. J. Wingf.		+	
<i>Leptographium lundbergii</i> Lagerb. & Melin	+		
<i>Leptographium taigense</i> Linnakoski, Z.W. de Beer & M.J. Wingf.	+		
<i>Ophiostoma ainoae</i> H. Solheim	+	+	+
<i>Ophiostoma araucariae</i> (Butin) de Hoog & R.J. Scheff.	+		
<i>Ophiostoma bicolor</i> Davids. & Wells	+	+	+
<i>Ophiostoma brunneo-ciliatum</i> Math.-Käärik	+		
<i>Ophiostoma canum</i> (Münch) Syd. & P. Syd.	+		
<i>Ophiostoma flexuosum</i> H. Solheim	+	+	+
<i>Ophiostoma floccosum</i> Math.-Käärik	+		
<i>Ophiostoma fuscum</i> Linnak., Z.W. de Beer & M.J. Wingf.	+		
<i>Ophiostoma ips</i> (Rumbold) Nannf.			+
<i>Ophiostoma japonicum</i> Yamaoka & M. J. Wingf.	+		
<i>Ophiostoma karelicum</i> Linnak., Z.W. de Beer & M.J. Wingf.	+		
<i>Ophiostoma minus</i> (Hedgc.) Syd. & P. Syd.	+		
<i>Ophiostoma neglectum</i> R. Kirschner & Oberw.	+		
<i>Ophiostoma piceae</i> sensu lato (Münch) H. & P. Sydow	+	+	+
<i>Ophiostoma piliferum</i> (Fr.) Syd. & P. Syd.	+		
<i>Ophiostoma pluriannulatum</i> (Hedgc.) Syd. & P. Syd.	+		
<i>Ophiostoma saponiodorum</i> Linnak., Z.W. de Beer & M.J. Wingf.	+		
<i>Ophiostoma stenoceras</i> (Robak) Nannf.	+		
<i>Ophiostoma tapionis</i> Linnak., Z.W. de Beer & M.J. Wingf.	+		
<i>Ophiostoma tetropii</i> Math.-Käärik	+	+	
<i>Pesotum fragrans</i> (Math.-Käärik) G. Okada & Seifert	+		
<i>Leptographium</i> spp.	+	+	+
<i>Ophiostoma</i> spp.	+		
<i>Pesotum</i> spp.	+	+	+



Fot. 22. A – sine przebarwienie drewna spowodowane przez *Ceratocystis polonica*; B–G – najczęstsze formy owocników wytwarzane przez grzyby związane z kornikiem drukarzem w Polsce: B – otocznia grzyba *Ceratocystis polonica* wytworzona w żerowisku, C – stadium konidialne typu *Leptographium* wytworzone przez *Grosmannia penicillata*, D – otocznia grzyba *Ophiostoma ainoae*, E – otocznia grzyba *Grosmannia piceiperda*, F – otocznia grzyba *Ophiostoma bicolor*, G – stadium konidialne typu *Pesotum* wytworzone przez *Ophiostoma piceae*, H – otocznia grzyba *Ceratocystiopsis minuta* (T.K.)

Grzyb *G. penicillata* jest w Europie pospolitym gatunkiem powiązaniem głównie z kornikiem drukarzem (Kirisits 2004). W Polsce sporadycznie towarzyszy także *Pityogenes chalcographus* (L.), *Hylurgops palliatus* (Gyll.), *Ips amitinus* Eichh. oraz *Polygraphus poligraphus* (L.) (Jankowiak i in. 2009). Grzyb ten charakteryzuje się niskim stopniem agresywności w stosunku do świerka pospolitego (Horntvedt i in. 1983).

Ophiostoma bicolor jest, obok *G. penicillata*, najczęściej wyodrębnianym z żerowisk kornika drukarza gatunkiem grzyba, zarówno w Polsce (Jankowiak 2005; Jankowiak i in. 2009), jak i innych rejonach Europy (Kirisits 2004; Linnakoski i in. 2012).

Jest on stosunkowo rzadko stwierdzany w powiązaniu z innymi kornikami rozwijającymi się na świerku, z wyjątkiem *I. amitinus*. Dlatego gatunek ten należy uznać za specyficznego towarzysza kornika drukarza. *Ophiostoma bicolor* odznacza się niskim stopniem agresywności (Horntvedt i in. 1983), jednak badania Jankowiaka (2005) pokazują, że grzyb ten w sprzyjających dla siebie warunkach (silnie nasłonecznione drzewa) może występować bardzo często i podobnie jak *C. polonica* zasiedlać głębsze warstwy drewna bielastego.

Ophiostoma ainoae jest gatunkiem grzyba licznie występującym w żerowiskach wielu gatunków korników żyjących na świerku w różnych krajach Europy (Kirisits 2004; Linnakoski i in. 2012). W Polsce podstawowym wektorem dla tego grzyba wydaje się być *P. chalcographus* i *I. typographus* (Jankowiak 2005; Jankowiak i in. 2009). Grzyb ten jest gatunkiem mało ekspansywnym i nie ma zdolności kolonizowania głębszych warstw świeżego drewna przylegającego do żerowisk kornika drukarza (Solheim 1992).

Grosmania piceiperda, który towarzyszy kornikowi drukarzowi (Linnakoski i in. 2012), może być mylony z podobnym do niego gatunkiem – *G. europhioides* (E.F Wright & Cain) Zipfel, Z.W. de Beer & M.J. Wingf., który także jest wymieniany jako grzyb towarzyszący kornikowi drukarzowi. Większość opracowań traktuje te gatunki jako jeden, jednak ostatnie badania filogenetyczne wskazują, że są to dwa oddzielne gatunki (Zipfel i in. 2006). W Polsce *G. piceiperda* jest związany z wieloma gatunkami korników żerujących na świerku, głównie z *H. palliatus* i *Dryocotes autographus* (Ratz.) (Jankowiak i in. 2009). Opinie o patogeniczności *G. piceiperda* są dosyć rozbieżne. Większość badaczy skłania się jednak do poglądu, że *G. piceiperda* jest groźnym patogenem świerka, który przy masowym występowaniu może przyspieszać zamieranie świerków (Sallé i in. 2005).

Ophiostoma piceae jest rozpowszechniony w całej Europie i ma szeroki zakres roślin żywicielskich i wektorów (Linnakoski i in. 2012). Gatunek ten jest bardzo słabym patogenem świerka i należy go traktować jedynie jako sprawcę sinizny drewna (Krokene, Solheim 1998).

Ceratocystis polonica jest – obok *G. penicillata* i *O. bicolor*, grzybem ściśle związanym z kornikiem drukarzem. W Polsce workowiec ten był także sporadycznie stwierdzany w powiązaniu z innymi gatunkami korników występującymi na grubych gałęziach świerka (Jankowiak i in. 2009), a także na sośnie zwyczajnej zaatakowanej przez kornika drukarza (Jankowiak, Hilszczański 2005). Spośród wszystkich grzybów towarzyszących kornikowi drukarzowi *C. polonica* odznacza się najwyższą wirulencją w stosunku do świerka pospolitego (Kirisits 2004). Powszechnie uważa się, że wysoka agresywność *C. polonica* związana jest z jego adaptacją do życia w środowisku o niskiej koncentracji tlenu, przez co grzyb ten bardzo szybko zasiedla drewno bielaste świerków (Solheim 1993a). W związku z wysoką

wirulencją grzyba, część badaczy uważała wcześniej, że *C. polonica* odgrywa szczególnie ważną rolę w obumieraniu świerka, a Solheim (1993b) nawet sugerował, że *C. polonica* szczególnie często towarzyszy kornikowi w okresach gradacyjnych, zaś w okresach pogradacyjnych jest zastępowany przez mniej patogeniczne grzyby. Jednakże dotychczasowe badania wskazują, że gatunek ten cechuje się bardzo zmiennym występowaniem. W północno-wschodniej Polsce, Norwegii i niektórych rejonach Austrii stwierdzono liczne występowanie tego patogena, natomiast w byłej Czechosłowacji, Szwecji, Finlandii, Niemczech, Francji, Rosji oraz południowej Polsce grzyb ten nie został w ogóle stwierdzony bądź występował stosunkowo rzadko (Kirisits 2004; Jankowiak 2006; Linnakoski i in. 2012). Ten fakt wspiera pogląd, że kornik drukarz „nie oczekuje” pomocy od *C. polonica*. Dodatkowo, poza badaniami Solheima, nie ma żadnych innych dowodów na istnienie różnic w mykobiocie różnych populacji kornika drukarza różniących się liczebnością. Poza tym mechanizm, który mógłby wspierać potencjalne zmiany, nadal pozostaje nieznyany (Six, Wingfield 2011; Linnakoski i in. 2012). Pomimo braku jednoznacznych dowodów na istotną rolę *C. polonica* w zamieraniu świerka należy przypuszczać, że grzyb ten w okresach swojego masowego pojawu, w znaczący sposób może przyspieszać wydzielenie się świerka.

Obecnie uważa się, że za zmiany w składzie gatunkowym i ilościowym grzybów związanych z kornikiem drukarzem odpowiada szereg rozmaitych czynników. Należą do nich m.in. zastosowana metodologia badań i odrębność regionalna wynikająca z warunków środowiska geograficznego oraz form prowadzenia gospodarki leśnej. Wiele wskazuje na to, że najważniejszym czynnikiem wpływającym na częstość występowania niektórych grzybów są odmienne cechy klimatu, a zwłaszcza inna temperatura powietrza. Otóż niektóre badania wykazały, że grzyby różnią się zasadniczo szybkością wzrostu, która zależy od temperatury, ponieważ każdy gatunek ma własną optymalną temperaturę wzrostu (Linnakoski i in. 2012). Temperatura otoczenia może więc w pewnym sensie różnicować skład grzybów przenoszonych przez korniki (Six, Bentz 2007).

Szkodliwa działalność grzybów związanych z kornikiem drukarzem jest ważna także w aspekcie ekonomicznym. Grzyby te, barwiąc drewno, powodują znaczne obniżenie jakości i wartości surowca drzewnego, co generuje ogromne straty materialne w leśnictwie i przemyśle drzewnym. Drewno świerka nie jest tak podatne na zasinienie jak drewno sosnowe, niemniej w przypadku masowego pojawu kornika drukarza może się pojawić problem zabezpieczania drewna przed tą chorobą. Sposoby ochrony żywych drzew przed sinizną powodowaną przez grzyby towarzyszące kornikowi drukarzowi są ograniczone. Wydaje się, że najwłaściwsze są działania profilaktyczne (np. dostosowanie składu gatunkowego do warunków siedliskowych, ograniczenie bazy pokarmowej kornika czy terminowe pielęgnowanie

drzewostanów), zmierzające do ograniczenia bądź ustabilizowania liczebności populacji tego szkodnika. W niektórych przypadkach (cenne okazy, drzewa pomnikowe) można wykorzystać ochronę chemiczną, podobną do tej, którą stosuje się do zwalczania holenderskiej choroby wiązu. Metoda ta polega na wywierceniu w pniu otworów i wprowadzeniu do ich wnętrza fungicydu. Wydaje się jednak, że metoda ta, ze względu na dużą pracochłonność w leśnictwie będzie mało przydatna, zwłaszcza w terenach górskich. Innym rozwiązaniem może być hodowla drzew odpornych na zasiedlenie przez *C. polonica* i inne grzyby przenoszone przez kornika drukarza. Stwierdzono, że odporność świerków wiąże się przede wszystkim ze składem i zawartością fenoli w łyku drzew (Brignolas i in. 1998; Lieutier i in. 2003a). Dotychczas osiągnięte wyniki nie znalazły jednak szerszego zastosowania praktycznego. Grzyby związane z kornikiem drukarzem najintensywniej kolonizują drewno podczas prac pozyskaniowych, przechowywania i transportu surowca drzewnego. Dlatego w celu zabezpieczenia drewna przed sinizną należy stosować ogólnie znane sposoby ochrony drewna przed tą chorobą zarówno w lesie, jak i w składnicach. Są to m.in. zabiegi organizacyjno-techniczne (rytmiczne dostawy, zimowe i wczesnowiosenne pozyskanie, szybkie usunięcie i przetarcie surowca drzewnego, staranne pozyskanie i zrywka, minimalizujące powstawanie powierzchni z odsłoniętym białym, umieszczanie wyrobionego i ułożonego już w mygły surowca w przewiewnych miejscach), naturalne metody ochrony (szybkie wysuszenie drewna do wilgotności około 20–22% lub nawilżanie drewna do wilgotności powyżej 80%) i chemiczne metody ochrony (zabezpieczenie preparatami miejsc narażonych na gwałtowny rozwój grzybów, tj. powierzchni pozbawionej kory oraz wyrobionego surowca). Metodę chemiczną na większą skalę można także zastosować w sytuacjach wyjątkowych, np. klęski żywiołowej spowodowanej przez wiatr. W tym przypadku warto rozważyć prewencyjne opryski całych powalonych drzew. Wśród czynników decydujących o zasiedleniu drewna przez grzyby siniznowe niezwykle ważny wydaje się czas przechowywania drewna w lesie. Otóż badania austriackie wskazują, że dla drewna świerkowego maksymalny czas między ścinką drewna a jego wywozem wynosi: w lecie trzy tygodnie, a zimą około 15 tygodni (Friedl 2004). Warto nadmienić, że Kozakiewicz (2000) zaleca także podsuszanie drewna na pniu poprzez obrączkowanie (na co najmniej sześć tygodni przed ścinką drzew) bądź przyspieszanie wysychania drewna poprzez pozostawienie ściętego drzewa z koroną.

Jak wynika z przedstawionych informacji, wiedza o związkach kornika drukarza z grzybami oraz o roli, jaką odgrywają one w procesie zasiedlania drzew, jest obszerna. Nadal jednak istnieje szereg zagadnień wymagających dalszych badań, zwłaszcza w obliczu zmian klimatycznych, które bezpośrednio oddziałują na zachowanie owadów (np. zmiany w strategii zimowania). Nie wiadomo, jak te zmiany wpłyną na wzajemne relacje pomiędzy owadami a grzybami.



6. Czynniki stymulujące rozród kornika drukarza

6.1. Cechy siedliska i drzewostanu

Wojciech Grodzki

Dynamika liczebności kornika drukarza pozostaje w związku z warunkami środowiskowymi, w których dana populacja funkcjonuje. W literaturze europejskiej znaleźć można wiele prac świadczących o próbach zdefiniowania cech wskazujących na istnienie warunków, w których dochodzić może do rozrodu kornika drukarza w następstwie zwiększonej podatności drzewostanu wynikającej z jego szczególnych cech lub określonych warunków siedliska. Te ostatnie rozumieć jednak należy w szerszym kontekście, obejmującym także położenie na określonej wysokości nad poziomem morza oraz ekspozycji, co ma szczególne znaczenie w warunkach górskich. Zdaniem Kuli (1992) na dynamikę wydzielania się posuszu świerkowego w Górach Kruszcowych wpływał nie tylko stopień uszkodzenia drzewostanów, ale także siedliskowy typ lasu, wiek i zwarcie drzewostanu oraz jego położenie (wysokość n.p.m. i ekspozycja).

Analizy regresji wielokrotnej wykonane przez Nefa (1994) oraz Dutilleula i in. (2000) wykazały, że w warunkach belgijskich zawartość w glebie składników odżywczych takich jak azot, fosfor i magnez wywiera istotny wpływ na podatność drzew na zasiedlenie przez *I. typographus*. Kula (1992) wyróżnił typy siedliskowe lasu (wg czeskiej typologii: kwaśna świerczyna bukowa i buczyna świerkowa oraz kwaśna buczyna jodłowa), w których stwierdził większe niż w innych wydzielanie się posuszu. Zdaniem Lexera (1995, 1997), na prawdopodobieństwo wystąpienia ataku ze strony kornika drukarza wpływają warunki wilgotnościowe (dostępność wody w glebie), a także ekspozycja (zwłaszcza południowa i zachodnia), udział świerka i trend jego przyrostu.

Analiza przestrzennego rozmieszczenia zasiedlonego posuszu w Górach Kruszcowych podczas gradacji kornika drukarza w latach 80. ubiegłego wieku wykazała, że nasilenie wydzielania się drzew zasiedlonych było najwyższe w strefie wysokości 500–600 m n.p.m. oraz w drzewostanach rosnących najwyżej – na wysokości 1000–1250 m n.p.m. (Kula 1992). Z kolei z badań przeprowadzonych w polskich Sudetach Zachodnich w okresie retrogradacji drukarza wynika, że osłabienie drzewostanów, wzmagające ich podatność na wzmożone występowanie kornika, było większe na stanowiskach położonych na wysokości ponad 800 m n.p.m.

(Grodzki 1995a). W Beskidzie Śląskim i Żywieckim (Nadl. Węgierska Górka) nasilenie wydzielania się posuszu świerkowego w okresie przez wybuchem gradacji kornika drukarza w roku 2003 było najwyższe w strefie poniżej 600 m n.p.m., natomiast w jej kulminacyjnej fazie w roku 2008 osiągało najwyższe wartości w strefach 801–1000 i ponad 1000 m n.p.m. (Grodzki 2010). Podobne narastanie agresywności kornika obserwowano w wyższych położeniach w Nadleśnictwie Ujsoły w latach 2003–2006 (Grodzki 2007a). Odmienna podatność świerczyn rosnących w strefach wysokościowych Sudetów i Karpat związana jest z oddziaływaniem odmiennych zespołów czynników predyspozycyjnych i inicjujących gradację w tych dwóch obszarach (Grodzki 2009b), jednak ostatecznie – mimo mniej sprzyjających warunków klimatycznych – w wyższych położeniach górskich obu regionów często dochodzi do gradacyjnych wystąpień kornika drukarza. Warto też zwrócić uwagę na fakt, że świerczyny wyższych położen Sudetów – zarówno w Polsce, jak i w ówczesnej Czechosłowacji – były w okresie poprzedzającym gradację silnie osłabione wskutek oddziaływania zanieczyszczeń przemysłowych i żerowania owadów liściożernych (Grodzki 1995). Natomiast zdrowotność świerczyn w niższych położeniach Karpat była obniżona wskutek choroby opieńkowej (Grodzki 2009b).

Uważa się, że drzewa rosnące na stokach eksponowanych na południe i zachód (nasłonecznione) są chętniej zasiedlane przez kornika drukarza, zwłaszcza w warunkach nagłego wzrostu insolacji (Lobinger, Skatulla 1996; Jakuš 1998b; Turčani i in. 2000). Podczas gradacji kornika drukarza w Sudetach Zachodnich w latach 80. ubiegłego wieku najbardziej osłabione, z masowym wydzielaniem się zasiedlonego posuszu, były jednak drzewostany położone na stokach eksponowanych na zachód i z tego względu szczególnie narażone na uszkodzenia aparatu asymilacyjnego wskutek oddziaływania imisji przemysłowych (Grodzki 1995a, 1997a). W warunkach Gór Kruszcowych najsilniejsze wydzielanie się drzew zasiedlonych miało miejsce na ekspozycjach południowych i południowo-wschodnich oraz północnych i północno-zachodnich (Kula 1992). Podobnie było w Tatrach na pograniczu polsko słowackim: największe nasilenie wydzielania się posuszu świerkowego zasiedlonego przez kornika drukarza miało miejsce na stokach o wystawach: południowej i południowo-wschodniej oraz zachodniej (Grodzki i in. 2006a). Także w Beskidzie Śląskim i Żywieckim w roku 2006 (kulminacja gradacji kornika) współczynnik nasilenia posuszu czynnego – NPC, obrazujący tempo ubywania drzew z drzewostanów wskutek zasiedlenia ich przez korniki, przybierał najwyższe wartości na ekspozycjach południowych i południowo-zachodnich (Branco i in. 2010). W warunkach górskich ekspozycja stoku odgrywa istotną rolę jako czynnik stymulujący rozród kornika drukarza, poprzez korzystny wpływ warunków termicznych na jego rozwój (Wermelinger, Seifert 1999). Kluczowym czynnikiem determinującym podatność (predyspozycję) drzew na atak kornika jest zatem ich nasło-

necznienie (*potential solar irradiation*), wpływające w sposób decydujący na warunki i tempo rozwoju kornika drukarza (Netherer, Nopp-Mayr 2005).

Jak już wcześniej wspomniano, istotną cechą drzewostanów wpływającą na możliwość rozrodu kornika drukarza jest udział świerka, będącego jego rośliną żywicielską, a także jego wiek. Netherer i Nopp-Mayr (2005) wymieniają obie te cechy wśród najważniejszych czynników branych pod uwagę przy ocenie podatności świerczyn na atak *I. typographus*. Niemieckie badania wykonane w drzewostanach uszkodzonych przez wiatr wykazały, że wyższy udział świerka w wieku ponad 70 lat w drzewostanie sprzyjał atakom kornika, a najbardziej podatne na ten atak były drzewostany w wieku ponad 100 lat (Becker, Schröter 2000). Wielkoobszarowe badania przeprowadzone we Francji po katastrofalnych wiatrołomach z 1999 roku (140 mln m³) wykazały, że intensywność zasiedlania świerków przez *I. typographus* i *P. chalcographus* była pozytywnie skorelowana ze średnim wiekiem drzew oraz z umiejscowieniem drzewostanu nad poziomem morza, a także z zagęszczeniem (udziałem) drzewostanów iglastych (Gilbert i in. 2005). W Tatrzańskim Parku Narodowym intensywność zamierania drzew zasiedlonych przez kornika drukarza w drzewostanach naturalnych wzrastała liniowo wraz z wiekiem świerka. Najwyższa była w świerczynach ponad 180-letnich (Grodzki i in. 2006a). Wysoki udział świerka w kompleksach leśnych, zwłaszcza w formie monokultur, stanowi czynnik sprzyjający powstawaniu gradacji kornika drukarza, natomiast występowanie gatunków liściastych jest czynnikiem ograniczającym, o czym świadczą np. duże różnice wielkości odłowów chrząszczy do pułapek feromonowych w takich drzewostanach (Grodzki 2007b).

Także w warunkach Beskidu Śląskiego i Żywieckiego za główne czynniki predyspozycyjne w procesie rozpadu świerczyn objętych gradacyjnym występowaniem kornika drukarza uznano duży udział świerka, zwłaszcza w drzewostanach w wieku ponad 100 lat (Grodzki 2010).

Wydawać by się mogło, że kornik drukarz wykazuje wybiórczość w stosunku do stanowiska biosocjalnego i długości korony drzew, które zasiedla i w których się rozmnaża. Badania wykonane w obszarze kłęski ekologicznej w Sudetach Zachodnich wykazały jednak, że owady z zespołu kornika drukarza zasiedlały drzewa z wszystkich klas biosocjalnych, przy czym najczęściej – drzewa panujące i współpanujące (35,1 i 26,8%), następnie opanowane i przygłuszone (18,6 i 10,3%); niski był natomiast udział w populacji zasiedlonych świerków drzew górujących – 7,2%, i wolnostojących – 2,1%. Rozkład ten był zbliżony do ogólnego udziału drzew w klasach biosocjalnych, jednak różnice w liczebności drzew pomiędzy klasami były mniejsze wśród drzew zasiedlonych niż w całej populacji obserwowanych drzew. Wśród zasiedlonych świerków najwięcej było drzew o koronie krótkiej (poniżej 1/3 długości strzały), których odsetek – 64,9% przewyższał znacznie ich udział

w całej populacji obserwowanych świerków. Rzadziej natomiast zasiedlane były drzewa o koronie dłuższej, co wskazuje na większą odporność takich drzew (Grodzki 1996b). Podobną prawidłowość zaobserwowano w świerczynach Gorczańskiego Parku Narodowego: drzewa zasiedlone przez korniki nie odbiegały od całej populacji obserwowanych świerków ani pod względem stanowiska biosocjalnego, ani też długości korony. Zasiedlane były drzewa wszystkich klas długości korony, przy czym najczęściej drzewa o koronie średniej – 1/2–1/3 długości strzały (41,7%), których udział w całej populacji także był największy (47,7%). Drzewa o koronie krótkiej (1/3 długości strzały) zasiedlane były nieco rzadziej (44,3%), a o koronie długiej (1/2 długości strzały) – najrzadziej (13,9% przypadków), zgodnie z rozkładem drzew w klasach biosocjalnych całej populacji (Starzyk i in. 2005). Jedyne wyniki uzyskane przez Zolubasa (2003) wskazują, że kornik drukarz preferuje drzewa współpajające (2 klasa Krafta).

Oczywistym jest, że czynnikiem stymulującym rozród korników jest obecność w drzewostanie drzew grubych, zapewniających im znaczną powierzchnię do założenia żerowisk i możliwość wyprowadzenia licznego potomstwa. Jest to wyraźnie widoczne we wczesnych fazach narastania liczebności populacji, kiedy preferowane są drzewa o znacznej grubości. W odniesieniu do *I. typographus* zostało to wykazane zarówno w przypadku drzew stojących (Lekander 1972), jak i wysokich, celowo utworzonych, tyłców (stojących, dolnych części strzał drzew, określanych angielskim terminem *high stumps* – „wysokie pniaki”) (Schroeder i in. 1999). Wprawdzie Jakuš (1998) stwierdził, że wielkość pierśnicy nie wpływa na udział i powierzchnię zasiedlonej kory ani liczbę nyz jajowych, jednak Weslien i Regnander (1990) odnotowali, że wraz ze zwiększaniem się pierśnicy wzrasta powierzchnia zasiedlonej kory przypadająca na jedno drzewo. Badania prowadzone w Skandynawii w ciągu dwóch lat bezpośrednio po wiatrołomie wykazały, że wśród zasiedlonych świerków udział tych o pierśnicy powyżej 46 cm był dwukrotnie wyższy, niż drzew o pierśnicy 10–30 cm, a frekwencja wgryzień *I. typographus* wzrastała wraz ze średnicą drzewa (Göthlin i in. 2000). Także obserwacje wykonane na wywrotach i złomach świadczą, że prawdopodobieństwo zasiedlenia i procent drzew zasiedlonych wzrasta wraz z pierśnicą powalonych drzew (Eriksson i in. 2005). Zolubas (2003) stwierdził, że świerki zasiedlone przez drukarza były wyższe, miały większą pierśnicę i grubszą korę niż egzemplarze niezasiedlone. Natomiast wyniki uzyskane w okresie retrogradacji kornika drukarza (w latach 1988–1994) w Sudetach Zachodnich wykazały, że przeciętna pierśnica drzew zasiedlonych przez kornika drukarza nie odbiegała zasadniczo od średniej dla całej populacji drzew w obserwowanych drzewostanach (Grodzki 1996b). Podobne wyniki uzyskano z Tatr: rozkład pierśnicy drzew zaatakowanych odpowiadał rozkładowi tej cechy w całej populacji (Grodzki i in. 2003). Także w warunkach kulminacji gradacji w Beskidach,

w 2006 roku, zasiedlane były drzewa wszystkich klas grubości (Branco i in. 2010). Wynika z tego, że – zgodnie z prawidłowościami opisanymi w rozdz. 5, w okresie wysokiej presji kornika drukarza na drzewostany jego preferencje co do rozmiarów zasiedlanych drzew ulegają znacznemu osłabieniu.

Dynamika przyrostu drzewostanów odzwierciedla okresowy stan stresu drzew wskutek działania różnych czynników (susza, żery owadów), aczkolwiek działanie tego typu czynników stresowych ujawnia się zwykle z pewnym opóźnieniem (Dobbertin 2005). Miało to miejsce np. w Sudetach po gradacji wskaźnicy modrzewianeczki *Zeiraphera griseana* (Hb.) w latach 1977–1993 (Grodzki 1998b), czy też w Tatrach – w następstwie suszy z początku lat 90. ubiegłego wieku (Grodzki i in. 2003a). Należałoby zatem oczekiwać, że obniżenie przyrostu, wynikające z osłabienia świerków, stanowić będzie zarazem wskaźnik ich zwiększonej podatności na atak kornika drukarza. Porównując jednak przyrost drzew zasiedlonych oraz sąsiednich, które nie zostały zaatakowane, nie stwierdzono bezpośredniego związku między obniżeniem przyrostu a podatnością drzewostanów na atak kornika (Grodzki 1998b; Grodzki i in. 2003a) lub zasiedleniem przez niego drzew (Christiansen, Huse 1980; Nef 1994).

Czynnikiem zwiększającym ryzyko wystąpienia gradacji kornika drukarza jest także fragmentacja drzewostanów, wskutek występowania tzw. efektu brzegowego (edge effect), związanego ze zwiększoną podatnością na atak kornika drzew rosnących na nagle odsłoniętych ścianach drzewostanu (Göthlin i in. 2000; Grodzki i in. 2006b).

6.2. Czynniki abiotyczne i antropogeniczne

Jerzy R. Starzyk

6.2.1. Czynniki abiotyczne

Wśród czynników abiotycznych stymulujących rozwój i rozród populacji kornika drukarza największe znaczenie mają: temperatura, opady atmosferyczne, warunki glebowe oraz uszkodzenie drzewostanów świerkowych przez wiatr i śnieg, które znacznie powiększają jego bazę pokarmową. Często czynniki te współdziałają, powodując gwałtowne zmiany liczebności populacji, a ich wpływ może być bezpośredni lub pośredni – poprzez roślinę żywicielską, jaką jest świerk.

Ponieważ owady są organizmami zmiennocieplnymi (poikilotermicznymi), temperatura środowiska wywiera duży wpływ na ich rozród, rozwój, przeżywalność, liczebność, aktywność, orientację i rozprzestrzenienie (Szujecki 1983). Każdy gatunek, a także każde jego stadium rozwojowe (jajo, larwa, poczwarka, imago), ma określone temperatury efektywne, mieszczące się między dolnym a górnym pro-

giem rozwojowym. Im wyższa jest temperatura efektywna, tym szybszy jest rozwój owada, co oznacza skrócenie długości jego rozwoju. Zależność szybkości rozwoju od temperatury wyraża linia prosta, a zależność długości rozwoju od temperatury – linia hiperboliczna (Szujecki 1983).

Badania przeprowadzone przez wielu autorów wykazały, że podwyższenie temperatury środowiska w ciągu sezonu wegetacyjnego powyżej średniej długookresowej powoduje zwiększenie liczby generacji kornika drukarza nawet do trzech głównych oraz dwóch siostrzanych (Skuhravý 2002). Wysokie temperatury powietrza w okresie wiosny przedłużają okres rójki i składania jaj oraz przyspieszają ich rozwój (Schimitschek 1947, 1949; Merker 1952; Schwerdtfeger 1953). W takich warunkach termicznych bardzo często dochodzi do gradacji kornika drukarza. Wermeinger i Seifert (1999) stwierdzili, że w warunkach laboratoryjnych samice *Ips typographus* składają jaja przy temperaturze w przedziale 12–33°C, a maksymalny wzrost liczebności populacji następuje, gdy temperatura dochodzi do 28°C. Natomiast przy temperaturze powyżej 30°C następuje gwałtowne zahamowanie wzrostu liczebności populacji. Według Bakke (1992) istnieje korelacja między wielkością odłowów chrząszczy kornika drukarza do sztucznych pułapek feromonowych a temperaturą w okresie maj – czerwiec poprzedniego roku. Natomiast niskie temperatury w okresie zimy, zwłaszcza utrzymujące się przez dłuższy czas, mogą zredukować liczebność populacji kornika drukarza, zwłaszcza w stadium larwalnym i poczwarkowym, które są mniej odporne w porównaniu ze stadium imago.

Jeżeli podwyższone temperatury utrzymują się w ciągu kilku kolejnych lat, zwłaszcza w okresie wiosennym (kwiecień – czerwiec), kiedy chrząszcze opuszczają miejsca zimowania, wówczas powstają warunki sprzyjające rozwojowi gradacji. Stymulujące dla rozwoju gradacji są również podwyższone temperatury w okresie od lipca do września, natomiast wpływ temperatur w miesiącach jesiennych i zimowych jest niewielki (Skuhravý 2002). Tego typu warunki termiczne notowano wielokrotnie podczas gradacji kornika drukarza w XIX i XX wieku w wielu rejonach Europy (Schimitschek 1949; Merker 1952; Schwerdtfeger 1953).

Ważnym czynnikiem stymulującym rozród populacji kornika drukarza są również opady atmosferyczne, których wpływ jest głównie pośredni – poprzez roślinę żywicielską, a w mniejszym stopniu również bezpośredni. W okresie intensywnych opadów deszczu w górach (Beskid Żywiecki, Babiogórski Park Narodowy) obserwowano wymywanie dużych ilości zimujących tam chrząszczy ze ściółki i wierzchnich warstw gleby mineralnej (dane niepublikowane autora). Świerk pospolity, ze względu na płaski system korzeniowy, jest szczególnie wrażliwy na obniżenie poziomu wód gruntowych zwłaszcza w okresie suszy w okresie wegetacyjnym. Prowadzi to do zaburzeń stanu fizjologicznego drzew i wszystkich ich procesów życiowych w komórkach. Między innymi ciśnienie osmotyczne w komórkach łyka

drzew obniża się do około 6,5 atmosfer (według Kraemera, za Capeckim 1967), co w konsekwencji prowadzi do licznego lub masowego ich zasiedlenia przez kornika drukarza. Według Tesche 1989 (za Pisek i Winkler 1989) stres suszy zaczyna się u świerka już przy utracie 5% wody, a definitywne obumieranie tkanek – przy utracie 65% wody.

W środkowej Europie susza pojawia się przeciętnie co 4–5 lat, a susza szczególnie dotkliwa co 10–11 lat (Schmidt-Vogt 1989). W Polsce największe szkody z powodu suszy są notowane na wschodnich i południowo-wschodnich brzegach drzewostanów świerkowych (Modrzyński 1998). Oprócz suszy w okresie wegetacyjnym (susza atmosferyczna i glebowa) bardzo groźna dla świerka jest również susza zimowa, mająca miejsce podczas długotrwałych silnych mrozów. Do suszy zimowej dochodzi przy spadku temperatury do -40°C , gdy powierzchnia ziemi jest przykryta niewielką warstwą śniegu (10–15 cm). Wiosną śnieg szybko topnieje, a powstająca woda również szybko odpływa (Skuhrový 2002).

Wielu badaczy uważa, że okresowe susze w środkowej Rosji są jedną z głównych przyczyn osłabienia drzewostanów świerkowych, w których następnie dochodzi do rozwoju gradacji kornika drukarza na rozległych obszarach.

Uszkodzenia drzewostanów świerkowych powodowane przez silne, huraganowe wiatry uważane są za jedną z głównych przyczyn powstawania gradacji kornika drukarza zarówno w górach (Capecki 1978, 1981), jak i na niżu Polski (Kaweczka, Gutowski 1988; Gutowski, Kubisz 1995; Bruchwald, Dmyterko 2012). Jak wynika z dotychczasowych badań, istnieje związek przyczynowo-skutkowy między powstawaniem wiatrowałów i wiatrołomów a gradacjami kornika drukarza, przy czym zjawiska te powtarzają się cyklicznie (Grodzki, Guzik 2009). Niekiedy jednak zdarza się, że pomimo obecności wiatrołomów i śniegołomów nie dochodzi do gradacji tego szkodnika (Grodzki, Guzik 2009).

Szkody od wiatru i śniegu występują szczególnie często w górskich drzewostanach świerkowych lub ze znacznym udziałem świerka (Capecki 1969, 1978; Bzowski, Dziewolski 1973; Grodzki, Starzyk 2004; Koreń 2005; Starzyk i in. 2005; Grodzki i in. 2006a, b; Grodzki, Guzik 2009). Kornik drukarz, a także inne owady kambiofagiczne znajdują tam szczególnie korzystne warunki rozwoju (Grodzki, Guzik 2009). Często wzrost liczebności jego populacji następuje już w pierwszym roku po powstaniu szkód (Gutowski, Kubisz 1995). Korniki mogą wykorzystywać drzewa powalone i złamane jako bazę rozrodu nawet w drugim lub trzecim roku po wystąpieniu szkód (Forster 1998; Göthlin i in. 2000; Lindelöw, Schroeder 2001a; Grodzki i in. 2006b). Należy zaznaczyć, że kolejne pokolenia korników atakują następnie sąsiednie drzewostany najbardziej intensywnie w strefie od około 15 m od ściany lasu do jego wnętrza (Peltonen 1999). Migracja kornika drukarza z grupy kilkunastu zaatakowanych świerków na sąsiednie drzewostany nie zawsze ma miejsce.

Huragany lub bardzo silne wiatry (np. wiatr halny) powodują masowe obalanie lub łamanie świerków (głównie w dolnej części strzały) i powstawanie wiatrowałów i wiatrołomów. Natomiast na skutek obfitych opadów śniegu, okiści i szadzi powstają śniegowalały oraz jest odłamywana górna część pnia w strefie korony (śniegołomy). Osłabienie drzew i drzewostanów świerkowych, również stymulujące rozród populacji kornika drukarza, jest skutkiem naderwania systemów korzeniowych drzew, co zmniejsza intensywność pobierania z gleby wody i rozpuszczonych w niej soli mineralnych.

Rozwojowi populacji kambiofagów sprzyja także przerwanie zwarcia drzewostanów przez wiatr. Dalszy proces rozpadu fragmentów świerczyn odbywa się już przy znaczącym udziale kornika drukarza i gatunków towarzyszących (Starzyk i in. 2005). Dynamika przebiegu gradacji kambiofagów zależy głównie od czynników naturalnych (głównie mikroklimatycznych), ale w pewnym stopniu też od podejmowanych działań gospodarczych (Grodzki, Guzik 2009).

6.2.2. Czynniki antropogeniczne

Czynnikiem stymulującym rozród populacji kornika drukarza, a także innych owadów kambio- i ksylofagicznych mogą być imisje przemysłowe, w tym również z dużych odległości, oraz zanieczyszczenia pochodzące z zakładów komunalnych (Grodzki 1995b). Zawarte w nich substancje oddziałują negatywnie na wszystkie elementy ekosystemu leśnego, w tym również zakłócają procesy fizjologiczne zachodzące w drzewach (Michalski 1998b). Na populacje kornika drukarza wpływają głównie pośrednio, poprzez osłabienie drzew będących dla korników materiałem lęgowym. Świerk pospolity jest jednym z najbardziej wrażliwych gatunków drzew na oddziaływanie ekshalatów przemysłowych (Modrzyński 1998).

Najczęściej w skład imisji przemysłowych wchodzi: dwutlenek siarki, tlenki azotu, chloru i fluoru, a także metale ciężkie, takie jak chrom, ołów i inne (Skuhřavý 2002). Dwutlenek siarki, w postaci kwaśnych opadów (głównie kwasu siarkowego), nie tylko toksycznie oddziałuje na aparat asymilacyjny świerków, ale również powoduje silne zakwaszenie gleby (często pH gleby wynosi około 4,2 zamiast 5,6). Konsekwencją tego jest uwalnianie jonów glinu (Al^{3+}) oraz nagromadzenie metali ciężkich, takich jak: rtęć, ołów, kadm i cynk. Powoduje to z kolei obumieranie włóśników korzeniowych i drobnych korzeni oraz zahamowanie wzrostu i rozwoju całego systemu korzeniowego (Göransson, Eldhuset 1991). Zakwaszenie gleby przyczynia się także do wypłukiwania magnezu, potasu i innych pierwiastków ważnych dla funkcji życiowych świerka (Schmidt-Vogt 1989).

Na skutek długotrwałego oddziaływania emisji przemysłowych następuje też stopniowe przerzedzenie drzewostanów świerkowych, co z kolei stwarza warunki sprzyjające do masowych pojawów *Ips typographus*.

Do powstania gradacji kornika drukarza może dojść na skutek nagłej zmiany warunków mikroklimatycznych (głównie temperatury i światła). Reakcją na wzrost ilości światła i wzrost temperatury na zrębach zupełnych jest zwiększenie liczby generacji *I. typographus*. Również zręby kulisowe, stosowane w przeszłości w górskich drzewostanach świerkowych, stwarzały warunki mikroklimatyczne dla rozwoju kornika drukarza znacznie korzystniejsze, aniżeli panujące pod okapem drzewostanu (Szujewski 1983). Na wzrost liczebności populacji kornika wpływają też inne błędy gospodarcze, jak np. pozostawianie dużych ilości nieokorowanych złomów i wywrotów oraz zasiedlonych drzew stojących, błędy w prowadzeniu zabiegów melioracyjnych i inne.

6.3. Gradacje foliofagów i patogeny

Andrzej Kolk

Śpośród czynników biotycznych stymulujących rozwój gradacji kornika drukarza największe znaczenie mają gradacje foliofagów i epifity patogenów korzeni. Na północy Polski największe szkody i straty w drzewostanach świerkowych spowodowała gradacja brudnicy mniszki *Lymantria monacha* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) w latach 1978–1984 (Śliwa 1989), a w południowej Polsce wskaźnicy modrzewianeczki *Zeiraphera griseana* Hb. (Lepidoptera: Tortricidae) w Sudetach (Capecki i in. 1989) oraz zasnuj *Cephalcia* spp. (Hymenoptera: Pamphiliidae) w Karpatach w latach 1977–1984 (Capecki 1982; Honowski, Huflejt 1988).

Defoliacja (zarówno powodowana przez czynniki abiotyczne, jak też wskutek żerowania owadów foliofagicznych) stymuluje rozród kornika drukarza w sposób pośredni. Wskutek utraty części aparatu asymilacyjnego następuje osłabienie drzew. Drzewa takie mają ograniczone zdolności obronne, wobec czego do udanego ich zasiedlenia wystarczający jest atak mniejszej, niż w przypadku drzew silnych i zdrowych, liczby chrząszczy. Wzrost dostępności potencjalnego materiału lęgowego w postaci osłabionych świerków staje się bezpośrednią przyczyną narastania liczebności populacji kornika, który zaczyna atakować coraz silniejsze drzewa (p. rozdz. 5). Zwykle jednak do wybuchu gradacji przyczyniają się działające równocześnie inne czynniki, np. warunki pogodowe.

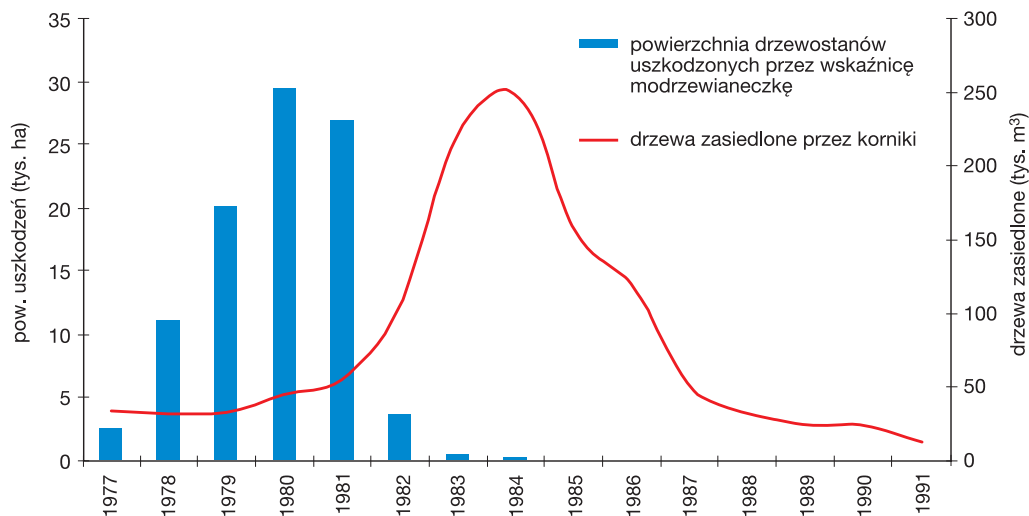
W latach 1978–1983 największe zagrożenia drzewostanów świerkowych spowodowała gradacja brudnicy mniszki *L. monacha*. Rozpoczęła się ona w północnej Polsce w 1978 roku i trwała 5 lat (Śliwa 1989). Brudnica mniszka zaatakowała około

50% ogólnej powierzchni drzewostanów świerkowych w północnych regionach kraju. Łączna powierzchnia zwalczania szkodnika w tych drzewostanach kształtowała się następująco: RDLP Gdańsk – 92 083 ha, RDLP Olsztyn – 42 585 ha, RDLP Białystok – 6653 ha. Świerk jest gatunkiem bardzo wrażliwym na utratę igliwia. W normalnych warunkach zmienia uiglenie co 5–7 lat. Świerki uszkodzone w czasie gradacji w stopniu silnym najczęściej zamierały. Natomiast drzewa, które utraciły około 50% igieł, próbowały przez kilka kolejnych lat odtworzyć zniszczony aparat asymilacyjny, jednak przeważnie były ponownie opanowywane przez kornika drukarza i gatunki towarzyszące (Śliwa 1989). Z terenowych ocen, jakie przeprowadzono w rejonach gradacji brudnicy mniszki w latach 1978–1984, wynikało, że w wyniku słabej regeneracji igliwia na uszkodzonych drzewach (głównie świerkach) na terenie trzech analizowanych RDLP wycięto zamarłe drzewostany na łącznej powierzchni około 35 tys. ha.

