http://dx.doi.org/10.18778/7525-850-9

Ekologia grzebaczowatych
(Hymenoptera, Apoidea, Spheciformes)
odłogów
w Kampinoskim Parku Narodowym

Katarzyna Szczepko

WYDAWNICTWA
UNIWERSYTETU
ŁÓDZKIEGO

Katarzyna Szczepko

Ekologia grzebaczowatych
(Hymenoptera, Apoidea, Spheciformes)
odłogów
w Kampinoskim Parku Narodowym

WYDAWNICTWO
UNIWERSYTETU
ŁÓDZKIEGO

ŁÓDŹ 2013

Katarzyna Szczepko – Zakład Dydaktyki Biologii i Badania Różnorodności Biologicznej
Instytut Biologii i Ochrony Środowiska, Uniwersytet Łódzki, 90-237 Łódź, ul. Banacha 1/3

RECENZENCI
Tadeusz Pawlikowski, *Andrzej Kruk*

SKŁAD I ŁAMANIE
Oficyna Wydawnicza Edytor.org

PROJEKT OKŁADKI
Łukasz Orzechowski

Na okładce wykorzystano zdjęcie *Podalonia hirsuta*
autorstwa Bogdana Wiśniowskiego

© Copyright by Uniwersytet Łódzki, Łódź 2013

Wydane przez Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego
Wydanie I. W.06161.13.0.H

ISBN (wersja drukowana) 978-83-7525-850-9
ISBN (ebook) 978-83-7969-252-1

Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego
90-131 Łódź, ul. Lindleya 8
www.wydawnictwo.uni.lodz.pl
e-mail: ksiegarnia@uni.lodz.pl
tel. (42) 665 58 63, faks (42) 665 58 62

SPIS TREŚCI

1. WSTĘP 9
1.1. Charakterystyka grzebaczowatych 11
1.2. Badania dotyczące grzebaczowatych Polski (i Kampinoskiego Parku Narodowego) 13
1.3. Zakres dotychczasowych badań ekologicznych grzebaczowatych 14
1.4. Wybór terenu badań 15
1.5. Cel badań 16

2. TEREN BADAŃ 19
2.1. Wiadomości ogólne 19
2.2. Położenie 19
2.3. Klimat 20
2.4. Charakterystyka klimatyczna sezonów badań 21
2.5. Ukształtowanie terenu i podłoże geologiczne 24
2.6. Gleby 25
2.7. Wody 25
2.8. Szata roślinna i jej współczesne przemiany 26
2.9. Fauna Kampinoskiego Parku Narodowego 27
2.10. Charakterystyka stanowisk badań 27
2.11. Wykaz stanowisk 28

3. METODY 33
3.1. Opis cech siedliskowych 33
3.2. Pobór prób grzebaczowatych 44
3.3. Identyfikacja gatunków oraz ich cechy biologiczne 45
3.4. Analiza zgrupowań grzebaczowatych i analiza rzadkości gatunków 46
3.5. Statystyczna analiza danych 49

4. WYNIKI 55
4.1. Ogólna charakterystyka zgrupowania grzebaczowatych na odłogach 55
4.1.1. Gatunki nowe dla Kampinoskiego Parku Narodowego i Mazowsza 55
4.1.2. Gatunki zagrożone i rzadkie na odłogach w Kampinoskim Parku Narodowym 55
4.1.3. Struktura dominacji 61
4.1.4. Analiza rzadkości gatunków 63
4.1.5. Preferencje siedliskowe 66
4.1.6. Preferencje gniazdowe 66
4.1.7. Preferencje pokarmowe 66
4.1.8. Elementy zoogeograficzne 68
4.1.9. Fenologia 68
4.1.9.1. Fenologia grup siedliskowych 68
4.1.9.2. Fenologia grup gniazdowych 70

4.1.9.3. Fenologia gatunków kleptopasożytniczych ... 72
4.1.9.4. Gatunki stwierdzone na początku i na końcu badanych sezonów wegetacyjnych ... 72
4.2. Charakterystyka warstwy wyjściowej sztucznej sieci neuronowej Kohonena (SOM) ... 73
4.2.1. Charakterystyka warunków siedliskowych odpowiadających poszczególnym podklasterom SOM ... 75
4.2.1.1. Wiek odłogów i faza sukcesji ... 75
4.2.1.2. Kategorie wilgotności gleb ... 76
4.2.1.3. Liczba siedlisk towarzyszących ... 76
4.2.1.4. Dostępność wolnej powierzchni ... 78
4.2.1.5. Liczba gatunków roślin kwiatowych ... 78
4.2.2. Charakterystyka ilościowa, jakościowa i ekologiczna grzebaczowatych w próbach przypisanych do poszczególnych podklasterów SOM ... 78
4.2.2.1. Liczba i liczebność gatunków ... 78
4.2.2.2. Wskaźniki biocenotyczne *H'*, *J'*, *D*, *C* ... 78
4.2.2.3. Gatunki rzadkie i zagrożone ... 80
4.2.3. Cechy biologii grzebaczowatych ... 81
4.2.3.1. Preferencje siedliskowe ... 81
4.2.3.2. Preferencje gniazdowe ... 81
4.2.3.3. Preferencje troficzne ... 85
4.2.3.4. Gatunki kleptopasożytnicze ... 90
4.2.3.5. Rozmiar ciała ... 91
4.2.3.6. Liczba generacji ... 92
4.3. Podklastery SOM (i odpowiadające im warunki siedliskowe) preferowane przez poszczególne gatunki grzebaczowatych ... 92

5. DYSKUSJA ... 99
5.1. Ogólna charakterystyka zgrupowania grzebaczowatych na odłogach ... 99
5.1.1. Rodzaje grzebaczowatych ... 100
5.1.2. Gatunki nowe dla Kampinoskiego Parku Narodowego, Niziny Mazowieckiej i Polski ... 101
5.1.3. Gatunki rzadkie i zagrożone ... 102
5.1.4. Dominacja ... 102
5.1.5. Analiza rzadkości gatunków ... 103
5.1.6. Grupy siedliskowe, gniazdowe i troficzne ... 104
5.1.7. Elementy zoogeograficzne ... 105
5.1.8. Fenologia grzebaczowatych ... 105
5.2. Porównanie klasterów neuronów wyjściowych SOM ... 108
5.2.1. Warunki siedliskowe odpowiadające poszczególnym podklasterom neuronów wyjściowych SOM oraz charakterystyka grzebaczowatych w tych podklasterach ... 109
5.2.1.1. Wiek i faza sukcesji ... 109
5.2.1.2. Liczba gatunków roślin kwiatowych ... 110
5.2.1.3. Liczba siedlisk towarzyszących (heterogeniczność otoczenia) ... 111
5.2.1.4. Liczba i liczebność gatunków, wskaźniki biocenotyczne *H'*, *J'*, *D*, *C* ... 112
5.2.1.5. Grupy troficzne ... 112
5.2.1.6. Wilgotność gleby oraz dostępność wolnej powierzchni a preferencje siedliskowe i sposób gniazdowania grzebaczowatych ... 113

5.2.1.7. Preferencje siedliskowe ... 116
5.2.1.8. Gatunki kleptopasożytnicze ... 116
5.2.1.9. Rozmiar ciała ... 116
5.2.1.10. Liczba generacji ... 118
5.2.2. Podklastery SOM (i odpowiadające im warunki siedliskowe) preferowane przez poszczególne gatunki grzebaczowatych ... 119
5.2.3. Odłogi i ochrona różnorodności biologicznej ... 125

6. PODSUMOWANIE ... 129

BIBLIOGRAFIA ... 133

WYKAZ TABEL / LIST OF TABLES ... 153

WYKAZ RYCIN / LIST OF FIGURES ... 157

SUMMARY ... 163

PODZIĘKOWANIA ... 165

OD REDAKCJI ... 167

1. WSTĘP

Na skład gatunkowy i strukturę ilościową zgrupowań zwierząt wpływają warunki biotyczne i abiotyczne środowiska (Field i in. 2009). Podstawowe mechanizmy ich wpływu na gatunki w zgrupowaniu realizują się poprzez zmiany w liczebności populacji – z jednej strony spadek liczebności, a nawet wymarcie jednych populacji, zaś z drugiej strony znaczny wzrost liczebności innych populacji wskutek braku czynników ograniczających (Kareiva 1990, Morin 1999). Do czynników określających możliwość trwania populacji na danym terenie należą w szczególności: wartości ekstremalne czynników abiotycznych (w tym temperatury i wilgotności), dostępność pokarmu (roślin, ofiar) oraz oddziaływania międzygatunkowe, przede wszystkim konkurencja, drapieżnictwo i pasożytnictwo (Hanski 1998, Berryman 2001, Bonsall i in. 2002, Amarasekare 2003, Field i in. 2009). Ponieważ wpływ środowiska ożywionego i nieożywionego zmienia się w czasie i w przestrzeni, liczebność poszczególnych populacji, a przez to i struktura zespołów zwierząt, ulega zmianom (Eber i Brandl 1996, Hanski 1998). Tym samym zmiany parametrów populacji oraz zespołów, jak również „dystrybucja" istniejących gatunków pomiędzy siedliska (Holt 1996, Morin 1999) obserwowane są w różnych skalach czasu. W środowiskach niejednorodnych wyróżnia się fragmenty przestrzeni nadające się do zasiedlenia, otoczone terenami, które nie mogą być zasiedlone przez dany gatunek. Utrzymujące się w nich subpopulacje tworzą metapopulację, stanowiącą funkcjonalną całość wskutek migracji osobników pomiędzy subpopulacjami. Poszczególne (sub)populacje na danym terenie, powiązane bezpośrednio lub pośrednio zależnościami troficznymi, tworzą zespół organizmów (Holt 1997, Hanski 1998, Steffan-Dewenter i in. 2002, Holyoak i in. 2005). W środowiskach względnie stałych lub o przewidywalnej zmienności można oczekiwać występowania złożonych, wielogatunkowych zespołów. Z kolei w środowiskach o dużej i nieprzewidywalnej zmienności mogą utrzymać się tylko zespoły odporne na zaburzenia, ale zazwyczaj ubogie pod względem bogactwa gatunkowego (Begon i in. 1999, Morin 1999).

Różnice w warunkach środowiska mają swoje odbicie nie tylko w miarach jakościowych zespołu organizmów (skład gatunkowy), ale również w zmiennych o charakterze ilościowym, w szczególności zaś w strukturze dominacji (Kareiva 1990, Mac Nally i in. 2003). Różnice te dotyczą siedlisk naturalnych, tj. takich, w których przeważają procesy naturalne, oraz siedlisk zmienionych przez człowieka. Należy podkreślić, że w ostatnich dziesięcioleciach to wpływ

człowieka na środowisko w największym stopniu determinuje różnice pomiędzy zespołami organizmów występujących w siedliskach tego samego typu, niejednokrotnie maskując gradienty naturalne (Tscharntke i in. 2005, Kruk 2007b, Penczak i in. 2010). Intensyfikacja użytkowania ziemi wskutek gwałtownego wzrostu populacji ludzkiej powoduje zmiany w strukturze krajobrazu poprzez niszczenie siedlisk naturalnych i seminaturalnych, i w konsekwencji prowadzi do redukcji różnorodności biologicznej (Saunders i in. 1991, Harrison i Bruna 1999, Chamberlain i in. 2000, Weibull i in. 2000, Benton i in. 2002, Steffan-Dewenter 2002, DeFries i in. 2004, Allendorf i Allendorf 2012). Z drugiej jednak strony, rozwijające się od około ośmiu tysięcy lat rolnictwo doprowadziło do powstania różnego rodzaju siedlisk otwartych – pól uprawnych, łąk, pastwisk, muraw itp. (Starkel 1999). Zarówno te siedliska, jak i typowe dla nich zespoły zwierząt trwają jedynie dzięki stosowanym przez człowieka zabiegom, takim jak wykaszanie, wypas i uprawa roli (Fischer i Stöcklin 1997, Webb 1997, Swaay 2002, Knappová i in. 2012). Zaniechanie tych sposobów gospodarowania doprowadza do uruchomienia zmian sukcesyjnych i, w warunkach klimatu umiarkowanego, przekształcania siedlisk otwartych w zbiorowiska leśne (Trojan i in.1994, Starkel 1999); w konsekwencji zagraża to egzystencji gatunków ciepłolubnych, związanych z siedliskami otwartymi (Garcia 1992, Thomas 1993, Fischer i Stöcklin 1997, Webb 1997, Swaay 2002, Knappová i in. 2012).

Politycznej i ekonomicznej transformacji dokonującej się w Polsce po roku 1989 towarzyszyła restrukturyzacja rolnictwa, której efektem ubocznym był wzrost powierzchni nieużytków (Słowińska-Jurkiewicz i in. 1999). Ich areał pod koniec ubiegłego wieku wynosił około 2 mln ha (11% powierzchni użytków rolnych) (Marks i Nowicki 2002). Od momentu wejścia Polski do Unii Europejskiej (tj. od 2004 roku) powierzchnia odłogów nadal się zwiększa. Jest to wynik polityki rolnej, mającej na celu przede wszystkim zapobieganie nadprodukcji żywności i erozji gleby, ale także ochronę różnorodności biologicznej (ENCA 2008).

Wpływ zmian siedliskowych podczas odłogowania na poszczególne grupy zwierząt może być różny (Corbet 1995, Desender i Bosmans 1998, Firbank i in. 2003, Buskirk i Willi 2004, Tscharntke i in. 2011, Meng i in. 2012) i zależy od cech biologicznych gatunków. Grzebaczowate (Spheciformes) są grupą owadów skupiającą głównie gatunki ciepłolubne, związane z różnego typu siedliskami otwartymi (Bohart i Menke 1976, LaSalle i Gauld 1993). Ze względu na złożoną biologię są one uważane za kluczową grupę owadów we wszystkich ekosystemach lądowych (Day 1991, LaSalle i Gauld 1993, Gauld i Bolton 1996). Są także jedną z grup owadów proponowanych jako wskaźnikowa do oceny różnorodności biologicznej (Duelli i Obrist 2003, Hirsch i Wolters 2003, Gayubo i in. 2005, Vieira i in. 2011), spełniają bowiem szereg kryteriów, jakie stawia się grupom mającym służyć jako wskaźniki różnorodności (Pearson 1994, McGeoch 2007, Speight i in. 2008), mianowicie:

– mają dość dobrze poznaną systematykę i biologię (Krombein 1967, Melo 1999, O'Neill 2001, Evans i O'Neill 2007);

– charakteryzują się szerokim rozsiedleniem geograficznym (Bohart i Menke 1976, Gauld i Bolton 1996);

– występują w większości ekosystemów lądowych, w środowiskach naturalnych, seminaturalnych i antropogenicznych, wykorzystując niemal wszystkie stadia sukcesyjne zbiorowisk roślinnych (Bohart i Menke 1976, Gauld i Bolton 1996), jakkolwiek niektóre bardziej wyspecjalizowane gatunki cechuje ograniczone występowanie (McGeoch 2007); mogą być zatem wykorzystywane w bioindykacji opartej zarówno na miarach ilościowych, jak i jakościowych;

– szybko reagują na zmiany siedliskowe – ze względu na krótkie cykle życiowe (Dollfuss 1991, Blösch 2000);

– opracowano skuteczne i reprezentatywne metody służące do oceny ich liczebności (Trojan i in. 1994, Duelli i in. 1998, Tscharntke i in. 1998, Gayubo i in. 2005, Campbell i Hanula 2007).

1.1. Charakterystyka grzebaczowatych

Grzebaczowate wykazują dużą zmienność morfologiczną (Evans i O'Neill 2007). W obrębie tej nadrodziny rozmiary przedstawicieli poszczególnych gatunków wahają się od 3-4 mm (np. gatunki z rodzajów *Diodontus* Curt., *Pemphredon* Latr., *Polemistus* Sauss.) do 20-25 mm (np. rodzaje *Ammophila* Kirby, *Podalonia* Fern., *Bembix* Fabr.) (Dollfuss 1991). Spheciformes charakteryzują się również złożonymi wymaganiami życiowymi (Gauld i Bolton 1996, O'Neill 2001). Jako postaci dorosłe odżywiają się nektarem i pyłkiem kwiatowym oraz spadzią mszyc (Noskiewicz i Puławski 1960, Blösch 2000); czasami samice zjadają część pokarmu łowionego dla larw, jak np. taszczyn pszczeli *Philanthus triangulum* (Głowacki 1953). Larwy grzebaczowatych są entomofagami, odżywiają się stawonogami – pająkami (Araneae) i owadami z różnych rzędów: Blattodea, Coleoptera, Diptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Orthoptera, Psocoptera, Thysanoptera i Trichoptera (Dylewska i Wiśniowski 2003). Większość rodzajów należących do Spheciformes jest związana troficznie z jednym rzędem owadów (Bohart i Menke 1976, O'Neill 2001, Evans i O'Neill 2007). Wyjątkami są np. rodzaje *Crossocerus* Lep. et Brull. i *Lindenius* Lep. et Brull., polujące na owady z dwóch albo trzech rzędów (*Crossocerus* – Diptera i Hemiptera, *Lindenius* – Diptera, Hymenoptera i Hemiptera) (Oehlke 1970, Lomholdt 1975, Blösch 2000). Samice Spheciformes budują gniazda, zaopatrując je w pokarm niezbędny do rozwoju larw. Zróżnicowane są również preferencje dotyczące sposobu gniazdowania (Gauld i Bolton 1996, O'Neill 2001). Gniazda budowane są zarówno w ziemi, jak i w drewnie, w pustych łodygach roślin, a w przypadku niektórych gatunków

są lepione z gliny (Evans i O'Neil 2007). U większości gatunków samica zaopatruje gniazdo w pokarm tylko raz, przed zamknięciem komórki; w przypadku rodzajów *Ammophila* i *Bembix* samice uzupełniają pokarm wraz z rozwojem larw/y (Dylewska i Wiśniowski 2003). Rodzaj *Nysson* Latr. skupia gatunki będące pasożytami gniazdowymi (kleptopasożytami) innych grzebaczowatych, należących do rodzajów *Harpactus* Shuck., *Gorytes* Latr. i *Argogorytes* Ashm. (Gauld i Bolton 1996). Gatunki kleptopasożytnicze składają jaja do gniazd innych grzebaczowatych, a ich larwy wykorzystują zapasy pokarmowe zgromadzone dla potomstwa przez gospodarza (O'Neill 2001).

Spheciformes zasiedlają różnorodne siedliska, przy czym większość gatunków preferuje tereny otwarte, ciepłe, nasłonecznione i w miarę suche, obfitujące w roślinność miododajną (Bohart i Menke 1976, LaSalle i Gauld 1993, Blösch 2000, O'Neill 2001, Evans i O'Neill 2007). Wiele rodzajów grzebaczowatych wykazuje wyraźne preferencje w stosunku do typu siedliska, np. gatunki z rodzaju *Bembecinus* Costa i *Tachysphex* Kohl spotkać można w ciepłych siedliskach otwartych, w których zakładają gniazda, wykopując je w luźnym podłożu. Gatunki należące do rodzaju *Trypoxylon* Latr. związane są przede wszystkim z siedliskami leśnymi i zadrzewieniami – gnieżdżą się w martwym drewnie bądź w pędach roślin; mogą być również bardzo liczne na ścianach drewnianych budynków (Oehlke 1970, Lomholdt 1975, Blösch 2000). Niektóre gatunki, jak np. *Mellinus arvensis*, mają szeroką tolerancję środowiskową i można je spotkać zarówno w siedliskach otwartych, jak i w siedliskach leśnych (Schmid-Egger i in. 1995, Blösch 2000).

Te drapieżne żądłówki, tj. grzebaczowate, są grupą owadów o bardzo dużym znaczeniu, tak w ekosystemach naturalnych, jak i półnaturalnych. Wpływają ograniczająco na populacje różnych szkodliwych bezkręgowców (Gulmahamad 1997, Gayubo i in. 2005, Vieira i in. 2011), głównie mszyc i innych fitofagicznych pluskwiaków, muchówek, a także roślinarek i motyli (Tscharntke i in. 1998, O'Neill 2001). Biorąc pod uwagę ich tryb życia, grzebaczowate mogą być wskaźnikiem liczebności i różnorodności stawonogów stanowiących pokarm ich larw (O'Neill 2001). Ponadto mogą być na danym terenie również wskaźnikiem dostępności pokarmu, np. dla zagrożonych gatunków ptaków, takich jak dzierzby – czarnoczelna *Lanius minor* i rudogłowa *L. senator*, oraz kraska *Coracias garrulus*, które odżywiają się przede wszystkim owadami (głównie chrząszczami i prostoskrzydłymi) (Avilés i Parejo 2004, Sandor i in. 2004). Imagines Spheciformes odżywiają się pokarmem bogatym w węglowodany i odwiedzają różne gatunki roślin kwiatowych – odgrywają zatem również rolę w ich zapylaniu (Gauld i Bolton 1996). Zdecydowana większość tych owadów odgrywa rolę pożyteczną z punktu widzenia gospodarki człowieka; są jednak wśród nich pojedyncze gatunki, których działalność można uznać za szkodliwą. Należy do nich np. polujący na pszczoły miodne taszczyn pszczeli *Philanthus triangulum* (Noskiewicz i Puławski 1960).

Grzebaczowate, podobnie jak inne żądłówki, są owadami „wielosiedliskowymi", tzn. mogą korzystać z więcej niż jednego siedliska w zaspokajaniu potrzeb

życiowych (Tscharntke i in. 1998, Potts i in. 2003b, 2005) – polują i zbierają pokarm roślinny w jednym typie siedliska (np. na łące), natomiast do budowy gniazda wybierają inny typ siedliska (np. murawy napiaskowe, wydmy, drewniane budynki). Zróżnicowanie i złożoność wymagań życiowych Spheciformes oraz niska różnorodność genetyczna (charakteryzująca Hymenoptera w porównaniu z innymi rzędami owadów) sprawiają, że grzebaczowate są szczególnie wrażliwe na zmiany środowiska (Day 1991, Unruh i Messing 1993, Oertli i in. 2005b, Cruz-Sánchez i in. 2011, Vieira i in. 2011).

1.2. Badania dotyczące grzebaczowatych Polski (i Kampinoskiego Parku Narodowego)

Pierwsze dane na temat grzebaczowatych obszaru znajdującego się w obecnych granicach Polski zostały opublikowane przez badaczy niemieckich. Ukazały się one w XIX wieku. Zawierają między innymi informacje o występowaniu pojedynczych gatunków na Śląsku (Gravenhorst 1834, Schummel 1834, Dahlbom 1843-1845, Schilling 1848) oraz w Prusach (Siebold 1839, Brischke np. 1862, 1865, 1888). Dokładniejsze opracowania faunistyczne, publikowane od końca XIX wieku do II wojny światowej, podawały listy gatunków z Pojezierza Pomorskiego (Lüderwaldt 1897, Müller 1918, Paul 1941), Pojezierza Mazurskiego i Puszczy Białowieskiej (Bischoff 1925, Minkiewicz 1935), Niziny Wielkopolsko-Kujawskiej (Drogoszewski 1932), Śląska (Scholz 1909, 1910, Dittrich 1911), Wyżyny Lubelskiej (Minkiewicz 1935) i Małopolski (Nowicki-Siła 1864, Wierzejski 1868, 1874, Łoziński 1920, Noskiewicz 1924). Po II wojnie światowej obok nurtu badań faunistycznych pojawiły się również prace o tematyce ekologicznej. Oba typy opracowań uzupełniały istniejące już wykazy gatunków z Pojezierza Pomorskiego (Pawlikowski i Barczak 1986) i Pojezierza Mazurskiego (Kowalczyk 1991b), Niziny Wielkopolsko-Kujawskiej (Szulczewski 1950, Pawlikowski i Kruszyński 1996), Puszczy Białowieskiej (Wiśniowski 1993, Trojan i in. 1994, Skibińska 1995, 2001), Wyżyny Śląskiej (Puławski 1952), Wyżyny Krakowsko-Wieluńskiej (Wiśniowski 2002, Dylewska i Wiśniowski 2003, Wiśniowski 2005) i Wyżyny Małopolskiej (Kowalczyk 1988a, 1988b, 1991a, 1994). Powstały również opracowania dotyczące regionów Polski wcześniej nie badanych – Gór Świętokrzyskich (Kowalczyk 1990), Kotliny Sandomierskiej (Niesiołowski 1950), Beskidu Zachodniego (Celary 1998), Bieszczadów (Wiśniowski 2000), Pienin (Wiśniowski i Werstak 2003) i Niziny Mazowieckiej (Głowacki 1953, Plewka 1981, Skibińska 1981, 1982, 1986, 1989a, b, Szczepko i Kowalczyk 2001a, b, Kowalczyk 2002, Kowalczyk i in. 2002, Plewka 2003, Wiśniowski i Szczepko 2004, Szczepko i Wiśniowski 2009a).

Pierwsze informacje na temat Spheciformes Kampinoskiego Parku Narodowego zawiera praca dotycząca fauny żądłówek pól uprawnych Dziekanowa

Leśnego, opublikowana dwa lata po utworzeniu Parku (Domagała-Lipińska 1961). Następne prace, zarówno faunistyczne, jak i ekologiczne, opublikowano dopiero 20 lat później (Plewka 1981, Skibińska 1982, 1986, 1989a). Dotyczyły one również wschodniej części Parku – rezerwatu „Cyganka" oraz miejscowości Łomna i Dziekanów Leśny, położonych na obrzeżach KPN. Badania wschodniej części Parku podsumowuje i zamyka opracowanie monograficzne Plewki (2003). Badania grzebaczowatych zachodniej części KPN rozpoczęto dopiero pod koniec lat 80. XX wieku, po utworzeniu Stacji Terenowej Uniwersytetu Łódzkiego w Bromierzyku. Powstające od tego czasu prace, zarówno wykazy gatunkowe (Wiśniowski i Kowalczyk 1998, Kowalczyk i Szczepko 2001, Szczepko i Kowalczyk 2001a, Kowalczyk i in. 2002, Kowalczyk i Szczepko 2004, Wiśniowski i Szczepko 2004, Szczepko i Kowalczyk 2006, Szczepko i Wiśniowski 2009a), jak i opracowania zgrupowań grzebaczowatych (Szczepko i Kowalczyk 2001b, 2004), dotyczyły siedlisk uwolnionych spod antropopresji – przede wszystkim muraw, łąk, wydm, zbiorowisk leśnych i drewnianych budynków. W literaturze zoologicznej z terenu Kampinoskiego PN brak jest natomiast opracowań dotyczących fauny grzebaczowatych odłogów, pomimo że porzucone pola uprawne zajmują znaczną powierzchnię Parku (Rozbicki i in. 2004).

1.3. Zakres dotychczasowych badań ekologicznych grzebaczowatych

W istniejących polskich i zagranicznych pracach o tematyce ekologicznej grzebaczowate były dotychczas badane jako:

1. Zgrupowania: na łąkach bagiennych (Benedek 1969), w stadiach sukcesyjnych boru mieszanego (Skibińska 1995), w monokulturach sosnowych (Pawlikowski i Kruszyński 1996), w zbiorowiskach odbudowujących się po naturalnych pożarach (Cruz-Sánchez i in. 2011), w ogrodach opuszczonej wsi na Białorusi (Shlyakhtenok 2007a), w siedliskach opuszczonej wsi w Kampinoskim PN (Szczepko i Kowalczyk 2001b), w siedliskach leśnych planowanego osiedla mieszkaniowego (Skibińska 1981), w siedliskach podmiejskich i miejskich o różnym stopniu nasilenia presji antropogenicznej (Skibińska 1982, 1986);
2. Część zgrupowania żądłówek: a) w różnych siedliskach Wyżyny Łódzkiej (Kowalczyk 1998a, b) oraz Łodzi (Kowalczyk 1991a), Puszczy Augustowskiej (Kowalczyk 1991b), Ojcowskiego PN (Wiśniowski 2005), Świętokrzyskiego PN (Kowalczyk 1990), b) w wybranych siedliskach – na torfowiskach (Shlyakhtenok 2007b), na wilgotnych łąkach kośnych (Skibińska 1989b), w grądach i dąbrowach świetlistych (Skibińska 1989a), w stadiach sukcesyjnych boru mieszanego (Trojan i in. 1994) i lasu sosnowego (Shlyakhtenok i Agunovich 2001), w monokulturach sosnowych (Pawlikowski i Barczak 1986), w kopalni piasku (Heneberg i in. 2012);

3. Gildia gatunków hypergeicznych (gnieżdżących się ponad ziemią) (Gathmann i in. 1994, Tscharntke i in. 1998, Steffan-Dewenter 2002, Budrienė i in. 2004, Tormos i in. 2005, Taki i in. 2008, Holzschuh i in. 2009, Krewenka i in. 2011, Schüepp i in. 2011, Ebeling i in. 2012);

4. Wskaźniki różnorodności biologicznej (Gayubo i in. 2005, Oertli i in. 2005b, Gonzáles i in. 2009, Vieira i in. 2011).

Wśród wymienionych prac zaledwie trzy dotyczą fauny grzebaczowatych odłogów. Wiśniowski (2005) w opracowaniu dotyczącym zgrupowań drapieżnych żądłówek z różnych siedlisk (leśnych i nieleśnych) Ojcowskiego Parku Narodowego wymienia 27 gatunków grzebaczowatych występujących na odłogach, natomiast Gathmann i in. (1994) oraz Tscharntke i in. (1998), badający zgrupowania żądłówek na odłogach w Niemczech, podają, odpowiednio, 5 i 20 gatunków grzebaczowatych. Ostatnie dwie prace dotyczą wyłącznie gatunków hypergeicznych; do zbierania owadów autorzy wykorzystali pułapki gniazdowe, tym samym ograniczyli swe badania do tej jednej grupy gniazdowej (stanowiącej zaledwie 5% wszystkich gatunków – Veddeler i in. 2010). Żadna ze wspomnianych prac nie zajmuje się wpływem cech siedliska odłogowego na formowanie zgrupowań Spheciformes.

1.4. Wybór terenu badań

Naturalna sukcesja zbiorowisk roślinnych w warunkach klimatycznych strefy umiarkowanej Europy Środkowej prowadzi do powstania zbiorowisk leśnych. W warunkach naturalnych tereny otwarte zajmują niewielkie powierzchnie w obrębie zbiorowisk leśnych, a ich rozmieszczenie zmienia się szybko w wyniku sukcesji roślinności (Starkel 1999). Wylesianie w Polsce rozpoczęło się w neolicie jako konsekwencja ekstensywnej uprawy ziemi i rozwoju pasterstwa. Zabiegi te powodowały w krajobrazie zmiany jedynie krótkotrwałe: nienawożona gleba szybko ulegała wyjałowieniu, a tereny opuszczone przez człowieka były ponownie, w ciągu kilkudziesięciu lat, opanowywane przez zbiorowiska leśne. Bardziej trwałe zmiany krajobrazu nastąpiły znacznie później – w okresie rzymskim oraz, w jeszcze większym stopniu, w średniowieczu. Powierzchnia terenów otwartych zwiększała się kosztem lasów. Około roku 1000 prawie 20% terytorium obecnej Polski było odlesione, a na przełomie XVIII i XIX wieku tereny otwarte stanowiły już 60% powierzchni tego obszaru (Starkel 1999).

Na przeważającym obszarze Kampinoskiego Parku Narodowego naturalna sukcesja zbiorowisk roślinnych prowadzi do powstania boru mieszanego *Querco roboris-Pinetum* (=*Pino-Quercetum*) (Trojan i in. 1994). Istnienie siedlisk otwartych na terenie Parku jest przede wszystkim konsekwencją działania człowieka (Kucharski i Michalska-Hejduk 2003, Matuszkiewicz 2003). Rolnictwo

w Puszczy Kampinoskiej powstało w następstwie rozwoju na tym obszarze w XVIII i XX wieku osadnictwa. Pola uprawne zakładane przez osadników na polanach wewnątrz zwartego kompleksu leśnego były integralnym składnikiem krajobrazu Puszczy aż do momentu utworzenia w 1959 roku Kampinoskiego Parku Narodowego. Powstanie Parku ograniczyło presję osadniczą i spowodowało regresję rolnictwa na tym terenie (Chmielewski 2003). Od momentu utworzenia KPN trwa wysiedlanie ludności; wykupione grunty są zalesiane bądź pozostawia się je do sukcesji naturalnej lub sterowanej (Solon 2003a, Matysiak 2007). Obszar Parku jest mozaiką naturalnych i antropogenicznych zbiorowisk roślinnych w różnych stadiach rozwoju (Kucharski i Michalska-Hejduk 2003, Matuszkiewicz 2003, Solon 2003b, Michalska-Hejduk 2007, Michalska-Hejduk i Bomanowska 2009). Taki stan rzeczy daje możliwość badania preferencji gatunków i zmian zgrupowań grzebaczowatych w stosunku do zróżnicowanych i zmieniających się cech siedliskowych odłogów, takich jak wiek odłogu, typ gleby, otoczenie, pokrycie roślinnością czy dostępność roślin naczyniowych.

1.5. Cel badań

Główną przyczyną powodującą spadek bogactwa gatunkowego Spheciformes jest zanikanie siedlisk z odpowiednimi miejscami do gniazdowania oraz pokarmem dla larw i imagines (Gayubo i in. 2005, Vieira i in. 2011). Większość gatunków grzebaczowatych jest związana z siedliskami otwartymi, powstałymi przede wszystkim w wyniku działalności człowieka i ekstensywnego użytkowania przez niego gruntów (Day 1991). Porzucenie tradycyjnej gospodarki rolnej powoduje zarastanie siedlisk otwartych (Kleijn i Baldi 2005) i w efekcie ubożenie fauny grzebaczowatych. Warto podkreślić, że 80 gatunków (ponad 35%) grzebaczowatych Polski znajduje się na Czerwonej Liście Zwierząt Ginących i Zagrożonych (Głowaciński 2002); większość z nich to gatunki psammo- i kserotermofilne związane z siedliskami otwartymi (Bogdanowicz i in. 2004).

Efektywna ochrona różnorodności biologicznej, zarówno w sferze planowania, jak i podejmowanych działań ochronnych, zależy w dużej mierze od znajomości wymagań siedliskowych konkretnych gatunków lub grup gatunków (Wallis De Vries i in. 2002). Według Weinera (1999), w badaniach ekologicznych o znaczeniu praktycznym, takich jak ochrona gatunkowa (ochrona różnorodności), kluczowe znaczenie ma określenie preferencji środowiskowych gatunków, tj. poznanie czynników powodujących, że zasiedlają one tylko niektóre tereny spośród całego dostępnego obszaru. Badanie różnic w rozmieszczeniu gatunków i składzie zgrupowań kształtujących się pod wpływem cech biotycznych i abiotycznych środowiska jest podstawowym podejściem w zrozumieniu mechanizmów wpływających na zespoły zwierzęce (Corbet 1995, Desender i Bosmans

1998, Firbank i in. 2003, Buskirk i Willi 2004, Tscharntke i in. 2011, Meng i in. 2012). W przypadku grzebaczowatych badania takie – zwłaszcza dotyczące oceny wpływu poszczególnych czynników biotycznych i abiotycznych środowiska na zgrupowania grzebaczowatych – wciąż nie są powszechne (Pawlikowski i Kruszyński 1996, Skibińska 1999).

Do badań tych zależności stosuje się analizy wielowymiarowe, między innymi analizę dyskryminacyjną, korelację kanoniczną lub analizę czynnikową (Weiner 1999). W niniejszej pracy do poszukiwania wzorców w rozmieszczeniu i liczebności gatunków Spheciformes (w tym w powiązaniu z cechami siedlisk) wykorzystano sztuczną sieć neuronową Kohonena, określaną również jako mapa samoorganizująca się (ang. *self-organizing map*, SOM). W ostatnich latach metoda ta była wykorzystywana w celach ordynacyjnych w pracach dotyczących kręgowców (Penczak i Kruk 2005, Kangur i in. 2007, Kruk 2007a, Kruk i in. 2007, Lee i in. 2007, Cho i in. 2009, Lee i in. 2010) i bezkręgowców (Chon i in. 2001, Park i in. 2003, Lek i in. 2005, Park i Chung 2006, Penczak i in. 2006, Lek-Ang i in. 2007, Ruggiero i in. 2008, Tszydel i in. 2009). Zaledwie kilka prac z zastosowaniem SOM dotyczy ekologii żądłówek (Aculeata): mrówek (Groc i in. 2007, Delabie i in. 2009) i os społecznych (Corbara i in. 2009). Metoda ta została z powodzeniem wykorzystana również do poszukiwania zależności pomiędzy cechami siedlisk a parametrami zgrupowań nastecznikowatych (Pompilidae) (Szczepko i in. 2012) i złotolitkowatych (Chrysididae) (Szczepko i in. 2013). Zgrupowań grzebaczowatych do tej pory za pomocą SOM nie analizowano. Niniejsza praca jest próbą analizy ekologii grzebaczowatych siedlisk odłogowych z użyciem tej właśnie metody.

Wobec nikłego stanu wiedzy dotyczącego grzebaczowatych odłogów porolnych – zarówno braku danych faunistycznych (wykazu gatunków zasiedlających ten typ siedliska), jak i opracowań ekologii takich zgrupowań – podjęte zostały badania, których celem było:

1. Poznanie składu gatunkowego i struktury dominacji zgrupowań grzebaczowatych na odłogach porolnych;
2. Analiza ekologiczna i fenologiczna zgrupowań grzebaczowatych na odłogach porolnych;
3. Identyfikacja cech siedliska odłogowego wpływających na rozmieszczenie i strukturę zgrupowań grzebaczowatych;
4. Określenie, czy i w jaki sposób cechy biologiczne gatunków (takie jak preferencje siedliskowe i troficzne, sposób gniazdowania, rozmiar ciała, szybkość reprodukcji określona liczbą generacji) wpływają na rozmieszczenie gatunków i w efekcie na strukturę jakościową i ilościową zgrupowań w różniących się siedliskach odłogowych;
5. Określenie grup gatunków (gildii) i gatunków charakterystycznych dla odłogów różniących się cechami biotycznymi i abiotycznymi;

6. Rozpoznanie miejsc występowania gatunków rzadkich, zagrożonych i swoistych dla siedlisk odłogowych Kampinoskiego PN oraz podanie listy gatunków związanych z odłogami, w tym gatunków o wysokim walorze faunistycznym, potencjalnie bardzo istotnych z punktu widzenia ochrony przyrody. (Fakt, że badania dotyczą obszaru będącego parkiem narodowym, ostoją sieci NATURA 2000 i Rezerwatem Biosfery UNESCO, powoduje, iż zebrane tu dane faunistyczne i ekologiczne mają szczególne znaczenie; rozpoznanie miejsc występowania gatunków rzadkich, zagrożonych oraz swoistych dla siedlisk odłogowych Parku może być także uzupełnieniem danych geobotanicznych przy tworzeniu rezerwatów, ponadto inwentaryzacja uzupełniona o dane ilościowe może posłużyć w przyszłości do monitoringu zmian w środowisku przyrodniczym).

2. TEREN BADAŃ

2.1. Wiadomości ogólne

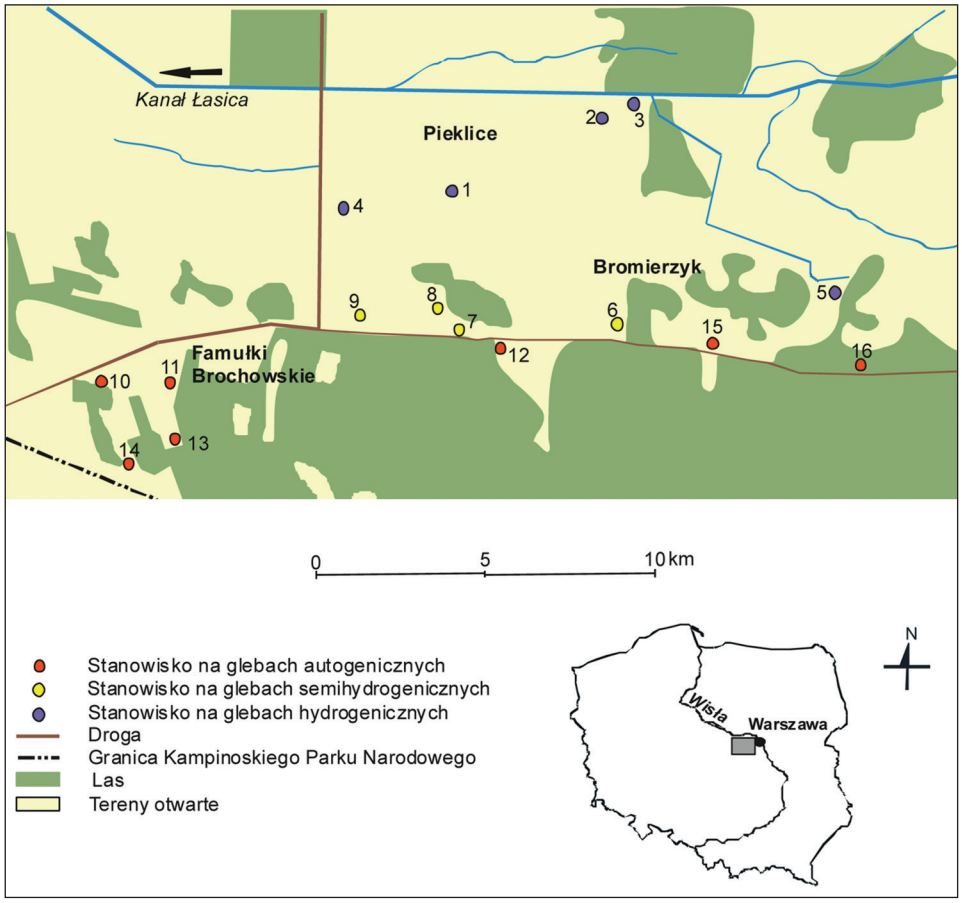
Kampinoski Park Narodowy został utworzony na podstawie rozporządzenia Rady Ministrów z dnia 16 stycznia 1959 r. (Dz.U. nr 17, poz. 91) w celu ochrony unikatowego kompleksu wydm śródlądowych i obszarów bagiennych, naturalnych zbiorowisk leśnych oraz bogatej fauny. Powierzchnia Parku wynosi 38544 ha, z czego 68 ha przypada na ośrodek hodowli żubrów w Smardzewicach koło Tomaszowa Mazowieckiego. Ochroną ścisłą objęto 4303 ha (12% powierzchni Parku). Wokół KPN wyznaczono otulinę o powierzchni 37756 ha. W 1975 roku Rada Ministrów podjęła uchwałę w sprawie wykupu gruntów prywatnych położonych w granicach Parku (Dz.U. nr 28, poz. 114). Wykupione grunty (11000 ha) zalesiano lub pozostawiano do naturalnej sukcesji. Do wykupienia pozostało jeszcze około 2900 ha (Okołów 2006). Pola uprawne stanowią niespełna 5% ogólnej powierzchni Parku, natomiast tereny odłogowane zajmują 7762 ha (około 20%) (Rozbicki i in. 2004).

W 2000 r. Kampinoski PN wraz z otuliną został uznany przez UNESCO za Rezerwat Biosfery (Andrzejewski 2003). Od 2004 KPN jest także obszarem Natura 2000 (PLC 40001) – zarówno ze względu na bogactwo gatunkowe ptaków (Dyrektywa Ptasia) oraz innych zwierząt, jak i na różnorodność zbiorowisk roślinnych (Dyrektywa Siedliskowa) (Okołów 2006).

