

JERZY M. GUTOWSKI

*Zakład Lasów Naturalnych
Instytut Badawczy Leśnictwa
17-230 Białowieża
e-mail: jgutowsk@las.ibl.bialowieza.pl*

SAPROKSYLICZNE CHRZĄSZCZE

WSTĘP

Chrząszcze saproksyliczne to owady uzależnione od martwego drewna albo od innych organizmów z nim związanych. Okazuje się, że jest ich bardzo dużo, więcej niż wydawałoby się przeciętnemu zjadaczowi chleba. Zaczniemy od tego, że w ogóle Coleoptera, czyli chrząszcze, to najbogatszy w gatunki rząd owadów. Na świecie opisano dotąd około 450000 gatunków (GROVE i STORK 2000, PETRYSZAK 2005) należących do 166 rodzin (LAWRENCE i NEWTON 1995), a szacuje się, że faktycznie może być ich znacznie więcej – nawet 4 miliony (HAMMOND 1996, GROVE i STORK 2000). Świadczą o tym co najmniej dwie przesłanki. Po pierwsze, co roku odkrywa się i opisuje 2000–2500 nowych dla wiedzy taksonów tego szczebla (GROVE i STORK 2000). Po drugie, przekonują o tym eksperymenty przeprowadzane w lasach tropikalnych – najslabiej poznanych, a jednocześnie najbogatszych w gatunki ekosystemach lądowych. Otóż, gdy po opyleniu koron drzew insektycydami zebrano martwe owady z rozłożonych pod drzewami płacht, to okazało się, że, wśród ogromnej liczby stwierdzonych gatunków, zaledwie pewien procent to tak-

sony znane nauce. Większość z nich okazała się gatunkami nowymi dla wiedzy, których dotąd entomolodzy nie widzieli, nie nazwali i nie opisali. Ci, którzy nie znają bliżej świata bezkręgowców, a nawet zoolodzy, ale zajmujący się większymi zwierzętami (ssakami, ptakami), często nie zdają sobie sprawy z tego ogromnego bogactwa owadów, a zwłaszcza chrząszczy. Zaskakujący dla wielu jest też fakt ich słabego poznania. Dla tysięcy gatunków Coleoptera nic poza opisem ich wyglądu i miejscem złapania nie jest wiadomo. Dla większości gatunków nie mamy informacji o biologii, nie znamy ich stadiów rozwojowych. Nie wiemy jak wyglądają ich jaja, larwy i poczwarki. Dla wielu ludzi szokująca może się wydawać informacja, że nowe dla nauki gatunki chrząszczy odkrywane są nadal nawet w środku Europy, która uchodzi za obszar dobrze przyrodniczo poznany (HILSZCZAŃSKI i BYSTROWSKI 2005). W Polsce stwierdzono około 6200 gatunków z tego rzędu (CHUDZIČKA i SKIBIŃSKA 2003). Dla porównania podam, że np. motyli mamy około 3200 gatunków, pluskwiaków 2300, chruścików 274, a ważek 72 gatunki.

CHRZĄSZCZE ZWIĄZANE Z DREWNIEM – BOGACTWO, LITERATURA

Publikacji dotyczących saproksylicznych Coleoptera jest bardzo wiele, jednak dopiero od kilku-kilkunastu lat zaczyna się im poświęcać specjalną uwagę jako ważnej części różnorodności biologicznej. Świetny

przegląd prac dotyczących ekologii, m.in. tej grupy owadów na tle różnych form gospodarki leśnej, dokonał GROVE (2002). W polskiej literaturze, zwłaszcza ostatnich lat, pojawiło się szereg opracowań poświęco-

nych w całości lub w jakiejś części saproksylicznym chrząszczom. Są to zarówno publikacje specjalistyczne, *stricte* naukowe, jak i popularnonaukowe (np. GUTOWSKI 1988b; ALEKSANDROWICZ i JADWISZCZAK 2001, 2004b; TRZECIAK 2001; KOZŁOWSKI 2003; KONOPKA i STEPNOWSKA 2004; KNYSAK i PAWLACZYK 2005; WOŹNIAK 2006). Do klasycznych już prac dotyczących chrząszczy i martwego drewna należy zaliczyć obszerne opracowanie PAWŁOWSKIEGO (1961) na temat próchnojadów blaszkorożnych oraz pracę WIĄCKOWSKIEGO (1957), podsumowującą jego badania nad entomofauną pniaków sosnowych. Z kolei w pracy CAPECKIEGO (1969) opisane są owady uszkadzające drewno buka zwyczajnego w Polsce. Saproksylicznych chrząszczy dotyczą też m.in. publikacje autorstwa BOROWSKIEGO i współaut. (2005b); BOROWCA i KUBISZA (1999); BUCHHOLZA i BURAKOWSKIEGO (1989); BUCHHOLZA i OSSOWSKIEJ (1995, 1998); BUNALSKIEGO (2003); BURAKOWSKIEGO i ŚLIWIŃSKIEGO (1981); GROCHOLSKIEGO i współaut. (1976); GUTOWSKIEGO (1986, 1995); KILIAN i BOROWCA (1998); KINELSKIEGO i SZUJECKIEGO (1959); KLEJDYSZA i KUBISZA (2003); KONWERSKIEGO (2001); KUBISZA (1990, 1998); LASONIA (1999); MELKEGO i współaut. (1998); MIŁKOWSKIEGO (2004); MOKRZYCKIEGO (1995); PAWŁOWSKIEGO i współaut. (2000); PIOTROWSKIEGO i WOŁKA (1975); RUTY i MELKEGO (2002); SMOLEŃSKIEGO (2002); STROJNEGO (1967); SZAFRAŃCA i SZOŁTYSA (1997); TYKARSKIEGO i współaut. (2004); WANATA (1994) i WOJTASA (2004). Pojawiło się także kilka prac dotyczących fauny próchnowisk znajdujących się w dziuplach drzew (BURAKOWSKI 1997, BYK 2001, SKŁODOWSKI 2003, BYK i BYK 2004, BOROWSKI i współaut. 2005a). W faunie Polski takich gatunków żyjących w dziuplach drzew jest ponad 100, w tym m.in. tak rzadkie jak *Osmoderma eremita* i *Protaetia aeruginosa* (rodzina Scarabaeidae), *Elater ferrugineus* i *Lacon querceus* (Elateridae) oraz *Globicornis corticalis* (Dermestidae). Ich listę publikują GUTOWSKI i współaut. (2004) w monografii na temat martwego drewna. Polscy entomolodzy mają też znaczący wkład w poznanie szeregu rzadkich i ginących chrząszczy, opisując ich nieznanne stadia przedimaginealne, biologię i rozmieszczenie. Szczególne zasługi na tym polu wniósł niedawno zmarły dr Bolesław Burakowski, którego można uważać za prekursora nowoczesnych badań nad saproksylicznymi chrząszczami i jednego z pierwszych rzeczowników ich ochrony. Do tego

rodzaju publikacji, czasem o charakterze monograficznym, należą np. prace: BOROWCA (1996); BURAKOWSKIEGO (1962, 1973, 1975, 1988, 1990); GUTOWSKIEGO (1988a); GUTOWSKIEGO i KRÓLIKA (1996); GUTOWSKIEGO i ŁUGOWOJA (1984); GUTOWSKIEGO i współaut. (1992); MAZURA (1981); OKOŁOWA (1970); STARZYKA (1970); STARZYKA i LESSAERA (1984); TARNAWSKIEGO (2000) i ZIELIŃSKIEGO (2002). Osobną grupę stanowią publikacje polskich autorów, którzy zajmują się systematyką, rozmieszczeniem i biologią omawianych chrząszczy w szerszym ujęciu, nawet światowym. Do tej grupy można zaliczyć opisy nowych gatunków i rodzajów z różnych stron świata, rewizje rodzajów, propozycje systemów wyższych taksonów w ramach Coleoptera, monografie itp. (np. MICHALSKI 1973; HOŁYŃSKI 1980, 1993; PAKALUK i współaut. 1994; MAZUR 1997; BOROWSKI 1998, 2000; ŚLIPIŃSKI i LAWRENCE 1999; TOMASZEWSKA 2000; KRÓLIK 2002; WĘGRZYNOWICZ 2002; KRÓLIK i NIEHUIS 2003; RUTA 2003; JAŁOSZYŃSKI 2004 i inni). Prawdziwą kopalnią wiedzy o chrząszczach Polski, w tym saproksylicznych, są wydane dotąd 22 tomy „Katalogu fauny Polski” (BURAKOWSKI i współaut. 1971–2000). Oprócz informacji na temat nazewnictwa gatunków i ich rozmieszczenia można tam znaleźć wiele danych, w tym oryginalnych, dotyczących biologii chrząszczy zależnych od martwego drewna.

W Europie Środkowej zarejestrowano około 1500 gatunków chrząszczy, które w sposób bezpośredni bądź pośredni zależne są od martwego drewna, z tego około 900 gatunków w Norwegii (ØKLAND i współaut. 1996), 1000 gatunków w Szwecji (SAMUELSON i współaut. 1994), ponad 1370 gatunków w Niemczech (KÖHLER 2000). W Polsce saproksyliczne chrząszcze należą do ponad 70 rodzin i około 1300 gatunków, z czego najwięcej gatunków rekrutuje się z następujących rodzin: kózkowatych, ryjkowcowatych (głównie korniki), bogatkowatych, załęszczycowatych, kołatkowatych, sprężykowatych, śniadkowatych, poświetnikowatych, jelonkowatych, kusakowatych i biegaczowatych (GUTOWSKI i współaut. 2004). O bogactwie gatunkowym i liczebności zasiedlających drewno chrząszczy może świadczyć eksperyment przeprowadzony w Niemczech. Z 1,7 m³ drewna ze świeżo ściętych i złożonych w lesie dębów oraz buków po roku wylęgło się około 10000 osobników chrząszczy należących do 122 gatunków (HARZ i TOPP 1999).

SYSTEMATYKA, MORFOLOGIA I BIOLOGIA

W obrębie rzędu Coleoptera wyróżnia się 4 podrzędy: Archostemata, Myxophaga, Adephaga (chrząszcze drapieżne) i Polyphaga (chrząszcze wielożerne). Gatunki związane z drewnem należą głównie do tych dwóch ostatnich podrzędów, rzadziej do pierwsze-

go. Rodziny, w których występują gatunki saproksyliczne przedstawiono w Tabeli 1. Umieszczono w niej nawet okazjonalnie związane z drewnem gatunki, np. szukające schronienia pod korą drzew, a na co dzień związane z innymi środowiskami.

Tabela 1. Rodziny chrząszczy, wśród których znaleźć można gatunki związane z martwym drewnem (saproksyliczne *s.l.*); gwiazdką (*) zaznaczono spotykane w dziuplach drzew.

NAZWA RODZINY	
łacińska	polska
*Aderidae	
Alexiidae	
*Anobiidae	kołatkowate
Anommatidae	
Anthribidae	kobielatkowate
Belidae	
Biphyllidae	
Boridae	ponurkowate
Bostrichidae	kapturnikowate
Bothrideridae	
Brentidae	
Buprestidae	bogatkowate
Byrrhidae	otrupkowate
*Cantharidae	omomilkowate
Carabidae	biegaczowate
*Cerambycidae	kózkowate
Cerophytidae	
Cerylonidae	
Chrysomelidae	stonkowate
Ciidae	czerwikowate
Clambidae	
Cleridae	przekraskowate
Coccinellidae	biedronkowate
*Colydiidae	zagwozdnikowate
Corylophidae	
*Cryptophagidae	zatechlakowate
Cucujidae	zgniotkowate
Cupedidae	
*Curculionidae	ryjkowcowate
*Dermestidae	skórnikowate
Derodontidae	
Disteniidae	
Dryopidae	dzieroznicowate
Dryophthoridae	
*Elateridae	sprężykowate
Elmidae	osuszkowate
Endomychidae	wygłodkowate
Erotylidae	zadrzewkowate
Eucinetidae	
*Eucnemidae	goleńczykowate

*Histeridae	gnilikowate
Hydrophilidae	kałużnicowate
Inoepilidae	
Laemophloeidae	
Languriidae	
*Latridiidae	wymiecinkowate
*Leiodidae	grzybinkowate
*Lucanidae	jelonkowate
*Lycidae	karmazynkowate
Lymexylidae	drwionkowate
*Melandryidae	śniadkowate
*Melyridae	
Micromalthidae	
*Monotomidae	obumierkowate
Mordellidae	miastkowate
Mycteridae	
*Mycetophagidae	ścierowate
Nitidulidae	łyszczynkowate
Nosodendridae	
*Oedemeridae	załęszczykowate
Passalidae	
Prostomidae	
*Ptiliidae	pióroskrzydłe
*Ptinidae	pustoszwate
Pyrochroidae	ogniczkowate
Pythidae	rozmiarowate
Rhysodidae	zagłębkowate
Salpingidae	
*Scarabaeidae	poświętnikowate
*Scirtidae	
*Scaptiidae	
*Scydmaenidae	
Silphidae	omarlicowate
Silvanidae	spichrzelowate
Sphaeritidae	
Sphindidae	
*Staphylinidae	kusakowate
*Tenebrionidae	czarnuchowate
Tetratomidae	
Throscidae	podrywkowate
*Trogidae	modzelatkowate
*Trogossitidae	pawężnikowate

Chrząszcze charakteryzują się twardym, chitynowym szkieletem zewnętrznym. Pierwsza para skrzydeł, zwana pokrywami, jest również stwardniała i chroni drugą, błoniastą, używaną do lotu. U przedstawicieli niektórych rodzin pokrywy są skrócone i nie sięgają do końca odwłoka (np. Staphylinidae, Nitidulidae, Histeridae). Aparat gębowy jest typu gryzącego, zarówno u larw, jak i postaci dorosłych. Wielkość ciała saproksylicznych Coleoptera jest bardzo zróżnicowana. Najmniejsi przedstawiciele, mający nawet poniżej 0,5 mm długości, należą do rodziny Ptiliidae, najwięksi – to południowoamerykański chrząszcz z rodziny kózkowatych, *Titanus*

giganteus, osiągający prawie 17 cm długości (larwa do 25 cm długości) oraz przedstawiciele tropikalnych poświętnikowatych (Scarabaeidae) – *Dynastes hercules*, *Goliathus* spp., *Megasoma* spp., mające niewiele mniejsze wymiary.

W rozwoju omawianych Coleoptera odnajdujemy wszystkie podstawowe stadia: jajo, larwę, poczwarkę, postać dorosłą (imago). U niektórych Micromalthidae, Lymexylidae i Bostrychidae występuje nadprzeobrażenie (hypermetamorfoza), tzn. w rozwoju larwalnym pojawiają się dwie lub więcej form wyraźnie różniących się budową i biologią (CROWSON 1986).

