

Ekologiczna rola owadów liściożernych w ekosystemach leśnych a nowoczesna ochrona lasu

Marek Sławski, Małgorzata Sławska

Abstrakt. W historii leśnictwa znane są przypadki silnych gradacji owadów liściożernych, które powodowały wymierne straty na dużych obszarach leśnych. Dlatego owady te mają prawdopodobnie najdłuższą tradycję monitoringu liczebności populacji poszczególnych gatunków. Również ekologiczna rola owadów liściożernych w ekosystemach leśnych jest badana od wielu dziesięcioleci. Stąd wiadomo, że pełnią one ważną rolę jako ogniwo łańcuchów troficznych oraz stanowią ważny kanał obiegu materii. W świetle niektórych teorii foliofagi są regulatorami produkcji pierwotnej i krążenia pierwiastków w ekosystemach leśnych. Nowoczesna ochrona lasu ma za zadanie chronić drzewostany przed gradacjami szkodników pierwotnych, ale jednocześnie nie może zaburzać regulacyjnej roli tych owadów.

Słowa kluczowe: szkodniki pierwotne, obieg materii, ochrona lasu

Abstract. Ecological role of folivorous insects in forest ecosystems and modern pest control. In forestry history, big outbreaks of folivorous insects occurred on vast areas and were the reason of enormous economic loss. Probably, it is the reason that some insect species had the longest historical data of population number. On the other hand, there is common opinion that forest without such species is not a complete ecosystem. Folivores are important as a link in trophic chain and as a biomass circulation path. According to biological theories folivorous insects are regulators of primary production and elements circulation in forest ecosystems. Modern pest control must protect forests against pest's outbreaks and do not disturb regulation role of folivores.

Keywords: primary pests, matter cycling, pest control

Wstęp

Owady liściożerne są przyczyną wymiernych strat gospodarczych w leśnictwie (Kolk i in. 2013). W Polsce ich gradacje i zwalczanie mają miejsce głównie drzewostanach sosnowych (Perlińska i Hamera-Dzierżanowska 2016). Dla wielu z tych owadów prowadzone są systematyczne oceny liczebności i prognozowanie stopnia zagrożenia drzewostanów, a w przypadku niektórych obserwacje takie prowadzone są od ponad 100 lat (Klimtzeck 1990). Mimo strat, do jakich przyczynia się żerowanie tych owadów, leśnicy od zawsze traktowali je jak naturalny składnik lasu. Celem ochrony lasu nigdy nie było całkowite wytępienie foliofagów i powszechnie używało się pojęcia – żelazny zapas szkodnika, czyli taki poziom liczebności populacji, którego się nie zwalcza. Długa historia obecności owadów na Ziemi zaowocowała wielością przystosowań, różnorodnością gatunkową, a również szczególną rolą, jaką pełni ta grupa zwierząt w ekosystemach. W prezentowanej pracy zostanie przedstawiony aktualny stan wiedzy na temat

interakcji ekologicznych owadów liściożernych w ekosystemach leśnych. Celem prezentowanej pracy jest przeanalizowanie ekologicznej roli owadów liściożernych w funkcjonowaniu ekosystemów leśnych, a zwłaszcza ich udziału w obiegu materii oraz próba zakreślenia nowoczesnego podejścia ochrony lasu do tej grupy zwierząt.

Dlaczego świat jest zielony?

Większą część łądów pokrywają zbiorowiska roślinne utrzymujące wysoki poziom biomasy. Szacuje się, że przeciętnie w lasach strefy umiarkowanej na jednym metrze kwadratowym występuje około 27 kg żywych roślin (Chapin i in. 2011). Tylko niewielka część tej ogromnej bazy pokarmowej (przeciętnie około 5-10% biomasy roślin) jest konsumowana przez zwierzęta roślinożerne (Bray 1961, 1964). Pozostała część wcześniej lub później obumiera i staje się częścią łańcucha detrytusowego. Dlaczego ilość zjadanej przez roślinożerców biomasy jest tak niska? Czemu roślinożercy nie zjadają np. 80% dostępnej biomasy, tak jak ma to miejsce w ekosystemach wodnych (Hartley i Jones 1997)? Niski poziom konsumpcji roślin wynika z dwóch głównych przyczyn. Po pierwsze, tkanki roślinne w większości charakteryzują się niską wartością odżywczą (Fenney 1970, Matson 1980, White 1984, 1993). Po drugie, chronione są przez obecność wtórnych metabolitów (Fenney 1970, Valentine i in. 1983, Harbone 1997, Haukioja i Honkanen 1997, Hunter 1997). Koncentracja azotu w ciałach owadów wynosi ok. 10%, natomiast w tkankach roślinnych zwykle jest poniżej 2% i zawiera się w zakresie: 0,0003% (woda przewodzona przez ksylem) – 10% (niektóre nasiona) (Matson 1980, Mattsamura i in. 2004). W igłach sosny zawartość azotu wynosi ok. 1% (Dziadowiec i Plichta 1985). Zwykle młode, rozwijające się tkanki zawierają więcej azotu, np. młody liść dębu może zawierać 2-5% tego ważnego pierwiastka (Fenney 1970). Owady stosują szereg różnych strategii, aby rozwiązać problem niskiej wartości odżywczej zjadanych tkanek. Stadia larwalne foliofagów zjadają duże ilości pokarmu przepuszczając je przez stosunkowo prosty system pokarmowy. Ze zjadanego pożywienia odzyskują połowę najłatwiej dostępnego azotu. Inne grupy owadów stosują bardziej wyszukane strategie, takie jak zjadanie młodych tkanek, albo żerowanie na obumarłej, rozłożonej przez grzyby materii o większej koncentracji azotu. Niektóre owady wykorzystują ekto- i endo- symbiotyczne organizmy pomagające trawić mało pożywny pokarm roślinny (Hartley i Jones 1997, Price i in. 2011).