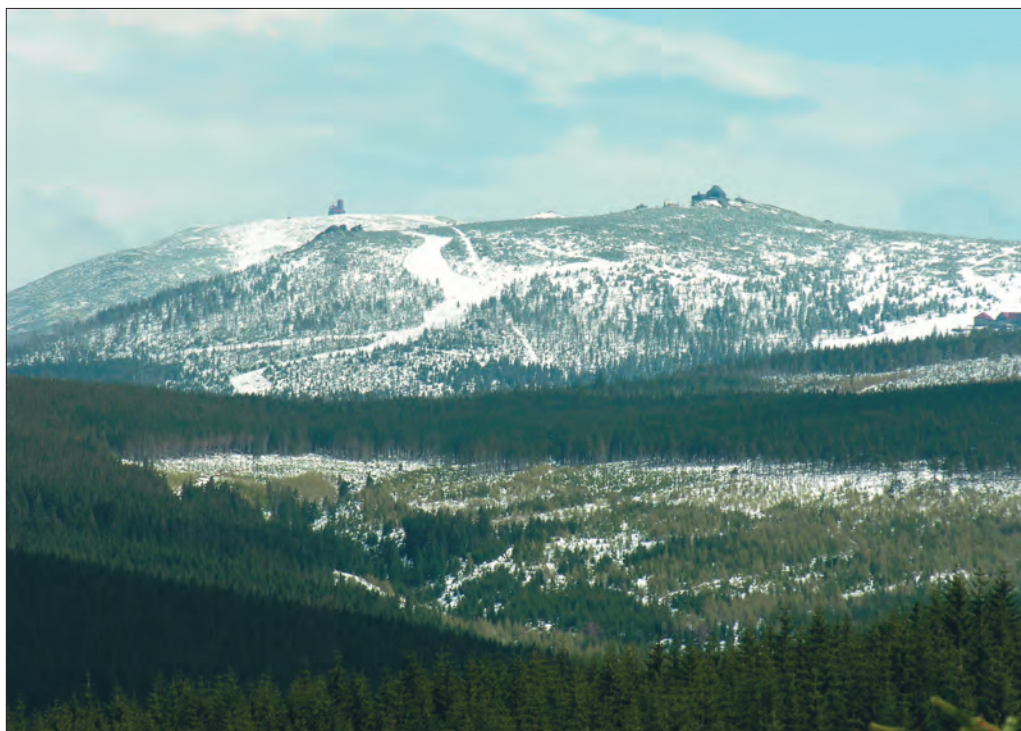
Podobny mechanizm, tzn. zwiększenie podatności drzew o wyższym stopniu defoliacji na atak kornika, obserwowano także w pierwszej połowie lat 90. XX wieku w północno-wschodniej Polsce (Podgórski, Wolski 1996). Występowanie szkodników nękających drzewostany świerkowe, takich jak zawodnica świerkowa *Pristiphora abietina* (Christ.) czy zwójka gniazdówka *Epinotia tedella* (Clerck), poprzez silną defoliację przyczyniło się do zamierania drzew opanowanych przez kornika drukarza i gatunków mu towarzyszących.

Jak już wspomniano, w latach 1977–1984 w drzewostanach świerkowych południowo-zachodniej Polski (w Sudetach Zachodnich i Środkowych) miało miejsce masowe wystąpienie wskaźnicy modrzewianeczki *Z. griseana* (Capecki i in. 1989; Capecki, Grodzki 1998). Gradacja, której kulminacja przypadła na rok 1980, objęła obszar ponad 31 tys. ha drzewostanów świerkowych. Wskutek silnego uszkodzenia aparatu asymilacyjnego świerków wcześniej osłabionych przez długotrwałe działające imisje przemysłowe (Grodzki 1995a, b), w wyższych partiach Gór Izerskich i Karkonoszy (fot. 23) rozwinęła się dynamiczna gradacja kornika drukarza. Rozród kornika stymulowany był dodatkowo przez sprzyjające jego rozwojowi warunki pogodowe, suszę i szkody od wiatru. Gradacja sudecka jest modelem przykładowym ilustrującym związek między uszkodzeniami przez foliofagi a gradacyjnym wystąpieniem kornika drukarza (ryc. 5).

W tym samym okresie w kilku rejonach Karpat – w Gorcach, Beskidzie Sądeckim i Śląskim, doszło do masowych pojawów owadów foliofagicznych, zwłaszcza zasnujki wysokogórskiej *Cephalcia fallenii* (Dalm.) (Capecki 1982; Honowski, Huflejt 1988). W ich następstwie doszło do lokalnych gradacji kornika drukarza, które objęły przede wszystkim świerczyny w masywie Radziejowej (Zawada 1994) i w świeżo utworzonym Gorczańskim Parku Narodowym (Capecki 2002; Capecki, Starzyk 2006). Uszkodzenia spowodowane cyklicznym (od 1982 roku, co 3–5 lat)



Ryc. 5. Przebieg gradacji kornika drukarza (miąższość drzew zasiedlonych) w następstwie uszkodzenia drzewostanów żerem gąsienic wskaźnicy modrzewianeczki w Sudetach Zachodnich



Fot. 23. Wylesienia w Karkonoszach powstałe wskutek gradacji wskaźnicy modrzewianeczki i kornika drukarza w 2005 roku (W.G.)

żerowaniem zasnuj są jedną z pośrednich przyczyn gradacji kornika i rozrodu drzewostanów w Beskidzie Śląskim i Żywieckim (Szabla 2009).

Podobnie jak owady liściożerne, także patogeny korzeni wpływają na możliwości rozrodu kornika drukarza w sposób pośredni. Skutkiem oddziaływania patogenów na świerki jest pogłębienie ich osłabienia, które przyjmuje postać chroniczną, w sposób oczywisty zwiększając predyspozycję drzew na zasiedlenie przez korniki. W Polsce występowanie huby korzeni i opieńki powodujących zgniliznę korzeni w drzewostanach świerkowych jest bardzo częste i pokrywa się przestrzenią z rejonami gradacyjnego występowania kornika drukarza. Analizując gradację kornikową w Beskidzie Śląskim i Żywieckim przez pryzmat koncepcji chorób lasu, występowanie patogenów korzeni należy uznać za czynnik predyspozycyjny i współuczestniczący w tym procesie (Grodzki 2010). W Beskidach stwierdzono bowiem trzy gatunki grzybów z tej grupy: *Heterobasidion parviporum*, *Armillaria cepistipes* i *A. ostryae*, których zasięg wysokościowy systematycznie wzrasta, sięgając do około 900 m n.p.m. (Żółciak i in. 2009). Badania nad bezpośrednim związkiem chorób korzeni na zasiedlenie drzew przez kornika drukarza nie dały jednoznacznych wyników (Christiansen, Huse 1980; Jankovský i in. 2003), a wyjaśnienie tego zagadnienia wymaga dalszych badań.



7. Historia gradacji kornika drukarza

Wojciech Grodzki, Jacek B. Michalski

7.1. Gradacje w Polsce

W 1998 roku ukazała się obszerna monografia pt. „Biologia świerka pospolitego”, zawierająca m.in. rozdział omawiający gradacje kornikowe w okresie pięćdziesięciolecia 1949–1996 (Michalski 1998b). Rozdział niniejszy opracowany został w oparciu o informacje zawarte w tej monografii, uzupełnione o dane obejmujące okres 1997–2011. Historię gradacji w zakresie omówionym przez Michalskiego (1998) potraktowano bardziej skrótowo, natomiast skupiono się na charakterystyce ostatniego pięćdziesięciolecia (1962–2011), przyjmując zarazem nieco odmienny podział obszaru występowania świerczyn w Polsce na rejony.

Gradacje kornika drukarza i będące ich skutkiem zjawiska klęskowe oraz związane z nimi problemy nie są zagadnieniami nowymi i nieznanymi. Ciągną się one wiele setek lat. Najbardziej dotkliwe szkody powstały w wieku XVIII, kiedy gradacje dotknęły tak południe jak i północ kraju (Wolski 1966; Capecki 1986; Szwajkiewicz 1996; Michalski 1998b).

Okres rozbiorów Polski również nie był wolny od gradacji kornikowych. Do największych dochodziło w latach: 1808–1809, 1845–1858 i 1874–1878 (Wolski 1966; Michalski 1998b). Na północy Polski, na Warmii i Mazurach, gradacje notowano od czasu, gdy dążąc do zwiększenia i przyspieszenia przyrostu, przekształcono drzewostany rodzime na lite świerczyny, w dodatku założone z nasion obcego pochodzenia (Wolski 1966). Podobnie działo się w Sudetach i Karpatach, gdzie usuwano wielogatunkowe lasy naturalne (Capecki 1986), a zręby zupełne odnawiano świerkiem nie rodzimym, lecz pochodzącym z różnych terenów Europy. Tak powstały rozległe, lite drzewostany świerkowe dominujące w Sudetach (Capecki 1969) oraz w Karpatach, a głównie w ich części zachodniej (Szczepaniec 1925). W części Karpat wschodnich i w Górach Świętokrzyskich intensywne użytkowanie lasów mieszanых zastąpiono wyrębami częściowymi, wybiórczymi, zniekształcając niekiedy wyraźnie ich skład gatunkowy i strukturę (Capecki 1986). Obecnie na tych terenach dominuje jodła i buk.

Okres międzywojenny także nie był wolny od klęsk wywołanych przez kornika drukarza. Tuż po odzyskaniu niepodległości naszej Ojczyzny – w latach 1918–1922, doszło do gradacji w Puszczy Białowieskiej. W 1921 roku miąższość posuszu kor-

nikowego określano tam na 1 mln m³ na powierzchni około 20 tys. ha (Kałuba 1921; Mokrzecki 1922; Capecki 1993). Sytuacja taka była skutkiem rabunkowych zrębów prowadzonych przez Niemców w czasie I wojny światowej.

Także Karpaty i Góry Świętokrzyskie nie pozostały wówczas wolne od kłęskowych wystąpień korników. W Tatrach ucierpiały drzewostany, przez które przewaliły się wiatry halne, przyczyniając się do powstania masowych złomów i wywałów w latach 1921 i 1925, a w konsekwencji doszło tam do gradacji drukarza (Liberak 1925). W Beskidzie Śląskim w 1926 roku okiść i wiatry były przyczyną powstania 350 tys. m³ złomów w niepielęgowanych młodych świerczynach (Capecki 1986). Doszło do zwiększenia powierzchni występowania huby korzeni i choroby opieńkowej oraz do nasilenia tych chorób i rozrodu owadów kambiofagicznych rozwijających się na złomach (Capecki 1985). Słynna zima 1929 roku, o niespotykane niskich temperaturach (poniżej -30°C), spowodowała wielkie szkody w drzewostanach jodłowych i bukowych Karpat i Gór Świętokrzyskich, a także spotęgowała nadmierne występowanie kambiofagów.

Podczas II wojny światowej lasy znalazły się w stanie permanentnego zagrożenia ich zdrowotności i zdolności produkcyjnej. Sprzyjały temu zmienne warunki klimatyczne na naszych ziemiach, a także skład gatunkowy drzewostanów, które w większości były sztucznymi, pozbawionymi naturalnej odporności monokulturami świerka i sosny (Burzyński, Kozłowska 1997).

Powojenna sytuacja leśnictwa polskiego, przede wszystkim w zakresie ochrony lasu, była niezmiernie ciężka. Stan zdrowotny i sanitarny drzewostanów na północy i południu Polski był katastrofalny. Powodem była rabunkowa gospodarka okupanta niemieckiego i sowieckiego oraz skutki działań wojennych, a także następstwa groźnych w skutkach gradacji owadów. Olbrzymie tereny leśne były niedostępne, znajdowały się tam bowiem sowieckie bazy wojskowe, a ogromne połacie terenów były zaminowane. Nic dziwnego, że dochodziło do gradacji różnych gatunków korników na terenie całego kraju.

Pierwsza po wojnie gradacja na Warmii i Mazurach miała miejsce na przełomie lat czterdziestych i pięćdziesiątych XX wieku. Z powodu zaniedbań w czyszczeniu rowów melioracyjnych, kanałów i drenów doszło wówczas do znacznego podniesienia poziomu wód gruntowych. Stało się to przyczyną powolnego zamierania świerków, które objawiało się występowaniem suchoczubów drzew. Drzewostany na olbrzymim obszarze (83,6 tys. ha) znalazły się w stanie podwyższonej podatności na atak nie tylko kornika drukarza, ale i kornika zrosłozębnego *Ips duplicatus* (C.R. Sahlb.), a także towarzyszących im drobniejszych korników (Wolski 1966). Przebiegająca w tym samym okresie (1947–1951) gradacja brudnicy mniszki dodatkowo przyczyniła się do masowego rozrodu korników. W roku 1949, w szczy-

cie gradacji mniszki, pozyskano niemal 1 milion m³ drewna, z czego najwięcej przypadło na Puszcę Borecką.

Kolejne wystąpienie kornika drukarza, po zimie 1952/1953, miało miejsce zarówno w górach, jak i na Warmii i Mazurach. W drzewostanach wszystkich klas wieku na powierzchni prawie 67 tys. ha powstały śniegołomy, szacowane na 200 tys. m³ grubizny.

W drzewostanach Warmii i Mazur bardzo duże szkody wyrządził huragan o niepotykanej sile, który 17 stycznia 1955 roku przeszedł nad Polską. Silne wiatry wystąpiły ponownie w kwietniu i czerwcu tego samego roku, powodując ogromne szkody w osłabionych drzewostanach świerkowych, w postaci 1,5 mln m³ wywrotów i złomów (Wolski 1966). Rok 1956 przyniósł kolejne straty spowodowane przez wiatrołomy, powstałe w styczniu tego roku, wynoszące około 500 tys. m³.

Obszar północno-wschodniego zasięgu świerka to przede wszystkim teren obecnej RDLP⁶ Białostok. Mimo częściowo braku i niejednorodności dostępnych danych, można wyróżnić okresy narastającej lub wzmożonej frekwencji korników stanowiących zagrożenie dla świerczyn w tej części Polski. W 1958 roku w okręgu białostockim posusz kornikowy występował pojedynczo lub gniazdowo na powierzchni 13 716 ha, a jego miąższość wynosiła około 11 tys. m³.

Także na obszarze obecnych RDLP w Gdańsku i Toruniu są nadleśnictwa o znacznym udziale drzewostanów świerkowych, jednak w żadnym z nich do lat 60. XX wieku nie było gradacji kornika drukarza, a wydzielanie się posuszu utrzymywało się na stałym, niskim poziomie.

W latach powojennych na południu kraju również dochodziło do gradacji kornikowych. Jedną z najwcześniejszych i największych przeżyła administracja obecnej RDLP we Wrocławiu. Znaczne ilości drewna kopalniakowego, nieokorowane i ułożone w stosy, niewyrobiony materiał z okresu wojny oraz panująca susza, przy jednoczesnym braku ludzi do prac w lesie, przyczyniły się do gwałtownej gradacji kornika drukarza w latach 1944–1950. Kulminacja tej gradacji przypadła na rok 1949 (328 tys. m³ posuszu) (Capecki 1969). W latach 1946–1951 w Sudetach wycięto drzewa zasiedlone o miąższości 917 tys. m³ łącznie (Bilczyński 1958). Równocześnie duże straty wyrządziła gradacja drukarza w Karpatach (1944–1950), głównie w Beskidzie Małym (Capecki 1993). Przyczyną, podobnie jak w Sudetach, były zaniedbania gospodarcze, zaniechanie korowania surowca, a także szkody od wiatrów w 1945 roku i susza w 1947 roku. Do dużych strat przyczyniła się epifitoza opieńki, błyskawicznie rozwijająca się od 1930 roku. W efekcie usunięto 650 tys. m³

⁶ RDLP – Regionalna Dyrekcja Lasów Państwowych, dawniej OZLP – Okręgowy Zarząd Lasów Państwowych.

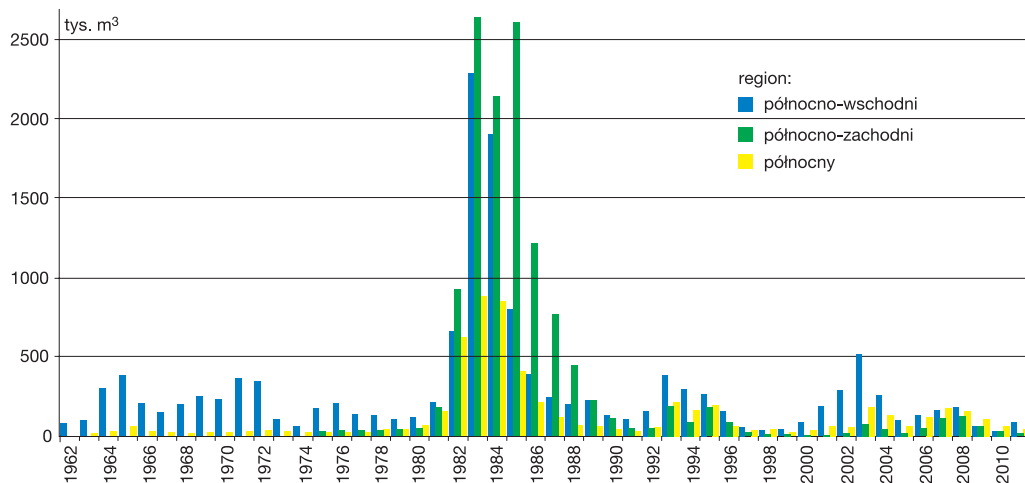
posuszu kornikowego i opieńkowego, skutkiem czego doszło do odsłonięcia powierzchni blisko 1500 ha (Capecki 1993).

W latach 50. XX wieku w Sudetach i Karpatach znaczne straty powstały także w następstwie wiatru i okiści. W samym okręgu wrocławskim w 1952 roku w wyższych partiach gór powstało 70 tys. m³ śniego- i wiatrołomów. W kolejnych latach rozmiar szkód nieco malał, niemniej jednak w latach 1953–1956 pozyskano 120 tys. m³ drewna zasiedlonego przez korniki. Natomiast w 1952 roku w samym tylko Nadleśnictwie Ujsoły, leżącym w Beskidzie Żywieckim, pozyskano go 80 tys. m³. Lokalne, silne ogniska gradacyjne powstały też poza Beskidem Żywieckim, zwłaszcza w Beskidzie Małym, Wyspowym i Sądeckim, oraz w Pieninach.

Wspomniany huragan ze stycznia 1955 roku wyrządził szkody także w Sudetach. Powstało wówczas 554,5 tys. m³ wywrotów i złomów, przy czym największe szkody zanotowano w nadleśnictwach Ziemi Kłodzkiej, gdzie rozmiar szkód osiągnął 360 tys. m³ na powierzchni 1200 ha. Powalony surowiec został na czas okorowany i do klęski kornikowej nie doszło (Michalski 1957). W rejonie Śnieżnika Kłodzkiego powstały szkody znacznie mniejsze, jednak ich umiejscowienie w obszarze zaniedbanym pod względem sanitarnym przyczyniło się do długotrwałego rozrodu kornika drukarza.



Ryc. 6. Schematyczny podział Polski na rejon występowania drzewostanów świerkowych, dla potrzeb charakterystyki gradacyjnych wystąpień kornika drukarza



Ryc. 7. Miąższość posuszu zasiedlonego przez korniki świerkowe w trzech rejonach północnej części Polski w pięćdziesięcioleciu 1962–2011

Dla potrzeb analizy gradacji kornikowych w okresie ostatnich 50 lat podzielono obszar występowania świerka w Polsce północnej na trzy rejony, wykorzystując przy tym podział administracyjny Lasów Państwowych (ryc. 6): rejon północno-zachodni (obejmujący obszar obecnych RDLP Szczecin, Szczecinek i Piła), północny (RDLP Gdańsk i Toruń) i północno-wschodni (RDLP Białystok i Olsztyn), a oddzielony od nich pasem bezświerkowym obszar południowy na dwa rejony: południowo-zachodni (RDLP Wrocław) i południowo-wschodni (RDLP Katowice, Kraków i Krosno), bez wdawania się w dyskusję nad problemem dysjunkcji świerka na terenie naszego kraju (Karpiński 1932; Boratyński 1998).

W okresie ostatniego pięćdziesięciolecia (1962–2011) kilkakrotnie miały miejsce niezmiernie istotne gradacyjne wystąpienia kornika drukarza, które okresowo i z różnym nasileniem dotknęły drzewostany we wszystkich wyróżnionych rejonach północnej części naszego kraju (ryc. 7).

Rejon północno-wschodni

W pierwszej połowie lat sześćdziesiątych XX wieku miała miejsce dynamiczna gradacja na Mazurach. W sprzyjających warunkach atmosferycznych, przejawiających się zwiększeniem temperatury miesięcy letnich (przekroczone średnie) oraz coraz bardziej wzmagającą się suszą, w 1963 roku zaznaczyło się narastanie intensywności wydzielania się posuszu, a w 1964 roku kornik drukarz wywiódł dwie pełne generacje oraz dwie generacje siostrzane (Wolski 1966). Gradację nasiliła wzrastająca susza, która spowodowała wyschnięcie strumieni, bagienek i wielu małych zbiorników wodnych oraz obniżenie lustra wody w jeziorach (Wolski 1966). Brak wilgoci wzmógł osła-

bień świerczyn, a tym samym wirulencję pasożytniczych grzybów (głównie opieńki), powodując masowe zamieranie świerków. Efektem była kolejna gradacja kornika drukarza, spotęgowana huraganowym wiatrem, który powalił drzewa o miąższości 200 tys. m³ (Michalski 1998b). W 1964 roku po raz pierwszy podjęto próbę chemicznego zwalczania drukarza za pomocą Kornikolu, a później Lasochronu. Po początkowym okresie fascynacji, metod tych później całkowicie zaniechano, dochodząc do wniosku, że dotychczasowe sposoby postępowania, stosowane bez najmniejszych zaniedbań, są znacznie skuteczniejsze. W 1966 roku nadal pozyskiwano jednak znaczne ilości kornikowego posuszu, a w roku 1968 jeszcze więcej.

W RDLP Białystok w latach 1962–1965 nastąpił znaczny wzrost intensywności zamierania drzew zasiedlonych przez korniki, zapewne z powodu uchybień i niedopatrzeń w pierwszych dwóch latach omawianego okresu, a także z powodu długotrwałej suszy w latach 1963 i 1964. Pozyskiwanie posuszu, utrzymujące się na podobnym poziomie lub wzrastające, trwało jeszcze w latach 1965–1977. Wyrazny, nagły wzrost wydzielania się świerków obserwowano w nadleśnictwach, gdzie wcześniej w ogóle posuszu świerkowego nie usuwano. Do nadleśnictw o tendencji zwykłej należały: Białowieża, Czarna Białostocka, Supraśl, Hajnówka i Czerwony Dwór, natomiast do nadleśnictw o tendencji zniżkowej: Płaska, Knyszyn, Browśk, Zwierzyniec i Leśna. Stały poziom utrzymywał się w nadleśnictwie Starzyzna. W 1967 roku w wymienionych nadleśnictwach (26% nadleśnictw) kornik drukarz zasiedlił łącznie 22 145 m³ grubizny, czyli 66% ogólnej miąższości drewna posuszowego w obszarze ówczesnego OZLP Białystok.

Następny okres wzmożonego występowania kornika drukarza i towarzyszących mu gatunków na Mazurach przypadł na lata 1969, 1971, 1972, z kulminacją w roku 1972, w którym pozyskano 340 tys. m³ drewna (Michalski 1998b).

Na znaczne trudności związane z gradacjami korników natrafiały nadleśnictwa ulokowane na obszarze Puszczy Białowieskiej. Najważniejszym czynnikiem osłabiającym świerczyny były grzyby pasożytnicze, przede wszystkim opieńki, oraz susza, która przyczyniła się do obniżenia poziomu wód gruntowych i zachwiania stosunków wodnych. Od 1975 roku doszło do wzrostu nasilenia wydzielania się posuszu i liczebności populacji korników świerkowych w 20 nadleśnictwach. Wskutek huraganowych wiatrów powstały wywroty i złomy w ilości 25 858 m³ w 1976 roku i 22 511 m³ w roku następnym. W 1975 roku usunięto 46 532 m³ drzew zasiedlonych, przy czym 21 446 m³ pochodziło z drzew stojących, a 25 086 m³ z wywrotów i złomów. W roku 1977 usunięto 43 848 m³ drewna z drzew zasiedlonych, w tym 21 511 m³ z wywrotów i złomów. W latach 1977–1981 na obszarze ówczesnego OZLP Białystok stan zasiedlonego posuszu utrzymywał się na poziomie nie budzącym specjalnych obaw, by w 1981 roku przekroczyć o 266% poziom z roku 1978 (Michalski 1998b).

Wzrastająca liczebność populacji brudnicy mniszki (Śliwa 1989) i masowe wystąpienie zawodnicy świerkowej w 1979 roku stworzyły idealną sytuację dla szkodników wtórnych w drzewostanach z podszytami i podrostami (por. rozdz. 6.3.). W latach 1980–1984 nastąpił atak wszystkich korników świerkowych w północnych rejonach kraju. Sprzyjały temu nie tylko gołożery spowodowane przez brudnicę mniszkę, ale i wiatry, okiść, mrozy, susza i patogeniczne grzyby. O intensywności gradacji korników świadczy fakt, że w niektórych nadleśnictwach nie wyznaczano drzew trocinkowych pojedynczo, tylko całymi partiami drzewostanów. Była to największa gradacja kornika drukarza i towarzyszących mu gatunków korników, która nawiedziła drzewostany świerkowe Polski w latach powojennych (ryc. 7). Następne mokre i zimne lata 1984–1987, brak wywrotów i złomów oraz prawidłowa realizacja czynności przy walce z kornikiem doprowadziły do załamania gradacji. Natomiast uaktywniły się „drobne” gatunki towarzyszące drukarzowi, jak czterooczek świerkowiec, bruzdkowce, kornik drukarczyk i polesiak obramowany.

Gradacja kornika drukarza w 1983 roku objęła także leżące na obszarze OZLP Białystok nadleśnictwa: Borki, Browsk, Maskulińskie, Dojlidy, Żednia, Hajnówka, Białowieża, Czarna Białostocka, Pisz, Gołdap, Olecko i Ełk (wymienione wg malejącej miąższości zasiedlonych drzew). Powodem wzmożonego rozrodu kornika drukarza i towarzyszących mu gatunków były huraganowe wiatry, okiść i susza oraz grzyby i owady, dostarczające ogromnych ilości materiału lęgowego. Od 1984 ilość posuszu świerkowego nieznacznie obniżyła się, by w 1985 roku spaść prawie do 50% roku poprzedniego i dalej spadać (Michalski 1998b). Nadleśnictwami, które miały do pozyskania dużo wywrotów i złomów były: Browsk, Białowieża i Hajnówka. W roku 1989 sygnalizowano zasiedlenie 20 tys. m³ sosny przez kornika drukarza. Dalsze zmniejszenie nasilenia wydzielania się świerków nastąpiło w 1991 roku, by w roku 1992 nieznacznie, a w 1993 roku gwałtownie wzrosnąć, przybierając w latach 1993–1996 postać kolejnej gradacji kornikowej (Michalski 1998b).

Następny okres wzmożonego występowania zespołu korników świerka w lasach Warmii i Mazur (RDLP Olsztyn) przypadł na I dekadę XXI wieku, z wyraźną kulminacją w roku 2003 oraz słabszą w roku 2008. Gradacją objęte zostały zwłaszcza świerczyny osłabione przez różne czynniki. W dziesięcioleciu 2002–2011 pozyskano prawie 650 tys. m³ zasiedlonego posuszu, najwięcej (ponad 40 tys. m³) w nadleśnictwach: Wipsowo, Strzałowo, Nowe Ramuki, Spychowo i Mrągowo.

Znacznie większą dynamikę miała gradacja na obszarze RDLP Białystok, zajmującej drugie (po RDLP Wrocław) miejsce w Lasach Państwowych pod względem powierzchni drzewostanów świerkowych, wynoszącej 61,6 tys. ha (Wyniki aktualizacji stanu powierzchni leśnej 2009). W okresie dziesięciolecia 2002–2011 na obszarze RDLP Białystok pozyskano 1,16 mln m³ drewna z drzew zasiedlonych, a miąższość drewna wyrobionego z wywrotów i złomów (stanowiących czynnik

stymulujący rozwój gradacji) wyniosła ponad 400 tys. m³. Według danych obrazujących pozyskanie zasiedlonego posuszu gradacja osiągnęła kulminację w roku 2003 (podobnie jak na obszarze innych regionalnych dystryktów LP północnej Polski), a w roku 2009, po wyraźnym wzroście rozmiaru pozyskania posuszu zasiedlonego w latach 2007–2008, nastąpiło jego wyraźne ograniczenie do utrzymującego się przez kolejne lata niskiego poziomu. Mogło to jednak w znacznej mierze wynikać ze wstrzymania cięć sanitarnych (usuwania posuszu) na dużej części obszaru Puszczy Białowieskiej, co miało miejsce od roku 2008 (Kwiatkowski 2011). O rozmiarze pozyskania posuszu na terenie tej RDLP decydowały bowiem w znacznej mierze zarządzające tym obszarem jednostki. Analiza danych liczbowych wykazała, że w drzewostanach Puszczy Białowieskiej w ciągu jednego tylko dziesięciolecia 1994–2003 miały miejsce dwie gradacje kornika drukarza – z kulminacjami w latach 1994–1995 i 2002–2004 (Michalski i in. 2004), a interpolacje przestrzenne wskazują, że gradacje te objęły także teren Białowieskiego Parku Narodowego (Grodzki 2005). W dziesięcioleciu 2002–2011 największe ilości zasiedlonego posuszu (w tys. m³) pozyskały nadleśnictwa: Białowieża (114,3), Supraśl (96,0), Browsk (82,5), Czarna Białostocka (74,5), Borki (74,3), Maskulińskie (71,1), Żednia (66,6), Hajnówka (54,2). Wobec wstrzymania usuwania drzew zasiedlonych oraz braku danych o miąższości zasiedlonych drzew z obszaru rezerwatów w puszczy i Białowieskiego PN należy przypuszczać, że kolejna gradacja kornika miała tu miejsce także w końcu I dekady XXI wieku (Kwiatkowski 2011).

Rejon północny

Do roku 1974 sytuacja w świerczynach okręgu gdańskiego była stabilna, jednak po huraganowych wiatrach, jakie nawiedziły je w styczniu 1975 i w pierwszym półroczu 1977 roku, miąższość wydzielonego na tym terenie posuszu wzrosła. Lata 1979–1983 przyniosły żery brudnicy mniszki (Śliwa 1989), w wyniku których powstały korzystne warunki dla kornika drukarza i towarzyszącego mu zespołu korników. Ilość zasiedlonego posuszu znacznie wzrosła, a po wywrotach i złomach z listopada 1981 roku (OZLP Gdańsk – 1047 tys. m³, Toruń – 210 tys. m³) powstała sytuacja kłęskowa. Doszło do rozwoju wszystkich gatunków towarzyszących kornikowi drukarzowi, który oprócz świerka atakował także sosnę i modrzew. Dodatkowym czynnikiem pogarszającym sytuację było niewyrobienie na czas posuszu w wielu nadleśnictwach. Kulminacja wydzielania się posuszu przypadła na 1983 i 1984 rok, a drzewostany uszkodzone przez mniszkę i wyłamane przez wiatry stały się bezbronne wobec ataku korników towarzyszących kornikowi drukarzowi. Do jego zwalczania oprócz pułapek klasycznych zaczęto wówczas stosować syntetyczne feromony (Kolk 1995). Wzmoczone wydzielanie posuszu utrzymywało się przez

kilka następných lat, a następnie – do 1992 roku – stopniowo zmniejszało się, głównie na obszarze OZLP Toruń.

W latach 1993–1995, w następstwie ponowných huraganowych wiatrów oraz suszy, doszło do wyraźnego wzrostu wydzielania się posuszu w okręgu gdańskim. Poza kornikiem drukarzem aktywne były gatunki towarzyszące, zwłaszcza czterooczak świerkowiec i rytownik pospolity.

Po roku 2000 w rejonie północnym także miała miejsce gradacja kornikowa, która dotknęła w głównej mierze obszaru RDLP Gdańsk, a zwłaszcza nadleśnictwo o znacznym udziale drzewostanów świerkowych. W latach 1997–2011 w tej RDLP pozyskano niemal 1,2 mln m³ posuszu z drzew zasiedlonych, do czego w znacznym stopniu przyczyniły się szkody wyrządzone przez czynniki abiotyczne. Kulminacja gradacji przypadła na lata 2003–2004 oraz 2006–2008, a w okresie dziesięciolecia 2002–2011 największe ilości drewna z drzew zasiedlonych (w tys. m³) pozyskano w nadleśnictwach: Kartuzy (274), Kolbudy (198), Gdańsk (135), Choczewo (83) i Wejherowo (76). Natomiast na obszarze RDLP Toruń wydzielanie się posuszu zasiedlonego miało w tym czasie znacznie mniejszą dynamikę, a największą jego ilość pozyskano w okresie dziesięciolecia w Nadleśnictwie Osie (26,6 tys. m³).

Rejon północno-zachodni

Sytuacja na terenach nadleśnictw obecnych regionalnych dyrekcji Lasów Państwowych w Szczecinie, Szczecinku i Pile (rejon północno-zachodni) nie była alarmująca. W RDLP Szczecinek największe straty, głównie w czasie gradacji kornika drukarza w latach 1981–1985, poniosły nadleśnictwa: Świdwin, Sławno, Leśny Dwór, Bobolice, Połczyn, Miastko, Szczecinek, Warcino, Ustka i Drawsko, pozyskujące ponad 10 tys. m³ posuszu rocznie. W czasie tej gradacji na obszarze okręgu pilskiego tylko jedno nadleśnictwo – Lipka, odnotowało znaczne straty. W okręgu szczecińskim najbardziej ucierpiały nadleśnictwa: Dobrzany, Resko, Łobez, Barlinek, Kłodawa, Smolarz, Myślubórz, Bierzwnik, Nowogard i Rokita, sąsiadujące ze sobą.

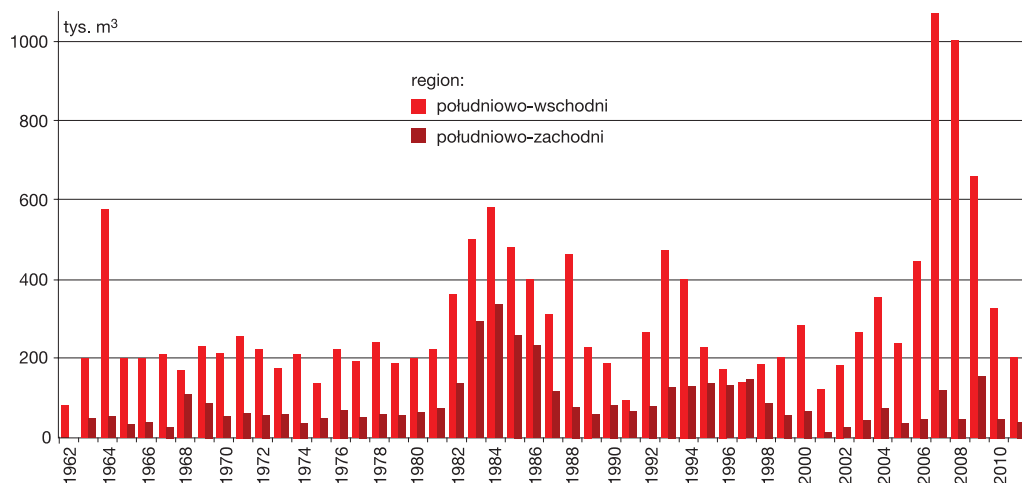
Kolejna gradacja kornika drukarza objęła drzewostany w rejonie północno-zachodnim w pierwszej dekadzie XXI wieku, a kulminacja pozyskania drzew zasiedlonych przypadła na lata 2002–2004 oraz 2006–2009. W okresie dziesięciolecia 2002–2011 na obszarze RDLP Szczecin największe ilości zasiedlonego posuszu pozyskano w Nadleśnictwie Resko (niemal 15 tys. m³). Znacznie większe nasilenie miało wydzielanie się posuszu na terenie RDLP Szczecinek, gdzie miąższość zasiedlonych drzew przekroczyła 0,5 mln m³. Największy rozmiar pozyskania posuszu (od ponad 70 tys. do ponad 150 tys. m³ w okresie dziesięciolecia) odnotowały nadleśnictwa: Leśny Dwór, Damnica i Bytów. Na terenie RDLP Piła, gdzie udział drzewostanów świerkowych jest najmniejszy, ilość posuszu kornikowego pozyskanego w dziesięcioleciu w żadnym z nadleśnictw nie przekroczyła 1 tys. m³.

Rejon południowy

Na południu kraju w ostatnim 50-leciu wyróżnić można kilka okresów gradacyjnych wystąpień korników zarówno w części południowo-zachodniej, jak i południowo-wschodniej (ryc. 8).

W okresie tym pierwsza gradacja korników miała miejsce na obszarze zachodniej części Karpat w latach 1963–1968, z kulminacją w roku 1964. Jej główną przyczyną były powtarzające się szkody powodowane przez wiatr i okiść, osiągające co roku rozmiar 0,5–1 mln m³ wywrotów i złomów, którym towarzyszyły warunki pogodowe w sezonie wegetacyjnym okresowo sprzyjające rozwojowi korników (Capecki 1993). Dodatkowo w roku 1968 w Tatrach powstały ogromne zniszczenia spowodowane przez wiatr halny, w postaci wiatrowałów o miąższości szacowanej według różnych źródeł od 147 tys. m³ (Bzowski, Dziewolski 1973) do około 200 tys. m³ (Capecki 1993). Stanowiły one impuls dla rozwoju gradacji kornika drukarza, która w tym rejonie przeciągnęła się do 1971 roku.

Na przełomie lat sześćdziesiątych i siedemdziesiątych XX wieku, także w rejonie południowo-zachodnim, doszło do gradacji kornika drukarza, która objęła głównie świerczyny Sudetów. Czynnikiem wyzwalamym rozród korników było powstanie po zimie 1966/1967 wiatrołomów o miąższości około 1 mln m³, które szczególnie dotknęły rejony Kłodzyczyny oraz zachodnich krańców Sudetów (Bilczyński 1967). Natrafiająca lokalnie duże trudności wyróbka wywrotów i złomów przeciągnęła się do roku 1968, co stworzyło dogodne warunki do rozwoju gradacji (Capecki 1969). Kulminacja cięć sanitarnych przypadła na rok 1968, jednak wzmożone wydzielenie posuszu utrzymywało się jeszcze na początku lat siedemdziesiątych. Capecki



Ryc. 8. Miąższość posuszu zasiedlonego przez korniki świerkowe w dwóch rejonach południowej części Polski w latach 1962–2011

(1993) wspomina o „większych lub mniejszych, generalnych lub lokalnych gradacjach w latach (...) 1968–69, 1971–72, 1977–78”, które miały miejsce w lasach sudeckich.

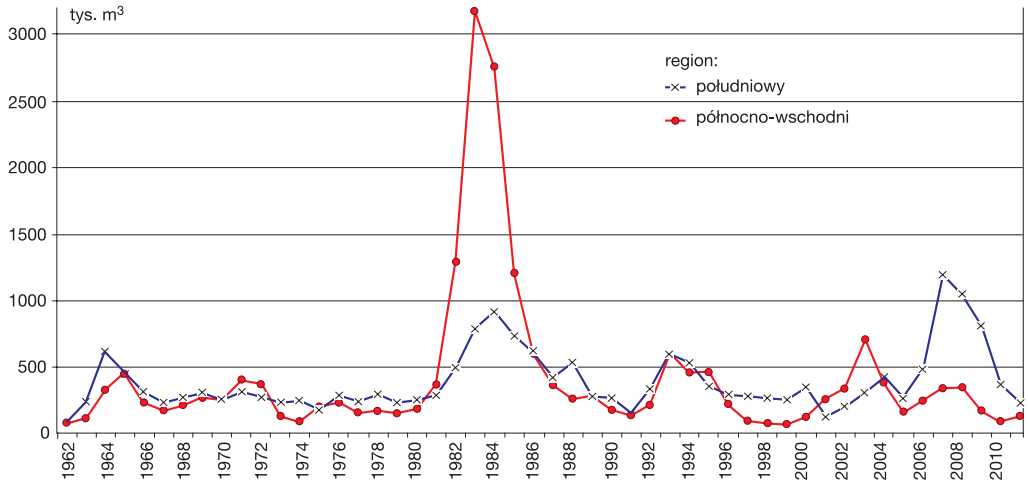
Kolejne rozległe gradacje korników, przypadające na lata osiemdziesiąte XX wieku, objęły równocześnie oba południowe rejony występowania świerka w Polsce. Pośrednią przyczyną ich wybuchu był stan świerczyn, poddanych długotrwałej presji zanieczyszczeń przemysłowych. Ich oddziaływanie, przejawiające się osłabieniem drzew i redukcją ich aparatu asymilacyjnego, zaznaczało się zwłaszcza w lasach rosnących wyżej, na zachodnich krańcach masywów górskich (Capecki 1983). Pod koniec lat siedemdziesiątych drzewostany te zostały silnie zaatakowane przez owady liściożerne (por. rozdz. 6.3). W Sudetach w latach 1977–1983 na obszarze niemal 31,5 tys. ha gradacyjnie wystąpiła wskaźnica modrzewianeczka *Zeiraphera griseana* Hb. (Lepidoptera: Tortricidae), żerująca na najmłodszych igłach świerka (zwłaszcza w wyższych położeniach) (Capecki i in. 1989). Pozbawione najmłodszej części aparatu asymilacyjnego, świerki, wcześniej uszkodzone przez imisje przemysłowe, stały się „łatwym” materiałem lęgowym dla kornika drukarza, który gradacyjnie wystąpił w latach 1981–1988 (Capecki, Grodzki 1998). Proces zamierania zaatakowanych świerczyn, którego kulminacja przypadła na rok 1984, przeszedł do historii pod nazwą klęski ekologicznej w Sudetach. Natomiast podatność drzewostanów karpackich na gradacyjne wystąpienie korników kształtowana była pod wpływem synergicznego działania zespołu czynników, wśród których – oprócz przemysłu – wymienić należy suszę z lat 1982–83 oraz żery owadów liściożernych (Capecki 1982, 1994; Honowski, Huflejt 1988): w Beskidzie Śląskim i Żywieckim oraz w Gorcach i Beskidzie Sądeckim zasnuj *Cephalcia* spp. (Hymenoptera, Pamphiliidae) (Jachym 2002), a lokalnie w Beskidzie Żywieckim także wskaźnicy modrzewianeczki (Capecki i in. 1989). Obejmująca znaczne obszary gradacja kornika drukarza osiągnęła kulminację także w roku 1984 i stopniowo wygasła aż do początku lat dziewięćdziesiątych.

Do znacznego wzrostu populacji korników świerkowych doszło także poza górami – w drzewostanach Wyżyny Śląskiej, w ostatniej dekadzie XX wieku, z kulminacją w roku 1993. W pięcioleciu 1991–1995 pozyskano tam w ramach cięć sanitarnych niemal 1,5 mln m³ drewna, najwięcej w nadleśnictwach (w tys. m³): Prószków (324), Prudnik (205), Kup (202) i Brzeg (163). Warto zwrócić uwagę, że podczas tej gradacji istotnym producentem posuszu świerkowego był kornik zrosłozębny *Ips duplicatus*, który skutecznie konkurował na drzewach stojących z kornikiem drukarzem (Grodzki 1997b). W tym czasie miała też miejsce gradacja kornikowa w Kotlinie Kłodzkiej, gdzie jednak głównym producentem posuszu był czterooczek świerkowiec (Grodzki, Kosibowicz 1993). Na tę dekadę przypadła także lokalna, ale niezmiernie istotna gradacja kornika drukarza, obejmująca swym

zasięgiem drzewostany wschodniej części Tatr po obu stronach granicy, w obszarach objętych różnym reżimem ochronnym. Gradacja, do której wybuchu przyczyniło się powstanie rozproszonych wiatrołomów oraz upalne i suche lata, uległa załamaniu wskutek niekorzystnych warunków pogodowych w roku 1996. W jej wyniku w wyższych położeniach wschodniej części polskich Tatr doszło do zamarcia świerczyn, głównie tych znajdujących się w zaawansowanym wieku – od 180 do ponad 220 lat (Grodzki i in. 2006a).

Początek XXI wieku to okres wielkoobszarowego zamierania drzewostanów świerkowych objętych gradacyjnym wystąpieniem kornika drukarza i towarzyszących mu gatunków w Karpatach. Pierwszym symptomem kryzysu był wzrost miąższości pozyskanego posuszu w roku 2000, zaznaczający się w niektórych obszarach górskich (Grodzki 2004b). W latach 2002 i 2004 w świerczynach doszło do wiatrołomów, które w różnym stopniu uszkodziły drzewostany, zarówno w lasach gospodarczych, jak i objętych statusem ochronnym. Od roku 2003 nasilenie wydzielenia się drzew zasiedlonych zaczęło wzrastać, szybko nabierając tempa lawinowego (w kulminacyjnych latach 2007 i 2008 usuniętego zasiedlonego posuszu było ponad 1 mln m³ rocznie). Gradacja miała swoje centrum w przekształconych świerczynach Beskidu Śląskiego i Żywieckiego (RDLP Katowice), objętych chorobą opieńkową, rozszerzającą się na wyżej położone drzewostany (Grodzki 2010). Obszar gradacji rozciągał się wówczas w szerokim pasie biegnącym od Cieszyna do Piecin, po obu stronach południowej granicy Polski (Hlásny i in. 2010), obejmując takie obiekty chronione, jak Tatrzański, Gorczański i Babiogórski Park Narodowy oraz liczne rezerваты przyrody. Ze względu na zasięg i dynamikę gradacji w zachodniej części Beskidów konieczne było opracowanie szczególnych rozwiązań organizacyjno-technicznych (patrz rozdz. 11), których zastosowanie przyczyniło się w sposób istotny do zahamowania rozrodu kornika w roku 2009 oraz do ograniczenia jego skutków, mimo to bardzo widocznych w krajobrazie (fot. 24). Gradacja ta była dotychczas największą spośród odnotowanych na terenie polskich gór, a swoimi rozmiarami przewyższyła gradację sudecką, nazwaną wówczas klęską ekologiczną.

Analizując długą serię danych dotyczących gradacji kornikowych w Polsce (ryc. 9), nie sposób uniknąć pewnych porównań i uogólnień. Porównanie przebiegu gradacji w rejonach północno-wschodnim i południowym, które w ogólnych zarysach odzwierciedlają dwa naturalne zasięgi zwartego występowania świerka w Polsce (Boratyńska 1998), można zauważyć zbieżność okresów masowego pojawu kornika drukarza. Większość gradacji, występujących tu synchronicznie w okresie ostatniego pięćdziesięciolecia, była pochodną szkód od wiatru lub śniegu, które są częścią globalnych zjawisk pogodowych i mogą wystąpić w tym samym czasie na większym obszarze. Bardzo interesującą jest natomiast synchronizacja gradacji na początku lat osiemdziesiątych XX wieku, wyraźnie powiązana z masowym



Ryc. 9. Pozyskanie posuzu w północno-wschodnim i południowym zasięgu świerka w latach 1962–2011



Fot. 24. Wyłesienia w Beskidzie Śląskim (Kościelec w 2009 roku, Nadleśnictwo Węgierska Górką) po gradacji kornika drukarza (W.G.)

wystąpieniem owadów foliofagicznych (brudnicy mniszki na północy, wskaźnicy modrzewianeczki i zasnuj na południu), co także miało miejsce w tym samym czasie. Wskazuje to na istotną rolę czynników środowiskowych, których wpływ na mechanizmy regulujące dynamikę populacji owadów (zwłaszcza motyli i korników) stanowić może wyjaśnienie synchronizacji ich pojawu w różnych, często odległych od siebie, obszarach (Økland i in. 2005).