DŁUGOŚĆ ŻYCIA

Długość życia saproksylicznych chrząszczy uzależniona jest przede wszystkim od gatunku. W ramach gatunku zależy z kolei od warunków termicznych, jakości substratu, w którym żyje jego larwa, wilgotności itp. Zazwyczaj w warunkach Polski mają one jedno pokolenie w sezonie. Są jednak takie, które rozwijają się szybciej i w ciągu roku potrafią mieć nawet 2–3 generacje (np. niektóre biedronki i korniki). Rozwój pojedynczych gatunków może trwać kilka lat, np. u jelonka rogowca 5–6 lat, a u spuszczela pospolitego (*Hylotrupes bajulus*) nawet lat kilkanaście. Rozwój gatunków żyjących w drewnie może się czasem znacznie przedłużyć z powodu niedostatku wilgoci lub innych zmian substratu, w którym żyją larwy. Znane są przypadki (*Buprestis splendens*, *B. aurulenta*), że z powodu przesuszenia drewna chrząszcze wylęgały się po dwudziestu kilku latach (RIKHTER 1952, GUTOWSKI 2004a). Generalnie, długość życia saproksylobiontycznych Coleoptera jest zazwyczaj większa niż chrząszczy rozwijających się na łatwiej przyswajalnym, mniej trwałym pokarmie, np. na liściach roślin. Regułą jest też, że postacie dorosłe takich chrząszczy żyją stosunkowo krótko, a większość ich cyklu rozwojowego przypada na stadium larwalne. Dobrym przykładem proporcji długości trwania poszczególnych form rozwojowych dla omawianych chrząszczy mogą być kózkowate (Cerambycidae). Długość życia imagines jest zwykle skorelowana dodatnio z ich wielkością i trwa od kilku dni do kilku tygodni (wyjątkowo kilka lub kilkanaście miesięcy). Re-

kordzista w tym względzie jest chyba zgrzyplik twardokrywka (*Lamia textor*), który przeżył w niewoli 446 dni (GÓRSKI 2005). Okres rozwoju zarodka w jajach wynosi zazwyczaj dwa tygodnie. Najdłuższy w rozwoju osobniczym kózkowatych jest okres rozwoju larwalnego, który u rodzimych gatunków trwa od około 10 miesięcy do kilku lat, a czasem dłużej. Stadium poczwarki trwa podobnie długo jak stadium jaja (GUTOWSKI 2005).

Nieco inaczej jest u drapieżnych, związanych z drewnem biegaczowatych (Carabidae), u których czas przypadający na rozwój stadiów przedimaginalnych jest krótki, a imagines mogą żyć nawet do dwóch lat (ALEKSANDROWICZ 2005). Podobnie wygląda to u związanych ze środowiskiem wodnym niektórych przedstawicieli rodziny Elmidae. Postacie dorosłe, żyjącego m.in. w zanurzonej, gnijącej drewnie, *Macronychus quadrituberculatus* przeżyły w laboratorium 5 lat, a północnoamerykańskiego gatunku *M. glabratus* – aż 10 lat (PRZEWOŻNY 2005b).

Grupy chrząszczy z długo żyjącymi postaciami dorosłymi to zwykle te, których zarówno larwa, jak i imago żyją w podobnym środowisku i odżywiają się podobnym pokarmem. Imagines krótko żyjące znajdujemy zazwyczaj u tych chrząszczy, u których postać dorosła żyje w zupełnie innym środowisku (jak np. wiele Buprestidae i Cerambycidae) i odżywia się odmiennym pokarmem (np. pyłkiem kwiatów albo blaszkami liści) niż larwa, rozwijająca się pod korą lub w drewnie (CROWSON 1986).

ZMIANY STOSUNKU PŁCI

Raczej powszechną jest reguła, że u chrząszczy rozmnażających się płciowo (u niektórych gatunków stoniek i ryjkowców występuje partenogeneza) stosunek samców do samic wynosi około 1:1. Czasem bywa jednak inaczej. Przyjrzyjmy się niektórym uwarunkowaniom kształtującym owe proporcje samców do samic. Okazuje się, że indeks płciowy u niektórych gatunków z rodziny kózkowatych (np. u *Leiopus nebulosus*, *Saperda scalaris* i in.) zależy od grubości zasiedlanego materiału. Z grubych roślin żywicielskich lęgnie się więcej samic, a z cienkich – więcej samców (STARZYK i WITKOWSKI 1986). Odwrotną prawidłowość stwierdzono u jednego z amerykańskich gatunków korników *Dendroctonus ponderosae* – więcej sa-

mic lęgnie się z cienkiego surowca (AMMAN i PACE 1976). Dodatkowo, u tego gatunku na proporcje płci wpływa też zagęszczenie populacji (COLE 1973), długość zimy (SAFRANYIK 1976) oraz susze (AMANN i RASMUSSEN 1974).

Interesujące obserwacje, dotyczące proporcji płci w populacji, poczyniono w odniesieniu do najbardziej chyba znanego kornika w europejskich świerczynach – kornika drukarza (*Ips typographus*). Z badań LOBINGER (1996) wynika, że w czasie progradacji (okres narastania liczebności populacji) indeks ten kształtuje się na poziomie do 72% samic, a w czasie retrogradacji spada do 50%. Tendencja ta została potwierdzona na terenie Puszczy Białowieskiej w ramach badań własnych.

GRUPY EKOLOGICZNE, POWIĄZANIA TROFICZNE

Chrząszcze saproksyliczne, które bezwzględnie wymagają martwego drewna (Ryc. 1, 2) jako środowiska życia czy pożywienia to saproksylobionty, natomiast te, które mogą się rozwijać również w innych środowiskach, np. w glebie, to saproksylofile.

Wśród saproksylicznych Coleoptera można znaleźć szereg grup ekologicznych (GUTOWSKI i współaut. 2004):

– kambiofagi – żyjące pod korą oraz w korze drzew i krzewów (m.in. wiele gatunków Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae);

– saproksylofagi, w tym ksylofagi (wiele spośród Buprestidae, Anobiidae, Cerambycidae, Cerophytidae, Eucnemidae) i próchnojady (kariofagi) (np. niektóre Lucanidae i Scarabaeidae);

– mycetofile – gatunki uzależnione od grzybów rozkładających drewno, a także żyjące w owocnikach tych grzybów (Ryc. 3, 4), porastających obumierające i martwe drzewa; należą tu też mykofagi, dla których są one pokarmem (m.in. Ciidae, Endomychidae, Erotylidae, Leiodidae, Mycetophagidae);

– drapieżce – związane pośrednio z martwym, rozkładającym się drewnem; pokarmem larw, a często i postaci dorosłych tej grupy pokarmowej (troficznej) są inne bezkręgowce, w tym owady zasiedlające omawiane środowisko (wiele spośród Staphylinidae, Carabidae, Coccinellidae, Monotomidae, Trogossitidae, Histeridae, Elateridae);

– pasożytnicy – których larwy pasożytują na saproksylicznych owadach (Bothrideridae);

– koprofagi – odżywiające się odchodami innych organizmów zwierzęcych, zasiedlających martwe, rozkładające się drewno (np. niektóre Scarabaeidae i Tenebrionidae);

– nekrofagi – których pokarmem są nieżywe zwierzęta lub ich szczątki znajdujące się w martwym drewnie albo w dziuplach starych żywych drzew (np. Dermestidae);

– żyjące w soku wyciekającym z drzew (np. *Nosodendron fasciculare*, niektóre Nitidulidae);

– wykorzystujące martwe drewno jako kryjówkę przed ekstremalnymi warunkami pogodowymi oraz jako miejsce zimowania (np. niektóre Carabidae, Silphidae, Coccinellidae).

Saproksyliczne chrząszcze zasiedlają różne rodzaje mikrośrodków, m.in.: martwe stojące pnie drzew, pniaki, korzenie, konary, leżące i zawieszane pnie, leżące gałęzie, martwice boczne żywych drzew, sok wyciekający z drzew, dziuple oraz glebę oblepiającą wykroty (np. jest to podstawowe miejsce rozwoju dla jednego z gatunków sprężyków – *Anostirus castaneus*), a także grzyby przetwarzające drewno. Znaleźć je można na materiale w różnych fazach rozkładu: wstępnej, butwienia, murszenia i gnicia.

Bogactwo gatunkowe saproksylicznych Coleoptera jest uzależnione od ilości i jakości (zróżnicowania) martwego drewna w lesie oraz różnorodności naturalnych faz fluktuacyjnych i sukcesyjnych ekosystemu leśnego (GUTOWSKI i współaut. 2004, dane niepublikowane).



Ryc. 1. Rozkładające się drewno to niezbędny element ekosystemu leśnego (fot. J. M. Gutowski)

Liczba zarejestrowanych ksylobiontycznych gatunków, związanych z poszczególnymi gatunkami (rodzajami) drzew jest bardzo duża, ale zróżnicowana. Najwięcej chrząszczy odnotowano na dębach (900 gatunków), następnie na brzozech i jesionie (po 700), dalej na buku i na wierzbach (po 600), olchach (500), lipach i świerku (po 300) (AMMER 1991), na kasztanowcu co najmniej 59 (DIETZE 2004). Na wiązach w Danii stwierdzono prawie 400 gatunków Coleoptera, z tego większość uzależniona była od martwego drewna (JØRUM i HWASS 2003). Szereg gatunków chrząszczy może żyć na różnych gatunkach drzew, ich wymagania troficzne są bardzo szerokie (polifagi). Do takich m.in. należy żyjący w południowej Azji *Stromatium barbatum* z rodziny kózkowatych, który ma przeszło 300 gatunków roślin żywicielskich, zarówno spośród drzew liściastych, jak i iglastych. Inne z kolei rozwijają się na kilku gatunkach blisko spokrewnionych ro-



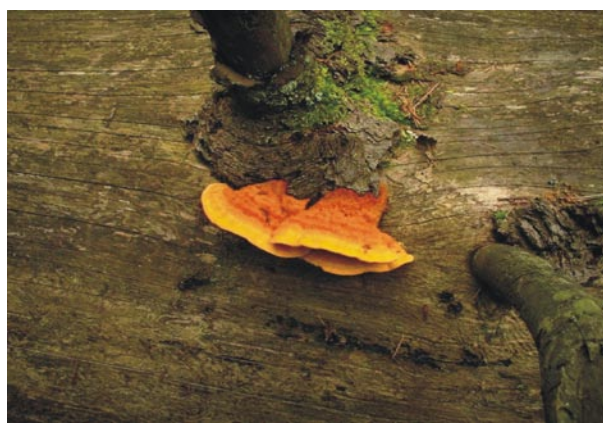
Ryc. 2. Wykroty świerkowe są miejscem życia wielu saproksylicznych chrząszczy (fot. J. M. Gutowski)

ślin (oligofagi). Jest też sporo monofagów, żerujących na jednym gatunku lub rodzaju drzewa, posiadających przy tym bardzo specyficzne wymagania co do jakości substratu, w którym się rozwijają. Gatunkami o wąskich wymaganiach troficznych są np. rzemlik wiązowy (*Saperda punctata*), ginący w Polsce chrząszcz, żyjący na obumierających wiązach, rzadki płaskowiak jałowcowy (*Poecilium glabratum*) rozwijający się w jałowcach, czy sporadycznie obserwowany przedstawiciel rodziny bogatkowatych – *Dicerca moesta*, bytujący na sosnach.

Warto przyrzeć się dokładniej najczęściej spotykanemu gatunkowi drzewa rosnącemu w naszych lasach – sośnie pospolitej, *Pinus sylvestris*. Lasy w Polsce zajmują prawie 29% powierzchni kraju, a z tego drzewostany sosnowe stanowią około 70%. Niestety, większość z nich to młodniki i drągowiny, rzadziej spotykane są starodrzewy. Drzewostanów starszych w lasach gospodarczych



Ryc. 3. Nadrzewne grzyby stanowią pokarm dla szeregu saproksylicznych gatunków; tutaj – porok brzożowy (fot. K. Sućko)



Ryc. 4. Oranżowiec pomarańczowy jest „domem” dla niektórych gatunków Melandryidae, np. z rodzaju *Hallomenus* (fot. K. Sućko)

praktycznie nie ma, gdyż wiek rębności (wiek, w którym drzewostan powinien być przeznaczony do wyrębu) dla tego gatunku wynosi w Polsce 100 lat. Sosna jest drzewem żyjącym stosunkowo długo, w Puszczy Białowieskiej stwierdzono osobniki mające prawie 400 lat, w Pieninach znaleziono okazy mające 550 lat, a w Finlandii aż 810 lat (GUTOWSKI i współaut. 2004). Szereg gatunków chrząszczy może się rozwijać wyłącznie na drzewach starszych niż te, które są spotykane w normalnych lasach gospodarczych. Ich specyficzne wymagania powodują, że odpowiednie warunki znajdują dopiero na drzewach 150–200 letnich, które mają odpowiednio grubą, płytkową korowinę oraz wystarczającą grubość pnia. Przykładem może być rzadki przedstawiciel rodziny kózkowatych, *Nothorhina punctata*, która rozwija się w zewnętrznych warstwach korowiny starych, ale żywych, nasłonecznionych sosen (GUTOWSKI 2004c). Inny gatunek – ponurek Schneidera, *Boros schneideri* – żyje pod korą martwych, sędziwych drzew. W dolnej części pnia, w pniakach oraz w korzeniach grubych (powyżej 40 cm średnicy) martwych drzew tego gatunku przechodzi swój rozwój jeden z największych przedstawicieli środkowoeuropejskich sprężyków – *Stenagostus rufus*.

Zasiedlanie martwego drewna przez owady zależy nie tylko od gatunku i grubości drzewa (krzewu), jego nasłonecznienia i wilgotności, ale bardzo często od rodzaju zgnilizny, jakiej podlega dany materiał (pień, konar, pniak itp.). Wiele gatunków preferuje np. tylko zgniliznę brunatną, inne białą czy pstrą. Jest też duża grupa gatunków, które mogą się rozwijać w drewnie podlegającym różnym typom rozkładu (zgnilizny).

Liczne badania potwierdzają dodatnią korelację między grubością martwego drewna a bogactwem zasiedlających je gatunków. Ich przegląd prezentuje GROVE (2002). Prawdopodobnie ta została również potwierdzona w polskich warunkach (dane niepublikowane).

Zasiedlanie martwego drewna przez chrząszcze to proces dynamiczny (DAJOZ 2000, SZUJECKI 1980). Wraz z postępującym rozkładem obumarłego, stojącego drzewa lub świeżo przewróconego pnia zmieniają się kolejno gatunki Coleoptera. W toku swojej sukcesji kolejno zasiedlają je najpierw te preferujące świeże tkanki, później gatunki wymagające nieco rozłożonego już surowca, a na końcu potrzebujące miękkiego, mocno przez grzyby rozłożonego substratu. W trakcie trwającego od kilkunastu do ponad 100

lat rozkładu (w warunkach Polski) na jednym drzewie może się rozwijać nawet kilkadziesiąt gatunków chrząszczy.