Dodatkowo rośliny bronią się przed zjadaniem produkując związki chemiczne utrudniające przyswajanie pokarmu lub wręcz trujące. Tradycyjne te wtórne metabolity dzielone są na dwie grupy. Pierwsza to związki utrudniające zjadanie poprzez tworzenie twardych niejedalnych struktur złożonych np. z ligninu lub celulozy. Wykorzystywane są też związki obniżające zdolność pobierania białka lub obniżające strawność i dodatkowo działające mechanicznie takie jak taniny lub inne polifenole, żywice lub lateks (Ayers i in. 1997). Tego typu obrona działa tylko przy dużych stężeniach związków obronnych (powyżej 5%), a często zdarza się że koncentracje takich związków w tkankach roślin przekraczają nawet 15%. Z punktu widzenia roślin ważne jest to, że takie związki obronne oparte są głównie na związkach węgla (nie wymagają dużych ilości innych cennych pierwiastków), a dodatkowo są trwałe i tanie w produkcji (Rhoades i Cates 1976, Rhoades 1983).

Drugą grupą substancji obronnych są związki zawierające relatywnie dużą zawartość azotu. Są one toksyczne lub niekiedy śmiertelne nawet w niskich stężeniach, około 2%. Głównie są to alkaloidy takie jak np. nikotyna, pyretryna. Do ich zalet należy szybka produkcja i łatwy transport w obrębie rośliny oraz możliwość dostosowania produkcji do aktualnego zagrożenia przez foliofagii. Z drugiej strony związki te są nietrwałe i drogie w produkcji (Rhoades i Cates 1976).

Który z powyższych rodzajów obrony zostanie zastosowany przez konkretną roślinę zależy od wielu czynników (Herms i Mattson 1992, Price i in. 2011). W pewnym uproszczeniu można powiedzieć że obrona oparta o związki zawierające więcej azotu preferowana jest na żyznych glebach, u roślin szybko rosnących, występujących w rozproszeniu lub o krótkim czasie rozwoju. Jeżeli gleba jest uboga, to rośliny rosną wolno i co za tym idzie są długo narażone na ataki foliofagów, i wtedy inwestują raczej w obronę opartą na związkach węgla. Ekologia wypracowała szereg modeli tłumaczących przewagę każdego z rodzajów obrony w konkretnych warunkach. Można wymienić kilka najważniejszych: teoria widzialności, teoria dostępności zasobów, teoria stresu, teoria wigoru, teoria optymalnej obrony, teoria równowagi węgla i azotu (Price i in. 2011). Z punktu widzenia ochrony lasu szczególnie ciekawa wydaje się teoria stresu. Rośliny w warunkach niedoboru wody lub substancji odżywczych modyfikują swoją fizjologię. W tkankach jest więcej łatwo przyswajalnych aminokwasów, a dodatkowo spada poziom obrony chemicznej. Powoduje to większą atrakcyjność pokarmową rośliny będącej w warunkach stresu (White 1984, Louda i Collinge 1992, Cobb i in. 1997). Nie przypadkiem duże gradacje liściożernych owadów związane są z okresami suszy (Sierota 2001).