2.2. Położenie

Kampinoski Park Narodowy położony jest na Nizinie Środkowomazowieckiej (318.7), w południowo-zachodniej części Kotliny Warszawskiej (318.73), którą otaczają równiny denudacyjne i wysoczyzny polodowcowe: Równina Łowicko-Błońska (318.72), Równina Kutnowska (318.71) i Wysoczyzna Płońska (318.61) (Kondracki 1994). Granice Parku stanowią: od północy i północnego wschodu brzeg Wisły, od wschodu przedmieścia Warszawy, od południa rolnicze obszary Równiny Łowicko-Błońskiej, a od zachodu brzeg Bzury (52°25’ -52°15’30”N; 20°17’-20°53’E). Kampinoski PN jest jednym z dwóch parków narodowych w Europie i jednym z trzech na świecie bezpośrednio graniczących

ze stolicą kraju (Matuszkiewicz 2003) (Ryc. 1). W podziale geobotanicznym obszar Puszczy Kampinoskiej został zaliczony do Okręgu Warszawskiego, w obrębie Krainy Mazowieckiej, w Poddziale Pasa Wielkich Dolin, w Dziale Bałtyckim Prowincji Niżowo-Wyżynnej Środkowoeuropejskiej (Szafer 1977).



Ryc. 1. Teren badań z zaznaczonymi stanowiskami (punkty w różnych kolorach)

Objaśnienia: Nazwy miejscowości zaznaczono czcionką pogrubioną.

2.3. Klimat

Puszcza Kampinoska leży w strefie klimatów umiarkowanych średnich szerokości geograficznych. Klimat tego obszaru, ze względu na położenie w środkowej części Europy, podlega przejściowym wpływom morskim (znad Atlantyku)

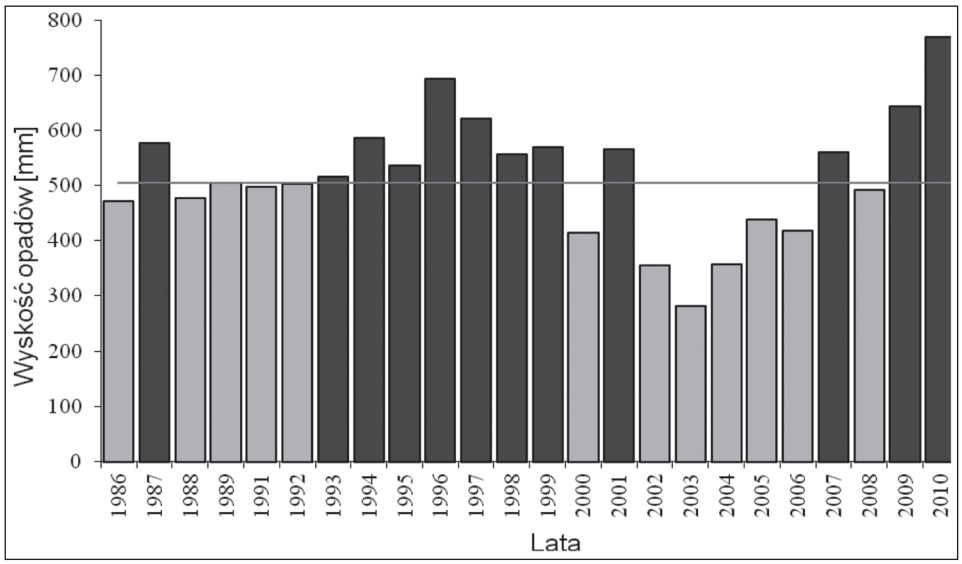
i kontynentalnym (znad Azji). Usytuowanie Puszczy w głębokiej dolinie Wisły powoduje spływanie do niej i dłuższe, w stosunku do terenów sąsiednich, utrzymywanie się mas chłodnego powietrza. Niewątpliwy wpływ na klimat tego obszaru ma również bezpośrednie sąsiedztwo rzeki Wisły oraz aglomeracji warszawskiej. Wymienione czynniki, a także kontrasty w morfologii (płaskie obszary bagienne, wyniesione wydmy) oraz pokryciu i użytkowaniu terenu (lasy, bagna, tereny rolnicze), powodują zróżnicowanie klimatu wewnątrz Puszczy (Andrzejewska 2003). Z punktu widzenia regionalizacji klimatycznej Okołowicza okolica Warszawy należy do regionu mazowiecko-podlaskiego o przewadze wpływów kontynentalnych. Oznacza to, że w stosunku do sąsiadujących obszarów występują tu większe amplitudy temperatury powietrza. Obszar ten charakteryzuje się dość późną i stosunkowo krótką wiosną, długim latem oraz długą i mroźną zimą z trwałą pokrywą śnieżną. Według regionalizacji Wosia (Woś 1993), opartej na określaniu liczby dni o danym typie pogody, obszar Kampinoskiego PN należy do regionu środkowo-mazowieckiego, obejmującego swym zasięgiem część Niziny Mazowieckiej, a w całości Kotlinę Warszawską. W porównaniu z innymi regionami notuje się tu największą liczbę dni bardzo ciepłych i pochmurnych. Średnio w roku takich dni jest 62. Do licznych na tym obszarze należą także dni umiarkowanie ciepłe. Rozkład opadów jest na terenie Puszczy bardzo nierównomierny. Niższe opady obserwowane są w zachodniej części, zaś wyższe – w centralnej i wschodniej. Na terenie Puszczy przeważają wiatry zachodnie (Andrzejewska 2003). Na obszarze tym wyróżnia się sześć pór roku, z których najdłuższą jest zima, trwająca przeciętnie 101 dni. Okres wegetacyjny z temperaturami powyżej 5 °C trwa średnio 185 dni. Średnia amplituda dobowa wynosi 9,1 °C, zaś amplituda roczna 24,6 °C. Puszcza Kampinoska charakteryzuje się dużą ilością nocy z przymrozkami przygruntowymi; średnio w półroczu letnim występuje 38,6 takich dni (Andrzejewska 2003).

Według danych z wielolecia 1985-2010 (dane Stacji Bazowej ZMŚP „Kampinos") średnia temperatura roczna wyniosła 8,02 °C. Na ogół najcieplejszym miesiącem był lipiec (średnia miesięczna 18,9 °C), a najzimniejszym styczeń (-2,5 °C). Średnia roczna suma opadów w latach 1985-2010 wyniosła 505,7 mm. Najwyższą sumę opadów (768,7 mm) odnotowano w roku 2010, a najniższą (280,8 mm) w 2003.

2.4. Charakterystyka klimatyczna sezonów badań

Warunki pogodowe panujące w latach badań (2002-2006) scharakteryzowano na podstawie danych i średnich wieloletnich z lat 1985-2010, pochodzących ze Stacji Bazowej ZMŚP „Kampinos" w Kampinoskim PN oraz Stacji KPN w Granicy.

W poszczególnych latach badań średnie temperatury roczne były wyższe od średniej z wielolecia, przy czym lata 2004 i 2006 należały do najcieplejszych (odpowiednio 8,4 °C i 8,5 °C). W pozostałych latach badań średnie temperatury roczne wynosiły 8,3 °C. Z analizy sumy opadów wynika, że lata 2002-2006 należały do suchych, przy czym najwyższą ilość opadów zanotowano w roku 2005 (Ryc. 2). Lata badań (2002-2006) można więc w stosunku do wielolecia określić jako ciepłe i suche.



Ryc. 2. Roczne sumy opadów w Stacji ZMŚP w Granicy w latach 1986-2010 (bez danych za rok 1990)

Objaśnienia: Ciągłą linią zaznaczono średnią opadów z wielolecia (= 505,7 mm).

Posługując się danymi Stacji Bazowej ZMŚP „Kampinos", dla każdego roku badań dokonano również klasyfikacji termicznej oraz opadowej (Ryc. 3) miesięcy, w których prowadzono odłowy owadów (od kwietnia do października).

Rok 2002: miesiące, w których prowadzono badania, zaklasyfikowano jako normalne i ciepłe, ze średnią miesięczną wyższą od średniej wieloletniej. Wyjątkiem był lekko chłodny październik. Średnie ilości opadów w ciągu sezonu badań były generalnie znacznie niższe od średniej z wielolecia, jedynie październik zaklasyfikowano jako skrajnie wilgotny. Natomiast pozostałe miesiące badań były suche albo bardzo suche (Ryc. 3).

Rok 2003: miesiące badań zaklasyfikowano jako normalne i ciepłe, ze średnią miesięczną wyższą od średniej wieloletniej. Wyjątkiem był lekko chłodny kwiecień. Pod względem średniej ilości opadów maj i lipiec były bardzo wilgotne, pozostałe miesiące – bardzo albo skrajnie suche (Ryc. 3).

Miesiąc	2002		2003		2004		2005		2006	
	Temperatura	Opad	Temperatura	Opad	Temperatura	Opad	Temperatura	Opad	Temperatura	Opad
Styczeń	-0,8	34,2	-2,6	24,2	-5,0	31,8	1,3	28,2	-8,65	28,3
Luty	2,7	70,1	-4,8	7,4	0,5	49,8	-2,7	30,8	-2,83	41,5
Marzec	3,7	39,6	2,8	11,4	3,9	3,7	0,0	39,8	-0,8	14,8
Kwiecień	7,6	9,8	7,3	20,8	8,5	5,2	8,6	15,2	7,99	8,5
Maj	14,5	31,6	15,4	59,6	12,1	31,2	13,3	56,6	13,53	53,4
Czerwiec	17,1	5,2	17,7	24,0	15,8	59,8	15,8	27,6	17,31	51,3
Lipiec	20,4	3,6	20,0	53,4	17,7	53,4	19,9	88,8	22,54	1,5
Sierpień	18,9	24,6	18,3	1,8	18,7	29,0	17	11,6	17,57	119,7
Wrzesień	11,8	16,6	13,2	0,0	13,0	14,2	14,7	23,6	15,4	21,7
Październik	6,1	76,8	5,4	2,2	10,0	27,6	8,8	4,0	10,38	12,4
Listopad	4,3	40,4	5,2	38,4	3,9	38,4	3,2	27,0	5,75	42,2
Grudzień	-6,4	3,2	1,4	37,6	2,0	13,6	-0,1	84,4	4,03	23,0

Według temperatury

1	ekstremalnie ciepły
2	anomalnie ciepły
3	bardzo ciepły
4	ciepły
5	lekko ciepły
6	normalny
7	lekko chłodny
8	chłodny
9	bardzo chłodny
10	anomalnie chłodny
11	ekstremalnie chłodny

Według opadu

1	skrajnie suchy
2	bardzo suchy
3	suchy
4	normalny
5	wilgotny
6	bardzo wilgotny
7	skrajnie wilgotny

Ryc. 3. Klasyfikacja termiczna i opadowa miesięcy z lat 2002-2006
(na podstawie danych ze Stacji Bazowej ZMŚP „Kampinos")

Rok 2004: okres od kwietnia do października pod względem termicznym był zróżnicowany. Miesiące od maja do lipca ze średnimi temperaturami poniżej średnich wieloletnich zaklasyfikowano jako chłodne i lekko chłodne. Pozostałe miesiące (najbardziej sierpień) charakteryzowały się temperaturami wyższymi od średnich z wielolecia. Najwyższą ilość opadów, wyższą od średniej z wielolecia, zanotowano w bardzo wilgotnym czerwcu oraz lipcu. Pozostałe miesiące były suche albo bardzo i skrajnie suche (Ryc. 3).

Rok 2005: czerwiec i sierpień były lekko chłodne (ze średnimi temperaturami poniżej średnich wieloletnich), pozostałe miesiące zaklasyfikowano jako normalne albo ciepłe. Pod względem ilości opadów sezon badań był bardzo zróżnicowany – z bardzo wilgotnym majem i skrajnie wilgotnym lipcem, w którym ilość opadów stanowiła ponad 200% średniej z wielolecia, oraz bardzo i skrajnie suchymi pozostałymi miesiącami (Ryc. 3).

Rok 2006: miesiące badań (od kwietnia do października) charakteryzowały się temperaturami powyżej średnich z wielolecia. Lipiec zaklasyfikowano jako anomalnie ciepły, wrzesień jako bardzo ciepły, październik jako ciepły, pozostałe miesiące jako normalne. Maj i czerwiec były bardzo wilgotne i wilgotne, sierpień skrajnie wilgotny, z opadami ponad 280% średniej z wielolecia. Pozostałe miesiące określono jako skrajnie suche i suche (Ryc. 3).

2.5. Ukształtowanie terenu i podłoże geologiczne

Teren Kampinoskiego PN charakteryzuje się w porównaniu z sąsiednimi obszarami nizinnymi powierzchnią wyjątkowo zróżnicowaną morfologicznie. Deniwelacje dochodzą tu do 30 m wysokości względnej. Najwyższy punkt na terenie KPN usytuowany jest w pobliżu uroczyska Opaleń (106,6 m n.p.m.), najniższy leży w zachodniej części północnego pasa bagiennego (68 m n.p.m.) (Andrzejewski 2003). Rzeźba terenu Parku została ukształtowana przez procesy lodowcowe, jeziorne, rzeczne i eoliczne, peryglacjalne i denudacyjne. Obszar KPN jest przykładem rzeźby pradolinnej z dobrze wykształconymi zespołami różnych typów wydm śródlądowych; charakteryzuje się on budową pasową: obszary wydmowe poprzedzielane są szerokimi bagiennymi obniżeniami o układzie równoleżnikowym. Są to: Powiśle, dwa pasy wydm wysokich: północny i południowy, oraz dwa pasy obniżeń bagiennych – Łasicy i dwudzielny, kanału Olszowieckiego i Zaborowskiego. Kontrast pomiędzy sąsiadującymi ze sobą pasami bagiennymi i wydmowymi jest dodatkowo podkreślony przez roślinność. Porośnięte borami sosnowymi wydmy sąsiadują bezpośrednio z podmokłymi łąkami lub lasami bagiennymi. Ponadto wśród kompleksów wydm występują zabagnione zagłębienia, a na terenach bagiennych mineralne wyspy i piaszczyste wzniesienia zwane grądami. Obecne pasy wydmowe to pozostałość po najstarszym tarasie Wisły, ukształto-

wanym w okresie ostatniego zlodowacenia (północnopolskiego); pasy bagienne to późniejsze niższe tarasy Wisły. Ze względu na panujące północno-zachodnie wiatry wydmy mają przeważnie kształt paraboli o czole zwróconym ku wschodowi, z wyciągniętymi ku zachodowi i północnemu zachodowi ramionami. Wysokość względna niektórych z nich dochodzi do 20-30 m. Południowe ramiona wydm łączą się ze sobą, tworząc kilkukilometrowej długości wały wydmowe (Sikorska-Maykowska 2003, Zgorzelski i Pawłowska 2003).

2.6. Gleby

Aktualna pokrywa glebowa KPN jest wypadkową litologii osadów, rzeźby terenu, stosunków wodnych, roślinności, procesów glebotwórczych oraz działalności człowieka. Na całym obszarze dominują, położone równoleżnikowo, pasy osadów mineralnych rozwydmionych eolicznie i pasy osadów aluwialnych przerobione przez wody Prawisły, częściowo zatorfiałe lub wypełnione kredą jeziorną. Na obszarach wydmowych występują gleby z działu autogenicznego, z dominującym rzędem gleb bielicowych i typami: gleb rdzawych, gleb bielicowych i bielic. Na osadach aluwialnych występują trzy działy: gleby semihydrogeniczne, hydrogeniczne i napływowe (rzeczne). W dziale gleb semihydrogenicznych na tworzenie się gleb działa okresowo woda gruntowa. Wydzielono tu trzy rzędy gleb: glejobielicoziemne, czarne ziemie i gleby zabagnione. Na osadach pochodzenia aluwialnego w położeniach najniższych powstały gleby hydrogeniczne z rzędami gleb bagiennych i pobagiennych (Konecka-Betley 2003).

2.7. Wody

Park leży na obszarze największego w kraju węzła hydrologicznego, wyznaczanego przez zbiegające się w nim doliny Wisły, Bugu i Narwi (Kazimierski i in. 2003). Powierzchnie wód otwartych zajmują obecnie około 0,23% powierzchni całkowitej Parku. Jest to ponad 10-krotnie mniej niż wynosi średnia krajowa (2,6%). Obszar KPN znajduje się w grupie terenów i parków narodowych ubogich w wody powierzchniowe. System wód powierzchniowych KPN tworzą głównie małe strumienie, obecnie skanalizowane, oraz większe rowy melioracyjne. Duże rzeki: Wisła, Bzura, Utrata, oraz zbiorniki wód stojących, w tym liczne starorzecza, okalają Park lub znajdują się w jego otulinie. Obszar Parku niemal w całości odwadniany jest przez Łasicę i Kanał Kromnowski, będące prawymi dopływami Bzury.

2.8. Szata roślinna i jej współczesne przemiany

W szacie roślinnej KPN dominują zbiorowiska leśne, zajmujące w sumie około 73% jego powierzchni. Do najważniejszych gatunków lasotwórczych należą: sosna zwyczajna, olsza czarna, brzoza (brodawkowata i omszona) oraz dęby (szypułkowy i bezszypułkowy). Sosna, główny gatunek lasotwórczy w KPN, porasta większość terenów wydmowych. Łagodne stoki wydm porastają bory świeże ze związku *Dicrano-Pinion*, głównie subkontynentalny bór świeży *Peucedano-Pinetum*; w którym warstwę drzew tworzy sosna z domieszką brzozy brodawkowatej i dębu bezszypułkowego; w podszycie występują jałowiec, kruszyna i jarzębina. Bory mieszane ze związku *Dicrano-Pinion*, głownie bór mieszany świeży *Querco roboris-Pineutm*, porastają łagodne, wewnętrzne stoki wydmowe. W drzewostanie obok sosny duży udział mają dęby (szypułkowy i bezszypułkowy) oraz brzoza brodawkowata. Najbardziej jałowe fragmenty wydm zajmują bory chrobotkowe *Cladonio-Pinetum*. Podnóża wydm oraz mineralne wyspy wśród bagien porastają grądy *Tilio-Carpinetum*. Południowe stoki niektórych wydm zajmuje dąbrowa świetlista *Potentillo albae-Quercetum*; w drzewostanie występuje tu sosna i dąb szypułkowy, z domieszką grabu zwyczajnego i lipy drobnolistnej oraz, rzadziej, dębu bezszypułkowego i brzozy brodawkowatej. Zespołem charakterystycznym dla bagiennych siedlisk KPN jest ols porzeczkowy *Ribo nigri-Alnetum*. Wzdłuż brzegów rzek i kanałów oraz na obrzeżach olsów występują łęgi olszowo-jesionowe *Circaeo-Alnetum* (Kloss 2003a). Brzegi cieków porastają zbiorowiska szuwarowe i turzycowe z klasy *Phragmitetea* (Kloss 2003b). Pośród zbiorowisk nieleśnych największą rolę odgrywają łąki z klasy *Molinio-Arrhenatheretea* oraz murawy z klas *Sedo-Scleranthetea* i *Nardo-Callunetea* (Kucharski i Michalska-Hejduk 2003). Na terenie KPN szczególnie duże powierzchnie (ponad 20% obszaru Parku) zajmują leżące odłogiem tereny porolne – grunty orne oraz niekoszone łąki. Są to tereny stosunkowo niedawno uwolnione spod presji gospodarki rolnej, podlegające zarówno sztucznym zalesieniom, jak i naturalnej, spontanicznej sukcesji, która w pierwszym etapie wyraża się w ekspansji gatunków ruderalnych. Na opuszczonych polach i w opuszczonych ogrodach obserwuje się w pierwszym okresie silną inwazję chwastów, zwłaszcza z zespołów *Galinsogo-Setarietum* i *Echinochloo-Setarietum*. Dopiero po dwóch-trzech sezonach następują dalsze przekształcenia. Na potencjalnych siedliskach borowych wykształcają się typowe dla piaszczystych nieużytków zbiorowiska ze związku *Onopordion acanthii*. Tereny żyźniejsze i wilgotniejsze, potencjalne siedliska lasów liściastych, są zarastane przez pokrzywy i czarny bez, nieco mniej wilgotne – przez łopian, wrotycz, nawłoć późną i kanadyjską, szczwoł plamisty i rdest japoński (Kotowska 2003).

Urozmaicony teren Parku i mozaika środowisk (od bagiennych po skrajnie suche) decydują o dużym bogactwie flory. Dotychczas na terenie KPN stwierdzono występowanie około 1370 gatunków roślin naczyniowych, należących do gatunków subatlantyckich, subkontynentalnych, górskich, borealnych i borealno-

górskich. Reliktem okresu glacjalnego jest chamedafne północna *Chamaedaphne calyculata*, zimoziół północny *Linnaea borealis* i wierzba borówkolistna *Salix myrtilloides*. Reliktami pontyjskimi, charakterystycznymi dla muraw piaskowych i kserotermicznych, są goździk piaskowy *Dianthus arenarius*, łyszczec baldachogronowy *Gypsophila fastigiata*, sasanka łąkowa *Pulsatilla pratensis*, wężymord stepowy *Scorzonera purpurea*, owsica łąkowa *Avenula pratensis*, wiśnia kwaśna *Cerasus collina* (Głowacki i Ferchmin 2003).

2.9. Fauna Kampinoskiego Parku Narodowego

Szacuje się, że na terenie Parku może występować około 50% krajowej fauny, czyli około 16500 gatunków zwierząt (Chudzicka i in. 2003). Dotychczas udokumentowano występowanie nieco ponad 3000 gatunków, co świadczy o małym stopniu zbadania fauny tego terenu. Zarejestrowano tu 307 gatunków kręgowców: 20 gatunków ryb, wszystkie 13 gatunków nizinnych płazów, 6 gatunków gadów, 215 gatunków ptaków (w tym 171 gniazdujących; 47 gatunków figuruje w załączniku 1. Dyrektywy Ptasiej Natura 2000) oraz 53 gatunki ssaków. Najliczniejszą grupę stanowią owady i inne bezkręgowce, jednak ich stopień poznania na terenie Parku można określić jako słaby, wynoszący – w zależności od typu, gromady lub rzędu – od 4 do 15% fauny krajowej. Wśród dotychczas odnotowanych gatunków zwierząt stwierdzono co najmniej 260 gatunków chronionych i 13 gatunków nowych dla nauki (Chudzicka i in. 2003).

2.10. Charakterystyka stanowisk badań

Stanowiska badań, o powierzchni od 10000 do 15000 m^2, położone były w zachodniej części Kampinoskiego Parku Narodowego, na terenie trzech wsi: wykupywanych stopniowo Pieklic i Famułek Brochowskich oraz nieistniejącego już Bromierzyka. Badane odłogi znajdowały się na obszarze południowego pasa wydmowego, na glebach piaszczystych (autogenicznych), na potencjalnych siedliskach borowych (7 stanowisk), i północnego pasa bagiennego, tworzącego dolinę Łasicy: w jego środkowej części, na glebach hydrogenicznych, na potencjalnych siedliskach olsowych i grądowych (5 stanowisk), oraz na południowym brzegu tego pasa, na glebach semihydrogenicznych, na potencjalnych siedliskach grądowych (4 stanowiska) (Ryc. 1).

Do badań wyznaczono początkowo 20 stanowisk, usytuowanych na odłogach o różnym wieku odłogowania i z zachodzącą naturalnie sukcesją. Ponieważ na 4 stanowiskach notorycznie niszczono rozstawione pułapki, w badaniach uwzględniono 16 stanowisk (Ryc. 1).

Na badanych stanowiskach stwierdzono występowanie zbiorowisk roślinnych należących do klas fitosocjologicznych, reprezentujących różne stadia zaawansowania sukcesji na odłogach w Kampinoskim PN. Siedliska te były mało jednorodne i w większości przypadków możliwe było zaklasyfikowanie zbiorowiska jedynie do klasy lub rzędu. Tylko w obrębie *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis* wyróżniono związek *Corynephorion canescentis* – ubogą w gatunki, bardzo luźną murawę ze szczotlichą siwą, natomiast z *Molinio-Arrhenatheretea* wyodrębniono związki: *Calthion* – łąkę wilgotną, i *Arrhenatherion* – łąkę świeżą.

Wykaz ustalonych typów zbiorowisk roślinnych:
Klasa *Stellarietea mediae* R.Tx., Lohm. et Prsg. 1950
Rząd *Centauretalia cyani* R.Tx. 1950
Rząd *Polygono-Chenopodietalia* (R.Tx. et Lohm. 1950) J.Tx. 1961
Klasa *Artemisietea* Lohm., Prsg et R.Tx. in R.Tx. 1950
Klasa *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis* Klika in Klika et Novak
Rząd *Corynephoretalia canescentis* R.Tx. 1937
Związek *Corynephorion canescentis* Klika 1934
Klasa *Molinio-Arrhenatheretea* R.Tx. 1937
Rząd *Molinietalia caerulae* W. Koch 1926
Związek *Calthion* R.Tx. 1936 em. Oberd. 1957
Rząd *Arrhenatheretalia* Pawł. 1928
Związek *Arrhenatherion* (Br.-Bl. 1925) Koch 1926

2.11. Wykaz stanowisk

Podstawowe informacje dotyczące stanowisk i prób zamieszczono w Tabeli 1.

Stanowiska położone w północnym pasie bagiennym, na glebach hydrogenicznych:

Stanowisko 1. Pieklice (N 52°18,948'; E 020°22,008')

W pierwszym roku odłogowania występowały gatunki roślin typowe dla upraw zbożowych z rzędu *Centauretalia cyani*. Dopiero w następnych latach zaczynało kształtować się zbiorowisko odłogowe. W 2. i 3. roku odłogowania nadal obecne były gatunki zbiorowisk segetalnych, ale pojawiły się gatunki wieloletnie (np. mniszek *Taraxacum officinale*), gatunki rozłogowo-łąkowe (pępawa dwuletnia *Crepis biennis*, brodawnik jesienny *Leontodon autumnalis*, bylica pospolita *Artemisia vulgaris*) – z większym pokryciem i liczbą. Zbiorowisko określono jako przejściowe między zbiorowiskiem segetalnym a ruderalnym na odłogu. Na tym siedlisku prawdopodobnie rozwinie się łąka świeża ze związku *Arrhenatherion*, z klasy *Molinio-Arrhenatheretea*.
Ostatnia uprawa: pszenżyto.
Roślinność potencjalna: grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum*.

Gleby: dział – hydrogeniczne, typ – murszowate (odmiana – murszowate właściwe).

Stanowisko 2. Pieklice (N 52°19,288333’; E 020°22,741667’)

W pierwszym roku odłogowania stwierdzono gatunki typowe dla upraw polnych (zbożowych) z rzędu *Centauretalia cyani*, np. wykę drobnokwiatową *Vicia hirsuta*, przetacznik polny *Veronica arvensis*, mak polny *Papaver rhoeas*. Dopiero w następnych latach zaczynało kształtować się zbiorowisko odłogowe. Nadal obecne były gatunki zbiorowisk segetalnych, ale pojawiły się gatunki wieloletnie (np. mniszek *Taraxacum officinale*), gatunki rozłogowo-łąkowe (pępawa dwuletnia *Crepis biennis*, brodawnik jesienny *Leontodon autumnalis*, krwawnik pospolity *Achillea millefolium*), z większym pokryciem i liczbą. Zbiorowisko określono jako przejściowe między zbiorowiskiem segetalnym a ruderalnym na odłogu. Na tym siedlisku rozwinie się prawdopodobnie łąka świeża ze związku *Arrhenatherion*, z klasy *Molinio-Arrhenatheretea*.

Ostatnia uprawa: żyto.

Roślinność potencjalna: ols porzeczkowy *Ribeso nigri-Alnetum*.

Gleby: dział – hydrogeniczne, typ – murszowate (odmiana – mineralno-murszowe).

Stanowisko 3. Pieklice (N 52°19,38’; E 020°24,135’)

Zbiorowisko rozwijające się na byłym polu uprawnym, z dużym udziałem gatunków segetalnych towarzyszących uprawom okopowym z rzędu *Polygono-Chenopodietalia*, np. rzodkiew *Raphanus*, gorczyca *Sinapis*, żółtlica *Galinsoga*, a także gatunków upraw zbożowych z rzędu *Centauretalia cyani*, np. mak polny *Papaver rhoeas*, fiołek polny *Viola arvensis*, chaber bławatek *Centaurea cyanus.* Stwierdzono znaczny udział gatunków łąkowych z klasy *Molinio-Arrhenatheretea*. Na tym siedlisku powstaną łąki świeże ze związku *Arrhenatherion*, z klasy *Molinio-Arrhenatheretea*.

Ostatnia uprawa: ziemniaki.

Roślinność potencjalna: ols porzeczkowy *Ribeso nigri-Alnetum*.

Gleby: dział – hydrogeniczne, typ – murszowate (odmiana – mineralno-murszowe).

Stanowisko 4. Pieklice (N 52°18,975’; E 020°21,273’)

Łąka świeża ze związku *Arrhenatherion*. Najliczniej notowano firletkę poszarpaną *Lychnis flos-cuculi* i gatunki z rodzaju jaskier: *Ranunculus repens* (jaskier rozłogowy), *R. acris* (jaskier ostry) i *R. flammula* (jaskier płomiennik).

Roślinność potencjalna: grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum* i ols porzeczkowy *Ribeso nigri-Alnetum*.

Gleby: dział – hydrogeniczne, typ – murszowate (odmiana – murszowate właściwe).

Stanowisko 5. Bromierzyk (N 52°18,669’; E 020°23,647’)

Łąka wilgotna ze związku *Calthion* z dużym udziałem knieci błotnej *Caltha palustris* i kuklika zwisłego *Geum rivale*, a także krwawnicy pospolitej *Lythrum salicaria*, firletki poszarpanej *Lychnis flos-cuculi* i tojeści pospolitej *Lysimachia vulgaris*.

Roślinność potencjalna: grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum*.

Gleby: dział – hydrogeniczne, typ – murszowate (odmiana – mineralno-murszowe).

Stanowiska położone na południowej granicy północnego pasa bagiennego, w bezpośrednim sąsiedztwie południowego pasa wydmowego, na glebach semihydrogenicznych:

Stanowisko 6. Bromierzyk (N 52°18,627'; E 020°22,663')

Zbiorowisko wieloletnich bylin z klasy *Artemisietea* z dużym udziałem gatunków siedlisk segetalnych (polnych) z klasy *Stellarietea mediae*. Przeważały gatunki związane z uprawami zbożowymi z rzędu *Centauretalia cyani*. Zanotowano duży udział i utrzymywanie się gatunków związanych z uprawami, np. fiołek polny *Viola arvensis*, rumianek pospolity *Chamomilla recutita*, chaber bławatek *Centaurea cyanus*, mak polny *Papaver rhoeas*.

Ostatnia uprawa: owies.

Roślinność potencjalna: grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum*.

Gleby: dział – semihydrogeniczne, typ – czarne ziemie/gleby brunatne.

Stanowisko 7. Bromierzyk (N 52°18,635'; E 020°21,778')

Zbiorowisko z klasy *Artemisietea* z dominacją bylin takich, jak krwawnik *Achillea millefolium* i dziurawiec *Hypericum perforatum*, i z niewielką domieszką roślin jednorocznych, takich jak chaber bławatek *Centaurea cyanus*, fiołek trójbarwny *Viola tricolor* i polny *V. arvensis*. Na powierzchni zaznaczał się udział gatunków typowo odłogowych, takich jak przymiotno kanadyjskie *Conyza canadensis*, bylica pospolita *Artemisia vulgaris*, pokrzywa zwyczajna *Urtica dioica*, starzec jakubek *Senecio jacobaea*.

Ostatnia uprawa: owies.

Roślinność potencjalna: grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum*.

Gleby: dział – semihydrogeniczne, typ – czarne ziemie/brunatne.

Stanowisko 8. Bromierzyk (N 52°18,650'; E 020°21,741')

Zbiorowisko z klasy *Artemisietea* z dominacją bylin takich, jak krwawnik *Achillea millefolium* i dziurawiec *Hypericum perforatum*, i z niewielką domieszką roślin jednorocznych, takich jak chaber bławatek *Centaurea cyanus*, fiołek trójbarwny *Viola tricolor* i polny *V. arvensis*.

Ostatnia uprawa: ziemniaki albo owies.

Roślinność potencjalna: grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum*.

Gleby: dział – semihydrogeniczne, typ – czarne ziemie/brunatne.

Stanowisko 9. Bromierzyk (N 52°18,639'; E 020°21,453')

Zbiorowisko odłogowe (ruderalne) z klasy *Artemisietea*, złożone głównie z wieloletnich wysokich bylin z dominacją wrotycza *Tanacetum vulgare* i bylicy pospolitej *Artemisia vulgaris*. Pokrycie roślinności osiągało prawie 100%.

Ostatnia uprawa: ziemniaki albo owies.

Roślinność potencjalna: grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum*.

Dział: gleby semihydrogeniczne, typ: czarne ziemie/brunatne.

Stanowiska położone na południowym pasie wydmowym, na glebach autogenicznych (niehydrogenicznych):

Stanowisko 10. Famułki Brochowskie (N 52°18,452'; E 020°20,435')

Murawa psammofilna z klasy *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis* ze sporkiem *Spergula vernalis*, przetacznikiem Dillena *Veronica dillenii* i z bardzo dużym udziałem jastrzębca kosmaczka *Hieracium pilosella*. Pokrycie roślinności osiągało prawie 100%, głównie z powodu rozetkowej budowy jastrzębca kosmaczka.

Ostatnia uprawa: żyto.

Roślinność potencjalna: bór mieszany świeży *Querco roboris-Pinetum*.

Gleby: dział – autogeniczne, typ – bielicowe.

Stanowisko 11. Famułki Brochowskie (N 52°18,447'; E 020°20,472')

Zarastająca sosną murawa psammofilna z klasy *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis*. Obficie występował jastrzębiec kosmaczek *Hieracium pilosella*. Zbiorowisko budowały także fiołki – trójbarwny *Viola tricolor* i polny *V. arvensis*, jasieniec piaskowy *Jasione montana* i sporek wiosenny *Spergula vernalis*. Na powierzchni rosły liczne kilkuletnie osobniki sosny zwyczajnej *Pinus sylvestris*. Pokrywa roślinna zwarta.

Ostatnia uprawa: żyto.

Roślinność potencjalna: bór mieszany świeży *Querco roboris-Pinetum*.

Gleby: dział – autogeniczne, typ – bielicowe.

Stanowisko 12. Bromierzyk/Famułki Brochowskie (N 52°18,597'; E 020°22,144')

Zarastająca murawa psammofilna ze związku *Corynephorion canescentis*, rzędu *Corynephoretalia canescentis* i klasy *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis* z dominacją kocanek piaskowych *Helichrysum arenarium* i jasieńca piaskowego *Jasione montana*. Na powierzchni rosły kilkuletnie okazy sosny zwyczajnej *Pinus sylvestris* i brzozy brodawkowatej *Betula pendula*, pochodzące z samosiewu.

Ostatnia uprawa: żyto.

Roślinność potencjalna: bór mieszany świeży *Querco roboris-Pinetum*.

Gleby: dział – autogeniczne, typ – bielicowe.

Stanowisko 13. Famułki Brochowskie (N 52°18,411'; E 020°20,494')

Zbiorowisko sporka wiosennego *Spergula vernalis* i szczotlichy siwej *Corynephorus canescens* z klasy *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis*, złożone prawie wyłącznie z porostów i mchów. Licznie występowała szczotlicha *Corynephorus canescens*. Udział roślin kwiatowych był nieznaczny. Stanowisko było luźno porośnięte kilkunastoletnimi okazami sosny zwyczajnej *Pinus sylvestris* i rzadko podrostami dębu szypułkowego *Quercus robur*. Początek tworzenia się zapustu. Bardzo luźna pokrywa roślinna, widoczne piaszczyste podłoże.

Ostatnia uprawa: żyto.

Roślinność potencjalna: bór mieszany świeży *Querco roboris-Pinetum*.

Gleby: dział – autogeniczne, typ – bielicowe.

Stanowisko 14. Famułki Brochowskie (N 52°18,425’; E 020°20,402’)

Zarastająca murawa psammofilna z klasy *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis* ze sporkiem wiosennym *Spergula vernalis*, z bardzo dużym udziałem jastrzębca kosmaczka *Hieracium pilosella* i szczawiu polnego *Rumex acetosella*. Murawa zaczynała zarastać sosną i tworzył się typowy zapust – kształtował się bór sosnowy. Kolejne stadium sukcesji serii borowej na porzuconych gruntach rolnych. Pokrycie roślinności osiągało prawie 100%.

Ostatnia uprawa: żyto.

Roślinność potencjalna: bór mieszany świeży *Querco roboris-Pinetum*.

Gleby: dział – gleby autogeniczne, typ – gleby bielicowe.

Stanowisko 15. Bromierzyk (N 52°18,558’; E 020°23,360’)

Murawa szczotlichowa z klasy *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis*, z rzędu *Corynephoretalia canescentis*, związku *Corynephorion canescentis*. Największe pokrycie osiągała szczotlicha siwa *Corynephorus canescens* i sporek wiosenny *Spergula vernalis*. Pomiędzy kępkami szczotlichy widoczne wolne przestrzenie piaszczyste.

Ostatnia uprawa: żyto lub owies.

Roślinność potencjalna: bór mieszany świeży *Querco roboris-Pinetum*.

Gleby: dział – gleby autogeniczne, typ – gleby bielicowe.

Stanowisko 16. Bromierzyk (N 52°18,525’; E 020°23,677’)

Zarastająca sosną i podrostami dębu murawa psammofilna z klasy *Koelerio glaucae-Corynephoretea canescentis* uboga w gatunki. Największe pokrycie osiągały szczotlicha siwa *Corynephorus canescens* i sporek wiosenny *Spergula vernalis*. Murawa napiaskowa niejednolita, mająca postać kilku płatów bardzo luźno porośniętych roślinnością. Stanowisko otoczone było z trzech stron drzewostanem dębowo-sosnowym.

Ostatnia uprawa: żyto albo owies.

Roślinność potencjalna: bór mieszany świeży *Querco roboris-Pinetum*.

Gleby: dział – gleby autogeniczne, typ – gleby bielicowe.

3. METODY

3.1. Opis cech siedliskowych

Badania terenowe prowadzono w trakcie pięciu sezonów wegetacyjnych, w latach 2002-2006, od początku kwietnia do początku października.

Roślinność rzeczywistą badanych stanowisk scharakteryzowano, opierając się na podstawowej jednostce, którą stanowiło określone zbiorowisko roślinne. Do badań wyznaczono stałe powierzchnie na odłogowanych gruntach, wyłączonych z użytkowania rolniczego w różnym czasie. W celu określenia zbiorowiska, które wykształcało się na badanym odłogu, wykonywano od 3 do 5 zdjęć florystyczno-ekologicznych (Faliński 2001, Wysocki i Sikorski 2002). Zdjęcia o powierzchni 25 m^2 lokalizowano wokół ustawionych pułapek. W każdym zdjęciu spisywano wszystkie gatunki roślin, które występowały na jego powierzchni, i szacowano ich pokrycie przy użyciu skali fitosocjologicznej Braun-Blanqueta. Dane zestawione z powierzchni posłużyły do określenia typu zbiorowiska. Zdjęcia wykonywano w pełni kwitnienia roślin. Nomenklaturę wyróżnionych jednostek syntaksonomicznych podano za Kucharskim i Michalską-Hejduk (2003) oraz Matuszkiewiczem (2007). Klasyfikacji fitosocjologicznej dokonano na podstawie pracy Matuszkiewicza (2007).

W charakterystyce i analizie odłogów zostały uwzględnione następujące cechy:

– Liczba lat odłogowania, tj. od zaprzestania użytkowania. Została ona ustalona na podstawie wywiadów z rolnikami i służbą Parku.

– Faza sukcesji. Informacje dotyczące wieku ujednolicono do postaci 5-stopniowej skali wiekowej, wyznaczającej kolejne fazy sukcesji (Faliński 1986a, b): faza 1 (1-2 lata), faza 2 (3-5 lat), faza 3 (6-11 lat), faza 4 (12-16 lat), faza 5 (>16 lat).

– Wilgotność (typ) gleby. Każde stanowisko zaklasyfikowano do jednej z trzech kategorii gleb, które uporządkowano według wzrastającej wilgotności: 1) gleby autogeniczne (gleby bielicowe i bielice), 2) gleby semihydrogeniczne (przesuszone gleby brunatne) i 3) gleby hydrogeniczne (murszowe i murszaste).

– Roślinność potencjalna (ściślej – potencjalny typ zbiorowiska roślinnego). Z badanymi odłogami związane są trzy typy roślinności potencjalnej, które uporządkowano według wzrastającej wilgotności: 1) bór mieszany świeży *Querco roboris-Pinetum*, 2) grąd subkontynentalny *Tilio-Carpinetum*, 3) ols porzeczkowy *Ribeso nigri-Alnetum*.

– Heterogeniczność otoczenia badanego odłogu, określana jako liczba siedlisk bezpośrednio sąsiadujących, innych niż badany odłóg.

– Dostępność wolnej powierzchni. W celu określenia powierzchni pozbawionej roślinności szacowano odsetek braku pokrycia roślinnością warstwy runa. Zastosowano cztery kategorie: 1) 0-25% wolnej powierzchni (bardzo duże pokrycie), 2) 26-50% wolnej powierzchni (duże pokrycie), 3) 51-75% wolnej powierzchni (średnie pokrycie), 4) 76-100% wolnej powierzchni (małe pokrycie).

– Liczba gatunków roślin kwiatowych. Z każdej powierzchni zapisywano lub zbierano co dwa tygodnie kwitnące okazy roślin kwiatowych (Tab. 2) w celu określenia gatunków, które mogą być potencjalnym źródłem pokarmu dla imagines badanych gatunków żądłówek.

W geografii rolnictwa, geodezji i statystyce rolniczej, w zależności od wieku porzuconego pola, używa się nazw: ugór, odłóg i zapust (Zimny 2003). Ugór jest to grunt orny nie obsiewany przez jeden rok. W tym czasie pole może być uprawiane, tzn. mogą być wykonywane różne zabiegi agrotechniczne (orka, bronowanie), ale nie odbywa się uprawa roślin. Jesienią pole może być zaorane, ale nie jest zasiewane. Odłóg to grunt orny nie obsiewany dłużej niż jeden rok. Nie jest również uprawiana na nim rola. Zapust to dobrze rozwinięty, zwarty nalot lub młodnik pochodzenia samosiewnego, powstały na powierzchni otwartej (Pabjanek 2003, Zimny 2003). W niniejszej pracy na określenie porzuconych pól uprawnych w różnym wieku (w znaczeniu ugorów, odłogów i zapustów) używa się jednak wyłącznie nazwy „odłóg". Taka bowiem nazwa stosowana jest powszechnie w literaturze dotyczącej ekologii zespołów owadów na odłogowanych polach uprawnych (Greiler i in. 1991, Gathmann i in. 1994, Steffan-Dewenter i Tscharntke 1997, Desender i Bosmans 1998, Steffan-Dewenter i Tscharntke 2001).