Saproksyliczne chrząszcze żyją też w środowisku wodnym, a dokładniej w drewnie zanurzone w wodzie (WARMKE i HERING 2000). W wilgotnym drewnie, okresowo zalwanym słoną wodą morską, rozwijają się larwy chrząszcza *Nacerdes melanura* z rodziny zalęszczykowatych (Oedemeridae). Do fakultatywnych ksylofagów związanych z wodami słodkimi należy np. chrząszcz *Elodes marginata* z rodziny Scirtidae, a do obligatoryjnych – *Potamophilus acuminatus* i *Macronychus quadrituberculatus* z rodziny Elmidae (HOFFMANN i HERING 2000). Również wiele innych w jakiś sposób powiązanych jest z drewnem zanurzone w wodzie, np. przedstawiciele rodziny *Dryopidae* (PRZEWOŹNY 2005a).

Szereg gatunków znajduje odpowiednie lokum do przetrwania trudnych warunków zimowych w grubych, mocno rozłożonych kłodach lub pod korą stających, bądź leżących pni. W takim środowisku hibernują liczni przedstawiciele rodziny biegaczowatych, np. z rodzajów *Agonum*, *Badister*, *Bembidion*, *Carabus*, *Dromius*, *Harpalus*, *Notiophilus*, *Pterostichus*, *Synthomus*, *Tachys* (GRJUNTAL 2000, Gutowski inf. własne). Często towarzyszy im *Silpha atrata* z rodziny omarlicowatych (Silphidae), a także niektóre gatunki biedronek, np. biedronka siedmiokropkowa, *Coccinella septempunctata*.

Wśród saproksylicznych chrząszczy istnieje grupa gatunków, które w mniejszym lub w większym stopniu uzależnione są od leśnych pożarów (NIEMELÄ 1997). Preferują one materiał nadpalony przez ogień, a są nawet takie gatunki, które aktywnie lecą w kierunku palących się drzew. Najbardziej spektakularnym przykładem tego typu zachowań jest ciemnik czarny (*Melanophila acuminata*) z rodziny bogatkowatych (Buprestidae), który posiada specjalne receptory wykrywające nawet z odległości powyżej 20 km podczerwone promieniowanie powstające podczas pożarów (EVANS 1966, SCHMITZ i BLECKMANN 1997). Do pirofilnych chrząszczy z tej rodziny, preferujących materiał popożarowy, zaliczyć też można m.in. przyplaszczka granatka, *Phaenops cyanea* i *P. formaneki*, a z rodziny kózkowatych – *Acmaeops marginatus* (Gutowski inf. własne) i *Asemum* (CROWSON 1986). Według LUNDBERGA (1984), przedstawiciele aż 50 rodzin chrząszczy można spotkać w szwedzkich lasach dotykanych pożarami. Gatunkami ściśle związanymi z naturalnymi pożarami w

północnej Europie, oprócz wymienionych *M. acuminata* i *P. cyanea* są: *Pterostichus quadrioveolatus*, *Agonum bogemanni*, *A. quadripunctatum* – Carabidae; *Paranopleta inhabilis* – Staphylinidae; *Denticollis borealis* – Elateridae; *Stephanopachys substriatus*, *S. linearis* – Bostrichidae; *Laemophloeus muticus* – Laemophloeidae; *Corticaria planula* – Latridiidae; *Sphaeriestes stockmanni* – Salpingidae; *Platyrhinus resinosus* – Anthribidae (HELIÖVAARA i VÄISANEN 1984).

Wyjątkowo bogate środowisko życia dla wielu gatunków chrząszczy saproksylicznych stanowią stare, żywe drzewa z obumierającymi konarami i gałęziami, z dziuplami i martwicami bocznymi. Wielu przedstawicieli Coleoptera może występować tylko na takich sędziwych drzewach, w których tworzą się specyficzne mikrośrodowiska wykorzystywane przez gatunki stenotopowe (o małej tolerancji co do warunków środowiska): *Eurythyrea quercus* – bogatkowate; *Tragosoma depsarium*, *Stictoleptura variicornis*, *Cerambyx cerdo*, *Trichoferus pallidus* – kózkowate, i in. Niektóre owady znajdują odpowiednie warunki rozwoju dopiero na drzewach mających ponad 200 lat, np. *Boros schneideri* (ponurkowate) na sosnach, *Protaetia aeruginosa*, *Osmoderma eremita* (poświętnikowate) i *Lacon querceus* (sprężykowate) na dębach (KOMPANCEVA 1984, GUTOWSKI i współaut. 2004).

Larwy i imagines mogą odżywiać się tym samym pokarmem, ale często bywa, że żyją



Ryc. 5. Baldurek przegowany – larwy tego gatunku kózki żyją w drewnie drzew liściastych, a imagines odżywiają się pyłkiem kwiatów (fot. K. Sućko)

w różnych środowiskach i żerują na innych substratach. Przykładowo, wiele gatunków z rodziny kózkowatych, bogatkowatych, zalęszczycowatych i poświętnikowatych w postaci larwy odżywia się korą, łykiem lub drewnem, a jako imago pyłkiem lub/i nektarem kwiatów (Ryc. 5). Są też takie gatunki, których imagines w ogóle nie pobierają pokarmu. Z kolei, niektóre kobielatkowate jako postacie dorosłe prowadzą drapieżny tryb życia, a jako larwy żyją pod korą (*Tropideres*) lub w rozkładającym się drewnie i hubach (*Anthribus*, *Platyrhinus*, *Platystomos*).

ŚRODOWISKO ŻYCIA

Najwięcej saproksylicznych chrząszczy można znaleźć w lasach. Jednak odpowiednie warunki do życia znajdują one również w innych środowiskach, np. w sadach, w zadrzewieniach śródpolnych i przydrożnych, na cmentarzach, w parkach itp. Co ciekawe, interesującą faunę Coleoptera można znaleźć nawet w wielkich miastach, na co dowodem są badania prowadzone w Dreźnie (LORENZ 2001) i w Warszawie (BURAKOWSKI i NOWAKOWSKI 1981, BURAKOWSKI i LUNIAK 1982, BANASZKIEWICZ 1986, BOROWSKI 1993, TYKARSKI i współaut. 2004, GÓRSKI 2005). Bardzo bogata jest np. fauna kózkowatych naszej stolicy, spośród których stwierdzono aż 79 gatunków. Niektóre z nich (m.in. *Anisarthron barbipes*, *Rhamnusium bicolor*, *Ropalopus macropus*, *Exocentrus lusitanus*, *Stenostola ferrea*, *Tetrops starkii*) występują nawet w ścisłym centrum miasta (GÓRSKI 2005). Być

może tak duże bogactwo niektórych grup gatunków w miastach wynika z faktu stosunkowo niskiego zanieczyszczenia środowiska w ich obrębie, w porównaniu np. z intensywnie zagospodarowanymi terenami wiejskimi (chemizacja rolnictwa i sadownictwa). Wzrastająca troska o tereny zielone w obrębie miast może się przyczyniać do zachowania gatunków, dla których często nie ma już miejsca na terenach rolniczych czy nawet w ubogich monokulturach leśnych.

Jeśli idzie o lasy, to największą różnorodność gatunkową saproksylicznych chrząszczy znajdziemy oczywiście w tych najbardziej naturalnych, z dużym udziałem stojących martwych drzew i leżących, rozkładających się kłód. Takie lasy najczęściej spotkać można w rezerwach przyrody oraz w parkach narodowych. Prawdziwym rajem dla tej grupy owadów jest Puszcza Białowieska z obszarem

ochrony ścisłej Białowieskiego Parku Narodowego (około 48 km²), gdzie średnio na jednym hektarze lasu występuje ponad 100 m³ martwego drewna. W całej puszczy stwierdzono prawie 3200 gatunków Coleoptera, w tym ponad 1000 saproksylicznych (GUTOWSKI i JAROSZEWICZ 2004). Duże bogactwo omawianej grupy owadów stwierdzono też

m.in. w Roztoczańskim Parku Narodowym, w Bieszczadach oraz w Tatrzańskim Parku Narodowym. Uważa się, że martwe drewno, we wszelkich jego formach, stanowi środowisko życia dla ponad połowy typowo leśnych organizmów, w tym chrząszczy (SPEIGHT 1989, GROVE 2001, GUTOWSKI i współaut. 2004).

INTERAKCJE Z GRZYBAMI I BAKTERIAMI

Oprócz zależności od rośliny żywicielskiej – drzewa lub krzewu, z którym związany jest rozwój i życie danego gatunku, najważniejsze wydają się powiązania omawianej grupy chrząszczy z grzybami. Jednym z przykładów takich spektakularnych zależności jest znany powszechnie fakt przenoszenia przez różne gatunki korników z rodzaju *Scolytus*, a także inne Coleoptera, zarodników grzyba *Ceratocystis ulmi* – sprawcy tzw. holenderskiej choroby wiązów. Choroba ta spowodowała zdziesiątkowanie starych wiązów w większości krajów, gdzie występują te drzewa (CROWSON 1986, DAJOZ 2000). Wiadomo także, że niektóre inne korniki również przenoszą zarodniki grzybów, przez co skuteczność zasiedlania przez nie drzew wyraźnie się zwiększa. Tak jest m.in. u kornika drukarza, który zaszczepia pnie świerków grzybem *Ceratocystis polonica*, przyspieszającym śmierć drzewa i powodującym siniznę drewna (CHRISTIANSEN 1985, CHRISTIANSEN i ERICSSON 1985).

Rozwijające się na drzewach grzyby ofiostomalne (należące do grupy *Ceratocystis s.l.*, najczęściej związanej z owadami kambiofagicznymi): (i) poprawiają jakość pożywienia zjadanego przez larwy podkorowych chrząszczy, dostarczając azotu, witamin i związków steroidowych; (ii) ograniczają rozwój innych grzybów, które mogłyby być niebezpieczne dla larw; (iii) modyfikują substrat poprzez wydzielanie enzymów ułatwiających zasiedlanie drzew przez chrząszcze, m.in. dzięki obniżeniu reakcji obronnych drzew; (iv) wpływają na gospodarkę hormonalną chrząszczy, co ma ogromne znaczenie dla zachowania się osobników i zwiększa skuteczność feromonów (JANKOWIAK 2004).

Interesującą podgrupę mycetofilnych chrząszczy stanowią gatunki drążące wprawdzie chodniki w drewnie, ale odżywiające się właściwie grzybnią, które same inokulują na ich ścianach. Rozwijająca się grzybnia stano-

wi bogaty w składniki pokarm, zwłaszcza dla młodych rozwijających się larw. Do przenoszenia zarodników tychże grzybów chrząszcze mają nawet specjalne morfologiczne przystosowania (mycetangia). Do takich gatunków – „hodowców grzybów” – należy m.in. rytel pospolity *Elateroides dermestoides* (Lymexylidae), który odżywia się grzybnią *Ascoidea hylecoeti*, a także niektóre gatunki korników, np. z rodzaju drwalnik *Trypodendron* spp., rozwiertek *Xyleborus* spp. czy też wyrzynnik *Platypus* spp., które zjadają grzybnie odpowiednich gatunków, należących m.in. do rodzajów *Ambrosiella*, *Cephalosporium*, *Monilia*, *Trichosporium* i *Tuberculariella* (SZUJECKI 1980, CROWSON 1986, DAJOZ 2000, DOMINIK i STARZYK 2004, JANKOWIAK 2004).

Wiele gatunków uważanych za typowe ksylofagi, nie hodujących grzybów na ściankach swoich chodników, wyraźnie preferuje drewno przerośnięte określonymi gatunkami grzybów. Dotyczy to zwłaszcza tych gatunków, które rozwijają się w bardziej już rozłożonym substracie. W takich sytuacjach okazuje się, że gatunek drzewa lub krzewu ma drugorzędne znaczenie, a ważniejszy jest typ zgnilizny (uwarunkowany gatunkiem grzyba), która rozwinęła się w danym kawałku drewna. Chrząszcze te mają zwykle szerokie spektrum gatunków roślin żywicielskich. Zdarza się, że gatunki zasiedlające drzewa iglaste potrafią rozwijać się równie dobrze w liściastych, jeżeli tylko rozwija się tam właściwy grzyb. Szereg przykładów tego zjawiska możemy znaleźć w rodzinie kózkowatych, np. u ostrokrywki *Oxymirus cursor*, ale także wśród sprężykowatych (Elateridae) i innych.

Zarodniki grzybów przenoszone są przez saproksyliczne chrząszcze generalnie dwoma sposobami – zewnątrznie (mycetangia) i wewnątrznie, przez przewód pokarmowy lub organy reprodukcyjne. Różnego rodzaju mycetangia na ciele chrząszczy, lub na ich żuwaczkach, można najczęściej obserwować

u przedstawicieli podrodziny korników (Scolytinae). Przenoszenie zarodników w przewodzie pokarmowym dotyczy np. pospolitego w borach Polski szeliniaka sosnowca *Hylobius abietis* (Curculionidae), który rozprzestrzenia w ten sposób grzyba korzeniowca wieloletniego (huba korzeniowa), *Heterobasidion annosum*. Taki rodzaj przenoszenia zarodników grzybów występuje też np. u kózkowatych, lyszczyńkowatych (Nitidulidae) i grzybinkowatych (Leiodidae) (CROWSON 1986). W przenoszeniu grzybów uczestniczą też foretyczne roztocze (Acarina), o czym piszę w następnym rozdziale.

Wiele gatunków chrząszczy saproksylicznych wchodzi w interakcje z kilkoma lub więcej gatunkami grzybów. Między niektórymi chrząszczami i grzybami powiązania są jednak bardziej ściśle. Przykładem może być *Ceratocystis laricicola*, który uzależniony jest prawie wyłącznie od rozwijającego się na modrzewiach kornika modrzewiowca *Ips cembrae*, a także *Ophiostoma cucullatum* – powiązanego z kornikiem drukarzem (JANKOWIAK 2004). Wśród chrząszczy odżywiających się owocnikami nadrzewnych grzybów takim monofagiem jest *Mycetoma suturale* (Ryc. 6), gatunek należący do rodziny Melandryidae, żyjący na rzadko występującym grzybach – *Ichnoderma benzoinum* i *I. resinatum* (BURAKOWSKI 1995).

Grzyby, oprócz tego, że są zjadane i przenoszone przez saproksyliczne chrząszcze, mogą być również ich wewnętrznymi symbiontami, ułatwiającymi trawienie trudno przyswajalnego pokarmu, jakim jest celuloza. Stwierdzono to u przedstawicieli tropikalnej rodziny chrząszczy – Passalidae. Najczęściej jednak endosymbiontami saproksylicznych Coleoptera są różne gatunki bakterii (CROWSON 1986). Tak jest np. wśród kózkowatych u przedstawicieli Spondylidinae i większości gatunków z podrodziny Lepturinae, a także u jelonkowatych (Lucanidae), niektórych poświetnikowatych (Scarabaeidae), podryw-kowatych (Throscidae) i kapturkowatych (Bostrychidae) (CROWSON 1986).