Oprócz związków chemicznych rośliny stosują szereg metod obrony mechanicznej. Obecność kolców, cierni, włosków, warstw wosku czy grubej kutikuli znacznie utrudnia roślinożercom zjedanie różnych części roślin (Hanley i in. 2007). W odpowiedzi na skomplikowany system obrony stosowanej przez rośliny, owady wykształciły szereg przystosowań pozwalających na zdobycie i przyswojenie pokarmu. Być może właśnie ten proces tłumaczy to, że blisko 70% roślinożernych owadów jest monofagami (Price i in. 2011). Przystosowania owadów można podzielić na: morfologiczne, fizjologiczne i behawioralne. Zmiany w morfologii i zachowaniu pozwalają ominąć bariery mechaniczne i zrekompensować niską strawność tkanek roślinnych. Przystosowania fizjologiczne pozwalają uniknąć trujących właściwości związków obronnych (Hochuli 1996). Trujące związki roślinne mogą być rozpoznane przez fizjologię owada i w efekcie przejść przez układ pokarmowy i nie zostać wchłonięte. Mogą też zostać wchłonięte i rozłożone do substancji nietoksycznych i wykorzystane do wzrostu lub jako źródło energii. Niekiedy związki toksyczne deponowane są w ciałach owadów, np. w tkance tłuszczowej i wykorzystywane, jako swoista obrona przed drapieżcami. Odpowiednia zawartość związków trujących w ciele owada czyni go potencjalnie trującym. Przystosowanie owadów do spożywania pokarmu roślinnego trującego dla innych gatunków powoduje, że związki, które odstraszały inne gatunki stają się swoistymi atraktantami dla gatunków wyspecjalizowanych. Co więcej samice owadów składając jaja wybierają rośliny o optymalnym stężeniu związków obronnych (Bjorkman i in. 1997). Odbierając zapach konkretnej rośliny, np. samica borecznikowca rudego *Neodiprion sertifer* jest w stanie ocenić jej stan fizjologiczny sosny i poziom obrony na podstawie intensywności zapachu np. żywicy. Zbyt niska zawartość żywicy może narazić rozwijające się larwy na ataki drapieżców lub chorób grzybowych, zbyt duża może skutkować podwyższoną śmiertelnością młodych larw (Larsson i in. 2000). Tylko pewna określona zawartość żywicy w tkankach rośliny zapewni optymalne warunki rozwoju i właśnie takie drzewa są wybierane.

Wpływ owadów na produkcję

Uszkodzenie przez owady liści roślin uszczupla powierzchnię asymilacyjną, przez co przyczynia się do zmniejszenia produkcji pierwotnej ekosystemów. W leśnictwie zjawisko takie szczególnie dotkliwie widoczne jest w okresie gradacji szkodników pierwotnych. Badania dendrochronologiczne i dendrometryczne wykazują kilkuletnie okresy zmniejszonego

przyrostu drzew na grubość w wyniku masowego pojawu foliofagów (Straw 1996, Bednarz i Kochanowski 2010). Silne i powtarzające się uszkodzenia aparatu asymilacyjnego prowadzą do wzmoczonego zamieranie drzew (Śliwa i Cichowski 1975, 1980, Śliwa 1987). Z drugiej strony pojedyncze rośliny i całe fitocenozy dysponują mechanizmami kompensującymi, które mogą osłabiać negatywny wpływ konsumpcji liści na produkcję pierwotną. Najprostszym z takich mechanizmów jest odsłonięcie wnętrza korony drzewa przez zjedzenie liści w jej zewnętrznej części. Skutkiem tego liście, które poprzednio były ocienione dostają więcej energii słonecznej i zwiększają swoją fotosyntezę rekompensując spadek produkcji wywołany utratą części aparatu asymilacyjnego. Niektóre gatunki drzew dysponują naturalną odpornością na zjadanie liści. Sosna pospolita nie zmniejsza przyrostu na wysokość, jeżeli uszkodzeniu ulegną stare igły, a nienaruszone pozostaną igły ostatniego i bieżącego przyrostu (Jacoszek dane nie publ., O'Neil 1962). Możliwe, że stare igły sosnowe pełnią rolę magazynu ważnych pierwiastków i cukrów, a ich rola jako centrów fotosyntezy jest mniej istotna. W drzewostanach mieszanych atak wyspecjalizowanego gatunku owada na jeden z spośród kilku gatunków drzew powoduje zmniejszenie jego przyrostu i jednocześnie jego konkurencyjności. Pozostałe gatunki niezaatakowane przez roślinożerców są lepiej zaopatrzone w światło, wodę i substancje odżywcze, co powoduje wzmocnienie ich przyrostu. W efekcie produkcja całego drzewostanu nie zmniejsza się (Jactel i Brockerhoff 2007). Niewielki poziom konsumpcji liści może być korzystny dla drzew, gdyż może stymulować produkcję ekosystemu (Mattson i Addy 1975). Wykazano, że zjedzenie do ok. 0,3% biomasy liści dziennie skutkuje zwiększeniem produkcji pierwotnej brutto (Rafes 1964). Wiele gatunków drzew dysponuje przystosowaniami do wzrostu kompensacyjnego po uszkodzeniu. Są to na przykład: obecność pączków śpiących, realizowanie przyrostu rocznego w kilku etapach, zdolność do wytwarzania pędów rozetkowych. Nawet w przypadku gradacji można zaobserwować kompensację strat przyrostu drzew w kilka lat po gradacji. Drzewostany uszkodzone przez brudnicę mniszkę (*Lymantria monacha*) zmniejszyły swój przyrost w czasie gradacji i kilku pierwszych latach tuż po jej zakończeniu. Później jednak weszły w okres wzmoczonego przyrostu i osiągnęły drugą kulminację przyrostu na wysokość (Pawlik 1970).