7.2. Gradacje w Europie

W Europie, podobnie jak w Polsce, historia gradacji kornika drukarza obejmuje kilka stuleci. Obszerny przegląd jego masowych pojawów w krajach europejskich (a ponadto także w Azji) znaleźć można w pracy Skuhravego (2002), która poświęcona jest wyłącznie tej tematyce. Zebrane w niej dużym wysiłkiem dane opisują w wyczerpujący sposób przyczyny i przebieg tych zjawisk, z podziałem na części Europy i poszczególne kraje. W związku z istnieniem tak szczegółowego opracowania, w tym rozdziale zawarto ogólne omówienie tej tematyki, aby w ten sposób zwrócić uwagę na powszechność występowania gradacji w obszarach, w których w obfitości występuje świerk pospolity – roślina żywicielska kornika drukarza.

O znaczeniu kornika drukarza i jego masowych wystąpień dla gospodarki leśnej w Europie wspominał już Szujecki (1995) i Michalski (2007). Grégoire i Evans (2004) dokonali podsumowania danych zebranych podczas Akcji COST E-16 BAW-BILT (Bark And Wood Boring Insects in Living Trees), w której uczestniczyli specjaliści zajmujący się tematyką owadów kambio- i ksylofagicznych, reprezentujący 59 instytucji badawczych z 21 krajów Europy. W podrozdziale dotyczącym szkód powodowanych przez 10 najważniejszych gatunków owadów (*Top Ten*) autorzy ci uznali, że kornik drukarz zajmuje niekwestionowane pierwsze miejsce, a wielkość szkód wyrządzonych przez niego w lasach Europy tylko w ostatniej dekadzie XX wieku, mierzona miąższością drewna drzew zasiedlonych sięga ponad 31,5 mln m³. Warto zwrócić uwagę, że wśród krajów o najwyższych stratach Polska zajmuje drugie miejsce (6,2 mln m³), po Austrii (11 mln), a przed Niemcami (5,9 mln) i Słowacją (4,9 mln). Biorąc pod uwagę niewielki udział powierzchniowy świerka w naszym kraju (6,4%), stanowi to potwierdzenie znaczenia kornika drukarza dla lasów i gospodarki leśnej Polski.

Omawiając historię europejskich gradacji Skuhravý (2002) wspomina, że informacje o masowych pojawach kornika drukarza sprzed 1800 roku dotyczą głównie Niemiec (co może wynikać z podejścia do potrzeby rejestrowania w formie pisemnej zdarzeń związanych z lasami). Z XV wieku pochodzą informacje o gradacji(ach?)

w Górach Harzu, skąd kolejne wzmianki mówią o masowym pojawie kornika w latach 1772–1799 i wynikłych stąd stratach w rozmiarze około 3,5 mln m³.

Więcej informacji o pojawach kornika można znaleźć w materiałach dziewiętnastowiecznych. Dotyczą one gradacji w Czechach: w Jesionikach po wiatrołomach z lat 1821 i 1823 oraz na Szumawie w latach 1834–1839 (także po wiatrołomach), następnie w Niemczech, w rejonie Hanoweru w latach 1833–1840 oraz we Włoszech – w Alpach Weneckich, w latach 1840–1846 (Skuhřavý 2002). W latach 1850–1860 gradacyjny pojaw kornika odnotowano w Norwegii, w rejonie Oslo (Worrell 1983). Ważnym okresem gradacyjnym dla rejonu środkowej Europy są lata 1868–1878, kiedy masowe pojawy kornika dotknęły rejonu Szumawy i Lasu Bawarskiego, ale także Karpat. W pierwszym z tych rejonów gradacja, której kulminacja przypadła na lata 1874–1875, była następstwem wiatrołomów szacowanych na około 0,5 mln m³, po których pozyskano 1,1 mln m³ drewna z drzew zasiedlonych przez kornika, a wylesienia objęły obszar ponad 3,6 tys. ha (Jelinek 1988, za Skuhřavým 2002). W latach 1868–1878 w całym rejonie Szumawy, na obszarze 104 tys. ha, wielkość szkód wyniosła od 7 do 14 mln m³. W Karpatach w latach 1873–1875 zniszczeniu wskutek gradacji uległo około 30 tys. ha drzewostanów (Giric 1975, za Skuhřavým 2002).

W pierwszej połowie XX wieku w różnych częściach Europy doszło do większych lub mniejszych gradacji kornikowych. Z największych należy wymienić pojaw w Wogezach (Francja) po wiatrołomie z 1903 roku, oszacowanym na 1,2 mln m³, dwie gradacje w Szwecji: w latach 1916–1918 po wiatrołomach z lat 1914–1915 (Eidmann 1992), a następnie w latach trzydziestych w północnym Upplandzie (szkody na około 2000 ha), w zachodnich Karpatach w 1914 roku (1,2 mln m³) i niemal równoczesną, w latach 1918–1922, gradację w Puszczy Białowieskiej (1 mln m³). W latach 1928–1934 w Bośni i Hercegowinie kornik drukarz wyrządził szkody o rozmiarze 4,4 mln m³, a tuż przed wybuchem II wojny światowej – w latach 1938–1939, miała miejsce rozległa gradacja w europejskiej części Rosji (Skuhřavý 2002).

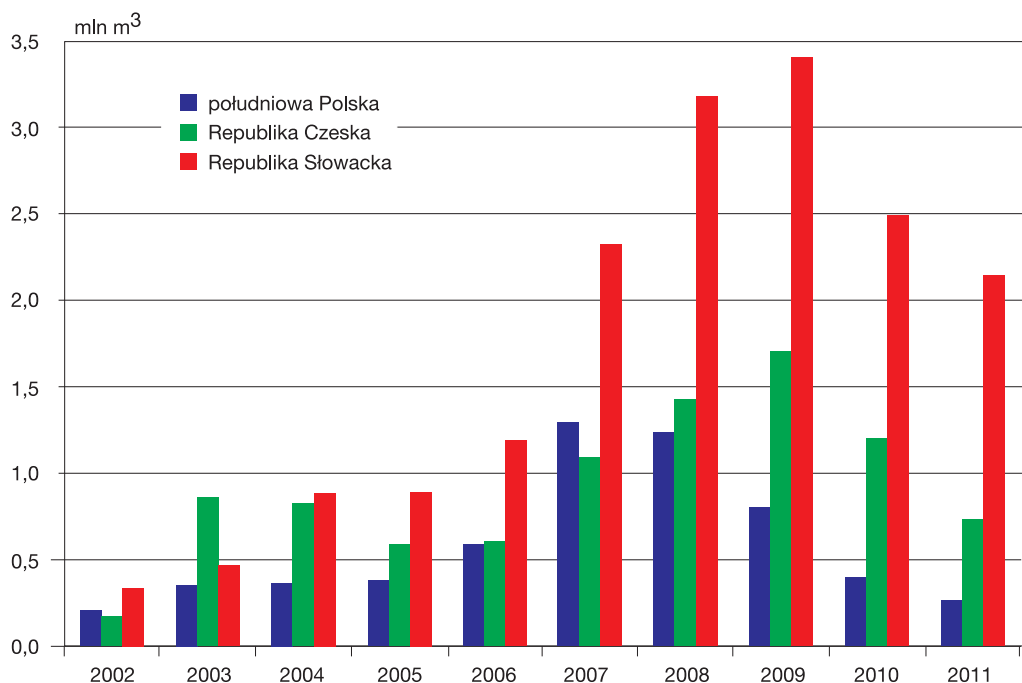
Lata 1945–1950 to okres katastrofalnego występowania kornika drukarza na rozległych obszarach Europy: od Francji po Słowację i północną Polskę. Gradacja rozpoczęła się w Niemczech w latach 1942–1943, a następnie uległa spotęgowaniu w następstwie suchych i ciepłych sezonów letnich w latach: 1943, 1945 i 1947. W wyniku tego pojawu, który osiągnął kulminację w latach 1948–1949, lasy europejskie poniosły straty wynoszące około 40 mln m³ przymusowo wyciętego drewna świerkowego (Skuhřavý 2002).

W latach 1946–1954 miała miejsce gradacja na Bałkanach (około 6 mln m³), a w latach pięćdziesiątych XX wieku, wskutek zasiedlenia przez kornika, wycięto około 3 mln m³ drewna w Czechosłowacji. Po wiatrołomach z roku 1969, w latach 1970–1980, rozwinęła się gradacja kornikowa w Skandynawii (Worrell 1983). Miała ona kulminację w 1972 roku (Löyttyniemi i in. 1979), a szkody w Szwecji

oszacowano – na podstawie zdjęć lotniczych – na zamykające się w przedziale 1,7–2,8 mln m³ drewna (Birker 1985, za Skuhravým 2002).

W następnych latach, do roku 1990, kilkakrotne gradacje miały miejsce w różnych częściach Czech, Danii, Niemiec, Polski, Rosji, Słowacji. Lata osiemdziesiąte to okres największych gradacji kornikowych w Polsce. W tym samym czasie i z podobnych przyczyn miały wówczas miejsce gradacyjne pojawy kornika drukarza w sąsiadujących z Polską czeskich częściach Gór Izerskich i Karkonoszy, a także w części Gór Kruszcowych na pograniczu czesko-niemieckim (Kalina i in. 1985).

Rok 1990 był przełomowy, z uwagi na katastrofalne skutki huraganów, jakie wówczas nawiedziły Europę: „Vivian” (28/29.02.1990) i „Wiebke” (29.02./1.03.1990). W ich wyniku w Europie powstały wywroty i złomy o niewyobrażalnej miąższości ponad 120 mln m³ (Schelhaas i in. 2003), co w późniejszych latach doprowadziło do rozległych i dynamicznych gradacji, które niemal równocześnie nawiedziły świerczyny w następujących krajach (w nawiasach lata kulminacji gradacji): Austrii (1994–1996), Republice Czeskiej (1993–1995), Słowacji (1995–1996), Szwajcarii (1992–1993) (Forster i in. 2003, Meier i in. 2003). Jest to także okres gradacji



Ryc. 10. Miąższość drzew zasiedlonych przez kornika drukarza w południowej Polsce, Republice Czeskiej i Republice Słowackiej w latach 2002–2011 (dla Polski – usunięte drzewa zasiedlone)

kornikowej na obszarze Szumawy i Lasu Bawarskiego, która zapoczątkowała ciągnące się po dzień dzisiejszy polemiki wobec zastosowanego tam biernego postępowania w obszarach chronionych (Michalski 1998a). Warto natomiast zwrócić uwagę, że ten pojaw kornika jest przykładem kolejnej w XX wieku gradacji paneuropejskiej (po gradacji z lat tuż powojennych).

Kolejna gradacja o zasięgu ponadnarodowym objęła rejon środkowoeuropejski w pierwszej dekadzie XXI wieku, a jej częścią była gradacja w świerczynach w Beskidzie Śląskim i Żywieckim (patrz rozdz. 10 i 11). Gradacja objęła rozległe tereny w południowej Polsce, Słowacji, Republice Czeskiej, Austrii, Ukrainie, Litwie i Szwajcarii, tworząc jeden wielki obszar, na którym zamierały świerczyny (Grodzki 2005; Grodzki, Jachym 2006). Na dynamiczny przebieg tej gradacji, oprócz czynników pogodowych, wpłynęła dostępność materiału lęgowego po huraganach „Lothar” (1999 – 185 mln m³ wiatrołomów w Europie) i „Kyrill” (2007 – 45 mln m³). O dynamice, ale także synchroniczności zjawiska w trzech sąsiadujących obszarach: południowej Polski, Republiki Czeskiej i Republiki Słowackiej świadczy przebieg wydzielania się drzew zasiedlonych przez kornika drukarza w kolejnych latach dekady 2002–2011 (ryc. 10), zestawiony na podstawie danych publikowanych corocznie przez leśne instytuty badawcze tych trzech krajów (Instytut Badawczy Leśnictwa w Sękocinie Starym, Lesnícky výskumný ústav w Zvolenu i Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti w Jíloviště-Strnady) w opracowaniach omawiających stan i prognozę zagrożenia lasów.

Przedstawiona skrótkowo historia masowych pojawów kornika drukarza w lasach Europy, obrazująca z jednej strony powszechność, a z drugiej – synchroniczność tego zjawiska, dowodzi znaczenia tego gatunku chrząszcza nie tylko dla lasów Polski, ale całego naszego kontynentu.



8. Rola i znaczenie kornika drukarza

Wojciech Grodzki, Andrzej Kolk, Jacek Hilszczański

8.1. Wprowadzenie

Kornik drukarz, gatunek związany troficznie ze świerkiem pospolitym, występuje wszędzie tam, gdzie znajduje dostępną mu roślinę żywicielską. Jest organizmem znanym ze skłonności do gradacyjnych wystąpień, które mają miejsce wówczas, gdy zaistnieją korzystne dla niego warunki rozwoju i rozrodu. Oddziaływanie kornika na drzewostan świerkowy jest zawsze takie samo i polega na zasiedlaniu i zabijaniu świerków, czyli ich eliminacji z drzewostanu. To, jaką rolę i znaczenie przypiszemy kornikowi drukarzowi w ekosystemach leśnych, zależy wyłącznie od subiektywnego postrzegania skutków jego działalności i gradacyjnych wystąpień w rozpatrywanych ekosystemach. Ten właśnie element oceny leży u podstaw różnego postrzegania roli kornika w lasach gospodarczych i w lasach objętych statusem ochronnym, bowiem ocena skutków gradacji wiąże się bezpośrednio z określonymi celami, założonymi dla danej kategorii ekosystemów leśnych. Jest to powodem licznych kontrowersji i sporów, które co jakiś czas rodzą się na styku gospodarki leśnej i ochrony przyrody. Z tego względu ocena roli i znaczenia kornika drukarza w tym rozdziale została omówiona dwutorowo, osobno w odniesieniu do lasów gospodarczych, a osobno w stosunku do obszarów chronionych.

8.2. Lasy gospodarcze

Zgodnie z zapisami przyjętej przez Radę Ministrów w dniu 22 kwietnia 1997 roku „Polityki leśnej państwa”, lasy pełnią bardzo różnorodne funkcje w sposób naturalny lub w wyniku działań gospodarki leśnej. Są to funkcje ekologiczne (ochronne), produkcyjne (gospodarcze) i społeczne. Podstawą trwałej użyteczności wszystkich funkcji lasów jest właściwy sposób zarządzania i gospodarowania nimi, kształtujący ekosystemy leśne i ich odporność. Wynika z tego, że aby lasy zagospodarowane mogły pełnić w sposób zrównoważony wszystkie te funkcje, należy w zarządzaniu nimi uwzględniać potrzeby profilaktyki i aktywnej ochrony przed czynnikami szkodliwymi. Do czynników takich niewątpliwie należą gradacyjne wystąpienia kornika drukarza.

Na Mazurach w ostatnim ćwierćwieczu udział świerka w drzewostanach obniżył się o ponad 50% (Puchniarski 2008). Obecnie udział świerka wśród innych gatunków drzew nie przekracza 6%. W czasie ostatniej gradacji kornika drukarza na obszarze Beskidu Śląskiego i Żywieckiego w latach 2003–2010 usunięto w cięciach sanitarnych 5620 tys. m³ drewna, z tego w okresie progradacji (2003–2006) – 2123 tys. m³, a w okresie kulminacji (2007–2008) – 2302 tys. m³ (Szabla 2009).

Trzeba pamiętać, że w procesie zamierania drzewostanów świerkowych w Sudetach i Beskidach oprócz kornika drukarza uczestniczyły inne gatunki korników, jak np. rytownik pospolity *Pityogenes chalcographus*, kornik drukarczyk *I. amittinus*, czterooczek świerkowiec *Polygraphus poligraphus* i inne (Capecki 1989, 1994, 1997; Grodzki 1996a, 2004b; Kula, Ząbecki 1999, 2000, 2006; Kula i in. 2005; i inne). W monografii „Biologia świerka pospolitego”, wydanej pod redakcją A. Boratyńskiego i W. Bugały w 1998 roku (w wersji anglojęzycznej pod redakcją M.G. Tjoelkera, A. Boratyńskiego i W. Bugały w 2008 roku), Michalski opisał gradacje kornikowe w drzewostanach świerkowych Polski w pięćdziesięcioleciu 1948–1998 (Michalski 1998b, 2007), natomiast w rozdz. 7 niniejszej pracy zawarto dane o gradacjach w ostatnich dziesięcioleciach.

Każda gradacja kornika drukarza – gatunku o olbrzymim potencjale rozrodczym, mogącym mieć w ciągu roku dwie generacje główne oraz jedną do dwóch siostrzanych, z reguły prowadzi do katastrofalnych skutków i olbrzymich strat gospodarczych na całym obszarze występowania świerka. Podczas masowych pojawów kornika drukarza, zwłaszcza w ich fazie retrogradacji, dochodzi do gradacji innych korników, wymienionych wcześniej, które również mają co najmniej dwie generacje w ciągu roku (Grodzki 1997a, 2009a; Kula i in. 2007). Wraz ze wzrostem liczebności populacji kornika drukarza, przy osiągnięciu określonego zagęszczenia populacji, zmienia się jego behavior, staje się on gatunkiem bardzo agresywnym, atakuje nie tylko drzewa osłabione, ale także zdrowe (por. rozdz. 5).

Z dotychczasowych badań wynika, że okresowe gradacje kornika drukarza są nieuniknione, zarówno na obszarach naturalnych, jak i antropogenicznie zmienionych (Connell, Slatyer 1977; Michalski i in. 2004; Dobrowolska 2010). Ze względu na skutki przyrodnicze i gospodarcze nie mogą one być ignorowane przez człowieka. Z dotychczasowej wiedzy o korniku drukarzu wynika, że w warunkach równowagi ekologicznej jest on naturalnym czynnikiem selekcyjnym, eliminującym osłabione świerki z drzewostanów. W okresach osłabienia drzew przez różne czynniki biotyczne i abiotyczne następuje wzrost liczebności populacji kornika i zmiana jego roli w ekosystemie, objawiająca się zwiększoną agresywnością i zasiedlaniem drzew żywych i zdrowych. Dochodzi do wielkoobszarowego zamierania świerczyn oraz do związanych z tym zaburzeń w gospodarce leśnej (por. rozdz. 11). Wskutek wylesień spowodowanych usuwaniem drzew zasiedlonych na-

stępuje zmiana warunków życia dla wielu gatunków roślin i zwierząt, a także całkowita lub częściowa destrukcja dotychczasowych układów ekologicznych. Gleba na terenach pozbawionych drzewostanu (zwłaszcza na stokach górskich) ulega erozji, w wielu miejscach dochodzi do zabagnienia lub odwodnienia terenu. Gospodarka leśna ponosi straty wynikające z przedwczesnego, nieplanowego pozyskania drewna, a równocześnie wzrastają koszty odtworzenia lasu.

Jednym z pozytywnych aspektów gospodarczych oddziaływania kornika drukarza na ekosystemy leśne jest eliminacja z drzewostanów świerkowych mało odpornych osobników, czyli selekcja naturalna (Karpiński 1935a), oraz dostosowanie występowania świerka do właściwych warunków siedliskowo-glebowych (Niklasson i in. 2010).

W Karpatach do 1996 roku zamierały głównie drzewostany świerkowe sztucznego pochodzenia na bogatych siedliskach Beskidu Śląskiego i Beskidu Małego, opalone przez opieńki, których szkodliwy wpływ zaznaczał się do 900 m n.p.m. Drzewostany miejscowego pochodzenia w reglu górnym Pilska, Babiej Góry i Tatr były wówczas uważane za mniej uszkodzone, a nawet za zdrowe (Capecki 1994). Ostatnia gradacja kornika drukarza, która objęła także te drzewostany, w sposób drastyczny zweryfikowała wcześniejsze oceny (Grodzki 2010), stawiając przed gospodarką leśną nowe, ogromne zadania związane z jej opanowaniem (Szabla 2009), omówione szerzej w rozdz. 11.

Warto w tym miejscu wspomnieć także o lasach indywidualnej własności, w których – z racji pełnionych przez nie funkcji produkcyjnych – rola kornika drukarza jest podobna jak w lasach gospodarczych. W niektórych częściach Polski (np. w Karpatach i na Pogórzu Karpackim) drzewostany te, z uwagi na znaczny udział świerka, także są obiektami wzmożonego lub masowego występowania kornika drukarza. Stała obecność w nich drzew posuszowych jest wynikiem nieprzestrzegania przez właścicieli terminowości prac związanych z ochroną lasu przed owadami kamiofagicznymi (zwłaszcza usuwania drzew zasiedlonych), co w znaczący sposób wpływa na wzrost zagrożenia drzewostanów innych form własności (Król 2007, 2010; Gieburowski 2009).

W Polsce i wielu innych krajach europejskich drewno świerkowe było i jest podstawowym surowcem drzewnym (po drewnie sosnowym). Wśród gatunków drzew leśnych świerk zajmuje czołowe miejsce pod względem przyrostu rocznego, a zasobność jego drzewostanów jest znacznie wyższa niż zasobność innych gatunków (Puchniarski 2008). Dlatego nie można zrezygnować z hodowli świerka, pomimo przejściowych trudności z zahamowaniem procesu jego zamierania (Boratyński i in. 1998, Szymański 1998, Puchniarski 2008).

Aktualnie, zgodnie z raportem o stanie lasów w Polsce z 2010 roku, udział powierzchniowy świerka w Lasach Państwowych, parkach narodowych oraz w lasach

prywatnych i gminnych wynosi około 6,4%. Z opracowania Głaza (1992) wynika, że w 1991 roku drzewostany świerkowe lub z przewagą świerka zajmowały 72% powierzchni lasów sudeckich i 74–76% powierzchni zachodnich dzielnic lasów karpackich. W Sudetach Zachodnich udział świerka jako gatunku panującego zmniejszył się po gradacji z lat osiemdziesiątych XX wieku z około 90% do poniżej 70%.

Największe zagrożenie dla trwałości drzewostanów świerkowych, zwłaszcza w warunkach górskich, stanowi kornik drukarz i towarzyszące mu inne gatunki owadów kambio- i ksylofagicznych. W związku z tym absolutnie nie można zrezygnować ze stosowania zabiegów profilaktycznych i metod ograniczania jego liczebności. Zabiegi ochronne powinny być zróżnicowane i dostosowane do charakteru drzewostanu oraz warunków, w jakich rozwijają się owady, co nie wyklucza poszukiwań nowych metod lub doskonalenia obecnie istniejących (Grodzki i in. 2003b). Świerk jest bowiem ważnym, a w wielu terenach – podstawowym gatunkiem lasotwórczym, nie do zastąpienia przynajmniej w części drzewostanów (np. w reglu górnym), dlatego też wymaga stałej i skutecznej ochrony (Capecki i in. 1997, Michalski 1998b).

8.3. Obszary chronione

Kornik drukarz, zajmujący niewątpliwie dominującą pozycję pośród szkodników wtórnych drzewostanów świerkowych, jest także gatunkiem, którego działalność przynosi szereg korzystnych zjawisk w odniesieniu do funkcjonowania ekosystemu i szeroko pojętej różnorodności biologicznej, co ma szczególne znaczenie w przypadku obszarów chronionych.

Wiele badań wskazuje na ekologiczne znaczenie kornika jako gatunku kluczowego, nazywanego „inżynierem ekosystemów” (Lawton, Jones 1995; Gutowski 1986; Müller i in. 2008). Rola kornika drukarza jako inżyniera ekosystemów polega przede wszystkim na kreowaniu otwartych przestrzeni w drzewostanie, analogicznych do powierzchni wiatrołomowych, mających duże znaczenie w funkcjonowaniu całych zbiorowisk roślinnych i zwierzęcych, w tym zwłaszcza bezkręgowców (Sokołowski 2002; Bouget, Duelli 2004).

Jednym z ciekawszych poligonów doświadczalnych w badaniach nad wpływem działalności kornika na ekosystem leśny jest niemiecki Park Narodowy „Las Bawarski”, na obszarze którego mamy do czynienia z gradacją kornika drukarza rozpoczętą w 1980 roku i trwającą z przerwami do dnia dzisiejszego. Badano tam m.in. różnorodność biologiczną owadów, porównując „gniazda kornikowe” do powierzchni zlokalizowanych w zwartym drzewostanie, na jego skraju i na łąkach. Na gniazdach kornikowych zaobserwowano wzrost liczby gatunków i osobników różnych

grup owadów, łącznie z zagrożonymi gatunkami saproksylicznymi (Müller i in. 2008). Wzrost liczebności owadów saproksylicznych wiąże się z dostępnością drewna martwych drzew, ale przede wszystkim z korzystnymi warunkami termicznymi, które stanowią kluczowy czynnik rozwoju specyficznej biocenozy.

Podczas gdy powstawanie gniazd kornikowych wpływa na zróżnicowanie struktury drzewostanu i polepszenie warunków rozwojowych wielu organizmów, wielkopowierzchniowe zamieranie lasu, zwłaszcza monokultur, może w dłuższej perspektywie przynosić negatywne skutki wynikające z drastycznych zmian środowiska. Zjawisko takie jest szczególnie groźne dla gatunków związanych z żywymi drzewami (np. Koprowski i in. 2005), a w przypadku rozwoju gradacji na wyspowych stanowiskach także dla wrażliwych, stenotopowych elementów flory i fauny.

Wiele organizmów, zwłaszcza związanych z martwymi świerkami, jest również ściśle powiązana z obecnością kornika drukarza. Ponad 140 gatunków wchodzi w skład kompleksu stawonogów związanego z kornikiem (Weslien 1992c). Liczne spośród tych gatunków wykorzystują specyficzną niszę wytworzoną przez działalność kornika jako miejsce rozwoju i schronienia, np. związany z martwymi świerkami rozmiaż kolweński *Pytho kolwensis* C.R. Sahlb., gatunek chroniony, figurujący w załącznikach do dyrektywy siedliskowej (Siitonen, Saaristo 2000). Duża grupa gatunków wchodzi w ściśle związki troficzne z kornikiem drukarzem, np. owadzie pasożytnicze i drapieżniki, a także kręgowce, jak dzięcioł trójpalczasty *Picoides tri-dactylus* (Fayt i in. 2005).

Uważa się, że na obszarach chronionych, z uwagi na większą różnorodność i dostępność odpowiednich środowisk (drewno martwych drzew), opór środowiska w stosunku do kornika drukarza jest większy, co potwierdza się zwłaszcza w okresach międzygradacyjnych (Okołów 1982; Weslien i Schroeder 1999; Fayt i in. 2005). Podczas gradacji kornika wrogowie naturalni nie odgrywają jednak głównej roli w ograniczaniu jego populacji, a ich liczebność jest zbliżona niezależnie od statusu ochronnego objętych gradacją obszarów (Feicht 2004; Hilszczański i in. 2007; Komonen i in. 2011). Podobnie jest także w przypadku roztoczy związanych z kornikiem drukarzem, odławianych zarówno w północno-wschodnim, jak i w górskim zasięgu świerka w Polsce (Gwiazdowicz i in. 2012).

Często dyskutowanym zagadnieniem jest znaczenie obszarów chronionych, na których nie prowadzi się zabiegów ograniczania liczebności kornika, jako rezerwuarów jego populacji. W większości badanych przypadków w terenach objętych ochroną ścisłą i w sąsiednich drzewostanach gospodarczych liczebność populacji kornika jest podobna (Schlyter, Lundgren 1993; Weslien, Schroeder 1999; Gutowski, Krzysztofiak 2005; Hilszczański i in. 2007). Skupiskowy charakter występowania korników oraz zmienny w czasie i przestrzeni stan populacji sprawiają, że niezmiernie trudno jest, zwłaszcza przy braku poważnych zaburzeń ekosystemów (np. wiatrołomów), wnioskować

wać o kierunkach migracji populacji kornika z obszarów chronionych i jej wpływie na drzewostany gospodarcze, chociaż takie próby były podejmowane (Schlyter, Lundgren 1993; Gutowski, Krzysztofiak 2005; Starzyk i in. 2005). W badaniach tych nie stwierdzano negatywnej roli rezerwatów jako rezerwuarów kornika.

Otwarcie na badania naukowe stanowi jeden z głównych celów statutowych parków narodowych i wielu innych obszarów chronionych. Niezależnie bowiem od rangi problemu występowania kornika drukarza i oceny jego skutków (także przyrodniczych), należy uświadomić sobie wartość badań prowadzonych w ekosystemach poddanych wyłącznie bądź w znacznej mierze prawom natury, nie zaś priorytetom gospodarczym. Możliwość śledzenia naturalnych procesów, zwłaszcza w obszarach ochrony ścisłej, jest czynnikiem niewątpliwie rzutującym na uzyskiwane wyniki, a opisane w ten sposób prawidłowości i mechanizmy znajdują zastosowanie w ekologicznie ukierunkowanym zagospodarowaniu lasów o charakterze produkcyjnym.



Fot. 25. Martwy drzewostan świerkowy po gradacji kornika drukarza w obszarze ochrony ścisłej Gorceńskiego Parku Narodowego, południowy stok Kudłonia, 2010 rok (W.G.)

Nie do przecenienia są także czysto poznawcze walory uzyskiwanych tu wyników, czemu sprzyja ograniczony dostęp osób postronnych do obszarów ochrony ścisłej, często ułatwiający prowadzenie badań i obserwacji w terenie (Grodzki 2002). W ostatnich latach we wschodniej części Tatrzańskiego Parku Narodowego miały miejsce rozległe gradacje kornikowe, których skutki oglądać dziś można na stokach Czuby Roztockiej czy Wołoszyna (obszar ochrony ścisłej). Zamieranie zasiedlonych świerków, które miało największe nasilenie w drzewostanach najstarszych i – z uwagi na położenie – najmniej przekształconych, można uznać za proces naturalny związany z wymianą pokoleń (Grodzki i in. 2006a). Rozpad drzewostanów stworzył niepowtarzalną okazję do śledzenia spontanicznego przebiegu tego procesu, łącznie z dokonującymi się przemianami roślinności (Ambroży 2000). Podobne, szeroko zakrojone badania, uwzględniające procesy sukcesji i regeneracji, wykonano także w reglu górnym na Babiej Górze (Holeksa 1998) i w Gorcach (Przybylska, Chwiśtek 2006), gdzie w okresie ostatnich 10 lat doszło do zamarcia świerczyn w wyższych położeniach wskutek gradacji kornika drukarza (fot. 25).

Zgodnie z obowiązującą ustawą o ochronie przyrody, jej celem jest m.in.:

- utrzymanie procesów ekologicznych i stabilności ekosystemów,
- zachowanie różnorodności biologicznej, zapewnienie ciągłości istnienia gatunków roślin, zwierząt i grzybów, wraz z ich siedliskami, przez ich utrzymywanie lub przywracanie do właściwego stanu ochrony,
- ochrona walorów krajobrazowych,
- utrzymywanie lub przywracanie do właściwego stanu ochrony siedlisk przyrodniczych.

Pogodzenie tych celów w warunkach gradacyjnego występowania kornika drukarza w świerczynach wydaje się być zadaniem trudnym, a sposoby ich osiągnięcia często stają się powodem tarć i sporów. Dość wspomnieć o kontrowersjach wokół Szumawy i Lasu Bawarskiego, a z bliższych przykładów – o sporach wokół Puszczy Białowieskiej czy świerczyn tatrzańskich.

Tworzenie obszarów ochrony ścisłej, czyli przywracanie ekosystemom leśnym pierwotnego charakteru, wiąże się ze zwiększaniem obecności drewna martwych drzew. W przypadku nagłego powstania dużych ilości potencjalnego materiału łęgowego, zwłaszcza na skutek różnego rodzaju zaburzeń, zjawisko to może jednak nieść za sobą zagrożenie ze strony kornika w postaci gwałtownego, wielkoobszarowego zamierania drzew (Toivanen i in. 2009) (patrz także rozdz. 6). Drastyczne działania polegające na usuwaniu zasiedlonych drzew w odpowiednim terminie pozwalają w decydujący sposób obniżyć to zagrożenie (Jönsson i in. 2012). Obszary chronione, na których tego typu zabiegi w stosunku do kornika drukarza nie są wykonywane, siłą rzeczy będą charakteryzowały się odmienną dynamiką, zarówno populacji kornika, jak i rozpadu drzewostanu.

Każdy obszar chroniony musi mieć sprecyzowane cele ochrony. Celom tym należy następnie podporządkować zastosowany sposób ochrony, zapewniający osiągnięcie (lub przynajmniej dążenie do osiągnięcia) założonego celu. Z tego względu decyzja o objęciu danego obszaru określoną kategorią ochrony (ściśłą / bierną, czynną) powinna być poprzedzona gruntowną analizą określającą zasadność zastosowania danego sposobu ochrony, na podstawie jasnych i klarownych kryteriów. Przykładowo, jeżeli celem ochrony jest śledzenie dynamiki rozwoju naturalnego (ze spełnionymi wszystkimi kryteriami naturalności) boru świerkowego, zasadnym jest zastosowanie modelu ochrony biernej, z jednoczesną akceptacją wszystkich konsekwencji takiej decyzji, łącznie z rozpadem drzewostanów wskutek gradacji kornika drukarza (fot. 26).

Natomiast, jeżeli celem ochrony jest dążenie do przywrócenia naturalnych układów w ekosystemach silnie przekształconych (np. w sztucznych świerczynach dolnoreglowych w Tatrach), wówczas powinien zostać zastosowany model ochrony czynnej, zakładający spowalnianie tempa rozpadu drzewostanów zaatakowanych



Fot. 26. Zamarłe świerczyny na stokach Opalonego w Tatrzańskim Parku Narodowym, 2004 rok (W.G.)

przez kornika (poprzez ograniczanie liczebności jego populacji) i stopniowe kształtowanie struktury przyszłego pokolenia lasu poprzez wspomaganie przemian w składzie gatunkowym. Należy także zakładać dążenie do wprowadzenia w krótszej lub dłuższej perspektywie modelu ochrony biernej, po osiągnięciu stanu bliskiego naturze. Decyzje o sposobie ochrony muszą jednak być konsekwentnie realizowane (z zachowaniem „zimnej krwi”), bowiem brak stabilności w tym zakresie nie służy celom ochrony przyrody, która powinna być zawsze wartością nadrzędną (Grodzki i in. 2006).



9. Metody prognozowania zagrożenia drzewostanów świerkowych

Wojciech Grodzki, Jacek Hilszczański, Andrzej Kolk, Jerzy R. Starzyk

Podstawowym warunkiem prawidłowej organizacji zabiegów ochronnych jest precyzyjne i odpowiednio wczesne rozpoznanie wielkości i rodzaju zagrożenia drzewostanów. Celowi temu służy prognozowanie, obejmujące zespół czynności zmierzających do określenia, z możliwie jak największą dokładnością, przewidywanego poziomu szkód spowodowanych przez dany gatunek lub grupę gatunków owadów w określonych warunkach drzewostanowych.

Zadanie to w odniesieniu do szkodników wtórnych świerka jest niezwykle trudne. Podstawę stanowi tu określenie wzajemnych relacji na linii 'owad – roślina żywicielska'. W warunkach równowagi ekologicznej owady kambiofagiczne stanowią ważny czynnik regulacyjny w procesach określanych jako dynamika drzewostanu. Dopiero w momencie zachwiania swobodnego stanu tej dynamicznej równowagi następuje gwałtowny wzrost liczebności populacji owadów, znajdujących okresowo korzystne warunki rozwoju. Prawidłowość ta opisana została w formie teoretycznego modelu jako tzw. TSA (patrz rozdz. 5). Oznacza to, że dla prawidłowego prognozowania rozwoju populacji kambiofagów konieczne jest określenie co najmniej dwóch parametrów: stanu odporności drzewostanu oraz poziomu liczebności populacji owadów.

Owady kambiofagiczne związane ze świerkiem pospolitym cechują się występowaniem zespołowym. Niezależnie od charakterystyki drzewostanu, zespół kambiofagów świerka tworzony jest zawsze przez co najmniej trzy gatunki owadów: *Ips typographus*, *I. amitinus* i *Pityogenes chalcographus*, które w normalnych warunkach opanowują odpowiadające ich wymaganiom partie strzał. W określonych warunkach mikrosiedliskowych lub troficznych świerk pospolity atakowany jest także przez *Polygraphus poligraphus* oraz inne gatunki korników, np. *I. duplicatus*. Gatunki te, różniące się szczegółami biologii, wymagają odmiennego podejścia w zakresie oceny, a następnie przewidywania zmian liczebności populacji, w nawiązaniu do warunków panujących w drzewostanach. Stanowi to element znacznie komplikujący postępowanie ochronne i prognostyczne, które musi w sposób całościowy obejmować zespół szkodników.

Najważniejszym i najlepiej poznanym spośród szkodników wtórnych świerka jest kornik drukarz. W praktyce prognozowanie koncentruje się więc na tym gatunku, który ma największe znaczenie w zamieraniu drzewostanów świerkowych.

Pomimo tego, że zarówno krajowa, jak i zagraniczna literatura dotycząca biologii, ekologii i dynamiki populacji tego gatunku jest niezmiernie obfita (Michalski, Mazur 1999; Skuhřavý 2002; Wermelinger 2004), zagadnienia dotyczące oceny i prognozowania zagrożenia drzewostanów z jego strony w dalszym ciągu wymagają opracowania. Dotyczy to zwłaszcza wykorzystania danych wynikających ze stosowania pułapek klasycznych i feromonowych, a także możliwości uzyskiwania i wykorzystywania precyzyjnych danych ilościowych i jakościowych dotyczących drzew zasiedlonych.

W krajach sąsiadujących z Polską nie dopracowano się dotychczas metody prognozowania zagrożenia ze strony kambiofagów świerka. Podobnie jak u nas, ewidencjonowana jest tam miąższość drzew zasiedlonych przez te owady (z podziałem na usunięte i pozostające w lesie), przy czym w niektórych krajach (np. w Czechach i na Słowacji) stosuje się podział miąższości drzew zasiedlonych według głównych gatunków (Kunca 2012) lub grup gatunków producentów posuszu (Kniížek, Lubojacký 2012). Dokonywanie takiego rozdziału w warunkach zespołowego występowania kambiofagów świerka jest bardzo trudne i prawdopodobnie dalece niedokładne, toteż w krajach takich jak Szwajcaria czy Austria (Cech, Křehan 1997; Meier i in. 1999) miąższość drzew zasiedlonych jest ewidencjonowana sumarycznie.

Większość stosowanych w praktyce metod prognozowania zagrożenia ze strony szkodników wtórnych ma charakter heurystyczny, czyli bazujący na wiedzy i doświadczeniu ludzi zajmujących się tą problematyką (Hübertz i in. 1991; Bentz i in. 1993; Coeln i in. 1996; Reynolds, Holsten 1996; Negron 1997; Franklin i in. 1999). Prognozowanie opiera się na dwóch podstawowych silnie ze sobą powiązanych elementach, podlegających ocenie (Shore, Safranyik 1992):

- podatności drzewostanu na wystąpienie szkód,
- presji szkodnika wynikającej z charakterystyki jego populacji.

Podatność stanowi wypadkową wielu czynników decydujących o atrakcyjności drzewostanu dla szkodnika (patrz rozdz. 5 i 6). Wśród nich wyróżniamy cechy drzewa – wiek, pierśnica, i drzewostanu – zwarcie, udział drzewa żywicielskiego, itp. (Netherer, Nopp-Mayr 2005). Czynniki te zmieniają się bardzo wolno i mogą być przydatne do planowania działań ochronnych długoterminowych (Reynolds, Holsten 1994). Chodzi tutaj przede wszystkim o zabiegi zmierzające do przebudowy drzewostanów podatnych, które pod względem wymienionych cech istotnie różnią się od drzewostanów odpornych na zasiedlenie przez kambiofagi (Olsen i in. 1996).

Drugą grupę wpływającą na podatność stanowią szybko zmieniające się w czasie czynniki:

- biotyczne – takie jak żery owadów liściożernych, patogeny grzybowe,
- abiotyczne – wiatry, pożary, susza, powódzie, itp.

Czynniki te są z reguły monitorowane corocznie i wykorzystywane w krótkoterminowej prognozie zagrożenia przez owady kambiofagiczne, a w efekcie do bezpośredniego planowania strategii zwalczania.

Podobnie szybko zmieniającymi się w czasie i przestrzeni (np. na skutek migracji) są populacje kambiofagów. Ich liczebność oraz przestrzenne rozmieszczenie określane są każdego roku. Liczebność populacji lub presja owadów może być oceniana poprzez:

- stosowanie drzew pułapkowych,
- stosowanie pułapek feromonowych,
- porównanie liczby drzew zasiedlanych w kolejnych latach,
- charakterystykę wydzielania się posuszu (pojedynczo, grupowo, powierzchniowo).

Czasem ocena liczebności populacji szkodników wymaga wzięcia pod uwagę takich czynników wpływających na jej rozwój, jak np. opady w okresie letnim roku poprzedniego (Reynolds, Holsten 1994) czy warunki termo-energetyczne rozwoju stadiów przedimaginalnych, przydatne do precyzyjnego określania rójki owadów w warunkach górskich (Coeln i in. 1996).

Wyniki uzyskiwane dzięki obecnie stosowanym pułapkom feromonowym nie w pełni są wykorzystane. Dane te, wobec powszechności stosowania syntetycznych feromonów wabiących *I. typographus*, powinny mieć zastosowanie tak w ocenie, jak i w prognozowaniu zagrożenia. Wykorzystanie tych danych jest możliwe (Starzyk 1996), wymaga to jednak określenia zasad ich interpretacji, a także ustalenia standardów dotyczących rodzaju stosowanych w tym celu feromonów oraz typu i sposobu rozmieszczenia pułapek (Grodzki 1995c, 2007b). O ile jednak syntetyczne feromony od lat stosowane są z powodzeniem w monitoringu kornika drukarza (Bakke 1985), o tyle próby ustalenia zależności między wielkością odłowów a rzeczywistym stanem liczebnym jego populacji nie doprowadziły do jednoznacznych wniosków odnośnie do wykorzystania tego narzędzia w celach prognostycznych.

Zasadniczą trudnością zdaje się tu być mnogość czynników wpływających na wielkość odłowów *I. typographus* przy zastosowaniu syntetycznych atraktantów (Grodzki 2007b). Stwierdzono np. występowanie okresowych różnic w proporcji płci chrząszczy *I. typographus* odławianych na ten sam preparat (Zuber, Benz 1992), a także zmienność reakcji obu płci w zależności od dawki i proporcji składników syntetycznego feromonu (Jakuš, Šimko 2000; Jakuš, Blaženec 2002). Istotny wpływ na wielkość odłowów mają także reakcje behawioralne danego gatunku na warunki środowiska, np. temperatura powietrza lub siła i kierunek wiatru (Schlyter i in. 1987b; Bakke 1992; Skatulla, Feicht 1992; Lobinger 1994). Tym niemniej dane uzyskiwane na podstawie odłowów do pułapek feromonowych stanowią pewne odzwierciedlenie dynamiki populacji tych owadów i mogą mieć przełożenie na

dynamikę wydzielania się posuszu, a w konsekwencji na zagrożenie drzewostanu (Helland i in. 1984; Grodzki 1995c, 2007b; Franklin i in. 1999; Lindelöw, Schroeder 1999; Marchetti i in. 1999).

Z badań wykorzystujących metodę analizy geostatystycznej, przeprowadzonych w świerczynach Rumunii wynika, że dane pochodzące z obserwacji o charakterze monitoringowym mogą, w przypadku kornika drukarza, być przydatne także w prognozowaniu zmian liczebności populacji w najbliższej przyszłości (Raty i in. 1997). Również wyniki skandynawskich obserwacji nad monitoringiem kornika drukarza wskazują na możliwość przewidywania na ich podstawie przybliżonych zmian liczebności populacji, gdy liczebność ta jest niska (Hübertz i in. 1991), oraz prognozowania zagrożenia drzewostanów na podstawie odłowów do pułapek feromonowych i drzew pułapkowych z feromonem (Weslien i in. 1989).

Już w początkowym okresie stosowania pułapek stwierdzono ich przydatność do śledzenia zmian liczebności populacji *I. typographus* w cyklach wieloletnich, zarówno w warunkach gradacji (Bakke 1985), jak i w okresach międzygradacyjnych (Hübertz i in. 1991). Próby wykorzystania pułapek feromonowych do przewidywania przyszłego zagrożenia drzewostanów nie dały zadowalających wyników, głównie z uwagi na znaczną zmienność przestrzenną liczebności populacji i lokalne znaczenie danych oraz silny wpływ licznych czynników środowiskowych na wielkość odłowów (Bakke 1992; Niemeyer 1992; Weslien 1992; Marchetti i in. 1999; Grodzki 2007b). Stwierdzono np. znaczne różnice w wielkości odłowów do pułapek wystawionych bezpośrednio obok siebie, czyli w tych samych – jak się zdaje – warunkach (Grodzki i in. 2008), co wzbudza wątpliwości co do wartości danych uzyskiwanych z pułapek feromonowych. W warunkach skandynawskich (gdzie kornik drukarz wyprowadza 1 pokolenie w roku) takie wykorzystanie danych z pułapek sprawdza się przy niskiej liczebności jego populacji (Weslien i in. 1989), jednak metoda jest bardzo niepewna w okresach gradacji (Weslien 1992b; Lindelöw, Schroeder 1999, 2001b). Natomiast wyniki badań włoskich, prowadzonych w warunkach bardziej zbliżonych do panujących w Polsce, wskazały na możliwość prognozowania wielkości szkód wyrządzonych przez kornika drukarza w bieżącym sezonie wegetacyjnym na podstawie odłowów chrząszczy zakładających pierwszą generację, rojących się na wiosnę (Faccoli, Stergulc 2004, 2006). Także w warunkach polskich gór decydująca dla wielkości odłowów w sezonie wegetacyjnym jest różnica wiosenna (Grodzki 2007b).

Próby wykorzystania danych o wielkości odłowów do pułapek do oceny przyszłego zagrożenia drzewostanów wykazały znikomą przydatność tych danych do celów prognostycznych w perspektywie dłuższej niż bieżący sezon wegetacyjny, zwłaszcza przy podwyższonym stanie populacji (Weslien i in. 1989; Lindelöw, Schroeder 2001; Faccoli, Stergulc 2004, 2006; Grodzki 2007b).