Ryc. 6. *Mycetoma suturale* – bardzo rzadki, związany z nadrzewnymi grzybami przedstawiciel rodziny śniadkowatych (fot. K. Sućko)

Związki saproksylicznych chrząszczy z grzybami od dawna były w polu zainteresowań polskich badaczy. Jedną z pierwszych fundamentalnych prac na ten temat było do dziś cytowane opracowanie SIEMASZKI (1939). Obszerny i szczegółowy przegląd interakcji między owadami kambiofagicznymi (w tym głównie chrząszczami), grzybami i roślinami opublikował niedawno JANKOWIAK (2004) na łamach KOSMOSU, gdzie zainteresowani czytelnicy mogą znaleźć więcej szczegółów na ten temat.

Mycetofilne chrząszcze związane z nadrzewnymi grzybami stanowią bogatą gatunkowo grupę wśród saproksylicznych Coleoptera. W polskiej faunie ich liczba sięga około 500 gatunków. Przedstawiciele tej grupy można znaleźć w następujących rodzinach (uwzględniono tu też rodziny nie występujące w Polsce): Anobiidae, Anthribidae, Biphyllidae, Bostrichidae, Ciidae, Colydiidae, Cryptophagidae, Curculionidae (Scolytinae), Derodontidae, Endomychidae, Erotylidae, Languridae, Latridiidae, Leiodidae, Lymexylidae, Melandryidae, Mycetophagidae, Nitidulidae, Pterogeniidae, Ptiliidae, Scaphidiidae, Scaptiidae, Silvanidae, Sphindidae, Staphylinidae, Tenebrionidae, Tetratomidae, Trogossitidae (BURAKOWSKI i współaut. 1971–2000, KOMPANCEV 1984, CROWSON 1986, KRIVOSHEINA 1991, FRANC 1997, KRASUCKIJ 1997, MELKE i współaut. 1998, DAJOZ 2000, BOROWSKI 2001, KLEJDYSZ i KUBISZ 2003, MAZUR 2003, LIK i BARCZAK 2005).

POWIĄZANIA CHRZĄSZCZY SAPROKSYLICZNYCH Z ROZTOCZAMI

Na ciele chrząszczy żyjących pod korą i w drewnie lub w ich chodnikach niekiedy można zauważyć drobne, zwykle jasno ubarwione organizmy. Są to różne grupy systematyczne należących do pajęczaków roz-

toczy, przeważnie z rodziny Ascidae, Uropodidae, Parasitidae i Tarsonemidae (DAJOZ 2000). Wiedzę o powiązaniach tej ostatniej z chrząszczami drzewolubnymi podsumowuje MAGOWSKI (2003). Zazwyczaj nie ma ścisłej

specjalizacji między roztoczem i jego nosicielem – chrząszczem, jednak przeważnie jakaś wybiórczość co do określonych grup systematycznych, bądź ekologicznych istnieje.

Obserwuje się różne rodzaje zależności między tymi grupami zwierząt – od przypadkowej penetracji żerowisk, aż po współzależność opartą na specjalizacji pokarmowej połączonej z forezą. Wiele gatunków roztoczy odżywia się grzybami atakującymi tkanki drzew, a przenoszą się na kolejne obumierające lub martwe drzewa na ciele saproksylicznych chrząszczy. Skrajną formą relacji między foretycznymi roztoczami, gatunkami grzybów stanowiących ich pokarm oraz ich nosicielami jest hiperforeza. Polega ona na przenoszeniu zarodników grzyba na roztoczach, które z kolei przenoszą się foretycznie na chrząszczach. Zarodniki te mogą być też niezależnie od tego przenoszone przez same chrząszcze. Hiperforeza została stwierdzona np. na dwóch gatunkach roztoczy *Tarsonemus krantzi* i *T. ips*, które przenoszą rozwijające się w drewnie grzyby (m.in. *Ophiostoma minor*) za pośrednictwem kornika *Dendroctonus frontalis* na północnoamerykańskie sosny *Pinus taeda* i *P. oocarpa* (MAGOWSKI 2003).

Roztocze mogą mieć specjalne workowe organy do przechowywania zarodników grzybów (łac. *sporothecae*). Inne, nie posiadające takich organów, przenoszą spory na powierzchni ciała. Pospolity w europejskich świerczynach kornik drukarz związany jest z wieloma roztoczami, m.in. z *Urobovella ipidis* i *Dendrolaelaps quadrisetus*, które transportują różne gatunki grzybów na nowe zasiedlane przez tego kornika drzewa (MOSER i współaut. 1989, JANKOWIAK 2004).

Kolejną formą interakcji między omawianymi grupami organizmów jest drapieżnictwo roztoczy na jajach saproksylicznych chrząszczy. Obserwacje takie, dotyczące głównie korników, w Polsce były prowadzone już od dawna (BAŁAZY i KIELCZEWSKI 1965, KIELCZEWSKI i BAŁAZY 1966). Wynika z nich, że jaja kornika drukarza oraz kornika drukarczyka *I. amitinus* zjadane są przez roztocza *Iponemus gaebleri*. Poza wspomnianym wyżej drapieżnictwem roztoczy na jajach saproksylicznych chrząszczy, w niniejszej pracy zagadnienia interakcji z innymi drapieżnikami, pasożytami i pasożytami nie będą omawiane. Ten obszerny temat wymaga odrębnego potraktowania.

ZWIĄZKI Z NICIENIAMI

Związki saproksylicznych chrząszczy z nicieniami zaczęły wzbudzać duże zainteresowanie z chwilą odkrycia w 1979 r. roli nicienia węgorka sosnowca (*Bursaphelenchus xylophilus*) w zabijaniu różnych gatunków drzew iglastych (głównie sosen) w Ameryce Północnej i we wschodniej Azji oraz jego wektorów, którymi są najczęściej różne gatunki żerdzianek (*Monochamus* spp.). Nicienie przedostają się do kanałów żywicznych w gałęziach drzew poprzez zranienia powstałe podczas żeru uzupełniającego tych chrząszczy i po pewnym czasie doprowadzają do ich śmierci. Po zabiciu drzewa nicienie odżywiają się zasiedlającymi je grzybami. Na obumierające drzewa oraz na składowane w lesie drewno osobniki *B. xylophilus* mogą przedostawać się w trakcie składania jaj przez sami-

ce żerdzianek. Gdy młody chrząszcz opuszcza kolebkę poczwarkową nicienie przenikają pod jego pokrywę i do tchawek. W trakcie żeru uzupełniającego owe chrząszcze przenoszą nicienie na kolejne zdrowe drzewa. Z uwagi na duże znaczenie tego nicienia jako szkodnika drzewostanów, zainteresowanie tym i pokrewnymi gatunkami zaowocowało licznymi publikacjami (m.in. OGURA i KOSAKA 1991, BRZESKI 1997, BRZESKI i BRZESKI 1997, KARNKOWSKI 2003). Nicienie są też jedną z grup organizmów pasożytujących w ciele chrząszczy żyjących w martwym drewnie, bądź bytujących w ich żerowiskach. Były również przedmiotem badań polskich naukowców (MICHALSKI 1984, 1988; MICHALSKI i TOMALAK 1984; TOMALAK 1995).

CHRZĄSZCZE SAPROKSYLICZNE JAKO SZKODNIKI

Chrząszczami rozwijającymi się na żywych, osłabionych, obumierających oraz martwych drzewach i krzewach, a także w wy-

robach z drewna od dawna interesowali się leśnicy i pracownicy przemysłu drzewnego. Z tego kręgu pochodzi najwięcej prac doty-

czących tzw. szkodników, tj. owadów, które przynoszą szkody gospodarcze konkurując z człowiekiem. Prac dotyczących biologii, ekologii i zwalczania takich gatunków jest tysiące, nie brakuje ich również w polskiej literaturze. Klasyczną już (pierwsze wydanie w 1983 r.), najobszerniejszą monografią dotyczącą naszej fauny, obejmującą wszystkie grupy systematyczne owadów jest praca „Owady uszkadzające drewno” autorstwa DOMINIKA i STARZYKA (2004), w której znaczna część poświęcona jest chrząszczom. Uzupełnieniem tego wydawnictwa jest atlas przedstawiający owe owady na doskonałych zdjęciach i rysunkach (DOMINIK i współaut. 1998). Wiele informacji na temat saproksylicznych Coleoptera, które uważane są za szkodniki, znaleźć można w podręcznikach akademickich autorstwa np. BRAUNSA (1975), ESCHERICHA (1923), GUSEVA i współaut. (1961), KIELCZEWSKIEGO i współaut. (1967), SZUJECKIEGO (1980, 1995). Jednej z rodzin (obecnie w randze podrodziny) grupujących saproksyliczne Coleoptera – kornikom – poświęcono w polskim piśmiennictwie chyba najwięcej miejsca; niektóre gatunki wciąż przynoszą szkody leśnikom, sadownikom, drzewiarzom, użytkownikom drewnianych domów itp. Najobszerniejsze, zawierające najwięcej wiadomości o tej grupie to m.in. opracowania BILCZYŃSKIEGO (1963), KARPIŃSKIEGO (1933, 1935), KARPIŃSKIEGO i STRAWIŃSKIEGO (1948) oraz MICHAŁSKIEGO i MAZURA (1999). Warto zaznaczyć, że w przypadku uszkodzeń surowca przerobionego, np. belek, krokwi dachowych, futryn, a nawet mebli, wykonanych z drewna iglastego, to najważniejszym ich sprawcą jest przedstawiciel kózkowatych – spuszczel pospolity. Niezabezpieczone lub źle zaimpregnowane suche drewno staje się odpowiednim miejscem do składania jaj przez samicę (może ich złożyć nawet 500) i rozwoju larw tego gatunku. Cykl rozwojowy spuszczela pospolitego trwa zwykle 3–6 lat, ale w niesprzyjających warunkach może się przedłużyć nawet do lat kilkunastu. W drewnie sosnowym uszkodzany jest prawie wyłącznie biel, a przesycona żywicami i zawierająca niewiele białka twarde biel pozostaje zazwyczaj nietknięta. Przy okazji trzeba sobie odpowiedzieć na pytanie, dlaczego jeszcze do niedawna (przed powszechnym stosowaniem impregnacji drewna) domy z sosnowego drewna w ciągu kilkunastu lat były często mocno zniszczone? – załamywały się ich dachy, konieczna była wymiana futryn itp. Z drugiej strony, można było obserwować stare, nawet kilkusetletnie

pałacyki, kościoły i inne drewniane budowle, których ząb czasu nie naruszył w takim stopniu, jak te współczesne budynki. Otóż wyjaśnienie tego fenomenu leży w wieku rębności sosen, których używano do wyrobu belek i krokwi. W dawnych czasach do tego celu ścinano drzewa osiągające wiek 150–200 lat i starsze, współcześnie w naszej gospodarce leśnej obowiązuje wiek rębności 100 lat (czasem 80 lub 120 lat). Takie stosunkowo młode sosny mają jeszcze duży udział drewna bielastego, podczas gdy drzewa starsze prawie na całym przekroju składają się z drewna twardego. Podczas obróbki takiego drewna, poprzez ociosywanie na belki lub krokwie, całe drewno bielaste było usuwane. W samej konstrukcji budowli znajdowało się więc twarde, odporne na grzyby i owady, w tym spuszczela pospolitego, drewno twarde. Z kolei, budowniczowie ostatnich kilkudziesięciu lat mieli do dyspozycji drewno drzew młodych (na krokwie i inne drobniejsze elementy budowlane używano też drewna z drzew 40–60-letnich), w których przeważało drewno bielaste. Nawet po obróbce w belkach, krokwiach i innych elementach konstrukcyjnych budowanych z niego domów biel stanowił dominującą część. Takie nieimpregnowane, miękkie, zawierające dużo białka drewno było chętnie zasiedlane przez spuszczela i inne gatunki chrząszczy, np. kołatki (Anobiidae), co powodowało jego deprecjację i prowadziło do ruiny domów. Badania nad tym gatunkiem były w Polsce prowadzone od dawna (DOMINIK 1952, 1962, 1966, 1972), są też kontynuowane obecnie (KRAJEWSKI 2004, KRAJEWSKI i współaut. 2005). O chrząszczach saproksylicznych jako szkodnikach pisali też: CAPECKI (1976), DOMINIK (1964 a,b), GRODZKI (2004), GRODZKI i współaut. (2003), MAZUR (1994), NUNBERG (1964), SCHNEIDER (1991), SIERPIŃSKI (1972), STARZYK (1988) i inni. W literaturze zagranicznej na uwagę zasługuje zespołowe opracowanie pod redakcją LIEUTIER i współred. (2004), prezentujące aktualną wiedzę o owadach (głównie chrząszczach) rozwijających się pod korą i w drewnie żywych drzew w Europie.

W tym miejscu warto zasygnalizować istnienie pewnego procesu stopniowej zmiany poglądów coraz większej części społeczeństwa na obecność martwych drzew w lesie i rolę niektórych gatunków uważanych za bezwzględnie szkodniki. Jeszcze niedawno powszechny był pogląd, że lasy powinny być posprzątane, bez żadnych martwych stoją-

cych czy leżących drzew, bo te były uważane za siedlisko szkodników i miały wpływać ujemnie na kondycję lasu jako całości. Dziś już coraz więcej osób zdaje sobie sprawę, że takie drewno jest w lesie potrzebne, że jego obecność jest niezbędna dla przebiegu niektórych procesów przyrodniczych, warunkuje występowanie szeregu rzadkich gatunków mszaków, porostów, grzybów, bezkręgowców, że las bez martwego drewna jest ułomny – „chory”. Podobnie zmienia się też postrzeganie szkodników ze świata owadów, w tym chrząszczy. Zaczyna docierać pogląd, zwłaszcza do ludzi młodych, że pewne gatunki są szkodnikami tylko w określonym miejscu i czasie. W parkach narodowych i w rezerwach przyrody żadnemu gatunkowi nie można przypisać takiego miana. Wręcz przeciwnie, każdy gatunek jest tam potrzebny, każdy pełni określoną rolę w ekosystemie i warunkuje występowanie innych gatunków i zjawisk przyrodniczych, które w lasach gospodarczych są nieobecne. Spektakularnym przykładem innego spojrzenia na szkodniki leśne jest przypadek kornika drukarza i masowych jego pojawów w borach świerkowych. Różne zaburzenia naturalne, w tym gradacje kornika drukarza i innych kambiofagów nie

są katastrofą dla ekosystemu. Mają one miejsce nawet w najbardziej naturalnych obszarach tajgi syberyjskiej czy kanadyjskiej. Co najwyżej, powodują one uszkodzenia pewnej liczby drzew (czasem nawet na wielu hektarach), ale od takich zaburzeń zależy właśnie całe bogactwo tych lasów, ich strukturalna i gatunkowa różnorodność (SCHLYTER i LUNDGREN 1993; SCHERZINGER 1996; BÜTLER i SCHLAEPFER 2001; GUTOWSKI 2002, 2004b; GUTOWSKI i współaut. 2004; KNYSAK i PAWLACZYK 2005).