Wpływ żerowania owadów na produkcję pierwotną jest bardzo zróżnicowany i w zależności od poziomu konsumpcji składu gatunkowego fitocenozy i stanu fizjologicznego rośliny można obserwować stymulację produkcji lub jej drastyczne obniżenie.

Wpływ na obieg materii

Owady liściożerne wpływają na obieg materii przede wszystkim przez zjadanie liści i przetwarzanie ich w opadające na dno lasu odchody. Proces ten w oczywisty sposób przyspiesza obieg materii, gdyż część biomasy liści wcześniej spada na ziemię, a ponadto znaczna jej ilość zostaje wbudowana w ciała owadów. Opadające na dno lasu odchody to zupełnie inny rodzaj substancji niż zrzucane przez drzewa liście (Dziadowiec i Plichta 1985). Zawierają one dużo łatwo rozpuszczalnych związków, a w dodatku są silnie rozdrobnione i mają dużą powierzchnię aktywną. W rezultacie bardzo szybko zostają zasiedlone przez destruentów i rozłożone. W okresie międzygradacyjnym na hektar lasu może opadać 30-220 kg ekskrementów (Sławski dane nie publ.), a w okresie gradacji może być to nawet 3000 kg/ha (Dziadowiec i Plichta 1985). Na dno lasu podają też martwe larwy oraz egzuwia larwalne po kolejnych wylinkach. Stężenie azotu w martwych ciałach owadów jest 20 krotnie wyższe niż w igłach, które są w naturalny sposób zrzucane w drzewostanie sosnowym (Sławski dane nie publ.). Żer owadów powoduje,

że na ziemię opadają również niejedzone resztki liści. Stężenie ważnych pierwiastków w takich resztkach jest wyższe niż w liściach opadających naturalnie, w przypadku azotu nawet dwukrotnie (Dziadowiec i Plichta 1985). W ten sposób do ściółki dociera materia o zupełnie innym składzie stechiometrycznym niż opadające jesienią liście. Ponadto, w wyniku żerowania owadów na liściach powstają otwarte rany i opady deszczu wypłukują z nich różne związki. Pewne substancje są wypłukiwane łatwiej niż inne. Na przykład okazało się, że w regionach o dużym skażeniu powietrza metalami ciężkimi występuje zjawisko wzmoczonego wypłukiwania z takich ran jonów cezu i cynku (Kimmins 1972, Stachurski 1987). Można powiedzieć, że żerowanie owadów w takim wypadku jest swoistym mechanizmem detoksykacji drzew.

Odziaływanie owadów nie ogranicza się tylko do przyspieszenia opadania materii z warstwy koron na glebę. Ze względu na dużą aktywność biologiczną owadzych odchodów i martwych ciał owadów ich wzmoczony dopływ (np. w czasie gradacji) może przyspieszać rozkład zgromadzonej na dnie lasu ściółki (Lerdau 1996). Dodatkowo sprzyja temu przerzedzenie koron i dopuszczenie do dna lasu większej ilości opadów oraz energii słonecznej. Opadająca materia związana z żerem owadów może zadziałać jak katalizator rozkładu martwej materii organicznej zgromadzonej w ściółce.

Dodatkowo regeneracja uszkodzonych drzew zwiększa ich zapotrzebowanie na związki odżywcze i powoduje realokację zgromadzonych rezerw np. przeniesienie ich z korzeni i pni do gałęzi i nowo powstających liści.

Możliwy jest również mechanizm odwrotny. Żer owadów może powodować wzmoczoną obronę roślin i nagromadzenie w tkankach, np. polifenoli, które opóźniają rozkład materii organicznej (Northrup i in. 1995). Taki mechanizm może chronić ubogie ekosystemy przed wypłukaniem jonów uwolnionych w wyniku zbyt szybkiej dekompozycji.