Charakterystyki typu i rodzaju gleby w KPN pochodzą z prac Koneckiej-Betley (2003) i Piórkowskiego i in. (2010, 2011). Cechy środowiskowe, takie jak typ i rodzaj gleby oraz roślinność potencjalna badanych odłogów, określano na podstawie informacji zawartych na mapach GIS (Piórkowski i in. 2010) w wyniku nałożenia na te mapy współrzędnych geograficznych badanych stanowisk, które wcześniej ustalono za pomocą GPS (Garmin GPSMap, 60Cx). Mapy – glebową i roślinności potencjalnej – analizowano przy pomocy programu komputerowego ArcGIS 9.3.1 (Piórkowski i in. 2010).

Zebrany materiał zielnikowy po wysuszeniu oznaczono przy użyciu kluczy Szafera i in. (1967), Rutkowskiego (1998), Jägera (2007). Nazewnictwo gatunków roślin naczyniowych przyjęto za Mirkiem i in. (2002).

Dane meteorologiczne (w tym dzienne temperatury i opady) dotyczące lat badań (2002-2006) pochodzą z meteorologicznej Stacji Bazowej ZMŚP „Kampinos" w Kampinoskim Parku Narodowym.

Tabela 1. Podstawowe informacje dotyczące prób i stanowisk

Kod próby	Numer stanowiska	Rok badań	Wiek odłogowania (lata)	Faza sukcesji	Typ gleby (kategoria)	Liczba siedlisk towarzyszących	Dostępność wolnej powierzchni (kategoria)	Liczba gatunków roślin kwiatowych	Liczba gatunków grzebaczowatych
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$01h01_{04}$	1	2004	1	1	3	1	2	39	13
$01h02_{05}$	1	2005	2	1	3	1	1	33	10
$01h03_{06}$	1	2006	3	2	3	1	1	26	14
$02h01_{04}$	2	2004	1	1	3	1	2	32	13
$02h02_{05}$	2	2005	2	1	3	1	1	22	6
$03h01_{04}$	3	2004	1	1	3	1	2	22	13
$04h10_{04}$	4	2004	10	3	3	1	1	29	3
$05h25_{02}$	5	2002	25	5	3	2	1	28	9
$06s02_{03}$	6	2003	2	1	2	3	3	25	24
$06s03_{04}$	6	2004	3	2	2	3	3	22	26
$06s04_{05}$	6	2005	4	2	2	3	3	16	21
$07s03_{03}$	7	2003	3	2	2	3	1	16	19
$07s04_{04}$	7	2004	4	2	2	3	1	20	17
$08s04_{03}$	8	2003	4	2	2	3	2	21	15
$08s05_{04}$	8	2004	5	2	2	3	2	21	24
$08s06_{05}$	8	2005	6	3	2	3	3	15	16
$09s07_{03}$	9	2003	7	3	2	3	1	28	21
$09s08_{04}$	9	2004	8	3	2	3	1	22	27
$10a05_{05}$	10	2005	5	2	1	2	3	12	8

Tabela 1. (cd.)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$11a10_{05}$	11	2005	10	3	1	2	3	14	15
$12a10_{03}$	12	2003	10	3	1	2	4	21	32
$12a11_{04}$	12	2004	11	3	1	2	4	17	29
$13a15_{05}$	13	2005	15	4	1	2	4	5	17
$13a16_{06}$	13	2006	16	4	1	2	4	5	16
$14a20_{05}$	14	2005	20	5	1	2	3	12	16
$14a21_{06}$	14	2006	21	5	1	2	3	12	17
$15a20_{02}$	15	2002	20	5	1	2	4	6	21
$16a25_{02}$	16	2002	25	5	1	1	4	4	21

Objaśnienia: Kod próby grzebaczowatych składa się kolejno z numeru stanowiska, małej litery określającej wilgotność gleby: a – autogeniczna, s – semihydrogeniczna, h – hydrogeniczna, dwóch cyfr określających wiek odłogu (w latach); każdy kod zakończony jest w subskrypcie dwiema cyframi określającym rok zebrania próby. Faza sukcesji: 1) 1-2 lata, 2) 3-5 lat, 3) 6-11 lat, 4) 12-16 lat, 5) > 16 lat; typ gleby: 1 – autogeniczna, 2 – semihydrogeniczna, 3 – hydrogeniczna. Dostępność wolnej powierzchni: 1 – 0-25% wolnej powierzchni (bardzo duże pokrycie), 2 – 26-50% wolnej powierzchni (duże pokrycie), 3 – 51-75% wolnej powierzchni (średnie pokrycie), 4 – 76-100% wolnej powierzchni (małe pokrycie).

Tabela 2. Wykaz gatunków roślin kwiatowych stwierdzonych na badanych odłogach

Gatunek	Próby																														
	01h01$_{04}$	01h02$_{05}$	01h03$_{06}$	02h01$_{04}$	02h02$_{05}$	03h01$_{04}$	04h10$_{04}$	05h25$_{02}$	06s02$_{03}$	06s03$_{04}$	06s04$_{05}$	07s03$_{03}$	07s04$_{04}$	08s04$_{03}$	08s05$_{04}$	08s06$_{05}$	09s07$_{03}$	09s08$_{04}$	10a05$_{05}$	10a06$_{06}$	11a10$_{05}$	12a10$_{03}$	12a11$_{04}$	13a15$_{05}$	13a16$_{06}$	14a20$_{05}$	14a21$_{06}$	15a20$_{02}$	16a25$_{02}$
Achillea millefolium L.	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x				x							
Achillea salicifolia Besser							x																						
Ajuga reptans L.						x			x								x	x										
Anthemis arvensis L.	x								x						x						x		x						
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.	x	x	x	x	x		x								x														
Armeria maritma subsp. *elongata* (Hoffm.)	x	x	x																										
Artemisia campestris L.	x								x	x	x		x	x			x					x							
Artemisia vulgaris L.		x	x			x						x										x							
Ballota nigra L.													x																
Berteroa incana (L.) DC	x	x	x	x					x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x					x	x
Caltha palustris L.								x																					
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik	x	x		x		x			x	x							x												
Cardamine pratensis L.							x	x																					
Cardaminopsis arenosa (L.) Hayek	x	x																											
Cardaminopsis sp.	x			x	x																								

Tabela 2. (cd.)

Gatunek	Próby																													
	$01h01_{04}$	$01h02_{05}$	$01h03_{06}$	$02h01_{04}$	$02h02_{05}$	$03h01_{04}$	$04h10_{04}$	$05h25_{02}$	$06s02_{03}$	$06s03_{04}$	$06s04_{05}$	$07s03_{03}$	$07s04_{04}$	$08s04_{03}$	$08s05_{04}$	$08s06_{05}$	$09s07_{03}$	$09s08_{04}$	$10a05_{05}$	$10a06_{06}$	$11a10_{05}$	$12a10_{03}$	$12a11_{04}$	$13a15_{05}$	$13a16_{06}$	$14a20_{05}$	$14a21_{06}$	$15a20_{02}$	$16a25_{02}$
Carduus sp.	x	x	x	x	x																								
Centaurea cyanus L.	x					x			x	x	x			x	x	x						x	x						
Cerastium holosteoides Fr. Emend. Hyl.							x																						
Cerastium sp.	x			x		x																							
Chamomilla recutita (L.) Rauschert	x	x	x	x	x				x	x	x	x	x	x	x	x			x	x	x	x							
Chelidonium majus L.								x	x					x			x												
Chenopodium album L.									x			x		x	x														
Chrysanthemum segetum L.									x																				
Cirsium arvense (L.) Scop.																													
Cirsium sp.	x	x	x	x	x			x																					
Convolvulus arvensis L.	x	x	x						x	x	x	x	x	x	x	x	x	x				x	x					x	
Conyza canadensis (L.) Cronquist	x	x		x					x	x		x		x			x	x				x	x						
Coronilla varia L.	x	x	x												x	x													
Crepis biennis L.	x	x	x	x	x		x									x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x		
Descurainia sophia (L.) Webb ex Prantl																	x												

Echium vulgare L.									x								x	x										
Epilobium anagallidifolium SCHREB.							x																					
Epilobium parviflorum SCHREB.	x	x		x	x			x																				
Fallopia convolvulus (L.) Á. LÖVE	x																											
Foeniculum vulgare MILL.						x																						
Galinsoga parviflora CAV.				x		x																						
Galium mollugo L.								x																				
Galium uliginosum L.							x																					
Galium verum L.								x																				
Galium aparine L.				x	x			x					x															
Geranium robertianum L.	x			x		x		x																				
Geum rivale L.				x	x			x																				
Geum urbanum L.								x																				
Glechoma hederacea L.								x																				
Helichrysum arenarium (L.)																		x				x	x					
Holosteum umbellatum L.																	x											
Hypericum perforatum L.								x				x	x	x	x	x												
Inula britannica L.							x																					
Jasione montana L.																			x	x	x	x	x			x	x	

Tabela 2. (cd.)

Gatunek	Próby																													
	01h01$_{04}$	01h02$_{05}$	01h03$_{06}$	02h01$_{04}$	02h02$_{05}$	03h01$_{04}$	04h10$_{04}$	05h25$_{02}$	06s02$_{03}$	06s03$_{04}$	06s04$_{05}$	07s03$_{03}$	07s04$_{04}$	08s04$_{03}$	08s05$_{04}$	08s06$_{05}$	09s07$_{03}$	09s08$_{04}$	10a05$_{05}$	10a06$_{06}$	11a10$_{05}$	12a10$_{03}$	12a11$_{04}$	13a15$_{05}$	13a16$_{06}$	14a20$_{05}$	14a21$_{06}$	15a20$_{02}$	16a25$_{02}$
Lactuca serriola L.														x																
Lapsana communis L.															x		x													
Leontodon autumnalis L.	x	x	x	x	x		x			x	x			x																
Leonurus cardiaca L.									x	x																				
Linaria vulgaris Mill.	x	x	x	x	x		x	x									x					x								
Lithospermum arvense L.						x																								
Lotus corniculatus L.								x																						
Lychnis flos-cuculi L.							x	x																						
Lysimachia vulgaris L.								x																						
Lythrum salicaria L.							x	x																						
Malva neglecta Wallr.	x					x																								
Matricaria maritima L. subsp. *indora*									x			x		x																
Melandrium album (Mill.) Garcke				x	x				x	x		x	x	x	x	x	x	x				x	x							
Mentha arvensis L.							x	x																						
Myosotis arvensis (L.) Hill	x	x	x	x	x	x			x	x		x	x		x	x														

Myosotis sp.	x	x	x							x	x		x					x											
Myosotis stricta Link ex Roem. & Schult.									x								x												
Oenothera biennis L.									x	x	x	x	x	x	x	x													x
Oenothera sp.													x				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
Papaver rhoeas L.	x	x		x	x	x			x	x	x	x					x	x											
Potentilla anserina L.							x																						
Potentilla argentea L.							x							x			x	x	x	x	x								x
Ranunculus acris L.							x	x																					
Ranunculus flammula L.							x	x																					
Ranunculus repens L.					x		x	x																					
Raphanus raphanistrum L.						x																							
Rhinanthus minor L.	x																												
Rhinanthus serotinus (Schönh.)	x	x					x																						
Rumex acetosa L.							x											x											
Rumex acetosella L.							x	x									x		x	x	x	x	x			x	x	x	
Saponaria officinalis L.									x	x	x	x	x	x	x	x	x	x				x	x					x	
Scutellaria galericulata L.								x																					
Senecio jacobaea L.		x	x									x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
Senecio vernalis Waldst. & Kit.																	x					x	x						

Tabela 2. (cd.)

Gatunek	Próby																														
	01h01$_{04}$	01h02$_{05}$	01h03$_{06}$	02h01$_{04}$	02h02$_{05}$	03h01$_{04}$	04h10$_{04}$	05h25$_{02}$	06s02$_{03}$	06s03$_{04}$	06s04$_{05}$	07s03$_{03}$	07s04$_{04}$	08s04$_{03}$	08s05$_{04}$	08s06$_{05}$	09s07$_{03}$	09s08$_{04}$	10a05$_{05}$	10a06$_{06}$	11a10$_{05}$	12a10$_{03}$	12a11$_{04}$	13a15$_{05}$	13a16$_{06}$	14a20$_{05}$	14a21$_{06}$	15a20$_{02}$	16a25$_{02}$
Senecio vulgaris L.		x	x																										
Sinapis arvensis L.						x																				x	x		
Solidago canadensis L.	x	x	x																										
Solidago gigantea Aiton	x	x	x																										
Solidago virgaurea L.																	x	x											
Spergula morisonii Boreau	x	x	x	x		x			x	x	x				x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
Stellaria sp.				x																									
Symphytum officinale L.								x																					
Tanacetum vulgare L.																	x	x											
Taraxacum officinale Web.	x	x	x	x	x	x	x										x												
Trifolium arvense L.							x																						
Trifolium pratense L.				x	x																								
Trifolium repens L.		x	x	x	x	x	x																						
Urtica dioica L.												x	x	x	x	x													
Veronica arvensis L.	x			x		x																							
Veronica chamaedrys L.		x	x		x	x	x	x					x																

Veronica dillenii CRANTZ													x						x	x	x					x	x		
Veronica hederifolia L.	x			x																									
Veronica longifolia L.							x	x																					
Veronica sp.													x		x														
Veronica triphyllos L.	x	x		x		x	x			x					x			x								x	x		
Vicia cracca L.	x	x	x	x	x	x				x	x		x																
Vicia hirsuta (L.) GRAY				x																									
Viola arvensis MURRAY	x	x	x	x	x	x			x	x	x				x	x		x	x	x	x		x			x	x		
Viola tricolor L.							x		x	x	x			x			x				x	x	x			x	x		
Liczba gatunków	39	33	26	32	22	22	29	28	25	22	16	16	20	21	21	15	28	22	12	12	14	21	17	5	5	12	12	6	4

Objaśnienia: Kody prób – jak w Tab. 1.

3.2. Pobór prób grzebaczowatych

Owady chwytano na jednostkę wysiłku badawczego (ang. *catch per unit effort* = CPUE) za pomocą 87 pułapek Moerickego (kolorowych misek, ang. *coloured pan-traps*). Początkowo rozstawiano również pułapki Malaise'a, ale ze względu na ich niszczenie i notoryczne kradzieże, ostatecznie do odłowu grzebaczowatych wykorzystano metodę Moerickego, stosowaną powszechnie w badaniach żądłówek. Metoda ta umożliwia odławianie gatunków o niewielkich rozmiarach (które mogą zostać przeoczone, np. w badaniach transektowych), w sposób ciągły (zarówno w ujęciu dobowym, jak i sezonowym), jest odpowiednia do stosowania w różnych środowiskach, szczególnie otwartych, jest prosta w użyciu i wiarygodna oraz mało kosztowna (np. w porównaniu do pułapek Malaise'a), a jej efektywność nie zależy od umiejętności i doświadczenia badacza (jak w przypadku odłowów za pomocą siatki entomologicznej lub badań transektowych). Dostarcza również informacji o wysiłku badawczym łatwym do oceny (Duelli i in. 1998, Westphal i in. 2008, Wilson i in. 2008, Gonzáles i in. 2009, Grundel i in. 2011).

Na każdym stanowisku umieszczano trzy pułapki: dwie żółte i jedną białą; pułapki w tych kolorach są uważane za najskuteczniejsze do połowów owadów żerujących na kwiatach (Duelli i in. 1998, Campbell i Hanula 2007, Westphal i in. 2008). Każda pułapka (plastikowa miska o średnicy 20 cm) wypełniona była wodą (95%) i glikolem etylenowym (5%), mającym zdolności konserwujące, z dodatkiem kilku kropli detergentu, zmniejszającego napięcie powierzchniowe mieszaniny. Pułapki 1) ustawiano bezpośrednio na gruncie albo 2) zawieszano na tyczkach o wysokości zbliżonej do otaczającej roślinności. Pułapki opróżniano co 10 dni, w sumie 19 razy w ciągu sezonu wegetacyjnego. Te 19 odłowów na danym stanowisku w danym roku traktowano łącznie jako jedną próbę. Ponieważ w przypadku większości stanowisk próby były powtarzane w kolejnych latach, w sumie pobrano 29 prób grzebaczowatych, w tym 13 w ramach powtórzeń (Tab. 1). Te ostatnie próby zostały uwzględnione w analizach, jako że większa baza danych potencjalnie zwiększa możliwości formułowania wniosków. Łącznie dokonano 1653 odłowy (19 odłowów × 3 pułapki × 29 prób). Każdą próbę opatrzono kodem, w którym kolejno: (1) dwie cyfry oznaczają numer stanowiska; (2) mała litera oznacza typ (kategorię wilgotności) gleby: a – autogeniczna (sucha), s – semihydrogeniczna, h – hydrogeniczna (wilgotna); (3) dwie kolejne cyfry określają wiek odłogu (w latach), (4) cyfry w subskrypcie oznaczają rok zebrania próby. Na przykład: próba $06s04_{05}$ została zebrana w roku 2005 na stanowisku nr 6, na odłogu położonym na glebie semihydrogenicznej, nieużytkowanym od 4 lat.

Złowione owady konserwowano w 75% alkoholu etylowym, a następnie segregowano, nabijano na szpilki entomologiczne i etykietowano. Materiał entomologiczny uzyskany w trakcie badań znajduje się w zbiorach Zakładu Dydaktyki Biologii i Badania Różnorodności Biologicznej Uniwersytetu Łódzkiego oraz w zbiorach Ojcowskiego Parku Narodowego.

3.3. Identyfikacja gatunków oraz ich cechy biologiczne

Grzebaczowate oznaczano do gatunku za pomocą kluczy: Noskiewicza i Puławskiego (1960), Oehlkego (1970), Puławskiego (1984), Jacobsa i Oehlkego (1990), Antropova (1991), Dollfussa (1991), Guicharda (1993) oraz Schmida-Eggera (2002).

Cechami biologii określanymi dla gatunków grzebaczowatych na odłogach były: preferencje siedliskowe, wymagania pokarmowe związane ze zdobywaniem pożywienia dla potomstwa, sposób gniazdowania, rozmiar (wyrażony długością ciała) i liczba generacji w ciągu roku.

Każdy gatunek został zaklasyfikowany, w zależności od preferencji siedliskowych, do jednej z trzech grup siedliskowych (Noskiewicz i Puławski 1960, Oehlke 1970, Lomholdt 1975, Schmid-Egger i in. 1995, Blösch 2000): 1) gatunki eurytopowe preferujące tereny otwarte; 2) gatunki stenotopowe terenów leśnych (preferujące tereny zadrzewione i brzegi lasów); 3) gatunki stenotopowe (psammofilne i ciepłolubne), związane z terenami otwartymi.

W celu scharakteryzowania preferencji gniazdowania gatunki podzielono na dwie gildie (Noskiewicz i Puławski 1960, Bohart i Menke 1976): *i*) gatunki endogeiczne – kopiące gniazda w glebie i zajmujące istniejące w glebie szczeliny, *ii*) gatunki hypergeiczne – gnieżdżące się ponad ziemią: w drewnie, pędach roślin (do gildii tej włączono również gatunki mogące gnieździć się zarówno w ziemi, jak i ponad ziemią). Gatunki kleptopasożytnicze, jako niebudujące samodzielnie gniazd, zostały wyłączone z podziału i analizy sposobów gniazdowania.

Biorąc pod uwagę wymagania pokarmowe larw, gatunki grzebaczowatych podzielono na osiem grup (Oehlke 1970, Lomholdt 1975, Schmid-Egger i in. 1995, Blösch 2000): gatunki polujące na *a*) pająki (Araneae), *b*) mszyce (Hemiptera-Aphidoidea), *c*) pluskwiaki – oprócz mszyc (Hemiptera-inne), *d*) larwy i imagines motyli (Lepidoptera), *e*) prostoskrzydłe i karaczany (Orthoptera i Blattodea), *f*) chrząszcze (Coleoptera), *g*) błonkówki (Hymenoptera), *h*) muchówki (Diptera).

Grzebaczowate zaklasyfikowano do sześciu elementów zoogeograficznych, których nazewnictwo i charakterystykę oparto na pracy Wiśniowskiego (2002): 1) element holarktyczny – gatunki rozprzestrzenione zarówno w Palearktyce, jak i w Nearktyce, 2) palearktyczny – gatunki rozsiedlone w całej Palearktyce lub jej przeważającej części, 3) zachodniopalearktyczny – gatunki rozsiedlone w zachodniej części Palearktyki, 4) europejski – gatunki występujące w przeważającej części Europy, 5) submediterraneński – gatunki rozsiedlone wokół Morza Śródziemnego i stamtąd przenikające w głąb Europy, 6) subpontomediterraneński – gatunki rozsiedlone zarówno na terenach gatunków submediterraneńskich, jak i subpontyjskich (rozsiedlonych na terenach sąsiadujących z Morzem Czarnym i sięgających na zachód po Europę Środkową, na wschód po Azję Mniejszą i Środkową).

W pracy zastosowano nazewnictwo gatunkowe wg Bogdanowicz i in. (2004) oraz Fauna Europaea (2011). Zgodnie z przyjętym w obu opracowaniach układem systematycznym grzebaczowate wraz z pszczołami Apidae stanowią jedną nadrodzinę pszczołowatych Apoidea w obrębie rzędu błonkówek Hymenoptera i podrzędu stylikowców Apocrita. Grzebaczowate są grupą parafiletyczną, dla której stosowane jest określenie Spheciformes (Melo 1999); są one reprezentowane w Polsce przez trzy rodziny: Ampulicidae, Crabronidae i Sphecidae. Polskie nazwy grzebaczowatych podano za Ruszkowskim i Ruszkowskim (1998).

Status gatunków (status systematyczny, częstość występowania w Polsce, kategoria zagrożenia) podano za Antropovem (1991), Głowacińskim (2002), Bogdanowicz i in. (2004), Głowacińskim i Nowackim (2004), Wiśniowskim (2004) oraz Puławskim (2010). W przypadku węgarnika nosorożca *Trypoxylon fronticorne* Gussakovskij, 1936 kategoria zagrożenia DD została zaproponowana przez Wiśniowskiego i Szczepko (2004), po wykazaniu gatunku jako nowego dla Polski (między innymi z terenu Kampinoskiego PN). Częstość występowania gatunków w Polsce, podaną w Faunie Polski (Bogdanowicz i in. 2004), zmodyfikowano na podstawie bazy danych Bogdana Wiśniowskiego (ponad 15000 rekordów Spheciformes).

Informacje dotyczące biologii gatunków grzebaczowatych pochodzą z prac: Noskiewicza i Puławskiego (1960), Antropova (1991), Dollfussa (1991), Schmida-Eggera i in. (1995), Yeo i Corbet (1995), Edwardsa (1997), Windschnurera (1997), Blöscha (2000), O'Neilla (2001), Smissen (2001), Dylewskiej i Wiśniowskiego (2003), Manderyego i in. (2003), Essera i in. (2004), Wiśniowskiego i Szczepko (2004), Bleidorna i Venne (2006), Witta (2009), Bellmanna (2010) oraz Puławskiego (2010).

3.4. Analiza zgrupowań grzebaczowatych i analiza rzadkości gatunków

Dla ogólnej charakterystyki zgrupowania owadów z rodzin Sphecidae i Crabronidae na badanych odłogach łącznie podano:

– całkowite bogactwo gatunkowe (S);
– całkowitą liczebność (N);
– klasy dominacji (D) gatunków (tj. udział procentowy osobników danego gatunku w zgrupowaniu) (Kasprzak i Niedbała 1981):

D_5 – eudominanty: > 10,1%,
D_4 – dominanty: 5,1-10,0%,
D_3 – subdominanty: 2,1-5,0%,
D_2 – recedenty: 1,1-2,0%,
D_1 – subrecedenty: ≤ 1,0%.

W celu przeprowadzenia analizy rzadkości grzebaczowate poklasyfikowano w oparciu o kryteria zaproponowane przez Rabinowitz (1981). Stanowią je: wielkość lokalnych populacji (duże – D, małe – M), wielkości areałów (duże – D, małe – M), specjalizacja ekologiczna (gatunki ubikwistyczne – U, wyspecjalizowane – S). Zgodnie z tymi kryteriami można wyróżnić osiem klas: DDU – gatunki o dużych lokalnych populacjach, dużych areałach, ubikwistyczne; DDS – gatunki o dużych lokalnych populacjach, dużych areałach, wyspecjalizowane; DMU – gatunki o dużych lokalnych populacjach, małych areałach, ubikwistyczne; DMS – gatunki o dużych lokalnych populacjach, małych areałach, wyspecjalizowane; MDU – gatunki o małych lokalnych populacjach, dużych areałach, ubikwistyczne; MDS – gatunki o małych lokalnych populacjach, dużych areałach, wyspecjalizowane; MMU – gatunki o małych lokalnych populacjach, małych areałach, ubikwistyczne; MMS – gatunki o małych lokalnych populacjach, małych areałach, wyspecjalizowane. Gatunki ubikwistyczne o dużych lokalnych populacjach i dużych areałach tworzą jedyną grupę, która nie jest klasyfikowana jako gatunki rzadkie. Pozostałe siedem klas obejmuje gatunki rzadkie ze względu na przynajmniej jedno kryterium. Przyporządkowanie gatunków do ww. klas nastręcza szereg trudności, dlatego też w pracy przyjęto schemat zaproponowany przez Marszał i Przybylskiego (1996) i Przybylskiego i in. (2004), tj. podział gatunków ustalono według wielkości lokalnych populacji na podstawie rozkładu liczebności gatunków w zespole. Gatunkom nadano rangi w zależności od liczebności w zgrupowaniu (oś odciętych) oraz ustalając ich względny udział (%) w zgrupowaniu (oś rzędnych). Jeśli rozkład ten jest log-normalny (Weiner 1999, Magurran 2004), to 65% gatunków tworzy małe lokalne populacje, natomiast pozostałe należą do gatunków dominujących albo subdominantów. Zgodność rozkładu empirycznego z uciętym rozkładem log-normalnym testowano za pomocą testu Kołmogorowa-Smirnowa (Magurran 2004). Wielkość areału ustalono na podstawie częstości spotykania gatunku, przyjmując kryterium 50% stanowisk jako granicę podziału na gatunki o dużych areałach (częstość występowania $\geq$ 50%) i małych areałach (częstość występowania $<$ 50%). Podstawą przyjęcia tej granicy była różnica w częstości występowania miedzy gatunkami uszeregowanymi malejąco.

Dla każdej próby określono następujace wartości:

I. dotyczące charakterystyki odłogów:
- wiek,
- faza sukcesji,
- typ gleby (wilgotność),
- liczba siedlisk towarzyszących,
- liczba gatunków roślin kwiatowych (dwuliściennych),
- dostępność powierzchni wolnej od roślinności;

II. dotyczące charakterystyki zgrupowań grzebaczowatych:
- bogactwo gatunkowe (*S*),
- całkowita liczebność (*N*),

– liczba, liczebność i dominacja gatunków o poszczególnych wymaganiach życiowych,

– średni rozmiar (średnia ważona) i średnia liczba generacji (średnia ważona) gatunków w próbach, obliczane odpowiednio wg wzorów (STEFFAN-DEWENTER i TSCHARNTKE 2001):

$$\bar{L} = \frac{\sum_{i=1}^{S} n_i L_i}{\sum_{i=1}^{S} n_i} \qquad \bar{G} = \frac{\sum_{i=1}^{S} n_i G_i}{\sum_{i=1}^{S} n_i}$$

gdzie:
L_i – rozmiar i-tego gatunku, G_i – liczba generacji i-tego gatunku, n_i – liczebność i-tego gatunku, S – liczba gatunków w zgrupowaniu,

– wskaźnik różnorodności gatunkowej (H') Shannona-Wienera (WEINER 1999, MAGURRAN 2004):

$$H' = -\sum_{i=1}^{S} p_i \log p_i$$

gdzie:
p_i – proporcja liczebności i-tego gatunku w zgrupowaniu,

$$p_i = \frac{n_i}{\sum_{i=1}^{S} n_i}$$

n_i – liczebność i-tego gatunku, Σn_i – liczebność całkowita, S – liczba gatunków,

– wskaźnik równomierności rozkładu częstości gatunków (J') Shannona-Wienera (WEINER 1999, MAGURRAN 2004) – stosunek rzeczywistej różnorodności do różnorodności maksymalnej, zawierający się w przedziale [0; 1]:

$$J' = \frac{H'}{\log S}$$

gdzie: S – liczba gatunków w zgrupowaniu,

– wskaźnik dominacji gatunkowej Simpsona (WEINER 1999, MAGURRAN 2004) – zawierający się w przedziale [0; 1]; przybiera tym większe wartości, im bardziej zbiorowisko jest zdominowane przez niewiele gatunków:

$$D = \sum_{i=1}^{S} p_i^2$$

– wskaźnik różnorodności Simpsona (WEINER 1999, MAGURRAN 2004) – im wyższa jest jego wartość, tym zbiorowisko jest bardziej zróżnicowane – zawierający się w przedziale [0; 1]:

$$C = 1 - D = 1 - \sum_{i=1}^{S} p_i^2$$

3.5. Statystyczna analiza danych

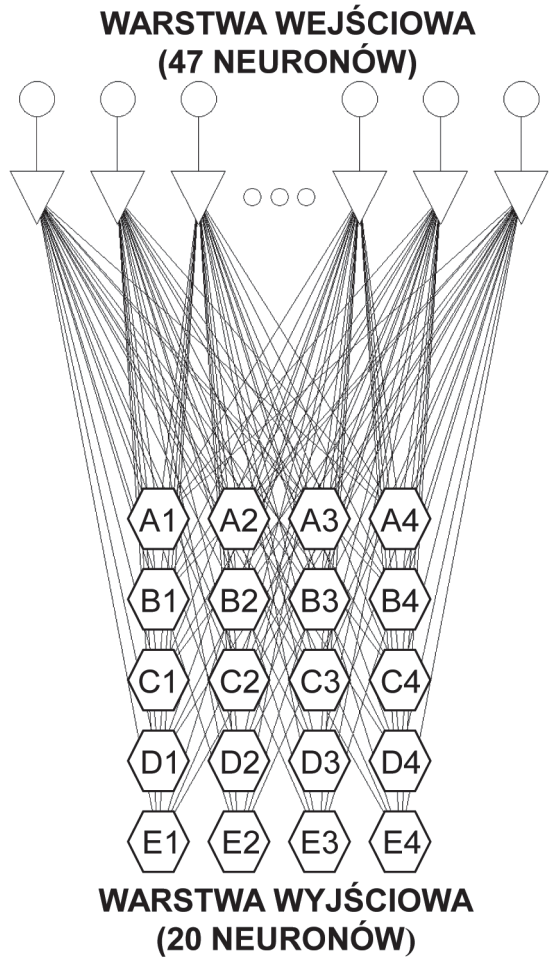
Próby grzebaczowatych poklasyfikowano za pomocą sztucznej sieci neuronowej Kohonena (Kohonen ANN) (Kohonen 1982). Sztuczne sieci neuronowe tego typu nazywane są również mapami samoorganizującymi się (ang. *self-organizing maps*, SOM). Sztuczne sieci neuronowe są prostymi modelami mózgu zarówno pod względem struktury, jak i funkcji. Posiadają kilka zalet w stosunku do opartych na modelach liniowych klasycznych analiz statystycznych, których poprawne zastosowanie jest ograniczone restrykcyjnymi założeniami (Kohonen 1982, Brosse i in. 2001, Kohonen 2001, Lek i in. 2005). Sztuczne sieci neuronowe same budują modele rzeczywistych układów na podstawie zaprezentowanych danych (wskutek czego typ zależności nie musi być znany *a priori*) nawet w przypadku bardzo złożonych nieliniowych zależności pomiędzy zmiennymi. Ponadto mogą być stosowane do danych o silnie skośnych rozkładach, częstych przy zliczeniach organizmów. Rozkładów zliczeń organizmów, szczególnie w przypadku gatunków o niskiej i średniej stałości występowania, zazwyczaj nie udaje się przybliżyć do rozkładu normalnego z powodu obserwowanych licznych zer (Quinn i Keough 2002). Ponadto sztuczne sieci neuronowe dobrze radzą sobie z danymi zaszumionymi. W badaniach terenowych zespołów owadów zniekształcenie danych z prób w stosunku do rzeczywistych liczebności populacji jest częste wskutek aktywnego przemieszczania się badanych organizmów oraz niedoskonałości stosowanych metod poboru prób organizmów.

Sztuczne sieci neuronowe Kohonena zbudowane są z neuronów (tj. jednostek przetwarzających dane) ułożonych w dwie warstwy: wejściową i wyjściową. Każdy neuron wejściowy jest połączony z każdym neuronem wyjściowym (Ryc. 4), tzn. w procesie uczenia sieci neuron wejściowy ma możliwość przekazywania neuronowi wyjściowemu informacji. Liczba neuronów wejściowych jest taka sama jak liczba prezentowanych sztucznej sieci neuronowej zmiennych, tj. liczba gatunków grzebaczowatych. W niniejszym opracowaniu sztucznej sieci neuronowej zaprezentowano liczebności 47 gatunków obecnych w co najmniej trzech próbach. Pomijanie gatunków sporadycznie rejestrowanych w próbach jest często stosowane w analizach neuronowych (Lek i in. 2005, Penczak i in. 2006). Liczba neuronów warstwy wyjściowej, tworzących dwuwymiarową mapę, jest ustalana arbitralnie; w niniejszej pracy spośród wielu wypróbowanych opcji wybrano SOM z 20 neuronami wyjściowymi w układzie 5 × 4 (Ryc. 4). Dane (47 gatunków × 29 prób, zlogarytmowane i znormalizowane 0-1) były prezentowane neuronom wejściowym. Na podstawie sygnałów przekazywanych następnie do neuronów wyjściowych, w każdym z tych ostatnich powstaje model próby grzebaczowatych. Modelowe próby w sąsiednich neuronach są do siebie podobne, natomiast modelowe próby w odległych neuronach wykazują znaczne różnice. Każda rzeczywista próba grzebaczowatych w końcowym etapie analizy jest przypisywana do tego

modelu próby, który najbardziej ona przypomina, a tym samym – również do konkretnego neuronu. Dany model próby może okazać się: 1) najbardziej podobny spośród pozostałych do więcej niż jednej rzeczywistej próby grzebaczowatych – wówczas w jednym neuronie może znaleźć się wiele prób; 2) mniej podobny w przypadku każdej rzeczywistej próby grzebaczowatych niż którykolwiek z pozostałych modeli – wówczas do danego neuronu może nie zostać przypisana żadna próba. W konsekwencji przypisywania rzeczywistych modeli prób grzebaczowatych do modeli prób: 1) rzeczywiste próby, znacznie różniące się składem gatunkowym lub liczebnością poszczególnych gatunków, są przypisane do odległych obszarów SOM, zaś 2) próby do siebie podobne – do tego samego neuronu lub do sąsiednich neuronów. Niekiedy jednak nawet próby przypisane do sąsiednich neuronów mogą wykazywać znaczne różnice – o ile neurony te należą do różnych (pod)klasterów. Klastery i podklastery neuronów identyfikowano za pomocą hierarchicznej analizy zgrupowań (metoda Warda, odległość Euklidesowa). W opisany powyżej sposób *n*-wymiarowa przestrzeń danych jest redukowana do dwuwymiarowej mapy, której zasady interpretacji są zbliżone do zasad obowiązujących w przypadku innych metod wielowymiarowych (tj. obiekty położone blisko siebie należy uznać za podobne).

W niniejszej pracy spośród wielu wypróbowanych opcji wybrano mapę o wielkości 20 neuronów wyjściowych w układzie 5 × 4, oznaczonych symbolami A1-E4 (Ryc. 4). Wybrana mapa skutecznie prezentuje obserwowane gradienty w danych, przy niskiej liczbie niepożądanych „pustych" (tj. bez przypisanej choćby jednej rzeczywistej próby) neuronów (Céréghino i Park 2009). Jakkolwiek nie ma jednej bezsprzecznej metody ustalania liczby neuronów wyjściowych, rozwiązanie przyjęte w niniejszym opracowaniu jest zbliżone do propozycji Vesanta i Alhoniemiego (2000), według której liczba neuronów wyjściowych powinna wynosić $5\sqrt{n}$, gdzie n oznacza liczbę rzeczywistych prób organizmów (tych było 29).

Więcej szczegółów na temat sztucznych sieci neuronowych Kohonena można znaleźć w innych opracowaniach ekologicznych dotyczących bezkręgowców (Chon i in. 2001, Park i in. 2003, Lek i in. 2005, Penczak i in. 2006, Song i in. 2006, Lek-Ang i in. 2007, Céréghino i in. 2008, Ruggiero i in. 2008, Tszydel i in. 2009, Bańbura i in. 2010).



Ryc. 4. Struktura zastosowanej sztucznej sieci neuronowej Kohonena

Niezależność prób powtarzających się, tzn. pochodzących z tego samego stanowiska, ale z różnych lat, sprawdzono za pomocą testu dokładnego Fiszera i korelacji γ (Hulbert 1984). We wszystkich porównaniach próby powtarzające się okazały się niezależnie (w każdym przypadku: $p > 0.2$, γ nieistotna).

Na podstawie modeli prób grzebaczowatych związek każdego gatunku z poszczególnymi regionami SOM może zostać przedstawiony graficznie w skali szarości. Taka wizualizacja wyników wspomaga formułowanie wniosków ekologicznych, ponieważ gatunki o podobnym rozkładzie szarości na SOM zwykle wykazują podobne preferencje siedliskowe, podczas gdy rozkłady szarości na SOM dla gatunków o skrajnie różnych wymaganiach siedliskowych są swoimi odbiciami lustrzanymi (negatywami). Dodatkowo związek każdego gatunku z poszczególnymi podklasterami neuronów wyjściowych wyrażono w formie nume-

rycznej za pomocą wskaźnika Indicator Value (IndVal) zaproponowanego przez Dufrêne'a i Legendre'a (1997). IndVal (w %) dla danego gatunku w podklasterze został obliczony jako iloczyn (1) stałości występowania tego gatunku (w %) w rzeczywistych próbach przypisanych do neuronów w danym podklasterze, (2) średniej względnej liczebności (w %) gatunku, tj. średniej liczebności gatunku dla rzeczywistych prób przypisanych do neuronów w podklasterze, podzielonej przez sumę średnich liczebności gatunku we wszystkich podklasterach, oraz (3) stałej 100 w celu otrzymania wartości procentowych (Dufrêne i Legendre 1997). IndVal przyjmuje wartości maksymalne (100%), gdy wszystkie próby grzebaczowatych, w których stwierdzono dany gatunek, znajdują się w jednym podklaterze neuronów i gdy dany gatunek został stwierdzony we wszystkich próbach przypisanych do tego podklasteru (Dufrêne i Legendre 1997). Poziom istotności dla najwyższej wartości IndVal dla każdego gatunku został oszacowany za pomocą testu Monte Carlo (McCune i Mefford 2011). Zatem IndVal i graficzna prezentacja związku gatunków z regionami SOM uzupełniają się nawzajem, co jest o tyle ważne, że same sztuczne sieci neuronowe nie dostarczają weryfikacji statystycznych różnic pomiędzy poszczególnymi obszarami SOM. IndVal i graficzna prezentacja związku gatunków z regionami SOM pozwalają ocenić, w którym podklasterze dany gatunek jest najliczniejszy lub wykazuje najwyższą stałość występowania, a tym samym, który podklaster wraz z odpowiadającymi mu warunkami abiotycznymi (określonymi albo nieokreślonymi przez badacza) jest preferowany przez dany gatunek (Adamczyk 2011, Kruk i Penczak 2013).

Graficzna prezentacja związku gatunków z regionami SOM w przypadku gatunków sporadycznie łowionych może wprowadzać w błąd. Dlatego też na podstawie arbitralnie podjętej decyzji nie wygenerowano jej dla 16 gatunków, dla których najwyższa stwierdzona wartość IndVal była < 25%, tj.: *Bembix rostrata*, *Cerceris arenaria*, *C. interrupta*, *C. quinquefasciata*, *Crabro ingricus*, *Lestica clypeata*, *Lindenius albilabris*, *Miscophus ater*, *Nysson dimidiatus*, *N. interruptus*, *Oxybelus victor*, *Passaloecus singularis*, *Pemphredon inornata*, *Philanthus triangulum*, *Tachysphex helveticus*, *Trypoxylon attenuatum*.

Proces uczenia sztucznej sieci neuronowej przeprowadzono z zastosowaniem oprogramowania SOM Toolbox (Alhoniemi i in. 1999, Vesanto i in. 1999), opracowanego dla środowiska Matlab (The MathWorks) przez Laboratory of Information and Computer Science w Helsinki University of Technology. Wartości oraz istotności IndVal obliczono w pakiecie statystycznym PC-ORD (McCune i Mefford 2011). Z zastosowaniem tego ostatniego przeprowadzono również test Monte Carlo.

Wskaźniki różnorodności oraz średnie ważone liczby generacji i rozmiaru gatunków dla poszczególnych klasterów wyrażono jako średnie arytmetyczne wraz z odchyleniem standardowym. Istotność różnic między średnimi testowano za pomocą analizy wariancji jednoczynnikowej (ANOVA I). W przypadku pozostałych zmiennych, które często nie mają rozkładu normalnego, zastosowano

nieparametryczny test Kruskala-Wallisa dla zmiennych niezależnych. W przypadku wykazania istotności różnic, porównania wielokrotne (*post-hoc*) były dokonywane z zastosowaniem odpowiednio testu Tukeya albo testu Dunna (Zar 1984, StatSoft 2011). Jeżeli nie stwierdzono istotnej różnicy pomiędzy podklasterami, a mediany określonej zmiennej zawierały się w wąskim zakresie, rezygnowano z zamieszczenia ryciny. Ponadto w przypadku braku istotnej różnicy pomiędzy podklasterami wykonywano dodatkowo test *U* Manna-Whitneya na istotność różnicy pomiędzy klasterami (Zar 1984, StatSoft 2011). W tym ostatnim przypadku, z uwagi na rozmiar pracy, zrezygnowano z wykreślania dodatkowej ryciny prezentującej wartości zmiennej dla klasterów, a wyniki testu zapisywano na rycinie wykreślonej dla podklasterów. Opisane testy wykonano z zastosowaniem pakietu statystycznego STATISTICA 10 (StatSoft 2011).

4. WYNIKI

4.1. Ogólna charakterystyka zgrupowania grzebaczowatych na odłogach

W trakcie pięcioletnich badań na odłogach w Kampinoskim Parku Narodowym odłowiono 2694 osobniki z dwóch rodzin – Sphecidae i Crabronidae (Hymenoptera, Apocrita, Apoidea) (Tab. 3). Wykazano obecność 82 gatunków, należących do 29 rodzajów. Spośród rodzajów najliczniej reprezentowane były: *Tachysphex* i *Trypoxylon* (po 7 gatunków), *Nysson* (6 gatunków) oraz *Cerceris* Latr. i *Gorytes* (po 5 gatunków) (Tab. 3). Średnia liczba gatunków grzebaczowatych na odłogach wynosiła 17,3 gatunków w próbie: od 10,3 na glebach hydrogenicznych, poprzez 19 na glebach autogenicznych, do 21 na glebach semihydrogenicznych. Średnia liczebność grzebaczowatych na odłogach wynosiła 150,7 osobników w próbie: od 38,9 na glebach hydrogenicznych, poprzez 93,6 na glebach autogenicznych, do 136,5 na glebach semihydrogenicznych.