Wzmożone pojawy kornika drukarza i gatunków towarzyszących na świerku, w świetle aktualnej wiedzy, są cechą „wpisaną” w naturę ekosystemów leśnych z dużym udziałem świerka i nie można ich uniknąć. Taka jest bowiem dynamika procesów zachodzących w owych zbiorowiskach. Gatunek ten można traktować jako kluczowy (ang. keystone species), od którego obecności w lesie zależy występowanie szeregu innych taksonów (GUTOWSKI 2004b). W samej tylko Puszczy Białowieskiej stwierdzono występowanie ponad 100 rzadkich i ginących chrząszczy, zasiedlających obumierające i martwe świerki w ślad za kornikiem drukarzem (GUTOWSKI i współaut. 2004).

ROLA W EKOSYSTEMIE

Saproksyliczne chrząszcze biorą udział w wielu procesach zachodzących w ekosystemie, stanowią niezbędny i niezastąpiony czynnik ekologicznej równowagi, m.in.

- uczestniczą w:

- rozkładzie i mineralizacji substancji organicznej (przy współudziale mikroorganizmów, głównie grzybów),
- ograniczaniu liczebności innych fitofagów (głównie poprzez drapieżnictwo oraz konkurencję o pokarm),

- przygotowywaniu miejsc do gniazdowania i ukrycia dla wielu ptaków i ssaków (np. poprzez dobijanie osłabionych drzew, co w konsekwencji umożliwia wykuwanie w nich dziupli), niektórych innych kręgowców, a także dla szeregu gatunków bezkręgowców;

- stanowią:

- pokarm dla wielu płazów, gadów, ptaków i ssaków, a także innych zwierząt, przez co bezpośrednio wpływają na ich liczebność,
- środowisko życia wielu mikroskopijnych organizmów, np. pasożytniczych i symbiotycznych nicieni, pierwotniaków, grzybów i bakterii.

Odchody chrząszczy dostarczają pożywienia gatunkom koprofagicznym, a ich ciała po śmierci stają się pokarmem dla nekrofagów oraz substratem włączającym się do obiegu materii (GUTOWSKI i współaut. 2004).

Część gatunków owadów związanych w stadium larwalnym z martwym drewnem, jako postać dorosła odżywia się pyłkiem lub/i nektarem kwiatów, uczestnicząc tym samym w zapylaniu roślin [przedstawiciele kózkowatych (Ryc. 5, 8), bogatkowatych, czarnuchowatych, ogniskowatych (Ryc. 7), poświętnikowatych, przekraskowatych, schylikowatych, zalęszczycowatych i in.]

Szczególnie istotna jest rola saproksylicznych chrząszczy w rozdrabnianiu i rozkładzie drewna. Dzięki przenoszeniu przez nie saprotroficznych grzybów, proces ten ulega znacznemu przyspieszeniu. Obumierające drzewa i ich części m.in. dzięki tym owadom nie gromadzą się w wielkich ilościach w lesie. W naszych szerokościach geograficznych, w zależności od gatunku drzewa i warunków mikroklimatycznych, drewno ulega całkowicie rozkładowi po kilkunastu-kilkudziesię-



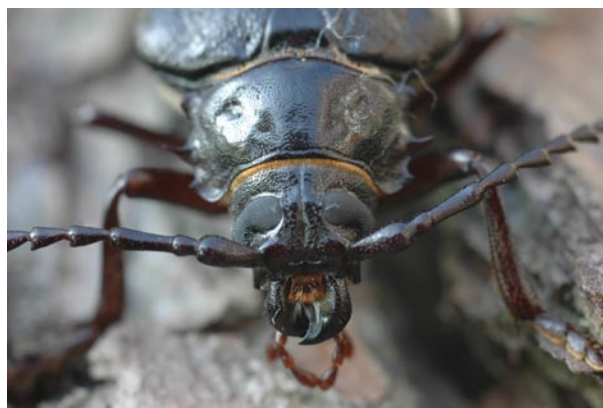
Ryc. 7. Ogniczek większy z rodziny Pyrochroidae – jego drapieżna larwa żyje pod korą grubych drzew (fot. K. Sućko)

ciu latach. Najistotniejszą rolę w Europie odgrywają w tym zakresie chrząszcze z rodziny kózkowatych (Ryc. 5, 8, 9). Znaczący jest też udział w rozkładzie drewna przedstawicieli bogatkowatych, drwionkowatych, jelonkowatych, kołatkowatych, korników i in.

Saproksyliczne chrząszcze uczestniczą w przepływie materii i energii w ekosystemach, ale aspekt ten jest jeszcze stosunkowo słabo zbadany (DAJOZ 2000). Jedno z nielicznych studiów poświęconych temu zagadnieniu przeprowadzono w Puszczy Niepołomickiej (STARZYK i WITKOWSKI 1981, WITKOWSKI i BORUSIEWICZ 1984). Stwierdzono, że kambio- i ksylofagi (Buprestidae, Cerambycidae, Scolytinae) w badanych grądach konsumują substrat równoważny $5,6 \times 10^6$ kJ ha⁻¹ energii. Chrząszcze te zjadają 0,25% biomasy zasiedlonych drzew, co daje mniej niż 0,001% biomasy wszystkich drzew w lesie. Trzeba jednak zauważyć, że podane tutaj wartości należy traktować jako orientacyjne. Badania tego typu nastęrczają wiele trudności metodycznych: w cytowanych pracach uwzględniono



Ryc. 8. *Pedostrangalia pubescens* – jako larwa żyje w dolnej części pni starych, martwych sosen i świerków (fot. K. Sućko)



Ryc. 9. Portret dyląza garbarza, jednego z najbardziej okazałych przedstawicieli saproksylicznych Cerambycidae (fot. J. M. Gutowski)

tylko niektóre z grup Coleoptera, frekwencja i liczebność saproksylicznych chrząszczy ulegają dużym wahaniom w czasie i przestrzeni. Dla uzyskania pełniejszego i bardziej obiektywnego obrazu tego skomplikowanego zagadnienia należałoby takie lub podobne badania wielokrotnie powtórzyć w różnych warunkach geograficznych i edaficznych (glebowych), uwzględniając w szerokim zakresie wiek drzewostanów, stopień naturalności ekosystemu itp., a także obejmując badaniami możliwie pełne spektrum saproksylicznych chrząszczy.

ZAGROŻENIA DLA CHRZĄSZCZY ZWIĄZANYCH Z DREWNIEM

Środowiska życia saproksylicznych Coleoptera należą do najbardziej zagrożonych w

Europie, przede wszystkim z uwagi na ich wyjątkową specyficzność. O ile środowisko

życia dla owadów żerujących na żywych roślinach, np. na liściach, można odtworzyć w ciągu jednego do kilku lat, to miejsce rozwoju niektórych stenotopowych gatunków saproksylicznych kształtuje się czasem nawet przez 200 lat. Szacuje się, że w skali Europy około 40% chrząszczy saproksylicznych jest zagrożonych wyginięciem, a większość pozostałych zmniejsza wielkość swojej populacji (SPEIGHT 1989). Również w Polsce, mimo formalnego istnienia różnych form ochrony, zagrożenia dla omawianej grupy organizmów są znaczące. Dotyczą one zwłaszcza gatunków stenotopowych, a także organizmów uzależnionych od obecności specyficznych środowisk, np. grubowymiarowego martwego drewna, którego w większości lasów Europy niemal zupełnie brak (ØKLAND i współaut. 1996, GUTOWSKI i BUCHHOLZ 2000).

Podstawowym warunkiem niezbędnym dla istnienia zagrożonych gatunków organizmów saproksylicznych jest zachowanie czasowej i przestrzennej ciągłości bazy żerowej (zdolności migracyjne wielu gatunków są bardzo małe) (NILSSON i BARANOWSKI 1997, SCHIEGG 2000). Badania wykazały, że np. ginący gatunek z rodziny poświętnikowatych – pachnica dębowa (*Osmoderma eremita*) – rozwijająca się w dziuplach starych drzew, migruje na odległość do 190 m (RANIUS i NILSSON 1997). Wiele gatunków występuje w Polsce na nielicznych stanowiskach albo mają pojedyncze ostoje w naszym kraju (niekiedy są to jedyne stanowiska w Europie, a nawet na świecie), stąd też kwestia utrzymania ciągłości odpowiednich środowisk jest bardzo ważna. Przyjmuje się, że dopiero obszar kilkuset hektarów dla leśnego rezerwatu ściśle jest wystarczający, żeby mogła się realizować w pełni ochrona saproksylicznych owadów. To znaczy, że na takim minimalnym obszarze nie zabraknie nigdy wszystkich faz rozkładu i klas grubości pośród martwych drzew – odpowiednich miejsc dla rozwoju

poszczególnych gatunków, które wykazują duże zróżnicowanie co do wymagań środowiskowych (GUTOWSKI i współaut. 2004).

Najmniej mobilne są chrząszcze związane z dziuplami znajdującymi się w starych dębach, lipach, bukach i innych długowiecznych drzewach. W takich środowiskach często się zdarza, że owady te żyją w niezmiennych warunkach przez kilkadziesiąt, a nawet 100 lat, przez wiele pokoleń nie zmieniając miejsca rozwoju. To przykład ewolucyjnego przystosowania do dawnych, obfitych w dziuplaste drzewa pierwotnych lasów. Niedostatek starych drzew dziuplastych w obecnych lasach gospodarczych, bądź ich duża izolacja powodują, że znaczna część tych organizmów to gatunki bardzo rzadkie i zagrożone wyginięciem. Tak więc, najbardziej zagrożone spośród organizmów saproksylicznych są właśnie te o małej sile dyspersji, żyjące w starych, ale żywych, dziuplastych, nasłonecznionych drzewach rosnących na skrajach lasu, przy drogach lub w rozrzedzonych drzewostanach (NILSSON i BARANOWSKI 1997).

Głównym zagrożeniem dla saproksylicznych Coleoptera w Polsce, jak i w większości krajów Europy, są zabiegi stosowane w ramach gospodarki leśnej (HELIÖVAARA i VÄISÄNEN 1984; EHNSTRÖM 1987, NIEMELÄ 1997, GROVE 2002, VALLAURI i współaut. 2002, GUTOWSKI i współaut. 2004). Podstawowym kanonem w praktyce leśnictwa jest utrzymanie dobrego stanu sanitarnego lasu. Pojęcie „stanu sanitarnego lasu” sprowadza się w leśnictwie do troski o zdrowotność drzew tworzących drzewostan. Utrzymywanie dobrego stanu sanitarnego drzewostanów wymaga usuwania drzew osłabionych, zasiedlonych przez owady i inne organizmy saproksyliczne. Wiedzie to do ograniczenia różnorodności biologicznej, co z kolei zmniejsza zdolności homeostatyczne ekosystemu (GUTOWSKI i współaut. 2004).

OCHRONA

Ochrona saproksylicznych chrząszczy realizowana jest w różnorodny sposób. Niektóre gatunki objęte są ochroną indywidualną, tj. wpisane są na listę zwierząt chronionych. Według aktualnego rozporządzenia (ROZPORZĄDZENIE... 2004), w Polsce ochroną objęte są 74 gatunki chrząszczy, z tego około 60 saproksylicznych. Innym rodzajem troski m.in.

o te gatunki jest ochrona obszarowa, zabezpieczająca przed zniszczeniem i przekształceniami wybrane, najcenniejsze przyrodniczo fragmenty naszego kraju. W odniesieniu do saproksylicznych Coleoptera znaczenie mogą mieć parki narodowe, rezerwaty przyrody, obszary Natura 2000, parki krajobrazowe i użytki ekologiczne.

Autorzy zajmujący się tym problemem podają różne, najczęściej dość zbieżne postulaty dotyczące gospodarki leśnej oraz realizacji ochrony w ramach parków narodowych, rezerwatów przyrody, obszarów Natura 2000, itp. Generalna konkluzja jest taka, że dla ochrony saproksylicznych chrząszczy najskuteczniejsza jest ochrona ich środowisk, a więc lasów o naturalnym charakterze, z dużym udziałem martwych stojących i leżących drzew. Z badań przeprowadzonych w południowej Norwegii (ØKLAND i współaut. 1996) wynika, że w lesie, w którym jest poniżej 23 m³/ha martwego drewna oraz mniej niż 4–7 martwych drzew o dużej średnicy zanikają niektóre stenotopowe gatunki chrząszczy. Uważa się, że aby poszerzyć bazę pokarmową dla saproksylicznych chrząszczy w europejskich lasach gospodarczych należałoby zwiększyć ilość martwego drewna z obecnych 1–3 m³/ha przynajmniej do 5–10 m³/ha, a optymalną ilością byłoby 15–30 m³/ha (AMMER 1991). Według KNYSKA i PAWLACZYKA (2005) odpowiednia ilość to powyżej 30 m³/ha, a wg HAASE i współaut. (1998) – 40 m³/ha. Dla warunków Francji, VALLAURI i współaut. (2002) rekomendują pozostawianie w lesie 15 m³/ha martwego drewna, w tym 2 złomy i 2 wykroty drzew o średnicy większej niż 40 cm.

Powtarza się również postulat, aby wśród pozostawianego drewna były zwłaszcza sto-

jące pnie i leżące kłody o średnicy większej niż 20 cm, a najlepiej powyżej 40 cm, które mają kluczowe znaczenie dla możliwości rozwoju szeregu stenotopowych gatunków (AMMER 1991, VALLAURI i współaut. 2002, GUTOWSKI i współaut. 2004). Niektórzy formułują te dezyderaty operując liczbą drzew i zalecają pozostawianie w lesie na 1 hektarze np. 6–8 martwych drzew stojących i 4–5 sztuk drzew leżących (BARSZCZ 1999). BÜTLER i SCHLAEFFER (2001) postulują pozostawianie w drzewostanach świerkowych co najmniej 14 drzew o średnicy większej od 20 cm. World Wildlife Fund apeluje do europejskich rządów i właścicieli lasów o zwiększenie do 20–30 m³/ha ilości martwego drewna do roku 2030 (DUDLEY i VALLAURI 2004).

Wśród chrząszczy saproksylicznych jest bardzo wiele monofagów, zależnych w swym rozwoju tylko od jednego gatunku czy rodzaju drzewa. Stąd też ważne jest, by w lesie obecne było drewno wszystkich naturalnie występujących w danym regionie i środowisku gatunków.