Wpływ na skład gatunkowy fitocenozy

Odziaływanie roślinożerców na skład gatunkowy fitocenozy zależy od natężenia żerowania, preferowanego pokarmu i zestawu gatunków obecnych w zbiorowisku roślinnym. Silne gradacje powodujące defoliacje i zamieranie części drzew na dużych obszarach powodują cofnięcie się sukcesji do jej początkowych stadiów. Dają one szansę na wkroczenie lub udziału gatunków pionierskich wymagających dużego dostępu do zasobów środowiska. Takie zjawiska w skali większej niż jeden drzewostan powodują zwiększenie zróżnicowania krajobrazowego fitocenozy, co skutkuje wzrostem różnorodności biologicznej. Niektórzy badacze porównują skutki gradacji do pożarów, ale bez ich negatywnych skutków, takich jak zniszczenie ściółki wraz z jej bogactwem gatunkowym i gwałtownym uwolnieniem biogenów (Young 2012). Umiarkowana presja roślinożerców na gatunki roślin dominujące w zbiorowisku o dużym potencjale konkurencyjnym również zwiększa różnorodność biologiczną. Gatunki o strategii konkurencyjnej poddane presji roślinożerców zmniejszają swój udział w zbiorowisku na rzecz gatunków mniej konkurencyjnych. Silny wpływ owadów roślinożernych na strukturę i skład gatunkowy fitocenozy pozwala traktować je jako inżynierów środowiska kluczowych dla zachowania pełnego zróżnicowania biologicznego w skali krajobrazu.

Owady roślinożerne jako regulatory produkcji pierwotnej i obiegu materii

Roślinożercy w strefie klimatu umiarkowanego pobierają zwykle niewielką część produkcji pierwotnej. Ich wpływ na strukturę i skład gatunkowy fitocenozy jest bardzo istotny, w znacznym stopniu odziaływały na obieg materii w ekosystemach. Wiele ich cech wskazuje

że mogą pełnić funkcję swoistych regulatorów produkcji pierwotnej i obiegu materii (Lerdau 1996, Schowalter 2000, Rinker i in. 2001). Owady roślinożerne mogą reagować na stan fizjologiczny roślin wynikający z zaopatrzenia w wodę lub związki odżywcze i stosownie do tego modyfikować swoje zachowanie. Na przykład samice mogą wybierać drzewa do złożenia jaj w oparciu o ich kondycję (Bjorkman i in. 1997). Wysoki potencjał rozrodczy pozwala na szybką reakcję polegającą na zwiększeniu liczebności. Co więcej, gradacje są powszechnym zjawiskiem zarówno w lasach o intensywnej gospodarce jak i zbliżonych do naturalnych i zdarzają się od tysięcy lat (Esper i in. 2007, Lynch 2012). W trakcie gradacji duża ilość biomasy zostaje włączona w obieg materii poprzez łańcuch spasanania. Krótki czas życia powoduje, że równie szybko liczebność foliofagów może się zmniejszyć a gradacja wygaśnie. Duże bogactwo gatunkowe pozwala zachować ciągłość funkcji regulujących niezależnie od cyklu pojedynczego gatunku. Niewielka ilość materii przechodząca przez łańcuch spasanania w okresach międzygradacyjnych powoduje, że utrzymanie takiego regulatora jest tanie w sensie ekologicznym. Działanie tego mechanizmu regulującego zostanie omówione na dwóch przykładach.

Przykład pierwszy

Załóżmy, że w pewnym kompleksie leśnym w wyniku bliżej nieokreślonych przyczyn nastąpiło zaburzenie stosunków powietrzno-wodnych w glebie. Zaskutkowało to gorszym zaopatrzeniem drzew w substancje odżywcze i zmieniło ich status fizjologiczny na taki, który sprzyja owadom roślinożernym. Samice składając jaja częściej wybierały drzewa w tym fragmencie lasu, dzięki czemu larwy miały wyższą niż przeciętna przeżywalność. W efekcie w drugiej połowie lata w ściółce było więcej poczwerek niż w innych częściach lasu. Wataha dzików w poszukiwaniu larw intensywnie zbuchtowała dno lasu, gleba została przemieszana i napowietrzona, co spowodowało poprawę jej właściwości. W następnym roku dobrze odżywione drzewa skutecznie obroniły się przed atakiem liściożernych owadów.

Przykład drugi

Drzewostan sosnowy wyrósł na piaszczystej glebie ubogiej w substancje odżywcze. W okresie uprawy i młodnika zaopatrzenie drzew w ważne biopierwiastki było dobre, dzięki rezerwom pochodzących z rozkładu ściółki zgromadzonej w poprzedniej kolejki rębny. W miarę wzrostu drzewostanu rosła jego biomasa, a na dnie odkładało się coraz więcej ściółki. Coraz większa część biopierwiastków była zdeponowana w materii organicznej (ściółce i drewnie, korze itp.). Procesy dopływu pierwiastków z zewnątrz nie równoważyły puli unieruchomionych nutrientów. Stopniowo przyrost drzewostanu zaczął się zmniejszać. Pojawiło się sprzężenie zwrotne: im gorzej zaopatrzone były drzewa, tym więcej pierwiastków wycofywały z igieł i tym uboższa ściółka opadała na dno lasu. Im była ona uboższa, tym trudniej ulegała rozkładowi i tym większa była imobilizacja pierwiastków. Drzewa w warunkach gorszego zaopatrzenia w pierwiastki uległy osłabieniu, zmniejszyły swoją obronę chemiczną. W reakcji nastąpił gwałtowny wzrost liczebności owadów roślinożernych i intensywna gradacja. W czasie gradacji na dno lasu opadła aktywna biologicznie materia organiczna (odchody owadów, egzuwia i ciała martwych owadów). Dotarła tam też większa ilość ciepła i opadów. Ściółka zaczęła się intensywnie mineralizować i w efekcie ilość dostępnych pierwiastków w glebie wzrosła. Gradacja wygasła a drzewa, które ją przetrwały zregenerowały ubytki i zareagowały wzrostem produkcji nasion. W efekcie las wkroczył w kolejny cykl intensywnego przyrostu.