4.1.1. Gatunki nowe dla Kampinoskiego Parku Narodowego i Mazowsza

W trakcie badań stwierdzono na odłogach 18 gatunków grzebaczowatych nie odnotowanych wcześniej z terenu Kampinoskiego PN, w tym gatunki, które do tej pory nie były znane również z terenu Mazowsza (Tab. 3). Trzy gatunki spośród nowych dla Mazowsza – *Gorytes albidulus*, *Oxybelus variegatus* i *Tachysphex unicolor* – to ciepłolubne i psammofilne grzebaczowate, związane z siedliskami otwartymi, natomiast *Trypoxylon deceptorium*, *T. medium* oraz *T. minus* preferują siedliska leśne.

4.1.2. Gatunki zagrożone i rzadkie na odłogach w Kampinoskim Parku Narodowym

Wśród zebranych grzebaczowatych, 11 gatunków jest rzadko lub bardzo rzadko spotykanych w Polsce, zaś 13 występuje niezbyt często. Szesnaście gatunków jest zagrożonych w skali kraju (Tab. 3). Do najwyższej kategorii zagrożenia (EX? – prawdopodobnie wymarły w Polsce) zaliczono chwastosza pluskwiakowca

Tabela 3. Wykaz gatunków grzebaczowatych odłogów w KPN

Gatunek	n	Wymagania siedliskowe	Sposób gniazdowania	Ofiary	Element zoogeograficzny	Średni rozmiar ♀ (mm)	Średni rozmiar ♂ (mm)	Liczba generacji w roku	Status gatunku
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
SPHECIDAE									
Ammophila campestris Latreille, 1809	70	eur	en	Hym	Pal	14,00	13,50	2	
Ammophila pubescens Curtis, 1836	40	stn	en	Lep	Eur	17,00	15,00	1	NT
Ammophila sabulosa (Linnaeus, 1758)	326	eur	en	Lep	Pal	20,00	16,50	2	
Podalonia affinis (Kirby, 1798)	54	stn	en	Lep	Pal	18,00	15,50	1	
Podalonia hirsuta (Scopoli, 1763)	2	stn	en	Lep	Z-Pal	18,50	16,00	2	
Podalonia luffi (Saunders, 1903)	2	stn	en	Lep	Eur	18,00	16,50	1-2	
CRABRONIDAE									
Alysson spinosus (Panzer, 1801)	3	eur	en	He-in	Z-Pal	7,00	5,25	2	
Argogorytes mystaceus (Linnaeus, 1761)	2	eur	en	He-in	Z-Pal	12,00	9,50	1	
Bembecinus tridens (Fabricius, 1781)	308	stn	en	He-in	Pal	9,00	9,00	2	VU
Bembix rostrata (Linnaeus 1758)	5	stn	en	Dip	Pal	20,50	19,50	1	VU
Cerceris arenaria (Linnaeus, 1758)	28	stn	en	Col	Pal	13,00	10,00	1	
Cerceris interrupta (Panzer, 1799) *	9	stn	en	Col	SP-Med	9,00	8,00	2	n-cz
Cerceris quadrifasciata (Panzer, 1799)*	7	eur	en	Col	Pal	10,5	9,00	1-2	n-cz
Cerceris quinquefasciata (Rossi, 1792)	6	eur	en	Col	Eur	8,50	7,00	1	
Cerceris rybyensis (Linnaeus, 1771)	14	eur	en	Hym	Pal	10,00	8,00	1	
Crabro cribrarius (Linnaeus, 1758)	2	eur	en	Dip	Pal	14,00	13,50	1	
Crabro ingricus F. Morawitz, 1888	10	stn	en	Dip	Eur	10,00	10,00	1	NT
Crabro peltarius (Schreber, 1784)	14	stn	en	Dip	Pal	11,50	11,00	1	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Crabro scutellatus (Scheven, 1781)	15	stn	en	Dip	Pal	8,50	10,00	1-2	
Crossocerus dimidiatus (Fabricius, 1781)	7	les	en/hy	Dip	Eur	10,00	8,25	1	n-cz
Crossocerus exiguus (Van der Linden, 1829)	5	stn	en	He-in	Eur	4,50	4,00	1-2	
Crossocerus wesmaeli (Van der Linden, 1829)	4	stn	en	Dip	Hol	5,75	4,75	2	n-cz
Didineis lunicornis (Fabricius, 1798)	1	stn	en	He-in	Eur	7,00	6,25	2	NT
Dinetus pictus (Fabricius, 1793)	38	stn	en	He-in	Eur	7,50	6,00	1	
Diodontus minutus (Fabricius, 1793)	83	eur	en	He-Ap	Z-Pal	4,50	3,50	1	
Dryudella pinguis (Dahlbom, 1832)	1	stn	en	He-in	Hol	7,00	7,00	1	NT
Dryudella stigma (Panzer, 1806)	5	stn	en	He-in	Pal	9,00	8,00	1	
Ectemnius continuus (Fabricius, 1804)	62	les	hy	Dip	Hol	12,00	10,00	2	
Ectemnius dives (Lepeletier et Brulle, 1834) *	1	les	hy	Dip	Hol	10,00	8,00	2	
Ectemnius lapidarius (Panzer, 1804)	2	les	hy	Dip	Hol	10,50	9,00	1-2	
Gorytes albidulus (Lepeletier, 1832) **	2	stn	en	He-in	Z-Pal	9,50	8,00	1	b-rz
Gorytes fallax Handlirsch, 1888	1	eur	en	He-in	Eur	11,50	10,50	1-2	NT; rz
Gorytes quadrifasciatus (Fabricius, 1804)	1	eur	en	He-in	Pal	10,50	10,50	2	
Gorytes quinquecinctus (Fabricius, 1793)	5	eur	en	He-in	Pal	11,50	10,00	2	
Gorytes quinquefasciatus (Panzer, 1798) *	1	stn	en	He-in	Pal	11,50	10,50	1-2	b-rz
Harpactus elegans (Lepeletier, 1832)	19	stn	en	He-in	Eur	8,00	6,50	1	NT; rz
Harpactus lunatus (Dahlbom, 1832)	3	eur	en	He-in	Eur	6,50	5,50	1	

Tabela 3. (cd.)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Lestica alata (Panzer, 1797)	3	stn	en	Lep	Pal	10,50	9,75	1	VU
Lestica clypeata (Schreber, 1759)	3	eur	hy	Lep	Pal	10,50	9,50	2	
Lindenius albilabris (Fabricius, 1793)	4	eur	en	He-in	Z-Pal	7,00	5,50	1	
*Lindenius panzer*i (Van der Linden, 1829) *	1	stn	en	Dip	Z-Pal	6,25	5,00	2	
Lindenius pygmaeus (Rossi, 1794)	1	eur	en	Hym	Z-Pal	4,75	3,75	2	
Mellinus arvensis (Linnaeus, 1758)	122	eur	en	Dip	Eur	13,00	9,00	1	
Mimesa equestris (Frabricius, 1804)	4	stn	en	He-in	Pal	9,00	7,50	1	
Mimesa lutaria (Fabricius, 1787) *	2	stn	en	He-in	Hol	9,00	8,00	1	
Mimumesa unicolor (Van der Linden, 1829)	1	eur	en	He-in	Z-Pal	8,00	7,00	2	
Miscophus ater Lepeletier, 1845	7	eur	en	Ara	Eur	4,35	4,15	1-2	DD, n-cz
Miscophus concolor Dahlbom, 1844 *	1	eur	en	Ara	Eur	5,25	4,25	2	rz
Nysson dimidiatus (Jurine, 1807)	14	stn	(en)	kl	Pal	5,00	5,00	2	rz
Nysson interruptus (Fabricius, 1798) *	4	stn	(en)	kl	Pal	7,00	7,00	2	rz
Nysson maculosus (Gmelin, 1790)	60	stn	(en)	kl	Pal	6,50	6,50	1-2	
Nysson niger Chevrier, 1868	1	stn	(en)	kl	Pal	6,50	6,50	1-2	NT; n-cz
Nysson spinosus (Foerster, 1771)	7	les	(en)	kl	Pal	8,50	8,50	1	
Nysson trimaculatus (Rossi, 1790)	1	les	(en)	kl	Pal	7,25	7,25	1-2	n-cz
Oxybelus bipunctatus Olivier, 1811	30	eur	en	Dip	Pal	5,00	4,00	1-2	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Oxybelus mandibularis Dahlbom, 1845 *	2	stn	en	Dip	Pal	7,25	6,00	1-2	n-cz
Oxybelus quattuordecimnotatus Jurine, 1807	3	stn	en	Dip	Pal	5,50	4,75	1-2	n-cz
Oxybelus trispinosus (Fabricius, 1787) *	1	eur	en	Dip	Z-Pal	7,00	6,00	1-2	
Oxybelus uniglumis (Linnaeus, 1758)	6	stn	en	Dip	Hol	7,00	5,50	2	
Oxybelus variegatus Wesmael, 1852 **	2	stn	en	Dip	Eur	5,50	4,00	1-2	VU; n-cz
Oxybelus victor Lepeletier, 1845 *	6	stn	en	Dip	S-Med	6,50	5,50	1-2	rz
Passaloecus clypealis Faester, 1947	1	les	hy	He-Ap	Pal	4,50	3,75	1-2	DD; rz
Passaloecus gracilis (Curtis,1834)	1	les	hy	He-Ap	Hol	5,00	4,25	1-2	
Passaloecus monilicornis Dahlbom, 1842	1	les	hy	He-Ap	Pal	6,00	6,00	1-2	
Passaloecus singularis Dahlbom, 1844	5	les	hy	He-Ap	Pal	5,00	4,00	1-2	
Pemphredon inornata Say, 1824	13	les	hy	He-Ap	Hol	6,50	6,00	2	
Pemphredon lethifer (Shuckard, 1837)	2	les	hy	He-Ap	Hol	7,25	6,50	1-2	
Philanthus triangulum (Fabricius, 1775)	11	eur	en	Hym	Pal	15,00	9,00	1-2	
Tachysphex fulvitarsis A. Costa, 1867 *	66	stn	en	Ort	Z-Pal	11,50	9,50	1-2	EX?; n-cz
Tachysphex helveticus Kohl, 1885	17	stn	en	Ort-Bla	Z-Pal	8,50	6,75	1	
Tachysphex nitidus (Spinola, 1805)	4	stn	en	Ort-Bla	Eur	8,00	6,00	1-2	n-cz
Tachysphex obscuripennis (Schenck, 1857)	271	stn	en	Ort-Bla	Z-Pal	9,25	6,25	1	
Tachysphex pompiliformis (Panzer, 1804)	425	eur	en	Ort	Pal	8,50	6,75	2	

Tabela 3. (cd.)

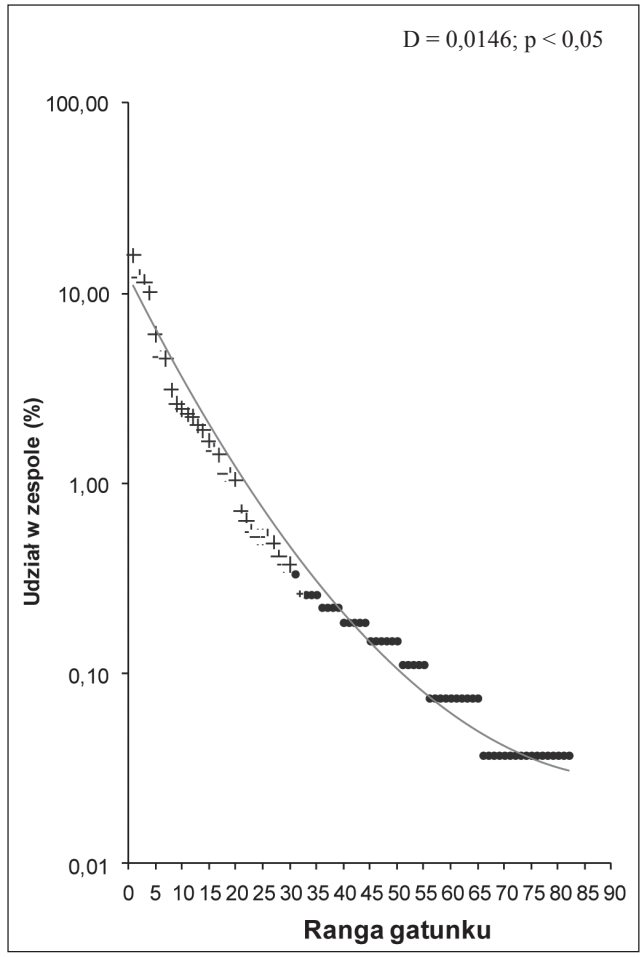
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Tachysphex psammobius (Kohl, 1880)	163	stn	en	Ort	Pal	6,75	5,50	2	NT, n-cz
Tachysphex unicolor (Panzer, 1809) **	6	stn	en	Ort	Pal	7,50	6,00	2	b-rz
Trypoxylon attenuatum Smith, 1851	4	les	hy	Ara	Z-Pal	8,25	6,10	2	
Trypoxylon clavicerum Lepeletier et Serville, 1825	1	les	hy	Ara	Z-Pal	6,75	5,50	2	
Trypoxylon deceptorium Antropov, 1991 **	30	les	hy	Ara	Pal	8,40	6,60	1-2	
Trypoxylon figulus (Linnaeus, 1758)	10	les	hy	Ara	Pal	10,50	8,75	2	
Trypoxylon fronticorne Gussakovskij, 1936	51	les	hy	Ara	Pal	6,50	7,00	1-2	DD; rz
Trypoxylon medium de Beaumont, 1945 **	123	les	hy	Ara	Z-Pal	9,25	7,25	2	
Trypoxylon minus de Beaumont, 1945 **	45	les	hy	Ara	Pal	7,50	6,25	2	

Objaśnienia: * – gatunek nowy dla KPN, ** – gatunek nowy dla Mazowsza. Wymagania siedliskowe: eur – gatunek eurytopowy terenów otwartych, stn – gatunek stenotopowy terenów otwartych, les – gatunek stenotopowy terenów leśnych; sposób gniazdowania: en – gatunek endogeiczny, en/hy – gatunek endogeiczny i hypergeiczny, hy – gatunek hypergeiczny, (en) – kleptopasożyt gatunków endogeicznych; ofiary: Ara – Araneae, Dip – Diptera, Col – Coleoptera, He-Ap – Hemiptera-Aphidoidea, He-in – Hemiptera-inne, Hym – Hymenoptera, kl – kleptopasożyt, Lep – Lepidoptera, Ort – Orthoptera, Ort-Bla – Orthoptera i Blattodea; element zoogeograficzny: Eur – europejski, Hol – holarktyczny, Pal – palearktyczny, S-Med – submediterraneński, SP-Med – subpontomediterraneński, Z-Pal – zachodniopalearktyczny; status gatunku: częstość występowania w Polsce (n-cz – gatunek niezbyt częsty, b-rz – gatunek bardzo rzadki, rz – gatunek rzadki), kategoria zagrożenia na czerwonej liście (DD – o danych niepełnych, EX? – prawdopodobnie wymarły, NT – bliski zagrożenia, VU – zagrożony).

Tachysphex fulvitarsis, gatunek wybitnie ciepłolubny, umieszczony również w Polskiej Czerwonej Księdze Zwierząt z kategorią CR (krytycznie zagrożony). W wysokiej kategorii zagrożenia VU (gatunki zagrożone) znalazły się: *Bembecinus tridens*, *Bembix rostrata*, *Lestica alata* i *Oxybelus variegatus*. Osiem gatunków należało do grupy niższego ryzyka (kategoria bliskie zagrożenia – NT): *Ammophila pubescens*, *Crabro ingricus*, *Didineis lunicornis*, *Dryudella pinguis*, *Gorytes fallax*, *Harpactus elegans*, *Nysson niger*, *Tachysphex psammobius*. Trzy gatunki znalazły się w kategorii o danych niepełnych DD: *Miscophus ater*, *Passaloecus clypealis* oraz *Trypoxylon fronticorne*.

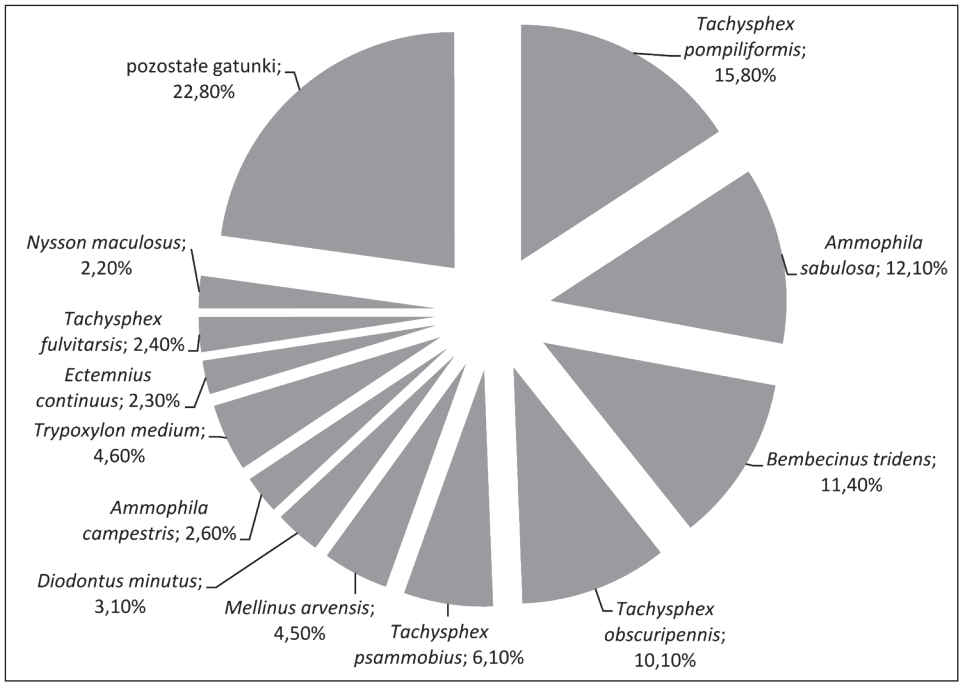
4.1.3. Struktura dominacji

Struktura jakościowo-ilościowa grzebaczowatych na odłogach, przedstawiona na podstawie rozkładu liczebności gatunków (Ryc. 5), ma charakter dominacyjny. Bardzo licznie wystąpiło 12 gatunków: 4 eudominanty, 1 dominant i 7 subdominantów. Pozostałe 70 gatunków zaklasyfikowano do grupy recedentów (8 gatunków) i subrecedentów (62 gatunki). Eudominantami były: 2 gatunki eurytopowe terenów otwartych – *Tachysphex pompiliformis* (D_5 = 15,8%) i *Ammophila sabulosa* (D_5 = 12,1%), oraz 2 gatunki stenotopowe terenów otwartych – *Bembecinus tridens* (D_5 = 11,4%) i *Tachysphex obscuripennis* (D_5 = 10,1%). Do dominantów należał tylko gatunek stenotopowy terenów otwartych – *Tachysphex psammobius* (D_4 = 6,1%). Grupę subdominatów tworzyły 3 gatunki eurytopowe terenów otwartych: *Mellinus arvensis* (D_3 = 4,5%), *Diodontus minutus* (D_3 = 3,1%), *Ammophila campestris* (D_3 = 2,6%), 2 gatunki stenotopowe terenów leśnych: *Trypoxylon medium* (D_3 = 4,6%) i *Ectemnius continuus* (D_3 = 2,3%), oraz dwa gatunki stenotopowe terenów otwartych: *Tachysphex fulvitarsis* (D_3 = 2,4%) i *Nysson maculosus* (D_3 = 2,2%). Pozostałe gatunki stanowiły 22,8%, przy czym udział recedentów wyniósł 11,7%, zaś subrecedentów 11,1% (Ryc. 6).



Ryc. 5. Rozkład log-normalny względnej liczebności gatunków w zespole grzebaczowatych na odłogach w KPN

Objaśnienia: x – gatunki tworzące duże lokalne populacje, • – gatunki tworzące małe lokalne populacje, D – statystyka testu Kołmogorowa-Smirnowa.



Ryc. 6. Struktura dominacyjna grzebaczowatych na odłogach w KPN w latach 2002-2006

4.1.4. Analiza rzadkości gatunków

W 29 próbach z 16 stanowisk stwierdzono występowanie 82 gatunków grzebaczowatych (Tab. 3). Struktura badanego zgrupowania charakteryzuje się log-normalnym rozkładem liczebności gatunków (test Kołmogorowa-Smirnowa $D = 0{,}0146$, przy $D_{0,05} = 0{,}0985$, $p < 0{,}05$), co pozwoliło przyjąć, że 52 gatunki spełniają kryterium małych lokalnych populacji (Ryc. 5; Tab. 4). Pozostałe gatunki tworzą duże lokalne populacje. Analiza częstości występowania wskazuje, że dużymi areałami odznacza się 17 gatunków, natomiast 65 gatunków spełnia kryterium małych areałów (Ryc. 7; Tab. 4). Biorąc pod uwagę preferencje siedliskowe, wśród gatunków grzebaczowatych wykazanych na odłogach KPN wyróżniono 24 gatunki ubikwistyczne (eurytopowe terenów otwartych) i 58 gatunków wyspecjalizowanych (19 gatunków stenotopowych terenów leśnych i 39 gatunków stenotopowych terenów otwartych) (Tab. 4). Uwzględniając powyższe kryteria, można stwierdzić, że w badanych siedliskach KPN tylko 4 gatunki: *Ammophila campestris*, *A. sabulosa*, *Diodontus minutus* i *Tachysphex pompiliformis*, nie były gatunkami rzadkimi (kategoria DDU). Pozostałe gatunki można zaklasyfikować do pięciu kategorii rzadkości, żaden bowiem z zanotowanych na odłogach gatunków nie znalazł się w kategorii MDU i MDS (Tab. 4):

Tabela 4. Gatunki grzebaczowatych odłogów KPN w poszczególnych kategoriach rzadkości

DDU	DDS	DMU	DMS	MDU	MDS	MMU	MMS
Eurytopowe terenów otwartych *Ammophila campestris* *A. sabulosa* *Diodontus minutus* *Tachysphex pompiliformis*	**Stenotopowe terenów otwartych** *Ammophila pubescens* *Bembecinus tridens* *Cerceris arenaria* *Nysson maculosus* *Podalonia affinis* *Tachysphex fulvitarsis* *T. helveticus* *T. obscuripennis* *T. psammobius* **Stenotopowe terenów leśnych** *Ectemnius continuus* *Trypoxylon fronticorne* *T. medium* *T. minus*	**Eurytopowe terenów otwartych** *Cerceris rybyensis* *Mellinus arvensis* *Oxybelus bipunctatus* *Philanthus triangulum*	**Stenotopowe terenów otwartych** *Crabro ingricus* *C. peltarius* *C. scutellatus* *Dinetus pictus* *Harpactus elegans* *Nysson dimidiatus* **Stenotopowe terenów leśnych** *Pemphredon inornata* *Trypoxylon deceptorium* *T. figulus*	—	—	**Eurytopowe terenów otwartych** *Alysson spinosus* *Argogorytes mystaceus* *Cerceris quadrifasciata* *C. quinquefasciata* *Crabro cribrarius* *Gorytex fallax* *G. quinquecinctus* *G. quadrifasciatus* *Harpactus lunatus* *Lestica clypeata* *Lindenius albilabris* *L. pygmaeus* *Miscopus ater* *M. concolor* *Mimumesa unicolor* *Oxybelus trispinosus*	**Stenotopowe terenów otwartych** *Bembix rostrata* *Cerceris interrupta* *Crossocerus exiguus* *C. wesmaeli* *Didineis lunicornis* *Dryudella pinguis* *D. stigma* *Gorytes albidulus* *G. quinquefasciatus* *Lestica alata* *Lindenius panzeri* *Mimesa equestris* *M. lutaria* *Nysson interruptus* *N. niger* *Oxybelus mandibularis* *O. quattuordecimnotatus* *O. uniglumis* *O. variegatus* *O. victor* *Podalonia hirsuta* *P. luffi* *Tachysphex nitidus* *T. unicolor*

							Stenotopowe terenów leśnych *Crossocerus dimidiatus* *Ectemnius dives* *E. lapidarius* *Nysson spinosus* *N. trimaculatus* *Passaloecus clypealis* *P. gracilis* *P. monilicornis* *P. singularis* *Pemphredon lethifer* *Trypoxylon attenuatum* *T. clavicerum*

Objaśnienia: DDU – gatunki o dużych lokalnych populacjach, dużych areałach, ubikwistyczne; DDS – gatunki o dużych lokalnych populacjach, dużych areałach, wyspecjalizowane; DMU – gatunki o dużych lokalnych populacjach, małych areałach, ubikwistyczne; DMS – gatunki o dużych lokalnych populacjach, małych areałach, wyspecjalizowane; MDU – gatunki o małych lokalnych populacjach, dużych areałach, ubikwistyczne; MDS – gatunki o małych lokalnych populacjach, dużych areałach, wyspecjalizowane; MMU – gatunki o małych lokalnych populacjach, małych areałach, ubikwistyczne; MMS – gatunki o małych lokalnych populacjach, małych areałach, wyspecjalizowane.

1. Kategoria MMS: 36 gatunków (24 gatunki stenotopowe terenów otwartych i 12 gatunków stenotopowych terenów leśnych);
2. Kategoria MMU: 16 gatunków eurytopowych terenów otwartych;
3. Kategoria MDU: brak;
4. Kategoria MDS: brak;
5. Kategoria DMS: 9 gatunków (3 gatunki stenotopowe terenów leśnych, pozostałe to gatunki stenotopowe terenów otwartych);
6. Kategoria DMU: 4 gatunki eurytopowe terenów otwartych;
7. Kategoria DDS: 13 gatunków (4 gatunki stenotopowe terenów leśnych i 9 gatunków stenotopowych terenów otwartych).

4.1.5. Preferencje siedliskowe

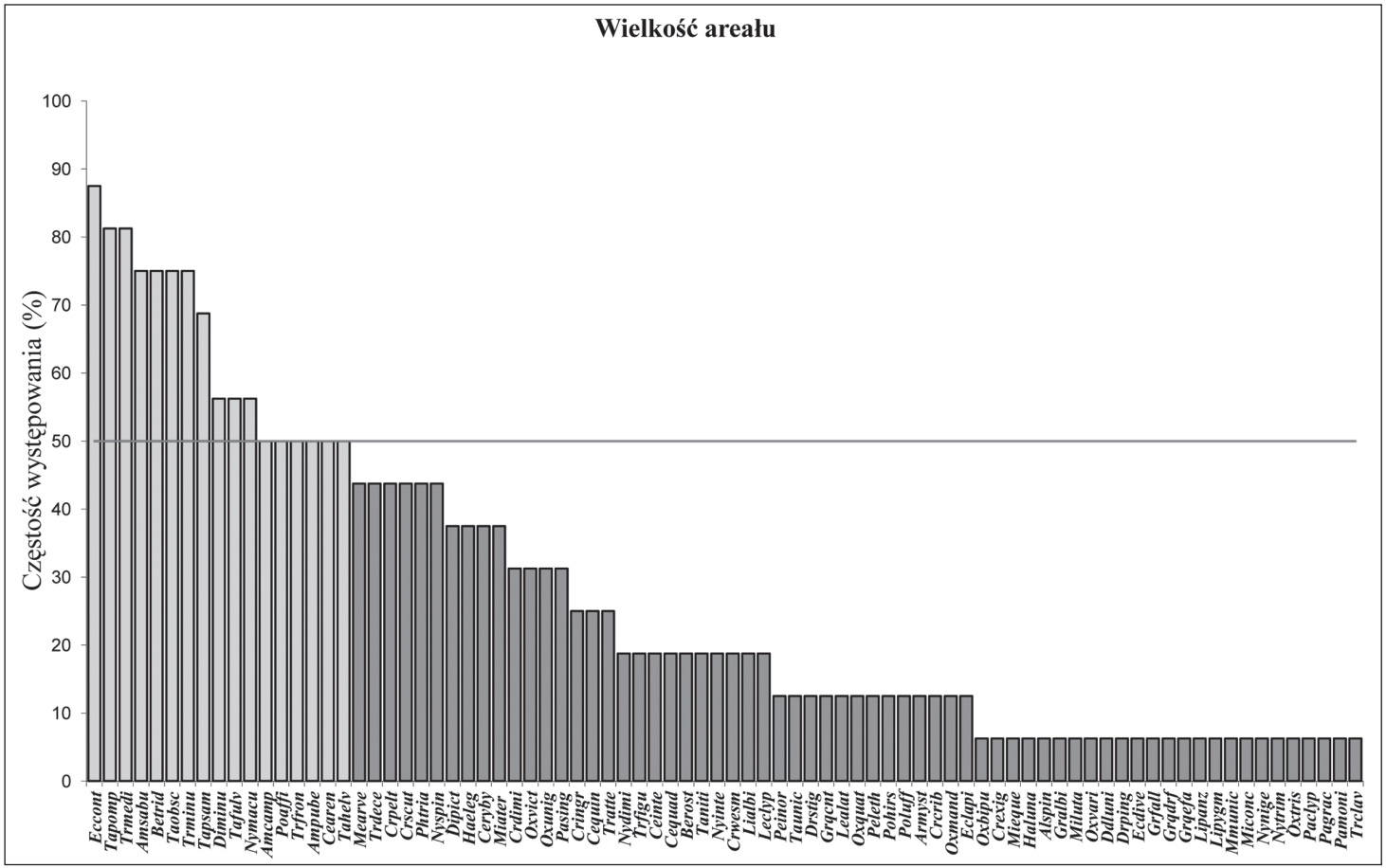
Biorąc pod uwagę wymagania siedliskowe, najliczniej na odłogach wystąpiły gatunki stenotopowe terenów otwartych (39 gatunków, 1198 osobników), następnie gatunki o szerszej tolerancji ekologicznej (eurytopowe terenów otwartych) (24 gatunki, 1129 osobników); najmniej liczne i najmniej liczebne (19 gatunków i 367 osobników) były gatunki preferujące siedliska leśne (Tab. 3, 4).

4.1.6. Preferencje gniazdowe

W omawianym zgrupowaniu owadów wyraźnie dominowały grzebaczowate gnieżdżące się w ziemi (endogeiczne) (58 gatunków, 2245 osobników). Znacznie mniej liczne i mniej liczebne (18 gatunków, 362 okazy) były gatunki gnieżdżące się ponad ziemią (hypergeiczne); do tej grupy zaliczono także *Crossocerus dimidiatus*, gatunek mogący gnieździć się zarówno w ziemi, jak i ponad ziemią. Zanotowano również 6 gatunków (87 osobników) kleptopasożytów innych grzebaczowatych (Tab. 3).

4.1.7. Preferencje pokarmowe

Spektrum pokarmowe larw grzebaczowatych na odłogach KPN obejmowało pająki oraz owady z różnych rzędów. Najwięcej gatunków polowało na muchówki – 19 gatunków (295 osobników), i pluskwiaki (z wyłączeniem mszyc) – 18 gatunków (401 osobników). Dziewięć gatunków grzebaczowatych łowiło dla swojego potomstwa pająki (272 osobniki), 7 łowiło mszyce (111 osobników), 7 – gąsienice bądź imagines małych motyli (430 osobników), 7 gatunków – prostoskrzydłe lub karaczany (952 osobniki). Po 4 gatunki łowiły chrząszcze z rodziny Curculionidae (50 osobników) lub błonkoskrzydłe (96 osobników) – rośliniarki, bleskotki i pszczołowate (Tab. 3).



Ryc. 7. Częstość występowania (%) gatunków grzebaczowatych stwierdzonych na odłogach KPN

Objaśnienia: Ciągłą linią zaznaczono częstość występowania (= 50%), która pozwoliła wyznaczyć gatunki o dużych areałach (≥ 50%).

4.1.8. Elementy zoogeograficzne

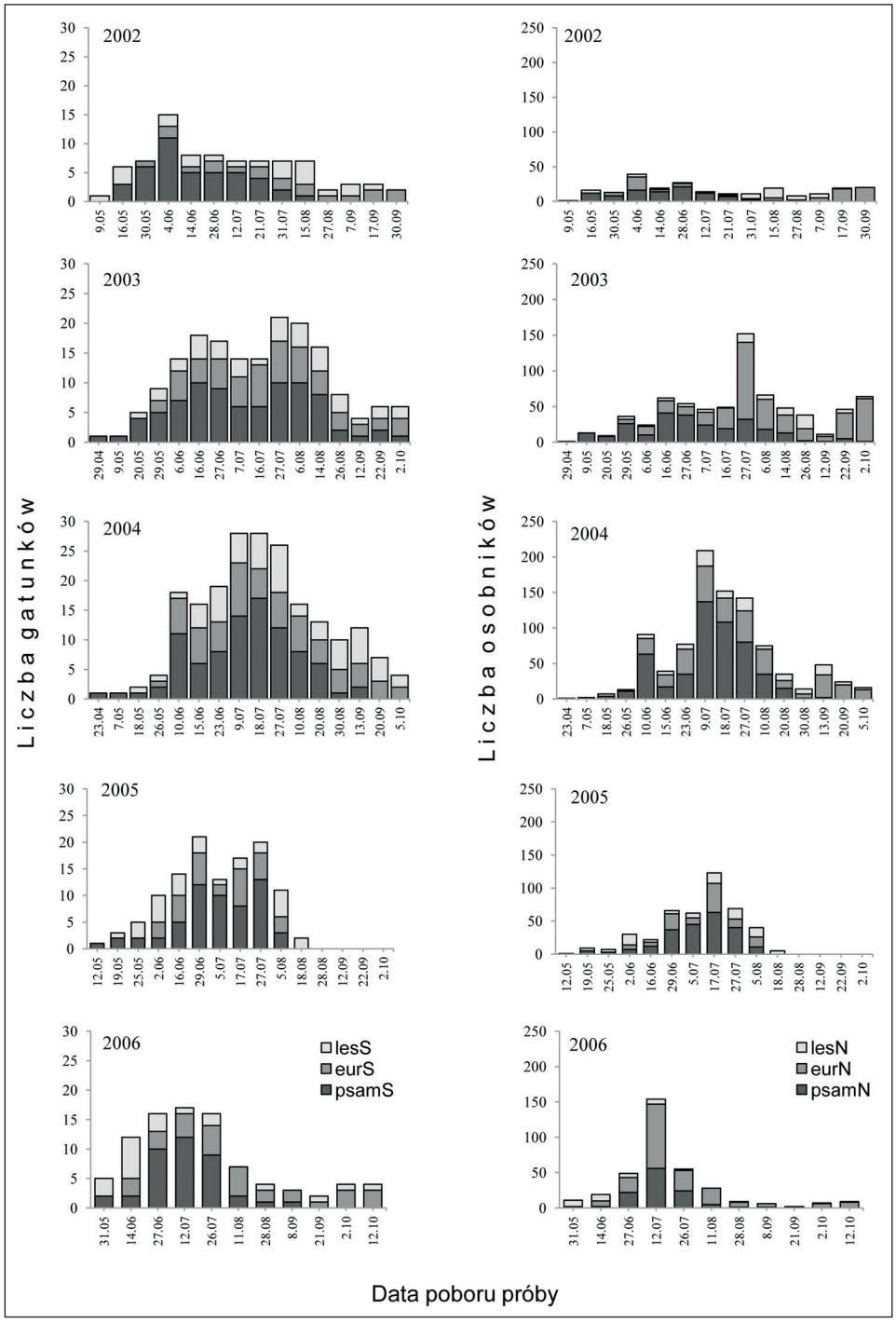
Spheciformes odłogów Kampinoskiego PN reprezentowały sześć elementów zoogeograficznych. Najliczniejszy, zarówno pod względem liczby gatunków, jak i osobników, był element palearktyczny, do którego zaliczono 38 gatunków (1735 osobników). Po 16 gatunków reprezentowało element zachodniopalearktyczny i europejski, przy czym gatunki o rozmieszczeniu zachodniopalearktycznym były w zebranym materiale znacznie bardziej liczebne (582 osobniki *versus* 268 osobników). Do elementu holarktycznego zaliczono 10 gatunków (94 osobniki). Elementy południowe – submediterraneński i subpontomediterraneński – reprezentowane były przez pojedyncze gatunki, odpowiednio – *Oxybelus victor* (6 osobników) i *Cerceris interrupta* (9 osobników) (Tab. 3).

4.1.9. Fenologia

Poszczególne sezony różniły się zarówno liczbą odłowionych gatunków, jak i osobników. Najwyższą całkowitą liczbę, zarówno gatunków, jak i osobników, zanotowano w roku 2004, najniższą w sezonie 2002 (Ryc. 8). Na badanych odłogach notowano grzebaczowate od końca kwietnia do pierwszej dekady października. Najwcześniej pierwsze gatunki grzebaczowatych obserwowano w próbach z sezonu 2004 (23 kwietnia), najpóźniej z sezonu 2006 (31 maja). Ostatnie osobniki wykazywano w większości sezonów badań pod koniec września i w pierwszej dekadzie października. Wyjątkiem był rok 2005, w którym ostatnie osobniki grzebaczowatych zanotowano 18 sierpnia. Od 3. dekady sierpnia 2005 roku w pobieranych próbach nie stwierdzono obecności osobników żadnego z gatunków grzebaczowatych. Najwyższe liczby gatunków i osobników obserwowano w większości sezonów w lipcu, z maksimum zwykle w 2. i 3. dekadzie miesiąca. Wyjątkiem był sezon 2002, w którym najwyższe wartości zanotowano w czerwcu, przede wszystkim w 1. dekadzie tego miesiąca (Ryc. 8).

4.1.9.1. Fenologia grup siedliskowych

W trzech spośród badanych sezonów (2003, 2004, 2005) jako pierwsze w próbach pojawiły się gatunki stenotopowe terenów otwartych, natomiast w roku 2002 gatunki leśne, a w 2006 – stenotopowe terenów otwartych i leśne. Jako ostatnie w sezonach 2004 i 2006 obserwowano gatunki eurytopowe terenów otwartych i stenotopowe terenów leśnych, w roku 2003 gatunki ze wszystkich trzech grup, natomiast w 2002 tylko gatunki eurytopowe, a w 2005 roku wyłącznie gatunki stenotopowe terenów leśnych (Ryc. 8).



Ryc. 8. Liczba gatunków (S) i liczba osobników (N) poszczególnych grup siedliskowych (les – stenotopowych leśnych, eur – eurytopowych terenów otwartych, psam – stenotopowych terenów otwartych) w sezonach 2002-2006

Gatunki stenotopowe terenów leśnych

Najwyższą liczbę i liczebność gatunków z tej grupy zanotowano w 2002 roku w połowie sierpnia. W 2003 najwięcej gatunków zanotowano w 3. dekadzie lipca, maksymalna liczebność przypadła na 3. dekadę sierpnia. W 2004 roku najwięcej gatunków obserwowano pod koniec lipca, natomiast najwyższą liczebność na początku tego miesiąca. W 2005 roku największą liczbę i liczebność gatunków preferujących siedliska leśne zarejestrowano w pierwszej dekadzie czerwca i w pierwszej dekadzie sierpnia, a w 2006 roku najwięcej gatunków leśnych, w najwyższej liczebności, zanotowano w połowie czerwca (Ryc. 8).

Gatunki eurytopowe terenów otwartych

W 2002 roku stwierdzono dwa wyraźnie maksima liczebności gatunków eurytopowych – w 1. dekadzie czerwca i pod koniec sezonu, w dwóch ostatnich dekadach września. W 2003 roku maksimum bogactwa gatunkowego przypadło na 2. i 3. dekadę lipca, natomiast maksimum liczebności – na 3. dekadę lipca. W 2004 roku najwyższa liczba gatunków przypadła na koniec 1. dekady lipca, a ich liczebność utrzymywała się na zbliżonym wysokim poziomie od 3. dekady czerwca do końca 1. dekady sierpnia. W 2005 roku maksimum liczby gatunków i osobników zanotowano w 2. dekadzie lipca. W 2006 roku maksimum ich liczebności stwierdzono na początku 2. dekady lipca, natomiast najwięcej gatunków – w okresie od połowy czerwca do połowy lipca (Ryc. 8).

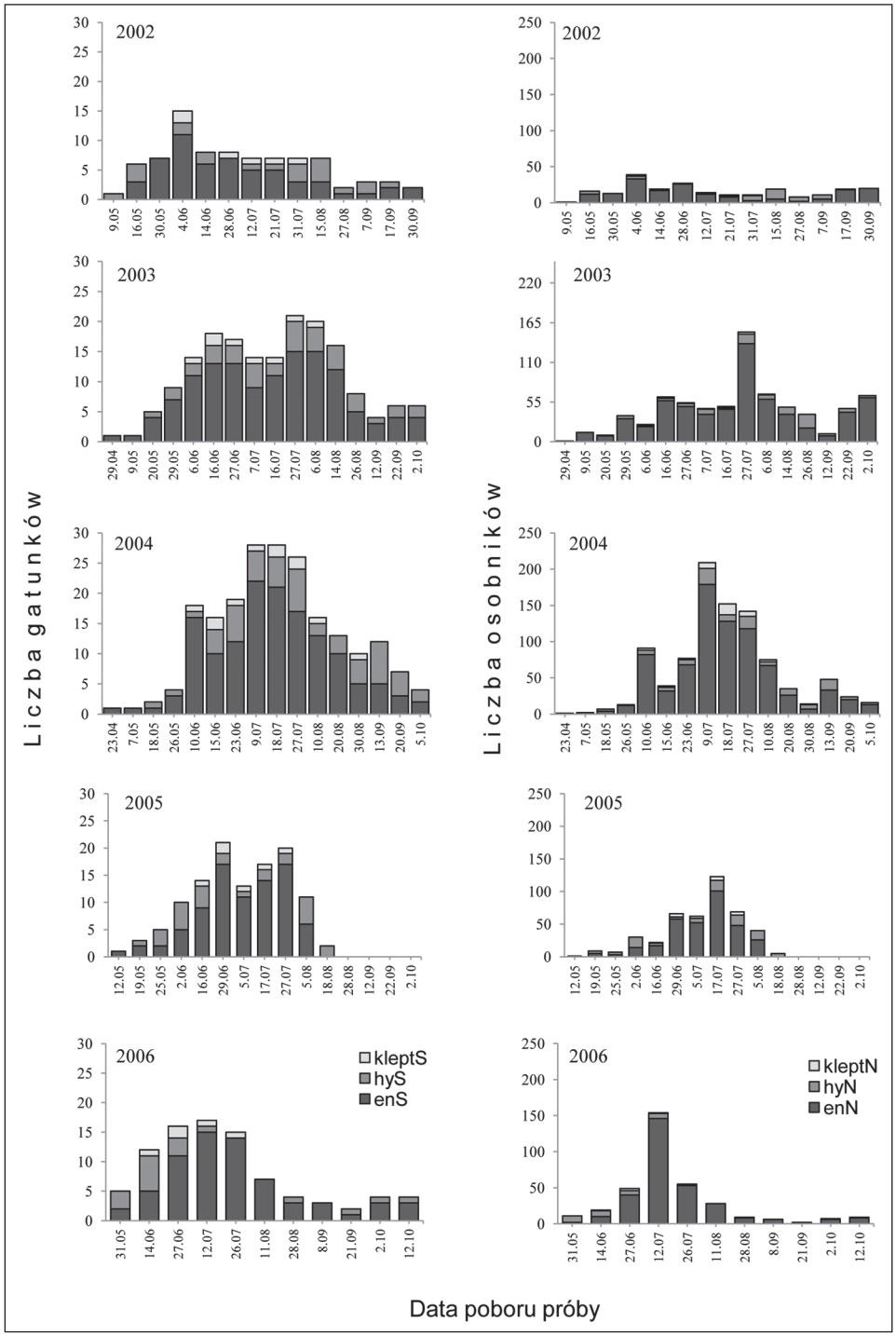
Gatunki stenotopowe terenów otwartych

Najwyższą liczbę gatunków stenotopowych terenów otwartych w 2002 roku zanotowano na początku czerwca, natomiast najwyższą ich liczebność pod koniec czerwca. Najwięcej gatunków stenotopowych terenów otwartych w 2003 roku obserwowano w 2. i 3. dekadzie czerwca oraz w 3. dekadzie lipca i 1. dekadzie sierpnia. Maksimum ich liczebności przypadło na 2. i 3. dekadę czerwca. W 2004 roku maksimum liczby gatunków przypadło na 2. dekadę lipca, natomiast najwyższą liczebność zanotowano w 1. dekadzie lipca. W próbach z 2005 roku maksima liczby gatunków stenotopowych terenów otwartych obserwowano pod koniec czerwca i koniec lipca, natomiast liczebności – w 2. dekadzie lipca. W 2006 najwyższa liczebność i liczba gatunków roku przypadła na początek 2. dekady lipca (Ryc. 8).