W tych krajach czy regionach, gdzie wiele gatunków saproksylicznych zbliża się do krawędzi wymarcia, bądź już wyginęło, proponuje się aktywne działania zmierzające do ich przywrócenia, poprzez reintrodukcję i odtwarzanie odpowiednich mikrobiotopów (GROVE 2002, GUTOWSKI i współaut. 2004).

SAPROXYLIC BEETLES

Summary

The term "saproxylic beetles" refers to coleopterans directly or indirectly associated with dead wood (Table 1). There are approximately 1,500 species of saproxylic beetles in Europe. The present paper reviews this grouping on the basis of literature data and research by the author, with examples of great species diversity in different geographical regions and a discussion of the morphology, taxonomy and biology of these beetles, including life-cycle span (usually ranging from one to several years) and changes in the sex index in populations of selected species in relation to environmental factors. The feeding modes of various saproxylic beetles are presented together with their division into ecological groups, highlighting the particular importance for saproxylic beetles of continuous presence in the habitat of adequate quantity of thick, standing or lying dead trees as well trees with hollows. The paper points to natural forests, e.g. Białowieża Primeval Forest, as the habitat where the largest number of species of saproxylic beetles occur, at the same time noting that representatives of this grouping are also found in big cities.

The paper discusses interactions between sap-

roxylic Coleoptera and other groups of living organisms that are very important for the well-being of ecosystems and for economy: mites, nematodes, bacteria and fungi, with particular attention given to the last group. The beetles carry these organisms from tree to tree and from shrub to shrub, helping to disseminate them in the habitat. Fungi also constitute food for a number of beetle species, and, alongside bacteria, are unique in their role as endosymbionts of some Coleoptera, enabling the latter to digest otherwise poorly assimilable cellulose. The Polish saproxylic beetles include about 500 mycetophiles.

The topic of wood pests and Polish studies of *Hylotrupes bajulus* and *Ips typographus* are discussed at some length. The role of this group of insects in ecosystems is discussed, and their importance for decomposition of organic matter (wood) is emphasised.

Threats to saproxylic beetles are also discussed, with forest management practices regarded as the most important threat both in the past and, frequently, at present, since forest management leads to homogenisation and rejuvenation of forest stands and prevents the accumulation of dead wood in for-

ests. Existing and proposed forms of protection of saproxylic beetle species, as many as about 40% of which are threatened with extinction, are also discussed. It is concluded that, alongside the establish-

ment of protected areas (national parks and nature reserves), the most important protective measure is to increase the amount of dead wood in managed forests to about 20–30 m³/ha.

LITERATURA

- ALEKSANDROWICZ O. R., 2005. *Biegaczowate (Carabidae)*. [W:] *Fauna Polski – charakterystyka i wykaz gatunków*. Tom I. BOGDANOWICZ W., CHUDZIČKA E., PILIPIUK I., SKIBIŃSKA E. (red.). MiZ PAN, Warszawa, 2004, 28–31, 32–42.
- ALEKSANDROWICZ O. R., JADWISZCZAK A. S., 2001. *W dziupli starego drzewa*. Notatki Ent. 2, 39–40.
- AMMAN G. D., RASMUSSEN L. A., 1974. *A comparison of radiographic and barkremoval methods for sampling of mountain pine beetle populations*. USDA Forest Service, Research Paper INT 151, 1–11.
- AMMAN G. D., PACE V. E., 1976. *Optimum egg gallery densities for the mountain pine beetle in relation to lodgepole pine phloem thickness*. USDA Forest Service, Research Note, INT 209, 1–8.
- AMMER U., 1991. *Konsequenzen aus den Ergebnissen der Totholzforstung für die forstliche Praxis*. Forstw. Cbl. 110, 149–157.
- BALAŻY S., KIELCZEWSKI B., 1965. *Tarsonemoides gaebleri Schaarschmidt (Acari, Tarsonemidae) – jajożerny roztoc w żerowiskach kornika drukarza Ips typographus (L.)*. Pol. Pismo Ent. B, 7–18.
- BANASZKIEWICZ P., 1986. *Występowanie Rhopalopus macropus Germ. (Coleoptera, Cerambycidae) w sadzie na terenie Warszawy*. Przegl. Zool. 30, 319–320.
- BARSCZ A., 1999. *Użytkowanie surowców leśnych, a zagrożenia różnorodności biologicznej (I)*. Las Polski 22, 6–7.
- BILCZYŃSKI S., 1963. *Szkodniki wtórne drzew iglastych*. PWRiL, Warszawa.
- BOROWIEC L., 1996. *Mordellidae – miastkowate (Insecta: Coleoptera)*. Fauna Polski 18, 1–191.
- BOROWIEC L., KUBISZ D., 1999. *A faunistic review of Polish Mordellidae (Coleoptera: Tenebrionidae)*. Pol. Pismo Ent. 68, 283–317.
- BOROWSKI J., 1993. *Kambiofagi i ksylofagi projektowanego rezerwatu „Szarpa Ursynowska” w Warszawie*. Parki Nar. Rez. Przyr. 12, 69–80.
- BOROWSKI J., 1998. *New data on the distribution of Oriental spider beetles, with a description of five new species (Coleoptera: Ptinidae)*. Genus 8, 685–700.
- BOROWSKI J., 2000. *Africogenius gen. nov. for Trigonogenius particularis Pic (Coleoptera, Ptinidae)*. Ann. Warsaw Agricult. Univ.-SGGW, For. Wood Technol. 50, 57–61.
- BOROWSKI J., 2001. *Próba waloryzacji Puszczy Białowieskiej na podstawie chrząszczy (Coleoptera) związanych z nadrzewnymi grzybami*. [W:] *Próba szacunkowej waloryzacji lasów Puszczy Białowieskiej metodą zooindykacyjną*. SZUJECKI A. (red.). Wyd. SGGW, Warszawa, 287–317.
- BOROWSKI J., BYK A., ŁĘGOWSKI D., 2005a. *Interesujące chrząszcze (Coleoptera) odłowione w Starej Brdzie Piłskiej na Pojezierzu Pomorskim*. Wiad. Ent. 24, 43–44.
- BOROWSKI J., BYK A., ŁĘGOWSKI D., 2005b. *Lathridius pseudominutus (Strand) – chrząszcz nowy dla fauny Polski oraz inne interesujące chrząszcze (Coleoptera), odłowione w okolicach Kwisna na Pojezierzu Pomorskim*. Wiad. Ent. 24, 44–45.
- BRAUNS A., 1975. *Owady leśne*. PWRiL, Warszawa.
- BRZESKI M., 1997. *Niczenie w drewnie sosnowym*. Las Polski 1, 6.
- BRZESKI M. W., BRZESKI J., 1997. *Survey of Bursaphelenchus (Nematoda: Aphelenchoididae) species in pine wood of Poland*. Fragm. Faun. 40, 103–109.
- BUCHHOLZ L., BURAKOWSKI B., 1989. *Isorhipis marmottani (Bonvouloir, 1871) (Coleoptera, Eucnemidae) – nowy dla fauny Polski przedstawiciel goleńczykowatych*. Przegl. Zool. 33, 89–95.
- BUCHHOLZ L., OSSOWSKA M., 1995. *Entomofauna martwego drewna – jej biocenotyczne znaczenie w środowisku leśnym oraz możliwości i problemy ochrony*. Przegl. Przyr. 6, 93–105.
- BUCHHOLZ L., OSSOWSKA M., 1998. *Charakterystyka zgrupowań Elateroidea (Insecta: Coleoptera) w naturalnych i przekształconych gospodarką leśną grądach Puszczy Białowieskiej*. Parki Nar. Rez. Przyr. 17, 13–29.
- BUNALSKI M., 2003. *Chrząszcze z nadrodziny żuków (Coleoptera: Scarabaeoidea) Karkonoszy*. Roczn. Nauk. Pol. Tow. Ochr. Przyr. „Salamandra” 7, 135–143.
- BURAKOWSKI B., 1962. *Obserwacje biologiczno-morfologiczne nad Pytho koluwensis C. Sahlb. (Coleoptera, Pythidae) w Polsce*. Fragm. Faunist. 10, 173–204.
- BURAKOWSKI B., 1973. *Immature stages and biology of Drapetes biguttatus (Piller) (Coleoptera, Lisosomidae)*. Ann. Zool. 30, 335–347.
- BURAKOWSKI B., 1975. *Descriptions of larva and pupa of Rhysodes sulcatus (F.) (Coleoptera, Rhysodidae) and notes on the bionomy of this species*. Ann. Zool. 32, 271–287.
- BURAKOWSKI B., 1988. *Notes on the biology of Xylobanellus erythropterus (Baudi a Selve) (Coleoptera, Lycidae), with description of the immature stages*. Pol. Pismo Ent. 58, 575–585.
- BURAKOWSKI B., 1990. *Lopheros lineatus (Gorham) – a species new to the Central European fauna (Coleoptera, Lycidae), with a description of the immature stages*. Pol. Pismo Ent. 59, 719–729.
- BURAKOWSKI B., 1995. *Biology and life-history of Mycetoma suturale (Panzer) (Coleoptera: Melandryidae), with a redescription of the adult*. [W:] *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. PAKALUK J., ŚLIPIŃSKI S. A. (red.). Muz. Inst. Zool. PAN, Warszawa, 491–502.
- BURAKOWSKI B., 1997 (1996). *Uwagi i spostrzeżenia dotyczące chrząszczy (Coleoptera) żyjących w próchnowiskach*. Wiad. Ent. 14, 197–206.
- BURAKOWSKI B., NOWAKOWSKI E., 1981. *Longicornes (Coleoptera, Cerambycidae) of Warsaw and Mazovia*. Memorab. Zool. 34, 199–218.
- BURAKOWSKI B., ŚLIWIŃSKI Z., 1981. *Trzy nowe gatunki chrząszczy (Coleoptera) dla fauny Polski*. Przegl. Zool. 25, 107–119.
- BURAKOWSKI B., LUNIAK M., 1982. *Świat zwierząt*. [W:] *Las Bielański w Warszawie rezerwat przyrody*. PWN, Warszawa, 179–261.
- BURAKOWSKI B., MROCZKOWSKI M., STEFAŃSKA J., 1971–2000. *Chrząszcze Coleoptera*. Katalog fauny Polski XXIII, tomy 1–22.
- BÜTLER R., SCHLAEPFER R., 2001. *Three-toed woodpeckers as an alternative to bark beetle control*

- traps? [W:] *International Woodpecker Symposium*. PECHACEK P., D'OLEIRE-OLTMANS W. (red.). Forschungsbericht 48. Nationalpark Berchtesgaden, Berchtesgaden, 13–26.
- BYK A., 2001. *Próba waloryzacji drzewostanów starszych klas wieku Puszczy Białowieskiej na podstawie struktury zgrupowań chrząszczy (Coleoptera) związanych z rozkładającym się drewnem pni martwych drzew stojących i dziupli*. [W:] *Próba szacunkowej waloryzacji lasów Puszczy Białowieskiej metodą zooindykacyjną*. SZUJECKI A. (red.). Wyd. SGGW, Warszawa, 333–367.
- BYK A., BYK S., 2004. *Chrząszcze saproksylofilne próchnowisk rezerwatu „Dęby w Krukach Pastęckich”*. Parki Nar. Rez. Przyr. 23, 555–580.
- CAPECKI Z., 1969. *Owady uszkadzające drewno buka zwyczajnego (Fagus sylvatica L.) na obszarze jego naturalnego zasięgu w Polsce*. Prace Inst. Bad. Leśn. 367, 3–166.
- CAPECKI Z., 1976. *Badania nad występowaniem szkodników wtórnych niszczących drewno i ich pasożytów na surowcu składowanym w górach*. Prace Inst. Bad. Leśn. 515, 3–26.
- CHRISTIANSEN E., 1985. *Ceratocystis polonica inoculated in Norway spruce: blue-staining in relation to inoculum density, resinosis and tree growth*. Eur. J. For. Pathol. 15, 160–167.
- 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*. Can. J. For. Res. 16, 78–83.
- CHUDZICKA E., SKIBIŃSKA E., 2003. *Różnorodność gatunkowa – zwierzęta*. [W:] *Różnorodność biologiczna Polski*. ANDRZEJEWSKI R. i WEIGLE A. (red.). Nar. Fund. Ochr. Srod., Warszawa, 93–138.
- COLE W. E., 1973. *Crowding effects among single-age larvae of the mountain pine beetle, Dendroctonus ponderosae (Coleoptera: Scolytidae)*. Envir. Ent. 2, 285–293.
- CROWSON R. A., 1986. *The biology of the Coleoptera*. Academic Press, London.
- DAJOZ R., 2000. *Insects and forests. The role and diversity of insects in the forest environment*. Editions Tec & Doc, Paris.
- DIETZE R., 2004. *Zum Vorkommen von xylobionten Coleopteren an Aesculus hippocastanum im Stadtgebiet von Halle/S. (Col.)*. Ent. Nachr. Berichte 48, 3–4, 185–190.
- DOMINIK J., 1952. *Spuszczel szkodnik techniczny drewna*. PWRiL, Warszawa.
- DOMINIK J., 1962. *Badania nad rozprzestrzenieniem spuszczela (Hylotrupes bajulus L.) na terenie Polski wschodniej i nad niektórymi czynnikami sprzyjającymi jego występowaniu*. Folia Forest. Pol. B, 4, 179–226.
- DOMINIK J., 1964a. *Z badań nad przyczynami dwóch form żerowisk u spuszczela (Hylotrupes bajulus L.)*. Sylwan 108, 47–52.
- DOMINIK J., 1964b. *Z obserwacji nad biologią i występowaniem w lasach Polski wschodniej kołatków (Anobiidae, Col.) niszczących drewno*. Sylwan 108, 35–38.
- DOMINIK J., 1966. *Badania podatności drewna niektórych gatunków drzew obcego pochodzenia na żer spuszczela (Hylotrupes bajulus L.)*. Folia Forest. Pol. B, 129–134.
- DOMINIK J., 1972. *Wyniki doświadczeń nad toksycznością kalafonii względem larw spuszczela (Hylotrupes bajulus L.)*. Zesz. Nauk. SGGW, Leśn. 17, 75–78.
- DOMINIK J., STARZYK J. R., 2004. *Owady uszkadzające drewno*. PWRiL, Warszawa.
- DOMINIK J., STARZYK J. R., KINELSKI S., DZWONKOWSKI R., 1998. *Atlas owadów uszkadzających drewno*. Multico, Oficyna Wyd., Warszawa.
- DUDLEY N., VALLAURI D., 2004. *Deadwood – living forests. The importance of veteran trees and deadwood to biodiversity*. WWF, Gland, Switzerland.
- EHNSTRÖM B., 1987. *Hotosaker för den svenska skalbaggsfaunan*. Ent. Medd. 55, 175–177.
- ESCHERICH K., 1923. *Die Forstinsekten Mitteleuropas*. P. Parey, Berlin.
- EVANS W. G., 1966. *Morphology of the infrared sense organs of Melanophila acuminata*. Ann. Ent. Soc. America 59, 873–877.
- FRANC V., 1997. *Mycetophilous beetles (Coleoptera mycetophila) – indicators of well preserved ecosystems*. Biologia, Bratislava 52, 181–186.
- GÓRSKI P., 2005. *Kózkowate (Coleoptera: Cerambycidae) Warszawy*. Kulon 2004, 185–200.
- GRJUNTAL' S. JU., 2000. *Osobennosti zimovki zhuzhelic (Coleoptera, Carabidae) v lesnykh ehkossistemakh Russkoj ravniny*. Izv. AN. Ser. Biol. 3, 355–360.
- GROCHOLSKI J., MICHALSKI J., NOWAK W., 1976. *Notes on the intraspecific variation and sexual dimorphism of some Palearctic species in the genus Hylastes Er. (Col., Scolytidae)*. Acta Zool. Cracov. 21, 553–584.
- GRODZKI W., 2004. *Some reactions of Ips typographus (L.) (Col.: Scolytidae) to changing breeding conditions in a forest decline area in the Sudeeten Mountains, Poland*. J. Pest. Sci. 77, 43–48.
- GRODZKI W., JAKUŚ R., GAZDA M., 2003. *Patterns of bark beetle occurrence in Norway spruce stands of national parks in Tatra Mts. in Poland and Slovakia*. Anz. Schädlingkunde/J. Pest Science 76, 78–82.
- GROVE S. J., 2001. *Extent and composition of dead wood in Australian lowland tropical rainforest with different management histories*. Forest Ecol. Manage. 154, 35–53.
- GROVE S. J., 2002. *Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests*. Annu. Rev. Ecol. Syst. 33, 1–23.
- GROVE S. J., STORK N. E., 2000. *An inordinate fondness for beetles*. Inver. Taxonomy 14, 733–739.
- GUSEV V. I., RIMSKIJ-KORSAKOV M. N., JACENTKOVSKIJ A. V., SHIPEROVICH V. JA., POLUBOJARINOV I. I., 1961. *Lesnaja ehntomologija*. Goslesbumizdat, Moskva-Leningrad.
- GUTOWSKI J. M., 1986. *Species composition and structure of the communities of longhorn beetles (Col., Cerambycidae) in virgin and managed stands of Tilio-Carpinetum stachyetosum association in the Białowieża Forest (NE Poland)*. Zeitschr. Angew. Ent. 102, 380–391.
- GUTOWSKI J. M., 1988a. *Studies on morphology, biology, ecology and distribution of Leioderus kolari REDTB. (Coleoptera, Cerambycidae)*. Pol. Pismo Ent. 58, 309–357.
- GUTOWSKI J. M., 1988b. *Bogatkowate (Buprestidae) – mało znane owady naszych lasów*. Las Polski 5, 9–11.
- GUTOWSKI J. M., 1995. *Kózkowate (Coleoptera: Cerambycidae) wschodniej części Polski*. Prace Inst. Bad. Leśn. A, 1–190.
- GUTOWSKI J. M., 2002. *Problem ochrony ekosystemów leśnych a gradacje kornika drukarza – wprowadzenie*. Prace Inst. Bad. Leśn. A, 5–15.
- GUTOWSKI J. M. 2004a. *Buprestis splendens Fabricius, 1775. Bogatek uspaniały*. [W:] *Gatunki zwierząt (z wyjątkiem ptaków). Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny. Tom 6*. ADAMSKI P., BARTEL R., BERSZYŃSKI A., KEPEL A., WITKOWSKI Z. (red.). Min. Środowiska, Warszawa, 71–74.