Empiryczne udowodnianie powyższych przykładów za pomocą rzetelnych badań naukowych jest trudne i kosztowane. Wymagałoby też szczęścia, aby gradacja pojawiła się w okresie, na który zabezpieczone byłoby finansowanie takich badań. Co więcej powyższe przykłady są mocno uproszczone. W realnych warunkach na owady i na rośliny wpływa cały szereg innych czynników utrudniając zarówno zaplanowanie badań jak jasne wnioskowanie. Do takich czynników zaliczyć można fluktuacyjne i kierunkowe zmiany klimatyczne, oddziaływania pasożytów i drapieżców, efekt nawozowy i eutrofizacja siedlisk pod wpływem czynników antropogennych, wewnętrzne mechanizmy regulacji populacji, wpływ aktywności słonecznej itd. (Hawkins i in. 1997). W dodatku taki mechanizm jak każdy inny może ulec awarii i nie zadziałać, co wcale nie znaczy, że nie istnieje. Przykłady źle działających mechanizmów życie dostarcza na każdym kroku, nawet w urządzeniach i maszynach zaprojektowanych przez człowieka.

Ochrona lasu

W świetle współczesnej wiedzy na temat roli owadów roślinożernych pojawia się pytanie czy ochrona lasu powinna zmienić sposoby i metody postępowania w odniesieniu do szkodników pierwotnych. Wydaje się, że zmiany jakie w ostatnich dziesięcioleciach wprowadzono w polskim leśnictwie są w dużej mierze adekwatne do stanu naszej wiedzy. Niezwykle ważne jest skuteczne prognozowanie występowania pierwotnych szkodników. Instrukcja Ochrony Lasu z 2004 r. przyniosła daleko idące zmiany łącząc optymalizacje ekonomicznego obciążenia tych prac z uzyskaniem wiarygodnych i porównywalnych danych na temat zagęszczenia szkodników pierwotnych (Kolk 2004). Systematyczne gromadzenie danych pochodzących z kontroli występowania szkodników i z pojawiających się gradacji pozwala określać obszary pierwotnych ognisk gradacyjnych i zapisanie odpowiedniej informacji w Systemie Informatycznym Lasów Państwowych. Ważnym elementem zabezpieczenia drzewostanów przed atakiem owadów liściożernych są działania z zakresu hodowli lasu. Stosowanie w odnowieniu lokalnych proveniencji drzew leśnych i propagowanie odnowienia naturalnego może przyczynić się do powstania odporniejszych drzewostanów. Właściwie wykonane zabiegi pielęgnacyjne zmniejszają konkurencję między drzewami i w oczywisty sposób poprawiają ich status troficzny, co powinno zwiększyć ich odporność. Dobre wykorzystanie metod hodowlanych stanowi najważniejszy element działań profilaktycznych. Kluczowe znaczenie dla produktywności i zarazem odporności drzewostanów ma wpływ zabiegów na sprawny obieg materii w ekosystemie leśnym. Jest to jednak zadanie skomplikowane i wiążące się z ingerencją w subtelne mechanizmy, które wciąż kryją wiele tajemnic. Należy przestrzec przed szukaniem prostych rozwiązań typu nawożenie, zwłaszcza azotowe (Throop i Lerda 2004), czy wzbogacanie składu biocenoz gatunkami obcymi, zarówno geograficznie (np. łubin trwały) jak i ekologicznie (np. olsza szara). Nawożenie azotem poprawia warunki troficzne drzew, ale równocześnie podnosi wartość odżywcza tkanek roślinnych. W rezultacie może prowadzić do wzrostu liczebności pierwotnych szkodników (Hartley i Jones 1997). Wprowadzanie gatunków obcych może prowadzić do niekorzystnych zmian w strukturze i składzie biocenoz i funkcjonowaniu biocenoz (Anderwald 2012). Raczej zalecać należy utrzymanie drzewostanów w optymalnym zwarcu, które pozwala na odpowiedni dostęp wody z opadów i ciepła do dna lasu oraz minimalizuje nadmierną konkurencję między poszczególnymi drzewami. Drzewostany dobrze pielęgnowane są odporniejsze na ataki foliofagów (Kolk i in. 2013). Ważna jest również ochrona gleby i fauny glebowej polegająca na ograniczeniu przygotowania gleby lub pozostawieniu na zrębach zupełnych kęp starodrzewu.