4.1.9.2. Fenologia grup gniazdowych

Gatunki endogeiczne (gnieżdżące się pod ziemią)

W sezonie 2002 pierwsze gatunki endogeiczne wykazano w próbach z 2. dekady maja, ostatnie – z końca 3. dekady września. Maksimum liczby i liczebności gatunków gnieżdżących się w ziemi zanotowano na początku czerwca. Liczba i liczebność gatunków endogeicznych wzrosła ponownie w 2. i 3. dekadzie września. W roku 2003 gatunki gnieżdżące się pod ziemią notowano od końca kwietnia do



Ryc. 9. Liczba gatunków (S) i liczba osobników (N) kleptopasożytów (klept) oraz poszczególnych grup gniazdowych (hy – gatunki hypergeiczne, en – gatunki endogeiczne) w sezonach 2002-2006

początku października. Najwyższą liczbę gatunków endogeicznych zanotowano na przełomie lipca i sierpnia (ostatnia dekada lipca i 1. dekada sierpnia), natomiast najwyższą liczebność – pod koniec lipca. W 2004 roku gatunki z tej grupy notowano w ciągu całego sezonu wegetacyjnego, od końca kwietnia do początku października. Szczyt ich liczby i liczebności przypadł na koniec 1. dekady lipca. W sezonie 2005 gatunki endogeiczne obserwowano od 2. dekady maja do 1. dekady sierpnia. Najwięcej gatunków gnieżdżących się w ziemi zanotowano pod koniec czerwca i pod koniec lipca, natomiast maksymalna liczebność przypadła na połowę lipca. W próbach z 2006 roku gatunki endogeiczne były obecne w ciągu całego sezonu, od końca maja do początku 2. dekady października. Ich maksymalna liczba i liczebność przypadła na początek 2. dekady lipca (Ryc. 9).

Gatunki hypergeiczne (gnieżdżące się ponad ziemią)

W roku 2002 gatunki hypergeiczne notowano w próbach od 1. dekady maja do 2. dekady września, przy czym najwyższą ich zarówno liczbę, jak i liczebność stwierdzono w połowie sierpnia. W sezonie 2003 gatunki hypergeiczne były obecne w próbach od 2. dekady maja do 1. dekady października. Najwyższe ich bogactwo gatunkowe stwierdzono pod koniec lipca, natomiast maksymalną liczebność pod koniec sierpnia. W roku 2004 pierwsze osobniki gatunków hypergeicznych pojawiły się w 2. dekadzie maja, natomiast ostatnie – w próbach z początku października. Najwyższe bogactwo gatunkowe przypadło na koniec lipca i na połowę września. Najwyższą liczebność zanotowano na początku lipca. W 2005 roku gatunki z tej grupy obserwowano od 2. dekady maja do 2. dekady sierpnia; najwyższą liczbę gatunków zarejestrowano w 1. dekadzie czerwca i na początku sierpnia, natomiast najwyższą liczebność – w 1. dekadzie czerwca i od 2. dekady lipca do 1. dekady sierpnia. Z kolei w 2006 roku najwyższą liczbę gatunków hypergeicznych zanotowano w połowie czerwca, a najwyższą liczebność w połowie lipca. Ostatnie gatunki gnieżdżące się ponad ziemią obserwowano w próbach z początku października (Ryc. 9).

4.1.9.3. Fenologia gatunków kleptopasożytniczych

W sezonach badań osobniki należące do gatunków kleptopasożytniczych (w niewielkiej liczbie gatunków i osobników) notowano w próbach jedynie w ciągu dwóch miesięcy – przeważnie od początku czerwca do końca lipca. Jedynie w sezonie 2006 obecność gatunków kleptopasożytniczych rejestrowano dopiero od połowy czerwca (Ryc. 9).

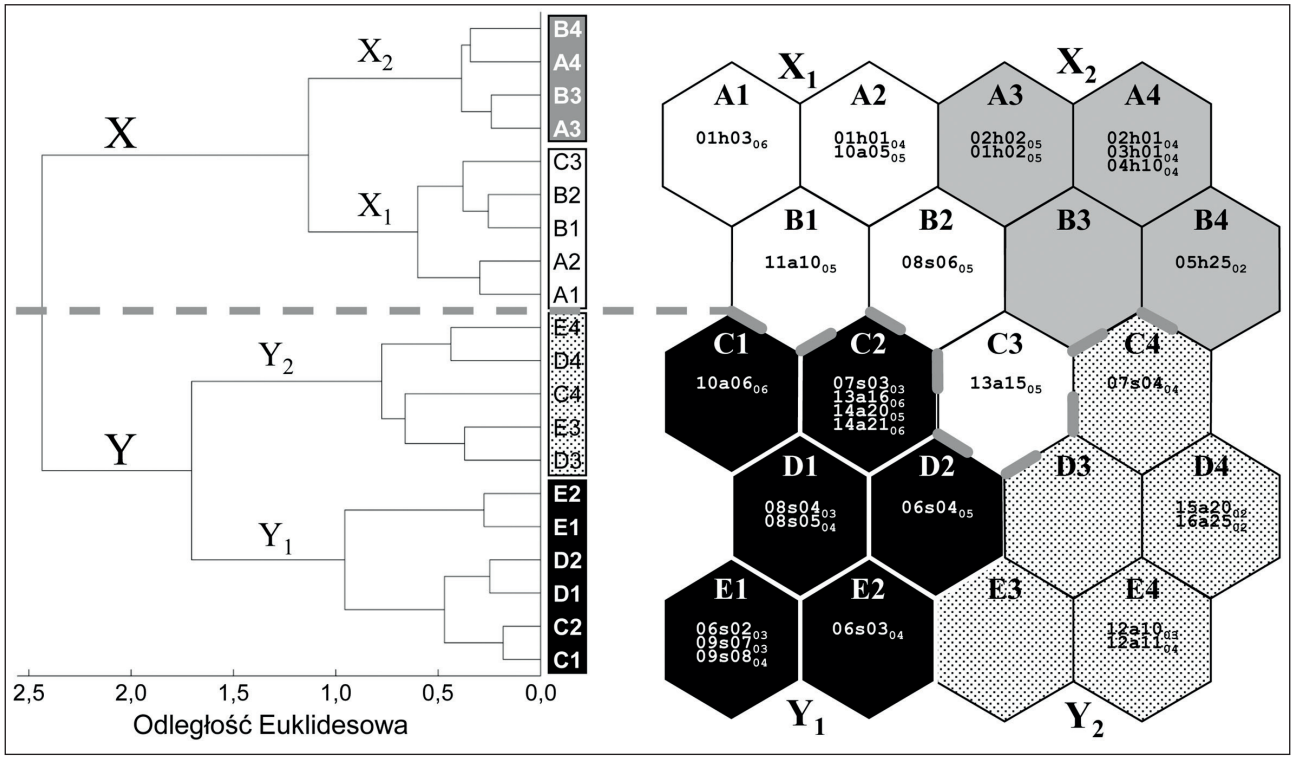
4.1.9.4. Gatunki stwierdzone na początku i na końcu badanych sezonów wegetacyjnych

Pierwszym zanotowanym w sezonie 2002 gatunkiem był gatunek stenotopowy terenów leśnych, gnieżdżący się ponad ziemią *Passaloecus singularis*. Gatunkami wykazanymi pod koniec sezonu wegetacyjnego były: stenotopowy

terenów leśnych i hypergeiczny *Ectemnius continnus* oraz dwa gatunki eurytopowe terenów otwartych i endogeiczne – *Mellinus arvensis* i *Ammophila sabulosa*. Na notowany pod koniec sezonu wzrost liczebności Spheciformes miała wpływ liczebność *M. arvensis*. W sezonie 2003 jako pierwszy pojawił się stenotopowy terenów otwartych i endogeiczny *Tachysphex psammobius*. Pod koniec sezonu zanotowano 6 gatunków: stenotopowy terenów otwartych i endogeiczny *Podalonia affinis*, stenotopowe terenów leśnych i hypergeiczne – *Ectemnius continnus* i *Trypoxylon fronticorne*, oraz eurytopowe terenów otwartych, gnieżdżące się pod ziemią – *Lindenius albilabris*, *Ammophila sabulosa* i *Mellinus arvensis* (ten ostatni gatunek o największej dominacji). Najwcześniej w sezonie 2004 pojawił się gatunek stenotopowy terenów otwartych i endogeiczny – *Podalonia hirsuta*, zaś jako ostatnie zanotowano: stenotopowe terenów leśnych i hypergeiczne – *Ectemnius continuus* i *Passaloecus gracilis*, oraz eurytopowe terenów otwartych i endogeiczne – *Ammophila campestris* i *Mellinus arvensis* (najliczniejszy z wymienionych gatunków). Pierwszym zanotowanym w sezonie 2005 gatunkiem był stenotopowy terenów otwartych i endogeiczny *Crabro ingricus*. Ostatnie zanotowane gatunki – *Trypoxylon deceptorium* i *T. medium*, stenotopowe terenów leśnych i hypergeiczne, reprezentowane przez zaledwie 5 osobników, obserwowano w 2. dekadzie sierpnia. Jako pierwsze w 2006 roku pojawiły się stenotopowe terenów otwartych i endogeiczne – *Crabro ingricus* i *Tachysphex psammobius*, oraz gatunki stenotopowe terenów leśnych i hypergeiczne – *Ectemnius continuus*, *Trypoxylon fronticorne* i *T. medium*. Ostatnimi stwierdzonymi gatunkami, odnotowanymi na początku 2. dekady października, były eurytopowe terenów otwartych i endogeiczne – *Ammophila campestris*, *A. sabulosa* i *Tachysphex pompiliformis*, i gatunek stenotopowy terenów leśnych, gnieżdżący się ponad ziemią – *Trypoxylon medium*.

4.2. Charakterystyka warstwy wyjściowej sztucznej sieci neuronowej Kohonena (SOM)

Za pomocą hierarchicznej analizy zgrupowań wyróżniono następujące klastery neuronów w warstwie wyjściowej sztucznej sieci neuronowej Kohonena: X (neurony A1-B4 i C3) i Y (neurony C1, C2, C4, D1-E4) (Ryc. 10). W każdym z nich wyróżniono po dwa podklastery: X_1 (neurony A1, A2, B1, B2, C3) i X_2 (neurony A3, A4, B3, B4) w klasterze X, i Y_1 (neurony C1, C2, D1, D2, E1, E2) i Y_2 (neurony C4, D3, D4, E3, E4) w klasterze Y. Liczba prób przyporządkowana do neuronów w klasterach X i Y wynosiła odpowiednio 12 i 17 (Ryc. 10). Podklastery X_1 i X_2 zawierały po 6 prób, natomiast podklastery Y_1 i Y_2 różniły się liczbą prób – 12 z 17 wszystkich prób klasteru Y skupionych było w podklasterze Y_1 (Ryc. 10; Tab. 5, 6).



Ryc. 10. Próby (29) przypisane do 20 neuronów wyjściowych SOM ułożonych na płaszczyźnie (5 × 4)

Objaśnienia: Klastery (X i Y; oddzielone linią przerywaną) i podklastery (X_1, X_2, Y_1, Y_2; zaznaczone za pomocą gradacji – od bieli do czerni) neuronów i odpowiadających im modeli prób grzebaczowatych zostały wyróżnione na podstawie hierarchicznej analizy zgrupowań. Kod każdej próby grzebaczowatych składa się z: 1) dwóch cyfr oznaczających numer stanowiska, 2) małej litery oznaczającej wilgotność gleby (h – hydrogeniczna, s – semihydrogeniczna, a – autogeniczna), 3) dwóch kolejnych cyfr oznaczających wiek odłogowania (w latach), 4) dwóch cyfr w indeksie dolnym określających rok poboru próby.

Tabela 5. Liczba prób w określonym wieku odłogowania przyporządkowana przez SOM do podklasterów neuronów wyjściowych

Podklastery neuronów wyjściowych	Faza sukcesji					
	F1 (1-2)	F2 (3-5)	F3 (6-11)	F4 (12-16)	F5 (>16)	Razem
X_1	1	2	2	1		6
X_2	4		1		1	6
Y_1	1	5	3	1	2	12
Y_2		1	2		2	5
Razem	6	8	8	2	5	29

Objaśnienia: F1-F5 – fazy sukcesji, liczby w nawiasach oznaczają wiek w latach.

Tabela 6. Liczba prób przyporządkowana przez SOM do poszczególnych podklasterów neuronów wyjściowych ze względu na typ gleby (kat. 1, kat. 2, kat. 3)

Podklastery neuronów wyjściowych	Autogeniczna (kat. 1)	Semihydrogeniczna (kat. 2)	Hydrogeniczna (kat. 3)	Razem
X_1	3	1	2	6
X_2			6	6
Y_1	4	8		12
Y_2	4	1		5
Razem	11	10	8	29

4.2.1. Charakterystyka warunków siedliskowych odpowiadających poszczególnym podklasterom SOM

4.2.1.1. Wiek odłogów i faza sukcesji

W klasterze X znalazły się prawie wszystkie (pięć z sześciu) próby należące do najwcześniejszych stadiów odłogowych: pionierskich 1- i 2-letnich odłogów, oraz obydwie próby z odłogowanych łąk ($04h10_{04}$, $05h25_{02}$) (w przeszłości pól uprawnych) (Ryc. 10; Tab. 5). Natomiast w klasterze Y, z wyjątkiem jednej próby ($06s02_{03}$), brak było odłogów pionierskich (1- i 2-letnich). Klaster ten skupiał generalnie odłogi starsze, ale nie można mówić o wyraźnych różnicach wieku badanych odłogów pomiędzy klasterami. Niezupełnie jednoznaczny był również rozdział „wiekowy" prób w obrębie par podklasterów. Podklaster Y_2 skupiał próby (4 na 5 prób) z odłogów nieużytkowanych od 10 lat i dłużej, a Y_1 – przeważnie (z jednym wyjątkiem) próby z odłogów w wieku od 3 do 10 lat, natomiast X_2

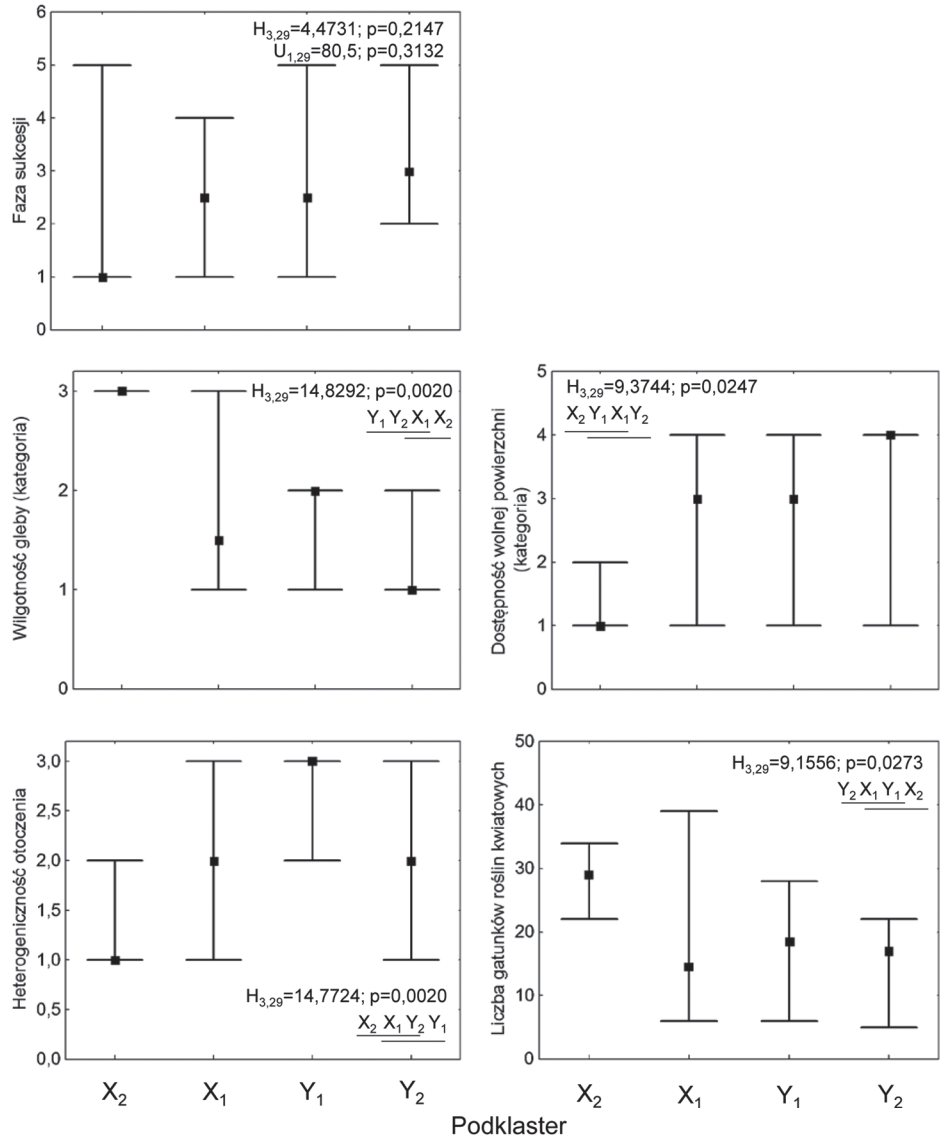
– głównie odłogi 1- i 2-letnie (4 na 6 prób) oraz obydwie próby z odłogowanych łąk ($04h10_{04}$, $05h25_{02}$). Podklaster X_1 obejmował próby z odłogów w bardzo zróżnicowanym wieku (Ryc. 10; Tab. 5). Podobnie jak w przypadku wieku odłogów, tak i pod względem fazy sukcesji próby nie grupowały się w podklasterach w sposób jednoznaczny. Podklaster Y_2 skupiał prawie wyłącznie (cztery z pięciu) próby z fazy 3. i 5., Y_1 – próby ze wszystkich faz, ale głównie z 2. i 3. fazy, X_2 – głównie pionierskie odłogi z fazy 1. (4 na 6 prób), a X_1 – próby z czterech pierwszych faz sukcesji odłogów (Tab. 5). Mediany fazy sukcesji rosły kolejno dla podklasterów X_2, X_1, Y_1, Y_2, co oznacza przypisanie do podklasterów prób z odłogów w coraz wyższych fazach sukcesji (Ryc. 11). Niemniej, z uwagi na znaczne zróżnicowanie wieku odłogów, różnice pomiędzy podklasterami nie były istotne ($p = 0{,}2147$). Podobnie nie wykazano istotnych różnic pomiędzy klasterami ($p = 0{,}3132$) (Ryc. 11).

4.2.1.2. Kategorie wilgotności gleb

Cechą, która istotnie ($p < 0{,}01$) różniła podklastery od siebie, był typ gleby, z którego pochodziły przypisane do nich próby (Ryc. 11). Istotne ($p < 0{,}05$) różnice pod względem typu gleby wykazano pomiędzy podklasterem X_2 oraz podklasterami Y_1 i Y_2 (Ryc. 11). Podklaster X_2 zawierał wyłącznie próby pochodzące z gleb hydrogenicznych (wilgotnych gleb murszowych i murszowatych) (Ryc. 10; Tab. 6), co przejawiało się w wysokiej wartości mediany (3,0) stopnia wilgotności gleby i małej zmienność tego parametru (zerowy rozstęp kwartylowy) (Ryc. 11). Kolejną najwyższą medianę odnotowano dla podklasteru Y_1, który skupiał przede wszystkim próby z gleb semihydrogenicznych z dodatkiem prób z gleb autogenicznych (Ryc. 10; Tab. 6). Podklaster Y_2 z najniższą medianą (Ryc. 11) zawierał próby z gleb autogenicznych – piaszczystych i suchych; tylko jedna próba pochodziła z gleb semihydrogenicznych (Ryc. 10; Tab. 6). Wartość mediany w podklasterze X_1 plasowała się na poziomie pomiędzy glebami autogenicznymi i semihydrogenicznymi; szeroki rozstęp kwartylowy (Ryc. 11) wynikał z pochodzenia prób w tym podklasterze ze wszystkich trzech typów gleb (Ryc. 10; Tab. 6), co było zbieżne z heterogenicznością tego podklasteru pod względem wieku odłogów i fazy sukcesji.

4.2.1.3. Liczba siedlisk towarzyszących

Istotnie największą heterogeniczność otoczenia odnotowano dla prób w podklasterze Y_1 (Ryc. 11). W podklasterach X_1 i Y_2 wartości mediany były pośrednie i takie same, przy szerokich rozstępach kwartylowych, co wskazuje na małą jednorodność prób. Istotnie najmniej heterogeniczne było otoczenie stanowisk, z których pobrane próby zostały przypisane do podklasteru X_2 (Ryc. 11).



Ryc. 11. Charakterystyka siedliskowa podklasterów neuronów wyjściowych SOM

Objaśnienia: Faza sukcesji badanego stanowiska, wilgotność gleby na badanym stanowisku (kategoria: 1 – autogeniczne, 2 – semihydrogeniczne, 3 – hydrogeniczne), heterogeniczność otoczenia (liczba siedlisk przylegających do badanego stanowiska), dostępność wolnej powierzchni (kategoria: 1 – 0-25% wolnej powierzchni ⟨bardzo duże pokrycie⟩, 2 – 26-50% wolnej powierzchni ⟨duże pokrycie⟩, 3 – 51-75% wolnej powierzchni ⟨średnie pokrycie⟩, 4 – 76-100% wolnej powierzchni (małe pokrycie⟩), liczba gatunków roślin kwiatowych. Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5); podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych ($p < 0,05$) różnic w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, N_X = 12, N_Y = 17).

4.2.1.4. Dostępność wolnej powierzchni

Najniższą dostępność powierzchni wolnej od roślinności, wyrażoną w 4 kategoriach, odnotowano dla prób w podklasterze X_2, natomiast najwyższą – w Y_2. Jedynie dla tych dwóch podklasterów wykazano istotne ($p < 0,05$) różnice (Ryc. 11). W pozostałych dwóch podklasterach wartości kwartyli były takie same.

4.2.1.5. Liczba gatunków roślin kwiatowych

Na badanych odłogach zanotowano 109 gatunków roślin kwiatowych (Tab. 2), stanowiących potencjalne źródło pokarmu dla postaci dorosłych Spheciformes. Liczba gatunków roślin kwiatowych była istotnie ($p < 0,05$) najwyższa w podklasterze X_2 w porównaniu z podklasterem Y_2. Nie odnotowano istotnych różnic w porównaniu z pozostałymi dwoma podklasterami o znacznie szerszych rozstępach kwartylowych (Ryc. 11).

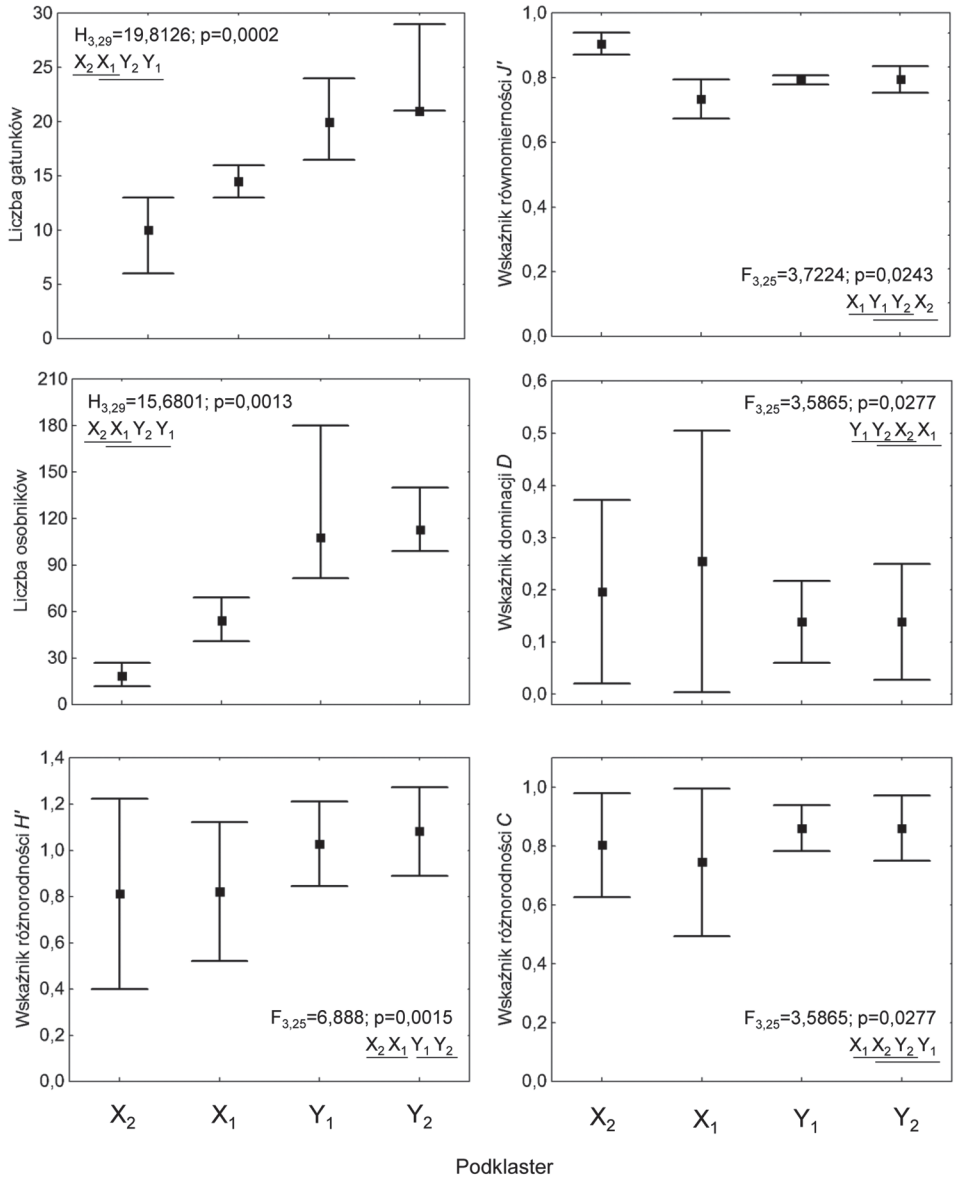
4.2.2. Charakterystyka ilościowa, jakościowa i ekologiczna grzebaczowatych w próbach przypisanych do poszczególnych podklasterów SOM

4.2.2.1. Liczba i liczebność gatunków

Zarówno liczebność, jak i liczba gatunków (bogactwo gatunkowe) grzebaczowatych w próbach należących do podklasterów Y_1 i Y_2 była istotnie ($p < 0,05$) wyższa niż w podklasterze X_2 (Ryc. 12). Podobnie najwyższą całkowitą liczbę gatunków i liczbę osobników stwierdzono w próbach skupionych w podklasterze Y_1 (62 gatunki; 1559 osobników), następnie w Y_2 (47; 630), X_1 (38; 365), natomiast najniższą – w podklasterze X_2 (28; 143).

4.2.2.2. Wskaźniki biocenotyczne *H'*, *J'*, *D*, *C*

Z powyższymi wynikami zbieżna była analiza różnorodności biologicznej. Wskaźnik Shannona-Wienera (*H'*) był istotnie ($p < 0,05$) niższy w podklasterach X_1 i X_2 aniżeli w podklasterach Y_1 i Y_2 (Ryc. 12). Z kolei we wskaźniku równomierności *J'* istotną ($p < 0,05$) różnicę wykazano pomiędzy podklasterami X_1 i X_2, przy czym w podklasterze X_2 wskaźnik ten osiągnął wartość najwyższą (Ryc. 12). W przypadku wskaźnika dominacji *D* i wskaźnika różnorodności Simpsona *C* istotnie ($p < 0,05$) różnił się podklaster X_1 od podklasteru Y_1, przy czym w podklasterze X_1 wskaźnik dominacji *D* osiągnął najwyższą wartość, a wskaźnik różnorodności Simpsona *C* wartość najniższą (Ryc. 12).



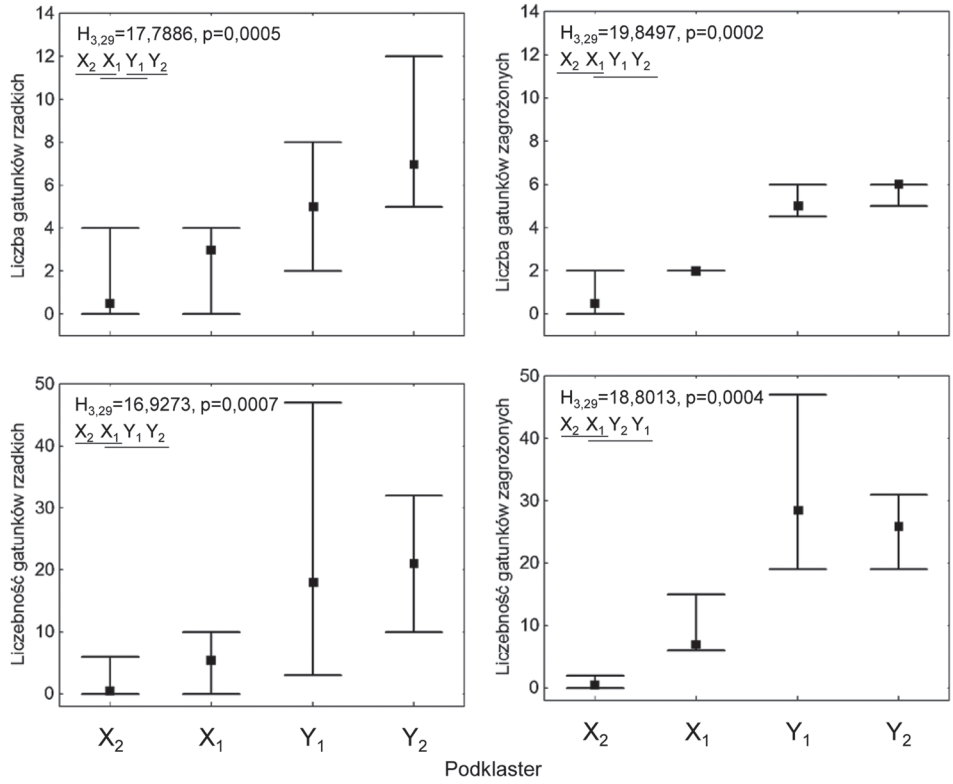
Ryc. 12. Liczba gatunków w próbie, liczebność całkowita w próbie. Wartość wskaźnika różnorodności Shannona-Wienera *H'*, wskaźnika równomierności *J'*, wskaźnika dominacji *D* i wskaźnika różnorodności Simpsona *C* w próbie

Objaśnienia: Porównanie podklasterów: 1) dla liczby gatunków i liczebności: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X1} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$). Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy; 2) dla wskaźników *H'*, *J'*, *D i C*: *F* – statystyka analizy wariancji ANOVA I (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$). Punkt – średnia, wąsy – odchylenie standardowe. Podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych ($p < 0,05$) różnic w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią.

4.2.2.3. Gatunki rzadkie i zagrożone

Zarówno liczba gatunków rzadkich w Polsce, jak ich liczebność w próbach wzrastała kolejno w podklasterach X_2, X_1, Y_1 i Y_2. Zmienne te były istotnie ($p < 0,05$) wyższe w podklasterach Y_1 i Y_2 w porównaniu z X_2, natomiast liczba gatunków była dodatkowo istotnie wyższa w podklasterze Y_2 w porównaniu z X_1 (Ryc. 13).

Podobne wyniki uzyskano, biorąc pod uwagę gatunki zagrożone (znajdujące się na czerwonej liście), dla których istotnie ($p < 0,05$) najwyższą liczbę i liczebność stwierdzono w próbach w podklasterach Y_1 i Y_2 w porównaniu z podklasterem X_2 (Ryc. 13).



Ryc. 13. Liczba i liczebność gatunków rzadkich w Polsce oraz gatunków zagrożonych w próbie

Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$); podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic ($p < 0,05$) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią.

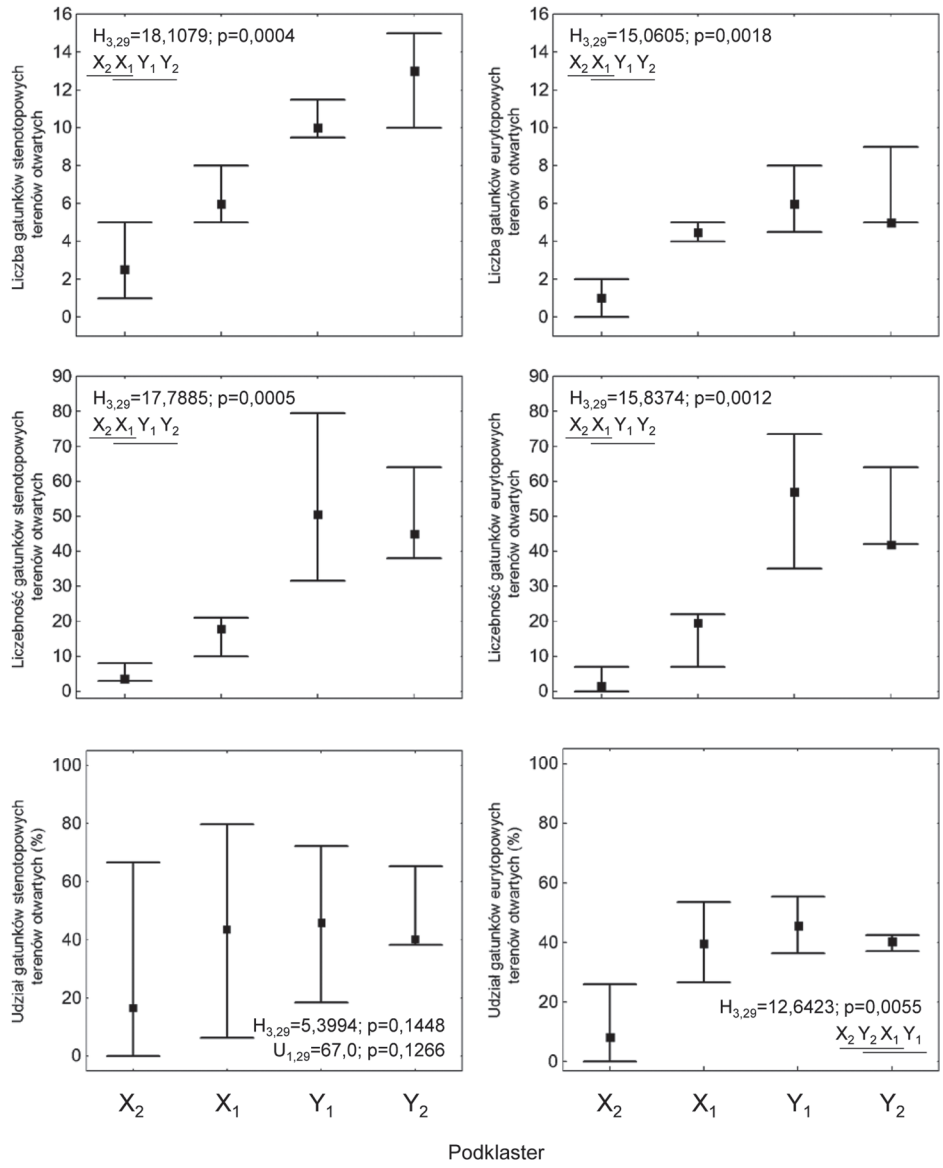
4.2.3. Cechy biologii grzebaczowatych

4.2.3.1. Preferencje siedliskowe

Podklastery różniły się między sobą liczbą gatunków o różnych wymaganiach siedliskowych. Podklastery Y_1 i Y_2 charakteryzowały się istotnie ($p < 0,05$) wyższą liczbą gatunków stenotopowych terenów otwartych, a także gatunków o szerszej amplitudzie ekologicznej (eurytopowych terenów otwartych) ($p < 0,05$) w porównaniu z podklasterem X_2 (Ryc. 14). Podklaster X_1 nie różnił się istotnie od pozostałych podklasterów. Podobnie liczba osobników gatunków stenotopowych terenów otwartych i eurytopowych terenów otwartych była istotnie ($p < 0,05$) wyższa w podklasterach Y_1 i Y_2 w porównaniu z X_2 (Ryc. 14). Najwyższą dominacją gatunków eurytopowych terenów otwartych odznaczał się podklaster Y_1, różniący się istotnie ($p < 0,05$) od podklasteru X_2, natomiast zarówno podklastery ($p = 0,1445$), jak i klastery ($p = 0,1266$) nie różniły się pod względem udziału gatunków stenotopowych terenów otwartych w liczebności całkowitej grzebaczowatych. Mediany liczby i liczebności gatunków preferujących siedliska leśne (stenotopowych terenów leśnych) wyglądały następująco – najwyższa była w klasterze X_2, zaś najniższa w X_1; niemniej istotnych różnic nie stwierdzono zarówno pomiędzy podklasterami, jak i klasterami. Istotnie ($p < 0,05$) różniła się natomiast dominacja gatunków stenotopowych terenów leśnych pomiędzy podklasterem X_2 (najwyższa) a X_1 i Y_1 (Ryc. 15).

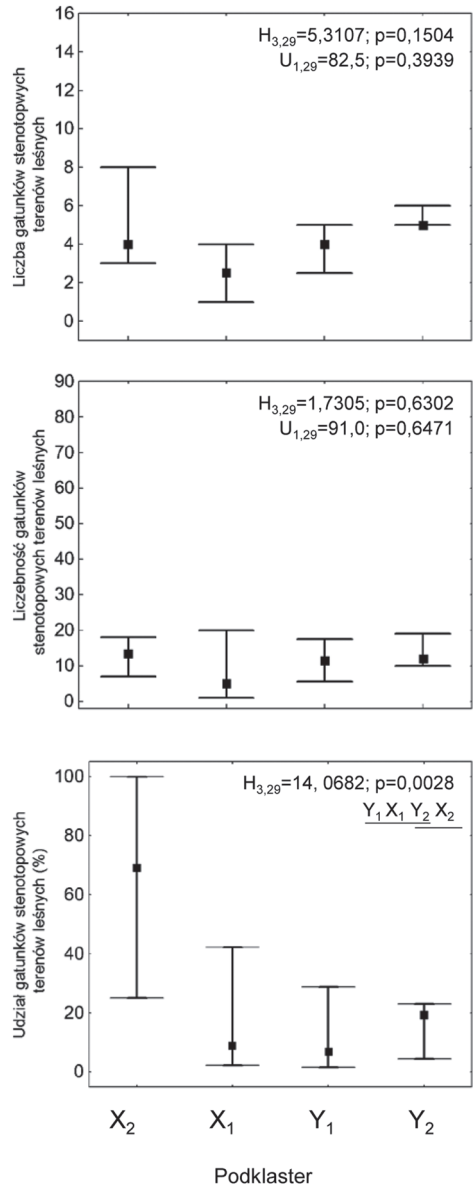
4.2.3.2. Preferencje gniazdowe

Liczba i liczebność gatunków endogeicznych w próbach była najniższa w podklasterze X_2, w tym istotnie ($p < 0,05$) różna od wartości w podklasterach Y_1 i Y_2. Podobnie dominacja gatunków endogeicznych w podklasterze X_2 była istotnie ($p < 0,05$) mniejsza niż w podklasterze Y_1 (Ryc. 16). Liczba i liczebność gatunków hypergeicznych (gnieżdżących się ponad ziemią: w pędach roślin, w drewnie) nie różniły się istotnie zarówno pomiędzy podklasterami, jak i klasterami (Ryc. 16), natomiast istotne różnice stwierdzono w przypadku dominacji gatunków hypergeicznych. Udział gatunków hypergeicznych w liczebności całkowitej był najwyższy w podklasterze X_2, który różnił się istotnie ($p < 0,05$) od podklasterów X_1 i Y_1 (Ryc. 16).