Ważnym sektorem metod prognozowania zagrożenia drzewostanów ze strony kornika drukarza jest zastosowanie modeli opisujących dynamikę jego rozwoju w zależności od warunków zewnętrznych. Już wiele lat temu stworzono pojęcie tzw. sumy temperatur efektywnych. Wartość ta, wyrażona w stopnio-dniach (*degree-days*), jest sumą średnich temperatur dobowych powyżej 5°C aż do osiągnięcia wartości progowej, potrzebnej do ukończenia rozwoju określonego stadium owada (Annila 1969). Wspomniana metoda, pozwalająca m.in. na określenie terminu rójki imagines na wiosnę w zależności od warunków termicznych, bywa do dziś wykorzystywana w praktyce. Dalsze badania (Zumr 1982b; Schopf 1985), dające podstawy do tworzenia kolejnych opisów matematycznych (Anderbrant 1986), umożliwiły wyodrębnienie parametrów istotnych dla budowy bardziej złożonego modelu rozwoju kornika drukarza, nazwanego modelem termoenergetycznym, który – jako swoisty prototyp – powstał dla warunków subalpejskiej części Dolnej Austrii (Coeln i in. 1996).

Jednak Wermelinger i Seifert (1998), którzy precyzyjnie określili sumy temperatur efektywnych potwierdzające ideę Annili (1969), poddali w wątpliwość niektóre stwierdzenia Coelna i innych (1996), stwierdzając znaczne różnice w tempie rozwoju kolejnych stadiów kornika drukarza w różnych temperaturach otoczenia. Stworzony model został zweryfikowany na podstawie danych z innych obszarów (Netherer, Pennerstorfer 2001), a następnie utworzono PAS (Predisposition Assessment System; por. rozdz. 6.1) – swoisty klucz służący do oceny podatności świerczyn na atak kornika drukarza na podstawie cech siedliska i drzewostanu (Netherer, Nopp-Mayr 2005). Dalsze prace doprowadziły do stworzenia spójnego modelu PHENIPS, opisującego w sposób matematyczny fenologię rozwoju kornika drukarza w zależności od warunków środowiskowych (Baier i in. 2007). Model ten, uwzględniający liczbę i liczebność generacji kornika drukarza w określonych warunkach, stanowić może jednocześnie narzędzie oceny potencjalnego zagrożenia drzewostanów w skali lokalnej i regionalnej.

Podobny tryb zastosowano przy konstruowaniu modelu TANABBO, opartego na danych zebranych podczas gradacji kornika drukarza w Tatrach na pograniczu polsko-słowackim (Kissiyar i in. 2005). Na bazie tego modelu zbudowano system oceny podatności drzewostanów na atak kornika drukarza, uwzględniający zależność między nasileniem jego występowania a parametrami środowiskowymi wyodrębnionymi przez Netherer (2003), jednak dodatkowo z wykorzystaniem technologii GIS.

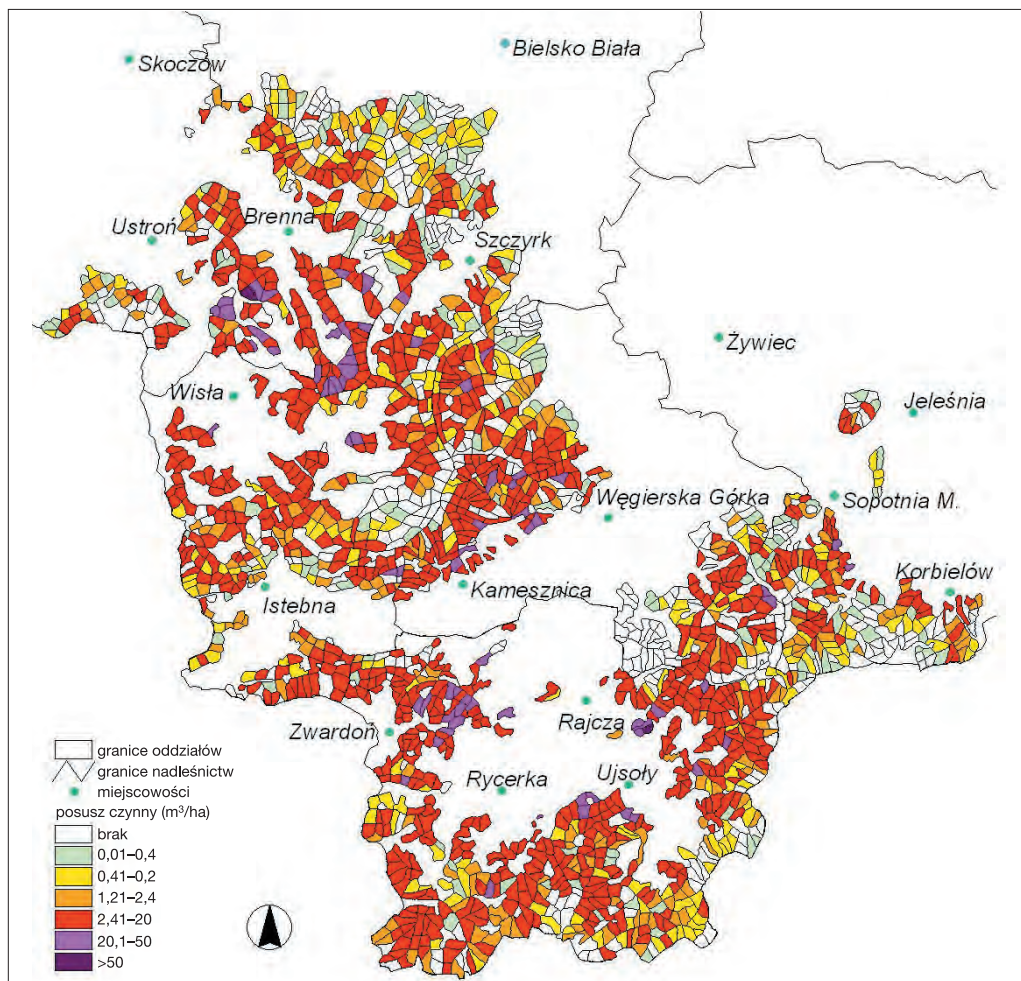
Pozwoliło to na stworzenie narzędzia umożliwiającego m.in. generowanie warstw mapy numerycznej wskazujących miejsca o podwyższonym ryzyku powstania ognisk rozrodu kornika (np. w następstwie szkód od wiatru), określenie (w ujęciu przestrzennym) prawdopodobnych kierunków poszerzania się tych ognisk, a na-

stępnie przewidywanych kierunków i tempa rozwoju gradacji. Model TANABBO został wstępnie przetestowany przy opracowywaniu prognozy zagrożenia świerczyn we wschodniej części Tatr słowackich (Jakuš i in. 2005). Natomiast zastosowanie mapy numerycznej i zobrażeń satelitarnych dowiodło ogromnych możliwości zastosowania technologii GIS w prognozowaniu zagrożenia drzewostanów i planowaniu postępowania ochronnego w dostosowaniu do rozpoznania ryzyka rozrodu kornika w ujęciu przestrzennym (Grodzki 2005, 2007b).

W Polsce prognozowanie zagrożenia drzewostanów przez szkodniki wtórne do niedawna opierało się na corocznie zestawianych danych dotyczących zaewidencjonowanej miąższości drzew zasiedlonych usuniętych z lasu oraz szacunkowej miąższości takich drzew pozostających do usunięcia na koniec września (Instrukcja ochrony lasu 1988). W charakterze danych pomocniczych wykorzystywano roczny rozmiar cięć sanitarnych, a w warunkach górskich także informacje o rozmiarze i tempie likwidacji szkód spowodowanych przez niekorzystne zjawiska atmosferyczne. Wszystkie te dane, zestawione w układzie wieloletnim, pozwalały na ocenę zmian intensywności wydzielania się posuszu, a pośrednio – na ocenę dynamiki liczebności populacji szkodników wtórnych, które w tym procesie uczestniczą. Jednocześnie dane takie umożliwiały ustalenie obszarów wzrastającego lub chronicznie podwyższonego zagrożenia (ryc. 11), a także ocenę skuteczności zabiegów ochronnych, wyrażonej stosunkiem miąższości usuniętych drzew zasiedlonych do miąższości drzew zasiedlonych pozostających w lesie (z czego jednak w ostatnim czasie zrezygnowano).

Postępowanie takie, nawet przy zachowaniu dużej dokładności, nie daje podstaw wystarczających do przewidywania rozwoju sytuacji w bliższej lub dalszej przyszłości. Stanowi ono raczej składnik monitoringu, pozwalający na śledzenie tendencji i dynamiki wydzielania się posuszu w drzewostanach, w których występują owady kambiofagiczne. Prognoza oparta na danych o wydzielaniu się posuszu i/lub pozyskaniu drzew zasiedlonych jest więc orientacyjna. Dodatkową komplikację stanowi występowanie zjawisk o charakterze nieprzewidywalnym, np. szkód od wiatru i śniegu czy suszy, których wpływ zarówno na drzewostany, jak i na populacje szkodników, a co za tym idzie – na wielkość zagrożenia, jest bardzo istotny (Capecki 1978).

W Polsce podjęto kilka prób modyfikacji podejścia do prognozowania zagrożenia drzewostanów ze strony szkodników wtórnych świerka. Capecki (1981) wyróżnił szereg istotnych czynników wpływających na dynamikę populacji zespołu kambiofagów świerka w warunkach lasów górskich i zaproponował zasady prognozowania zagrożenia na podstawie ich analizy w zestawieniu z danymi o stanie populacji szkodników. Prognoza zagrożenia świerczyn ze strony kambiofagów może bowiem mieć charakter ogólny lub szczegółowy. Prognoza ogólna formułowana



Ryc. 11. Miąższość posuszu zasiedlonego przez owady kambiofagiczne w oddziałach leśnych Beskidu Śląskiego i Żywieckiego w 2004 roku

jest dla dużych obszarów leśnych i ma charakter orientacyjny. Ten rodzaj prognozy jest w Polsce corocznie opracowywany dla szczebla regionalnej dyrekcji Lasów Państwowych i poszczególnych nadleśnictw, przy czym ma ona bardziej charakter oceny zmian zagrożenia w kolejnych latach, niż przewidywania zmian w bliższej lub dalszej przyszłości. Natomiast prognoza szczegółowa, której sporządzenie jest znacznie trudniejsze ze względu na szeroki zakres danych podlegających analizie, praktycznie nie jest w naszym kraju wykonywana. Zdaniem Capeckiego (1981) prognoza taka powinna opierać się na takich danych opisujących zdrowotność drzewostanów i stan populacji szkodników, jak:

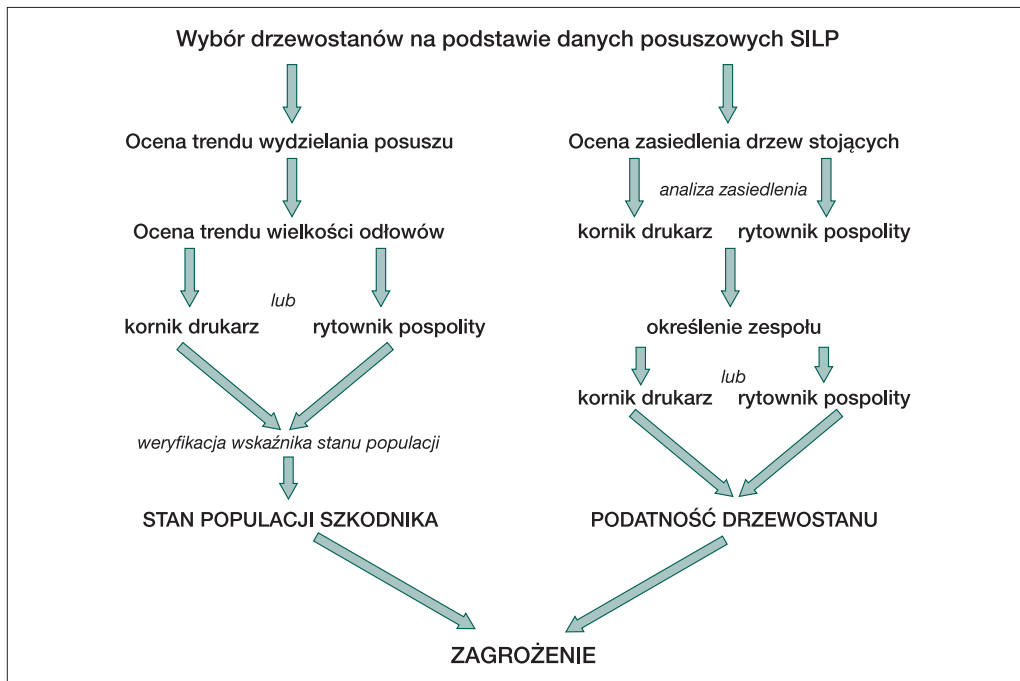
- ilość zasiedlonych drzew stojących i leżących, proporcje między nimi oraz stosunek miąższości drzew zasiedlonych do bieżącego przyrostu drzewostanów,
- występowanie czynników osłabiających drzewa i drzewostany (choroby grzybowe, szkodniki liściożerne, czynniki abiotyczne i antropogeniczne),
- lokalizacja drzew zasiedlonych przez szkodniki i formy ich rozmieszczenia w nawiązaniu do zwarcia drzewostanów,
- gęstość zasiedlenia drzew przez poszczególne gatunki kambiofagów, określana w sposób metodyczny w stałych partiach drzewostanu,
- układ warunków atmosferycznych (zwłaszcza hydrotermicznych) w roku (latach) poprzednim, w aspekcie ich wpływu na drzewostan i owady.

Takie podejście do prognozowania, opracowane dla potrzeb sporządzania prognozy zagrożenia niedużych obszarów leśnych (leśnictwo i mniejsze) i uwzględniające specyfikę terenów górskich, nie wyszło poza fazę opracowań naukowych. Mimo ewidentnej potrzeby, nie opracowano metodyki odpowiadającej praktyce leśnej, natomiast w prognozie nadal wykorzystywano dane oparte na ewidencji posuszu świerkowego. Pojawiające się propozycje modyfikacji metod prognozowania ograniczały się w zasadzie do zmian w układzie danych zawartych w odpowiednich formularzach dotyczących zagrożenia drzewostanów przez szkodniki wtórne, opierających się konsekwentnie na miąższości wyrobionego i pozostającego do usunięcia posuszu i drzew zasiedlonych (Capecki 1981).

W 2001 roku w Instytucie Badawczym Leśnictwa zakończono realizację tematu dotyczącego prognozowania zagrożenia drzewostanów ze strony szkodników wtórnych (Hilszczański i in. 2001). W końcowej dokumentacji zaproponowano wówczas zmianę podejścia do prognozowania, polegającą na uwzględnieniu podatności drzewostanu (w sposób nieco zbliżony do systemu PAS), szczegółowej oceny zagrożenia w zależności od jego charakterystyki jakościowej (dominujące gatunki owadów) oraz trendu wydzielania się posuszu, określonego poprzez porównanie danych z dwóch kolejnych lat. Zaproponowany wówczas schemat oceny zagrożenia drzewostanów w odniesieniu do świerczyn przedstawiono na ryc. 12.

Propozycja ta nigdy nie doczekała się zastosowania w praktyce. Uznana za zbyt skomplikowaną i czasochłonną dołączyła do szeregu wcześniejszych odrzuconych idei dotyczących zreformowania systemu prognozowania zagrożenia drzewostanów przez szkodniki wtórne.

W 2004 roku ukazało się kolejne wydanie „Instrukcji ochrony lasu”. W części dotyczącej prognozowania zagrożenia ze strony owadów kambiofagicznych pojawiły się zapisy o uzupełnieniu ewidencji miąższościowej wydzielania się posuszu o dane powierzchniowe oraz o wprowadzeniu elementów jakościowej oceny zagrożenia. W wyniku licznych kontrowersji metodyka powierzchniowej i jakościowej oceny zagrożenia uzyskała wówczas status postępowania fakultatywnego, wobec



Ryc. 12. Schemat postępowania prognostycznego dla drzewostanów świerkowych

czego stosowana była tylko przez niewielką część jednostek administracji Lasów Państwowych.

W okresie tworzenia Instrukcji z 2004 roku System Informatyczny Lasów Państwowych (SILP) był już rzeczywistością w całej strukturze Lasów Państwowych, a dla niemal 3/4 administrowanej przez nie powierzchni były już sporządzone mapy numeryczne. W tym samym czasie zwrócono uwagę na możliwości zastosowania technologii informatycznych w ochronie lasu (Jachym, Grodzki 2004; Grodzki 2005). Wprowadzenie postulowanych w 2004 roku rozwiązań, dostosowanych do narzędzi informatycznych (w tym technologii GIS), było więc jedynie kwestią czasu. Wobec ogromnego potencjału tych systemów, niewykorzystanie ich w ochronie lasu byłoby prawdziwym grzechem zaniechania.

W roku 2012 powstała kolejna „Instrukcja ochrony lasu”, znacznie bardziej dostosowana do realiów SILP, a właściwie Systemu Informacji Przestrzennej (SIP), integrującego SILP z narzędziami GIS – mapami numerycznymi, pokrywającymi już wszystkie obszary zarządzane przez Lasy Państwowe. W SILP prowadzona jest bieżąca ewidencja pozyskania drewna z cięć sanitarnych, uwzględniająca kategorię pozyskanych drzew, w tym – posusz zasiedlony. Już podczas tworzenia Instrukcji z roku 2004 zaproponowano zastosowanie wskaźnika NPC (nasilenia posuszu czyn-

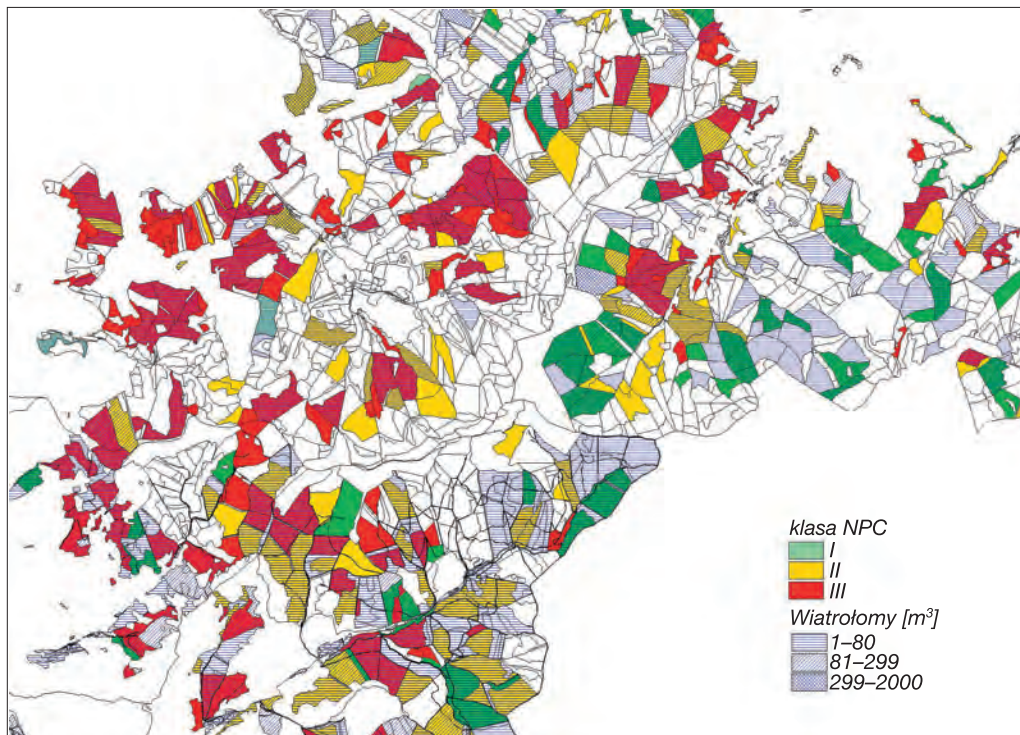
nego), obrazującego tempo ubywania drzew z drzewostanu wskutek działalności owadów kambiofagicznych, czyli presji tych owadów na drzewostan. Wskaźnik NPC to udział procentowy drzew wydzielonych w danym roku wskutek zasiedlenia przez te owady w ogólnej miąższości drzew w danym wydzieleniu leśnym. Upraszczając – wskaźnik ten mówi o tym, jak szybko ubywa nam drzew z drzewostanu z powodu działania korników. Konstrukcja wskaźnika, uwzględniająca miąższość (zapas) drzewostanu, pozwala na zniwelowanie różnic wynikających z cech siedliska, produktywności drzewostanu, itp. Wskaźnik NPC obrazuje więc tempo zamierania drzew zasiedlonych, wynikające bezpośrednio z presji owadów kambiofagicznych na drzewostan.

Jak już wspomniano, zapisy aktualnej „Instrukcji ochrony lasu” (2012) uwzględniają realia współczesnych rozwiązań informatycznych. W bazach SILP zawarte są zarówno cechy taksacyjne drzewostanu, jak i ewidencja pozyskanego posuszu czynnego (PZ), przypisane do wydziałów leśnych według adresów SILP. W systemie znajdują się także odpowiednie informatyczne procedury raportowania. Możliwe jest zatem:

- stworzenie listy wydziałów leśnych zawierającej wartości NPC,
- wygenerowanie na tej podstawie odpowiedniej warstwy mapy numerycznej, obrazującej presję kambiofagów na drzewostany w ujęciu przestrzennym (wizualizacja),
- zagregowanie danych do postaci tabel zawierających powierzchnie drzewostanów w klasach NPC na poziomie leśnictwa i wyższych, umożliwiające ocenę zagrożenia jednostek na kolejnych szczeblach zarządzania w oparciu o udział procentowy drzewostanów w klasach NPC,
- ograniczone prognozowanie zagrożenia drzewostanów na podstawie oceny aktualnej presji owadów kambiofagicznych,
- planowanie – po uzupełnieniu map o warstwę obrazującą wielkość szkód atmosferycznych lub innych czynników szkodotwórczych – działań ochronnych w dostosowaniu do oceny sytuacji, także w skali większej niż nadleśnictwo (ryc. 13).

Metodyka jakościowej oceny zagrożenia drzewostanów ze strony owadów kambiofagicznych, uznawana nadal za uciążliwą, w ostatniej wersji „Instrukcji ochrony lasu” (2012) znalazła się w części obejmującej czynności wykonywane w warunkach zagrożeń. Tymczasem jakościowe rozpoznanie zagrożenia stanowi istotny warunek prawidłowej organizacji postępowania ochronnego. W przypadku świerka istotne znaczenie ma rozpoznanie źródła zagrożenia: kornika drukarza, rytownika pospolitego i zespołu czterooczaaka świerkowca.

Przedstawione w tym rozdziale informacje dowodzą, że praktycznie nigdzie nie ma spójnego systemu prognozowania zagrożenia drzewostanów ze strony owadów kambiofagicznych (w przypadku świerczyny – głównie kornika drukarza). Wyniki



Ryc. 13. Nasilenie wydzielania się posuszu czynnego (NPC) oraz szkody od wiatru na pograniczu trzech nadleśnictw w Beskidzie Żywieckim, jako podstawa planowania zabiegów ochronnych

badania wykonanych w różnych ośrodkach stanowią raczej elementy takiego systemu, wymagające dopiero scalenia. Wydaje się, że polski system informatyczny – SILP, stanowiący narzędzie gromadzenia szczegółowych danych o znacznym stopniu szczegółowości, a równocześnie precyzyjnie adresowanych geograficznie, pozwoliłby na opracowanie i wdrożenie metody prognozowania kambiofagów. W myśl jednak schematu przedstawionego na ryc. 12, musiałby on uwzględniać także dane dotyczące jakościowego rozpoznania zagrożenia (możliwości takie daje obowiązująca IOL z 2012 roku), a także – a może przede wszystkim – moduł oceny podatności drzewostanów na atak kornika, wykorzystujący dane taksacyjne drzewostanów (zawarte w odpowiednich bazach SILP) oraz charakterystykę ukształtowania terenu (do uzyskania z map numerycznych). Na możliwości takie wskazywano już przed kilku laty, gdy jeszcze nie wszystkie nadleśnictwa dysponowały mapami numerycznymi (Jachym, Grodzki 2004). Należy mieć nadzieję, że system taki prędzej czy później powstanie – warunkiem koniecznym jest opracowanie odpowiednich algorytmów analizy istniejących danych, a następnie wprowadzenie stworzonych rozwiązań do praktyki leśnej w Polsce.



10. Metody i strategie ograniczania liczebności populacji kornika drukarza w drzewostanach zagrożonych

Andrzej Kolk, Wojciech Grodzki

10.1. Metody ograniczania liczebności kornika drukarza

Wostatnim stuleciu we wszystkich krajach europejskich, gdzie miały miejsce gradacje kornika drukarza i gatunków towarzyszących, nastąpiło wyraźne zmniejszenie powierzchni drzewostanów świerkowych i udziału świerka w składzie gatunkowym lasów.

Z uwagi na powtarzające się często gradacje, powodujące duże szkody gospodarcze i przyrodnicze w różnych krajach, podejmowano liczne badania dotyczące określenia zarówno czynników sprzyjających powstawaniu gradacji korników, jak i metod ograniczenia liczebności ich populacji. Z czynników sprzyjających powstawaniu gradacji najczęściej wymieniane są czynniki pogodowe, uszkodzenie drzew przez wiatr, występowanie chorób grzybowych korzeni drzew, defoliacja koron drzew spowodowana przez foliofagi, wprowadzenie monokultur świerkowych w miejsce lasów mieszanych, wysoki średni wiek drzewostanów, szkodliwe oddziaływanie emisji przemysłowych, powodujących biologiczną degradację gleb, wprowadzanie obcych genotypów świerka, niedostosowanych do siedliska, i wiele innych, wymienionych we wcześniejszych rozdziałach opracowania.

Ze względu na zapotrzebowanie praktyki leśnej najwięcej uwagi poświęcono technice ograniczania liczebności populacji kornika drukarza w drzewostanach zagrożonych. Opracowano wiele metod, które – zastosowane łącznie – składają się na całość postępowania ochronnego.

Najczęściej stosowaną, a zarazem powszechnie uważaną za najskuteczniejszą metodą ograniczania liczebności populacji kornika drukarza, jest wyszukiwanie i usuwanie drzew zasiedlonych z drzewostanów przed wylotem chrząszczy. Metoda ta jest podstawową częścią postępowania ochronnego w Polsce, a także w Niemczech, gdzie wchodzi w zakres integrowanych metod ochrony lasu (Niemeyer 1997). Skuteczność usuwania posuszu czynnego warunkowana jest jednak ścisłym zachowaniem reżimu czasowego (przed wylotem nowego pokolenia), bowiem usuwanie po-

suszu już opuszczonego przez korniki jest z punktu widzenia ochrony lasu bezcelowe, a ze względu na ochronę różnorodności biologicznej bywa uznawane za wręcz szkodliwe (Gutowski 2004). Pozostawianie w lesie martwych drzew, postulowane w polskim piśmiennictwie od dawna (Piotrowski, Wołk 1975), obecnie nie jest już kwestionowane i od 2004 r. znalazło się w zapisach „Instrukcji ochrony lasu” (2004, 2012). Warto tu przytoczyć wyniki badań fińskich, z których wynika, że w lasach zagospodarowanych liczebność i różnorodność owadów podkorowych zasiedlających martwe sosny i świerki była wyższa niż w lasach rezerwatowych, przy jednocześnie znacznie wyższym udziale korników (Väisänen i in. 1993). Pozostawianie w lesie martwych drzew, z uwzględnieniem ich cech jakościowych i wymiarowych, pozwala bowiem na zapewnienie warunków do rozwoju wielu gatunków owadów drapieżnych i pasożytniczych, a także rzadkich i ginących (Siitonen 2001; Jonsell, Weslien 2003). W lasach zagospodarowanych realizacja tego postulatu musi jednak przebiegać w równowadze i harmonii z potrzebami ochrony drzewostanów i kontrolowania tempa ich zamierania.

W warunkach gradacji korników, kiedy wskutek trudności i opóźnień dochodzi do pozostawienia w drzewostanach drzew zasiedlonych, w których kornik drukarz, w różnych stadiach rozwojowych, zimuje pod korą, warto zastosować jesienno-zimowe usuwanie posuszu. Dla powodzenia tej metody trzeba zatrudnić „trocinkarzy zimowych” – wykwalifikowany personel do wyszukiwania i znakowania takich drzew. Prowadzenie prac zimą jest możliwe jedynie w dobrych warunkach pogodowych (zwłaszcza przy niezbyt grubej pokrywie śnieżnej). Postępowanie takie, zastosowane podczas ostatniej gradacji beskidzkiej (2003–2010), przyniosło wymierne efekty w postaci ograniczenia intensywności ataku korników wiosną w latach następnych (patrz rozdz. 11). Warto jednak pamiętać, że jest to podejście o charakterze interwencyjnym, które powinno mieć zastosowanie wyłącznie w szczególnych sytuacjach. Wyniki badań przeprowadzonych w drzewostanach świerkowych w północno-wschodniej Polsce i w górach wskazują, że usuwanie posuszu zimą może mieć zastosowanie w fazie zaawansowanej progradacji i w okresie kulminacji, gdy znaczna część populacji kornika drukarza zimuje w korze. Natomiast w fazie retrogradacji, gdy w żerowiskach przeważają parazytoidy i drapieżce, postępowanie takie jest niewskazane z uwagi na potrzebę ich ochrony (Hilszczański 2008; Hilszczański i in. 2010).

Powszechnie i od dawna stosowaną metodą ograniczania liczebności populacji kornika drukarza jest wykładanie drzew pułapkowych, tzw. pułapek klasycznych. Metodę tę zaproponował w latach trzydziestych XIX wieku Heinrich Julius von Uslar (Skuhravý 2002), a w Polsce z całą pewnością stosowano ją w latach dwudziestych XX wieku w Tatrach (Grodzki, Guzik 2009). W Polsce i sąsiednich krajach jako pułapki wykorzystuje się drzewa specjalnie w tym celu ścięte lub też przysposobione

z wywrotów i złomów, wykładane w kilku terminach wynikających z biologii korników, zwłaszcza kornika drukarza (Instrukcja ochrony lasu 2012). U naszych południowych sąsiadów pułapki klasyczne przykrywane są gałęziami świerkowymi (Zahradník i in. 1996), które mają za zadanie ochronę łyka i drewna przed przesychnieniem, ale mogą także wywoływać dodatkowy efekt wabiący.

Król i Bakke (1986) stwierdzili, że efekt wabienia kornika drukarza przez drzewa pułapkowe i pułapki feromonowe zależy od jego liczebności: przy niższej liczebności pułapki klasyczne mogą w ogóle nie być zasiedlane, choć do pułapek feromonowych odławiają się chrząszcze. W warunkach gradacji pułapki feromonowe również są skuteczniejsze niż pułapki klasyczne. Autorzy ci zwracają też uwagę, że chrząszcze, które zasiedlają pułapki klasyczne, mogą je po jakimś czasie opuścić, aby założyć generację siostrzaną, co nie ma miejsca w przypadku pułapek feromonowych. W Norwegii około 50% chrząszczy rodzicielskich opuszczało drzewa zasiedlone w ciągu dwóch tygodni, a 80% – po trzech tygodniach (Bakke 1983). Wskazuje to na istotność terminowego usuwania drzew pułapkowych, warunkującego ich skuteczność jako metody ochrony lasu. Natomiast w Belgii przeprowadzono badania porównawcze nad skutecznością pułapek feromonowych typu Theysohn z feromonem Pheroprax i stojących drzew pułapkowych opryskanych insektycydem (Karate) z doczepionym feromonem. Metoda stojących drzew pułapkowych była wówczas najpowszechniej stosowaną tam metodą. Na drzewach pułapkowych odławiano 1,7–3,5 razy więcej chrząszczy kornika drukarza niż do pułapek feromonowych typu Theysohn, a przy zastosowaniu specjalnych osłonek chroniących dyspenser nawet ponad 30-krotnie więcej (Raty i in. 1992).

Wywrócone i złamane świerki są dla kornika drukarza łatwym do zasiedlenia materiałem lęgowym, ponieważ nie są zdolne do reakcji obronnej, a ponadto mogą wydzielać substancje wywołujące efekt wabienia pierwotnego. Są one więc zasiedlane z dużą intensywnością w okresie pierwszego, a częściowo i drugiego, sezonu wegetacyjnego (Annala, Petäistö 1978; Eriksson i in. 2005; Grodzki i in. 2006b, 2008). Z tego względu drzewa takie są zwykle wykorzystywane jako pułapki klasyczne, zamiast ścinania żywych drzew. Dyskusyjna jest natomiast kwestia celowości wystawiania pułapek feromonowych w drzewostanach z dużą ilością wywrotów i złomów. Grégoire i in. (1997) uważają, że świeże, niekorowane dłużyce świerkowe nie stanowią konkurencji dla pułapek feromonowych, które mogą być zastosowane do ich ochrony przed zasiedleniem. Z praktycznego punktu widzenia nie ma jednak takiej potrzeby, ponieważ zwykle zasiedlenie tych drzew, będących naturalnymi pułapkami, jest pożądane. Z kolei badania Abgralla i Schvestera (1987) w Alpach, a także Grodzkiego i in. (2008) w Tatrach wykazały, że wabienie chrząszczy przez świeże wywroty jest zbyt silne, aby pułapki z syntetycznym feromonem mogły ograniczyć ich zasiedlenie przez kornika drukarza. Natomiast efektywność drzew

pułapkowych można zwiększyć poprzez doczepienie do nich (lub do mygieł, zwanych mygłami chwytynymi) syntetycznych feromonów (Grodzki 2003), co z powodzeniem stosowane było podczas ostatniej gradacji korników w Beskidzie Śląskim i Żywieckim (patrz rozdz. 11).

Wykładanie pułapek feromonowych zostało wprowadzone do praktyki leśnej jako metoda monitoringu kornika drukarza (Bakke 1985) oraz jako element postępowania ochronnego zmierzającego do ograniczenia liczebności jego populacji, zwłaszcza poprzez prowadzenie odłowów na masową skalę (*mass trapping*). Stwierdzono, że stosowanie masowych odłowów okazało się skuteczne w ochronie drzewostanów wcześniej uszkodzonych przez wiatr (Grégoire i in. 1997). W literaturze dominuje jednak przekonanie o ograniczonej skuteczności tej metody w warunkach gradacji, kiedy masowe stosowanie pułapek powinno być jedynie uzupełnieniem klasycznych metod ograniczania liczebności populacji kornika drukarza (Dimitri i in. 1992; Weslien 1992a; Niemeyer i in. 1994; Raty i in. 1995; Faccoli, Stergulc 1999). Niemeyer (1997) uważa, że stosowanie pułapek feromonowych powinno być metodą dodatkową, wspomagającą metodę podstawową, jaką jest częste wyszukiwanie i usuwanie z lasu drzew zasiedlonych. W opracowanej dla potrzeb lasów miasta Spišská Nová Ves strategii ochrony drzewostanów, wdrożonej następnie do praktyki, zastosowano jako metodę podstawową wyszukiwanie i usuwanie posuszu czynnego, jako metodę równoległą – wykładanie pułapek feromonowych wzdłuż ścian drzewostanów (metoda barier), a jako metodę wspomagającą – wykładanie pułapek klasycznych, osiągając zadowalające efekty (Jakuš 1997). Metodę barier stosowano również w słowackich Tatrach (Jakuš 1998a), gdzie stała się pewnym standardem postępowania, jednak jej efekty w postaci prawdopodobnego dodatkowego wabienia chrząszczy do tak zabezpieczonych ścian drzewostanów wzbudziły szereg dyskusji (Grodzki i in. 2006a).

Jakuš (2001) wyróżnia dwa poziomy gradacji: na pierwszym poziomie drzewa osłabione przez patogeny korzeni i z objawami żółknięcia koron atakowane są przez kornika w sposób rozproszony, a wówczas należy stosować głównie metodę wyszukiwania i usuwania drzew zasiedlonych przed wylotem chrząszczy, co jest uciążliwe i trudne. Jeżeli jednak nie zostanie to we właściwy sposób wykonane, to wówczas gradacja przechodzi na drugi poziom, kiedy atakowane są drzewa w gniazdach lub na ścianach drzewostanów. Wyszukiwanie i usuwanie drzew zasiedlonych jest wówczas łatwiejsze, a równocześnie skutecznym okazuje się zastosowanie barier pułapek feromonowych do zabezpieczania narażonych na atak ścian drzewostanów.

Wielkość odłowów chrząszczy do pułapek feromonowych zależy od wielu czynników środowiskowych (Król, Bakke 1985; Bakke 1992; Kolk, Swaczyna 1992; Niemeyer 1992; Grodzki 2007b i inne). Ich wpływ jest różny, co świadczy o złożoności mechanizmów wpływających na efekt końcowy stosowania pułapek, zwłaszcza

w aspekcie ich łowności i rozrzedzania populacji kornika. Nie wiadomo bowiem, jaka część populacji odławia się do pułapek – wyniki badań są bardzo zróżnicowane: Zahradník i inni (1993) wspominają o przedziale 0,2–77%, Kawka (1995) o 49–79%, a zdaniem Wesliena (1992b) udział odłowionych chrząszczy osiąga poziom 30%.

Wyniki badań wskazują, że stosowanie pułapek feromonowych na kornika drukarza nie powoduje masowego odławiania owadów niebędących celem ich wystawiania. W badaniach z użyciem pułapek typu Theysohn, wykonanych w różnych krajach europejskich, udział innych owadów (bez Scolytinae) wynosił od około 1% (Babuder i in. 1996) do około 3% (Kretschmer 1990, Valkama i in. 1997, Zach 1997), a w trzech polskich parkach narodowych nie przekraczał poziomu 4% (Grodzki 2007b). Na składniki syntetycznego feromonu kornika drukarza reaguje jego drażniący – przekrętek mróweczka *Thanasimus formicarius* (L.) (Bakke, Kvamme 1981), przy czym liczba okazów tego gatunku znajdujących w pułapkach nie wskazuje, aby odłowiony miał charakter masowy (Grodzki 2007b).

Skuteczną metodą ograniczania populacji kornika drukarza jest korowanie pozyskanego zasiedlonego surowca. Jest to metoda interwencyjna, stosowana wówczas, gdy nie ma możliwości wywozu z lasu zasiedlonych drzew odpowiednio wcześniej, czyli jeszcze przed wylotem nowego pokolenia korników. Metoda ta jest pracochłonna i kosztowna, gdyż korowanie jest często wykonywane ręcznie, dlatego jej stosowanie jest zwykle ograniczone do warunków kłęskowych. Istotą korowania jest doprowadzenie odkrytych larw do przeschnięcia, dlatego jest ona skuteczna tylko przed osiągnięciem przez korniki stadium wyrosniętej larwy. Znaczna liczba osobników kornika drukarza w różnych stadiach rozwojowych (także poczwarki i niewybarwione chrząszcze) staje się pokarmem ptaków, żerujących na zdartych płatach kory. Korowanie mechaniczne zasiedlonego surowca świerkowego jest skuteczne w odniesieniu do kornika drukarza, powodując jego śmiertelność na poziomie około 93%, jednak w przypadku „drobnych” korników towarzyszących drukarzowi, zwłaszcza rytownika pospolitego, około 70% owadów przeżywa ten zabieg (Dubbel 1993). W przypadku występowania korników zespołowo, co ma miejsce praktycznie zawsze (Grodzki i in. 2003b), zabieg ochronny powinien być wymierzony we wszystkie gatunki stwarzające zagrożenie.

Z przedstawionego przeglądu metod ograniczania liczebności kornika drukarza mogłoby wynikać, że w tym zakresie od dziesięcioleci nie dokonał się żaden postęp, jeśli nie liczyć wprowadzenia do powszechnego stosowania syntetycznych feromonów i sztucznych pułapek. Rzeczywiście, trzonem postępowania pozostają stare metody o sprawdzonej skuteczności (usuwanie drzew zasiedlonych, korowanie, pułapki klasyczne), jednak istotnie wspomagane metodami powstałymi stosunkowo niedawno w wyniku rozwoju wiedzy i postępu technologicznego. Postęp ten nadal się dokonuje, czego dowodem są próby opracowania i zastosowania kolejnych me-

tod, opartych na rozwiązaniach z dziedziny biotechnologii, wykorzystujących ekologię chemiczną i organizmy antagonistyczne.

Wśród nowych metod, znajdujących się w fazie bardziej lub mniej zaawansowanych doświadczeń, ważne miejsce zajmuje metoda „odepchnij-przyciągnij” (ang. *push-pull*). Opiera się ona na wykorzystaniu dwóch przeciwstawnie działających na kornika grup substancji chemicznych, a mianowicie feromonu (o działaniu przywabiającym) i antyferomonu (o działaniu odpychającym). O ile feromony to substancje znane i stosowane od dość dawna, o tyle antyferomony to wynik stosunkowo nowych badań. W grupie antyferomonów wyróżnić można zarówno te, które pochodzą od kornika drukarza (np. ipsdienol, wydzielany przez samice w fazie antyagregacji, po wyczerpaniu możliwości przestrzennych zasiedlanego drzewa), jak i substancji wydzielanych przez rośliny niebędące żywicielkami dla kornika drukarza (w tej grupie głównie NHV – *Non Host Volatiles*), przekazujące mu fałszywą informację o gatunku drzewa „testowanego” podczas wyboru do zasiedlenia. Technologia *push-pull* polega – w odniesieniu do drukarza – na odepchnięciu go poprzez antyferomony od ścian drzewostanu i przywabieniu (poprzez działanie feromonów) do pułapek, w których jest odławiany.

Pierwsze doświadczenia z zastosowaniem technologii *push-pull* prowadzono na kontynencie amerykańskim w odniesieniu do tamtejszych gatunków korników. Natomiast doświadczenia dotyczące kornika drukarza prowadzone były w naszej części Europy, w tym w Polsce i w jej bliskim sąsiedztwie. W 1997 roku w silnie rozluźnionych drzewostanach na Spiszu (Słowacja) wykonano doświadczenia z użyciem verbenonu i standardowych słowackich feromonów IT ECOLURE, jednak wyniki były niezadowolające. Uzyskano wprawdzie obniżenie intensywności ataku kornika podczas rójki wiosennej, jednak efektu tego nie udało się powtórzyć w dalszych częściach sezonu wegetacyjnego, a nasilenie wydzielania się posuszu wzrosło (Jakuš, Dudová 1999). Równocześnie, w kilku rejonach Europy (Belgia, Czechy, Szwecja, Słowacja, Polska) prowadzono – z różnymi rezultatami – doświadczenia nad zastosowaniem kombinacji verbenonu i NHV, które w niektórych przypadkach – np. na Szumawie – przyniosły zachęcające wyniki (Jakuš i in. 2003).

Kolejny kierunek rozwoju metod ochrony lasu przed kornikiem drukarzem związany jest z zastosowaniem owadobójczych grzybów, zwłaszcza *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. O grzybie tym, jako przyczynie śmiertelności kornika drukarza, wspomniał już w okresie międzywojennym Karpiński (1935b), a doświadczenia nad jego działaniem prowadził Bałazy (1962) (patrz także rozdz. 4.2.1.). W wyniku badań laboratoryjnych nad efektywnością oddziaływania patogena oraz jego rozprzestrzeniania się w środowisku, prowadzonych w ciągu ostatnich kilkunastu lat (Wegensteiner 1992, 1996; Markova, Samshinyakova 1990; Markova 2000; Kreutz i in. 2004a,b), opracowana została metoda aplikacji grzyba, która następnie była testowana w warunkach

terenowych (Vaupel, Zimmermann 1996; Kreutz i in. 2000, 2001, 2004b). Próby stosowania *B. bassiana* za pomocą oprysku, prowadzone w Polsce, nie przyniosły zadowalających rezultatów (Cichońska, Świeżyńska 1993). Natomiast w doświadczeniach przeprowadzonych w ostatnich latach w obszarach chronionych w Czechach, w Parku Narodowym Šumava (Landa i in. 2007, 2008), a także w Słowacji (Kunca i in. 2009; Vakula i in. 2010; Jakuš, Blaženc 2011), uzyskano zachęcające wyniki. Dotychczas opracowano już kilka preparatów, które próbowano zastosować z użyciem odpowiednio zmodyfikowanych pułapek feromonowych (Vaupel, Zimmermann 1996), niemniej jednak metoda ta daleka jest jeszcze od zastosowania w praktyce.

10.2. Strategie zwalczania kornika

Z informacji przedstawionych zarówno w tym rozdziale – o metodach ochrony drzewostanów świerkowych przed kornikiem drukarzem, jak i w rozdziale poprzednim, dotyczącym prognozowania, wynika, że dotychczas w żadnym kraju nie opracowano spójnego systemu prognozowania zagrożenia drzewostanów ze strony kornika, ani też kompleksowej metody ich ochrony.

Począwszy od 1972 roku w kolejnych „Instrukcjach ochrony lasu” (1988, 2004), opracowanych pod kierunkiem Instytutu Badawczego Leśnictwa, szczegółowo omówiono ważniejsze problemy związane z ochroną drzewostanów przed szkodnikami wtórnymi. Podkreślano we wstępie, że jednym z najważniejszych zadań gospodarki leśnej jest walka z tymi owadami. Zwracano uwagę na potrzebę kontroli stanu sanitarnego drzewostanów i występowania szkodników wtórnych. Uznano, że zapobieganie rozmnoży jest podstawowym elementem strategii ograniczania populacji owadów kambiofagicznych i ksylofagicznych. Te ogólne zasady zapobiegania i zwalczania szkodników wtórnych nie wystarczyły do ochrony licznych kompleksów drzewostanów świerkowych przed kornikiem drukarzem. Świadczą o tym opisane we wcześniejszych rozdziałach szkody i straty po gradacjach kornika drukarza.

W gronie niektórych pracowników nauki i wśród leśników–praktyków rodziły się wątpliwości i pytania, czy należy zwalczać gradacje korników świerka, a jeśli tak, to dlaczego. Jednak z gospodarczego punktu widzenia, wielkoobszarowe zamieranie lasów świerkowych i rozpad drzewostanów na dużych powierzchniach, jest nie do zaakceptowania. Zaiszła zatem potrzeba opracowania skutecznej strategii postępowania w kompleksach leśnych zagrożonych przez kornika drukarza.