W uzasadnionych przypadkach wydaje się celowe jednorazowe odstąpienie od zabiegów zwalczania lokalnych gradacji i wykorzystanie ich jak naturalnego mechanizmu regulującego. Oczywiście taka decyzja wymaga dużej uwagi i ostrożności oraz dokładnego śledzenia zmian liczebności szkodników na takich powierzchniach. Powyższe zasady w znakomitej większości znajdują się w dokumentach i zasadach obowiązujących w polskim leśnictwie (Szabla 2011). Ważne jest ich właściwe i umiejętne stosowanie w praktyce. Należy jednak być świadomym, że nie uda całkowicie się wyeliminować gradacji szkodników liściożernych. Są one naturalnym elementem funkcjonowania ekosystemów leśnych. Przyszłość ochrony lasu to takie gospodarowanie w lasach, aby pojawiające się gradacje powodowały możliwie najmniejsze straty gospodarcze, przy czym straty te należy odnosić do szerszej skali czasowej i przestrzennej.

Literatura

- Anderwald D. 2011. Gatunki obce w lasach. Stud. i Mat. CEPL, Rogów, 4 (33): 1-253.
- Ayres M. P., Clausen T. P., MacLean Jr S. F., Redman A. M., Reichardt P. B. 1997. Diversity of structure and antiherbivore activity in condensed tannins. *Ecology*, 78(6): 1696-1712.
- Bednarz B., Kochanowski D. 2010. Radial growth response of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), black pine (*Pinus nigra* Arnold), and black alder (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) to the nun moth (*Lymantria monacha* L.) outbreak in the Słowiński National Park and the Damnica Forest District (Northern Poland). *Electronic Journal of Polish Agricultural Universities*, 13v (2): 1-12.
- Björkman C., Larsson S., Bommarco R. 1997. Oviposition preferences in pine sawflies: a trade-off between larval growth and defense against natural enemies. *Oikos*, 79: 45-52.
- Bray J. R. 1964. Primary consumption in three forest canopies. *Ecology*, 45(1): 165-167.
- Chapin III F. S., Matson P. A., Vitousek P. 2011. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. Springer Science & Business Media. ss. 529.
- Cobb N. S., Mopper S., Gehring C. A., Caouette M., Christensen K. M., Whitham T. G. 1997. Increased moth herbivory associated with environmental stress of pinyon pine at local and regional levels. *Oecologia*, 109 (3): 389-397.
- Dziadowiec H., Plichta W. 1985. The effect of nun moth (*Lymantria monacha* L.) outbreak on characteristics of litter fall in the pine forest. *Ekologia Polska*, 33 (4): 715-728.
- Esper J., Büntgen U., Frank D. C., Nievergelt D., Liebholt A. 2007. 1200 years of regular outbreaks in alpine insects. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274 (1610): 671-679.
- Foggo A. 1996. Long – and short – term changes in plant growth following simulated herbivory: adaptive responses to damage? *Ecological Entomology*, 21 (2): 198-202.
- Hanley M. E., Lamont B. B., Fairbanks M. M., Rafferty C. M. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defense. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8 (4): 157-178.
- Hartley S. E., Jones C. G. 1997. *Plant chemistry and herbivory, or why the world is green*. W: Crawley M. J. (red.) Plant Ecology. Blackwell Publishing Ltd: 284-324.
- Hawkins B. A., Cornell H. V., Hochberg M. E. 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology*, 78 (7): 2145-2152.
- Herms D. A., Mattson W. J. 1992. The dilemma of plants: to grow or defend. *Quarterly Review of Biology* 67: 283-335.
- Hochuli D. F. 1996. The ecology of plant/insect interactions: implications of digestive strategy for feeding by phytophagous insects. *Oikos*, 75 (1): 133-141.
- Jactel H., Brockerhoff E. G. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters*, 10(9): 835-848.
- Kimmins J. P. 1972. Relative contributions of leaching, litter-fall and defoliation by Neodiprion sertifer (Hymenoptera) to the removal of cesium-134 from red pine. *Oikos* 23: 226-234.
- Klimetzek D. 1990. Population dynamics of pine feeding insects: a historical study, W: Watt A. D., Leather S. R., Hunter M. D., C. Kidd N. A., (red.) Population Dynamics of Forest Insects. Andover, U.K: Intercept: 3-10.