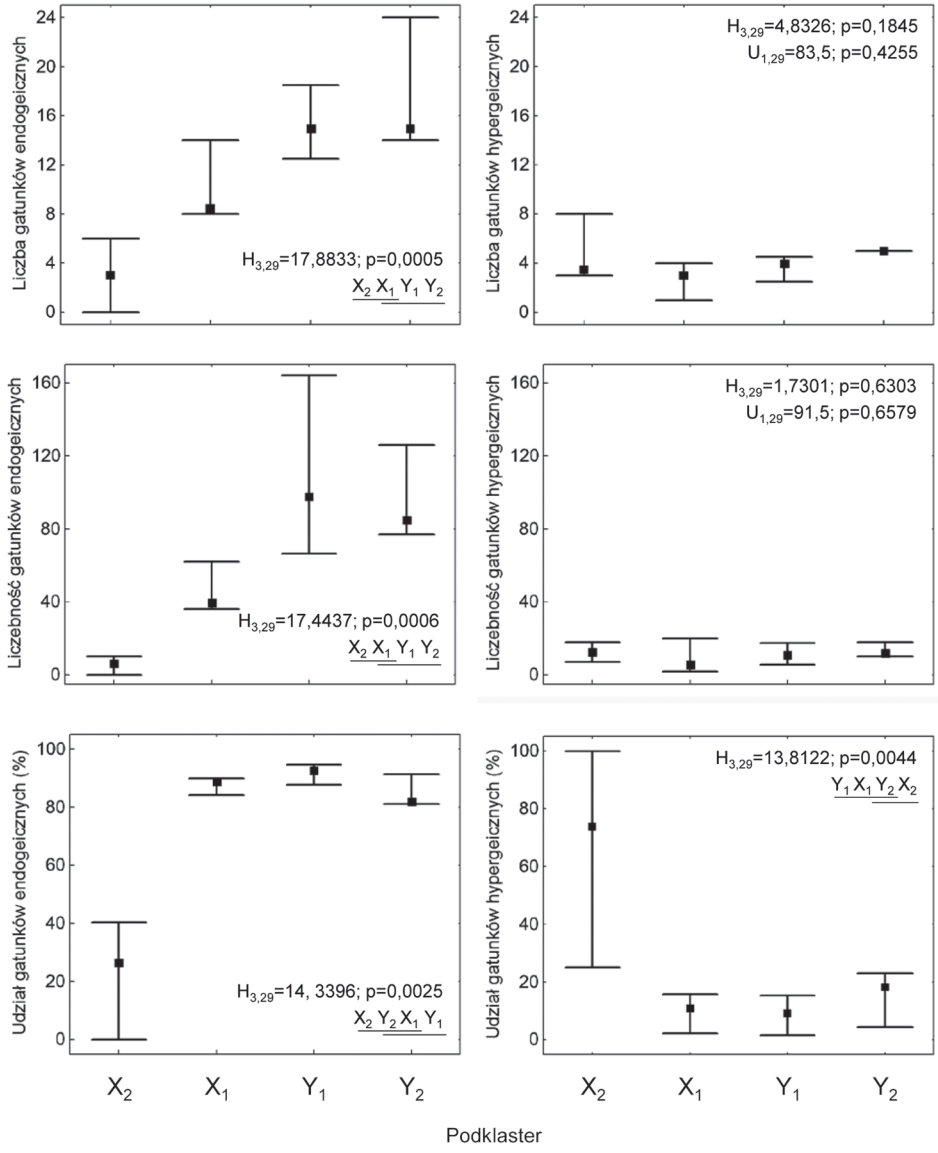
Ryc. 14. Liczba, liczebność i udział gatunków stenotopowych terenów otwartych (grupa *3*) oraz gatunków eurytopowych terenów otwartych (grupa *1*) w próbie

Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$); podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic ($p < 0,05$) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).



Ryc. 15. Liczba, liczebność i udział gatunków stenotopowych terenów leśnych (grupa *2*) w próbie

Objaśnienia: Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$). Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych ($p < 0,05$) różnic w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).

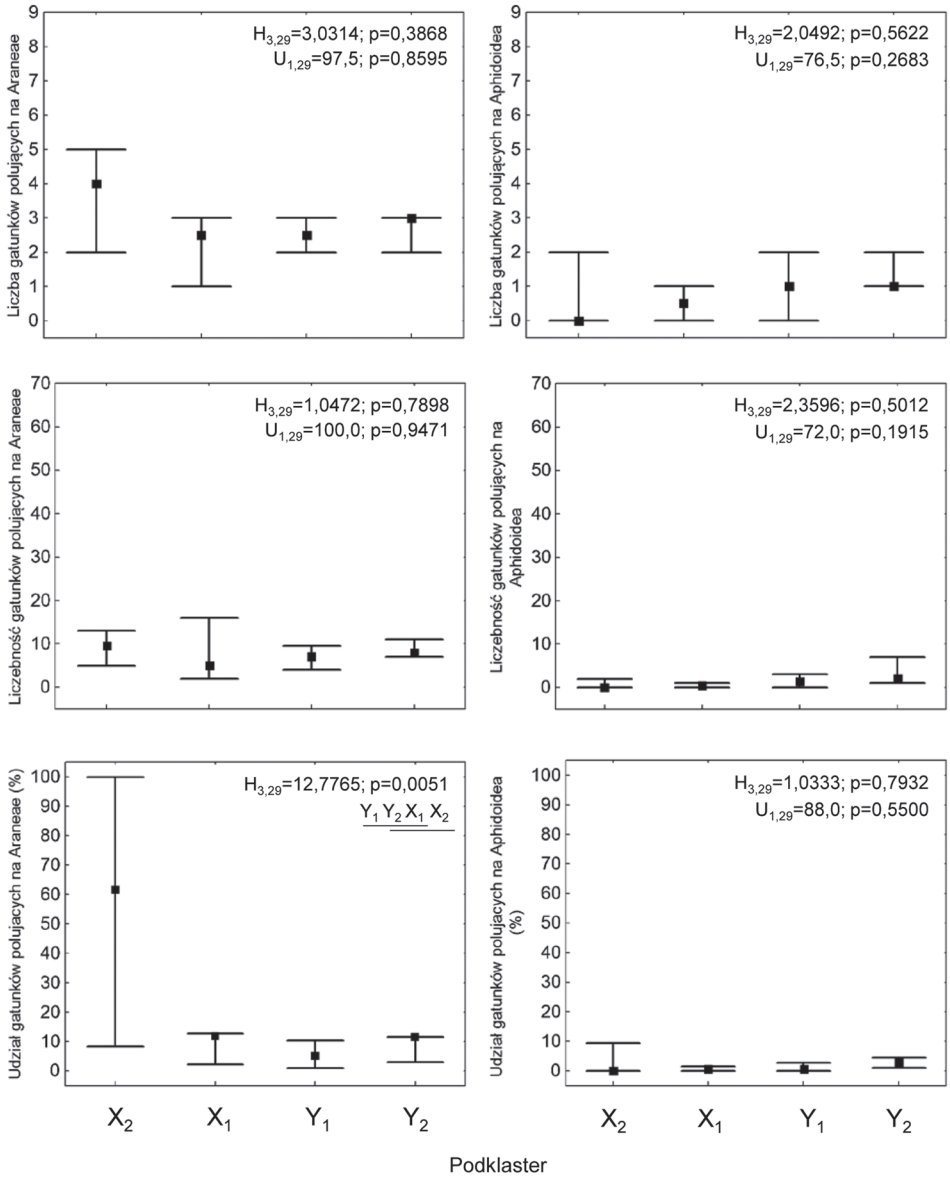


Ryc. 16. Liczba, liczebność i udział gatunków endogeicznych (grupa *i*) oraz gatunków hypergeicznych (grupa *ii*) w próbie

Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5); podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych ($p < 0,05$) różnic w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, N_X = 12, N_Y = 17).

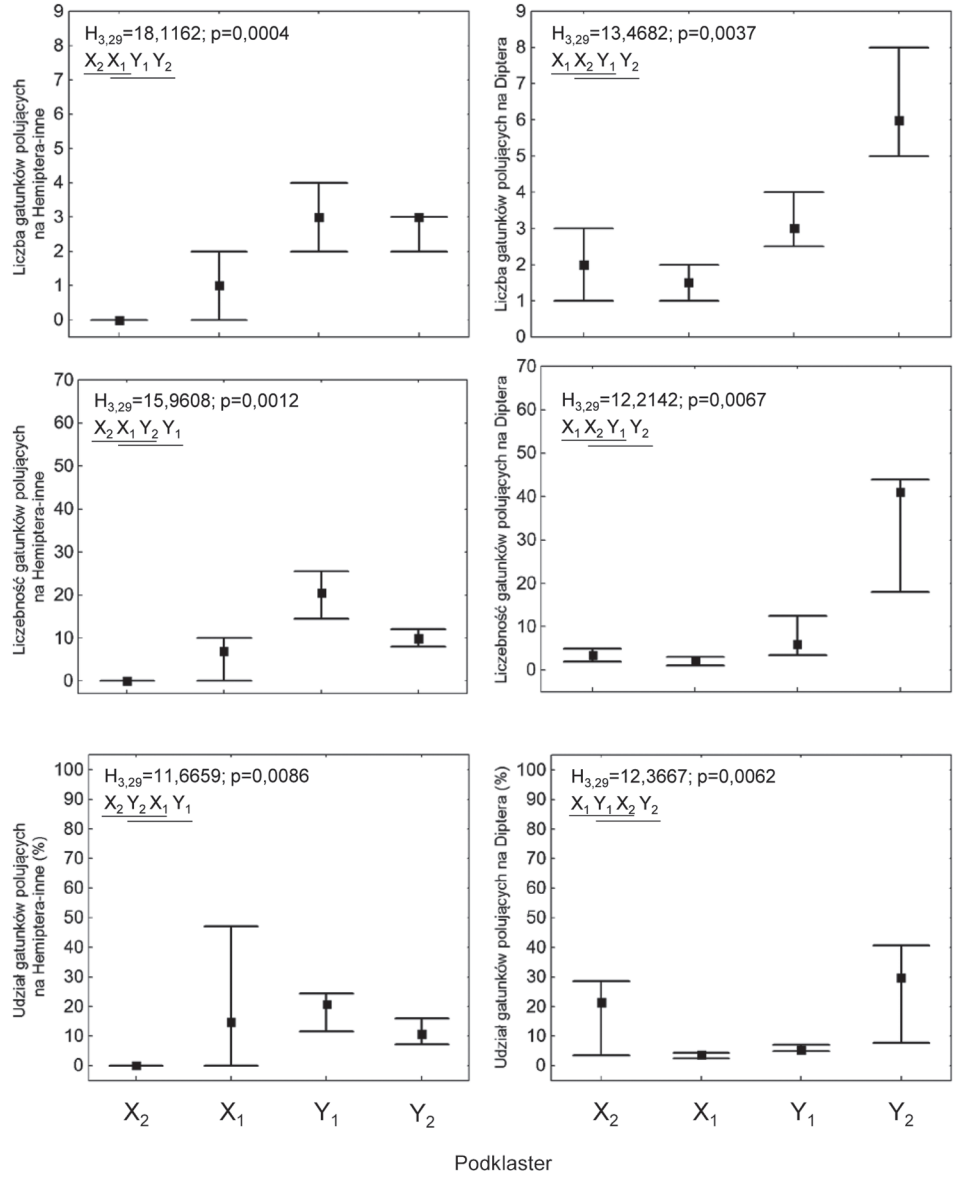
4.2.3.3. Preferencje troficzne

Poszczególne podklastery i klastery nie różniły się od siebie zarówno liczbą, jak i liczebnością gatunków polujących na pająki (Araneae) i mszyce (Hemiptera-Aphidoidea) (Ryc. 17). Natomiast najwyższą dominację gatunków odławiających pająki stwierdzono w podklasterze X_2, który istotnie ($p < 0,05$) różnił się od podklasteru Y_1 (Ryc. 17). W przypadku grupy gatunków polujących na mszyce (Hemiptera-Aphidoidea) nie wykazano również różnic w dominacji, zarówno między podklasterami, jak i klasterami (Ryc. 17). Istotnie najniższe wartości liczby, liczebności i dominacji gatunków polujących na pluskwiaki-oprócz mszyc (Hemiptera-inne) zanotowano w podklasterze X_2. Podklaster ten różnił się istotnie ($p < 0,05$) pod względem liczby gatunków od podklasterów Y_1 i Y_2, a pod względem liczebności i dominacji od Y_1 (Ryc. 18). Najwyższą liczbą, liczebnością i dominacją gatunków polujących na muchówki (Diptera) charakteryzował się podklaster Y_2, który istotnie ($p < 0,05$) różnił się od podklasteru X_1 (Ryc. 18). Najniższą liczbę gatunków i osobników polujących na prostoskrzydłe i karaczany (Orthoptera i Blattodea) zanotowano w próbach z podklasteru X_2, który istotnie ($p < 0,05$) różnił się od podklasterów Y_1 i Y_2 – w przypadku pierwszej zmiennej, i podklasteru Y_1 – w przypadku drugiej zmiennej (Ryc. 19). Natomiast nie stwierdzono istotnych różnic pomiędzy podklasterami, a także klasterami w dominacji tych gatunków (Ryc. 19). Poszczególne podklastery, jak i klastery nie różniły się od siebie ani liczbą, ani liczebnością gatunków polujących na chrząszcze (Coleoptera) (Ryc. 18). Natomiast dominacja gatunków polujących na chrząszcze była najniższa w podklasterze X_2, który różnił się istotnie ($p < 0,05$) od podklasteru X_1 (Ryc. 19). Zarówno liczba, jak i liczebność gatunków polujących na larwy i imagines motyli (Lepidoptera) były najwyższe w próbach zgrupowanych w podklasterze Y_1. Istotne ($p < 0,05$) różnice w liczbie tych gatunków i ich dominacji wykazano pomiędzy podklasterem Y_1 a X_2 (Ryc. 20), natomiast w liczebności – pomiędzy Y_1 a X_2 i X_1 (Ryc. 20). W przypadku grupy troficznej, skupiającej grzebaczowate polujące na błonkówki (Hymenoptera), najniższą liczbę gatunków zanotowano w podklasterze X_2 (Ryc. 20), który istotnie ($p < 0,05$) różnił się od podklasterów X_1 i Y_1, natomiast pod względem liczebności i dominacji tych gatunków podklaster X_2 różnił się istotnie ($p < 0,05$) od, odpowiednio, podklasteru Y_1 i X_1 (Ryc. 20).



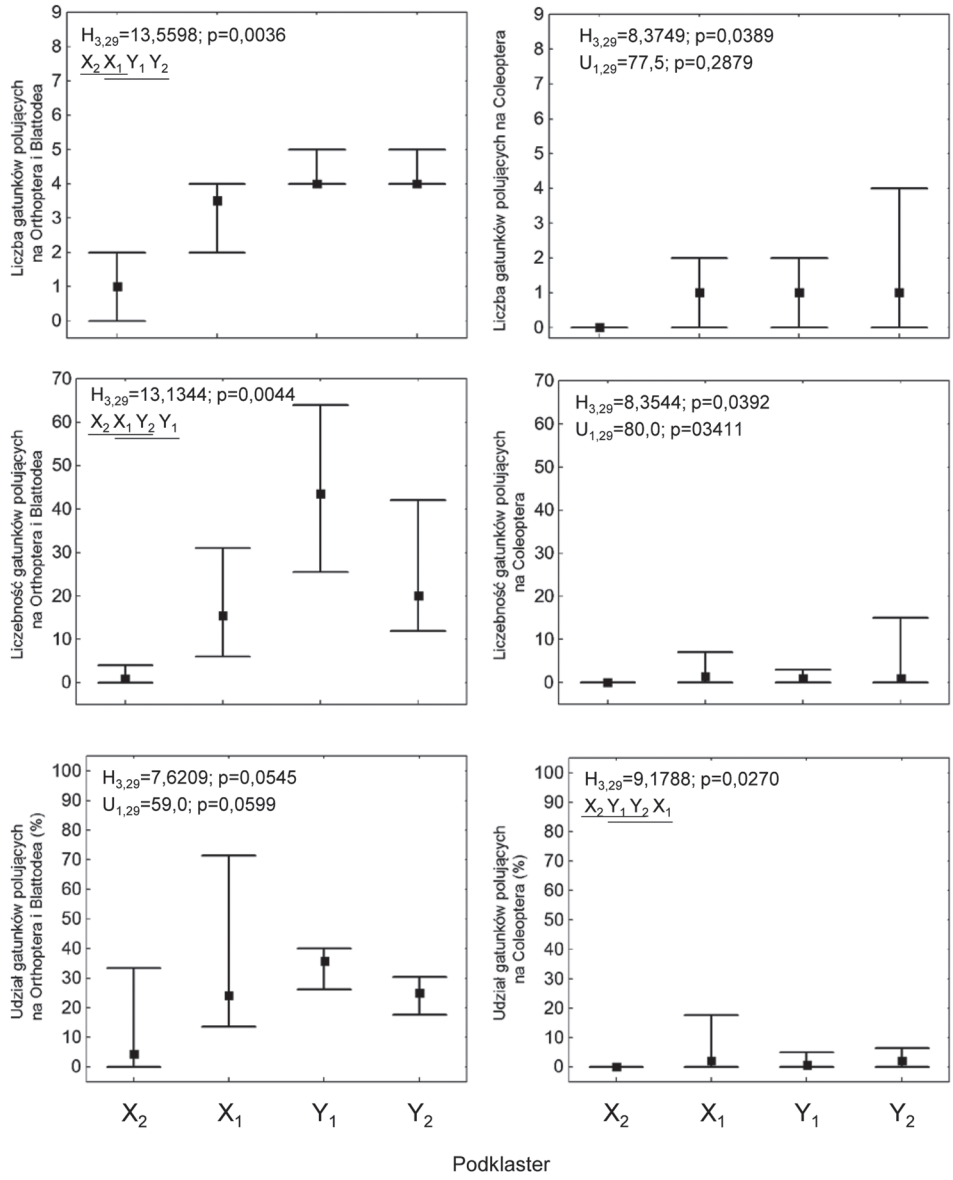
Ryc. 17. Liczba, liczebność i udział gatunków polujących na Araneae (grupa *a*) oraz na Hemiptera-Aphidoidea (grupa *b*) w próbie

Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$); podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic ($p < 0,05$) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).



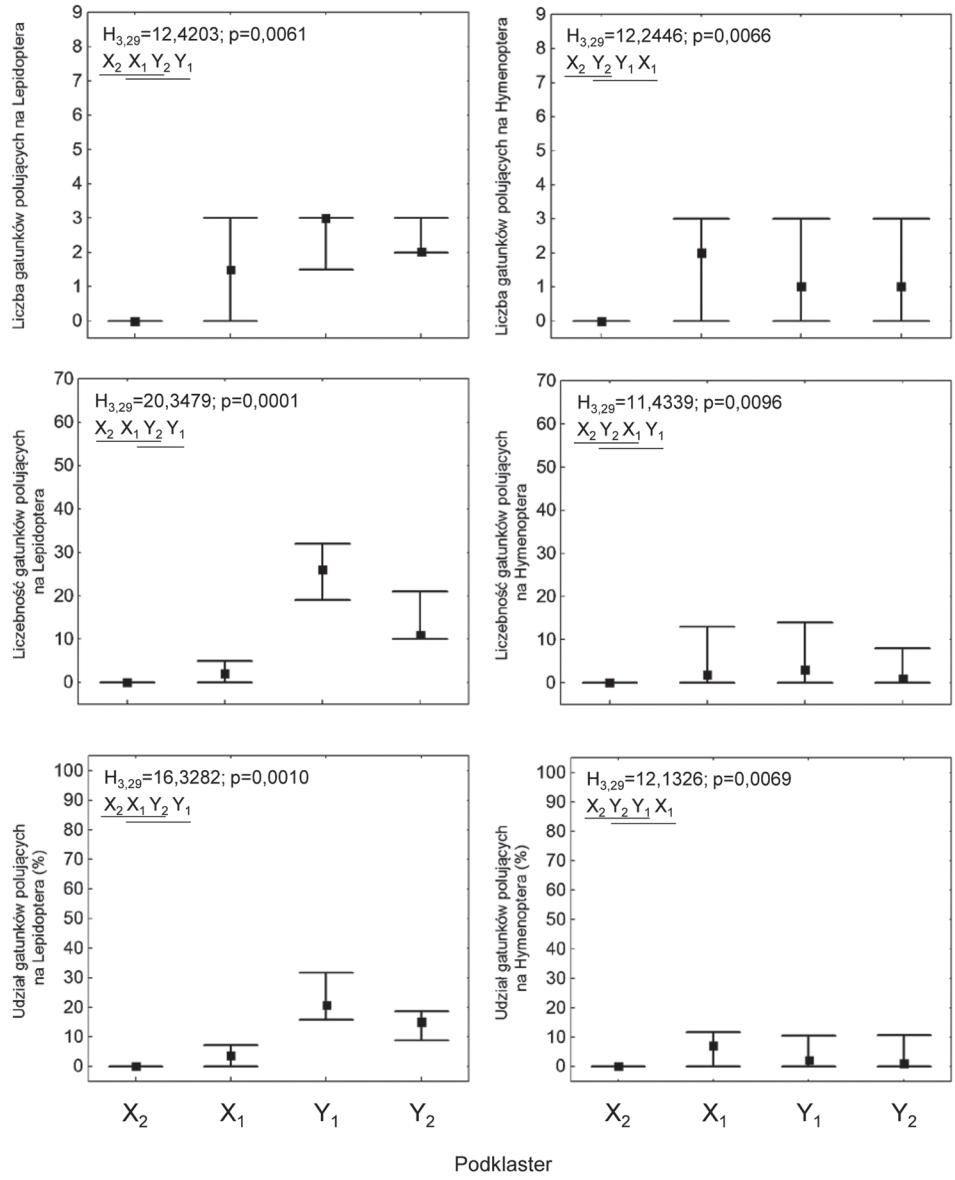
Ryc. 18. Liczba, liczebność i udział gatunków polujących na Hemiptera-inne (grupa *c*) oraz na Diptera (grupa *h*) w próbie

Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$); podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic ($p < 0,05$) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią.



Ryc. 19. Liczba, liczebność i udział gatunków polujących na Orthoptera i Blattodea (grupa *e*) oraz na Coleoptera (grupa *f*) w próbie

Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$). Podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic ($p < 0,05$) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).

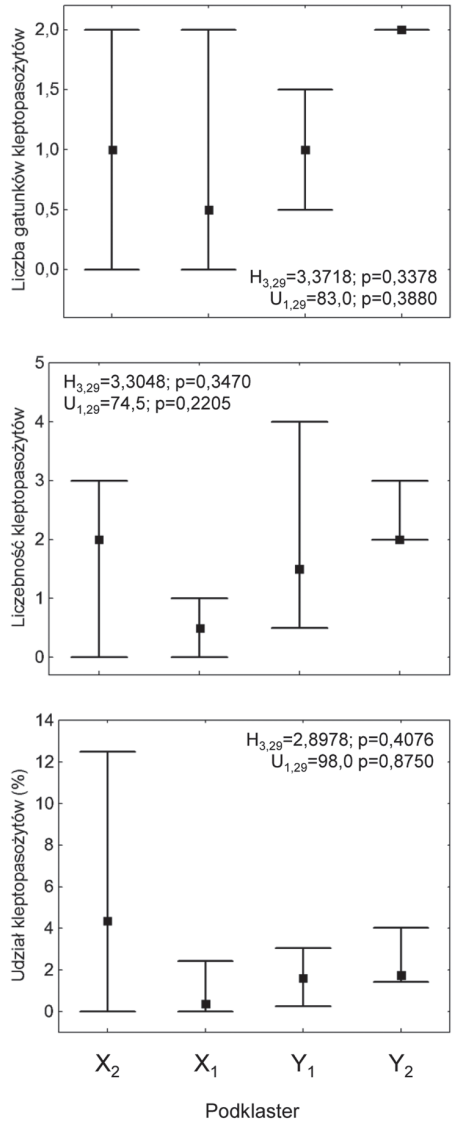


Ryc. 20. Liczba, liczebność i udział gatunków polujących na Lepidoptera (grupa *d*) oraz na Hymenoptera (grupa *g*) w próbie

Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$). Podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic ($p < 0,05$) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią.

4.2.3.4. Gatunki kleptopasożytnicze

Badane klastery i podklastery nie różniły się istotnie pod względem liczebności i liczby gatunków kleptopasożytniczych, jak też ich dominacji (Ryc. 21).

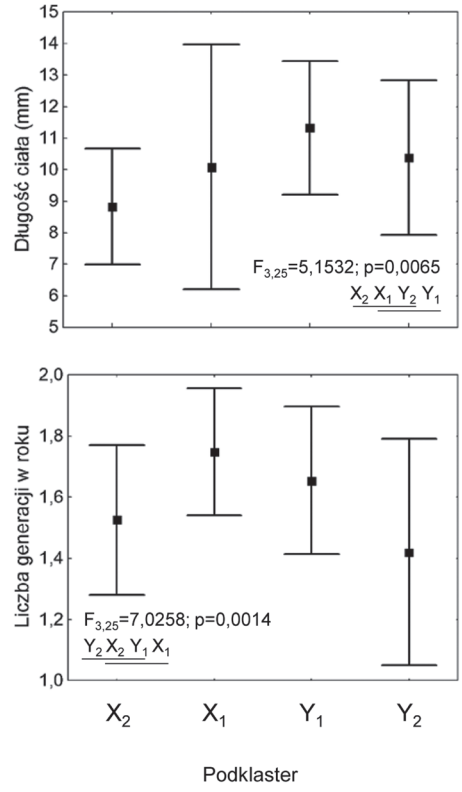


Ryc. 21. Liczba, liczebność i udział gatunków kleptopasożytniczych w próbie

Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$). Podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic ($p < 0,05$) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).

4.2.3.5. Rozmiar ciała

Istotne różnice ($p < 0,05$) w rozmiarach ciała gatunków w próbie, ocenianej na podstawie średniej długości osobnika dla gatunku, wykazano pomiędzy podklasterem X_2, w którym wartość tej cechy była najniższa, a podklasterem Y_1, skupiającym próby, w których gatunki charakteryzowały się największymi rozmiarami ciała (Ryc. 22).



Ryc. 22. Rozmiar (średnia długość) gatunków w próbie. Liczba generacji gatunków w ciągu roku w próbie

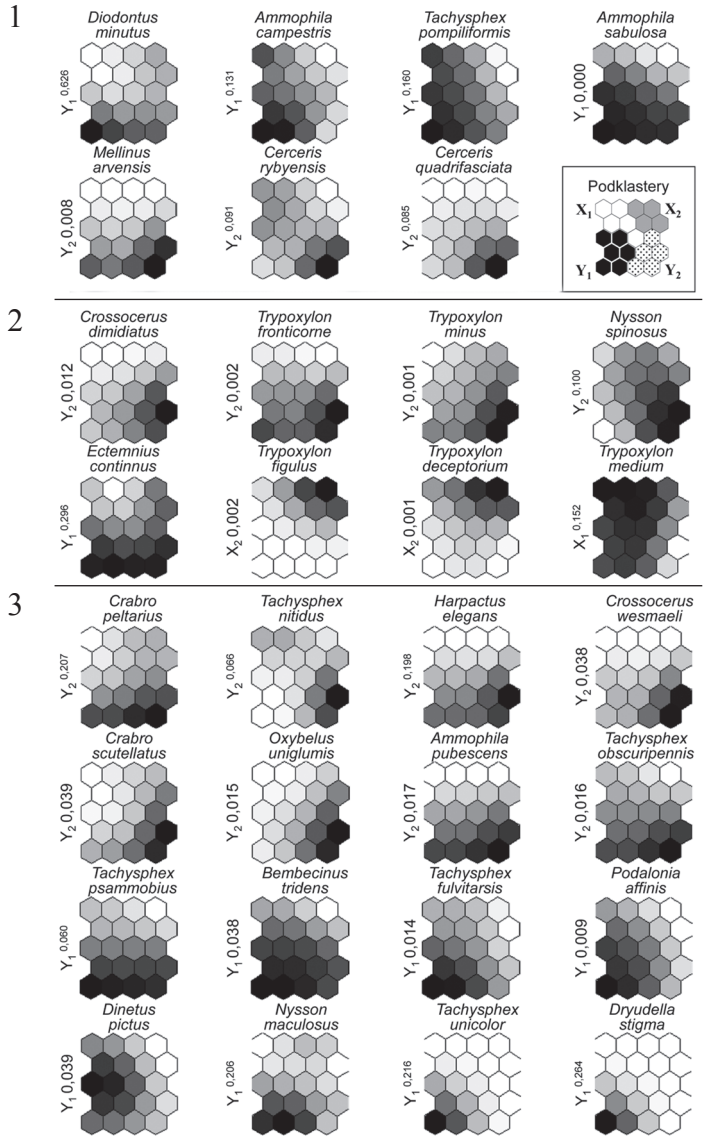
Objaśnienia: Punkt – średnia, wąsy – odchylenie standardowe. Porównanie podklasterów: *F* – statystyka analizy wariancji ANOVA I ($df = 3$, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$). Podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic ($p < 0,05$) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią.

4.2.3.6. Liczba generacji

Badane podklastery różniły się liczbą generacji w ciągu roku, przy czym wartość średniej liczby generacji dla gatunków w próbie była istotnie ($p < 0,05$) najniższa w podklasterze Y_2 i najwyższa w próbach z podklasteru X_1 (Ryc. 22).

4.3. Podklastery SOM (i odpowiadające im warunki siedliskowe) preferowane przez poszczególne gatunki grzebaczowatych

W analizie powiązań liczebności poszczególnych gatunków z określonymi obszarami SOM stwierdzono 16 gatunków grzebaczowatych z istotnymi maksymalnymi wartościami IndVal w trzech podklasterach (Ryc. 23; Tab. 7). Z podklasterem X_2 istotnie związane były 2 gatunki – *Trypoxylon deceptorium* i *T. figulus* (Ryc. 23; Tab. 7), preferujące tereny zadrzewione i brzegi lasów (stenotopowe terenów leśnych, grupa *2*). Dodatkowo *Trypoxylon figulus* występował wyłącznie w próbach skupionych w tym podklasterze. Istotnie najwyższe wartości IndVal w podklasterze Y_1 stwierdzono dla gatunków stenotopowych terenów otwartych (grupa *3*): *Dinetus pictus*, *Podalonia affinis*, *Bembecinus tridens* i *Tachysphex fulvitarsis*, oraz dla gatunku eurytopowego terenów otwartych (grupa *1*) *Ammophila sabulosa*. Ponadto dwa gatunki stenotopowe terenów otwartych (grupa *3*) – *Tachysphex unicolor* i *Dryudella stigma* – wystąpiły wyłącznie w próbach przypisanych do podklasteru Y_1; niemniej nie wiązało się to z istotnie najwyższymi wartościami IndVal (Tab. 7). Dla podklasteru Y_2 istotnie najwyższe wartości IndVal osiągnęło 9 gatunków: eurytopowy terenów otwartych (grupa *1*) *Mellinus arvensis*, 5 gatunków stenotopowych terenów otwartych (grupa *3*) – *Tachysphex obscuripennis*, *Ammophila pubescens*, *Crabro scutellatus*, *Oxybelus uniglumis* i *Crossocerus wesmaeli*, oraz 3 gatunki stenotopowe terenów leśnych (grupa *2*) – *Crossocerus dimidiatus*, *Trypoxylon fronticorne* i *T. minus*. Tak więc z klasterem X były związane wyłącznie gatunki „leśne" (grupa *2*), natomiast z klasterem Y – przede wszystkim gatunki stenotopowe terenów otwartych (grupa *3*), ale również gatunki eurytopowe terenów otwartych oraz stenotopowe terenów leśnych (grupy *1* i *2*) (Tab. 7). Żaden gatunek nie wykazywał istotnego związku z podklasterem X_1.



Ryc. 23. Związek poszczególnych gatunków o wartościach IndVal ≥ 25% (por. Tab. 7) z poszczególnymi regionami SOM (na podstawie modeli prób grzebaczowatych)

Objaśnienia: Ciemniejsze odcienie szarości oznaczają silniejszy związek; szarości są wyskalowane niezależnie dla poszczególnych gatunków. Po lewej stronie każdej płaszczyzny zaprezentowano symbol podklasteru, dla którego odnotowano najwyższą wartość IndVal (obliczony dla rzeczywistych próby grzebaczowatych; w indeksie górnym, jeżeli $p > 0.05$). Gatunki o podobnym wzorze na SOM wykazują podobne preferencje siedliskowe. Gatunki, których wzory są swoimi lustrzanymi odbiciami (negatywami), różnią się znacznie pod względem preferencji siedliskowych. Grupy: *1* – gatunki eurytopowe terenów otwartych; *2* – gatunki stenotopowe terenów leśnych; *3* – gatunki stenotopowe terenów otwartych.

Gatunki eurytopowe terenów otwartych (grupa *1*), dla których stwierdzono istotnie najwyższe wartości IndVal, wykazano w najwyższej liczebności lub stałości występowania wyłącznie w klasterze Y. *Ammophila sabulosa* związana była z podklasterem Y_1, natomiast *Mellinus arvensis* z podklasterem Y_2 (Tab. 7). Ten ostatni gatunek był obecny wyłącznie w próbach przypisanych do klasteru Y. Gatunki stenotopowe terenów otwartych (grupa *3*) również były istotnie związane tylko z klasterem Y – w prawie równym stopniu z podklasterem Y_1 i Y_2. Co więcej, dwa gatunki – *Tachysphex unicolor i Dryudella stigma* (Ryc. 23; Tab. 7) – zanotowano jedynie w próbach należących do podklasteru Y_1. Gatunki „leśne", preferujące zadrzewienia i brzegi lasów (grupa *2*), były związane z różnymi obszarami SOM. Z podklasterem X_2 związane były *Trypoxylon deceptorium* i *Trypoxylon figulus* (obecny wyłącznie w próbach w X_2), natomiast z podklasterem Y_2 – *Trypoxylon minus*, *T. fronticorne* i *Crossocerus dimidiatus* (Ryc. 23; Tab. 7). Dwa ostatnie gatunki – *Trypoxylon fronticorne* i *Crossocerus dimidiatus* – były obecne wyłącznie w próbach przypisanych do klasteru Y.

Większość gatunków z istotnymi wartościami IndVal to gatunki endogeiczne (grupa *i*) (Tab. 8). Związane one były z klasterem Y, w tym zarówno z podklasterem Y_1 (7 gatunków), jak i Y_2 (7 gatunków). Z kolei gatunki hypergeiczne (grupa *ii*) związane były zarówno z podklasterem X_2 (2 gatunki), jak i z podklasterem Y_2 (3 gatunki) (Tab. 8).

Najwięcej gatunków spośród tych, dla których stwierdzono istotne wartości IndVal, łowiło dla swojego potomstwa muchówki (Diptera) albo prostoskrzydłe i karaczany (Orthoptera i Blattodea) lub polowało na pająki (Araneae) (Tab. 9). Z podklasterem X_2 związane były jedynie gatunki polujące na pająki (Araneae) (grupa *a*). Z odłogami skupionymi w podklasterze Y_1 istotnie związane były gatunki polujące na pluskwiaki-oprócz mszyc (Hemiptera-inne), na motyle (Lepidoptera), na prostoskrzydłe i karaczany (Orthoptera i Blattodea) (grupy *c*-*e*) (Tab. 9). Z kolei warunki siedliskowe przypisane do podklasteru Y_2 były istotnie preferowane przez gatunki z grup polujących na pająki (Araneae) (grupa *a*), na motyle (Lepidoptera), na prostoskrzydłe i karaczany (Orthoptera i Blattodea), a także na muchówki (Diptera) (odpowiednio grupy *g*, *e* i *h*). Klaster Y był zatem pod względem grup troficznych bardzo heterogeniczny, tj. istotne wartości IndVal osiagały gatunki z wielu grup (Tab. 9). Nie stwierdzono istotnego związku z jakimkolwiek regionem SOM dla gatunków z grup *b*, *f* i *g* (polujące odpowiednio na mszyce ⟨Hemiptera-Aphidoidea⟩, na błonkówki ⟨Hymenoptera⟩, na chrząszcze ⟨Coleoptera⟩) (Ryc. 17, 19, 20).

Tabela 7. Liczebność względna (A), stałość występowania (F) and IndVal (I) (wszystkie w %) w poszczególnych podklasterach i liczebność całkowita (TA) w próbach 47 gatunków grzebaczowatych zaprezentowanych sztucznej sieci neuronowej Kohonena podzielonych na dwie grupy: gatunki z IndVal ≥ 25% (α) i pozostałe gatunki (β). Wartość IndVal dla danego gatunku istotnie ($p \leq 0.05$) najwyższa w danym podklasterze została podkreślona (dokładne poziomy istotności zaprezentowano na Ryc. 23). Informacja o preferencjach siedliskowych gatunków jest określona liczbą porządkową poprzedzającą nazwę gatunkową (objaśnienia na Ryc. 23)

		Gatunki α																							
Podklaster		1. *Diodontus minutus*	1. *Ammophila campestris*	1. *Tachysphex pompiliformis*	1. *Ammophila sabulosa*	1. *Mellinus arvensis*	1. *Cerceris rybyensis*	1. *Cerceris quadrifasciata*	2. *Crossocerus dimidiatus*	2. *Trypoxylon fronticorne*	2. *Trypoxylon minus*	2. *Nysson spinosus*	2. *Ectemnius continuus*	2. *Trypoxylon figulus*	2. *Trypoxylon deceptorium*	2. *Trypoxylon medium*	3. *Crabro peltarius*	3. *Tachysphex nitidus*	3. *Harpactus elegans*	3. *Crossocerus wesmaeli*	3. *Crabro scutellatus*	3. *Oxybelus uniglumis*	3. *Ammophila pubescens*	3. *Tachysphex obscuripennis*	3. *Tachysphex psammobius*
	TA	83	70	425	326	122	14	7	7	51	45	7	62	10	30	123	14	4	19	4	15	6	40	271	163
	A	7	34	41	7	0	21	13	0	0	5	15	13	0	11	44	8	22	0	0	0	0	3	5	11
X_1	F	33	83	100	50	0	50	17	0	0	33	17	33	0	50	100	17	17	0	0	0	0	17	67	50
	I	2	29	41	4	0	11	2	0	0	2	3	4	0	5	44	1	4	0	0	0	0	1	4	5
	A	14	0	5	0	0	0	0	0	0	11	15	19	100	84	30	17	0	0	0	20	16	0	1	3
X_2	F	33	0	33	17	0	0	0	0	0	67	17	67	67	83	83	33	0	0	0	33	17	0	17	33
	I	5	0	2	0	0	0	0	0	0	8	3	13	**67**	**70**	25	6	0	0	0	7	3	0	0	1
	A	54	53	44	54	21	11	7	14	32	15	15	36	0	5	21	25	0	20	12	10	8	34	24	49
Y_1	F	50	75	100	100	50	25	8	17	58	58	17	75	0	17	92	42	0	42	8	17	8	50	83	92
	I	27	40	44	**54**	11	3	1	2	19	9	3	27	0	1	19	10	0	8	1	2	1	17	20	45
	A	24	13	10	38	79	68	80	86	68	69	55	33	0	0	5	50	78	80	88	71	76	63	74	38
Y_2	F	60	20	100	100	80	60	40	60	100	100	60	100	0	0	60	60	40	40	40	60	60	80	100	100
	I	14	3	10	38	**63**	41	32	**51**	**68**	**69**	33	33	0	0	3	30	31	32	**35**	**42**	**46**	**50**	**70**	38

Tabela 7. cd.

Podklaster	Gatunki α							Gatunki β														
	3. *Bembecinus tridens*	3. *Tachysphex fulvitarsis*	3. *Podalonia affinis*	3. *Dinetus pictus*	3. *Nysson maculosus*	3. *Tachysphex unicolor*	3. *Dryudella stigma*	1. *Lindenius albilabris*	1. *Philanthus triangulum*	1. *Miscophus ater*	1. *Cerceris quinquefasciata*	1. *Lestica clypeata*	2. *Trypoxylon attenuatum*	2. *Pemphredon inornata*	2. *Passaloecus singularis*	3. *Oxybelus victor*	3. *Crabro ingricus*	3. *Cerceris interrupta*	3. *Cerceris arenaria*	3. *Nysson dimidiatus*	3. *Bembix rostrata*	3. *Tachysphex helveticus*	3. *Nysson interruptus*
	308	66	54	38	60	6	5	4	11	7	6	3	4	13	5	6	10	9	28	14	5	17	4
	29	17	22	5	5	0	0	67	49	21	33	37	29	0	0	20	23	55	24	0	33	35	48
	67	50	50	17	33	0	0	33	33	17	33	17	17	0	0	17	17	17	50	0	17	50	33
	19	9	11	1	2	0	0	22	16	4	11	6	5	0	0	3	4	9	12	0	6	18	16
	0	7	0	0	21	0	0	0	0	0	0	0	57	14	23	0	0	0	0	0	0	14	24
	17	17	0	0	50	0	0	0	0	0	0	0	33	17	17	0	0	0	0	0	0	17	17
	0	1	0	0	11	0	0	0	0	0	0	0	19	2	4	0	0	0	0	0	0	2	4
	50	66	74	89	61	100	100	33	37	53	8	19	14	86	23	31	23	5	22	71	67	25	0
	100	83	75	50	67	25	25	17	33	33	8	8	8	17	17	25	25	8	58	17	17	33	0
	50	**55**	**55**	**45**	41	25	25	6	12	18	1	2	1	14	4	8	6	0	13	12	11	8	0
	21	9	4	6	13	0	0	0	15	26	59	44	0	0	55	49	55	40	53	29	0	26	29
	100	60	20	20	40	0	0	0	20	20	40	20	0	0	40	20	20	40	40	40	0	20	20
	21	5	1	1	5	0	0	0	3	5	24	9	0	0	22	10	11	16	21	11	0	5	6

Tabela 8. Gatunki grzebaczowatych z wartościami IndVal ≥ 25% (por. Tab. 7) uszeregowane pod względem preferencji gniazdowania (grupa *i*, *ii*)

Grupa	Gatunek	Podklaster
i) endogeiczne	*Ammophila sabulosa*	$\underline{Y_1}$
	Bembecinus tridens	$\underline{Y_1}$
	Dinetus pictus	$\underline{Y_1}$
	Podalonia affinis	$\underline{Y_1}$
	Tachysphex fulvitarsis	$\underline{Y_1}$
	Diodontus minutus	Y_1
	Dryudella stigma	Y_1
	Tachysphex unicolor	Y_1
	Ammophila campestris	Y_1
	Tachysphex pompiliformis	Y_1
	Tachysphex psammobius	Y_1
	Crossocerus wesmaeli	$\underline{Y_2}$
	Crabro scutellatus	$\underline{Y_2}$
	Oxybelus uniglumis	$\underline{Y_2}$
	Tachysphex obscuripennis	$\underline{Y_2}$
	Ammophila pubescens	$\underline{Y_2}$
	Tachysphex nitidus	Y_2
	Mellinus arvensis	$\underline{Y_2}$
	Cerceris rybyensis	Y_2
	Cerceris quadrifasciata	Y_2
	Crabro peltarius	Y_2
	Harpactus elegans	Y_2
ii) hypergeiczne	*Trypoxylon medium*	X_1
	Trypoxylon deceptorium	$\underline{X_2}$
	Trypoxylon figulus	$\underline{X_2}$
	Ectemnius continuus	Y_1
	Crossocerus dimidiatus	$\underline{Y_2}$
	Trypoxylon fronticorne	$\underline{Y_2}$
	Trypoxylon minus	$\underline{Y_2}$

Objaśnienia: Dla każdego gatunku podano symbol podklasteru, dla którego odnotowano najwyższą wartość IndVal (jeżeli $p \leq 0{,}05$, symbol podkreślono).

Tabela 9. Gatunki grzebaczowatych z wartościami IndVal ≥ 25% (por. Tab. 7) uszeregowane pod względem preferencji pokarmowych larw (grupa *a*-*h*)

Grupa	Gatunek	Podklaster
a) Araneae	*Trypoxylon medium*	X_1
	Trypoxylon deceptorium	$\underline{X_2}$
	Trypoxylon figulus	$\underline{X_2}$
	Trypoxylon fronticorne	$\underline{Y_2}$
	Trypoxylon minus	$\underline{Y_2}$
b) Hemiptera-Aphidoidea	*Diodontus minutus*	Y_1
c) Hemiptera-inne	*Dinetus pictus*	$\underline{Y_1}$
	Bembecinus tridens	$\underline{Y_1}$
	Dryudella stigma	Y_1
	Harpactus elegans	Y_2
d) Lepidoptera	*Ammophila sabulosa*	$\underline{Y_1}$
	Podalonia affinis	$\underline{Y_1}$
	Ammophila pubescens	$\underline{Y_2}$
e) Orthoptera i Blattodea	*Tachysphex fulvitarsis*	$\underline{Y_1}$
	Tachysphex unicolor	Y_1
	Tachysphex psammobius	Y_1
	Tachysphex pompiliformis	Y_1
	Tachysphex nitidus	Y_2
	Tachysphex obscuripennis	$\underline{Y_2}$
f) Hymenoptera	*Ammophila campestris*	Y_1
	Cerceris rybyensis	Y_2
g) Coleoptera	*Cerceris quadrifasciata*	Y_2
h) Diptera	*Ectemnius continuus*	Y_1
	Crabro scutellatus	$\underline{Y_2}$
	Crossocerus dimidiatus	$\underline{Y_2}$
	Crossocerus wesmaeli	$\underline{Y_2}$
	Mellinus arvensis	$\underline{Y_2}$
	Oxybelus uniglumis	$\underline{Y_2}$
	Crabro peltarius	Y_2

Objaśnienia: Dla każdego gatunku podano symbol podklasteru, dla którego odnotowano najwyższą wartość IndVal (jeżeli $p \leq 0{,}05$, symbol podkreślono).