Jeśli przez strategię rozumiemy teorię i praktykę optymalnego postępowania, to w sytuacji, w jakiej znalazły się świerczyny Beskidu Śląskiego i Żywieckiego w latach 2003–2012 (patrz rozdz. 11), należało jak najszybciej podjąć działania ochron-

no-hodowlane. Leśnicy z nadleśnictw beskidzkich, obserwując w ostatnich latach tempo zamierania świerczyn, przy współpracy z Uniwersytetem Rolniczym w Krakowie opracowali „Program dla Beskidów”, mający na celu głównie określenie działań opóźniających zamieranie drzewostanów. Natomiast w Instytucie Badawczym Leśnictwa, w Zakładzie Ochrony Lasu, wiosną 2007 roku, na podstawie doświadczeń zdobytych w zakresie postępowania ochronnego w ekosystemach świerkowych na północy Polski, została opracowana „Strategia walki z kornikiem drukarzem”. W strategii tej wyraźnie zaznaczono, że zwalczanie korników, a szczególnie kornika drukarza, należy do trudnych, kosztownych i pracochłonnych zabiegów ochroniarskich, które powinny być prowadzone nieprzerwanie podczas całego sezonu wegetacyjnego, a także w okresie jesienno-zimowym.

Podczas prowadzenia zabiegów ochronnych w drzewostanach świerkowych zagrożonych przez szkodniki wtórne duże znaczenie ma dobra znajomość biologii i ekologii poszczególnych gatunków oraz stanu zdrowotnego i sanitarnego drzewostanów, w których występują.

Kształtowaniu dobrej zdrowotności i trwałości lasów świerkowych powinna służyć profilaktyka, która jest jedną z podstawowych metod ochrony lasu. Obejmuje ona całokształt działań i środków mających na celu osiągnięcie właściwej kondycji zdrowotnej lasu i zapobieżenie gradacjom owadów. Zalecenia dotyczące działań profilaktycznych zostały szczegółowo omówione w części I. obowiązującej „Instrukcji ochrony lasu” (2012).

W postępowaniu profilaktycznym można wyróżnić trzy kierunki operatywnego działania, w zależności od stopnia zagrożenia ekosystemu leśnego i stosowanych metod. Pierwszy z nich dotyczy kształtowania odporności na czynniki abiotyczne, szkodniki i choroby oraz wzmacniania mechanizmów homeostatycznych w sztucznych biocenozach leśnych. Drugi dotyczy całokształtu postępowania związanego z higieną lasu, a trzeci – postępowania w początkowej fazie gradacji owadów.

W nowoczesnej profilaktyce ochrony ekosystemów leśnych świadome zapobieganie gradacjom, czyli przewidywanie, planowanie i postępowanie zgodnie z dzisiejszym stanem wiedzy, spoczywa głównie na nadleśniczym i leśniczym. Ich działania profilaktyczne powinny uwzględniać cele trwałej, zrównoważonej i wielofunkcyjnej gospodarki leśnej.

Profilaktyczne działania w drzewostanach świerkowych zagrożonych przez kornika drukarza i gatunki mu towarzyszące obejmują:

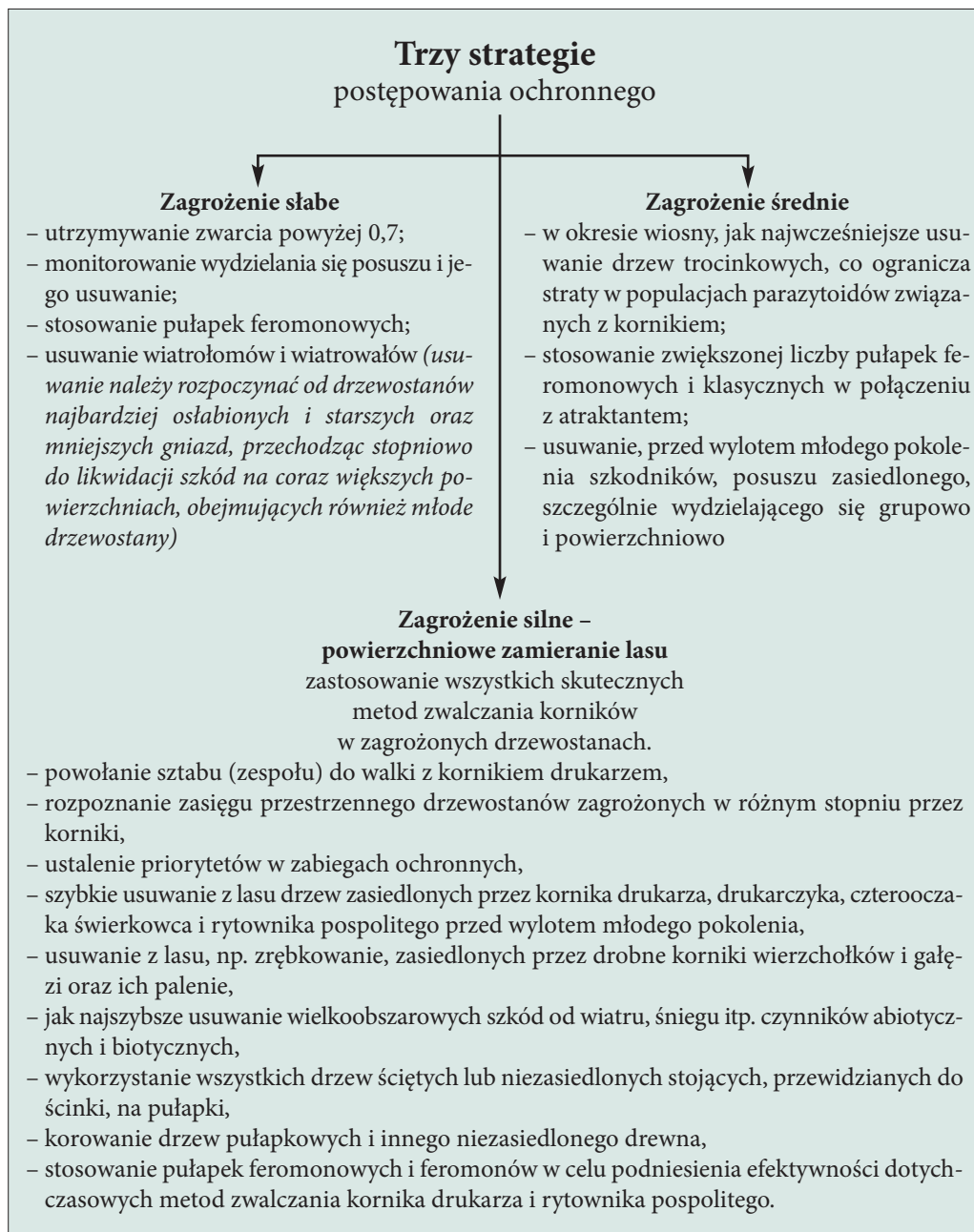
- 1) obniżanie podatności drzewostanów poprzez sterowanie:
 - a) zwarcie – utrzymując je powyżej 0,7,
 - b) wiekiem – poprzez obniżenie wieku rębności do 80–100 lat,
 - c) składem gatunkowym – przez promowanie drzewostanów wielogatunkowych,

- 2) promowanie organizmów antagonistycznych poprzez poprawę warunków ich bytowania i zwiększanie różnorodności biologicznej ekosystemów,
- 3) usuwanie drzew trocinkowych wczesną wiosną, co ogranicza straty w populacjach parazytoidów i drapieżców,
- 4) niedopuszczenie do defoliacji drzewostanów świerkowych przez owady liściożerne,
- 5) zapobieganie masowemu rozmnażaniu się owadów kambiofagicznych w okresach międzygradacyjnych poprzez m.in.:
 - a) wyznaczanie i usuwanie z lasu drzew przez nie zasiedlonych,
 - b) korowanie surowca drzewnego,
 - c) wykorzystanie złomów i wywrotów na pułapki klasyczne oraz z doczepionymi feromonami,
 - d) odławianie korników do pułapek feromonowych,
 - e) inne działania.

Zabiegi ochronne należy wykonywać tylko w przypadku zagrożeń, w wyniku których mogą powstać znaczne uszkodzenia lasu i zaburzenia jego różnorodnych funkcji oraz istotne zagrożenie produkcji drewna.

W okresie gradacji kornika drukarza należy powołać sztab (zespół) do walki z nim, odpowiedzialny za skuteczne przeprowadzenie akcji zwalczania korników. Najistotniejszym okresem zwalczania kornika drukarza i gatunków towarzyszących jest wczesna wiosna. Jeżeli w tym czasie populacja korników nie zostanie znacznie ograniczona, to dalsze działania w tym zakresie – w okresie późnej wiosny i lata – są mało skuteczne. Najważniejszym zadaniem administracji leśnej i właścicieli lasów prywatnych w okresie wczesnej wiosny jest przeprowadzenie zwalczania w sposób uniemożliwiający wylot chrząszczy korników z zasiedlonych drzew i założenie nowego pokolenia (II generacji) na osłabionych drzewach. Nie można jednocześnie i hodować i zwalczać kornika drukarza.

Do wyznaczania drzew trocinkowych, wykładania i kontrolowania pułapek feromonowych oraz innych prac z zakresu ochrony lasu potrzebni są doświadczeni robotnicy ochroniarze. W nadleśnictwach zagrożonych przez kornika drukarza i gatunki towarzyszące robotnicy ci powinni zajmować się systematycznie przez cały rok wyznaczaniem, ścinaniem, korowaniem i usuwaniem drzew zasiedlonych – stojących (m.in. trocinkowych) oraz leżących (m.in. drzew pułapkowych). W zależności od stopnia zagrożenia drzewostanów świerkowych przez kornika drukarza należy zastosować jedną z trzech strategii postępowania ochronnego przedstawionych na ryc. 14.



Ryc. 14. Strategia postępowania ochronnego w drzewostanach świerkowych zagrożonych w różnym stopniu przez kornika drukarza



11. Praktyczna realizacja strategii ograniczania liczebności kornika drukarza na przykładzie świerczyn Beskidu Śląskiego i Żywieckiego w latach 2007–2010

Kazimierz Szabla

11.1. Wprowadzenie

Do wybuchu gradacji kornika drukarza w Beskidach przyczynił się skomplikowany splot czynników historycznych, gospodarczych i naturalnych, które przez dziesięciolecia kształtowały stan i charakterystykę beskidzkich świerczyn. Uwarunkowania te zostały szczegółowo omówione w odrębnym opracowaniu (Szabla 2009). Główną przyczyną bezpośrednią procesów zamierania drzewostanów świerkowych, który rozpoczął się w 2006 roku i rozwinął na skalę nie notowaną wcześniej, był natomiast układ warunków pogodowych w latach 2003 i 2006, z rekordowo wysokimi temperaturami i długim okresem suszy, sprzyjający rozwojowi szkodników wtórnych i wzrostowi infekcji systemów korzeniowych przez opieńkę (Grodzki 2010). Za taką interpretacją przemawia równoczesne masowe zamieranie świerczyn w Polsce, Czechach i Słowacji (Hlásny i in. 2010).

Zamieranie świerczyn w Beskidzie Śląskim i Żywieckim, wynikające z gradacyjnego występowania kornika drukarza, było dla gospodarki leśnej zjawiskiem nadzwyczajnym. W tych warunkach koniecznością stało się opracowanie i zastosowanie szczególnych rozwiązań organizacyjnych zmierzających do ograniczenia liczebności jego populacji i łagodzących skutki gradacji. Celowi temu służyła opracowywana corocznie w kulminacyjnym okresie gradacji (2007–2010) „Strategia ograniczania liczebności szkodników wtórnych świerka na obszarze Beskidu Śląskiego i Żywieckiego”, stanowiąca podstawę realizowanych działań ochronnych.

Wszystkie kolejne edycje „Strategii” zawierały szczegółowo zaplanowane działania w zakresie gospodarki leśnej w terenach objętych gradacją korników, podporządkowane celom ochrony lasu przed tymi owadami. Istotnymi elementami tej strategii było:

- 1) szczegółowe rozpoznanie wielkości zagrożenia drzewostanów w ujęciu przestrzennym, z zastosowaniem zawartego w „Instrukcji ochrony lasu” (2004) wskaźnika NPC oraz wygenerowanych na jego podstawie warstw tematycznych

- mapy numerycznej (w nadleśnictwach, które jeszcze mapy numerycznej nie posiadały, mapy tematyczne tworzone ręcznie),
- 2) szczegółowe, oparte na rozpoznaniu zagrożenia, zaplanowanie sił i środków potrzebnych do zapewnienia efektywnych działań ochronnych, adekwatnych do lokalnej sytuacji,
 - 3) zaplanowanie niezbędnej pomocy ze strony innych jednostek Lasów Państwowych,
 - 4) dążenie do zminimalizowania wiosennego ataku korników poprzez eliminację części populacji zimującej (poprzez zatrudnienie „zimowych trocinkarzy”),
 - 5) dążenie do koncentracji cięć sanitarnych w pierwszej połowie sezonu wegetacyjnego (do końca czerwca), w celu eliminacji jak największej części populacji korników z I generacji,
 - 6) zróżnicowanie metod postępowania ochronnego, zmierzające do zapewnienia kompleksowej ochrony zagrożonych świerczyn przed owadami kambiofagicznymi z zespołu kornika drukarza,
 - 7) zapewnienie spedycji pozyskanego surowca przed wylotem nowego pokolenia rozwijających się w nim korników,
 - 8) zapewnienie „osłony medialnej” podejmowanych działań poprzez szeroką akcję informacyjną skierowaną do społeczności lokalnej oraz turystów i wczasowiczów.

11.2. Realizacja strategii ograniczania szkodników wtórnych świerka w latach 2007–2010

Przewidując, że układ warunków pogodowych w 2007 roku może być podobny jak w roku 2006, RDLP w Katowicach opracowała i wdrożyła „Strategię ograniczania liczebności szkodników wtórnych świerka na obszarze Beskidu Śląskiego i Żywieckiego w 2007 roku”, opartą na indywidualnych strategiach nadleśnictw: Bielsko, Jeleśnia, Ujszoły, Ustroń, Węgierska Górka i Wisła. W opracowaniu przyjęto dwa warianty tempa wydzielania się posuszu świerkowego: podstawowy (optymistyczny) – na poziomie zbliżonym do roku ubiegłego, oraz pesymistyczny – o wzmożonym wydzielaniu się posuszu. Powołano także Zespół Antykryzysowy, odpowiedzialny za opracowanie i realizację strategii.

Przy opracowywaniu strategii wykorzystano:

- 1) strategię walki z kornikiem drukarzem opracowaną w Instytucie Badawczym Leśnictwa przez prof. dr. hab. Andrzeja Kolka w 2007 roku,
- 2) zapisy „Instrukcji ochrony lasu” (2004) dotyczące: oceny występowania owadów kambio- i ksylofagicznych (§172–173), stosowania pułapek feromonowych

- i klasycznych w ochronie lasu (§327 i rozdz. 17.3.9) oraz postępowania ochronnego w drzewostanach uszkodzonych przez wiatr i okiść (§500–507),
- 3) wytyczne dotyczące, postępowania ochronnego w drzewostanach zagrożonych przez kornika zrosłozębnego, rytownika pospolitego, kornika drukarczyka i czteroooczaka świerkowca opracowane przez Grodzkiego i Mokrzyckiego (2002),
 - 4) zalecenia Zespołu Ochrony Lasu w Opolu przekazane podczas lustracji w 2006 roku,
 - 5) informacje przekazane przez ekspertów z zakresu entomologii leśnej (IBL, UR w Krakowie) podczas szkolenia w dniu 9 lutego 2007 roku,
 - 6) własne doświadczenia, wynikające z walki z kornikiem drukarzem, prowadzonej w 2006 roku,
 - 7) materiały źródłowe wykorzystane przy sporządzaniu formularzy nr 17 i nr 30 IOL.

Na załączonych do „Strategii” mapach przeglądowych zobrazowano sytuację sanitarną świerczyn na podstawie wskaźnika NPC (patrz rozdz. 9) i aktualnego rozmieszczenia wywrotów, zgodnie ze wskazaniami Zespołu Ochrony Lasu (ZOL) w Opolu. Ponadto na mapy naniesiono planowaną lokalizację pułapek klasycznych i feromonowych.

W ten sam sposób konstruowane były „Strategie” na trzy kolejne lata, z uwzględnieniem modyfikacji wynikających z rozwoju sytuacji.

11.3. Rozmiar cięć sanitarnych w latach 2007–2010

Realizacja działań przewidzianych w strategii w 2007 roku pozwoliła na uprzątnięcie styczniowych wiatrowałów i drzew zasiedlonych o znacznej miąższości przed wylotem dorosłych chrząszczy. W 2007 roku zjawisko intensywnego zamierania i rozpadu drzewostanów świerkowych w największym stopniu dotknęło obszary nadleśnictw: Wisła, Ujszoły, Węgierska Górka i Ustroń. Na obszarze tym, w drzewostanach w wieku od IV klasy wzwyż, skoncentrowane było 3/4 zasobów świerka ze świerczyn beskidzkich, które są najbardziej osłabione i zagrożone rozpadem. Na terenie tych czterech nadleśnictw pozyskano aż 85% miąższości posuszu wyrobionego na całym obszarze Beskidu Śląskiego i Żywieckiego w 2006 roku i 86% – wyrobionego w 2007 roku.

Na przebieg cięć sanitarnych w 2007 roku wpłynął wiejący w dniach 18/19 stycznia 2007 roku huragan Kyrill, który wyłamał i wyrzucił w Beskidzie Zachodnim drzewa o miąższości około 100 tys. m³. Większość szkód skoncentrowała się w Nadleśnictwie Ujszoły (40 tys. m³) i Węgierska Górka (20,5 tys. m³). W pozostałych nad-

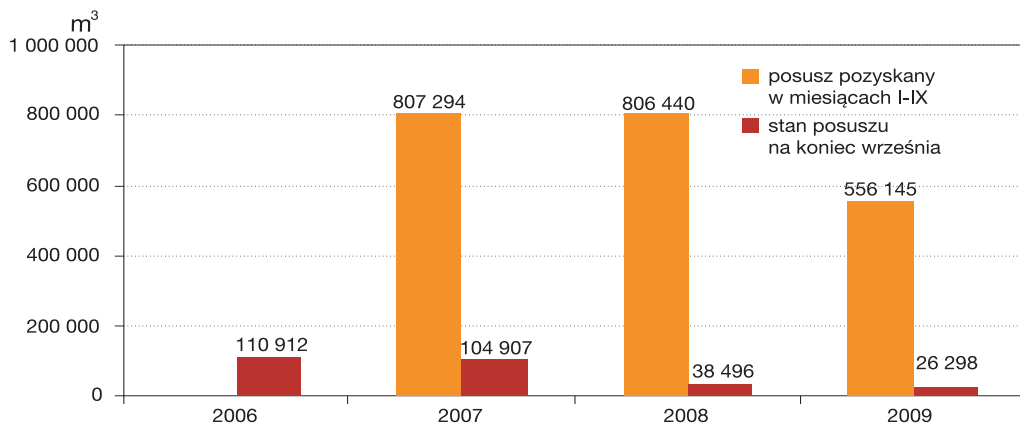
leśnictwach szkody, rozproszone po całym obszarze, łącznie nie przekroczyły 11 tys. m³. Uszkodzone zostały przede wszystkim drzewostany, które już w 2006 roku były objęte cięciami sanitarnymi, a których zła kondycja zdrowotna i tak wymusiłaby ich uprzątnięcie. Rozproszony charakter szkód od wiatru dawał możliwość szerokiego wykorzystania świeżych wywrotów i złomów na pałupki klasyczne.

W 2007 roku w cięciach sanitarnych pozyskano ogółem około 1208 tys. m³ drewna, w tym 994 tys. m³ posuszu oraz 214 tys. m³ wiatrołomów, o 51% więcej niż w roku poprzednim. Posusz zasiedlony stanowił 92%, a posusz nieokreślony (zwykle opieńkowy) i opuszczony – resztę (8%).

Szczegółowa ocena stopnia zagrożenia drzewostanów świerkowych w nadleśnictwach beskidzkich, wykonana z użyciem wskaźnika nasilenia posuszu czynnego NPC, zasygnalizowała zwiększenie powierzchni drzewostanów zagrożonych przez owady kambiofagiczne z 24 tys. ha w 2006 roku do 30 tys. ha w 2007 roku. Biorąc pod uwagę ilość wydzielającego się posuszu czynnego, oceniono, że powierzchnia zagrożonych świerczyn stanowi 71% wszystkich świerczyn w tym regionie, natomiast na ponad 94% powierzchni drzewostanów zagrożonych wydzielanie się posuszu osiągnęło najwyższy poziom (II i III klasa NPC).

W 2008 roku w wyniku cięć sanitarnych usunięto z lasu około 1094 tys. m³ drewna, w tym 918 tys. m³ posuszu (84%) i 176 tys. m³ złomów i wywrotów (16%). Nastąpił dalszy, nieznaczny wzrost powierzchni drzewostanów o wartości wskaźnika NPC powyżej 2 (III klasa): z 21,4 tys. ha w 2007 roku do 21,8 tys. ha w 2008 roku. Wzrost zagrożenia jest wyraźniejszy, gdy rozpatruje się drzewostany o wartości wskaźnika NPC powyżej 20 (końcowa faza rozpadu drzewostanu), których powierzchnia w 2008 roku wyniosła 3,7 tys. ha, wobec 2,9 tys. ha w 2007 roku.

W 2009 roku w cięciach sanitarnych usunięto z lasu około 758 tys. m³ drewna, w tym posuszu było 616 tys. m³ (81%), a złomów i wywrotów – 142 tys. m³ (19%), co sygnalizowało bardzo wyraźne obniżenie rozmiaru wykonanych cięć sanitarnych (o 35% w stosunku do kulminacyjnego 2007 roku). Taki rozwój sytuacji sanitarno-zdrowotnej świerczyn beskidzkich był w dużej mierze efektem konsekwentnej realizacji strategii ograniczania liczebności korników w latach 2007–2009. Nastąpiła także poprawa zdrowotności drzew w efekcie korzystniejszych dla świerka warunków pogodowych w 2009 roku. Stan sanitarny drzewostanów na koniec września 2009 roku, w porównaniu z ich stanem w 2008 roku, był istotnie lepszy (24 tys. m³ posuszu i 2,1 tys. m³ wywrotów w 2009 roku wobec odpowiednio 48,7 i 9,9 tys. m³ w 2008 roku). W 2009 roku nastąpiło zmniejszenie udziału drzewostanów w III klasie NPC, tj. znajdujących się w zaawansowanej lub w końcowej fazie rozpadu – z 21,8 tys. ha w 2008 roku do 20,7 tys. ha w 2009 roku (o 5%). W trakcie realizacji strategii, we wszystkich nadleśnictwach, zarysowała się potrzeba udostępnienia drzewostanów wcześniej nieobjętych intensywnymi działaniami



Ryc. 15. Posusz świerkowy pozyskany i pozostający w drzewostanach w nadleśnictwach Beskidu Śląskiego i Żywieckiego w latach 2006–2009

ochronnymi. Bez modernizacji szlaków zrywkowych, umożliwiających zrywkę mechaniczną, nie byłoby możliwe zagospodarowanie tak dużych ilości drewna. W 2009 roku udostępnienia wymagały 94 oddziały o łącznej powierzchni 1067 ha i zapasie 354 tys. m³ drewna.

Dobre tempo i sprawność wykonywania cięć sanitarnych i porządkowania drzewostanów w 2009 roku dały efekt w postaci zmniejszenia ilości posuszu w końcu września do poziomu najniższego w ciągu ostatnich 4 lat, co było ważnym osiągnięciem organizacyjnym nadleśnictw beskidzkich w realizacji „Strategii”, tj. w działaniach ograniczających rozród korników świerka (ryc. 15).

Poprawa ta miała miejsce szczególnie w nadleśnictwach: Wisła, Węgierska Górka i Ustroń. Jedynie Nadleśnictwo Ujsoły w 2009 roku odnotowało zwiększenie wrześniowego stanu posuszu w lesie w porównaniu z latami 2003 i 2004. W Nadleśnictwie Jeleśnia sytuacja w roku 2009 w zakresie stanu posuszu we wrześniu kształtowała się na poziomie jak sprzed roku 2006. Zmniejszenie rozmiaru cięć sanitarnych odnotowały w roku 2009 wszystkie – bez wyjątku, nadleśnictwa beskidzkie. W 2009 roku, na podstawie lustracji terenowych, stwierdzono stabilizację stanu sanitarnego lasu i zahamowanie wzmożonego tempa wydzielania się świerka na całym obszarze nadleśnictw: Wisła, Ustroń i Bielsko, a także Sucha i Andrychów. W nadleśnictwach: Ujsoły, Jeleśnia i Węgierska Górka tempo wydzielania się posuszu także spadło w stosunku do lat 2007–2008, lecz nadal było wysokie.

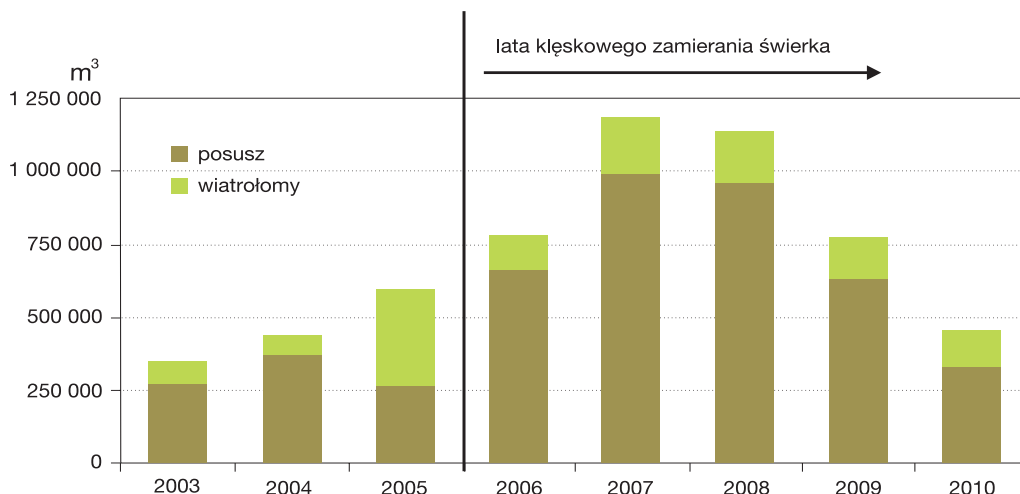
W 2010 roku w cięciach sanitarnych usunięto około 437 tys. m³ drewna świerkowego, w tym 316 tys. m³ posuszu i 121 tys. m³ wywrotów. Oznaczało to znaczną poprawę stanu sanitarnego drzewostanów na koniec 2010 roku. Jedynie w kilku nadleśnictwach nadleśnictw: Ujsoły, Wisła oraz Jeleśnia, sytuacja zdrowotno-sanitarna świerczyn była nadal zła. Stan sanitarny na koniec września 2010 roku w porów-

naniu do stanu na koniec września 2009 roku był znacząco lepszy. W 2010 roku nastąpiło wyraźne zmniejszenie udziału zagrożonych świerczyn w II i III klasie NPC z 27,9 tys. ha w 2009 roku do 17 tys. ha w 2010 roku (39%), w tym zmniejszenie udziału drzewostanów w III klasie NPC (czyli znajdujących się w zaawansowanej lub w końcowej fazie rozpadu) z 20,7 tys. ha w 2009 roku do 12,6 tys. ha w 2010 roku.

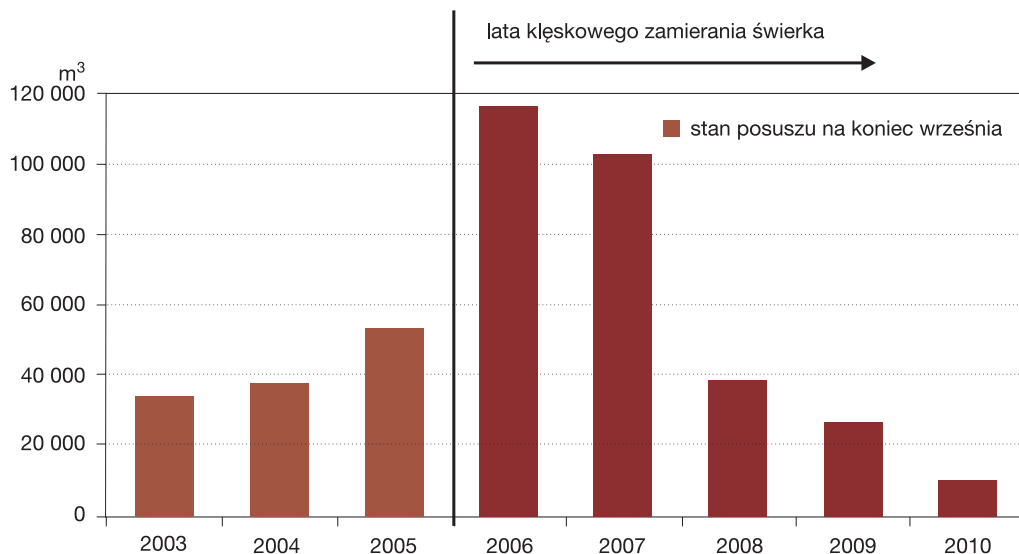
Działania podejmowane w latach 2006–2009, gdy doszło do wydzielania się drzew i rozpadu beskidzkich świerczyn na ogromną, niespotykaną dotychczas w tym regionie skalę, przyniosły bardzo wyraźną poprawę stanu sanitarnego i zdrowotnego świerczyn beskidzkich dopiero w roku 2010. Poprawa ta była w znacznej mierze efektem nie tylko konsekwentnego realizowania w latach 2006–2010 przyjętej strategii ograniczania liczebności kornika, ale także wycięcia wielu drzewostanów świerkowych najbardziej zagrożonych i podatnych na zamieranie. Na zdecydowaną poprawę zdrowotności drzew wpłynęły korzystniejsze dla świerka warunki pogodowe w roku 2010.

Utrzymywanie przez wszystkie nadleśnictwa beskidzkie wysokiej efektywności wykonywanych cięć sanitarnych i porządkowania drzewostanów, jak też i niewielkie ilości powstałych w 2009 roku wiatrołomów, przełożyły się na zmniejszenie ilości posuszu w roku 2010 do poziomu najniższego w ciągu ostatnich 8 lat, co było kolejnym ważnym organizacyjnym osiągnięciem w realizacji „Strategii” (ryc. 16–19).

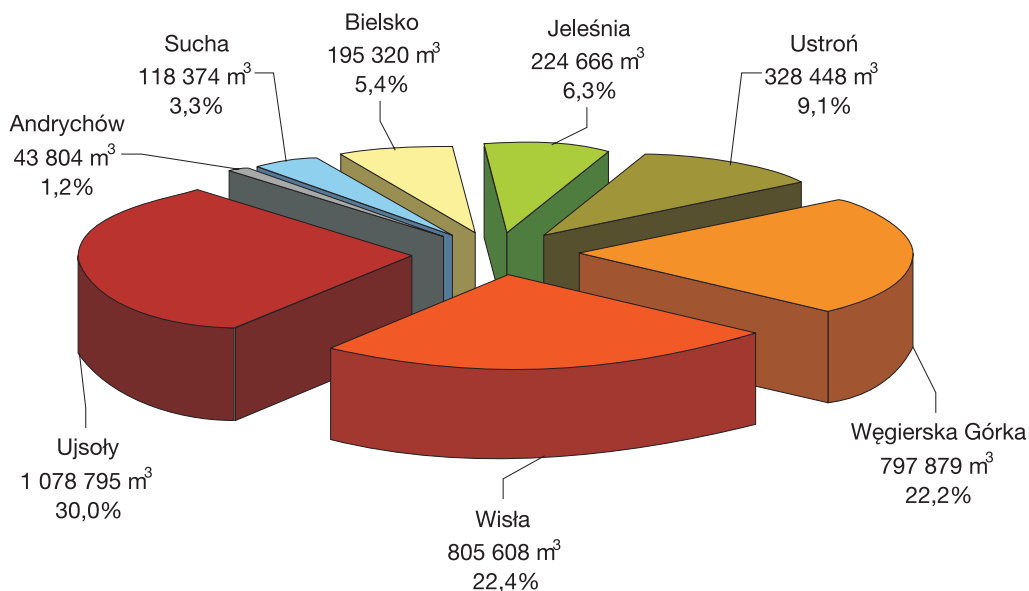
Dokonując pod koniec 2010 roku oceny sytuacji na podstawie zebranych materiałów, lustracji terenowych, opinii ZOL w Opolu i zespołu ekspertów z IBL i UR, stwierdzono stabilizację stanu zdrowotnego i sanitarnego lasu, przy widocznym zahamowaniu wzmożonego tempa wydzielania się świerka na niemal całym obszarze Beskidu Zachodniego.



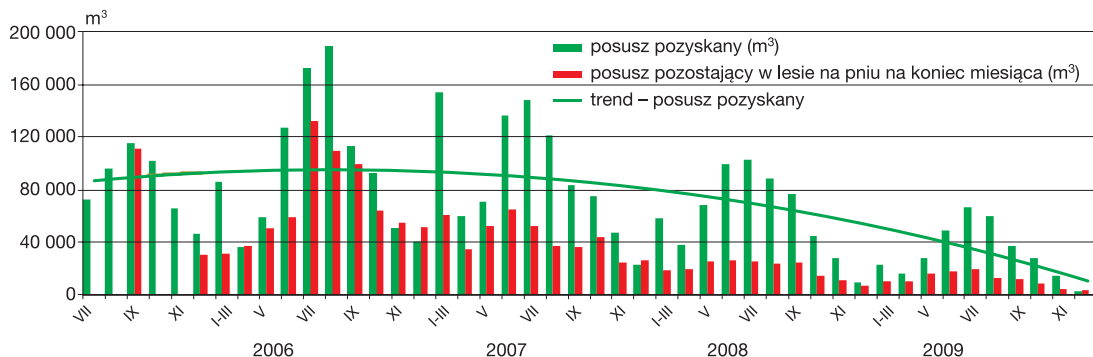
Ryc. 16. Cięcia sanitarne w nadleśnictwach beskidzkich w latach 2003–2010



Ryc. 17. Ilość posuszu pozostającego do usunięcia na koniec września w latach 2003–2010 w nadleśnictwach beskidzkich



Ryc. 18. Ilość posuszu świerkowego wyrobionego w nadleśnictwach beskidzkich w latach 2006–2010



Ryc. 19. Dynamika procesu wydzielania się drzew oraz wyróbki posuszu w kolejnych miesiącach w latach 2006–2009

11.4. Działania organizacyjne i wykonawcze

W ramach porządkowania stanu sanitarnego drzewostanów świerkowych oraz ograniczania rozrodu korników w latach 2007–2010 nadleśnictwa podjęły następujące działania organizacyjne i wykonawcze (tab. 6):

- w kolejnych latach wykładano drzewa pułapkowe (pułapki klasyczne), głównie przez zaadaptowanie na ten cel wywrotów; w latach 2007–2009 liczbę pułapek w poszczególnych seriach utrzymywano w proporcjach zgodnych z zapisami IOL,
- co roku przysposabiano stopy i mygły na tzw. drzewa chwytny, przez doczepianie feromonów, a w Nadleśnictwie Ujsoły zastosowano „ośrodki wabiące”

Tabela 6. Rozmiar ilościowy wybranych działań z zakresu ochrony lasu przed kornikiem drukarzem, zrealizowanych w nadleśnictwach Beskidu Śląskiego i Żywieckiego w latach 2007–2010

Działanie	2007	2008	2009	2010	Razem
Wyłożenie pułapek klasycznych (tys. szt.) ¹	8,4	5,2	4,4	3,7	21,7
Wyłożenie drzew chwytnych, w tym „ośrodki wabiące” (tys. m ³)	17,5	30,9	31,7	16,2	96,3
Wyznaczenie drzew trocinkowych (tys. szt.)	510	424	272	158	1364
Usunięcie drzew zasiedlonych (tys. m ³)	803	798	466	231	2298
Korowanie drzew zasiedlonych (tys. m ³) ²	297	254	17	23	591
Wyłożenie pułapek feromonowych (tys. szt.) ³	11,6	12,2	11,8	10,6	46,2

¹ W 2010 roku, z uwagi na mniejszą presję kornika drukarza, ograniczono do minimum liczbę pułapek II i III serii (2700 szt. w I serii, 700 szt. w II serii i 300 szt. w III serii).

² W 2009 roku było to 44% miąższości wszystkich pozyskanych drzew zasiedlonych przez korniki.

³ W 2008 roku 2,7 tys. sztuk stanowiły pułapki tzw. bezobsługowe, z adapterem pomysłu Cwiklińskiego, do odłowu korników w miejscach trudno dostępnych.



Fot. 27. Gniazdo kornikowe z zaznaczonymi zaciosem drzewami zasiedlonymi (W.G.)



Fot. 28. Korowanie zerwanych drzew zasiedlonych i palenie kory (W.G.)

- wyznaczano drzewa „trocinkowe”, czyli zasiedlone przez korniki (fot. 27) – zwykle stosowano dwa sposoby znakowania drzew: z zaciosem na drzewie i z numerem oraz datą na zaciosie albo przez naniesienie obu tych informacji na korę farbą w aerozolu,
- w latach 2007–2010 usunięto drzewa zasiedlone o łącznej miąższości 2,3 mln m³,
- stosowano korowanie drewna z wyrobionych drzew zasiedlonych (fot. 28),
- układano i palono zasiedlone gałęzie oraz resztki poeksploatacyjne (w celu ograniczenia bazy lęgowej „drobnych” korników towarzyszących kornikowi drukarzowi),
- wykładano pułapki feromonowe do odłowu korników.

Łącznie w latach 2007–2010, do wystawionych pułapek feromonowych, odłowiono około 535 mln chrząszczy kornika drukarza, około 512 mln chrząszczy rytownika pospolitego i około 15 mln chrząszczy drwalnika paskowanego (tab. 7).

Zgodnie z przyjętą w „Strategii” metodyką informacje o odłowach rejestrowane były na etykiecie umieszczonej zwykle na pułapce oraz w raptularzu w leśnictwie i ewidencji w nadleśnictwie. Starano się utrzymywać zasady bezpiecznego wystawiania pułapek w stosunku do ścian kornikowych. Poprawność usytuowania pułapek feromonowych w terenie była stale kontrolowana przez ZOL w Opolu i Wydział Ochrony Lasu RDLP w Katowicach.

Liczby okazów kornika drukarza i rytownika pospolitego odłowionych w kolejnych miesiącach roku wskazują, że w reglu dolnym gatunki te wyprowadzały w każdym roku pełne dwie generacje, a w wielu miejscach także jedną albo dwie generacje siostrzane. W reglu górnym sytuacja była bardziej zróżnicowana, a liczba generacji niższa.

Wzmoczona aktywność rójkowa korników była bardzo zróżnicowana także w poszczególnych latach realizacji „Strategii”. We wszystkich nadleśnictwach w 2010 roku zanotowano wyraźne zmniejszenie wielkości odłowów kornika drukarza do pułapek feromonowych, co wskazywałoby na wyraźny spadek liczebności jego populacji w drzewostanach. Najwięcej chrząszczy kornika drukarza odłowionych do jednej pułapki feromonowej w ciągu roku (w tys. szt.) rejestrowano w nadleśnictwach: Ujsoły (30,9 w 2009 roku), Bielsko (28,6 w 2008 roku) i Węgierska Góra (20,8 w 2008 roku). Znaczna liczba chrząszczy rytownika pospolitego odłowionych

Tabela 7. Liczba chrząszczy trzech gatunków korników, odłowionych w latach 2007–2010 do pułapek feromonowych wystawionych w nadleśnictwach Beskidu Śląskiego i Żywieckiego (w mln sztuk)

Gatunek	2007	2008	2009	2010	Razem
Kornik drukarz	194	189	170	72	535
Rytownik pospolity	156	122	162	72	512
Drwalnik paskowany	6	3	5	1	15

w 2010 roku do pułapek feromonowych wskazywała na potrzebę dalszego stosowania tych pułapek i konieczność zwracania szczególnej uwagi na ten gatunek przy wyszukiwaniu drzew zasiedlonych i ich wyróbce oraz na celowość palenia gałęzi w celu ograniczenia bazy rozrodu tego gatunku.

Monitorowaniem liczebności kornika drukarza, a lokalnie także rytownika popolitego, objęto również tartaki. W 2007 roku w 49 tartakach do 165 pułapek odłowiono około 5,2 mln chrząszczy, w 2008 roku w 63 tartakach do 220 pułapek – około 3,6 mln chrząszczy, w 2009 roku w 60 tartakach do 204 pułapek – około 3 mln chrząszczy, a w 2010 roku w 59 tartakach do 188 pułapek – około 1,6 mln sztuk.

Do wabienia kornika drukarza wykorzystywano lokalnie także metodę stojących drzew chwytnych: w 2007 roku wykorzystano takich drzew 1000, w 2008 roku – 2500, w 2009 roku – 3200 i w 2010 roku – 400.

W 2008 roku zastosowano czarną folię do zabezpieczenia zasiedlonego drewna stosowego o miąższości około 6,3 tys. m³ oraz próbne zabezpieczenie około 1,5 tys. m³ drewna w warunkach beztlenowych (fot. 29). W Nadleśnictwie Wisła zastosowano ponadto deszczowanie mygieł (fot. 30) drewna zasiedlonego o miąższości około 2 tys. m³. W 2008 roku rozpoczęto również eksperymenty z wprowadzaniem do środowiska grzybów z grupy owadomórek.



Fot. 29. Przechowywanie zasiedlonego surowca świerkowego w warunkach beztlenowych w Nadleśnictwie Wisła (W.G.)



Fot. 30. Deszczowanie mygieł w Nadleśnictwie Wiśla w celu spowolnienia rozwoju kornika drukarza pod korą pozyskanych drzew zasiedlonych (W.G.)

11.5. Prace Zespołu Antykryzysowego w latach 2007–2010

Posiedzenia Zespołu Antykryzysowego odbyły się w: 2007 roku – 13 razy, 2008 roku – 8 razy, 2009 roku – 4 razy i 2010 roku – raz. Miały one na celu koordynowanie i wypracowywanie na bieżąco optymalnych sposobów działania w celu przywrócenia minimum sanitarnego w nadleśnictwach. Podczas okresowych posiedzeń Zespołu Antykryzysowego wydziały merytoryczne RDLP w Katowicach modyfikowały i aktualizowały założenia metodyczne „Strategii”, starając się, by jej realizacja przebiegała jak najsprawniej, a nadleśnictwa mogły skorzystać z wszelkiej dostępnej pomocy merytorycznej i organizacyjnej. Na posiedzeniach była omawiana, w uzupełnieniu tematyki ochroniarskiej, także tematyka hodowlana, a także wypracowywano decyzje co do tempa przebudowy świerczyn beskidzkich. W okresowych posiedzeniach Zespołu Antykryzysowego uczestniczyli naukowcy z różnych ośrodków:

- prof. J.R. Starzyk z Uniwersytetu Rolniczego w Krakowie oraz profesorowie A. Kolk i W. Grodzki z Instytutu Badawczego Leśnictwa – jako eksperci z zakresu entomologii leśnej i ochrony lasu;
- dr J. Barszcz i dr hab. S. Małek z Uniwersytetu Rolniczego w Krakowie, prof. S. Niemtur z Instytutu Badawczego Leśnictwa, prof. J. Ciba i dr M. Zołotajkin z Politechniki Śląskiej – służyli swoją wiedzą z zakresu ekologii lasu i gleboznawstwa;
- profesorowie: J. Szwagrzyk i J. Lesiński oraz dr W. Różański z Uniwersytetu Rolniczego w Krakowie w 2008 roku prezentowali ideę „powierzchni referencyjnych”, natomiast Wojewódzki Konserwator Przyrody województwa małopolskiego dr Bożena Kotońska prezentowała ideę obszarów „Natura 2000”;
- prof. A. Bruchwald z Instytutu Badawczego Leśnictwa prezentował wyniki swoich badań nad podatnością świerczyn beskidzkich na szkody od wiatru;
- dr S. Nowak i dr R. Mysłajek ze Stowarzyszenia dla Natury „Wilk” w 2008 roku prezentowali ideę ochrony dużych drapieżników (godząc się z oczekiwaniami tego Stowarzyszenia, Nadleśnictwo Jeleśnia wstrzymywało w kolejnych latach cięcia sanitarne do końca czerwca w rejonie ostoi dużych drapieżników).

W nadleśnictwach utrzymywano obowiązek comiesięcznej inwentaryzacji drewna wymagającego uprzątnięcia z przyczyn sanitarnych. ZOL w Opolu sporządzał comiesięczne raporty o sytuacji zdrowotnej i sanitarnej w nadleśnictwach dotkniętych kłęską. Zwiększono możliwości wykonawcze nadleśnictw w Beskidach poprzez dodatkowe zatrudnienie pracowników zakładów usług leśnych (ZUL) z rejonów nizinnych.

Wzmocniono obsadę kadrową w nadleśnictwach, delegując do odbiórki drewna pracowników służby leśnej (podleśniczych i stażystów) z nadleśnictw nizinnych, głównie do nadleśnictw: Ujsoły, Węgierska Górka i Wisła. W 2007 roku wystawiono 320 delegacji, w 2008 roku – 204, w 2009 roku – 75 i w 2010 roku – 6 delegacji. Do prac w Beskidach delegowano brakarzy z innych obwodów RDLP w Katowicach, a same nadleśnictwa wyposażono w dodatkowe rejestratory i drukarki. W celu zrealizowania zadań ujętych w „Strategii” w 2007 roku ZUL zwiększyły zatrudnienie do 2330 pracowników (w tym 220 pracowników interwencyjnych), w 2008 roku – do 1790 pracowników (w tym 160 pracowników interwencyjnych), w 2009 roku – do 1620 osób, a w 2010 roku – do około 1050.

Przy zrywce drewna wykorzystywano szlaki zrywkowe o długości około 1,7–1,9 tys. km. Bieżących napraw wymagało: w 2007 roku – 517 szlaków o długości około 300 km, w 2008 roku – 619 szlaków o długości około 200 km, w 2009 roku – 282 szlaki o długości około 100 km i w 2010 roku – 228 szlaków o długości około 100 km. W poszczególnych latach do wykonania zrywki wykorzystywano: w 2007 roku – 413 ciągników zrywkowych i 594 koni zrywkowych; w 2008 roku – 461 ciągników oraz 580 koni zrywkowych, w 2009 roku – 390 ciągników oraz



Fot. 31. Procesor do ścinki i zrywki drzew zasiedlonych w Nadleśnictwie Węgierska Górka (W.G.)