- Kolk A. (red.). 2004. Instrukcja Ochrony Lasu. CILP. Warszawa.
- Kolk A., Sukovata L., Jabłoński T. 2013. Rola foliofagów sosny w ekosystemach leśnych. W: Ząbecki W. (red.) Rola I udział owadów w funkcjonowaniu ekosystemów leśnych. Wydawnictwo Uniwersytetu Rolniczego w Krakowie: 27-39.
- Larsson S., Ekbohm B., Björkman C. 2000. Influence of plant quality on pine sawfly population dynamics. *Oikos*, 89(3): 440-450.
- Lerdau M. 1996. Insects and ecosystem function. *Ecology*, 75: 1334-1344.
- Louda S. M., Collinge S. K. 1992. Plant resistance to insect herbivores: a field test of the environmental stress hypothesis. *Ecology*: 153-169.
- Lynch A. M. 2012. What tree-ring reconstruction tells us about conifer defoliator outbreaks. W: Barbosa P., Letourneau D., Agrawal A., (red.) *Insect outbreaks revisited*. John Wiley-Blackwell: 126-154.
- Matsumura M., Trafelet-Smith G. M., Gratton C., Finke D. L., Fagan W. F., Denno R. F. 2004. Does intraguild predation enhance predator performance? A stoichiometric perspective. *Ecology*, 85 (9): 2601-2615.
- Northup R. R., Yu Z., Dahlgren R. A., Vogt K. A. 1995. Polyphenol control of nitrogen release from pine litter. *Nature*, 377 (6546): 227-229.
- O'Neil L. C. 1962. Some effects of artificial defoliation on the growth of jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.). *Canadian Journal of Botany*, 40 (2): 273-280.
- Pawlik J. 1970. Wpływ żerowania brudnicy mniszki – *Ocneria (Lymantria) monacha* L. na przyrost wysokości sosny. Zeszyty Naukowe SGGW, Leśnictwo 13: 161-178.
- Perlińska A. Hamera-Dzierżanowska A. 2016. Gradacje szkodników pierwotnych sosny w Lasach Państwowych. SiM CEPL, Rogów, 46 (1): 32-42.
- Price P. W., Denno R. F., Eubanks M. D., Finke D. L., Kaplan I. 2011. Insect ecology: behavior, populations and communities. Cambridge University Press. ss 774.
- Rhoades D. F., Cates R. G. 1976. Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. In *Biochemical interaction between plants and insects* (pp. 168-213). W: Wallace, J. (Ed.). 2013. *Biochemical interaction between plants and insects* (Vol. 10). Springer Science & Business Media. Springer US.
- Rinker H. B., Lowman M. D., Hunter M. D., Schowalter T. D., Fonte S. J. 2001. Literature review: canopy herbivory and soil ecology, the top-down impact of forest processes. *Selbyana*, 22(2): 225-231.
- Straw N. A. 1996. The impact of pine looper moth, *Bupalus piniaria* L. (Lepidoptera; Geometridae) on the growth of Scots pine in Tentsmuir Forest, Scotland. *Forest Ecology and Management*, 87 (1): 209-232.
- Schowalter T. D. 2000. Insects as regulators of ecosystem development. W: Coleman D. C., Hendrix P. F (red.) *Invertebrates as webmasters in ecosystems*, CABI Publishing: 99-114.
- Sierota Z. 2001. Choroby lasu. CILP, Warszawa.
- Stachurski A. 1987. Nutrient control in throughfall waters of forest ecosystems. *Ekologia Polska*, 35 (1): 3-69.
- Szabla K. (red.) 2011. Instrukcja Ochrony Lasu. CILP. Warszawa.
- Śliwa E. 1987. Brudnica mniszka. Biblioteczka Leśnika. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne.
- Śliwa E., Cichowski P. 1975. Charakter i rozmiar szkód wyrządzanych przez barczatkę sosnowkę (*Dendrolimus pini*) i regeneracja uszkodzonych drzewostanów. *Sylvan*, 2: 14-229.
- Śliwa E., Cichowski P. 1980. Regeneracja igliwia i straty w drzewostanach sosnowych po zerach szkodliwych owadów leśnych. *Folia Forestalia Polonica. Seria A: Leśnictwo*, 24: 167-190.
- Throop H. L., Lerdau M. T. 2004. Effects of nitrogen deposition on insect herbivory: implications for community and ecosystem processes. *Ecosystems*, 7 (2): 109-133.
- White T. C. R. 1984. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*, 63 (1): 90-105.
- Young L.H. 2012. The ecological consequences of insect outbreaks. W: Barbarosa P., Letourneau D. K., Agrawal A. A. (red.) *Insect outbreaks revisited*. Willey-Blacwell: 197-218.

Marek Sławski, Małgorzata Sławska

Katedra Ekologii Lasu
Wydział Leśny SGGW
marek_slawski@sggw.pl