5. DYSKUSJA

5.1. Ogólna charakterystyka zgrupowania grzebaczowatych na odłogach

Obszar Kampinoskiego Parku Narodowego, będący obecnie mozaiką siedlisk leśnych i otwartych różnego typu i pochodzenia, stanowi jedną z najważniejszych ostoi fauny związanej z obszarem niżu polskiego (Andrzejewski 2003). Liczba wykazanych gatunków grzebaczowatych jest wysoka, szczególnie, że dotyczy tylko siedlisk odłogowych, które zajmowały stosunkowo niewielką powierzchnię Parku; stwierdzone 82 gatunki stanowią 36% gatunków znanych z Polski (Wiśniowski 2004). Podobną liczbę gatunków Spheciformes: 71 i 91 gatunków (odpowiednio Szczepko i Kowalczyk 2001b, Kowalczyk i in. 2002) zanotowano w badaniach różnorodnych siedlisk KPN.

Odłogi, szczególnie te położone na glebach o niższej wilgotności (autogenicznych i semihydrogenicznych), okazały się bardzo atrakcyjnymi siedliskami dla grzebaczowatych, o czym świadczy wysoka, w pochodzących z nich próbach, średnia liczba gatunków i osobników. Większość gatunków grzebaczowatych związana jest z siedliskami otwartymi, dobrze nasłonecznionymi i w miarę suchymi, natomiast znacznie mniej gatunków związanych jest z siedliskami leśnymi, z zadrzewieniami lub zakrzewieniami (Blösch 2000, O'Neill 2001). W KPN zbiorowiskiem potencjalnym dla odłogów położonych na glebach autogenicznych jest bór mieszany, natomiast dla odłogów położonych na glebach semihydrogenicznych i hydrogenicznych, jest to odpowiednio, grąd i ols (Piórkowski i in. 2010). Liczba gatunków wykazanych na odłogach w trakcie obecnych badań jest wyższa od stwierdzonej w borze mieszanym *Querco roboris-Pinetum* (Skibińska 1986, Pawlikowski i Kruszyński 1996, Szczepko dane niepublikowane), w grądzie *Tilio-Carpinetum* (Skibińska 1989a) oraz w olsie (Szczepko dane niepublikowane), co podkreśla znaczenie siedlisk otwartych (w tym odłogów), szczególnie położonych na glebach o małej wilgotności (patrz charakterystyka stanowisk badań), dla żądłówek z tej grupy. Atrakcyjność siedlisk otwartych pochodzenia antropogenicznego (odłogowych) wykazano w innych badaniach również dla motyli (Steffan-Dewenter i Tscharntke 1997), dzikich pszczołowatych (Steffan-Dewenter i Tscharntke 2001, Kuussaari i in. 2011), nastecznikowatych (Szczepko i in. 2012) oraz złotolitek (Szczepko i in. 2013). Na zanotowaną w obecnych badaniach wysoką liczbę gatunków mogą mieć wpływ następujące czynniki:

– stosunkowo długi (5-letni) okres badań (patrz Oertli i in. 2005a);

– fakt, że na badanych odłogach następuje naturalna regeneracja roślinności – takie siedliska charakteryzują się znacznie większym bogactwem gatunkowym owadów niż obszary poddane sukcesji sztucznej (nasadzenia, obsiewanie) (Stefan-Dewenter i Tscharntke 2001, Buskirk i Willi 2004);

– objęcie badaniami odłogów porolnych, różniących się od siebie cechami abiotycznymi, takimi m.in. jak wilgotność gleby, heterogeniczność otoczenia, wiek, oraz biotycznymi, takimi jak liczba gatunków roślin kwiatowych. Wysokie zróżnicowanie siedlisk umożliwia występowanie gatunków żądłówek o różnych wymaganiach życiowych (Szczepko i in. 2012, 2013).

Warto również dodać, że liczba gatunków grzebaczowatych wykazanych na badanych odłogach w Kampinoskim PN jest znacznie wyższa od stwierdzonej przez Wiśniowskiego (2005) na odłogach w Ojcowskim PN, na których zanotowano występowanie tylko 27 gatunków Spheciformes (badane w OPN ugory były jednym z bardziej ubogich typów siedlisk pod względem liczby gatunków).

5.1.1. Rodzaje grzebaczowatych

Wykazane na odłogach gatunki grzebaczowatych należą do 29 rodzajów (stanowiących 60% rodzajów grzebaczowatych znanych z Polski) (Wiśniowski 2004), z których 80% (23 rodzaje) związanych jest wyłącznie z siedliskami otwartymi (Bohart i Menke 1976, Blösch 2000). Najwięcej gatunków w faunie odłogów KPN należy do rodzajów *Tachysphex*, *Cerceris* i *Gorytes*, skupiających gatunki psammofilne i eurytopowe, oraz *Trypoxylon*, którego gatunki związane są z zaroślami i lasami (Jacobs i Oehlke 1990, Blösch 2000). Rodzaj *Trypoxylon* oraz rodzaje skupiające gatunki psammofilne i ciepłolubne oraz eurytopowe – *Ammophila*, *Podalonia*, *Bembix*, *Didineis* Wesm., *Dinetus* Panz., *Lindenius*, *Philanthus* i *Tachysphex* (Bohart i Menke 1976, Blösch 2000) – reprezentowane są na odłogach przez wszystkie lub prawie wszystkie gatunki znane w Polsce (Bogdanowicz i in. 2004). Bardzo dobrze w omawianym zgrupowaniu reprezentowany jest także rodzaj *Nysson* (6 na 8 gatunków znanych z Polski) (Bogdanowicz i in. 2004), skupiający gatunki będące kleptopasożytami grzebaczowatych z rodzajów *Gorytes*, *Argogorytes* i *Harpactus* (Bohart i Menke 1976, Blösch 2000). Świadczy to o bogactwie gatunkowym zgrupowania Spheciformes odłogów, a także odzwierciedla bogactwo gatunkowe ich potencjalnych „gospodarzy" (Tscharntke i in. 1998, Begon i in. 1999).

5.1.2. Gatunki nowe dla Kampinoskiego Parku Narodowego, Niziny Mazowieckiej i Polski

Uważa się, że około 70% gatunków zarejestrowanych na obszarze Polski związanych jest z różnymi środowiskami niżu, a Puszcza Kampinoska, jako ostoja fauny, powinna być miejscem występowania większości gatunków niżu polskiego (Chudzicka i in. 2003). Po uwzględnieniu gatunków wykazanych w trakcie obecnych badań liczba Spheciformes znanych z terenu Kampinoskiego PN wzrosła do 136 (60,4% fauny Polski), a z Niziny Mazowieckiej (Mazowsza) do 178, stanowiąc tym samym blisko 80% fauny Polski (Bogdanowicz i in. 2004, Wiśniowski 2004). Według Wiśniowskiego (2004), grzebaczowate są stosunkowo dobrze poznaną grupą drapieżnych żądłówek, których w Polsce do chwili obecnej zarejestrowano 225 gatunków, a Nizina Mazowiecka, biorąc pod uwagę inne krainy geograficzne Polski, należy do obszarów dość dobrze zbadanych pod względem fauny tych owadów (Wiśniowski 2002). Wśród grzebaczowatych stwierdzonych na odłogach w wyniku obecnych badań wykazano jednak gatunki nie notowane wcześniej zarówno na terenie Kampinoskiego PN, jak i na Nizinie Mazowieckiej. Wśród sześciu gatunków nowych dla Niziny Mazowieckiej trzy – *Oxybelus variegatus*, *Tachysphex unicolor* i *Gorytes albidulus* – zaliczane są do grzebaczowatych rzadko spotykanych w Polsce. Ponadto ostatni z gatunków, niestylak rudonogi *Gorytes albidulus*, nie był wykazywany z terenu Polski po 1945 roku (Wiśniowski 2004). Jest to więc jego pierwsze stwierdzenie w Polsce od prawie 70 lat. W zestawieniu z innymi parkami narodowymi Kampinoski PN wydaje się obecnie dobrze zbadany pod względem fauny Spheciformes; liczba wykazanych gatunków jest wyższa od znanych z innych parków narodowych w Polsce: Bieszczadzkiego (38 gatunków; Wiśniowski 2000), Ojcowskiego (111 gatunków; Wiśniowski 2002), Pienińskiego (44; Wiśniowski i Werstak 2003) i Świętokrzyskiego (96; Kowalczyk 1990). Znaczne bogactwo gatunkowe grzebaczowatych Parku potwierdzają również badania prowadzone nad żądłówkami z innych rodzin, mianowicie nad pszczołowatymi Apidae (Banaszak i Plewka 1981, Szczepko i in. 2002, Banaszak i Kowalczyk 2007), osowatymi Vespidae (Szczepko i in. 2009), złotolitkowatymi Chrysididae (Szczepko i Wiśniowski 2009b), nastecznikowatymi Pompilidae (Wiśniowski i Szczepko 2007, 2009b) oraz grupą rodzin wyodrębnianych czasem jako osobna nadrodzina Scolioidea (Szczepko i Wiśniowski 2006). O funkcji ostojowej Kampinoskiego PN dla żądłówek należących do różnych rodzin świadczy również fakt, że w ciągu ostatnich 30 lat z terenu Parku wykazano 13 gatunków Aculeata nowych dla fauny krajowej (Plewka 1981, 1995, Wiśniowski i Kowalczyk 1998, Szczepko i Kowalczyk 2001a, Szczepko i Wiśniowski 2009b, Wiśniowski i Szczepko 2009a, 2010, Banaszak i in. (2013), z czego z siedlisk odłogowych, które były przedmiotem niniejszego opracowania, wykazano 5 gatunków, w tym 1 gatunek grzebacza – *Trypoxylon fronticorne* (Wiśniowski i Szczepko 2004).

5.1.3. Gatunki rzadkie i zagrożone

O walorach faunistycznych danego obszaru oprócz liczby gatunków (różnorodności gatunkowej) stanowi także liczba wykazanych taksonów unikatowych (o wysokim walorze faunistycznym = cennych z punktu widzenia ochrony różnorodności biologicznej) – objętych ochroną prawną, zagrożonych wyginięciem, ustępujących z kraju, znanych tylko z niewielu stanowisk lub notowanych bardzo rzadko (Williams 2000, Chudzicka i in. 2003). Ponad połowę gatunków stwierdzonych w trakcie obecnych badań można zaliczyć do tej właśnie grupy – 24 gatunki są rzadko lub niezbyt często wykazywane z terenu Polski (Bogdanowicz i in. 2004, Wiśniowski dane niepublikowane), 16 znajduje się na czerwonej liście zwierząt zagrożonych (Głowaciński 2002, Bogdanowicz i in. 2004), stanowiąc prawie 20% wszystkich wykazanych na odłogach gatunków. Wśród 18 gatunków nowych dla Kampinoskiego PN, 11 jest rzadko spotykanych w kraju (Bogdanowicz i in. 2004, Wiśniowski 2004), w tym dwa gatunki znajdują się na czerwonej liście (Głowaciński 2002). Za siedliska istotne z punktu widzenia ochrony przyrody uważa się przede wszystkim starsze odłogi (Corbet 1995, Buskirk i Willi 2004), jakkolwiek również młodsze odłogi mogą być miejscem występowania gatunków zagrożonych i chronionych (Steffan-Dewenter i Tscharntke 1997, 2001). Zatem na badanych odłogach, różniących się od siebie między innymi wiekiem, odnotowano nie tylko bogate w gatunki zgrupowanie grzebaczowatych, zbliżone pod względem liczby gatunków do stwierdzonego w różnorodnych siedliskach KPN (Szczepko i Kowalczyk 2001b, Kowalczyk i in. 2002), ale również gatunki rzadkie i zagrożone. Obecność gatunków cennych z punktu widzenia ochrony przyrody stwierdzono w prawie wszystkich próbach, zarówno z odłogów pionierskich (1- i 2-letnich), jak i ze starszych.

5.1.4. Dominacja

Poszczególne gatunki w zespole reprezentowane są przez różną liczbę osobników. W bardzo dużych (wielogatunkowych) zespołach występuje zazwyczaj wiele gatunków o niewielkiej liczebności, natomiast mało gatunków bardzo licznych, którą to sytuację dobrze opisuje rozkład log-normalny (Whittaker 1965, Magurran 2004). Ze względu na typ badanych siedlisk, trzon gatunków dominujących w zgrupowaniu odłogów w KPN stanowią gatunki preferujące tereny otwarte: zarówno gatunki eurytopowe, jak i ciepłolubne gatunki stenotopowe, gnieżdżące się w ziemi. Wyjątkiem są dwa gatunki z grupy subdominatów – *Trypoxylon medium* i *Ectemnius continuus* – zaklasyfikowane na podstawie danych z literatury (Dollfuss 1991, Blösch 2000) do grupy gatunków stenotopowych leśnych (Tab. 3). Jednak w badaniach Kowalczyka (1990) dotyczących żądłówek Świętokrzyskiego Parku Narodowego *Ectemnius continnus* w zbiorowiskach leśnych nie był liczny, natomiast dominował w siedliskach kserotermicznych

otuliny Parku. Był także mało liczny w borze mieszanym porastającym wydmy w Kampinoskim PN (Szczepko dane niepublikowane). Natomiast na wilgotnej łące na Nizinie Mazowieckiej był, obok *Oxybelus uniglumis*, gatunkiem najliczniejszym (Skibińska 1989b). Jest to więc prawdopodobnie gatunek preferujący raczej siedliska otwarte lub ekotonowe.

5.1.5. Analiza rzadkości gatunków

Gatunki ubikwistyczne o dużych lokalnych populacjach i dużych areałach tworzą jedyną grupę, która nie jest klasyfikowana w analizie rzadkości jako gatunki rzadkie (Rabinowitz 1981). Tak więc z wyjątkiem czterech gatunków: *Ammophila campestris*, *A. sabulosa*, *Diodontus minutus* i *Tachysphex pompiliformis* – pozostałych 78 gatunków grzebaczowatych na odłogach Kampinoskiego PN jest rzadkich, ze względu na przynajmniej jedno kryterium (Tab. 4). Do najwyższej kategorii rzadkości (MMS) – gatunków wyspecjalizowanych, o małych lokalnych populacjach i małych areałach (Tab. 4) – zaklasyfikowano aż 36 taksonów (ponad 40% stwierdzonych gatunków). Większość z nich (24 gatunki) to grzebaczowate stenotopowe terenów otwartych (gatunki ciepłolubne i psammofilne), co wskazuje na charakter większości badanych odłogów i ich funkcje w zachowaniu różnorodności gatunkowej tej grupy owadów, których większość preferuje siedliska otwarte i nagrzane. Ponadto wszystkie stwierdzone na odłogach gatunki rzadko spotykane w Polsce (Bogdanowicz i in. 2004) i umieszczone na czerwonej liście (Głowaciński 2002) (Tab. 3) znajdują się również w jednej z pięciu kategorii rzadkości (Tab. 4), przy czym większość z nich (19 gatunków rzadkich i 9 z czerwonej listy) – w dwóch kategoriach (MMU i MMS) zawierających gatunki zarówno wyspecjalizowane, jak i ubikwistyczne, które reprezentowane są przez małą liczbę osobników i ich występowanie ograniczone jest do niewielkiej liczby odłogów (Tab. 4). Trzy gatunki (dwa gatunki z czerwonej listy i jeden gatunek rzadki) (Tab. 3) występowały również na niewielkiej liczbie stanowisk (odłogów), ale ich liczebność na tych odłogach była wysoka (kategoria DMS). Natomiast 5 gatunków wyspecjalizowanych (4 stenotopowe terenów otwartych i 1 leśny), rzadkich w Polsce i umieszczonych na czerwonej liście (Tab. 3), tworzy liczne populacje na wielu badanych odłogach (kategoria DDS) (Tab. 4). Trzy z nich, *Tachysphex psammobius*, *T. fulvitarsis* i *Bembecinus tridens*, określane jako wybitnie psammofilne (Dollfuss 1991, Blösch 2000), należały do gatunków dominujących w badanym zgrupowaniu. Może to wskazywać na wartość odłogów, będących dla omawianej fauny, w przeważającej liczbie ciepłolubnej (Bohart i Menke 1976), siedliskiem niezwykle ważnym dla istnienia/funkcjonowania gatunków rzadkich i wyspecjalizowanych (Murray i Lepschi 2004). Z drugiej strony, wynik ten może wskazywać na niewłaściwe lub nieaktualne rozpoznanie statusu gatunku i jego błędną ocenę jako rzadkiego w Polsce lub zagrożonego. Według Bogdanowicz i in. (2004), *Tachysphex fulvitarsis* jest gatunkiem w Polsce bar-

dzo rzadkim, ma najwyższy z możliwych status zagrożenia – CR na czerwonej liście (Głowaciński 2002) i EX? w czerwonej księdze (Głowaciński i Nowacki 2004). Zarówno więc przypisana mu kategoria rzadkości (DDS), wskazująca na liczne występowanie tego gatunku na wielu badanych odłogach, jak i ostatnie doniesienia o jego występowaniu w Polsce (Kowalczyk i Kurzac 2007, Kowalczyk i Nadolski 2007, Kowalczyk i in. 2009a, b) sugerują, że kategoria zagrożenia, jaka została przypisana temu gatunkowi na czerwonej liście (Głowaciński 2002), powinna zostać obniżona. Z podobną sytuacją mamy do czynienia w przypadku, określanego jako psammofilny i stenotopowy (Blösch 2000), ponowczyka pluskwiakowca *Bembecinus tridens*, który na czerwonej liście (Głowaciński 2002) również znajduje się w bardzo wysokiej kategorii zagrożenia (VU) (Tab. 3). Kategoria rzadkości przypisana temu gatunkowi (DDS) (Tab. 4) wskazuje, tak jak w przypadku poprzedniego gatunku, na wysoką liczebność i szerokie rozmieszczenie, czyli na liczne występowanie tego gatunku na dużej liczbie odłogów w KPN (różniących się cechami takimi, jak wilgotność gleby, heterogeniczność otoczenia, wiek). Macek i in. (2010) określają *Bembecinus tridens* jako gatunek bardzo lokalny, ale w odpowiednich dla niego miejscach bardzo liczny. We wcześniejszych badaniach, prowadzonych w różnorodnych siedliskach KPN, gatunek ten, podobnie jak w trakcie obecnych badań odłogów, był jednym z dominantów; notowano go w większości badanych siedlisk, nie tylko otwartych, jednakże najliczniejszy był na murawie napiaskowej (Szczepko i Kowalczyk 2001b) oraz na nieużytkach (Kowalczyk i in. 2002). Być może więc tolerancja tego gatunku jest szersza niż przypisywana mu (Noskiewicz i Puławski 1960, Blösch 2000), zaś nadana kategoria zagrożenia – zbyt wysoka (Głowaciński 2002, Bogdanowicz i in. 2004). Evans i O'Neill (2007) określili ten gatunek jako gnieżdżący się w tym samym miejscu przez wiele lat pomimo zachodzących zmian (sukcesji) zbiorowiska roślinnego, natomiast Macek i in. (2010) – jako gatunek preferujący siedliska piaszczyste, w tym z obfitą roślinnością.

5.1.6. Grupy siedliskowe, gniazdowe i troficzne

Faunę grzebaczowatych odłogów porolnych charakteryzował udział elementów o różnej plastyczności ekologicznej, ale najliczniejszy składnik tego zgrupowania stanowiły gatunki gnieżdżące się w ziemi (endogeiczne), związane z terenami otwartymi (gatunki stenotopowe i eurytopowe). Eurytopy były reprezentowane przez mniejszą liczbę gatunków niż stenotopy, natomiast liczebności obu tych grup były bardzo podobne (Tab. 3). Większość gatunków samotnych żądłówek, w tym grzebaczowatych, preferuje siedliska otwarte i nasłonecznione, o mniej lub bardziej suchej glebie, która umożliwia zakładanie podziemnych gniazd. Znacznie mniej gatunków związanych jest z siedliskami leśnymi, zadrze-

wieniami lub zakrzewieniami, o znacznie wyższej wilgotności gleby i zakłada gniazda ponad ziemią – w pustych łodygach roślin czy obumarłym drewnie krzewów i drzew (Banaszak 1993, Westrich 1996, Blösch 2000, O'Neill 2001).

Spektrum pokarmowe zgrupowania jest w znacznej mierze pochodną preferencji siedliskowych poszczególnych gatunków. Grzebaczowate odłogów porolnych polują na pająki oraz owady z siedmiu rzędów (Ryc. 17-20; Tab. 9), co biorąc pod uwagę wymagania siedliskowe ich potencjalnych ofiar, wskazuje na duże zróżnicowanie siedliskowe (abiotyczne i biotyczne) odłogów (Guillemain i in. 1997). Z jednej strony, wysoka wykazana liczba i liczebność gatunków polujących na prostoskrzydłe i karaczany, pluskwiaki (bez mszyc), gąsienice motyli, chrząszcze, pszczoły albo muchówki (Tab. 3) jest charakterystyczna dla siedlisk kserotermicznych na glebach piaszczystych, gdzie duży udział mają grzebaczowate z rodzajów *Ammophila*, *Tachysphex*, *Cerceris* lub *Crabro* (Noskiewicz i Puławski 1960, Dollfuss 1991), z drugiej natomiast strony udział gatunków polujących na mszyce albo na pająki (Tab. 3) wskazuje na obecność gatunków z rodzajów preferujących siedliska wilgotniejsze, z bujniejszą roślinnością (Skibińska 1982).

5.1.7. Elementy zoogeograficzne

Podobnie jak w każdej lokalnej faunie strefy klimatu umiarkowanego (jakiegokolwiek regionu lub środowiska), tak i w faunie grzebaczowatych KPN większość gatunków charakteryzuje się szerokim zasięgiem geograficznym; są to głównie gatunki palearktyczne, zachodniopalearktyczne i, w mniejszym stopniu, europejskie (Skibińska 1999). Na uwagę w badanym zgrupowaniu zasługują gatunki o zasięgach południowych: *Oxybelus victor* i *Cerceris interrupta*, znane z kraju (zwłaszcza pierwszy z gatunków) z bardzo niewielu stanowisk (Wiśniowski 2004). W niniejszych badaniach gatunki te stwierdzono na kilku odłogach na glebach piaszczystych, przekształcających się w murawy napiaskowe. Drugi z wymienionych gatunków stwierdzono ponadto na dwóch stanowiskach położonych na przesuszonych glebach semihydrogenicznych. Gatunki południowe znajdują na takich odłogach idealne warunki bytowania, bowiem murawy napiaskowe (szczotlichowe) charakteryzują się specyficznymi warunkami termicznymi: w upalne letnie dni – bardzo wysoką temperaturą powietrza i powierzchni gleby, przekraczającą niekiedy 50-60 ºC, a tym samym niską wilgotnością powietrza (Namura-Ochalska 2004).

5.1.8. Fenologia grzebaczowatych

Różnice w całkowitej zanotowanej liczbie gatunków i osobników w poszczególnych sezonach wegetacyjnych wynikają przede wszystkim z liczby badanych w danym roku stanowisk, a także z charakterystyki siedliskowej poszczególnych

odłogów, różniących się od siebie cechami abiotycznymi i biotycznymi (Tab. 1) (sezon 2002 – najniższe bogactwo gatunkowe i liczebność *versus* 2004 – wartości najwyższe; Ryc. 8). Okresy występowania gatunków w sezonach wegetacyjnych są w znacznym stopniu zgodne z podawanymi dla grzebaczowatych (Dollfuss 1991, Blösch 2000, Macek i in. 2010). W większości badanych sezonów grzebaczowate obserwowano przeciętnie od końca kwietnia do początku października (wyjątkiem był termin zakończenia sezonu 2005) (Ryc. 8). Maksymalne wartości liczby gatunków i liczebności w poszczególnych sezonach (Ryc. 8) są związane z okresem aktywności grzebaczowatych, który dla większości gatunków ograniczony jest do kilku lub kilkunastu tygodni (Dollfuss 1991, Blösch 2000). W poszczególnych sezonach całkowite wartości maksymalne liczby gatunków i liczebności są pochodną dynamiki poszczególnych grup siedliskowych i gniazdowych (Ryc. 8, 9). Różnice w wylotach pierwszych gatunków grzebaczowatych (podobnie jak w przypadku liczby gatunków i osobników) w poszczególnych sezonach wegetacyjnych wynikają między innymi ze wspomnianych różnic siedliskowych pomiędzy badanymi odłogami. Część badanych odłogów przekształca się bowiem w ciepłolubne murawy napiaskowe (patrz charakterystyka stanowisk). Wiosną na tego typu siedliskach między kępami traw (głównie szczotlichy) rozwijają się drobne rośliny jednoroczne oraz warstwa mchów i porostów, nie występują natomiast geofity wczesnowiosenne (Kujawa-Pawlaczyk 2004), mogące stanowić źródło pokarmu dla imagines grzebaczowatych. Owady pojawiały się wcześniej w tych sezonach, w których badania prowadzono na stanowiskach nieobejmujących (przede wszystkim albo w ogóle) odłogów o charakterystyce muraw napiaskowych. Siedlisko szczotlichowej murawy napiaskowej określane jest jako mało stabilne: zmienia się ono w poszczególnych latach, zależnie od ilości opadów (Namura-Ochalska 2004).

Ponadto w roku 2006 bardzo późny (31 maja) pojaw pierwszych gatunków mógł być związany także ze skróceniem poprzedzającego go sezonu 2005, w którym ostatnie owady notowano w próbach z 18 sierpnia (Ryc. 8). Po przeanalizowaniu danych meteorologicznych (uzyskanych ze Stacji Bazowej „Kampinos") można wysunąć przypuszczenie, że na skrócenie w 2005 roku okresu lotów grzebaczowatych mogło mieć wpływ specyficzne złożenie się niekorzystnych warunków atmosferycznych – kilku dni bardzo intensywnych opadów pod koniec lipca i następujących po nich w ciągu dwóch pierwszych tygodni sierpnia niskich temperatur (12,0-14,5 ºC). O ujemnym wpływie temperatury niższej niż 15 ºC na pszczołowate wspomina Domagała-Lipińska (1961). Wskutek utrzymującej się w sezonie wegetacyjnym przez kilka dni niskiej temperatury malała liczba osobników, aż do całkowitego zaniku po 9-10 dniach. Obserwowano również zmiany w zachowaniu pszczołowatych, doprowadzające w efekcie do spadku liczebności wywołanej śmiertelnością – owady wolno poruszały się lub siedziały nieruchomo na roślinach (Domagała-Lipińska 1961). Podobne zachowanie odnotowano

w roku 2011 w Górach Stołowych, gdzie po kilku dniach silnych opadów deszczu i spadku temperatury obserwowano trzmiele ziemne siedzące bez ruchu po kilka osobników na roślinach pokarmowych (Szczepko dane niepublikowane). Opady deszczu i niskie temperatury wpływają na zmianę zachowania owadów dorosłych, zarówno u żądłówek drapieżnych (Miller i Kurczewski 1976, Nachtigall 1983, Karsai 1989), jak i u pszczołowatych (Corbet i in. 1993, Stone 1994), powodując spadek ich aktywności, trudności w poruszaniu się (O'Neill 2001, Evans i O'Neill 2007), co prowadzi do głodowania zarówno imagines (brak możliwości oblotu roślin pokarmowych), jak i larw (brak możliwości zaopatrywania gniazd w potencjalne ofiary – owady lub pająki, których aktywność i obecność jest również uzależniona od temperatury otoczenia) (Speight i in. 2008). Dynamika liczebności wielu grup owadów istotnie zależy od temperatury oraz opadów i związanej z nimi wilgotności powietrza (Shlyakhtenok 2007a, Tryjanowski i in. 2010). W badaniach fitofagów (Cmoluch i in. 1990) wykazano, że na ponad osiemdziesięcioprocentowy spadek liczebności tych owadów, uzależnionych od kondycji roślin żywicielskich, wpływ miały długotrwałe wysokie temperatury i brak opadów, prowadzące do suszy. Pawlikowski, badający osowate Vespidae w siedliskach rolniczych (1990) i trzmiele w środowiskach antropogenicznych (1991), wykazał, że korzystne dla rozwoju tych żądłówek były lata z ciepłymi i suchymi sezonami wegetacyjnymi, poprzedzone łagodnymi bądź umiarkowanie mroźnymi zimami, ale o stabilnych temperaturach. Bardziej ustabilizowane temperatury zimą wpływały na większą przeżywalność zimujących samic i w efekcie na większą liczbę zakładanych gniazd i wyższą liczebność odławianych osobników w następnym sezonie. W badaniach zgrupowań żądłówek na torfowisku (Shlyakhtenok 2007b) na Białorusi liczebność poszczególnych rodzin zmieniała się wyraźnie w poszczególnych latach badań i była zależna od różnych czynników klimatycznych. W przypadku grzebaczowatych do takich długoterminowych istotnych czynników należała maksymalna temperatura powietrza i liczba dni z temperaturą poniżej zera jesienią oraz wiosenna suma opadów. Podobnie według O'Neilla (2001) oraz Evansa i O'Neilla (2007), czynnikami atmosferycznymi mającymi najistotniejszy wpływ na grzebaczowate są temperatura i opady. W przypadku gatunków dominujących zależności te często różniły się od wykazanych dla całej rodziny (Shlyakhtenok 2007b). W niniejszych badaniach, we wszystkich sezonach poza 2005, gatunkami odnotowywanymi w próbach z połowy sierpnia były, obok grzebaczowatych gnieżdżących się ponad ziemią (hypergeicznych), gatunki endogeiczne (Ryc. 9). Jedynie w 2005 roku ostatnimi (i jedynymi) zanotowanymi gatunkami były hypergeiczne *Trypoxylon deceptorium* i *T. medium* (oba o znikomej liczebności). Powyższe wyniki są zgodne z badaniami Shlyakhtenoka (2007a) siedlisk sukcesyjnych w opuszczonych wsiach na Białorusi, w ramach których wykazano, że różne grupy siedliskowe lub gildie gniazdowe grzebaczowatych reagują odmiennie na warunki atmosferyczne. Dla gatunków

hypergeicznych (takich jak *Psenulus pallipes* i *Trypoxylon figulus*) decydujące były minimalne temperatury wiosną i maksymalne latem, ponadto znacznie większy wpływ miała temperatura powietrza niż temperatura powierzchni gleby, natomiast dla gatunków endogeicznych (takich jak *Crabro scutellatus*) istotne były minimalne temperatury i liczba dni deszczowych w lecie.

Obfite opady i wynikająca z nich wysoka wilgotność, szczególnie podłoża, oraz niska temperatura ograniczają przeżywalność larw i poczwarek, zwłaszcza gatunków endogeicznych (Stephen 1965, Kurczewski i Wochadło 1998). Wilgotność gleby reguluje bowiem środowisko komórki gniazdowej i w efekcie ma bardzo istotne znaczenie dla przetrwania stadiów larwalnych i poczwarek gatunków gnieżdżących się w ziemi (Stephen 1965, Kurczewski i Wochadło 1998). Przy zbyt dużej wilgotności wzrasta prawdopodobieństwo rozwoju pleśni w komórkach i uszkodzenia w ten sposób zawartości komórki, a więc sparaliżowanej ofiary oraz jaj, larw lub poczwarek. Z kolei zbyt mała zawartość wilgoci w glebie powoduje wysychanie sparaliżowanej ofiary w komórce i w konsekwencji śmierć larwy (Kurczewski i Wochadło 1998). Według Evansa i O'Neilla (2007), śmiertelność wynikająca z wpływu czynników atmosferycznych (temperatury i opadów) jest znacznie wyższa niż powodowana przez pasożyty gniazdowe. Tak więc równowaga w wilgotności gleby jest niezbędna do prawidłowego rozwoju postaci niedojrzałych gatunków gnieżdżących się w ziemi. Na dużą, większą niż przeciętnie, wilgotność gleby szczególnie wrażliwe są gatunki, których zakres tolerancji jest mniejszy (stenotopowe), czyli gatunki psammofilne i endogeiczne, związane z glebą dobrze przewietrzoną, suchą i silnie nagrzaną (Kurczewski i Wochadło 1998) (np. wardzanka *Bembix rostrata*, budująca gniazda w miejscach bardzo suchych, nasłonecznionych, prawie pozbawionych roślinności) (Głowacki 1953).

5.2. Porównanie klasterów neuronów wyjściowych SOM

Zarówno liczba przypisanych prób, jak i całkowita liczba gatunków i osobników oraz frekwencja w próbach (liczba osobników w próbie) osiągały wyższe wartości w klasterze Y, skupiającym próby z odłogów położonych na glebach autogenicznych i semihydrogenicznych, niż w klasterze X. W tym ostatnim zgrupowane zostały wszystkie próby z położonych na glebach hydrogenicznych pionierskich odłogów i starszych odłogów, które przekształciły się w zbiorowiska łąkowe – łąkę świeżą i łąkę wilgotną (Ryc. 10; Tab. 5, 6). Ponadto w klasterze X (podklasterze X_1) znalazła się większość prób z mokrego i chłodnego sezonu 2005 (Ryc. 10). Większość gatunków grzebaczowatych preferuje ciepłe, nasłonecznione siedliska otwarte i gnieździ się w ziemi, natomiast znacznie mniej gatunków związanych jest z siedliskami położonymi na glebach mokrych i wilgotnych (i gnieździ się ponad ziemią) (Noskiewicz i Puławski 1960, Bohart i Menke 1976).

5.2.1. Warunki siedliskowe odpowiadające poszczególnym podklasterom neuronów wyjściowych SOM oraz charakterystyka grzebaczowatych w tych podklasterach

5.2.1.1. Wiek i faza sukcesji

Teoria sukcesji wtórnej zakłada wzrost liczby gatunków wraz z wiekiem siedliska (Odum 1969, Brown i Southwood 1987), natomiast dokładny przebieg zmian różni się w zależności od badanej grupy owadów (Brown i Southwood 1983, Brown i Hyman 1986, Greiler i in. 1991). W niniejszych badaniach grzebaczowatych zarówno rozdział prób ze względu na wiek odłogów, jak i na związaną z ich wiekiem fazę sukcesji nie jest wyraźny, a różnice są nieistotne. Zaznacza się co prawda słaby trend, w którym próby z odłogów pionierskich (ale tylko z suchszych gleb) skupione są w klasterze X, natomiast większość „starszych" odłogów znalazła się w klasterze Y, z przewagą w Y_2 prób starszych niż 10-letnie, jednak pomimo rosnących median fazy sukcesji w kolejnych podklasterach, różnice nie były istotne (Ryc. 11; Tab. 5). Ciepłolubne murawy napiaskowe są zbiorowiskami roślinnymi stosunkowo trwałymi ze względu na skrajne warunki glebowe i termiczne, w jakich występują (Kujawa-Pawlaczyk 2004); rozwój roślinności, jej sukcesja na glebach ubogich, suchych i piaszczystych zachodzi powoli, podczas gdy na glebach wilgotnych i żyznych zachodzi znacznie szybciej (Ejrnæs i in. 2003). Być może właśnie dlatego zmiany odłogów na glebach autogenicznych i przesuszonych semihydrogenicznych (od liczących 1 rok po siedliska 20-letnie) są powolne, a tym samym siedliska te nie różnią się od siebie na tyle radykalnie, by miało to decydujące znaczenie dla fauny grzebaczowatych. Ponadto reakcje poszczególnych taksonów bezkręgowców na zachodzącą sukcesję odłogu wraz ze zmianą jego wieku mogą być skrajnie odmienne. Liczba gatunków i różnorodność biologiczna w przypadku części rodzin lub rzędów rośnie wraz z wiekiem odłogu (Brown i Southwood 1983, Brown 1984, Corbet 1995, Steffan-Dewenter i Tscharntke 1997, Siemann i in. 1999), maleje (Brown i Hyman 1986, Corbet 1995) lub nie zmienia się (Corbet 1995, Siemann i in. 1999); reakcja ta zależy od sposobu odżywiania się badanej grupy bezkręgowców (Siemann i in. 1999) i wykazuje generalnie tendencję wzrostową w przypadku bezkręgowców roślinożernych, natomiast w przypadku drapieżników maleje lub nie ulega zmianie. Na przykład w badaniach pszczołowatych (Steffan-Dewenter i Tscharntke 2001) liczba gatunków i ich liczebność nie rosła liniowo wraz upływem czasu; była najwyższa na odłogach dwuletnich i na ponad 30-letnich odłogowanych łąkach i istotnie zależała od liczby i liczebności kwitnących roślin pokarmowych, natomiast liczba gatunków pasożytniczych błonkówek Chalcidoidea (Greiler i in. 1991) oraz zajmujących pułapki gniazdowe os samotnych i grzebaczowatych (Tscharntke i in. 1998) nie zmieniała się i była podobna na odłogach różniących się między sobą wiekiem oraz liczbą

kwitnących na nich roślin. Według Shlyakhtenoka (2007a), badającego faunę grzebaczowatych w siedliskach opuszczonej wsi strefy Czernobyla, na sezonowe fluktuacje liczebności poszczególnych gatunków większy wpływ niż wiek siedliska mają czynniki klimatyczne. W badaniach przeprowadzonych w Świętokrzyskim PN zgrupowanie grzebaczowatych z siedlisk kserotermicznych było pod względem składu gatunkowego najbardziej zbliżone do zgrupowania z boru mieszanego (Kowalczyk 1990). Również według Shlyakhtenoka i Agunovicha (2001) liczebność i skład gatunkowy zgrupowań grzebaczowatych były do siebie zasadniczo podobne w stadiach sukcesyjnych lasu iglastego różniących się od siebie wiekiem, ale mało zróżnicowanych pod względem takich czynników środowiskowych, jak liczba kwitnących roślin lub obecność dobrze nagrzanych, piaszczystych miejsc do gniazdowania (preferowanych przez większość gatunków). Według Pottsa i in. (2003a), badających zmiany fauny pszczołowatych, wraz z upływem czasu po pożarze lasu liczba gatunków i liczebność owadów bardzo szybko rośnie i jest proporcjonalna do różnorodności roślin pokarmowych, przyjmując najwyższe wartości w drugim roku po pożarze, a następnie zmniejsza się przez następne 50 lat; natomiast czynnikiem najistotniejszym, determinującym strukturę zgrupowania, jest dostępność miejsc do gniazdowania i materiału do budowy gniazd. Trudno więc przypisywać poziom bogactwa gatunkowego lub liczebności konkretnym stadiom wiekowym siedliska. Wydaje się, że w znacznie większym stopniu na różnorodność fauny żądłówek wpływają inne cechy siedliska, często niezwiązane z jego wiekiem, takie jak typ gleby, jej pokrycie roślinnością, skład gatunkowy roślin lub warunki atmosferyczne (Steffan-Dewenter i Tscharntke 2001, Krauss i in. 2009, Craig i in. 2012, Szczepko i in. 2012, 2013).

5.2.1.2. Liczba gatunków roślin kwiatowych

Grzebaczowate charakteryzują się złożonymi wymaganiami życiowymi. Postaci larwalne są drapieżne, natomiast owady dorosłe odżywiają się nektarem i są uzależnione od dostępu do roślin kwiatowych (Noskiewicz i Puławski 1960, Blösch 2000). W obecnych badaniach liczba gatunków roślin kwiatowych nie wpływała na liczbę ani na liczebność oraz różnorodność gatunkową grzebaczowatych. Podklaster X_2, w którego próbach zanotowano najwyższą liczbę gatunków roślin (Ryc. 11), charakteryzował się jednocześnie najniższymi wartościami liczby, liczebności i wskaźników różnorodności biologicznej tych owadów (Ryc. 12), natomiast w podklasterze Y_2 o najwyższej liczbie gatunków grzebaczowatych zanotowano najniższą liczbę gatunków roślin kwiatowych (Ryc. 11, 12). Otrzymane wyniki nie potwierdzają teorii, że zwiększenie różnorodności gatunkowej roślin wpływa na zwiększenie bogactwa gatunkowego, zarówno roślinożerców, jak i drapieżników (Brown i Southwood 1987). Badania dotyczące owadów zapylających (pszczół, trzmieli i motyli) (Banaszak 1983, Gathmann i in. 1994, Corbet

1995, Feber i in. 1996, Steffan-Dewenter i Tscharntke 1997, 2001, Tscharntke i in. 1998, Potts i in. 2003b, Klein i in. 2004, Potts i in. 2005, Kuussaari i in. 2011) wskazują, że wraz ze wzrostem bogactwa gatunkowego roślin kwiatowych rośnie także liczba gatunków zapylaczy. Natomiast dla parazytoidów (Greiler i in. 1991, Gathmann i in. 1994, Klein i in. 2004) i żądłówek drapieżnych (Gathmann i in. 1994, Tscharntke i in. 1998, Klein i in. 2004, Ebeling i in. 2012) nie wykazano takiej zależności. W przypadku owadów zapylających, od roślin pokarmowych uzależnione są zarówno postaci dorosłe, jak i larwy (Banaszak 1993, Westrich 1996), natomiast na występowanie i rozmieszczenie parazytoidów lub drapieżników większy wpływ ma dostępność ofiar (Gathmann i in. 1994, Klein i in. 2004, Vieira i in. 2011). Tak więc obecność oraz ilość owadów i pająków, którymi odżywiają się larwy, prawdopodobnie wpływa na obecność i liczebność gatunków grzebaczowatych. Zależności wykazujące, że na zachodzące zmiany środowiska (roślinności) w pierwszej kolejności reagują fitofagi, a dopiero później drapieżcy, wykazano również dla trzmieli (Pawlikowski 1992) i os społecznych (Pawlikowski 1993).