537 koni zrywkowych, w 2010 roku – 335 ciągników oraz 445 koni zrywkowych. W Nadleśnictwie Wiśla oraz doraźnie w Jeleśni i Węgierskiej Górcie, tam, gdzie to było racjonalne, wykorzystywano do zrywki kolejki linowe. W Nadleśnictwie Węgierska Górka korzystano także z procesorów do ścinki i zrywki (fot. 31).

Wywóz drewna, którego szczyt przypadał zwykle na miesiące letnie, wymagał od 3 do 4 tys. kursów. W 2007 roku wywieziono 165 tys. m³ drewna, w 2008 roku – 146 tys. m³, w 2009 roku – 143 tys. m³ i w 2010 roku – 87 tys. m³. W jednym kursie wywożono z lasu średnio około 30–40 m³ drewna. Dzienny wywóz osiągał: 10 tys. m³ drewna w 2007 roku, 17–18 tys. m³ drewna w latach 2008–2009 i 12 tys. m³ drewna w 2010 roku. Okresową komplikacją w wywozie był zakaz poruszania się środków wywozowych po drogach publicznych w ciągu dnia w czasie letnich upałów, wobec czego wywóz odbywał się nocą. Długość dróg wywozowych należących do nadleśnictw wynosiła około 800 km. Utrzymanie intensywnego wywozu wymagało wykonywania bieżących remontów dróg i inwestycji drogowych: w 2007 roku na drogach o długości 114 km, w 2008 roku – 41 km, w 2009 roku – 91 km i w 2010 roku – 110 km.

Składowanie zerwanego drewna prowadzono na składnicach przejściowych (o dobowej pojemności 180–190 tys. m³ drewna) oraz wzdłuż dróg wywozowych: w 2007 roku – na 562 składnicach przejściowych, w 2008 roku – na 626, w 2009 roku

– na 636 i w 2010 roku – na 648. Niedostatek miejsca na leśnych składach drewna zmuszał do zawarcia umów na składowanie drewna także poza terenem Lasów Państwowych. Istotną rolę w rozładowywaniu napięć w składowaniu drewna odegrały składnice poza strefą zagrożenia, np. pięć składnic przykolejowych w nadleśnictwach: Ustroń (1), Jeleśnia (2), Ujsoły (1) i Węgierska Górka (1), o łącznej pojemności około 30 tys. m³, oraz trzy duże składnice wydzierżawione przez nadleśnictwa Wisła (1) i Bielsko (2), o łącznej pojemności około 30 tys. m³. Remontem objęto: w 2007 roku – 36 składnic, w 2008 roku – 125 składnic, w 2009 roku – 59 składnic i w 2010 roku – 125 składnic.

Na bieżąco monitorowano sytuację w lasach innych własności i na styku z nimi, jednak skuteczność realizacji decyzji usunięcia drzew zasiedlonych zwykle nie była zadowalająca (patrz rozdz. 8.1). Brak reżimu sanitarnego w lasach prywatnych przyczyniał się do wzrostu zagrożenia w sąsiadujących z nimi leśnictwach państwowych. W lasach niepaństwowych i na styku z nimi, w celu poprawy stanu sanitarnego lasów, wystawiono 1,4 tys. pułapek feromonowych w 2007 roku, 1,8 tys. pułapek w 2008 roku, 2,0 tys. w 2009 roku i 1,6 tys. w 2010 roku.

Nadleśnictwa monitorowały i oceniały także sytuację sanitarną w 25 rezerwach przyrody o dużym udziale świerka: w 2007 roku zarejestrowano posusz czynny⁷ na około 82 ha i posusz jałowy⁸ oraz wywroty świerkowe na około 111 ha, w 2008 roku drzewostany z posuszem czynnym zajmowały około 86 ha, a z jałowym i wywrotami – 73 ha, w 2009 roku odpowiednio – około 42 ha i 207 ha, oraz w 2010 roku – około 33 ha i 158 ha. Najwięcej posuszu jałowego i czynnego występowało w dużych rezerwach: „Barania Góra” i „Romanka”, gdzie nadal ten stan się utrzymuje. W związku z priorytetem naturalnych procesów sukcesji przyrodniczej tylko niewielka część czynnego posuszu i zasiedlonych wywrotów w rezerwach przyrody była – za zgodą wojewódzkiego konserwatora przyrody – usuwana poza rezerwat lub korowana i pozostawiona na miejscu.

W reglu górnym i w innych miejscach przyrodniczo cennych, zwykle trudno dostępnych, odstąpiono od wykonywania cięć sanitarnych. Ogółem wyłączono z bieżącego porządkowania stanu sanitarnego lasy o powierzchni: 246 ha (z 8 tys. m³ posuszu) w 2007 roku, 353 ha (z 18 tys. m³ posuszu) w 2008 roku i po 240 ha (z 8 tys. m³ posuszu) w latach 2009–2010.

W trakcie realizacji „Strategii” potrzeba udostępnienia drzewostanów wcześniej nieobjętych intensywnymi działaniami ochronnymi stopniowo zmniejszała się. W 2010 roku udostępnienia wymagały jeszcze 42 oddziały o powierzchni 611 ha i o zapasie około 210 tys. m³ drewna.

⁷ Posusz czynny – drzewa, w których nadal odbywa się rozwój owadów kambiofagicznych.

⁸ Posusz jałowy – drzewa już opuszczone przez owady kambiofagiczne po ukończeniu rozwoju.

11.6. Działania towarzyszące

Podjęto szeroką akcję informacyjną za pomocą środków przekazu publicznego, m.in.: organizowano sesje dla dziennikarzy specjalizujących się w tematyce ekologicznej, zapoznając ich z aktualnym stanem zdrowotnym lasów beskidzkich; inspirowano liczne artykuły, audycje w radiu i telewizji na ten temat; opracowywano i rozprowadzono ulotki, np. *Dlaczego musimy wycinać beskidzkie świerki i Ratujmy świerczyny beskidzkie*, oraz apele skierowane do mieszkańców i turystów o zrozumienie działań leśników. Dzięki szerokiej kampanii informacyjnej prowadzonej przez nadleśnictwa jedynie sporadycznie mieszkańcy i lokalne instytucje wyrażali zaniepokojenie skalą cięć sanitarnych.

Zwracano się do starostów oraz wójtów miast i gmin beskidzkich z apelami o egzekwowanie decyzji administracyjnych wydawanych prywatnym właścicielom przez nadleśnictwa; zwracano się do miejscowych proboszczów z prośbą o odczytanie podczas mszy stosownego apelu leśników.

W celu doraźnej weryfikacji oceny stanu zdrowotnego i sanitarnego świerczyn beskidzkich przeprowadzono, zgodnie z §12 IOL (z udziałem ekspertów), lustracje drzewostanów ze śmigłowca. Mając na uwadze fakt, że odmienne niż na co dzień spojrzenie na przestrzenne zróżnicowanie posuszu w drzewostanach (fot. 32) będzie szczególnie przydatne leśniczom nadzoru oraz specjalistom ds. ochrony lasu, do czynności lustracyjnych ze śmigłowca włączono także te grupy pracowników nadleśnictw.

Wydziały merytoryczne RDLP w Katowicach, Zespół Ochrony Lasu w Opolu i sprawujący osłonę naukową zespół ekspercki opiniowały i monitorowały na bieżąco realizację strategii postępowania w drzewostanach zagrożonych przez kornika drukarza.

Stacja Terenowa Karpackiego Regionalnego Banku Genów w Nadleśnictwie Wiśla pracowała nad strategią zachowania zasobów genowych wyłączonych drzewostanów nasiennych (WDN), analizując możliwości produkcyjne szkółek oraz wypracowując schematy transferu materiału nasiennego i szkółkarskiego między nadleśnictwami.

Tematyka zamierania świerczyn beskidzkich była omawiana także podczas społecznych akcji, takich jak „Święto Drzewa” prowadzona przez Gaję, „Ratujmy Beskidzkie Lasy” i „Drzewko za surowce” prowadzone przez Arkę, czy akcja „Moje Silne Drzewo” sponsorowana przez firmę Żywiec Zdrój. Funkcję edukacyjną pełniły konkursy organizowane w ramach powiatowych dni lasu oraz liczne spotkania w ramach edukacji leśnej społeczeństwa.

Główny specjalista ds. bezpieczeństwa i higieny pracy i ochrony mienia RDLP w Katowicach przeprowadzał w zakresie przestrzegania przepisów bhp i obrotu



Fot. 32. Posusz czynny widziany z pokładu śmigłowca podczas oblotu drzewostanów beskidzkich w czerwcu 2007 roku (W.G.)

drewnem akcje, np. „Beskidy 2009”, a także doraźne kontrole terenowe. Straż leśna nadleśnictw wykonywała natomiast od lipca do września kontrole przewoźników i tartaków oraz składowanego drewna. Przewożony i składowany surowiec kontrolowano m.in. podczas trwania akcji „Przewoźnik”, „Bezpieczne szlaki beskidzkie”, „Stroisz” i „Choinka”. Tematykę bezpieczeństwa i higieny pracy omawiano również podczas seminarium szkoleniowego dla pracowników zakładów usług leśnych (Ustroń-Jaszowiec, 14.12.2010 roku) z udziałem Państwowej Inspekcji Pracy i Państwowej Inspekcji Sanitarnej w Katowicach.

Bieżąca koordynacja odbywała się na szczuble RDLP w Katowicach: remonty i odtwarzanie uszkodzonej infrastruktury koordynował naczelnik wydziału infrastruktury i administracji, delegowanie pracowników nadleśnictw nizinnych do pomocy nadleśnictwom kłęskowym (Ujsoły, Wiśła, Węgierska Górka i Ustroń) – naczelnik wydziału organizacji i kadr, a zbyt drewna – naczelnik wydziału marketingu.

Pojawiające się problemy metodyczne wydział ochrony lasu RDLP i nadleśnictwa konsultowali z zespołem eksperckim. Wykorzystując opinię ekspertów odstą-

piono od realizacji zabiegów chemicznych przeciwko kornikom, pomimo sugestii co do wykorzystania tego instrumentu walki z kornikiem drukarzem. Zrezygnowano również z metody foliowania stosów zasiedlonego drewna. Najbardziej „problemowe” leśnictwa w nadleśnictwach: Ujsoły, Wisła, Węgierska Górka, Jeleśnia i Bielsko, objęte były szczególnym monitoringiem.

Zespół ekspertów: prof. dr hab. Jerzy R. Starzyk, prof. dr hab. Andrzej Kolk i dr inż. Wojciech Grodzki (obecnie prof. nadzwyczajny IBL), przeprowadził 9 lutego 2007 roku szkolenie pracowników służby leśnej z zakresu ochrony lasu przed szkodnikami wtórnymi świerka. Kolejne szkolenie pracowników służby leśnej z zakresu przebudowy świerczyn beskidzkich, w tym ochrony lasu przed szkodnikami wtórnymi świerka, przeprowadzono w dniach 1 i 15 marca 2010 roku. Wzięli w nim udział pracownicy naukowcy Uniwersytetu Rolniczego w Krakowie i Instytutu Badawczego Leśnictwa. Ponadto każdego roku szkolono leśniczych oraz trocinarzy siłami własnymi nadleśnictw.

Nadleśnictwa beskidzkie graniczące ze Słowacją współpracowały ze swymi sąsiadami przy realizacji „Programu współpracy transgranicznej Rzeczpospolita Polska – Republika Słowacka na lata 2007–2013”.

W trakcie realizacji strategii zwalczania korników kierownictwo RDLP w Katowicach wraz z nadleśniczymi nadleśnictw beskidzkich organizowało liczne sesje, konferencje i sympozja uwzględniające tematykę zamierania świerczyn beskidzkich i aktywnie w nich uczestniczyło.

- Abgrall J.F., Schvester D. 1987. Observations sur le piégeage de *Ips typographus* L. après chablis. *Revue Forestière Française* 39, 4: 359–377.
- Alonso-Zarazaga M.A., Lyal C.H. 1999. A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (excepting Scolytidae and Platypodidae). Barcelona, *Entomopraxis*, s. 315.
- Ambroży S. 2000. Zmiany roślinności karpackiego boru górnoreglowego w Tatrach po gradacji kornika drukarza w masywie Opalonego. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* 56, 5: 77–88.
- Anderbrant O. 1986. A model for the temperature and density dependent reemergence of the bark beetle *Ips typographus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 40: 81–88
- Anderbrant O. 1989. Re-emergence and second brood in the bark beetle *Ips typographus*. *Holarctic Ecology* 12: 494–500.
- Anderbrant O. 1990. Gallery construction and oviposition of the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at different breeding densities. *Ecological Entomology*, 15 (1): 1–8.
- Anderbrant O., Löfqvist J. 1988. Relation between first and second brood production in the bark beetle *Ips typographus* (Scolytidae). *Oikos* 53: 357–365.
- Anderbrant O., Schlyter F., Birgersson G. 1985. Intraspecific competition affecting parents and offspring in the bark beetle *Ips typographus*. *Oikos*, 45 (1): 89–98.
- Annala E. 1969. Influence of temperature upon the development and voltinism of *Ips typographus* L. (Coleoptera; Scolytidae). *Annales Zoologici Fennici* 6: 161–208.
- Annala E., Petäistö R.-L. 1978. Insect attack on windthrown trees after the December 1975 storm in Western Finland. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 94, 2: 1–24.
- Askew R.R., Shaw M.R., 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development. W: Waage J., Greathead D. (Eds), *Insect Parasitoids*. Academic Press, London.
- Aspöck H., Aspöck U., Rausch H. 1991. *Die Raphidiopteren der Erde*. Goecke & Evers, Krefeld, T. 1: 730 s.; T. 2: 550 s.
- Austrå Ø., Bakke A., Midtgaard F. 1986. Response in *Ips typographus* to logging waste odors and synthetic pheromones. *Journal of Applied Entomology* 101: 194–198.
- Austrå Ø., Midtgaard F. 1986. On the longevity of *Ips typographus* L. adults. *Journal of Applied Entomology* 102:106–111.
- Babuder G., Pohleven F., Brelih S. 1996. Selectivity of synthetic aggregation pheromones Linoprax and Pheroprax in the control of the bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) in a timber storage yard. *Journal of Applied Entomology* 120: 131–136.
- Baier P. 1992. Stress symptoms and predisposition of Norway spruce to attack of *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). W: M. Tesche, S. Feiler (eds) *Air Pollution and Interactions between Organisms in Forest Ecosystems*. 15th International Meeting of Specialists in Air Pollution Effects on Forest Ecosystems, Tharandt/Dresden 9–11.09.1992, Abstracts: 133.

- Baier P. 1996. Defence reactions of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) to controlled attacks of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) in relation to tree parameters. *Journal of Applied Entomology* 120: 587–593.
- Baier P., Pennerstorfer J., Schopf A. 2007. PHENIPS – a comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *Forest Ecology and Management* 249: 171–186.
- Bakke A. 1970. Evidence of a population aggregating pheromones in *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae), *Contributions from Boyce Thompson Institute* 24, 13: 309–310.
- Bakke A. 1973. Bark beetle pheromones and their potential use in forestry, *Bulletin OEPP* (Organisation Européenne et Méditerranéenne pour la Protection des Plantes) 9: 5–15.
- Bakke A. 1976. Spruce bark beetle, *Ips typographus*: Pheromone production and field response to synthetic pheromones, *Naturwissenschaften* 63: 92.
- Bakke A. 1981. Inhibition of the response in *Ips typographus* to the aggregation pheromone, field evaluation of verbanone and ipsenol. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 92: 172–177.
- Bakke A. 1983. Host tree and bark beetle interaction during a mass outbreak of *Ips typographus* in Norway. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 96: 118–125.
- Bakke A. 1985. Deploying pheromone-baited traps for monitoring *Ips typographus* populations. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 99: 33–39.
- Bakke A. 1987. Repression of *Ips typographus* infestations in stored logs by semiochemicals. *Scandinavian Journal of Forest Research* 2: 179–185.
- Bakke A. 1989. The recent *Ips typographus* outbreak in Norway – experiences from a control program. *Holarctic Ecology* 12: 515–519.
- Bakke A. 1992. Monitoring bark beetle populations: effect of temperature. *Journal of Applied Entomology* 114: 208–211.
- Bakke A., Frøgen P., Skattebøl L. 1977. Field response to a new pheromonal compound isolated from *Ips typographus*. *Naturwissenschaften* 64: 98.
- Bakke A., Kvamme T. 1981. Kairomone response in *Thanasimus* predators to pheromone components of *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology* 7, 2: 305–312.
- Balachowsky A. 1949. Coleoptera, Scolytides. *Fauna de France* 50. P. Lechevalier, Paris.
- Bałazy S. 1962. Obserwacje nad występowaniem niektórych grzybów owadobójczych z grupy *Fungi Imperfecti* na owadach leśnych. *Polskie Pismo Entomologiczne, Seria B* 3–4 (27–28): 149–264.
- Bałazy S. 1966. Organizmy żywe jako regulatory liczebności populacji korników w drzewostanach świerkowych ze szczególnym uwzględnieniem owadobójczych grzybów. I. Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych Poznańskiego Towarzystwa Przyjaciół Nauk 21(1): 3–50.
- Bałazy S. 1968. Analysis of bark beetle mortality in spruce forests in Poland. *Ekologia Polska* (A) 16(33): 657–687.
- Bałazy S. 2012. Antagonistyczne oddziaływania pomiędzy bezkręgowcami a ich patogenami grzybowymi w żerowiskach kambio- i ksylofagów. W: A. Mazur (red.) *Ochrona lasu – wybrane problemy historyczne i współczesne*. Wyd. Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu: 51–63.
- Bałazy S., Bargielski J., Ziółkowski G., Czerwińska C. 1967. Śmiertelność dorosłych chrząszczy kornika drukarza – *Ips typhographus* (L.) (Col., Scolytidae) w żerowiskach i jej przyczyny. *Polskie Pismo Entomologiczne* 37(1): 201–205.

- Bałaży S., Kiełczewski B. 1965. *Tarsonemoides gaebleri* Schaarschm. (Acar., Tarsonemidae) – jajożerny roztocz w chodnikach kornika drukarza, *Ips typographus* (L.). Polskie Pismo Entomologiczne B 1/2(37/38): 7–18.
- Bałaży S., Michalski J. 1960. Materiały do znajomości chrząszczy (*Coleoptera*) występujących w żerowiskach korników (*Scolytidae*). Polskie Pismo Entomologiczne 30(9): 133–144.
- Bałaży S., Michalski J. 1962. Pasożyty korników (*Coleoptera*, *Scolytidae*) z rzędu błonkówek (*Hymenoptera*) występujące w Polsce. Prace Komisji Nauk Rolniczych i Leśnych Poznańskiego Towarzystwa Przyjaciół Nauk 13, 1: 71–141.
- Bałaży S., Michalski J. 1964. Rola pasożytniczych błonkówek w ograniczaniu populacji korników Bieszczad. Polskie Pismo Entomologiczne, B 3–4(35–36): 253–259.
- Ballard R.G., Walsh M.A. 1984. The penetration and growth of blue-stain fungi in the sawwood of lodgepole pine attacked by mountain pine beetle. Canadian Journal of Botany 62: 1724–1729.
- Beaver R.A. 1989. Insect-fungus relationships in the bark and ambrosia beetles. W: N. Wilding, N.M. Collins, P.M. Hammond, J.F. Webber (eds) Insect-fungus interactions. Academic Press, London, UK: 121–143.
- Becker T., Schröter H. 2000. Ausbreitung von rindenbrütenden Borkenkäfern nach Sturmschäden. Allgemeine Forstzeitung 55: 280–282.
- Bentz B.J., Amman J.A., Logan J.A. 1993. A critical assessment of risk classification systems for the mountain pine beetle. Forest Ecology and Management 61: 349–366.
- Berryman A.A. 1978. A synoptic model of the lodgepole pine/mountain pine beetle interaction and its potential application in forest management. W: A.A. Berryman, G.D. Amman, R.W. Stark, D.L. Kibbee (eds) Theory and practice of mountain pine beetle management in lodgepole pine forests. College of Forest Resources, University of Idaho, Moscow: 98–105.
- Biermann G. 1977. Zur Überwinterung des Buchdruckers, *Ips typographus* (L.) in der Bodendstreue. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 84: 59–74.
- Bilczyński S. 1958. Stan sanitarny lasów w Sudetach. Sylwan 102(5–6): 18–20.
- Bilczyński S. 1967. Huragan w Sudetach. Las Polski 2: 13–15.
- Bilczyński S. 1974. Szkodniki wtórne drzew iglastych. PWRiL, Warszawa.
- Birgersson G., Leufvén A. 1988. The influence of host tree response to *Ips typographus* and fungal attack on production of semiochemicals. Insect Biochemistry 18: 761–770.
- Birgersson G., Schlyter F., Löfqvist J., Bergström G. 1984. Quantitative variation of pheromone components of the spruce bark beetle *Ips typographus* from different attack phases. Journal of Chemical Ecology 10: 1025–1055.
- Boratyńska K. 1998. Rozmieszczenie geograficzne W: A. Boratyński, W. Bugała (red.) Biologia świerka pospolitego. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań.
- Boratyński A. 1998. O dysjunkcjach w zasięgu świerka. W: A. Boratyński, W. Bugała (red.) Biologia świerka pospolitego. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 79–90.
- Boratyński A., Konca B., Zientarski J. 1998. Rozmiar i prognozy zamierania świerczyn górskich w Polsce. W: A. Boratyński, W. Bugała (red.) Biologia świerka pospolitego. Bogucki – Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 508–525.
- Borden J.H. 1997. Disruption of semiochemical-mediated aggregation in bark beetles W: R.T Cardé, A.K. Minks (eds) Insect Pheromone Research. New Directions. Chapman & Hall, New York, 684 s.

- Borden J.H., Chong L.J., Earle T.J., Huber D.P.W. 2003. Protection of lodgepole pine from attack by the mountain pine beetle, *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera Scolytidae) using high doses of verbenone in combination with nonhost bark volatiles. *Forestry Chronicle* 79 (3): 685–691.
- Borden J.H., Pierce A.M., Pierce Jr. H.D., Chong L.J., Stock A.J., Oehlschlager A.C. 1987. Semiochemicals produced by western balsam bark beetle *Dryocoetes confuses* Swaine (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Chemical Ecology* 13: 823–836.
- Borden J.H., Stokkink E. 1971. Secondary attraction in the Scolytidae: An annotated bibliography. Government of Canada, Department of Fisheries and Forestry, Forest Research Laboratory, Victoria, BC. Information Report BC-X-057. 77 p.
- Borowski J. 2006. Chrzążce (Coleoptera) grzybów nadrzewnych – studium waloryzacyjne. *Rozprawy Naukowe i Monografie*, 305. Wydawnictwo SGGW, Warszawa: 1–92 + Aneks 7 s.
- Botterweg P.F. 1982. Dispersal and flight behaviour of the spruce bark beetle *Ips typographus* in relation to sex, size and fat content. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 94: 466–489.
- Bouget C., Duelli P. 2004. The effects of windthrow on forest insect communities: A literature review. *Biological Conservation* 118(3): 281–299.
- Branco M., Grodzki W., Jacquet J.S., Jactel H., Moreira F., Netherer S., Schelhaas M.J., Tome Z. 2010. PD 2.4.7: Report on specific risk analysis in regional forests of Europe under various FMAs. http://www.innovawood.com/Portals/0/documents/PD2.4.7_FINAL_to-AK20100706.pdf [09.04.2013]
- Brauns A. 1975. Owady leśne. Występowanie na tle drzewostanów i siedlisk. T. 1. PWRiL, Warszawa.
- Brignolas F., Lieutier F., Sauvard D., Christiansen E., Berryman A.A. 1998. Phenolic predictors for Norway spruce resistance to bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) and an associated fungus, *Ceratocystis polonica*. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 720–728.
- Bruchwald A., Dmyterko E. 2012. Zagrożenie lasu przez wiatr na przykładzie nadleśnictwa Puszczy Białowieskiej. *Sylwan* 156(10): 750–764.
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. 1986. Katalog Fauny Polski. Część XXIII, T. 11. Chrzążce Coleoptera, Dermestoidea, Bostrichoidea, Cleroidea i Lymexyloidea. PWN, Warszawa: 243 s.
- Burakowski B., Mroczkowski M., Stefańska J. 1992. Chrzążce – *Coleoptera*, Ryjkowcowate oprócz ryjkowców – Curculionoidea prócz Curculionidae. Katalog Fauny Polski nr 51, cz. 23, t. 18. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
- Burzyński J., Kozłowska C. 1997. Ochrona lasu. W: Broda J. (red.) *Lasy Państwowe w Polsce*. 2. *Lasy Państwowe w Polsce w okresie powojennym 1944–1990*. PWN Warszawa – Poznań: 151–170.
- Byers J.A. 1993. Avoidance of competition by spruce bark beetles, *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus*. *Experientia* 49: 272–275.
- Byers J.A. 1995. Host tree chemistry affecting colonization in bark beetles. W: R.T. Cardé, W.J. Bell (eds) *Chemical ecology of insects 2*. Capman and Hall, New York: 154–213.
- Byers J.A. 1996. An encounter rate model for bark beetle populations searching at random for susceptible host trees. *Ecological Modelling* 91: 57–66.

- Byers J.A. 2004. Chemical ecology of bark beetles in a complex olfactory landscape. W: F. Lieutier, K.R. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire, H.F. Evans (eds) *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht / Boston / London: 89–134.
- Byers J.A., Zhang Q.-H., Schlyter F., Birgersson G. 1998. Volatiles from non-host birch trees inhibit pheromone response in spruce bark beetles. *Naturwissenschaften* 85: 557–561.
- Bzowski M., Dziewolski J. 1973. Zniszczenia w lasach Tatrzańskiego Parku Narodowego spowodowane przez wiatr halny wiosną 1968 r. *Ochrona Przyrody* 38: 115–154.
- Capecki Z. 1967. Drwalnik paskowany – *Trypodendron lineatum* Ol. (*Scolytidae*, *Coleoptera*) na terenie Polski. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 314: 3–80.
- Capecki Z. 1969. Zagrożenia lasów sudeckich przez szkodniki na tle szkód spowodowanych przez huragany i okiść. *Sylvan* 113(3): 57–64.
- Capecki Z. 1976. Badania nad występowaniem szkodników wtórnych niszczących drewno i ich pasożytów na surowcu składowanym w górach. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 515: 3–26.
- Capecki Z. 1978. Badania nad owadami kambio- i ksylofagicznymi rozwijającymi się w górskich lasach świerkowych uszkodzonych przez wiatr i okiść. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 563: 37–117.
- Capecki Z. 1981. Zasady prognozowania zagrożenia oraz ochrona górskich lasów świerkowych przed owadami na tle szkód wyrządzanych przez wiatr i okiść. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 584: 3–44.
- Capecki Z. 1982. Masowe wystąpienie zasnui wysokogórskiej *Cephalcia fallenii* (Dalm), (Pamphiliidae, Hymenoptera) w Gorcach. *Sylvan* 126 (4): 41–50.
- Capecki Z. 1983. Reakcje środowiska leśnego w górach na współczesne presje gospodarcze. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą* 6: 35–44.
- Capecki Z. 1985. Współczesne zmiany zagrożenia lasów górskich OZLP Katowice przez szkodniki i ich przyczyny. *Sylvan* 129(1): 27–34.
- Capecki Z. 1986. Gradacja zagrożenia lasów górskich i możliwości ich ochrony. *Sylvan* 130(2/3): 13–23.
- Capecki Z. 1989. Rejony zdrowotności lasów sudeckich. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 688: 3–93.
- Capecki Z. 1993. Stan sanitarny lasów górskich a gradacje szkodników wtórnych. *Sylvan* 137(9): 61–68.
- Capecki Z. 1994. Rejony zdrowotności lasów zachodniej części Karpat. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 778/782: 61–125.
- Capecki Z. 1997. Rejony zdrowotności lasów środkowej części Karpat. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 840: 83–191.
- Capecki Z. 2002. Wpływ kornika drukarza na stan obecny i przyszłość lasów Gorczańskiego Parku Narodowego. *Sylvan* 146(4): 105–110.
- Capecki Z., Grodzki W. 1998. Owady jako przyczyny, wskaźniki i następstwa zmian w ekosystemach leśnych Sudetów Zachodnich. W: J. Sarosiek, J. Śtura (red.): *Geoekologiczne problemy Karkonoszy*. T. II, *Acarus*, Poznań: 85–92.
- Capecki Z., Grodzki W., Kolk A., Konca B., Michalski J., Srokosz K., Starzyk J.R., Szwalkiewicz J. 1997. Problemy ochrony drzewostanów świerkowych przed gradacjami kornika drukarza *Ips typographus* (L.) (Col, Scolytidae). *Przegląd Leśniczy* 11: 4–5.

- Capecki Z., Grodzki W., Zwoliński A. 1989. Gradacja wskaźnicy modrzewianeczki, *Zeiraphera griseana* Hbn. (Lepidoptera Tortricidae) w Polsce w latach 1977–1983. Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa 689: 95–152.
- Capecki Z., Starzyk J.R. 2006. Zagrożenie lasów gorceńskich przez owady roślinożerne. W: Różański W. (red.) Gorceński Park Narodowy. 25 lat ochrony dziedzictwa przyrodniczego i kulturowego Gorców. Gorceński Park Narodowy, Poręba Wielka: 197–202.
- Cech T.L., Krehan H. 1997. Important and new forest pests in Austria. W: Knížek M., Zahradník P., Diviš K. (eds) Workshop on Forest Insect and Disease Survey, Pisek, Czech Republic, April 7–10, 1997, VULHM Jiloviště-Strnady: 27–36.
- Christiansen E. 1985. *Ips/Ceratocystis*-infection of Norway spruce: what is a deadly dosage? *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 99: 6–11.
- Christiansen E. 1989. Bark beetles and air pollution. *Meddelelser Fra Norsk Institutt for Skogforskning* 42 (1): 101–107.
- Christiansen E., Bakke A. 1988. The spruce bark beetle of Eurasia. W: Berryman A.A. (ed.) *Dynamics of Forest Insect Populations; Patterns, Causes, Implications*. Plenum Press, New York: 470–503.
- Christiansen E., Ericsson A. 1985. Starch reserves in *Picea abies* in relation to defence reaction against a bark beetle transmitted blue-stain fungus, *Ceratocystis polonica*. *Canadian Journal of Forest Research* 16: 78–83.
- Christiansen E., Horntvedt R. 1983. Combined *Ips/Ceratocystis* attack on Norway spruce and defensive mechanisms of the trees. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 96: 110–118.
- Christiansen E., Huse K.J. 1980. Infestation ability of *Ips typographus* in Norway spruce, in relation to butt rot, tree vitality and increment. *Meddelelser Fra Norsk Institutt for Skogforskning* 35,8: 473–482.
- Christiansen E., Krokene P. 1999. Can Norway spruce trees be ‘vaccinated’ against attacks by *Ips typographus*? *Agricultural and Forest Entomology* 1, 185–187.
- Christiansen E., Waring R.H., Berryman A.A. 1987. Resistance of conifers to bark beetle attacks: searching for general relationships. *Forest Ecology and Management* 22: 89–106.
- Chudzicka E., Skibińska E. 2007. Lonchaeidae. W: W. Bogdanowicz, W. Chudzicka, I. Pilipiuk, E. Skibińska (red.) *Fauna Polski. Charakterystyka i wykaz gatunków, t. 2*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa: 112–114.
- Cichońska A., Świeżyńska H. 1993. Próby zastosowania biopreparatów grzybowych do ograniczania liczebności populacji niektórych szkodliwych owadów leśnych. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 761–769: 137–144.
- Coeln M., Niu Y., Führer E. 1996. Entwicklung von Borkenkäfern in Abhängigkeit von thermischen Bedingungen verschiedener montaner Waldstufen (Coleoptera: Scolytidae). *Entomologia Generalis* 21(1): 37–54.
- Connell J.H., Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119–1144.
- Couillien D., Grégoire J.-C. 1994. Take-off capacity as a criterion for quality control in mass-produced predators, *Rhizophagus grandis* (Col.: Rhizophagidae) for the biocontrol of bark beetle, *Dendroctonus micans* (Col.: Scolytidae). *Biocontrol* 39 (3–4): 385–395.
- Czechowska W. 2007. Wielbłądki *Rhaphidioptera*. W: W. Bogdanowicz, W. Chudzicka, I. Pilipiuk, E. Skibińska (red.) *Fauna Polski. Charakterystyka i wykaz gatunków, t. 2*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa: 367–370.

- De Jong M.C.M., Grijpma P. 1986. Competition between larvae of *Ips typographus*. Entomologia Experimentalis et Applicata 41(2): 121–133.
- Dethier V.G., Brown L.B., Smith C.N. 1960. The designation of chemicals in terms of the responses they elicit from insects. Journal of Economic Entomology 53: 134–136.
- Dimitri L., Gebauer U., Lösekrug R., Vaupel O. 1992. Influence of mass trapping on the population dynamic and damage-effect of bark beetles. Journal of Applied Entomology 114: 103–109.
- Dippel C., Heidger C., Nicolai V., Simon M. 1997. The influence of four different predators on bark beetles in European forest ecosystems (Coleoptera: Scolytidae). Entomologia Generalis 21: 161–175.
- Dobbertin M. 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. European Journal of Forest Research 124: 319–333.
- Dobrowolska D. 2010. Rola zaburzeń w regeneracji lasu. Leśne Prace Badawcze 71(4): 391–405.
- Doležal P., Sehnal F. 2007. Effects of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. Journal of Applied Entomology 131, 3: 165–173.
- Dubbel V. 1993. Überlebensrate von Fichtenborkenkäfern bei maschineller Entrindung. Allgemeine Forstzeitung, 48, 7: 359–360.
- Duelli P., Studer M., Näf W. 1986. Der Borkenkäferflug ausserhalb des Waldes. Journal of Applied Entomology 102: 139–148.
- Duelli P., Zahradník P., Knížek M., Kalinová B. 1997. Migration in spruce bark beetles (*Ips typographus* L.) and the efficiency of pheromone traps. Journal of Applied Entomology 121: 297–303.
- Dutilleul P., Nef L., Frigon D. 2000. Assessment of site characteristics as predictors of the vulnerability of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) stands to attack by *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). Journal of Applied Entomology 124: 1–5.
- Eidmann H.H. 1992. Impact of bark beetles on forests and forestry in Sweden. Journal of Applied Entomology 114: 193–200.
- Eriksson M., Pouttu A., Roininen H. 2005. The influence of windthrow area and timber characteristics on colonization of wind-felled spruces by *Ips typographus* (L.). Forest Ecology and Management 216: 105–116.
- Faccoli M. 2001. *Tomicobia seitneri* (Ruschka), *Ropalophorus clavicornis* (Wesmael) and *Coeloides bostrychorum* Giraud: three new parasitoids of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) new to Italy. Bolletino della Societa Entomologica Italiana 133: 237–246.
- Faccoli M. 2002. Winter mortality in sub-corticolous populations of *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) and its parasitoids in the south-eastern Alps. Journal of Pest Sciences 75: 62–68.
- Faccoli M. 2009. Effect of Weather on *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) Phaenology, Voltinism, and Associated Spruce Mortality in the Southeastern Alps. Environmental Entomology 38, 2: 307–316.
- Faccoli M., Bernardinelli I. 2011. Breeding performance of the second generation in some bivoltine populations of *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) in the south-eastern Alps. Journal of Pest Science, 84 (1): 15–23.

- Faccoli M., Stergulc F. 1999. Monitoring *Ips typographus* (L.) by pheromone traps and trap-trees in Southern Italian Alps. W: Forster B., Knížek M., Grodzki W. (eds) Methodology of Forest Insects and Disease Survey in Central Europe. WSL, Birmensdorf: 242–243.
- Faccoli M., Stergulc F. 2004. *Ips typographus* (L.) pheromone trapping in south Alps: spring catches determine damage thresholds. Journal of Applied Entomology 128: 307–311.
- Faccoli M., Stergulc F. 2006. Can pheromone trapping predict *Ips typographus* outbreaks? An example from the Southern Alps. W: Csoka Gy., Hirka A., Koltay A. (eds) Biotic damage in forests. Proc. IUFRO WP 7.03.10 Symposium, Matrafüred, Hungary, September 12–16, 2004: 32–40.
- Fayt P., Machmer M.M., Steeger C. 2005. Regulation of spruce bark beetles by woodpeckers – A literature review. Forest Ecology and Management, 206(1–3): 1–14.
- Feicht E. 2004. Parasitoids of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) their frequency and composition in uncontrolled and controlled infested spruce forests in Bavaria. Journal of Pest Science 77: 165–172.
- Feicht E. 2006. Frequency, species composition and efficiency of *Ips typographus* (Col., Scolytidae) parasitoids in infested spruce forests in the national park “Bavarian forest” over three consecutive years. Journal of Pest Science, 79(1): 35–39.
- Fielding N.J., O’Keefe T., King C.J. 1991. Dispersal and host-finding capability of the predatory beetle *Rhizophagus grandis* Gyll. (Col., Rhizophagidae). Journal of Applied Entomology 112: 89–98.
- Forsse E., Solbreck Ch. 1985. Migration in the bark beetle *Ips typographus* L.: duration, timing and height of flight. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 100: 47–57.
- Forster B. 1998. Stormdamages and bark beetle management: how to set priorities W: W. Grodzki, M. Knížek, B. Forster (eds). Methodology of forest insect and disease survey in Central Europe: 161–165. Proceedings of the First Workshop of the IUFRO WP 7.03.10, Ustroń – Jaszowiec.
- Forster B., Meier F. 2008. Sturm, Witterung und Borkenkäfer. Risikomanagement im Forstschutz. Merkblatt für die Praxis 44: 8 s.
- Forster B., Meier F., Gall R., Zahn C. 2003. Erfahrungen im Umgang mit Buchdrucker-Massenvermehrungen (*Ips typographus* L.) nach Sturmereignissen in der Schweiz. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 11: 431–436.
- Franklin A., Raty L., Ciornei C., Mihalciuc V., Gregoire J-C. 1999. Monitoring *Ips typographus* populations using logging and trapping data: two complementary approaches. W: Forster B., Knížek M., Grodzki W. (eds): Methodology of Forest Insects and Disease Survey in Central Europe. WSL Birmensdorf: 108–112.
- Friedl K. 2004. Bläue an Fichtenrundholz – Schadensquantifizierung und auswirkung auf die lagerungsdauer. Formec, Gmunden, Oberösterreich, 08–10 September 2004.
- Fuchs G. 1915. Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderer Parasiten des *Ips typographus* und *Hylobius abietis*. Zoologische Jahrbuch (Systematic). 38: 109–122.
- Führer E., Hausmann B., Wiener L. 1991. Borkenkäferbefall (Col., Scolytidae) und Terpenmuster der Fichtenrinde (*Picea abies* Karst.) an Fangbäumen. Journal of Applied Entomology 112: 113–123.
- Funke W., Petershagen M. 1991. Zur Orientierung und zur Flugaktivität von *Ips typographus* L. und *Trypodendron lineatum* Ol. (Scolytidae): 94–100. W: Wulf A., Kehr R. (eds)

- Borkenkäfer – Gefahren nach Sturmsschäden: Möglichkeiten und Grenzen einer integrierten Bekämpfung. Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft 267: 1–228.
- Furniss M.M., Solheim H., Christiansen E. 1990. Transmission of blue-stain fungi by *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) in Norway spruce. Annals of the Entomological Society of America 83: 712–716.
- Furuta K., Iguchi K., Lawson S. 1996. Seasonal difference in the abundance of the spruce beetle (*Ips typographus japonicus* Nijima) (*Col.*, *Scolytidae*) within and outside forest in a bivoltine area. Journal of Applied Entomology 120: 125–129.
- Gaufß R. 1954. Der Ameisenbuntkäfer *Thanasimus (Clerus) formicarius* Latr. als Borkenkäferfeind. W: Wellenstein G. (red.) Die große Borkenkäferkalamität in Südwestdeutschland 1944–1951. Forstschutzstelle Südwest, Ringingen: 417–429.
- Gieburowski B. 2009. Problemy związane z zamieraniem świerczyń w lasach nie stanowiących własności skarbu państwa. Problemy zamierania drzewostanów świerkowych w Beskidzie Śląskim i Żywieckim. Prace Komisji Nauk Rolniczych, Leśnych i Weterynaryjnych PAU 11: 45–59.
- Gilbert M., Nageleisen L.M., Franklin A., Grégoire J.-C. 2005. Post-storm surveys reveal large-scale spatial patterns and influences of site factors, forest structure and diversity in endemic bark-beetle populations. Landscape Ecology 20(1): 35–49.
- Giordano L., Garbelotto M., Nicolotti G., Gonthier P. 2013. Characterization of fungal communities associated with the bark beetle *Ips typographus* varies depending on detection method, location, and beetle population levels. Mycological Progress 12(1): 127–140.
- Głaz J. 1992. Charakterystyka zasobów lasów górskich i lasów województwa katowickiego. W: Analiza stanu lasów górskich i Górnośląskiego Okręgu Przemysłowego na tle występujących zagrożeń. Ekspertyza IBL, Warszawa: 5–13.
- Gorczyca J. 2004. Dziubalkowate (Anthororidae). W: W. Bogdanowicz, W. Chudzicka, I. Pilipiuk, E. Skibińska (red.) Fauna Polski. Charakterystyka i wykaz gatunków, t. 1. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa: 196–197.
- Göransson A., Eldhuset T.D. 1991. Effects of aluminium on growth and nutrient uptake of small *Picea abies* and *Pinus sylvestris* plants. Trees 5(3): 136–142.
- Göthlin E., Schroeder L.M., Lindelöw A. 2000. Attacks by *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus* on windthrown spruces (*Picea abies*) during the two years following a storm felling. Scandinavian Journal of Forest Research 15: 542–549.
- Grégoire J.-C., Couillien D., Krebber R., König W.A., Meyer H., Franke W. 1992. Orientation of *Rhizophagus grandis* (Coleoptera: Rhizophagidae) to oxygenated monoterpenes in a species-specific predator-prey relationship. Chemoecology, 3(1): 14–18.
- Grégoire J.-C., Evans H.F. 2004. Damage and control of BAWBILT organisms, an overview in European bark and wood boring insects in living trees: a synthesis. W: F. Lieutier, K.R. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire, H.F. Evans (eds) Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht / Boston / London: 19–37.
- Grégoire J.-C., Raty L., Drumont A., De Windt N. 1997. Pheromone mass trapping: does it protect windfalls from attack by *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytidae)? W: J.C. Grégoire, A.M. Liebhold, F.M. Stephen, K.R. Day, S.M. Salom (eds) Integrating cultural tactics into the management of bark beetle and reforestation pests. USDA Forest Service General Technical Report NE-236: 1–8.

- Gries G. 1985. Zur Frage der Dispersion des Buchdruckers (*Ips typographus* L.). Zeitschrift für Angewandte Entomologie 99: 12–20.
- Grocholski J., Michalski J., Nowak W. 1976. Notes on Intraspecific Variation and Sexual Dimorphism of Palaearctic Species in the Genus *Hylastes* Er. (Col., Scolytidae). Acta Zoologica Cracoviensia, 21, 17: 553–584.
- Grodzki W. 1995a. Wpływ osłabienia świerka przez zanieczyszczenia przemysłowe w Sudetach Zachodnich na zagrożenie ze strony szkodników wtórnych. Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, B 25/1: 145–162.
- Grodzki W. 1995b. Zanieczyszczenia przemysłowe a gradacje szkodników owadzich w lasach górskich. Sylwan 139(5): 13–19.
- Grodzki W. 1995c. Zastosowanie pułapek feromonowych w monitoringu zagrożeń świerczyn górskich. Sylwan 139(7): 61–68.
- Grodzki W. 1996a. Występowanie rytownika pospolitego *Pityogenes chalcographus* L. w świerczynach Sudetów Zachodnich. Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, B, 28: 63–70.
- Grodzki W. 1996b. Zmiany w występowaniu szkodników wtórnych świerka w zniekształconych ekosystemach leśnych Sudetów Zachodnich. Maszynopis rozprawy doktorskiej. Instytut Badawczy Leśnictwa, Warszawa.
- Grodzki W. 1997a. Changes in the occurrence of bark beetle on Norway spruce in a forest decline area in the Sudety Mountains in Poland. W: J.C. Gregoire, A.M. Liebhold, F.M. Stephen, K.R. Day, S.M. Salom (eds) Integrated cultural tactics into the management of bark beetles and reforestation pests. USDA Forest Service General Technical Report NE-236: 105–111.
- Grodzki W. 1997b. Możliwości kontroli liczebności populacji kornika zrosłozębnego *Ips duplicatus* C.R.Sahlb. na południu Polski. Sylwan 141(11): 25–36.
- Grodzki W. 1997c. Parazytoidy, drapieżce i komensale kambiofagów świerka w warunkach zubożenia różnorodności biologicznej ekosystemów leśnych Sudetów. Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa A, 841: 193–213.
- Grodzki W. 1998a. Szkodniki wtórne świerka – kornik drukarz i kornik drukarczyk. Biblioteczka Leśniczego, 71. Wyd. „Świat”, Warszawa.
- Grodzki W. 1998b. Wybrane objawy stresu w świerczynach Sudetów Zachodnich w aspekcie oddziaływania czynników abiotycznych i skutków masowego pojawu wskaźnicy modrzewianeczki *Zeiraphera griseana* Hb. (Lepidoptera: Tortricidae). Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, A, 848: 127–155.
- Grodzki W. 2001. Liściaste gatunki domieszkowe a zagrożenie drzewostanów górskich ze strony szkodników owadzich. Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, A, 3(918): 17–25.
- Grodzki W. 2002. Kornik drukarz *Ips typographus* (L.) w górskich obszarach chronionych jako przedmiot międzynarodowych programów badawczych. Kosmos 51, 4 (257): 475–481.
- Grodzki W. 2003. Wpływ syntetycznych feromonów na zasiedlanie drzew pułapkowych przez rytownika pospolitego *Pityogenes chalcographus* (L.) (Col.: Scolytidae). Sylwan 147(11): 54–60.
- Grodzki W. 2004a. Some reactions of *Ips typographus* (L.) (Col.: Scolytidae) to changing breeding conditions in a forest decline area in the Sudeten Mountains, Poland. Journal of Pest Science 77: 43–48.