- GUTOWSKI J. M., 2004b. Kornik drukarz – gatunek kluczowy. *Parki Nar.* 1, 13–15.
- GUTOWSKI J. M., 2004c. *Nothorhina punctata* (Fabricius, 1798). [W:] *Polska czerwona księga zwierząt. Bezkręgowce*. GŁOWACIŃSKI Z., NOWACKI J. (red.). Inst. Ochr. Przyr. PAN, Kraków, Akademia Rolnicza, Poznań, 144–145.
- GUTOWSKI J. M., 2005 (2004). *Kózkowate (Cerambycidae)*. [W:] *Fauna Polski – charakterystyka i wykaz gatunków. Tom I*. BOGDANOWICZ W., CHUDZIŃSKA E., PILIPIUK I., SKIBIŃSKA E. (red.). MiZ PAN, Warszawa, 49–53, 73–76.
- GUTOWSKI J. M., ŁUGOWOJ J., 1984. *Immature stages of Dicerca (Dicerca) alni (Fischer) (Coleoptera, Buprestidae)*. *Pol. Pismo Ent.* 54, 1, 131–143.
- GUTOWSKI J. M., KRÓLIK R., 1996. *A review of the morphology, distribution and biology of Palaearctic species of the genus Phaenops Dej. (Coleoptera: Buprestidae)*. *Crystal, Ser. Zool.* 3, 1–88.
- GUTOWSKI J. M., BUCHHOLZ L., 2000. *Owady leśne – zagrożenia i propozycje ochrony*. *Wiad. Ent.* 18, Suppl. 2, 43–72.
- GUTOWSKI J. M., ŁUGOWOJ J., 2000. *Buprestidae (Coleoptera) of the Białowieża Primeval Forest*. *Pol. Pismo Ent.* 69, 279–318.
- GUTOWSKI J. M., JAROSZEWICZ B., 2004. *Puszcza Białowieża jako ostoja europejskiej fauny owadów*. *Wiad. Ent.* 23, Suppl. 2, 67–87.
- GUTOWSKI J. M., KRÓLIK R., PARTYKA M., 1992. *Studia nad biologią, występowaniem i znaczeniem gospodarczym w Polsce bogatków z rodzaju Phaenops Dejean (Coleoptera: Buprestidae)*. *Prace Inst. Bad. Leśn.* 736, 3–79.
- GUTOWSKI J. M. (red.), BOBIEC A., PAWLACZYK P., ZUB K., 2004. *Drugie życie drzewa*. WWF Polska, Warszawa – Hajnówka.
- HAASE V., TOPP W., ZACH P., 1998. *Eichen-Totholz im Wirtschaftswald als Lebensraum für xylobionte Insekten*. *Z. Ökologie u. Naturschutz* 7, 137–153.
- HAMMOND P. M., 1996. *Practical approaches to the estimation of the extent of the biodiversity in speciose groups*. [W:] *Biodiversity: measurement and evaluation*. HAWKSWORTH D. L. (red.), Chapman and Hall, London, 119–136.
- HARZ B., TOPP W., 1999. *Totholz im Wirtschaftswald: eine Gefahrenquelle zur Massenvermehrung von Schadinsekten?* *Forstw. Cbl.* 118, 302–313.
- HELIÖVAARA K., VÄISÄNEN R., 1984. *Effect of modern forestry on the northwestern European forest invertebrates: a synthesis*. *Acta Forest. Fenn.* 189, 1–32.
- HILSZCZAŃSKI J., BYSTROWSKI C., 2005. *Aegomorphus wojtylai, a new species from Poland, with a key to European species of Aegomorphus Haldeman (Coleoptera: Cerambycidae)*. *Genus* 16, 201–207.
- HOFFMANN A., HERING D., 2000. *Wood-associated macroinvertebrate fauna in Central European streams*. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 85, 25–48.
- HOLYŃSKI R., 1980. *Szentendreyia gen. n. a new genus of Oriental Buprestidae (Coleoptera)*. *Folia Ent. Hung.* 41, 273–277.
- HOLYŃSKI R., 1993. *A reassessment of the internal classification of the Buprestidae Leach (Coleoptera)*. *Crystal, Ser. Zool.* 1, 1–42.
- JALOSZYŃSKI P., 2004. *Revision of scydmaenid beetles of the genus Syndicus Motschulsky (Coleoptera, Scydmaenidae)*. *Nat. Sci. Mus. Monogr.* 25, Nat. Sci. Mus., Tokyo.
- JANKOWIAK R., 2004. *Interakcje między owadami kambiofagicznymi, grzybami i rośliną*. *Kosmos* 53, 39–50.
- JØRUM P., HWASS M., 2003. *Når bladene falder-nogle følger af elmesygen for den danske billefauna (Coleoptera)*. *Ent. Meddr.* 71, 3–32.
- KARNKOWSKI W., 2003. *Węgorok sosnowiec nadal groźny*. *Las Polski* 7, 14–15.
- KARPIŃSKI J. J., 1933. *Fauna korników puszczy Białowieżskiej na tle występujących w puszczy typów drzewostanów*. *Rozp. Spraw. Zakł. Dośw. Lasów Państw. A.* 1–68.
- KARPIŃSKI J. J., 1935. *Przyczyny ograniczające rozmnażanie się korników drukarzy (Ips typographus L. i Ips duplicatus Sahlb.) w lesie pierwotnym*. *Rozpr. Spraw. Inst. Bad. Lasów Państw. A.* 1–86.
- KARPIŃSKI J. J., STRAWIŃSKI K., 1948. *Korniki ziem Polski*. *Ann. UMCS, C, Suppl.* 4, 1–239.
- KIEŁCZEWSKI B., BAŁAZY S., 1966. *Zagadnienie drapieżnictwa roztoczy (Acarina) na jajach korników (Scolytidae, Coleoptera)*. *Ekol. Pol. B.* 12, 161–163.
- KIEŁCZEWSKI B., SZMIDT A., KADŁUBOWSKI W., 1967. *Entomologia leśna z zarysem akarologii*. PWRiL, Warszawa.
- KILIAN A., BOROWIEC L., 1998. *Revision of Polish species of the genus Agathidium Panzer, 1797 (Coleoptera: Leiodontidae)*. *Pol. Pismo Ent.* 67, 65–102.
- KINELSKI S., SZUJECKI A., 1959. *Materiały do poznania chrząszczy (Coleoptera) fauny krajowej*. *Pol. Pismo Ent.* 29, 215–250.
- KLEJDYSZ T., KUBISZ D., 2003. *Chrząszcze (Coleoptera) związane z grzybami nadrzewnymi Puszczy Niepołomickiej (Kotlina Sandomierska)*. *Rocz. Nauk. Pol. Tow. Ochr. Przyr. „Salamandra”* 7, 145–166.
- KNYSAK R., PAWLACZYK P., 2005. *Lasy parków narodowych a organizmy związane z martwym drewnem*. *Parki Nar.* 1, 2–8.
- KÖHLER F., 2000. *Totholzkäfer in Naturwaldzellen des nördlichen Rheinlands. Vergleichende Studien zur Totholzkäferfauna Deutschlands und deutschen Naturwaldforschung. Naturwaldzellen Teil VII*. *Schriftenreihe der Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten/Landesamt für Agrarordnung Nordrhein-Westfalen, Recklinghausen* 18, 1–351.
- KOMPANCEV A. V., 1984. *Kompleksy zhestkokrylykh, svjazannye s osnovnymi derevorazrushajushimi gribami v lesakh Kostromskoj oblasti*. [W:] *Zhivotnyj mir juzhnoj tajgi*. „Nauka”, Moskva, 191–196.
- KOMPANCEVA T. V., 1984. *Osobennosti formirovanija kompleksov zhestkokrylykh v duplakh derev’ev v juzhnoj podzone tajgi*. [W:] *Zhivotnyj mir juzhnoj tajgi*. „Nauka”, Moskva, 211–219.
- KONOPKA J., STEPNOWSKA E., 2004. *Drzewa martwe i dziuplaste*. *Przyr. Polska* 6, 24–25.
- KONWERSKI S., 2001. *Cossoninae (Coleoptera: Curculionidae) parku „Cytadela” w Poznaniu*. *Bad. Fizjogr. Pol. Zach., C-Zool.* 48, 41–44.
- KOZŁOWSKI M. W., 2003. *Leśny drobiazg. Pod korą*. *Poznajmy las* 1, 28–29.
- KRAJEWSKI A., 2004. *Wpływ wieku drewna zabytkowego na występowanie spuszczela pospolitego*. *Biul. Inf. Konserw. Dziel Sztuki* 1–2, 20–28.
- KRAJEWSKI A., NAROJEK T., WITOMSKI P., 2005. *The detection of old house larvae in wood by means of X-ray computed tomography*. *Ann. Warsaw Agricult. Univ. –SGGW, Forest. and Wood Technol.* 56, 363–368.
- KRASUCKIJ B. V., 1997. *Zhestkokrylye-micetobionty (Coleoptera) osnovnykh derevorazrushajushchikh gribov podzony srednej tajgi Zapadnoj Sibiri*. *Ehnt. Obozr.* 76, 770–776.
- KRIVOSHEINA N. P., 1991. *Formy vzaimosvazej nasekomukh-ksilobiontov i ksilotrofnykh gribov*.