- Grodzki W. 2004b. Zagrożenie górskich drzewostanów świerkowych w zachodniej części Beskidów ze strony szkodników owadzych. *Leśne Prace Badawcze* 2: 35–47.
- Grodzki W. 2005. GIS, spatial ecology and research in forest protection. W: Grodzki W. (ed.) GIS and databases in forest protection in Central Europe. Forest Research Institute, Warsaw: 7–14.
- Grodzki W. 2006. Threats to mountain Norway spruce stands in the Carpathians from the insect pests. W: W. Grodzki, T. Oszako (eds) Current problems of forest protection in spruce stands under conversion. Forest Research Institute Warsaw, Poland: 71–78.
- Grodzki W. 2007a. Spatio-temporal patterns of the Norway spruce decline in the Western Beskidy mountains in Poland. *Journal of Forest Science* 53 (Special Issue): 38–44.
- Grodzki W. 2007b. Wykorzystanie pułapek feromonowych do monitoringu populacji kornika drukarza w wybranych parkach narodowych w Karpatach. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, Rozprawy i Monografie* 8: 1–127.
- Grodzki W. 2009a. Entomofauna of dying young spruces *Picea abies* (L.) Karst. in the area after forest decline in the Izerskie mountains. *Folia Forestalia Polonica, Series A* 51(2): 161–170.
- Grodzki W. 2009b. Forest decline in mountain spruce stands affected by bark beetle outbreaks in Poland. Attempt to spatial characteristics. W: Marušák R., Kratochvílová Z., Trnková E., Hajnala M. (Eds) Forest, Wildlife and Wood Sciences for Society Development. Czech University of Life Sciences in Prague, Faculty of Forestry and Wood Sciences, Prague: 259–266.
- Grodzki W. 2010. The decline of Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. stands in Beskid Śląski and Żywiecki: theoretical concept and reality. *Beskydy* 3(1): 19–26.
- Grodzki W. 2012. Two types of Norway spruce *Picea abies* (L.) H. Karst. Infestation by the double spined bark beetle *Ips duplicatus* C.R. Sahlb. (Coleoptera: Scolytinae) in southern and north-eastern Poland. *Folia Forestalia Polonica, Series A*, 54(3): 169–174.
- Grodzki W., Guzik M. 2009. Wiatro- i śniegołomy oraz gradacje kornika drukarza w Tatrzańskim Parku Narodowym na przestrzeni ostatnich 100 lat. Próba charakterystyki przestrzennej. W: Guzik M. (red.) Długookresowe zmiany w przyrodzie i użytkowaniu TPN. Wydawnictwo TPN, Zakopane: 33–46.
- Grodzki W., Jachym M. 2006. Developing a Central European database and map on major forest pests: towards the wider look on forest protection problems. W: Gy. Csóka, A. Hirka, A. Koltay (eds) Biotic damage in forests. Proceedings of the IUFRO (WP 7.03.10) Symposium held in Mátrafüred, Hungary, September 12–16, 2004. Hungarian Forest Research Institute: 54–59.
- Grodzki W., Jakuš R., Gazda M. 2003a. Patterns of bark beetle occurrence in Norway spruce stands of national parks in Tatra Mts in Poland and Slovakia. *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz / Journal of Pest Science* 76 (3): 78–82.
- Grodzki W., Jakuš R., Lajzová E., Sitková Z., Mączka T., Škvarenina J. 2006a. Effects of intensive versus no management strategies during an outbreak of the bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col.: Curculionidae, Scolytinae) in the Tatra Mts. in Poland and Slovakia. *Annals of Forest Sciences* 63: 55–61.
- Grodzki W., Kosibowicz M. 1993. O zamieraniu drzewostanów świerkowych w Kotlinie Kłodzkiej, raz jeszcze. *Las Polski* 24: 4–5.

- Grodzki W., Kosibowicz M., Jachym M. 1999. Różnorodność biologiczna ekosystemów a problemy ochrony lasów górskich. *Sylwan* 143(3): 21–31.
- Grodzki W., Kosibowicz M., Mączka T. 2008. Skuteczność wystawiania pułapek feromonowych na kornika drukarza *Ips typographus* (L.) w sąsiedztwie wiatrowałów i wiatrolomów. *Leśne Prace Badawcze* 69 (4): 365–370.
- Grodzki W., Loch J., Armatys P. 2006b. Występowanie kornika drukarza *Ips typographus* L. w uszkodzonych przez wiatr drzewostanach świerkowych masywu Kudłonia w Gorczańskim Parku Narodowym. *Ochrona Beskidów Zachodnich* 1: 125–137.
- Grodzki W., Mokrzycki T. 2002. Wytyczne dla praktyki leśnej w zakresie postępowania ochronnego w drzewostanach zagrożonych przez kornika zroszłego, rytownika pospolitego, kornika drukarczyka i czteroocza świerkowca. Instytut Badawczy Leśnictwa, maszynopis, 5 s.
- Grodzki W., Starzyk J.R. 2004. Wiatrolomy w wybranych parkach narodowych w Karpatach i wynikające z nich potrzeby badawcze. *Leśne Prace Badawcze* 3: 119–123.
- Grodzki W., Starzyk J.R., Kosibowicz M. 2006c. Wiatrolomy i owady kambiofagiczne a problemy ochrony drzewostanów świerkowych w Tatrzańskim Parku Narodowym. W: Z. Mirek, B. Godzik (red.) *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego a Człowiek. T. II – Nauki biologiczne*, TPN – PTPNoZ, Zakopane – Kraków: 115–124.
- Grodzki W., Starzyk J.R., Michalski J. 2003b. Wybrane problemy ochrony górskich drzewostanów świerkowych przed szkodliwymi owadami. W: A. Grzywacz (red.): *Drzewostany świerkowe. Stan, problemy, perspektywy rozwojowe*. Polskie Towarzystwo Leśne, Warszawa: 77–91.
- Grünwald M. 1986. Ecological segregation of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) of spruce. *Journal of Applied Entomology* 101: 176–187.
- Gutowski J.M. 1986. Uwagi o znaczeniu kambio- i ksylofagów świerka pospolitego *Picea abies* (L.) Karst. dla lasów Białowieskiego Parku Narodowego i otaczających go drzewostanów gospodarczych. *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody* 6(2): 101–105.
- Gutowski J.M. 2004. Kornik drukarz – gatunek kluczowy. *Parki Narodowe* 1: 13–15.
- Gutowski J.M., Krzysztofiak L. 2005. Directions and intensity of migration of the spruce bark beetle and accompanying species at the border between strict reserves and managed forest in north-eastern Poland. *Ecological Questions*, 6: 81–92.
- Gutowski J.M., Kubisz D. 1995. Entomofauna drzewostanów pohuraganowych w Puszczy Białowieskiej. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 788: 91–129.
- Gwiazdowicz D.J. 2007. Ascid mites (Acari, Mesostigmata) from selected forest ecosystems and microhabitats in Poland. *Wyd. Akademii Rolniczej im. A. Cieszkowskiego w Poznaniu, Poznań*.
- Gwiazdowicz D.J. 2008. Mesostigmatid Mites (Acari) associated with Scolytidae in Poland. W: Gwiazdowicz D.J. (red.) *Selected problems of acarological research in forests*. Wyd. Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu, Poznań: 59–95.
- Gwiazdowicz D.J., Kamczyc J., Teodorowicz E., Błoszyk J. 2012. Mite communities (Acari, mesostigmata) associated with *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in managed and natural Norway spruce stands in central Europe. *Central European Journal of Biology* 7(5): 910–916.
- Hansen K. 1983. Reception of bark beetle pheromone in the predaceous clerid beetle, *Thanasimus formicarius* (Coleoptera: Cleridae). *Journal of Comparative Physiology, A* 150(3): 371–378.

- Harrington T.C. 1993. Diseases of conifers caused by species of *Ophiostoma* and *Leptographium*. W: M.J. Wingfield, K.A. Seifert, J.F. Webber (eds) *Ceratocystis and Ophiostoma*. Taxonomy, ecology and pathogenicity. American Phytopathological Society, St. Paul, MN: 161–172.
- Hartig T. 1844. Ambrosia des *Bostrichus dispar*. Allgemeine Forst- und Jagdzeitung 13: 73.
- Hedgren P.O. 2004. The bark beetle *Pityogenes chalcographus* (L.) (Scolytidae) in living trees: Reproductive success, tree mortality and interaction with *Ips typographus*. Journal of Applied Entomology, 128(3), 161–166.
- Hedgren P.O. 2007. Early arriving saproxylic beetles (Coleoptera) and parasitoids (Hymenoptera) in low and high stumps of Norway spruce. Forest Ecology and Management, 241(1–3): 155–161.
- Hedqvist K.J. 1963. Die Feide der Borkenkäfer in Schweden. 1. Ertzwespen (*Chalcidoidea*). Studia Forestalia Suecica. 11: 1–176.
- Hedqvist K.J. 1998. Bark beetles enemies in Sweden II. Braconidae (Hymenoptera). Entomologica Scandinavica, Suppl. 52:1–87.
- Heliövaara K., Väisänen R. 1991. Bark beetles and associated species with heavy metal tolerance. Zeitschrift für Angewandte Entomologie 111: 397–405.
- Helland J.S., Hoff J.M., Anderbrant O. 1984. Attraction of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) to a pheromone trap. Experiment and mathematical models. Journal of Chemical Ecology 10, 5: 723–752.
- Hibbett D.S., Binder M., Bischoff J.F., Blackwell M., Cannon P.F., Eriksson O.E. i in. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research 111: 509–547.
- Hilszczański J. 1996. Koinobionty i idiobionty – dwie strategie życia parazytoidów z nadrodziny *Ichneumonoidea*. Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa B, 28: 93–97.
- Hilszczański J. 2008. Kora zamarłych świerków jako miejsce zimowania owadzich drapieźników związanych z kambio- i ksylofagami. Leśne Prace Badawcze 69(1): 15–19.
- Hilszczański J., Gibb H., Bystrowski C. 2007. Insect natural enemies of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytinae) in managed and unmanaged stands of mixed lowland forest in Poland. Journal of Pest Science 80: 99–107.
- Hilszczański J., Gibb H., Hjältén J., Atlegrim O., Johansson T., Pettersson R.B., Ball J.P., and Danell K. 2005. Parasitoids (Hymenoptera, Ichneumonoidea) of saproxylic beetles are affected by forest successional stage and dead wood characteristics in boreal spruce forest. Biological Conservation 126: 456–464.
- Hilszczański J., Grodzki W., Jaworski T., Kosibowicz M., Plewa R., Wolski R., Janiszewski W., Kurkowska T. 2010. Opracowanie kryteriów usuwania lub pozostawiania zasiedlonego posuszu sosnowego, świerkowego i modrzewiowego w okresie zimowym w aspekcie ochrony drapieźców i parazytoidów owadzich podkorowych (wtórnych). Dokumentacja naukowa Instytutu Badawczego Leśnictwa.
- Hilszczański J., Kolk A., Grodzki W., Starzyk J.R., Sowińska A., Janiszewski W. 2001. Metody prognozowania występowania ważniejszych szkodników wtórnych drzew iglastych i liściastych z uwzględnieniem drzewostanów na terenach popowodziowych. Sprawozdanie naukowe, Instytut Badawczy Leśnictwa, Warszawa, 75 s.
- Hlásny T., Grodzki W., Šrámek V., Holuša J., Kulla L., Sitková Z., Turčáni M., Rączka G., Strześliński P., Węgiel A. 2010. Spruce forests decline in the Beskids. W: Sitková Z., Hlásny T.

- (eds) Spruce forests decline in the Beskids. National Forest Centre – Forest Research Institute in Zvolen & Czech University of Life Sciences in Prague & Forestry and Game Management Research Institute in Jiloviště-Strnady: 15–31.
- Hlásny T., Zajíčková L., Turčáni M., Holuša J., Sitková Z. 2011. Geographical variability of spruce bark beetle development under climate change in the Czech Republic. *Journal of Forest Science* 57, 6: 242–249.
- Holeksa J. 1998. Rozpad drzewostanu i odnowienie świerka a struktura i dynamika karpaciego boru górnoregłowego. *Monografie Botaniczne* 82: 1–209.
- Honowski J., Huflejt T. 1988. O występowaniu zasnui wysokogórskiej *Cephalcia fallenii* (Dalm) (Hymenoptera, Pamphiliidae) w Gorczańskim Parku Narodowym. *Polskie Pismo Entomologiczne* 58: 433–445.
- Hornotvedt R. 1988. Resistance of *Picea abies* to *Ips typographus*: tree response to monthly inoculations with *Ophiostoma polonicum*, a beetle-transmitted blue-stain fungus. *Scandinavian Journal of Forest Research* 3: 107–114.
- Hornotvedt R., Christiansen E., Solheim H., Wang S. 1983. Artificial inoculation with *Ips typographus* – associated blue-stain fungi can kill healthy Norway spruce trees. *Meddelelser Fra Norsk Institutt for Skogforskning* 38(4): 1–20.
- Hougardy E. 2003. Host sharing in bark beetle parasitoids. *Rozprawa doktorska. Université Libre de Bruxelles*.
- Hougardy E., Grégoire J.-C. 2000. Spruce stands provide natural food sources to adult hymenopteran parasitoids of bark beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 96(3): 253–263.
- Hougardy E., Grégoire J.-C. 2004. Biological differences reflect host preference in two parasitoids attacking the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) in Belgium. *Bulletin of Entomological Research* 94(4): 341–347.
- Hougardy E., Pernet P., Warnau M., Delisle J., Grégoire J.-C. 2003. Marking bark beetle parasitoids within the host plant with rubidium for dispersal studies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 108(2): 107–114.
- Hübertz H., Larsen J.R., Bejer B. 1991. Monitoring Spruce Bark Beetle *Ips typographus* (L.) Populations under Non-epidemic Conditions. *Scandinavian Journal of Forest Research* 6: 217–226.
- Instrukcja ochrony lasu. 1988. Wydanie II. PWRiL Warszawa.
- Instrukcja ochrony lasu. 2004. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa.
- Instrukcja ochrony lasu. 2012. Centrum Informacyjne Lasów Państwowych, Warszawa.
- Jachym M. 2002. Location, Evolution and Importance of *Cephalcia* spp. (Hym: Pamphiliidae) Populations in Polish Carpathian Mountains. W: McManus M., Liebhold A. (eds): *Ecology, Survey and Management of Forest Insects*. USDA Forest Service, GTR NE-311: 145–146.
- Jachym M., Grodzki W. 2004. Wykorzystanie SILP i Geograficznych Systemów Informacyjnych w ocenie i prognozowaniu zagrożenia drzewostanów górskich przez szkodliwe owady. *Sprawozdanie naukowe, Instytut Badawczy Leśnictwa*, 44 s.
- Jakuš R. 1997. Prvé výsledky intenzívneho zásahu proti podkôrníkovitým v imisne poškodených lesoch mesta Spišská Nová Ves. *Les* 11: 17–19.
- Jakuš R. 1998a. A method for the protection of spruce stands against *Ips typographus* by the use of barriers of pheromone traps in north-eastern Slovakia. *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz* 71: 152–158.

- Jakuš R. 1998b. Types of bark beetle (Coleoptera: Scolytidae) infestation in spruce forest stands affected by air pollution, bark beetle outbreak and honey fungus (*Armillaria mellea*). Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz Umweltschutz 71: 41–49.
- Jakuš R. 2001. Bark beetle (Coleoptera, Scolytidae) outbreak and system of IPM measures in an area affected by intensive forest decline connected with honey fungus (*Armillaria* sp.). Anzeiger für Schädlingskunde / Journal of Pest Science 74: 46–51.
- Jakuš R., Blaženec M. 2002. Influence of proportion of (4S)-*cis*-verbenol in pheromone bait on *Ips typographus* (Col., Scolytidae) catch in pheromone trap barrier and in single traps. Journal of Applied Entomology 126: 306–311.
- Jakuš R., Blaženec M. 2011. Treatment of bark beetle attacked trees with entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin. Folia Forestalia Polonica, Series A, 53 (2): 150–155.
- Jakuš R., Dudová A. 1999. Pokusné použitie agregračných a antiagregračných feromónov proti lykožrútovi smrekovému (*Ips typographus*) v rozpadávajúcich sa smrekových porostoch so zníženým zakmenením. Journal of Forest Science 45(12): 525–532.
- Jakuš R., Ježík M., Kissiyar O., Blaženec M. 2005. Prognosis of bark beetle attack in TANABBO model. W: Grodzki W. (ed.) GIS and databases in the forest protection in Central Europe. Forest Research Institute, Warsaw: 35–43.
- Jakuš R., Schlyter F., Zhang Q.-H., Blaženec M., Vavercák R., Grodzki W., Brutovský D., Lajzová E., Bengtsson M., Blum Z., Turčáni M., Grégoire J.-C. 2003. Overview of development of anti-attractant based technology for spruce protection against *Ips typographus*: from past failures to future success. Anzeiger für Schädlingskunde / Journal of Pest Science 76 (4): 89–99.
- Jakuš R., Šimko J. 2000. The use of dispensers with different release rates at pheromone trap barriers for *Ips typographus*. Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz 73: 33–36.
- Jankovský L., Cudlín P., Moravec I. 2003. Root decays as a potential predisposition factor of a bark beetle disaster in the Šumava Mts. Journal of Forest Science 49: 125–132.
- Jankowiak R. 2004. Fungi associated with the beetles of *Ips typographus* on Norway spruce in Southern Poland. Acta Mycologica 39 (1): 105–116.
- Jankowiak R. 2005. Fungi associated with *Ips typographus* on *Picea abies* in southern Poland and their succession into the phloem and sapwood of beetle-infested trees and logs. Forest Pathology 35: 37–55.
- Jankowiak R. 2006. *Ceratocystis polonica* jako sprawca zamierania świerków. Sylwan: 27–39.
- Jankowiak R., Hilszczański J. 2005. Ophiostomatoid fungi associated with *Ips typographus* (L.) on *Picea abies* (L.) [H. Karst.] and *Pinus sylvestris* L. in north-eastern Poland. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 74 (4): 345–350.
- Jankowiak R., Kacprzyk M., Młynarczyk M. 2009. Diversity of ophiostomatoid fungi associated with bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) colonizing branches of Norway spruce (*Picea abies*) in southern Poland. Biologia 64(6): 1170–1177.
- Jonsell M., Weslien J. 2003. Felled or standing retained wood – it makes a difference for saproxylic beetles. Forest Ecology and Management 175: 425–435.
- 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.

- Jönsson A.M., Harding S., Krokene P., Lange H., Lindelöw Å., Økland B., Ravn H.P., Schroeder M. 2011. Modelling the potential impact of global warming on *Ips typographus* voltinism and reproductive diapause. *Climatic Change* 109: 695–718.
- Jönsson A.M., Schroeder L.M., Lagergren F., Anderbrant O., Smith B. 2012. Guess the impact of *Ips typographus*-an ecosystem modelling approach for simulating spruce bark beetle outbreaks. *Agricultural and Forest Meteorology*, 166: 188–200.
- Kaczmarek S., Michalski J. 1994. Roztocze (Acari, Gamasida) w żerowiskach kornika drukarza w Polsce. *Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych Poznańskiego Towarzystwa Przyjaciół Nauk* 78: 75–82.
- Kaczmarek S., Michalski J. 1995. Żerowiska korników środowiskiem bytowania roztoczy (Acari, Mesostigmata). W: Łabędzki A. (red.) *Szkodniki wtórne, ich rola i znaczenie w lesie. Referaty z konferencji naukowej w Puszczykowie, 22.IV.1995*: Wydawnictwo „Acarus”, Poznań 37–42.
- Kalina F., Skuhřavý V., Žďárek J., Šrot M., Vrkoč J., Hochmut R. i in. 1985. *Obaleč modřinový. Ministerstvo lesního a vodního hospodářství ČSR, Praha*, 136 s.
- Kałuba S. 1921. Monografia kornika – drukarza (*Ips Typographus*) wedle obserwacji rozwoju jego życia i wyrządzonych szkód w lasach Białostockiego, Sokólskiego i Bielskiego powiatów w 1919–1920 roku. *Las Polski. Organ Związku Leśników Polskich*, 5/6: 196–202.
- Karlsson P., Butenandt A. 1959. Pheromones (ectohormones) in insects. *Annual Review of Entomology* 4: 39–58.
- Karlsson P., Lüscher M. 1959. „Pheromones”: A New term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183: 55–56.
- Karpiński J.J. 1925. Wykaz korników okolic Częstochowy. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 4, 3: 215–218.
- Karpiński J.J. 1926. Wykaz korników zebranych w okolicach Kielc od 15/VIII do 15/IX 1925 roku. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 5, 1/2: 81–84.
- Karpiński J.J. 1927. Z powodu notatki p. Fr. Fejfera „Korniki (Ipidae) znalezione na ziemiach Ordynacji Zamojskiej”. *Las Polski*, VII, 9: 308–314.
- Karpiński J.J. 1931. Korniki (Ipidae) Puszczy Białowieskiej. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 10, 1: 18–39.
- Karpiński J.J. 1932a. Geograficzne rozszedlenie korników na ziemiach Polski i kwestja dwu zasiągów świerka w świetle badań ipidologicznych. *Sylwan*, 50, 3: 92–113.
- Karpiński J.J. 1932b. Korniki Puszczy Białowieskiej. II. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 11, 1/4: 52–56.
- Karpiński J.J. 1935a. Materiały do bioekologii Puszczy Białowieskiej. *Instytut Badawczy Lasów Państwowych, Rozprawy i Sprawozdania* 56: 1–212.
- Karpiński J.J. 1935b. Przyczyny ograniczające rozmnażanie się korników drukarza *Ips typographus* L. i *I. duplicatus* Sahlb. w lesie pierwotnym. *Instytut Badawczy Lasów Państwowych, Rozprawy i Sprawozdania* A 15: 1–86.
- Karpiński J.J. 1939/48. Korniki (Ipidae) Puszczy Białowieskiej III. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 18, 2/4: 173–177.
- Karpiński J.J. 1949. Nowy gatunek kornika *Pityophthorus polonicus* sp. n. (Col., Scolytidae) *Annales Zoologici Musei Polonici*, 14, 8: 125–133.

- Karpiński J.J. 1955a. M. Nunberg: Korniki (Scolytidae), wyrzyniki (Platypodidae). Recenzja. Sylwan, LXLIX, 1: 60–62.
- Karpiński J.J. 1955b. „Korniki (Scolytidae), wyrzyniki (Platypodidae)“. M. Nunberg. Recenzja. Kosmos, 1 (12).
- Karpiński J.J. 1955c. W sprawie „Uwag” prof. M. Nunberga do recenzji klucza do oznaczania korników i wyrzyników. Sylwan, LXLIX, 6: 526–531.
- Karpiński J.J. 1956. Wyjaśnienie do wypowiedzi prof. M. Nunberga w sprawie recenzji klucza do oznaczania korników i wyrzyników. Kosmos, 6.
- Karpiński J.J. 1957. Sprostowanie do powtórnej wypowiedzi prof. dr. M. Nunberga. Sylwan, CI, 3: 100.
- Karpiński J.J., Stawiński K. 1948. Korniki ziem Polski. Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, C, Suppl. 4: 1–240 + XXVIII tabl.
- Kawecka A., Gutowski J.M. 1988. Skutki huraganowych wiatrów z zimy 1982/83 r. w Puszczy Białowieskiej. Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa 677: 125–144.
- Kawka E. 1995. Ocena możliwości ograniczenia liczebności populacji kornika drukarza *Ips typographus* (L.) w drzewostanach świerkowych na przykładzie Gorczańskiego Parku Narodowego. Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody 3: 127–133.
- Kenis M., Wermelinger B., Grégoire J.-C. 2004. Research on parasitoids and predators of Scolytidae – a review. W: F. Lieutier, K.R. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire, H. Evans [eds]. Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis. Kluwer Academic Publishers Dordrecht / Boston / London: 237–290.
- Kiełczewski B., Michalski J. 1962. Wpływ roztoczy (*Acarina*) na gęstość populacji ogłodków (Scolytinae). Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych 144: 131–138.
- Kiełczewski B., Moser J.C., Wiśniewski J. 1983. Surveying the acarofauna associated with Polish Scolytidae. Bulletin de la Société des Amis des Sciences et des Lettres de Poznan, D, 22: 151–159.
- Kiełczewski B., Szmidt A., Kadłubowski W. 1967. Entomologia leśna z zarysem akarologii. PWRiL Warszawa.
- Kiełczewski B., Wiśniewski J. 1983. Bark beetle acarofauna in different types of forest habitat. Part I and II. Introduction and Mesostigmata. Folia Forestalia Polonica Series A, 25:129–162.
- Kirisits T. 2004. Fungal associates of European bark beetles with special emphasis on the ophiostomatoid fungi. W: F. Lieutier, K.R. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire, H. Evans [eds]. Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis. Kluwer Academic Publishers Dordrecht / Boston / London: 185–235.
- Kirisits T. 2010. Fungi isolated from *Picea abies* infested by the bark beetle *Ips typographus* in the Białowieża forest in north-eastern Poland. Forest Pathology 40:100–110.
- Kissiyar O., Blaženec M., Jakuš R., Willekens A., Ježík M., Baláž P., Valckenborg J.V., Celer S., Fleischer P. 2005. TANABBO model – a remote sensing based early warning system for forest decline and bark beetle outbreaks in Tatra Mts. – overview. W: Grodzki W. (ed.) GIS and databases in the forest protection in Central Europe. Forest Research Institute, Warsaw: 15–34.
- Klausnitzer B., Förster G. 1974. Zur Kenntnis der Parasiten und Episten des Buchdruckers *Ips typographus* L. (*Col.*, *Scolytidae*). Entomologische Berichte 1–42.

- Knížek M., Lubojacký J. 2012. Podkorní hmyz. W: Knížek M., Modlinger R. (eds) Výskyt lesních škodlivých činitelů v roce 2011 a jejich očekávaný stav v roce 2012. Zpravodaj ochrany lesa, Supplementum 2012: 20–30.
- Knoche E. 1904. Beiträge zur Generations frage der Borkenkäfer. Forstwissenschaften Zentralblatt 26: 606–621.
- Kohnle U., Vité J.P., Erbacher C., Bartels J., Francke W. 1988. Aggregation response of European engraver beetles of the genus *Ips* mediated by terpenoid pheromones. Entomologia Experimentalis et Applicata 49: 43–53.
- Kolařík M., Kubátová A., Hulcr J., Pažoutová S. 2008. *Geosmithia* fungi are highly diverse and consistent bark beetle associates: evidence from their community structure in temperate Europe. Microbial Ecology 55: 65–80.
- Kolk A. 1995. Feromony i inne związki infochemiczne korników sosny i świerka oraz możliwości ich wykorzystania w ochronie lasu. W: Łabędzki A. (red.) Szkodniki wtórne, ich rola i znaczenie w lesie. Wydawnictwo „Acarus”, Poznań: 43–51.
- Kolk A. 1999. Wpływ technik i technologii ochrony lasu przed owadami na różnorodność biologiczną lasów gospodarczych w Polsce. W: Rykowski K., Matuszewski G., Lenart E. (red.) Ocena wpływu praktyki leśnej na różnorodność biologiczną w lasach w Europie Środkowej. Instytut Badawczy Leśnictwa, Warszawa: 117–123.
- Kolk A. 2000. Feromony i kairomony wybranych owadów fitofagicznych sosny pospolitej (*Pinus sylvestris* L.) oraz możliwości ich wykorzystania w ochronie lasu. Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, Rozprawy i monografie, Warszawa: 1–129.
- Kolk A., Burzyński J., Rodziewicz A., Sowińska A., Lipiński S. 1990. Badanie związków biologicznie czynnych (chemicznych informatorów owadów) i możliwości ich wykorzystania w ochronie lasu. Dokumentacja, Instytut Badawczy Leśnictwa, Warszawa.
- Kolk A., Starzyk J.R. 2009. Atlas owadów uszkadzających drzewa leśne. Poradnik Leśnika. T. 1. MULTICO Oficyna Wydawnicza, Warszawa.
- Kolk A., Swaczyna M. 1992. Wpływ promieniowania geopatycznego na efektywność odłowów wybranych gatunków korników w pułapkach feromonowych. Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa B, 14: 125–130.
- Komonen A., Schroeder L.M., Weslien J. 2011. *Ips typographus* population development after a severe storm in a nature reserve in southern Sweden. Journal of Applied Entomology, 135(1–2): 132–141.
- Konca B., Zimny J., Michalski J. 1997. Ochrona lasu w Sudetach: czynniki abiotyczne i biotyczne oraz stan obecny i prognozy. W: P. Paschalis, S. Zajączkowski (red.) Protection of forest ecosystems. Selected problems of forestry in Sudety Mountains. Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa: 217–272.
- Koprowski J.L., Alanen M.I., Lynch A.M. 2005. Nowhere to run and nowhere to hide: Response of endemic Mt. Graham red squirrels to catastrophic forest damage. Biological Conservation, 126(4): 491–498.
- Koreň M. 2005. Kalamita v lesoch TANAP-u – príčiny, následky, východiská W: A. Kunca (red.) Aktuálne problémy v ochrane lesa 2005. Lesnícky výskumný ústav, Zvolen: 46–55.
- Koštal V., Doležal P., Rozsypal J., Moravcová M., Zahradníčková H., Šimek P. 2011. Physiological and biochemical analysis of overwintering and cold tolerance in two Central European populations of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. Journal of Insect Physiology 57: 1136–1146.

- Koštal V., Zahradníčková H., Šimek P., Zelený J. 2007. Multiple component system of sugars and polyols in the overwintering spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Journal of Insect Physiology* 53: 580–586.
- Kozakiewicz P. 2000. Suszenie drewna okragłego. *Przemysł Drzewny* 1: 24–26.
- Kozikowski A. 1922. Smoliki i korniki (Pissodini et Ipidae). *Podręcznik dla leśników*. Lwów, Książnica Polska Towarzystwa Nauczycieli Szkół Wyższych, s. 142.
- Kozikowski A. 1931. Klucz do oznaczania rodzin chrząszczy ważnych w gospodarstwie lasowym. Lwów, Wyd. IV, Sekcja Wyd. Koła Studentów Inżynierów Leśnictwa Politechniki Lwowskiej, 1–24.
- Kozikowski A. 1952. *Entomologia lasowa*. Wyd. VI. Poznań, Skrypt WSR w Poznaniu, s. 193.
- Kozikowski A., Kuntze R. 1935. Notatki ipidologiczne z Polski. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 4, 1: 18–23.
- Kretschmer K. 1990. Über die Beifänge in Borkenkäferfallen. *Forst und Holz* 10: 273–274.
- Kreutz J., Vaupel O., Zimmermann G. 2004a. Efficacy of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. against the spruce bark beetle, *Ips typographus* L., in the laboratory under various conditions. *Journal of Applied Entomology* 128(6): 384–389.
- Kreutz J., Zimmermann G., Marohn H., Vaupel O., Mosbacher G. 2000. Preliminary investigations on the use of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. and other control methods against the bark beetle *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae) in the field. *Bulletin OILB/SROP* 23: 167–173.
- Kreutz J., Zimmermann G., Marohn H., Vaupel O., Mosbacher G. 2001. Freilandversuche zum Einsatz von *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. zur biologischen Bekämpfung des Buchdruckers *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie* 13: 465–470.
- Kreutz J., Zimmermann G., Vaupel O. 2004b. Horizontal transmission of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* among the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Col., Scolytidae) in the laboratory and under field conditions. *Biocontrol Science and Technology* 14(8): 837–848.
- Krokene P., Solheim H. 1998. Pathogenicity of four blue-stain fungi associated with aggressive and nonaggressive bark beetles. *Phytopathology* 88: 39–44.
- Król A. 2007. Profilaktyka i zwalczanie kornika drukarza w lasach prywatnych Małopolski. *Przegląd Leśniczy* 6–7: 32–33.
- Król A. 2010. Problemy ochrony lasów prywatnych Małopolski ze szczególnym uwzględnieniem górskich drzewostanów świerkowych. *Sylwan* 154(10): 694–704.
- Król A., Bakke A. 1985. Wpływ odległości między pułapkami feromonowymi na efektywność agregacji kornika drukarza (*Ips typographus* L.). *Acta Agraria et Silvestria, Series Silvestris* 24: 21–30.
- Król A., Bakke A. 1986. Comparison of trap trees and pheromone loaded pipe traps in attracting *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). *Polskie Pismo Entomologiczne* 56: 437–445.
- Kruger K., Mills N.J. 1990. Observations on the biology of three parasitoids of the spruce bark beetle, *Ips typographus* (Col. Scolytidae): *Coeloides bostrychorum*, *Dendrosoter middendorffii* (Hym. Braconidae) and *Rhopalicus tutela* (Hym. Pteromalidae). *Journal of Applied Entomology* 110: 281–291.

- Kubisz D. 1992. Occurrence of predators from the genus *Rhizophagus* Herbst (Col., Rhizophagidae) in pheromone traps. *Journal of Applied Entomology* 113: 525–531.
- Kudela M., Wolf R. 1963. Podíl podkorního a dřevokazného hmyzu na odumírání smrku a borovice v porostech poškozených průmyslovými exhalacemi. *Sborník Lesnické Fakulty VŠZ* 6: 157–189.
- Kuhn W. 1949. Das Massenaufreten des achtzähligen Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. nach Untersuchungen in schweizerischen Waldungen 1946 bis 1949. *Mitteilungen der Schweizerische Zentralanstalt für das forstliche Versuchswesen* 26: 245–330.
- Kula E. 1992. Poznámky k disperzi kůrovcové hmoty v porostech Lesního závodu Horní Blatná. *Lesnictví – Forestry* 38(3–4): 221–238.
- Kula E., Kajfosz R., Ząbecki W. 2005. Kambioxylofágní fauna smrků v gradační oblasti lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*). *Folia Faunistica Slovaca* 10(6) 23–27.
- Kula E., Kajfosz R., Ząbecki W. 2007. Cambioxylophagous fauna of young spruce stands damaged by snow in the Beskids. *Journal Forest Science* 53(9), 413–423.
- Kula E., Ząbecki W. 1999. Nika kambioxylofágů na smrcích stresovaných kořenovými houbovými patogeny. *Journal of Forest Science* 45(8) 348–357.
- Kula E., Ząbecki W. 2000. Struktura kambioxylofágní fauny smrku při různé výčetní tloušťce a sociálním postavení stromu. *Lesnický časopis – Forestry Journal* 46(3): 257–271.
- Kula E., Ząbecki W. 2006. Smrkové vývraty a kambioxylofágní fauna v území se základním a gradačním stavem lýkožrouta smrkového. *Journal of Forest Science* 52(11): 497–509.
- Kunca A. 2012. Výskyt škodlivých činitelů v lesoch Slovenska za rok 2011 a ich prognóza na rok 2012. *Národné lesnícke centrum – Lesnický výskumný ústav, Zvolen*.
- Kunca A., Vakula J., Leontovč R., Gubka A. 2009. Využitie entomopatogénnej huby *Beauveria bassiana* v ochrane smreka. W: Kunca A. (ed.) *Aktuálne problémy v ochrane leša*. *Národné lesnícke centrum, Zvolen*: 91–97.
- Kunca A., Zúbrik M. 2006. Vetrova kalamita z 19. Novembra 2004. *Národné lesnícke centrum, Zvolen*: pp. 40.
- Kuntze R. 1927a. Fejfer F. Korniki (Ipidae) znalezione na ziemiach Ordynacji Zamojskiej. *Las Polski*, VII, 7. 1927. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 6, 3/4: 154–255.
- Kuntze R. 1927b. Inż J. Karpiński. Z powodu notatki p. Fr. Fejfera: Korniki (Ipidae) znalezione na ziemiach Ordynacji Zamojskiej. *Las Polski*, VII, 9. 1927. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 6, 3: 255.
- Kuntze R. 1929a. Niektóre koleopterologiczne wyniki wycieczek na małopolskie Podole w latach 1926–1928. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 8, 1/4: 52–62.
- Kuntze R. 1929b. M. Nunberg. Spoztrzeżenia biologiczne nad niektórymi kornikami. *Biologische Beobachtungen über Borkenkäfer*. *Bullet. de L'Academie Polon. Cl. d. Sc. Math. et. Nat. B. Zoologie* 1928. pag. 113–123. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 7, 1-4: 264.
- Kuntze R. 1932. J. Karpiński. Geograficzne rozsiedlenie korników na ziemiach Polski i kwestja dwu zasiągów świerka w świetle badań ipidologicznych. *Sylwan* L. 1932. *Polskie Pismo Entomologiczne*, 11, 1–4: 145.
- Kwiatkowski M. 2011. Igranie z kornikiem. Problem rozpadu świerczyn w Puszczy Białowieskiej. *Las Polski* 20: 12–14.
- Łabędzki, A. 1989. Ważki różnoskrzydłe (Odonata: Anisoptera) drzewostanów sosnowych a ich potencjalne możliwości regulacji liczebności szkodliwych owadów leśnych. *Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych Poznańskiego Towarzystwa Przyjaciół Nauk* 68: 39–45.

- Landa Z., Kalista M., Křenová Z., Vojtěch O. 2008. Praktické využití entomopatogenní houby *Beauveria bassiana* proti lýkožroutu smrkovému *Ips typographus*. Sborníky z Výzkumu na Šumavě 1: 62–71.
- Landa Z., Křenová Z., Vojtěch O. 2007. Využití houby *Beauveria bassiana* v ochraně proti lýkožroutu smrkovému. Lesnická práce 10: 14–15.
- Lausch A., Fahse L., Heurich M. 2011. Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: A Long-term quantitative landscape-level analysis. *Forest Ecology and Management* 261: 233–245.
- Lawrence J.F., Newton A.F. Jr. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and date on family–group names). w: J. Pakaluk and S.A. Slipinski (eds). *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera: Papers Celebrating the 80th Brithday of Roy A. Crowson*. Warszawa, Muzeum i Instytut Zoologii PAN, 779–1006.
- Lawson S.A., Furuta K., Katagiri K. 1995. Effect of tree host and beetle density on reproduction and survival of *Ips typographus japonicus* Niijima (Col., Scolytidae) in Hokkaido, Japan. *Journal of Applied Entomology* 119(6): 383–390.
- Lawson S.A., Furuta K., Katagiri K. 1996. The effect of host tree on the natural enemy complex of *Ips typographus japonicus* Niijima (Col., Scolytidae) in Hokkaido, Japan. *Journal of Applied Entomology* 120(2): 77–86.
- Lawson S.A., Furuta K., Katagiri K. 1997. Effect of natural enemy exclusion on mortality of *Ips typographus japonicus* Niijima (Col., Scolytidae) in Hokkaido, Japan. *Journal of Applied Entomology* 121(2): 89–98.
- Lawton J.H., Jones C.G. 1995. Linking species and ecosystems: Organisms as ecosystem engineers. W: Lawton J.H. i Jones C.G. (eds) *Linking Species and Ecosystems*. Chapman and Hall, New York: 141–150.
- Lekander B. 1972. A mass outbreak of *Ips typographus* in Gästrikland, Central Sweden, in 1945–1952. Department of Forest Zoology, Research Notes, 10. Royal College of Forestry, Stockholm.
- Leufvén A., Bergström G., Falsen E. 1984. Interconversion of verbenols and verbenone by identified yeasts isolated from the spruce bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology* 10: 1349–1361.
- Leufvén A., Bergström G., Falsen E. 1988. Oxygenated monoterpenes produced by yeasts isolated from *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) and grown in phloem medium. *Journal of Chemical Ecology* 14: 353–362.
- Lexer M.J. 1995. Beziehungen zwischen der Anfälligkeit von Fichtenbeständen (*Picea abies* (L.) Karst.) für Borkenkäferschäden und Standorts- und Bestandesmerkmalen unter besonderer Berücksichtigung der Wasserversorgung. Dissertation Universität für Bodenkultur, Wien.
- Lexer M.J. 1997. Risikoanalyse und Ableitung waldbaulicher Massnahmen zur Beeinflussung des Borkenkäferisikos in Fichtenbeständen. W: Müller F. (Hrsg.). *Waldbau an der unteren Waldgrenze*. FBVA-Berichte, 95: 79–89.
- Liberak M.A. 1925. Niebezpieczeństwo ponownego rozmnożenia kornika w Tatrach. *Las Polski* 7–8: 154–158.
- Lieutier F. 1979. Les diptères associés à *Ips typographus* et *Ips sexdentatus* (Coleoptera: Scolytidae) en région parisienne, et les variations de leurs populations au cours du cycle annuel. *Bulletin d'Ecologie* 10: 1–13.

- Lieutier F. 2004. Host resistance to bark beetles and its variations. W: F. Lieutier, K.R. Day, A. Battisti, J.-C. Grégoire, H.F. Evans (eds) *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht / Boston / London: 135–180.
- Lieutier F., Brignolas F., Sauvard D., Yart A., Galet C., Brunet M., Van de Sype H. 2003a. Intra- and inter-provenance variability of phloem polyphenols of *Picea abies* (L.) Karst. and relation with resistance to a bark-beetle-associated fungus. *Tree Physiology* 23: 247–256.
- Lieutier F., Brignolas F., Yart A., Grodzki W., Jakuš R., Sauvard D. 2003b. Field validation of phenolics as predictors of Norway spruce resistance to *Ips typographus* attacks during a finishing outbreak. IUFRO Working Party meeting “Forest Insect Population Dynamics and Host Influences”. September 14–19, Kanazawa, Japan.
- Lieutier F., Day K.R., Battisti A., Grégoire J.-C., Evans H.F. (eds) 2004. *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, a Synthesis*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht / Boston / London.
- Lieutier F., Garcia J., Romary P., Yart A., Jactel H., Sauvard D. 1993. Inter-tree variability in the induced defence reaction of Scots pine to single inoculations by *Ophiostoma brunneo-ciliatum*, a bark beetle-associated fungus. *Forest Ecology and Management* 59: 257–270.
- Lieutier F., Vouland G., Pettinetti M., Garcia J., Romary P., Yart A. 1992. Defence reactions of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) to artificial insertion of *Dendroctonus micans* Kug. (Col. Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* 114: 174–186.
- Lindelöw Å., Risberg B., Sjodin K. 1992. Attraction during flight of scolytids and other bark and wood-dwelling beetles to volatiles from fresh and stored spruce wood. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 224–228.
- Lindelöw A., Schroeder L.M. 1999. Monitoring of the spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) in Sweden. W: Forster B., Knížek M., Grodzki W. (eds) *Methodology of Forest Insects and Disease Survey in Central Europe*. WSL Birmensdorf: 114–117.
- Lindelöw A., Schroeder L.M. 2001a. Attacks dynamic of the spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) within and outside unmanaged and managed spruce stands after a storm-felling W: M. Knížek et al. (eds) *Methodology of forest insect and disease survey in Central Europe*: 68–71. Proceedings of the IUFRO WP 7.03.10, Workshop, Bușteni, Romania. IUFRO – ICAS, Brașov.
- Lindelöw A., Schroeder M. 2001b. Spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) in Sweden: monitoring and risk assessment. *Journal of Forest Science* 47 (Special Issue No. 2): 39–41.
- Lindgren B.S., Borden J.H. 1993. Displacement and aggregation of mountain pine beetles, *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae), in response to their antiaggregation and aggregation pheromones. *Canadian Journal of Forest Research* 23(2): 286–290.
- Linnakoski R., de Beer Z.W., Niemelä P., Wingfield M.J. 2012. Associations of conifer-infesting bark beetles and fungi in Fennoscandia. *Insects* 3: 200–227.
- Lipa J.J., Chmielewski W. 1977. Parasitisation of *Scolytus pygmaeus* Fabr. (Coleoptera, Scolytidae) by a mite *Pyemotes scolyti* Oud. (Scarina, Pyemotidae). *Polskie Pismo Entomologiczne* 47: 345–349.
- Lobinger G. 1994. Die Lufttemperatur als limitierender Faktor für die Schwärmaktivität zweier rindenbrütender Fichtenborkenkäferarten, *Ips typographus* L. und *Pityogenes chalcidiformis* L.

- cographus* L. (Col., Scolytidae). Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz 67: 14–17.
- Lobinger G. 1996. Variations in sex ratio during an outbreak of *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) in Southern Bavaria. Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz Umweltschutz 69: 51–53.
- Lobinger G., Skatulla U., 1996. Untersuchungen zum Einfluss von Sonnenlicht auf das Schwärmverhalten von Borkenkäfern. Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz Umweltschutz 69, 183–185.
- Löbl I. 1970. Chrzęszcze – Coleoptera Scaphidiidae. Klucze do oznaczania owadów Polski. 19, 23. PWN, Warszawa.
- Löytyniemi K., Austarå Ø., Bejer B., Ehnström B. 1979. Insect pests in forests of the Nordic countries. Folia Forestalia 395: 1–13.
- Mączka T. 2012. Przyczyna i skutek albo młot i kowadło. Tatry 4: 64–65.
- Madziara-Borusiewicz K., Strzelecka H. 1977. Conditions of spruce (*Picea excelsa* Lk.) infestation by the engraver beetle (*Ips typographus* L.) in mountains of Poland. 1. Chemical composition of volatile oils from healthy trees and those infested with the honey fungus (*Armillaria mellea* Vahl. [Quel.]). Zeitschrift für Angewandte Entomologie 83: 4, 409–415.
- Marchetti F., Salvadori C., Ambrosi P. 1999. Monitoring of bark beetle outbreaks in the spruce stands (Province of Trento) and investigations on predisposing factors. W: Forster B., Kniżek M., Grodzki W. (eds) Methodology of Forest Insects and Disease Survey in Central Europe. WSL Birmensdorf: 102–107.
- Markova G. 2000. Pathogenicity of several entomogenous fungi to some of the most serious forest insect pests in Europe. Bulletin OILB/SROP 23: 231–239.
- Markova G., Samshinyakova A. 1990. Laboratory studies on the effect of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* on larvae of *Lymantria dispar*. Nauka za Gorata 27(1): 81–84.
- Mazur A. 1995. Kusakowate (Coleoptera, Staphylinidae) towarzyszące żerowiskom ksylofagów i występujące pod korą drzew. W: Łabędzki A. (red.) Szkodniki wtórne, ich rola i znaczenie w lesie. Referaty z konferencji naukowej w Puszczykowie 22.IV.1995. Wydawnictwo „Acarus”, Poznań: 71–79.
- Mazur S. 1975. Chrzęszcze – Coleoptera Przekraski Cleridae. Klucze do oznaczania owadów Polski. 19, 53. PWN, Warszawa.
- Mazur S. 1981. Histeridae Gniliłowate (Insecta: Coleoptera). Fauna Polski, t. 9, PWN, Warszawa: 1–206.
- Mazur S. 1994. Szkodniki wtórne drzew iglastych. Oficyna Wydawnicza „Wydawnictwo Świat”, Warszawa.
- Mazur S., Borowski J., Byk A., Mokrzejcki T. 1996. The diversity of the predatory beetles complex living under spruce bark in the Białowieża Primeval Forest. W: Paschalis P., Zajązkowski S. (eds) Biodiversity Protection of Białowieża Primeval Forest. Fundacja „Rozwój SGGW” Warszawa: 115–124.
- Mazur S., Perliński S. 1995. Skład gatunkowy, liczebność i rozmieszczenie w Polsce chrzęszczy i innych owadów podkorowych występujących w żerowiskach cetyńca większego. W: Łabędzki A. (red.) Szkodniki wtórne, ich rola i znaczenie w lesie. Referaty z konferencji naukowej w Puszczykowie 22.IV.1995. Wydawnictwo „Acarus”, Poznań: 81–92.