- Biol. Mosk. O-va Ispyt. Prir., Otd. Biol. 96, 37-47.
- KRÓLIK R., 2002. *Agrilus kutahyanus n. sp. from Turkey (Coleoptera: Buprestidae)*. Genus 13, 25-31.
- KRÓLIK R., NIEHUIS M., 2003. *Agrilus rhoos, a new species from Turkey (Coleoptera: Buprestidae)*. Genus 14, 357-362.
- KUBISZ D., 1990. *Rewizja danych o występowaniu w Polsce gatunków z rodziny Oedemeridae (Coleoptera)*. Wiad. Ent. 9, 71-76.
- KUBISZ D., 1998. *Materiały i uwagi do rozszedlenia w Polsce gatunków z rodziny Scaptiidae (Coleoptera)*. Wiad. Ent. 17, 37-48.
- LAWRENCE J. F., NEWTON A. F., 1995. *Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data family-group names)*. [W:] *Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson*. PAKALUK J., ŚLIPIŃSKI S. A. (red.). Muz. Inst. Zool. PAN, Warszawa, 779-1006.
- LASON A., 1999. *Ocena poznania Brachypteridae i Nitidulidae (Coleoptera) Puszczy Białowieskiej*. Parki Nar. Rez. Przyr. 18, 13-23.
- LIEUTIER F., DAY K. R., BATTISTI A., GRÉGOIRE J. -C., EVANS H. F. (red.), 2004. *Bark and wood boring insects in living trees in Europe, a synthesis*. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht.
- LIK M., BARCZAK T., 2005. *Sezonowa dynamika liczebności chrząszczy z rodziny Ciidae w różnych typach siedlisk leśnych*. Sylwan 149, 54-60.
- LOBINGER G., 1996. *Variations in sex ratio during outbreak of Ips typographus (Col., Scolytidae) in Southern Bavaria*. Anz. Schädl. Pflanz., Umweltschutz 69, 51-53.
- LORENZ J., 2001. *Die Holz- und Pilzkäferfauna in Dresden (Col.)*. Ent. Nachr. Berichte 45, 205-220.
- LUNDBERG S., 1984. *Den brända skogens skalbaggsfauna i Sverige*. Ent. Tidskr. 105, 129-141.
- MAGOWSKI W. L., 2003. *Roztocze z rodziny Tarsoneimidae (Acari: Heterostigmata) żyjące w powiązaniu z chrząszczami podkorowymi (Insecta: Coleoptera)*. Przegl. Zool. 47, 19-33.
- MAZUR A., 2003. *Występowanie Phymatura brevicollis (Kraatz, 1856) (Coleoptera: Staphylinidae) w Karkonoszach i na Przedgórzu Sudeckim*. Przyr. Sudetów Zach. 6, 131-136.
- MAZUR S., 1981. *Histeridae – Gniliakowate (Insecta: Coleoptera)*. Fauna Polski 9, 1-207.
- MAZUR S., 1994. *Szkodniki wtórne drzew iglastych*. Oficyna Edyt. „Wyd. Świat”, Warszawa.
- MAZUR S., 1997. *A world catalogue of the Histeridae (Coleoptera: Histeroidea)*. Genus, Suppl., 1-373.
- MELKE A., SZAFRANIEC S., SZOŁTYŚ H., 1998. *Saproksyliczne kusakowate (Coleoptera, Staphylinidae) rezerwatów przyrody województwa katowickiego*. Natura Siles. Super. 2, 73-79.
- MICHALSKI J. (red.), 1973. *Revision of the Palearctic species of the genus Scolytus Geoffroy (Coleoptera, Scolytidae)*. PWN, Warszawa-Kraków.
- MICHALSKI J., 1984. *Możliwość wykorzystania nicieni (Nematoda) w biologicznym zwalczaniu cetyńca większego Tomicus piniperda L. (Coleoptera, Scolytidae)*. Roczn. Akad. Roln. 20, Poznań, 35-41.
- MICHALSKI J., 1988. *On the occurrence and significance of Nematodes (Nematoda) in the galleries of Tomicus piniperda (L.) (Coleoptera, Scolytidae)*. Bull. Soc. Amis. Sci. Lett. D, 26, 129-137.
- MICHALSKI J., TOMALAK M., 1984. *Zniekształcenia niektórych narządów wewnętrznych Tomicus piniperda L. (Coleoptera, Scolytidae) wywołane przez nicienie (Nematoda)*. Roczn. Akad. Roln. 20, Poznań, 43-49.
- MICHALSKI J., MAZUR A., 1999. *Korniki. Praktyczny przewodnik dla leśników*. Oficyna Edyt. „Wyd. Świat”, Warszawa.
- MIEKOWSKI M., 2004. *Kózkowate Cerambycidae (Coleoptera) Puszczy Kozienickiej*. Kulon 9, 81-116.
- MOKRZYCKI T., 1995. *Nowe stanowiska chrząszczy z rodziny Scolytidae (Coleoptera) w Polsce*. Wiad. Ent. 14, 126.
- MOSER J., PERRY T., SOLHEIN H., 1989. *Ascospores hyperphoretic on mites associated with Ips typographus*. Mycol. Res. 93, 513-517.
- NIEMELÄ J., 1997. *Invertebrates and boreal forest management*. Conserv. Biol. 11, 3, 601-610.
- NILSSON S. G., BARANOWSKI R., 1997. *Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests*. Ecography 20, 491-498.
- NUNBERG M., 1964. *Uszkodzenia drzew i krzewów leśnych wywołane przez owady*. PWN, Warszawa.
- OGURA N., KOSAKA H., 1991. *Biology of tylenchid nematode parasitic on the Japanese pine sawyer, Monochamus alternatus*. Nematologica 37, 455-469.
- ØKLAND B., BAKKE A., HÅGVAR S., KVAMME T., 1996. *What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway*. Biodiv. and Conserv. 5, 75-100.
- OKOŁÓW C., 1970. *Jeśniak czarny (Hylesinus crenatus, Fabr.) jego morfologia, biologia, wrogowie oraz znaczenie gospodarcze*. Fol. Forest. Pol. A, 16, 171-200.
- PAKALUK J., ŚLIPIŃSKI S. A., LAWRENCE J. F., 1994. *Current classification and family-group names in Cucujoidea (Coleoptera)*. Genus 5, 223-268.
- PAWŁOWSKI J., 1961. *Próchnojady blaszkorożne w biocenozie leśnej Polski*. Ekol. Pol. A, 9, 355-437.
- PAWŁOWSKI J., PETRYSAK B., KUBISZ D., SZWAŁKO P., 2000. *Chrząszcze (Coleoptera) Bieszczadów Zachodnich*. Monogr. Bieszczadzkie 8, 9-143.
- PETRYSAK B., 2005 (2004). *Chrząszcze (Coleoptera)*. [W:] *Fauna Polski – charakterystyka i wykaz gatunków*. Tom I. BOGDANOWICZ W., CHUDZIČKA Ę., PILIPIUK I., SKIBIŃSKA E. (red.), MiIZ PAN, Warszawa, 25-27, 45, 90-108.
- PIOTROWSKI W., WOŁK K., 1975. *O biocenotycznej roli martwych drzew w ekosystemach leśnych*. Sylwan 119, 31-35.
- PRZEWOŻNY M., 2005a (2004). *Dzierżonicowate (Dryopidae)*. [W:] *Fauna Polski – charakterystyka i wykaz gatunków*. Tom I. BOGDANOWICZ W., CHUDZIČKA Ę., PILIPIUK I., SKIBIŃSKA E. (red.). MiIZ PAN, Warszawa, 120-121, 134.
- PRZEWOŻNY M., 2005b (2004). *Osuszkowate (Elmidae)*. [W:] *Fauna Polski – charakterystyka i wykaz gatunków*. Tom I. BOGDANOWICZ W., CHUDZIČKA Ę., PILIPIUK I., SKIBIŃSKA E. (red.). MiIZ PAN, Warszawa, 121-122, 134.
- RANIUS T., NILSSON S. G., 1997. *Habitat of Osmoderma eremita Scop. (Coleoptera: Scarabaeidae), a beetle living in hollow trees*. J. Insect Conserv. 1, 193-204.
- RIKHTER A. A., 1952. *Nasekomye zhestkokryle. Zlatki (Buprestidae)*. [W:] *Fauna SSSR*. Izd. Akad. Nauk SSSR, Moskva-Leningrad, 13, 1-234.
- ROZPORZĄDZENIE Ministra Środowiska z dnia 28 września 2004 r. w sprawie gatunków dziko występujących zwierząt objętych ochroną. Dz. U. Nr 220, Poz. 2237.
- RUTA R., 2003. *Rhopalodontus laurencei n. sp. – the first Rhopalodontus species in the Oriental Region (Coleoptera: Tenebrionoidea: Ciidae)*. Genus 14, 363-369.

- RUTA R., MELKE A., 2002. *Chrząszcze (Insecta: Coleoptera) rezerwatu „Kuźnik” koło Piły*. Roczn. Nauk. Pol. Tow. Ochr. Przyr. „Salamandra” 6, 57–101.
- SAFRANYIK L., 1976. *Size- and sex-related emergence, and survival in cold storage of mountain pine beetle adults*. Can. Ent. 108, 209–212.
- SAMUELSSON J., GUSTAFSSON L., INGELÖG T., 1994. *Dying and dead trees, a review of their importance for biodiversity*. Swedish Threatened Species Unit, Uppsala.
- SCHERZINGER W., 1996. *Naturschutz im Wald. Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung*. Ulmer Verlag, Stuttgart.
- SCHIEGG K., 2000. *Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity*. Ecoscience 7, 290–298.
- SCHLYTER F., LUNDGREN U., 1993. *Distribution of bark beetle and its predator within and outside old growth forest reserves: no increase of hazard near reserves*. Scand. J. For. Res. 8, 246–256.
- SCHMITZ H., BLECKMANN H., 1997. *Fine structure and physiology of the infrared receptor of beetles of the genus Melanophila (Coleoptera: Buprestidae)*. Int. J. Insect Morphol. Embryol. 26, 205–215.
- SCHNEIDER Z., 1991. *Atlas uszkodzeń drzew i krzewów powodowanych przez owady i pajęczaki*. II wyd., PWN, Warszawa.
- SIEMASZKO W., 1939. *Zespoły grzybów towarzyszące kornikom polskim*. Planta Pol. 7, 1–54.
- SIERPIŃSKI Z., 1972. *Znaczenie gospodarcze szkodników wtórnych w drzewostanach sosnowych znajdujących się w zasięgu chronicznego działania przemysłu*. Prace Inst. Bad. Leśn. 410, 85–113.
- SKŁODOWSKI J., 2003. *Carabid beetles in tree hole and decaying stumps of the Białowieża Primeval Forest*. Baltic J. Coleopterol. 3, 91–96.
- SMOLEŃSKI M., 2002. *Kusakowate (Coleoptera: Staphylinidae) występujące w żerowiskach kambio- i ksylofagów sosny, świerka i jodły*. Wiad. Ent. 20, 115–129.
- SPEIGHT M. C. D., 1989. *Saproxylic invertebrates and their conservation*. Nature and Environment Ser., Strasbourg, 42, 1–82.
- STARZYK J. R., 1970. *Sichrawa górska – Gaurotes virginea (L.) (Coleoptera, Cerambycidae) wtórny szkodnik świerka pospolitego. Część I. Morfologia, biologia i ekologia*. Acta Agr. Silv., Ser. Silv. 10, 39–96.
- STARZYK J. R., 1988. *Badania nad bionomią i znaczeniem gospodarczym rzemlika plamistego, Saperda scalaris (L.) (Col., Cerambycidae) w Puszczy Niepołomickiej koło Krakowa*. Pol. Pismo Ent. 58, 465–487.
- STARZYK J. R., WITKOWSKI Z., 1981. *Changes of the parameters describing the cambio- and xylophagous insect communities during the secondary succession of the oak-hornbeam association in the Niepołomice Forest near Kraków*. Z. ang. Ent. 91, 525–533.
- STARZYK J. R., LESSAER M., 1984. *Studies on the distribution, morphology, biology and ecology of Pronocera angusta (Kriechb.) (Coleoptera, Cerambycidae)*. Z. ang. Ent. 97, 347–359.
- STARZYK J. R., WITKOWSKI Z., 1986. *Dependence of the sex ratio of cerambycid beetles (Col., Cerambycidae) on the size of their host trees*. Z. ang. Ent. 101, 140–146.
- STROJNY W., 1967. *Kozioróg dębosz, Cerambyx cerdo L. (Cerambycidae) na terenie Polski*. Przegl. Zool. 11, 29–43.
- SZAFRANIEC S., SZOŁTYS H., 1997. *Materiały do poznania występowania chrząszczy (Coleoptera) kambio- i ksylobiontycznych w rezerwach przyrody województwa katowickiego*. Natura Sil. Super. 1, 43–55.
- SZUJECKI A., 1980. *Ekologia owadów leśnych*. PWN, Warszawa.
- SZUJECKI A., 1995. *Entomologia leśna*. Wyd. SGGW, Warszawa, tomy I i II.
- ŚLIPIŃSKI S. A., LAWRENCE J. F., 1999. *Phylogeny and classification of Zopheridae sensu novo (Coleoptera: Tenebrionoidea) with a review of the genera of Zopheridae (excluding Monommatini)*. Ann. Zool. 49, 1–53.
- TARNAWSKI D., 2000. *Elateridae – Sprężkowate (Insecta: Coleoptera). Część I (część ogólna oraz podrodziny: Agrypninae, Negastrinae, Diminae i Athoinae)*. Fauna Polski 21, 1–413.
- TOMALAK M., 1995. *Pasożytnictwo nicieni (Nematoda) w kornikach*. [W:] *Szkodniki wtórne, ich rola i znaczenie w lesie*. Referaty z konferencji naukowej w Puszczykowie 22.IV.1995. Wyd. Aca-rus, Poznań, 107–112.
- TOMASZEWSKA K. W., 2000. *Morphology, phylogeny and classification of adult Endomychidae (Coleoptera: Cucujoidea)*. Ann. Zool. 50, 449–558.
- TRZECIAK A., 2001. *Jaskółki a chrząszcze odbywające rozwój w drewnie*. Wszechświat 102, 273–274.
- TYKARSKI P., KUCHARSKI D., GARBALIŃSKA P., BYK A., 2004. *Porównanie fauny chrząszczy saproksylicznych terenów zurbanizowanych i pierwotnych na przykładzie rezerwatów warszawskich i Puszczy Białowieskiej*. Wiad. Ent. 23 (Suppl. 2), 213–216.
- VALLAURI D., ANDRÉ J., BLONDEL J., 2002. *Le bois mort, un attribut vital de la biodiversité de la forêt naturelle, une lacune des forêts gérées*. Rapport scientifique, WWF, 1–34.
- WANAT M., 1994. *Ryjkowce (Coleoptera: Curculionidae: Anthribidae, Rhinomaceridae, Rhynchitidae, Attelabidae, Apionidae, Curculionidae)* Puszczy Białowieskiej. Pol. Pismo Ent. 63, 37–112.
- WARMKE S., HERING D., 2000. *Composition, micro-distribution and food of the macroinvertebrate fauna inhabiting wood in low-order mountain streams in Central Europe*. Internat. Rev. Hydrobiol. 85, 67–78.
- WĘGRZYNOWICZ P., 2002. *Morphology, phylogeny and classification of the family Erotylidae based on adult characters (Coleoptera: Cucujoidea)*. Genus 13, 435–504.
- WIĄCKOWSKI S., 1957. *Entomofauna pniaków sosnowych w zależności od wieku i rozmiaru pniaka*. Ekol. Pol. A, 13–140.
- WITKOWSKI Z., BORUSIEWICZ K., 1984. *Ecology, energetics and the significance of phytophagous insects in deciduous and coniferous forests*. [W:] *Forest ecosystems in industrial regions. Studies on the cycling of energy, nutrients and pollutants in the Niepołomice Forest, Southern Poland*. GRODZIŃSKI W., WEINER J., MAYCOCK P. F. (red.). Springer-Verlag, Berlin, 103–112.
- WOJTAS J., 2004. *Pniaki i tyłce jodłowe miejscem rozwoju kambio- i ksylofagów w Świętokrzyskim Parku Narodowym*. Parki Nar. Rez. Przyr. 23, 27–35.
- WOŹNIAK A., 2006. *Rzemliki*. Las Polski 1, 17.
- ZIELIŃSKI S., 2002. *Kózkowate*. Monografie przyrodnicze. Wyd. Klubu Przyr., Świebodzin.