- Meier F., Engesser R., Forster B., Odermatt O. 1999. Forstschutz-Überblick 1998. WSL, Birmensdorf.
- Meier F., Gall R., Forster B. 2003. Ursachen und Verlauf der Buchdrucker-Epidemien (*Ips typographus* L.) in der Schweiz von 1984 bis 1999. Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 11: 437–441.
- Merker E. 1952. Das Wetter im Jahre 1939 bis 1950 und sein Einfluss auf die Massenvermehrung des grossen Fichtenborkenkäfers in Südbaden. Wiener allgemeine Forst- und Jagdzeitung 123(8): 213–233.
- Merker E., Wild M. 1954. Das Reifen der Geschlechtsdrüsen bei dem grossen Fichtenborkenkäfer and sein Einfluss auf das Verhalten der Tiere. Beiträge zur Entomologie 4: 451–468.
- Michalski J. 1957. Spis korników (Coleoptera, Scolytidae) Ziemi Kłodzkiej. Polskie Pismo Entomologiczne 21(11): 161–170.
- Michalski J. 1962. Wrogowie naturalni ogłodka mieczonośnego *Scolytus (Scolytochelus) ensifer* Eichh. (Coleoptera, Scolytidae). Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych Poznańskiego Towarzystwa Przyjaciół Nauk 13: 15–49.
- Michalski J. 1967. Nadrodzina Scolytoidea – korniki. W: Kiełczewski B., Kadłubowski W., Szmidt A. (red.) Entomologia leśna z zarysem akarologii. PWRiL, Warszawa: 257–317.
- Michalski J. 1979. Bibliografia ipidiologiczna autorów polskich za lata 1922–1972. Poznań, Akademia Rolnicza w Poznaniu, s. 36.
- Michalski J. 1998a. „Cusus” Szumawa. Przegląd Leśniczy 7/8: 7–9.
- Michalski J. 1998b. Gradacje kornikowe w ostatnim 50-leciu w drzewostanach świerkowych Polski W: A. Boratyński, W. Bugała (red.) Biologia świerka pospolitego. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 468–508.
- Michalski J. 2001. Problemy czynnej ochrony drzewostanów świerkowych przed kornikiem drukarzem w parkach narodowych. Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody, 20, 2: 97–108.
- Michalski J. 2003. Metody „polemiki” – odpowiedź na nagonkę na leśników i naukę leśną L. Tomiałowcziowi i Z. Witkowskiemu (Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody, 21: 117–122, 2002). Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody, 22, 2: 305–312.
- Michalski J. 2007. Bark Beetles. w: M.G. Tjoelkler, A. Boratyński, W. Bugała (eds). Biology and Ecology of Norway Spruce. Forestry Sciences, 78: 284–293.
- Michalski J. 2008. Zagrożenia ekosystemów leśnych powodowane przez owady występujące na świerku. w: A. Witkowski, B.M. Pokryszko, W. Ciężkowski (red.) Przyroda Parku Narodowego Gór Stołowych. Kudowa Zdrój, Wydawnictwo PGNS, 322–327.
- Michalski J., Banaszak R. 1994. Muchówki z rodzaju *Medetera* Fischer (Diptera, Dolichopodidae) występujące w żerowiskach niektórych gatunków korników. Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych Poznańskiego Towarzystwa Przyjaciół Nauk 78: 131–134.
- Michalski J., Kaczmarek S., Ratajczak E. 1992a. Roztocze (Acari, Mesostigmata) występujące w żerowiskach korników (Coleoptera, Scolytidae) Gorczańskiego Parku Narodowego. Polskie Pismo Entomologiczne 61: 137–142.
- Michalski J., Kaczmarek S., Ratajczak E. 1992b. Z badań nad roztoczami (Acari, Mesostigmata) występującymi w żerowiskach korników (Coleoptera, Scolytidae) Gorczańskiego Parku Narodowego. Polskie Pismo Entomologiczne 61: 143–151.

- Michalski J., Mazur A. 1999. Korniki. Praktyczny przewodnik dla leśników. Warszawa, Oficyna Wydawnicza „Wydawnictwo Świat”, s. 196.
- Michalski J., Ratajczak E. 1989. Korniki (Coleoptera: Scolytidae) wraz z towarzyszącą im fauną w Górach Świętokrzyskich. *Fragmenta Faunistica* 32: 279–318.
- Michalski J., Ratajczak E., Wiśniewski J. 1985. Roztocze (Acari, Mesostigmata) występujące w żerowiskach korników (Coleoptera, Scolytidae) Gór Świętokrzyskich. *Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych Poznańskiego Towarzystwa Przyjaciół Nauk* 60: 85–92.
- Michalski J., Starzyk J.R., Kolk A., Grodzki W. 2004. Zagrożenie świerka przez kornika drukarza – *Ips typographus* (L.) w drzewostanach Leśnego Kompleksu Promocyjnego „Puszcza Białowieska” w latach 2000–2002. *Leśne Prace Badawcze* 3/2004: 5–30.
- Mills N.J. 1985. Some observations on the role of predation in the natural regulation of *Ips typographus* populations. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 99: 209–215.
- Mills N.J., Schlup J. 1989. The natural enemies of *Ips typographus* in Central Europe: Impact and potential use in biological control. W: T.L. Payne, H. Saarenema (eds) *Integrated Control of Scolytid Bark Beetles*. Virginia Polytechnic Institute and State University, Blacksburg, USA.
- Mills N.J., Krüger K., Schlup J. 1991. Short-range host location mechanisms of bark beetle parasitoids. *Journal of Applied Entomology* 111: 33–43.
- Modrzyński J. 1998. Zarys ekologii świerka W: A. Boratyński, W. Bugała (red.) *Biologia świerka pospolitego*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 309–359.
- Mokrzecki Z. 1922. Sprawozdanie z walki z kornikiem (*Ips typographus* L.) w Puszczy Białowieskiej w roku 1922. *Las Polski* 3, 9: 297–307.
- Mokrzecki Z. 1923a. Sprawozdanie z działalności Zakładów Ochrony Lasu i Entomologii w Skierniewicach. Rok 1. 1922–1923. Skierniewice 1923. – Warszawa 1923, SGGW Warszawa, s. 32.
- Mokrzecki Z. 1923b. W obronie lasu przed kornikiem. *Las Polski*, 3: 87–93.
- Mokrzecki Z. 1923c. Sprawozdanie z walki z kornikiem (*Ips typographus* L.) w Puszczy Białowieskiej w roku 1922. *Las Polski*, 9/10: 297–307.
- Mokrzecki Z. 1925a. Bericht über die Bekämpfung des Borkenkäfers *Ips typographus* L. im Bialowieser Urwald. *Las Polski*, 9/10: 257.
- Mokrzecki Z. 1925b. Walka z kornikiem w polskich Tatrach. *Choroby i Szkodniki Roślin*, 1: 41–47.
- Mokrzecki Z. 1925c. Polsko-Czechosłowacka Konferencja w sprawie zwalczania kornika w Tatrach. *Choroby i Szkodniki Roślin*, 3: 25.
- Mokrzecki Z. 1933. Rabusie i pasorzyty kornika drukarza *Ips typographus* L. na ziemiach polskich. *Polskie Pismo Entomologiczne* 12: 275–289.
- Moser J., Perry T., Furuta J. 1997. Phoretic mites and their hyperphoretic fungi associated with flying *Ips typographus japonicus* Nijima (Col., Scolytidae) in Japan. *Journal of Applied Entomology* 121: 425–428.
- Moser J.C., Bogenschütz H. 1984. A key to the mites associated with flying *Ips typographus* in South Germany. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 97: 437–450.
- Müller J., Bußler H., Goßner M., Rettelbach T., Duelli P. 2008. The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: From pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation* 17(12): 2979–3001.

- Mulock P., Christiansen E. 1986. The threshold of successful attack by *Ips typographus* on *Picea abies*: a field experiment. *Forest Ecology and Management* 14: 125–132.
- Nef L. 1994. Estimation de la vulnérabilité de pessières aux attaques d'*Ips typographus* L. à partir de caractéristiques stationnelles. *Silva Belgica* 101: 7–14.
- Negron J. 1997. Estimating probabilities of infestation and extent of damage by the roundheaded pine beetle in ponderosa pine in the Sacramento Mountains, New Mexico. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1936–1945.
- Netherer S. 2003. Modelling of bark beetle development and of site- and stand-related predisposition to *Ips typographus* (L.) (Coleoptera; Scolytidae). A contribution to risk assessment. PhD Thesis. University of Natural Resources and Applied Life Sciences, Vienna, 98 s.
- Netherer S., Nopp-Mayr U. 2005. Predisposition assessment systems (PAS) as supportive tools in forest management-rating of site and stand-related hazards of bark beetle infestation in the High Tatra Mountains as an example for system application and verification. *Forest Ecology and Management* 207: 99–107.
- Netherer S., Pennerstorfer J. 2001. Parameters relevant for modelling the potential development of *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Integrated Pest Management Reviews* 6: 177–184.
- Nicolai V. 1995. The impact of *Medetera dendrobaena* Kowarz (Dipt., Dolichopodidae) on bark beetles. *Journal of Applied Entomology* 119: 161–166.
- Niemeyer H. 1992. Monitoring *Ips typographus* and *Pityogenes chalcographus* (Col., Scolytidae) in Lower Saxony and Schleswig-Holstein. *Journal of Applied Entomology* 114: 98–102.
- Niemeyer H. 1997. Integrated bark beetle control: experiences and problems in Northern Germany. W: J.C. Grégoire, A.M. Liebhold, F.M. Stephen, K.R. Day, and S.M. Salom (eds) Integrating cultural tactics into the management of bark beetle and reforestation pests. USDA Forest Service General Technical Report NE-236: 80–86.
- Niemeyer H., Ackermann J., Watzek G. 1995. Eine ungestörte Massenvermehrung des Buchdruckers (*Ips typographus*) im Hochharz. *Forst und Holz* 50: 239–243.
- Niemeyer H., Watzek G., Ackermann J. 1994. Verminderung von Stehendbefall durch Borkenkäferfallen. *Allgemeine Forstzeitung* 49: 190–192.
- Niklasson M., Zin E., Zielonka T., Feijen M., Korczyk A.D.F., Churski M., Samojlik T., Jędrzejewska B., Gutowski J.M., Brzeziecki B. 2010. 350-year tree ring fire record from Białowieża Primeval Forest, Poland: implications for Central European lowland fire history. *Journal of Ecology* 98: 1319–1329.
- Nilssen A.C. 1984. Long-range dispersal of bark beetle and bark weevils (Coleoptera, Scolytidae and Curculionidae) in Northern Finland. *Annales Entomologici Fennici* 50: 37–42.
- Novák V. 1962. Výzkum sukcese podkorního hmyzu na stromech chřadnoucích vlivem průmyslových exhalací v Krušných horách. *Lesnictví* 8(5): 329–342.
- Nunberg M. 1930. Przyczynę do znajomości bleskotek (*Chalcidoidea*) jako pasożytów korników (*Ipidae*) Polskie Pismo Entomologiczne, Lwów 9, 3–4: 200–208.
- Nunberg M. 1947. Najważniejsze korniki świerka. Instytut Badawczy Leśnictwa Kraków, Seria C, 18, 32 s.
- Nunberg M. 1950a. Najważniejsze szkodliwe owady leśne. Warszawa, PWRiL, s. 96.

- Nunberg M. 1950b. Ochrona lasu i entomologia leśna. W: F. Krzysik, F. Ochrymowicz Przewodnik techniczno-leśny. Krakowskie Towarzystwo Wydawnicze Wiedza-Zawód-Kultura, Kraków: 167–197.
- Nunberg M. 1954. Korniki – *Scolytidae*, Wyrzyniki – *Platypodidae* W: Klucze do oznaczania owadów Polski, cz. 19, Chrząszcze – *Coleoptera*, z. 99–100. PWN, Warszawa; wyd. 2 1981.
- Nunberg M. 1959. Entomologia leśna. Tom I i II. Warszawa, Skrypt SGGW, s. 499.
- Nunberg M. 1964. Uszkodzenia drzew i krzewów leśnych wywołane przez owady. Warszawa PWN, s. 574.
- Nunberg M. 1967. Chrząszcze – *Coleoptera* Obumierki – *Rhizophagidae*. Klucze do oznaczania owadów Polski, cz. 19, z. 64. PWN, Warszawa.
- Nunberg M. 1976. Chrząszcze – *Coleoptera*, Łyszczynkowate – *Nitidulidae*. Klucze do oznaczania owadów Polski, cz. 19, z. 65. PWN, Warszawa.
- Nunberg M. (red.) 1959. Entomologia leśna. Cz. I i II. SGGW, Warszawa.
- Nuorteva M.K. 1955. Kirjanpainaja (*Ips typographus* L.) kuusirajan pohjoispuolelta. Annales Entomologici Fennici 21: 195–196.
- Nuorteva M. 1957. Zur Kenntnis der Parasitischen Hymenopteren der Borkenkäfer Finnlands. Annales Entomologici Fennici 23: 47–71.
- Nuorteva M. 1959. Untersuchungen über einige in den Frassbildern der Borkenkäfer lebende *Medetera*-Arten (Dipt. Dolichopodidae). Soumen Hyönteistieteellinen Aikakauskirja 25: 192–210.
- Okółów C. 1963. Materiały do fauny żerowisk korników – *Scolytidae* Puszczy Boreckiej. Polskie Pismo Entomologiczne C 1–2: 16–20.
- Okółów C. 1982. Naturalne czynniki ograniczające liczebność populacji kornika drukarza (*Ips typographus* L.) w warunkach lasu pierwotnego i lasów zagospodarowanych Puszczy Białowieskiej (Założenia i metodyka badań). Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych 251: 115–119.
- Olsen W.K., Schmid J.M., Mata S.A. 1996. Stand characteristic associated with mountain pine beetle infestations in ponderosa pine. Forest Science 42(3): 310–327.
- Onyśko Z., Starzyk J.R. 2011. Przestrzenne rozmieszczenie zimujących chrząszczy kornika drukarza – *Ips typographus* (L.), i kornika zrosłozębnego – *Ips duplicatus* (C.R. Sahlb.). Sylwan 155(1): 21–30.
- Öhrn P. 2012. The spruce bark beetle *Ips typographus* in a changing climate – effects of weather conditions on the biology of *Ips typographus*. Introductory Research Essay 18. Department of Ecology Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala: s. 27.
- Öunap H. 1986. The species composition of *Hymenoptera* as parasitoids of bark beetles inhabiting conifers in Estonia. Metsanduslikud Uurimused 32: 79–88.
- Økland B., Liebhold A.M., Bjørnstad O.N., Erbilgin N., Krokene P. 2005. Are bark beetle outbreaks less synchronous than forest Lepidoptera outbreaks? Oecologia 146: 365–372.
- Pechacek P. 1994. Reaktion des Dreizehenspechts auf eine Borkenkäfergradation. Allgemeine Forstzeitschrift 49, 12: 661.
- Peltonen M. 1999. Windthrows and dead-standing trees as bark beetle breeding material at forest-clearcut edge. Scandanavian Journal of Forest Research 14: 505–511.
- Petersen H., Austarå Ø. 1975. Overwintering conditions for *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). Reports of the Norwegian Forest Research Institute 31, 11: 578–580.

- Pettersson E.M. 2001a. Volatiles from potential hosts of *Rhopalicus tutela* a bark beetle parasitoid. *Journal of Chemical Ecology* 27(11): 2219–2231.
- Pettersson E.M. 2001b. Volatile attractants for three pteromalid parasitoids attacking concealed spruce bark beetles. *Chemoecology*, 11(2): 89–95.
- Pettersson E.M., Birgersson, G., Witzgall, P. 2001. Synthetic attractants for the bark beetle parasitoid *Coeloides bostrichorum* Giraud (Hymenoptera: Braconidae). *Naturwissenschaften* 88(2): 88–91.
- Pettersson E.M., Boland W. 2003. Potential parasitoid attractants, volatile composition throughout a bark beetle attack. *Chemoecology* 13(1): 27–37.
- Pfeffer A. 1955. Fauna ČSR, sv. 6. Kůrovci – *Scolytoidea* (Řád: Brouci – *Coleoptera*). Nakladatelství ČSAV, Praha.
- Pfeffer A. 1989. Kůrovcovití *Scolytidae* a jádrohlodovití *Platypodidae*. Akademia, Praha.
- Pietruńko G. 2004. Analiza zmian przestrzennych w nadleśnictwach Sudetów Zachodnich w oparciu o wyniki przeprowadzonych prac urzędniowych. *Postępy Techniki w Leśnictwie* 89: 22–28.
- Piotrowski W., Wołk K. 1975. O biocenotycznej roli martwych drzew w ekosystemach leśnych. *Sylwan* 119(8): 31–35.
- Platonoff S. 1940. Beobachtungen über windgetriebene Insekten im Petsamofjord an der finnischen Eismeerküste. *Notulae Entomologicae* 20: 10–13.
- Podgórski J., Wolski R. 1996. Udział owadów w zjawiskach chorobowych drzewostanów świerkowych na terenie północno-wschodniej Polski. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa* 821: 45–68.
- Przybylska K., Chwistek K. 2006. Puszcza karpacka. W: Różański W. (red.) *Gorczański Park Narodowy. 25 lat ochrony dziedzictwa przyrodniczego i kulturowego Gorców*. Gorczański Park Narodowy, Poręba Wielka: 92–99.
- Puchniarski T.H. 2008. Świerk pospolity, hodowla i ochrona. PWRiL Warszawa, 206 s.
- Raty L., Ciornei C., Mihaliuc V. 1997. Spatio-temporal geostatistical analysis for *Ips typographus* monitoring catches in two Romanian forest districts. W: J.-C. Gregoire, A.M. Liebhold, F.M. Stephen, K.R. Day, and S.M. Salom (eds) *Integrating cultural tactics into the management of bark beetles and reforestation pests*. USDA Forest Service General Technical Report NE-236: 191–203.
- Raty L., Drumont A., De Windt N., Gregoire J-C. 1995. Mass trapping of the spruce bark beetle *Ips typographus* L.: traps or trap trees? *Forest Ecology and Management* 78: 191–205.
- Reid R.W., Whitney H.S., Watson J.A. 1967. Reactions of lodgepole pine to attack by *Dendroctonus ponderosae* Hopkins and blue stain fungi. *Canadian Journal of Botany* 45: 115–126.
- Reitter E. 1913. Bestimmungs-Tabelle der Borkenkäfer (*Scolytidae*) aus Europa und der angrenzenden Ländern. Paskau, s. 116.
- Reynolds K.M., Holsten E.H. 1994. Relative importance of risk factors for spruce beetle outbreaks. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 2089–2095.
- Reynolds K.M., Holsten E.H. 1996. Classification of spruce beetle hazard in Lutz and Sitka spruce stands on the Kenai Peninsula, Alaska. *Forest Ecology and Management* 84: 251–262.

- Rühm W. 1956. Die Nematoden der Ipiden. Veb. Gustav Fischer Verlag, Jena: 437.
- Ryan R.B., Rudinsky J.A. 1962. Biology and habits of the Douglas-fir beetle parasite, *Coeloides brunneri* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) in Western Oregon. Canadian Entomologist 94: 748–763.
- Saalas U. 1917. Die Fichtenkafer Finnlands. Studien über die Entwicklungsstadien, Lebensweise und geographische Verbreitung der an *Picea excelsa* Link. lebenden Coleopteren nebst einer Larvenbestimmungstabelle. I. Annales Academiae Scientiarum Fennicae, A 8: 1–547.
- Sachtleben H. 1952. Die parasitischen Hymenoptera des Fichtenborkenkäfers *Ips typographus* L. Beiträge für Entomologie 2: 137–189.
- Sallé A., Baylac M., Lieutier F. 2005. Size and shape changes of *Ips typographus* L. (Coleoptera: Scolytinae) in relation to population level. Agricultural and Forest Entomology 7(4): 297–306.
- Sallé A., Monclus R., Yart A., Garcia J., Romary P., Lieutier F. 2005. Fungal flora associated with *Ips typographus*: frequency, virulence, and ability to stimulate the host defence reaction in relation to insect population levels. Canadian Journal of Forest Research 35: 365–373.
- Sanders W. 1987. Untersuchungen über die Aktivitätsdichte des Buchdruckers *Ips typographus* in Laubwäldern und in offener Landschaft. Journal of Applied Entomology 103: 240–249.
- Schelhaas M.J., Nabuurs G.J., Schuck A. 2003. Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. Global Change Biology 9, 1620–1633.
- Schimitschek E. 1947. Massenaufreten wichtiger Forstinsekten in Österreich. Centralblatt für das Gesamte Forst- und Holzwesen 70: 158–203.
- Schimitschek E. 1949. Forstschäden in Niederösterreich und die Borkenkäferbekämpfung im Jahre 1948. Österreichische Vierteljahresschrift für Forstwesen 90: 159–184.
- Schlyter F., Anderbrant O. 1993. Competition and niche separation between two bark beetles: existence and mechanisms. Oikos, 68: 437–447.
- Schlyter F., Birgersson G. 1999. Forest Beetles. W: J. Hardie, A.K. Minks (eds) Pheromones in non-lepidopteran insects associated with agricultural plants. CAB International, Oxford U.K.: 113–148.
- Schlyter F., Birgersson G., Byers J.A., Bakke A. 1992. The aggregation pheromone of *Ips duplicatus* and its role in competitive interactions with *I. typographus* (Coleoptera: Scolytidae). Chemoecology 3(3–4): 103–112.
- Schlyter F., Birgersson G., Byers J.A., Löfqvist J., Bergström G. 1987a. Field response of spruce bark beetle, *Ips typographus*, to aggregation pheromone candidates. Journal of Chemical Ecology 13: 701–716.
- Schlyter F., Birgersson G., Leufvén A. 1989. Inhibition of the attraction to the aggregation pheromone by verbenone and ipsenol: density regulation mechanisms in bark beetle *Ips typographus*. Journal of Chemical Ecology 15: 2263–2277.
- Schlyter F., Cederholm I. 1981. Separation of the sexes of living spruce bark beetles, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). Zeitschrift für Angewandte Entomologie 92: 42–47.
- Schlyter F., Löfqvist J., Byers J.A. 1987b. Behavioural sequence in the attraction of the bark beetle *Ips typographus* to pheromone sources. Physiological Entomology 12: 185–196.

- Schlyter F., Lundgren U. 1993. Distribution of a bark beetle and its predator within and outside old growth forest reserves: no increase of hazard near reserves. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 8(2): 246–256.
- Schmidberger J. 1836. Naturgeschichte des Apfelborkenkäfers *Apate dispar*. Beiträge zur Obstbaumzucht und zur Naturgeschichte der den Obstbäumen Schädlichen Insekten 4: 213–230.
- Schmidt-Vogt H. 1989. Die Fichte. I. P. PareyVerlag, Hamburg, Berlin.
- Schnaider-Orelli O. 1947. Untersuchungen über Auftreten und Überwinterung des Fichtenborkenkäfers *Ips typographus*. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* 98: 89–111.
- Schopf A. 1985. Zum Einfluß der Photoperiode auf die Entwicklung und Kälteresistenz des Buchdruckers, *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz* 58: 73–75.
- Schopf A. 1989. Die Wirkung der Photoperiode auf die Induktion der Imaginaldiapause von *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* 107: 275–288.
- Schroeder L.M. 1999. Prolonged development time of the bark beetle predator *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae) in relation to its prey species *Tomicus piniperda* (L.) and *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae). *Agricultural and Forest Entomology* 1, 2: 127–135.
- Schroeder L.M. 2003. Differences in responses to α -pinene and ethanol, and flight periods between the bark beetle predators *Thanasimus femoralis* and *T. formicarius* (Col.: Cleridae). *Forest Ecology and Management* 177: 301–311.
- Schroeder L.M., Weslien J. 1995. Interactions between the phloem-feeding species *Tomicus piniperda* (Col.: Scolytidae) and *Acanthocinus aedelis* (Col.: Cerambycidae), and the predator *Thanasimus formicarius* (Col., Cleridae) with special references to brood production. *Entomophaga* 39: 149–157.
- Schroeder L.M., Weslien J., Lindelöw Å., Lindhe A. 1999. Attacks by bark- and wood-boring Coleoptera on mechanically created high stumps of Norway spruce in the two years following cutting. *Forest Ecology and Management*, 123, 21–30.
- Schwerdtfeger F. 1953. Der Einfluss der Umweltbedingungen auf Entstehung und Verlauf der Borkenkäfer-Epidemie 1943/1950 in Westdeutschland. *IUFRO, Congress Proceedings, Rome (Verh. Int. Ver. und Forstl. Forschungsanstalten, 1953): 717–723.*
- Schwerdtfeger F. 1955. Pathogenicity of the bark beetle epidemic 1946–1950 in north-west Germany. *Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät Göttingen* 13/14: 1–135.
- Seidl R., Rammer W., Jäger D., Lexer M.J. 2008. Impact of bark beetle (*Ips typographus* L.) disturbance on timber production and carbon sequestration in different management strategies under climate change. *Forest Ecology and Management* 256: 209–220.
- Seitner M. 1924. Beobachtungen und Erfahrungen aus dem Auftreten des achtzähligen Fichtenborkenkäfer *Ips typographus* L. in Oberösterreich und Steiermark in den Jahren 1921 und 1922. *Centralblatt für das gesamte Forstwesen* 49: 50.
- Shore T.L., Safranyik L. 1992. Susceptibility and risk rating systems for the mountain pine beetle in lodgepole pine stands. *Pacific and Yukon Region, Information Report BC-X-336.*
- Siemaszko W. 1939. Zespoły grzybów towarzyszących kornikom polskim. *Planta Polonica* 7(3): 1–54.

- Siitonen J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as example. *Ecological Bulletins* 49: 11–41.
- Siitonen J., Saarisalo L. 2000. Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biological Conservation*, 94(2): 211–220.
- Sitowski L. 1930. Spostrzeżenia nad pasożytami korników (*Ipidae*). *Polskie Pismo Entomologiczne (Lwów)* 9, 1–2: 1–13.
- Six D.L. 2003. Bark beetle-fungus symbioses. W: K. Bourtzis, T.A. Miller (eds) *Insect symbiosis. Contemporary topics in entomology series*. CRC Press, Boca Raton, USA, London, UK, New York, USA, Washington D.C., USA: 97–114.
- Six D.L. 2012. Ecological and evolutionary determinants of bark beetle – fungus symbioses. *Insects* 3: 339–366.
- Six D.L., Bentz B.J. 2007. Temperature determines symbiont abundance in a multipartite bark beetle-fungus ectosymbiosis. *Microbial Ecology* 54: 112–118.
- Six D.L., Wingfield M.J. 2011. The role of phytopathogenicity in bark beetle-fungus symbioses: a challenge to the classic paradigm. *Annual Review of Entomology* 56: 255–272.
- Skatulla U., Feicht E. 1992. Untersuchungen zum Anflugverhalten des Kupferstechers (*Pityogenes chalcographus*) und einiger Beifänge an Pheromonfallen mit Hilfe eines neuartigen elektronischen Meßgerätes. *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz* 65: 4–7.
- Skorupski M., Kamczyc J., Magowski W., Wierzbicka A. 2012. Badania roztoczy (Acari) towarzyszących kornikom (Scolytidae, Coleoptera) w Polsce. W: *Ochrona lasu – wybrane zagadnienia historyczne i współczesne*. Publikacja dedykowana Profesorowi dr. hab. Jackowi Michalskiemu z okazji urodzin. Wydawnictwo Uniwersytetu Przyrodniczego w Poznaniu: 159–174.
- Skuhřavý V. 2002. Lýkořrout smřkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity. *Agrospoj, Praha*: s. 196.
- Slivinský J. 2012. Brak ingerencji nie służy tatrzańskim lasom. *Tatry* 4: 66–69.
- Smoleński M. 2002. Kusakowate (Coleoptera: Staphylinidae) występujące w żerowiskach kambio- i ksylofagów sosny, świerka i jodły. *Wiadomości Entomologiczne* 20(3–4): 115–129.
- Sokołowski A. 2002. Wpływ kornika drukarza na skład zbiorowisk leśnych w Puszczy Białowieskiej. *Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa, A* 1(927): 17–30.
- Solheim H. 1992. Fungal succession in sapwood of Norway spruce infested by the bark beetle *Ips typographus*. *European Journal of Forest Pathology*. 22: 136–148.
- Solheim H. 1993a. Ecological aspects of fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* in Norway. W: Wingfield M.J., Seifert K.A., Webber J.F. (red.). *Ceratocystis and Ophiostoma. Taxonomy, ecology and pathogenicity*. American Phytopathological Society, St. Paul, MN: 235–242.
- Solheim H. 1993b. Fungi associated with the spruce bark beetle *Ips typographus* in an endemic area in Norway. *Scandinavian Journal of Forest Research* 8: 118–122.
- Stark V.N. 1952. Koroedy – *Ipidae* W: *Fauna SSSR. Źestkokrylye*. T. 31. Izd. AN SSSR, Moskwa – Leningrad.
- Starzyk J.R. 1996. Wykorzystanie feromonów do prognozowania i zwalczania szkodników wtórnych w lasach górskich. *Sylwan* 140(1): 23–36.

- Starzyk J.R., Graboń K., Hałdaś E. 2000. Cambio- and xylophagous insects in spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands of the Upper San River Valley in the Bieszczady Mountain National Park (Eastern Carpathians). Scientific Papers of the Agricultural University of Cracow, 376, Forestry 29: 57–73.
- Starzyk J.R., Grodzki W., Capecki Z. 2005. Występowanie kornika drukarza *Ips typographus* (L.) w lasach zagospodarowanych i objętych statusem ochronnym w Gorcach. Leśne Prace Badawcze 1: 7–30.
- Starzyk J.R., Grodzki W., Kosibowicz M., Michalcewicz J., Rossa R. 2008. Stare i martwe drzewa jako miejsce występowania i rozwoju chrząszczy ksylobiontycznych. Roczniki Bieszczadzkie 16: 325–348.
- Stauffer C., Lakatos F., Hewitt G.M. 1997. The phylogenetic relationships of seven European *Ips* (Scolytidae, Ipinae) species. Insect Molecular Biology 6, 3: 233–240.
- Stenseth N.C., Kirkendall L.R.E. 1989. Population dynamics of bark beetles, with special references to *Ips typographus*. Holarctic Ecology 12: 381–527.
- Sullivan B.T., Seltmann K.C., Berisford C.W. 1999. A simple continuous-rearing technique for the bark beetle parasitoid *Roptrocerus xylophagorum* (Ratz.). Journal of Entomological Science 34: 260–264.
- Szabla K. 2009. Aktualny stan drzewostanów świerkowych w Beskidach i ich geneza. Prace Komisji Nauk Rolniczych, Leśnych i Weterynaryjnych PAU 11: 13–44.
- Szczepaniec S. 1925. Czy wszystkim lasom świerkowym w Karpatach Zachodnich grozi niebezpieczeństwo? Las Polski 5–6: 190–192.
- Szujecki A. 1978. Drapieżne kusakowate, omarlicowate, gnilikowate, przekraskowate, skórnikowate, obumierkowate. W: Boczek J., Lipa J.J. (red.) Biologiczne metody walki ze szkodnikami. PWN, Warszawa: 241–252.
- Szujecki A. 1983. Ekologia owadów leśnych. PWN, Warszawa.
- Szujecki A. 1995. Entomologia leśna. Tom I–II. Wydawnictwo SGGW, Warszawa.
- Szujecki A., Mokrzycki T. 1995. Ochrona różnorodności biologicznej w lasach a szkodniki wtórne. W: Łabędzki A. (red.) Szkodniki wtórne, ich rola i znaczenie w lesie. Referaty z konferencji naukowej w Puszczykowie 22.IV.1995: Wydawnictwo „Acarus”, Poznań 103–105.
- Szwalkiewicz J. 1996. Szkodniki wtórne świerka – problem lasów Polski pń.-wsch. z uwzględnieniem powierzchni prawem chronionych. Zbiór referatów wygłoszonych na naradzie z zakresu ochrony lasu w Jarnońtówku w dniach 13–16 marca 1996. DGLP Warszawa: 75–78.
- Szymański S. 1998. Stan obecny i perspektywy uprawy świerka pospolitego w Polsce. W: Boratyński A., Bugała W. (red.) Biologia świerka pospolitego. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 565–578.
- Śliwa E. 1989. Przebieg masowego pojawu brudnicy mniszki (*Lymantria monacha* L.) i jej zwalczania w Polsce w latach 1978–1985 oraz regeneracja aparatu asymilacyjnego w uszkodzonych drzewostanach. Prace Instytutu Badawczego Leśnictwa 710: 1–120.
- Švihra P. 1973. On population dynamics of the bark beetle *Ips typographus* L. in the region of upper Hron valley. Vedecké práce Vyskumného ústavu lesného hospodárstva vo Zvolene 18: 227–258.
- Tesche M. 1989. Umwestre W: H. Schmidt-Voght. Die Fichte. II/2 – Krankheiten. Schaden. Fichtensterben. Parey Verlag, Hamburg-Berlin: 346–384.

- Thalenhorst W. 1958. Characteristics of the population dynamics of the large spruce bark beetle *Ips typographus* L. Schriftenreihe der Forstlichen Fakultät Göttingen 21: 1–126.
- Toivanen T., Liikanen V., Kotiaho J.S. 2009. Effects of forest restoration treatments on the abundance of bark beetles in Norway spruce forests of southern Finland. *Forest Ecology and Management* 257(1): 117–125.
- Tomiałojć L., Witkowski Z. 2002. Kornik drukarz i fundamentalizm leśniczy. *Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrody*, 21, 1: 117–122.
- Tomiałojć L., Witkowski Z. 2004. Wyjaśnienia do odpowiedzi prof. J. Michalskiego. *Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrody*, 23, 1: 159–160.
- Tømmerås B. Å. 1985. Specialization of the olfactory receptor cells in the beetle *Ips typographus* and its predator *Thanasimus formicarius* to bark beetle pheromones and host tree volatiles. *Journal of Comparative Physiology, A* 157, 3: 335–341.
- Trojan P. 2007. Łowiki (*Asilidae*). W: Bogdanowicz W., Chudzicka W., Pilipiuk I., Skibińska E. (red.) *Fauna Polski. Charakterystyka i wykaz gatunków*, t. 2. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa: 87–89.
- Turčani M., Čapek M. 2000. The results of study of parasitoids and insect predators of bark beetles in native Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.) stands in Slovensky Raj Mts. *Lesnícky Časopis* 46: 381–392.
- Turčani M., Pajtik J., Pöbis I., Zúbrik M. 2000. Relationship between amounts of trees killed by *Ips typographus* and orientation of slopes in model area Vajskovska – Lomnista valley in Slovakia. W: Knížek M., Forster B., Grodzki W. *Methodology of Forest Insect and Disease Survey in Central Europe, Proceedings of the IUFRO WP 7.03.10 Workshop*, September 24–28, 2000, Buşteni, Romania: 178–180.
- Tykowski P. 2006. Beetles associated with scolytids (Coleoptera, Scolytidae) and the elevational gradient: Diversity and dynamics of the community in the Tatra National Park, Poland. *Forest Ecology and Management* 225: 146–159.
- Väisänen R., Biström O., Heliövaara K. 1993. Cubcortical Coleoptera in dead pines and spruces – is primeval composition maintained in managed forests. *Biodiversity and Conservation* 2, 2: 95–113.
- Vakula J., Varkonda Š., Galko J., Gubka A., Kunca A., Zúbrik M. 2010. Rozvoj súčasných technických možnosti pri štúdiu niektorých spôsobov aplikácie entomopatogénnej huby *Beauveria bassiana* v rámci biologických metód ochrany lesa. W: Kunca A. (ed.) *Aktuálne problémy v ochrane lesa*. Národné lesnícke centrum Zvolen: 64–68.
- Valkama H., Rätty M., Niemelä P. 1997. Catches of *Ips duplicatus* and other non-target Coleoptera by *Ips typographus* pheromone trapping. *Entomologia Fennica* 8: 153–159.
- Vanlaerhoven S.L., Stephen F.M., Browne L.E. 2005. Adult parasitoids of the southern pine beetle, *Dendroctonus frontalis* Zimmermann (Coleoptera: Scolytidae), feed on artificial diet on pine boles, pine canopy foliage and understory hardwood foliage. *Biocontrol Science and Technology* 15(3): 243–254.
- Vaupel O., Zimmermann G. 1996. Orientierende Versuche zur Kombination von Pheromonfallen mit dem insektenpathogenen Pilz *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. gegen die Borkenkäferart *Ips typographus* L. *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz* 69(8): 175–179.
- Vega E.F., Dowd P.F. 2005. The role of yeast as insect endosymbionts. W: F.E. Vega, M. Blackwell (eds). *Insect-fungal associations protocols: a guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego: 315–322.

- Vité J.P. 1978. Einsatz von lockstoffen bei der Borkenkäferbekämpfung, Allgemeine Forstzeitung 15: 428–431.
- Vité J.P., Francke W. 1976. Aggregation pheromones of bark beetles: Progress and Problems. Naturwissenschaften 63: 550–555.
- Wainhouse D., Wyatt T., Phillips A., Kelly D.R., Barghian M., Beech-Garwood P., Cross D., Howell R.S. 1991. Response of the predator *Rhizophagus grandis* to host plant derived chemicals in *Dendroctonus micans* larval frass in wind tunnel experiments (Coleoptera: Rhizophagidae, Scolytidae). Chemoecology 2, 1: 56–63.
- Wegensteiner R. 1992. Untersuchungen zur Wirkung von *Beauveria*-Arten auf *Ips typographus* (Col., Scolytidae). Bulletin OILB/SROP 8(1–3): 104–106.
- Wegensteiner R. 1996. Laboratory evaluation of *Beauveria bassiana* (Bals.) Vuill. against the bark beetle, *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae). Bulletin OILB/SROP 19(9): 186–189.
- Weiser J. 1954. Príspevek k znalosti cizopasníků kůrovce *Ips typographus* L. Vestník Československé Zoologické Společnosti II, (19): 374–380.
- Wermelinger B. 2002. Development and distribution of predators and parasitoids during two consecutive years of an *Ips typographus* (Col., Scolytidae) infestation. Journal of Applied Entomology 126(10): 521–527.
- Wermelinger B. 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. Forest Ecology and Management 202(1–3): 67–82.
- Wermelinger B., Epper C., Kenis M., Ghosh S., Holdenrieder O. 2012. Emergence patterns of univoltine and bivoltine *Ips typographus* (L.) populations and associated natural enemies. Journal of Applied Entomology 136(3): 212–224.
- Wermelinger B., Seifert M. 1998. Analysis of temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* L. (Coleoptera; Scolytidae). Journal of Applied Entomology 122: 185–191.
- Wermelinger B., Seifert M. 1999. Temperature dependent reproduction on the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. Ecological Entomology 24: 103–110.
- Weslien J. 1992a. Effects of mass trapping on *Ips typographus* (L.) populations. Journal of Applied Entomology 114: 228–232.
- Weslien J. 1992b. Monitoring *Ips typographus* (L.) populations and forecasting damage. Journal of Applied Entomology 114, 4: 338–340.
- Weslien J. 1992c. The arthropod complex associated with *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae): species composition, phenology, and impact on bark beetle productivity. Entomologica Fennica 3, 4: 205–213.
- Weslien J. 1994. Interactions within and between species at different densities of the bark beetle *Ips typographus* and its predator *Thanasimus formicarius*. Entomologia Experimentalis et Applicata 71, 2: 133–143.
- Weslien J., Annala E., Bakke A., Bejer B., Eidmann H.H., Narvestad K., Nikula A., Ravn H.P. 1989. Estimating risks for spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) damage using pheromone-baited traps and trees. Scandinavian Journal of Forest Research 4: 87–98.
- Weslien J., Lindelöw Å. 1989. Trapping a local population of spruce bark beetles *Ips typographus* (L.): Population size and origin of trapped beetles. Holarctic Ecology 12: 511–514.

- Weslien J., Regnander J. 1990. Colonization densities and offspring production in the bark beetle *Ips typographus* (L.) in standing spruce trees. *Journal of Applied Entomology* 109, 358–366.
- Weslien J., Regnander J. 1992. The influence of natural enemies on brood production in *Ips typographus* (Col. Scolytidae) with special reference to egg-laying and predation by *Thanasimus formicarius* (Col.: Cleridae). *Biocontrol* 37, 2: 333–342.
- Weslien J., Schroeder L.M. 1999. Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. *Forest Ecology and Management*, 115(2–3): 267–275.
- White J.F., Bacon C.W., Hywel-Jones N.L., Spatafora J.W. 2003. Clavicipitalean Fungi. Evolutionary biology, chemistry, biocontrol and cultural impacts. 19 – Mycology. Marcel Dekker, Inc. New York – Basel: XI+575.
- Wichmann L., Ravn H.P. 2001. The spread of *Ips typographus* (L.) (Coleoptera, Scolytidae) attacks following heavy windthrow in Denmark, analysed using GIS. *Forest Ecology and Management*, 148: 31–39.
- Wolski R. 1966. Zwalczanie kornika drukarza w lasach Warmii i Mazur. *Sylvan* 110(11): 43–50.
- Wood S.L. 1982. The Bark and Ambrosia Beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae), a Taxonomic Monograph. *Great Basin Naturalist Memoirs*, 6: 1–1359.
- Worrell R. 1983. Damage by the spruce bark beetle in South Norway 1970–80: A survey, and factors affecting its occurrence. *Meddelelser Fra Norsk Institutt for Skogforskning* 38, 6: 1–34.
- Wyniki aktualizacji stanu powierzchni leśnej i zasobów drzewnych w Lasach Państwowych na dzień 1 stycznia 2009 r. Państwowe Gospodarstwo Leśne Lasy Państwowe, Warszawa, 2009.
- Zach P. 1997. Jewel beetles (Coleoptera, Buprestidae) in pheromone traps set for *Ips typographus*. *Biologia*, Bratislava, 52/2: 303–307.
- Zahradník P. 1996. Zimování lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) v hrabance. *Zprava o ochrany lesa* 3: 9–11.
- Zahradník P., Knížek M., Kapitola P. 1993. Zpětné odchytů značených lýkožroutů smrkových (*Ips typographus* L.) do feromonových lapačů v podmínkách smrkového a dubového porostu. *Zpravy Lesnického Vyzkumu* 38, 3: 28–34.
- Zahradník P., Švestka M., Novák V., Knížek M. 1996. Podkorní škůdci. W: Švestka M., Hochmut R., Jančařík V. *Praktické metody v ochraně lesa*. Silva Regina, Praha: 118–144.
- Zawada J. 1994. „Małe Sudety” na Radziejowej. *Las Polski* 8: 10–11.
- Zhang Q.-H. 2001. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm non-host volatiles by conifer bark beetles. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae, Agraria* 264. Swedish University of Agricultural Sciences, Alnarp.
- Zhang Q.-H. 2003. Interruption of aggregation pheromone in *Ips typographus* (L.) (Col. Scolytidae) by non-host bark volatiles. *Agricultural and Forest Entomology* 5 (2): 145–153.
- Zhang Q.-H., Birgersson G., Zhu J., Löfstedt C., Löfqvist J., Schlyter F. 1999a. Leaf volatiles from non-host deciduous trees: variation by tree species, season and temperature, and electrophysiological activity in *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology* 25: 1923–1943.

- Zhang Q.-H., Schlyter F. 2004. Olfactory recognition and behavioural avoidance of angiosperm non-host volatiles by conifer-inhabiting bark beetles. *Agricultural and Forest Entomology* 6(1): 1–19.
- Zhang Q.-H., Schlyter F., Anderson P. 1999b. Green leaf volatiles interrupt pheromone response of spruce bark beetle, *Ips typographus* *Journal of Chemical Ecology* 25: 2847–2861.
- Zipfel R.D., de Beer Z.W., Jacobs K., Wingfield B.D., Wingfield M.J. 2006. Multi-gene phylogenies define *Ceratocystiopsis* and *Grosmannia* distinct from *Ophiostoma*. *Studies of Mycology* 55:75–97.
- Zolubas P. 2003. Spruce Bark Beetle (*Ips typographus* L.) Risk Based on Individual Tree Parameters. Proceedings: IUFRO Kanazawa 2003 „Forest Insect Population Dynamics and Host Influences”: 92–93.
- Zuber M., Benz G. 1992. Untersuchungen über das Schwärmverhalten von *Ips typographus* (L.) und *Pityogenes chalcographus* (L.) (Col., Scolytidae) mit den Pheromonpräparaten Pheroprax und Chalcoprax. *Journal of Applied Entomology* 113: 430–436.
- Zumr V. 1982a. Hibernation of spruce bark-beetle, *Ips typographus* (Coleoptera, Scolytidae) in soil litters in natural and cultivated *Picea* stands. *Acta Entomologica Bohemoslovaica* 79: 161–166.
- Zumr V. 1982b. The data for the prognosis of spring swarming of main species of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) on the spruce (*Picea excelsa*). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 93: 305–320.
- Zumr V. 1986. The bark association of beetles (Coleoptera) on Norway spruce (*Picea excelsa* Link.). *Lesnictví* 32, 1: 67–77.
- Zumr V. 1992. Dispersal of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) in spruce woods. *Journal of Applied Entomology* 114: 348–352.
- Zwijacz-Kozica T. 2012. Świerk kiełkuje, świerk usycha. *Tatry* 4: 56–63.
- Żółciak A., Lech P., Małecka M., Sierota Z. 2009. Opieńkowa zgnilizna korzeni a stan zdrowotny drzewostanów świerkowych w Beskidach W: J.R. Starzyk (red.) *Problemy zamierania drzewostanów świerkowych w Beskidzie Śląskim i Żywieckim*. PAU, Kraków.