5.2.1.3. Liczba siedlisk towarzyszących (heterogeniczność otoczenia)

Obecność konkretnych gatunków, bogactwo gatunkowe i struktura zgrupowania zależą nie tylko od typu siedliska (i warunków w nim panujących), z którego pochodzą próby, ale i od jego położenia w mozaice innych siedlisk (Dunning i in. 1992, Huston 1999, Bennett i in. 2006, Öckinger i Smith 2006). Grzebaczowate charakteryzują się złożonymi wymaganiami, zarówno pokarmowymi, odmiennymi dla imagines i larw, jak i związanymi z miejscem i materiałem do budowy gniazda (Bohart i Menke 1976). Podobnie jak wiele innych żądłówek, grzebaczowate, aby zaspokoić swoje wymagania życiowe, mogą korzystać z różnych siedlisk znajdujących się w zasięgu długości ich lotu przy poszukiwaniu dodatkowych źródeł pokarmu, miejsc gniazdowania, refugiów w czasie niekorzystnych zmian siedliska lub też miejsc zimowania (Taylor i in. 1993, Wesserling i Tscharntke 1995b, Strohm i Marliani 2002, Goodell 2003, Klein i in. 2004). W niniejszych badaniach heterogeniczność otoczenia istotnie wpływała na przestrzenne rozmieszczenie gatunków grzebaczowatych na odłogach. Najwyższe wartości bogactwa gatunkowego i liczebności całkowitej oraz wskaźników różnorodności biologicznej *H'* i *C* zanotowano w podklasterach Y_1 i Y_2 (Ryc. 12), w których liczba siedlisk towarzyszących (heterogeniczność otoczenia) była najwyższa (Ryc. 11), natomiast w podklasterze X_2, któremu odpowiadało najmniej zróżnicowane otoczenie (Ryc. 11), zarówno bogactwo gatunkowe, liczebność całkowita, jak i wskaźnik różnorodności *H'* przyjmowały istotnie najniższe wartości (Ryc. 12). Wielu autorów czyni podobne spostrzeżenia dotyczące wpływu otoczenia na istnienie zróżnicowanych zgrupowań owadów: ciem (Ricketts 2001), motyli dziennych (Ricketts 2001, Horner-Devine

i in. 2003), pasikoników (Haynes i Cronin 2003), chrząszczy (Jonsen i in. 2001), pszczołowatych i os zasiedlających pułapki gniazdowe (Steffan-Dewenter 2002, Ebeling i in. 2012), a także nastecznikowatych (Szczepko i in. 2012) i złotolitkowatych (Szczepko i in. 2013). Dobrym przykładem jest bogactwo gatunkowe grzebaczowatych na mokrych (bagiennych) łąkach na Węgrzech, które bardziej zależało od heterogeniczności otoczenia niż od warunków panujących na samej (badanej) łące: wyższa liczba gatunków charakteryzowała łąki otoczone piaszczystymi wzgórzami porośniętymi przez kwitnące rośliny pokarmowe niż łąki otoczone przez siedliska położone na cięższej, wilgotnej glebie (Benedek 1969). Podobnie w badaniach pszczołowatych dwóch parowów, Kiełpskiego i Płutowskiego (w pobliżu Chełmna), wyższą różnorodność gatunkową zgrupowania (*H'*) i jego większą równomierność (*J'*) odnotowano w przypadku bardziej różnorodnych siedlisk murawowo-zaroślowych Parowu Kiełpskiego niż w jednorodnych leśnych siedliskach Parowu Płutowskiego (Pawlikowski i Kowalewska 1998). Pawlikowski (1990, 1991) stwierdził także spadek bogactwa gatunkowego zespołów osowatych i trzmieli przy spadku mozaikowatości obszarów rolniczych. Fakt ten wiązał ze zmianą atrakcyjności powierzchni rolniczych w wyniku zmniejszania się „sieci" środowisk towarzyszących uprawom (miedze, przydroża, park), a będących refugiami tych owadów.

5.2.1.4. Liczba i liczebność gatunków, wskaźniki biocenotyczne *H'*, *J'*, *D*, *C*

Zarówno liczba gatunków, jak i liczba osobników była najwyższa w podklasterach Y_1 i Y_2, podobnie jak wartości różnorodności gatunkowej określone za pomocą wskaźnika *H'* (uwzględniającego liczbę gatunków i równomierność liczebności), jak i wskaźnika *C* (przykładającego większą wagę do gatunków o dużym udziale, a mniejszą wagę do gatunków rzadkich) (Weiner 1999). Najniższe wartości przyjmowały wszystkie wskaźniki biocenotyczne w podklasterze X_1, jedynie wskaźnik dominacji w tym podklasterze przyjmował wartość najwyższą (Ryc. 12). Wspomniane wysokie wartości różnorodności gatunkowej w podklasterach Y_1 i Y_2 są odzwierciedleniem oddziaływania kilku czynników środowiskowych: 1) heterogeniczności otoczenia stanowisk badań (stwarzającego możliwość dostępu do dodatkowych źródeł pokarmu – roślin i ofiar, miejsc gniazdowania i zimowania), 2) dostępności wolnej powierzchni (wpływającej na możliwość gniazdowania gatunków endogeicznych), oraz 3) typu gleby na badanych odłogach.

5.2.1.5. Grupy troficzne

Grzebaczowate charakteryzują się szerokim spektrum wymagań pokarmowych (Bohart i Menke 1976). Ich występowanie i rozmieszczenie jest zależne nie tylko od dostępności do miejsc gniazdowania, lecz również od obecności i liczebności potencjalnych ofiar (Stubblefield i in. 1993, O'Neill 2001, Klein

i in. 2004, Polidori i in. 2007). Ta zależność (rozmieszczenie drapieżników jako funkcja rozmieszczenia ofiar) jest charakterystyczna także dla innych owadów drapieżnych (Klein i in. 2004, Silva i in. 2008) i pająków (Uetz i in. 1999). Największym zróżnicowaniem grup troficznych charakteryzował się podklaster Y_1, skupiający próby ze stanowisk położonych w najbardziej heterogenicznym otoczeniu, na glebach o średniej wilgotności i dużej dostępności wolnej powierzchni. Spośród ośmiu wyróżnionych grup troficznych aż cztery były najlepiej reprezentowane w podklasterze Y_1, w odniesieniu do:

– liczby gatunków polujących na pluskwiaki-oprócz mszyc (Hemiptera-inne), na prostoskrzydłe i karaczany (Orthoptera i Blattodea), na błonkówki (Hymenoptera) albo na motyle (Lepidoptera); wysokie wartości liczby gatunków dla trzech pierwszych grup odnotowano również odpowiednio w podklasterach Y_2, Y_2, X_1 (Ryc. 18-20);

– liczebności gatunków polujących na pluskwiaki-oprócz mszyc (Hemiptera-inne), na prostoskrzydłe i karaczany (Orthoptera i Blattodea), na błonkówki (Hymenoptera) albo na na motyle (Lepidoptera) (Ryc. 18-20);

– dominacji gatunków polujących na pluskwiaki-oprócz mszyc (Hemiptera-inne) albo na motyle (Lepidoptera) (Ryc. 18, 20).

Drugim pod względem bogactwa grup troficznych był podklaster Y_2, w którym próby charakteryzowało nieco mniej urozmaicone otoczenie stanowisk badań w porównaniu z podklasterem Y_1 (Ryc. 11). Trzy grupy troficzne, polujące na pluskwiaki-oprócz mszyc (Hemiptera-inne), na prostoskrzydłe i karaczany (Orthoptera i Blattodea), na muchówki (Diptera), reprezentowane były na odłogach skupionych w tym podklasterze przez:

– najwyższą liczbę gatunków polujących na pluskwiaki-oprócz mszyc (Hemiptera-inne), na prostoskrzydłe i karaczany (Orthoptera i Blattodea) albo na muchówki (Diptera) (Ryc. 18, 19); wysokie wartości liczby gatunków dla dwóch pierwszych grup odnotowano również w subklaterze Y_1 (Ryc. 18, 19);

– najwyższą liczebność gatunków polujących na muchówki (Diptera) (Ryc. 18);

– najwyższą dominację gatunków polujących na muchówki (Diptera) (Ryc. 18).

Z kolei w podklasterze X_2, reprezentowanym przez stanowiska o najniższej heterogeniczności otoczenia oraz wilgotnej glebie i dużym pokryciu powierzchni (Ryc. 11), najwyższy był jedynie udział gatunków (z rodzaju *Trypoxylon*) polujących na pająki (Araneae) (Ryc. 17). Odłogi skupione w podklasterze X_2 reprezentują typ siedliska, który dla większości grzebaczowatych jest mało atrakcyjny, o czym świadczy mała liczba gatunków i osobników oraz niskie wartości wskaźników różnorodności *H'* i *C'* (Ryc. 12). Brak istotnych różnic pomiędzy podklasterami w liczbie i liczebności gatunków polujących na pająki (Ryc. 17) wynika prawdopodobnie z dwóch przyczyn: 1) polujące na pająki grzebaczowate z rodzajów *Miscophus* (endogeiczne, eurytopowe preferujące siedliska otwarte)

i *Trypoxylon* (hypergeiczne, preferujące siedliska leśne) znalazły się, ze względu na ich preferencje siedliskowe (Blösch 2000), w próbach skupionych w różnych podklasterach (Tab. 3); 2) część gatunków z rodzaju *Trypoxylon* istotnie preferowało odłogi skupione w podklasterze X_2, zaś część – odłogi skupione w podklasterze Y_2 (Ryc. 23; Tab. 7).

Duży udział gatunków grzebaczowatych polujących na muchówki, prostoskrzydłe i karaczany, motyle, pluskwiaki (oprócz mszyc) i błonkówki był wykazywany w siedliskach kserotermicznych, na pastwiskach i poręb ach (Kowalczyk 1990, 1991a), odpowiadających charakterystyce siedliskowej odłogów w podklasterze Y_1 i Y_2 (Ryc. 11), natomiast łowiących pająki – w zbiorowiskach leśnych (Kowalczyk 1990, Skibińska 1999) i łąkowych (Kowalczyk 1991a), odpowiadających charakterystyce siedliskowej odłogów skupionych w podklasterze X_2, choć w badaniach Krewenki i in. (2011) gatunki z rodzaju *Trypoxylon* dominowały liczebnie w pułapkach gniazdowych na murawach kserotermicznych.

5.2.1.6. Wilgotność gleby oraz dostępność wolnej powierzchni a preferencje siedliskowe i sposób gniazdowania grzebaczowatych

Związki gatunków grzebaczowatych z różnymi siedliskami można także wyjaśniać różnicami w ich biologii gniazdowania, jako że dostępność odpowiednich miejsc do budowy gniazd, obok dostępu do źródeł pokarmu, jest określana jako jeden z najważniejszych czynników warunkujących występowanie żądłówek (Gauld i Bolton 1996, Petanidou i Ellis 1996, Banaszak i in. 1998, Potts i in. 2005, Murray i in. 2009). Grzebaczowate prezentują szerokie spektrum strategii gniazdowania – biorąc pod uwagę siedliska i miejsca, w których się gnieżdżą, a także materiał wykorzystywany do budowy gniazda (Wesserling i Tscharntke 1995a, Blösch 2000, O'Neill 2001). Dostępność miejsc gniazdowania, związana z warunkami siedliska, wpływa na sukces gniazdowy pojedynczych gatunków żądłówek (Potts i Willmer 1997, Wuellner 1999), grup gniazdowych (Skibińska 1989a, Cane 1991, Shlyakhtenok 2007b), a także na formowanie całych zgrupowań (Skibińska 1989a, Potts i in. 2003b, 2005, Shlyakhtenok 2007b, Murray i in. 2012, Szczepko i in. 2012, 2013). Lokalne rozmieszczenie gatunków grzebaczowatych jest w dużej mierze zdeterminowane przez dostępność odpowiedniego podłoża (typ gleby, jej wilgotność, stopień pokrycia roślinnością) – w przypadku gatunków gnieżdżących się w ziemi, albo przez dostępność martwego drewna z chodnikami chrząszczy ksylofagicznych lub łodyg roślinnych pustych w środku – w przypadku gatunków gnieżdżących się ponad ziemią (Wesserling i Tscharntke 1995a, Tylianakis i in. 2006, Evans i O'Neill 2007, Cruz-Sánchez i in. 2011). W niniejszych badaniach całkowita liczba i liczebność gatunków osiągnęła wysokie wartości w próbach w klasterze Y, odpowiadającym siedliskom o suchej lub przesuszonej glebie i dużej dostępności wolnej, niepokrytej roślinnością po-

wierzchni, w tym najwyższe wartości w podklasterze Y_2, skupiającym prawie wyłącznie próby ze stanowisk o suchych glebach (autogenicznych) i o największej dostępności wolnej powierzchni (Ryc. 10, 11, 16). Do stwierdzonego w klasterze Y wysokiego bogactwa gatunkowego i wysokiej liczebności całkowitej grzebaczowatych w próbach przyczyniły się przede wszystkim gatunki stenotopowe (Ryc. 14) i eurytopowe terenów otwartych (Ryc. 14) oraz gnieżdżące się w ziemi (endogeiczne) (Ryc. 16). Ciepłolubne gatunki endogeiczne, szczególnie te, które wykopują gniazda, preferują siedliska o luźnej glebie (Gauld i Bolton 1996, Potts i in. 2003a, 2005), w dużej mierze wolnej od pokrywy roślinnej (Kowalczyk 1988a, Wesserling i Tscharntke 1995a, Gauld i Bolton 1996, Potts i in. 2004, Gregory i Wright 2005), oferujące korzystniejsze warunki niż analogiczne powierzchnie porośnięte roślinnością, chłodniejsze i bardziej wilgotne (Kirby 1992, Key 2000). Z kolei gatunki hypergeiczne (gnieżdżące się ponad ziemią, w istniejących szczelinach w drewnie, w pustych gałązkach, pędach roślin) są prawdopodobnie mniej wymagające pod względem wyboru siedliska niż gatunki fakultatywnie gnieżdżące się (przede wszystkim wykopujące gniazda) w ziemi, w związku z czym są one w stanie gnieździć się w różnych siedliskach niedostępnych dla gatunków endogeicznych (Krombein 1967, Evans i West-Eberhard 1970, Blösch 2000, O'Neill 2001, Potts i in. 2005, Evans i O'Neill 2007). Liczba i liczebność gatunków leśnych i hypergeicznych nie różniła się w poszczególnych klasterach i podklasterach, choć ich udział, wskutek spadku liczebności gatunków endogeicznych, był najwyższy w podklasterze X_2 (Ryc. 15, 16), skupiającym wyłącznie próby z odłogów położonych na wilgotnych i mokrych glebach (Ryc. 11). Z badań grzebaczowatych na mokrych i wilgotnych łąkach na Węgrzech (Benedek 1969) i w Polsce (Skibińska 1989b) wynika, że może się tam gnieździć tylko część gatunków należących do rodzajów *Trypoxylon*, *Psenulus* Kohl., *Pemphredon*, *Passaloecus* Shuck. i *Ectemnius* Dahlb., wykorzystujących w tym celu łodygi trzcin i suche łodygi innych roślin (np. bylin z rodzaju *Angelica*). Wilgotne i mokre siedliska, np. łąkowe, są dla grzebaczowatych przede wszystkim źródłem pokarmu – zarówno dla larw, jak i imagines. Podobne spostrzeżenia dotyczyły fauny pszczołowatych na wilgotnych łąkach z klasy *Molinio-Arrhenatheretea* (Banaszak 1983), które cechowało niskie bogactwo gatunkowe i niewielka różnorodność biologiczna. Wilgotne łąki stanowią, według wymienionych wyżej autorów, jedynie (w okresie optimum rozwojowego) źródło bogatego pokarmu. W badaniach pszczołowatych na mokrych łąkach (*Molinietum*) (Moroń i in. 2008) liczba wykazanych gatunków była wysoka, natomiast udział gatunków o różnych preferencjach gniazdowania nie różnił się między badanymi mokrymi łąkami a użytymi do porównania łąkami kserotermicznymi w Ojcowskim PN (Dylewska i Wiśniowski 2003). Obecność pszczołowatych na obu typach łąk wynika więc prawdopodobnie raczej z realizacji w tych siedliskach niemal wyłącznie (w przypadku większości gatunków) potrzeb pokarmowych.

5.2.1.7. Preferencje siedliskowe

Heterogeniczność otoczenia, typ gleby i dostępność wolnej powierzchni (Ryc. 11) sprawiają, że odłogi reprezentowane przez próby skupione w podklasterach Y_1 i Y_2 charakteryzują się wysokimi wartościami bogactwa gatunkowego grzebaczowatych, ich liczebności oraz wskaźników różnorodności biologicznej (Ryc. 12). Ponadto w podklasterach Y_1 i Y_2 zanotowano najwyższe liczby gatunków preferujących tereny otwarte, zarówno eurytopowych, jak i stenotopowych (Ryc. 14). Gatunki leśne również były obecne w próbach skupionych w obu tych podklasterach. Niemniej ich liczba i liczebność nie różniły się pomiędzy podklasterami, ponieważ obydwie zmienne przyjmowały zbliżone niskie wartości we wszystkich podklasterach, a jedynie dominacja tych gatunków była istotnie najwyższa w próbach podklasteru X_2 (Ryc. 15). Obecność gatunków o różnych preferencjach siedliskowych (gatunki eurytopowe i stenotowowe terenów otwartych i gatunki stenotopowe leśne) wskazuje na możliwość istnienia na odłogach reprezentowanych przez próby skupione w Y_1 i Y_2 bogatych i urozmaiconych zgrupowań grzebaczowatych.

5.2.1.8. Gatunki kleptopasożytnicze

Liczba, liczebność i udział kleptopasożytów nie były zależne od warunków siedliskowych reprezentowanych przez poszczególne podklastery (Ryc. 11, 21). Liczba tych gatunków była (nieistotnie) najwyższa w podklasterze Y_2, który charakteryzował się (razem z podklasterem Y_1) najwyższą liczbą gatunków, osobników i najwyższym udziałem gatunków endogeicznych (Ryc. 16), zarówno stenotopowych, jak i eurytopowych terenów otwartych (Ryc. 15), będących potencjalnymi gospodarzami gatunków z rodzaju *Nysson* (Dollfuss 1991, Windschnurer 1997, Blösch 2000). Z kolei mediany liczby osobników i udziału kleptopasożytów były wyższe (również nieistotnie) w próbach należących do podklasteru X_2. Podobne wyniki uzyskano w badniach sukcesji pszczołowatych, w których liczba gatunków kleptopasożytniczych była podobna na wszystkich odłogach, niezależnie od ich wieku oraz liczby roślin pokarmowych (Steffan-Dewenter i Tschrantke 2001). Na wyniki niniejszych badań może mieć wpływ także mała liczba gatunków kleptopasożytniczych, a przede wszystkim ich niska liczebność.

5.2.1.9. Rozmiar ciała

Siemann i in. (1999) wykazali, że wraz z wiekiem odłogu i zwiększającą się na nim liczbą i różnorodnością roślin maleje rozmiar owadów roślinożernych. Spostrzeżenia te potwierdzają również badania dotyczące motyli (Steffan-Dewenter i Tscharntke 1997) oraz pszczołowatych w pułapkach gniazdowych

(Gathmann i in. 1994). Jednak w badaniach Apidae na odłogach (Steffan-Dewenter i Tscharntke 2001) różnice w rozmiarach owadów nie były związane z wiekiem odłogu, lecz z jakością siedliska dla tej grupy owadów. Owady na odłogu obsiewanym były większe niż na odłogach z zachodzącą naturalną sukcesją roślinności. Z kolei wielkość parazytoidów i drapieżników nie zmieniała się wraz z wiekiem odłogu i zwiększającą się liczbą i różnorodnością roślin (Siemann i in. 1999). W badaniach odłogów w Kampinoskim PN średnia długość osobników w próbie była najniższa w podklasterze X_2 (Ryc. 22) (charakteryzującym się wilgotnymi glebami, niską dostępnością wolnej powierzchni, mało heterogenicznym otoczeniem i najwyższą liczbą gatunków roślin kwiatowych (Ryc. 11), natomiast najwyższa – w podklasterze Y_1, któremu odpowiadają warunki abiotyczne i biotyczne bardzo sprzyjające większości gatunków grzebaczowatych (Ryc. 11). Większość żądłówek zakładających gniazda, w tym również grzebaczowate, poszukuje miejsca do jego budowy oraz rozpoczyna ją przed rozpoczęciem prowiantowania (O'Neill 2001). Samice grzebaczowatych powracają do gniazda kilkanaście razy w ciągu dnia w celu rozbudowy gniazda i dostarczania sparaliżowanych ofiar. W zależności od gatunku grzebaczowatych i wielkości ofiar samice zaopatrują gniazdo w kilka do kilkudziesięciu sparaliżowanych lub martwych stawonogów (Noskiewicz i Puławski 1960, O'Neill 2001). Takie gatunki poszukują źródeł pokarmu w pobliżu miejsca gniazdowania i są określane nazwą „*central-place foragers*" (Westrich 1996, O'Neill 2001, Steffan-Dewenter i in. 2002). W czasie lotu owady zużywają bardzo dużo energii (McNab 1963, Reiss 1988), stąd najchętniej budują i zaopatrują gniazdo w miejscach, w których duża dostępność pokarmu nie zmusza ich do dalszych wędrówek. Dopiero w sytuacji, gdy brak jest źródeł pokarmu lub nie ma go w wystarczającej ilości, samice poszukują nowych zasobów w większej odległości od gniazda. Ilość energii pozyskanej w jednostce czasu podczas takiego żerowania jest w oczywisty sposób niższa z uwagi na znaczny czas, jaki owady muszą poświęcić na dotarcie do bardziej oddalonych żerowisk. Duże znaczenie ma także zakres długości lotu gatunku (Schneider i McNally 1993, Steffan-Dewenter i Kuhn 2003), który rośnie wraz z wielkością ciała (Nieuwstadt i Iraheta 1996, Gathmann i Tscharntke 2002, Greenleaf i in. 2007, Guédot i in. 2009). Konsekwencje życia w homogennym, niesprzyjającym środowisku dla przedstawicieli mniejszych gatunków są dotkliwsze, ponieważ długość ich lotu wynosi od 150 do 600 m. Tym samym żerowiska położone dalej od miejsc gniazdowania są dla nich niedostępne (Cresswell i in. 2000, Gathmann i Tscharntke 2002, Krewenka i in. 2011), co oznacza konieczność poszukiwania pokarmu wyłącznie na pobliskich ubogich żerowiskach. Większe gatunki są mniej uzależnione od bazy pokarmowej dostępnej w pobliżu miejsca gniazdowania (Boer 1990, Gathmann i in. 1994, Hanski i Ovaskainen 2000, Tscheulin i in. 2011). Przeważająca liczba gatunków grzebaczowatych gnieździ się w ziemi; łąki i odłogi położone na wilgotnej lub mokrej glebie są, jako miejsca gniazdowania, dostępne

jedynie dla gatunków, które gnieżdżą się ponad ziemią: w łodygach, w pędach roślin. W podklasterze X_2, w którym grzebaczowate charakteryzują się najmniejszymi rozmiarami (Ryc. 22), najwyższy udział mają gatunki stenotopowe terenów leśnych (Ryc. 15), hypergeiczne (Ryc. 16) oraz polujące na pająki (Ryc. 17). Dla tych gatunków wilgotność gleby nie jest czynnikiem ograniczającym gniazdowanie (Ryc. 11), przy tym znajdują one ofiary w zajmowanych przez siebie siedliskach (Klein i in. 2004). Jest to szczególnie ważne, zważywszy na fakt, że gatunki grzebaczowatych stwierdzone w próbach przypisanych do podklasteru X_2, z uwagi na mniejsze rozmiary ciała i ograniczony zasięg lotu (Gathmann i Tscharntke 2002), musiały w większym stopniu polegać na zasobach dostępnych na badanych odłogach (Gathmann i in. 1994, Tscharntke i in. 1998, Steffan-Dewenter 2003, Krewenka i in. 2011) położonych w dość jednorodnym otoczeniu (Ryc. 11) (Fry 1995, Ricketts 2001, Steffan-Dewenter i Kuhn 2003, Zurbuchen i in. 2010, Tscheulin i in. 2011).

5.2.1.10. Liczba generacji

Szybsza reprodukcja i większa liczba generacji, jako typowe cechy doboru typu *r* (Odum 1982), charakteryzują owady zasiedlające siedliska efemeryczne, niesprzyjające i nieprzewidywalne (Brown 1984, Novotny 1994, 1995, Strauss i Biedermann 2008). Szybkie zmiany są typowe dla pierwszych faz sukcesji, kiedy następuje szybka wymiana gatunków roślin i zwierząt oraz kiedy zmienność środowiska abiotycznego jest większa w związku z brakiem buforującego wpływu dobrze rozwiniętych płatów roślinności. W badaniach motyli (Steffan-Dewenter i Tscharntke 1997) i pszczołowatych (Steffan-Dewenter i Tscharntke 2001) na odłogach, wraz z postępowaniem sukcesji liczba generacji spadała i była najniższa na odłogach najstarszych, natomiast najwyższe wartości osiagała na odłogach młodszych, charakteryzujących się niską liczbą gatunków roślin pokarmowych oraz szybko zachodzącymi zmianami roślinności, pokrycia powierzchni i mikroklimatu. W niniejszych badaniach grzebaczowatych średnia liczby generacji była najniższa na odłogach reprezentowanych przez próby z podklasteru Y_2, który, obok podklasteru Y_1, charakteryzował się warunkami abiotycznymi i biotycznymi sprzyjającymi badanej grupie owadów (Ryc. 11). Znajduje to swoje odzwierciedlenie w wartościach bogactwa gatunkowego i liczebności grzebaczowatych oraz różnorodności biologicznej ich zgrupowań (Ryc. 12). Natomiast najwyższą średnią liczbę generacji zanotowano w podklasterze X_1 (Ryc. 22), dla którego nie stwierdzono praktycznie żadnych innych różnic w stosunku do pozostałych podklasterów, oprócz najniższej zanotowanej średniej wskaźnika różnorodności *C* i równomierności *J'* oraz średniej wskaźnika dominacji *D* – które wskazują, że warunki panujące na stanowiskach reprezentowanych przez próby skupione w tym podklasterze nie są sprzyjające dla tej grupy owadów (Ryc. 12).

Pomimo iż do analiz przyjęto w niniejszej pracy stałą liczbę generacji dla każdego gatunku, to należy wyjaśnić, że podawana dla danego gatunku liczba generacji w roku może się zmieniać w zależności od warunków klimatycznych (pogodowych) panujących w danym roku czy miejsca występowania gatunku (O'Neill 2001, Evans i O'Neill 2007). Niższa liczba generacji w sezonie może być wynikiem również: 1) braku odpowiedniej ilości pokarmu pozwalającego w krótszym czasie wydać więcej potomstwa (Millar i in. 2003, Trumbo i Robinson 2004) oraz 2) niższych temperatur na mokrych lub słabo nasłonecznionych siedliskach, co skutkuje wydłużonym rozwojem z uwagi na mniejszą liczbę stopniodni w określonym czasie (Ayres i Scriber 1994, Fatzinger i Dixon 1996, Polavarapu i Seabrook 1996, Danks 1999, Lencioni 2004, Dalin 2011); jak dotąd brak jest dokładnych badań w tym zakresie w odniesieniu do grzebaczowatych.

5.2.2. Podklastery SOM (i odpowiadające im warunki siedliskowe) preferowane przez poszczególne gatunki grzebaczowatych

Różnice w opisywanej powyżej jakości siedlisk odłogowych (typ i wilgotność gleby, heterogeniczność otoczenia, pokrycie roślinnością) mają swoje odbicie również w liczbie gatunków grzebaczowatych istotnie związanych z poszczególnymi podklasterami (tj. w liczbie gatunków z istotnym wskaźnikiem IndVal). Liczba tych gatunków jest wysoka w podklasterach Y_1 i Y_2 (odpowiednio 5 i 9 gatunków) i niska w X_1, z którym żaden gatunek nie był istotnie związany (Ryc. 23; Tab. 7). W podklasterze X_1 nieistotnie najwyższy IndVal stwierdzono tylko dla jednego gatunku hypergeicznego, z grupy gatunków stenotopowych leśnych (grupa *2*) – dla *Trypoxylon medium*, który był jednym z subdominantów na badanych odłogach (Ryc. 23). Liczba gatunków z istotnie najwyższym IndVal może służyć jako wskaźnik jakości środowiska dla danej grupy zwierząt (Oertli i in. 2005a, b, McGeoch 2007, Gonzáles i in. 2009, Munyuli 2011, Kati i in. 2012), ponieważ wskazuje na silne preferencje tych gatunków w stosunku do warunków siedliskowych panujących na stanowiskach, z których pobrano próby skupione w danym podklasterze (gatunki charakterystyczne dla danego podklasteru są również charakterystyczne dla odpowiadającego mu typu siedliska) (Szczepko i in. 2012, 2013). Należy zauważyć, że brak istotnego związku danego gatunku z którymkolwiek regionem warstwy wyjściowej SOM, wyrażający się brakiem istotnie najwyższej wartości IndVal, wynika ze zbliżonych wartości stałości występowania lub liczebności gatunku w poszczególnych podklasterach i dotyczy głównie gatunków eurytopowych i gatunków rzadkich (Szczepko 2012).

Generalnie sieć neuronowa (SOM) zidentyfikowała gatunki związane z podobnymi albo zupełnie różnymi siedliskami (tzn. odpowiednio gatunki o zbliżonych albo o będących swoistymi lustrzanymi odbiciami wzorach szarości w warstwie wyjściowej SOM). Dla przykładu, *Tachysphex fulvitarsis* i *Podalonia*

affinis mają podobne wymagania siedliskowe (Ryc. 23) i znacznie różnią się pod tym względem od *Trypoxylon figulus* i *T. deceptorium* (Ryc. 23).

Gatunki eurytopowe terenów otwartych (grupa *1*), endogeiczne, były związane z klasterem Y – w równym stopniu z podklasterami Y_1 i Y_2 (Ryc. 23). *Ammophila sabulosa*, łowiąca dla larw gąsienice motyli (Dollfuss 1991, Blösch 2000), osiągnęła istotnie najwyższy wskaźnik IndVal w podlasterze Y_1 (Tab. 9), natomiast polujący na muchówki *Mellinus arvensis* (Dollfuss 1991, Blösch 2000) – w podklasterze Y_2 (Tab. 9). Oba gatunki były podawane dotychczas przede wszystkim z siedlisk otwartych: różnego typu muraw (Pawlikowski i Barczak 1986, Kowalczyk 1991b, Szczepko i Kowalczyk 2001b), z kopalni piasku (Kowalczyk 1991a), łąk (Skibińska 1989b), nieużytków (Skibińska 1982), zieleni miejskiej (Skibińska 1986), choć notowano je także w borze świeżym *Peucedano-Pinetum* (Skibińska 1999) i sosnowym (Głowacki 1953, Pawlikowski i Kruszyński 1996). Według Noskiewicza i Puławskiego (1960), *Ammophila sabulosa* zajmuje siedliska na glebach o niskiej wilgotności i gromadzi w gnieździe gąsienice nadrzewne zbierane z brzóz, dębów i sosen; wykopując gniazda, toleruje podłoże pokryte roślinnością nawet do 60% (Srba i Heneberg 2012). Na odłogach skupionych w podklasterze Y_1 gatunek ten znajdował wyjątkowo korzystne warunki, tj. dostatecznie suche gleby (choć nie wyłącznie piaszczyste), niskie pokrycie podłoża roślinnością (51-75% wolnej powierzchni, kategoria 3) (Ryc. 11) oraz otaczające stanowiska badań zadrzewienia, w których skład wchodzą między innymi brzozy, dęby i sosny. Gatunki stenotopowe terenów otwartych (Ryc. 23; Tab. 7) i endogeiczne (Tab. 8), reprezentujące wszystkie grupy troficzne (*a-h*) (Tab. 9), były związane wyłącznie z klasterem Y. Z odłogami reprezentowanymi przez podklaster Y_1 (Ryc. 11), a więc charakteryzującymi się najwyższą heterogenicznością otoczenia, przede wszystkim przesuszonymi glebami semihydrogenicznymi oraz dużą dostępnością wolnej powierzchni (51-75%), związane były istotnie gatunki polujące na pluskwiaki-oprócz mszyc (Hemiptera-inne) (2 gatunki), na motyle (Lepidoptera) (2 gatunki) oraz na prostoskrzydłe i karaczany (Orthoptera i Blattodea) (1 gatunek) (Tab. 9). Grzebaczowate polujące na prostoskrzydłe związane są, ze względu na preferencje siedliskowe ich ofiar, z suchymi, piaszczystymi siedliskami (Kowalczyk 1990, Cruz-Sánchez i in. 2011, Vieira i in. 2011), natomiast gatunki polujące na karaczany i pluskwiaki (oprócz mszyc) i na gąsienice motyli – z siedliskami otwartymi, nie pozbawionymi roślinności (Kowalczyk 1991b, Cruz-Sánchez i in. 2011). W podklasterze Y_1 wysokie wartości IndVal osiągnęły gatunki określane jako wybitnie ciepłolubne (Dollfuss 1991, Blösch 2000), preferujące gleby o niskiej wilgotności (Noskiewicz i Puławski 1960, Skibińska 1982), wykopujące gniazda zarówno w luźnym piasku, jak i w twardszej ziemi, pozbawionej roślinności – *Dinetus pictus*, *Bembecinus tridens*, *Podalonia affinis* i *Tachysphex fulvitarsis* (Tab. 7) (Windschnurer 1997, Blösch 2000, Witt 2009). Ponadto podklaster ten skupiał wszystkie próby zawierające dwa gatunki, *Tachysphex unicolor* i *Dryu-*

della stigma, wykopujące gniazda w luźnej glebie lub piasku (Dollfuss 1991, Blösch 2000), związane z ciepłymi siedliskami, ze skąpą roślinnością (Blösch 2000, Evans i O'Neill 2007). Pozostałe gatunki stenotopowe terenów otwartych (grupa *3*) preferowały warunki siedliskowe związane z odłogami skupionymi w podklasterze Y_2 – suche, piaszczyste gleby (prawie wyłącznie autogeniczne), najwyższy udział powierzchni wolnej od roślinności (76-100%) i wysoką heterogeniczność otoczenia (Ryc. 11). Istotne wartości IndVal w Y_2 zanotowano dla:

1. *Tachysphex obscuripennis*, preferującego siedliska o suchych, piaszczystych glebach (Noskiewicz i Puławski 1960, Skibińska 1982). Gatunek ten w badaniach sukcesji siedlisk po naturalnych pożarach lasów był gatunkiem charakterystycznym w późniejszych stadiach sukcesyjnych (Cruz-Sánchez i in. 2011). We wcześniejszych badaniach prowadzonych w Kampinoskim PN był notowany w ciepłych siedliskach otwartych – na murawie napiaskowej, wydmie (Szczepko i Kowalczyk 2001b) i na piaszczystych nieużytkach (Kowalczyk i in. 2002);

2. *Ammophila pubescens*, gatunku notowanego wcześniej w KPN na murawie napiaskowej i w borze sosnowym, w obu tych siedliskach występującego jednak bardzo nielicznie (Kowalczyk i in. 2002). Wykopuje on gniazda w podłożu o znikomym pokryciu roślinnością albo całkowicie jej pozbawionym (Srba i Heneberg 2012);

3. *Crabro scutellatus*, gatunku stenotopowego, preferującego suche, piaszyste siedliska (Blösch 2000, Macek i in. 2010), graniczące z siedliskami wilgotniejszymi – lasami, wrzosowiskami, zabagnieniami, w których *C. scutellatus* poszukuje ofiar (Blösch 2000). Gatunek ten notowany był w KPN (Szczepko i Kowalczyk 2001b, Kowalczyk i in. 2002), głównie na nieużytkach i drewnianych budynkach, i nielicznie w borze mieszanym;

4. *Oxybelus uniglumis*, podawanego z KPN (Szczepko i Kowalczyk 2001b, Kowalczyk i in. 2002) z wydmy, piaszczystych nieużytków i z boru mieszanego;

5. *Crossocerus wesmaeli* – wcześniej wykazywanego w KPN na murawach i nieużytkach oraz na drewnianych budynkach (Szczepko i Kowalczyk 2001b, Kowalczyk i in. 2002), natomiast w Ojcowskim Parku Narodowym notowanego wyłącznie w zbiorowiskach kserotermicznych (Dylewska i Wiśniowski 2003).

Podklaster Y_2 był najbardziej różnorodny pod względem gatunków z istotnym wskaźnikiem IndVal. W próbach przypisanych do tego podklasteru, oprócz gatunków endogeicznych terenów otwartych – eurytopowych (grupa *1*) i stenotopowych (grupa *3*), znalazły się także gatunki stenotopowe terenów leśnych (grupa *2*) (Ryc. 23), gnieżdżące się ponad ziemią (hypergeiczne) (Tab. 8), polujące na muchówki (Diptera) i pająki (Araneae) (Tab. 9). W sposób istotny z podklasterem Y_2 zwiazane były trzy gatunki z grupy *2*:

1. Polujący na muchówki *Crossocerus dimidiatus*, gatunek hypergeiczny, gnieżdżący się w szczelinach w zmurszałym drewnie, w ścianach glinianych, ale mogący również zajmować istniejące szczeliny w ziemi (endogeiczny, choć nie wykopujący gniazda) (Blösch 2000, Dylewska i Wiśniowski 2003). Preferuje on

brzegi lasów i polany (Blösch 2000), w Ojcowskim PN był podawany ze skraju grądu (Dylewska i Wiśniowski 2003);
oraz karmiące larwy pająkami (Tab. 9) gatunki z rodzaju *Trypoxylon*:

2. *Trypoxylon fronticorne* – związany z ciepłymi i suchymi brzegami lasów i polanami oraz osłoniętymi od wiatru ciepłymi brzegami trzcinowisk (Jacobs i Oehlke 1990, Blösch 2000). W Polsce notowany na wydmie, murawach napiaskowych (Wiśniowski i Szczepko 2004), w olsie, na trzcinowisku oraz na torfowisku wysokim (Wiśniowski dane niepublikowane). Zakłada gniazda w pędach malin *Rubus idaeus*, rzadziej w wyroślach trzciny powodowanych przez muchówki z rodzaju *Lipara* (Jacobs i Oehlke 1990, Blösch 2000);

3. *Trypoxylon minus* – podawany z bardzo zróżnicowanych siedlisk i zbiorowsk roślinnych, zarówno suchych, jak i wilgotnych, takich jak obrzeża lasów, parki, zagajniki, ogrody, siedliska kserotermiczne, zbiorowiska ziołoroślowe i pastwiska (Blösch 2000, Dylewska i Wiśniowski 2003, Wiśniowski dane niepublikowane). Gnieździ się w szczelinach nadziemnych (np. w drewnie) (Schmid-Egger i in. 1995), w pędach malin i jeżyn (Windschnurer 1997, Wiśniowski dane niepublikowane), w wyroślach *Andricus kollari* na dębie szypułkowym (Wiśniowski dane niepublikowane). Według Wiśniowskiego (dane niepublikowane), jest to najbardziej plastyczny pod względem wymagań gatunek z rodzaju *Trypoxylon*. Wedlug Blöscha (2000), ma zbliżone wymagania ekologiczne do *T. figulus*, natomiast Windschnurer (1997) określa go jako gatunek synantropijny (niem. *Kulturfolger*).

Gatunki z grupy *2* (zaklasyfikowane *a priori* do grupy stenotopowych leśnych), które odznaczały się w podklasterze Y_2 wysoką frekwencją w próbach (*Crossocerus dimidiatus*, *Trypoxylon fronticorne*, *T. minus*), można zatem na podstawie niniejszych badań określić raczej jako gatunki eurytopowe albo ciepłolubne gatunki leśne, związane z obrzeżami lasów. Skupione w podklasterze Y_2 próby pochodzą właśnie z takich stanowisk, głównie starszych odłogów, przekształcających się w murawy napiaskowe, otoczone lasem sosnowym, borem mieszanym lub zarastane przez drzewostan sosnowy. Otoczenie skupionych w Y_2 odłogów również może mieć wpływ na pojawienie się, jako charakterystycznych w tym podklasterze, obok typowych gatunków siedlisk otwartych, także gatunków stenotopowych terenów leśnych z grupy *2*. Takie zjawisko zaobserwowali także Szczepko i Kowalczyk (2001b) i Szczepko i in. (2012). Pozostałe gatunki z grupy *2* z istotnym wskaźnikiem IndVal związane są z podklasterem X_2 (Ryc. 23; Tab. 7), skupiającym próby z odłogów położonych na wilgotnych glebach, o niskiej heterogeniczności otoczenia i bardzo niskiej dostępności wolnej powierzchni (0-25%). Dla tego podklasteru charakterystyczne są wyłącznie gatunki stenotopowe leśne (grupa *2*) (Ryc. 23), polujące na pająki (Araneae) (Tab. 9) – *Trypoxylon deceptorium* i *T. figulus* (Tab. 9). Ponadto ostatni z wymienionych gatunków występował tylko w próbach w tym podklasterze. *Trypoxylon deceptorium* został wykazany w obecnych badaniach jako nowy gatunek dla Kampinoskiego PN i Niziny Mazowieckiej. Biologia tego gatunku nie jest dokładnie

znana (Blösch 2000). Według Blöscha (2000), preferuje on cieplejsze siedliska, natomiast według Macka i in. (2010) jest liczny na terenach podmokłych. W Polsce był notowany w takich siedliskach, jak miedze, ugory, bory mieszane, łąki, słomiane strzechy drewnianych budynków, trzcinowiska (Dylewska i Wiśniowski 2003, Wiśniowski dane niepublikowane). Gnieździ się w łodygach roślin (Schmid-Egger i in. 1995), przeważnie trzciny (Blösch 2000, Macek i in. 2010), oraz w opuszczonych galasach muchówek z rodzaju *Lipara* (Blösch 2000). Obecne badania na odłogach potwierdzają spostrzeżenia Macka i in. (2010), z których wynika, że gatunek ten preferuje siedliska wilgotne, takie jak położone na glebach hydrogenicznych odłogi w różnym wieku, z dostępnymi odpowiednimi do zakładania gniazd pędami roślin, w tym również trzcin, rosnących na obrzeżach odłogów skupionych w podklasterze X_2.

Drugim gatunkiem z wysoce istotnym IndVal w podklasterze X_2 był *Trypoxylon figulus*, podawany z bardzo wielu różnych siedlisk i zbiorowisk roślinnych (Macek i in. 2010), zarówno suchych, jak i wilgotnych (Blösch 2000). Windschnurer (1997) określa go jako eurytopowy gatunek siedlisk otwartych, tolerujący wilgotne otoczenie. Gatunek ten notowany był:

– w borach, ekotonach, zbiorowiskach kserotermicznych, na nasłonecznionych ścianach lessowych i konstrukcjach gliniano-słomianych (Dylewska i Wiśniowski 2003, Wiśniowski dane niepublikowane);

– na murawie napiaskowej i wydmie (Szczepko i Kowalczyk 2001b);

– na drewnianych budynkach (Blösch 2000, Szczepko i Kowalczyk 2001b, Kowalczyk i in. 2002, Wiśniowski dane niepublikowane);

– w siedliskach rolniczych (Skibińska 1982), z towarzyszącymi im lasami (Schüepp i in. 2011), w których był najliczniej notowanym gatunkiem w pułapkach gniazdowych (Schüepp i in. 2011).

Jako miejsca gniazdowania tego gatunku podawane są puste gałązki drzew i krzewów, drewno (Lomhold 1975, Windschnurer 1997, Macek i in. 2010), łodygi roślin zielnych (Skibińska 1982), pędy jeżyn i bzu, opuszczone gniazda innych żądłówek w ścianach lessowych (Blösch 2000) oraz galasy (Macek i in. 2010). Jednakże przynajmniej część danych dotyczących ekologii *Trypoxylon figulus* może być wątpliwa. Pomimo wydzielenia przez Beaumonta w 1964 roku (Beaumont 1964) z gatunku *Trypoxylon figulus* jeszcze dwóch odrębnych gatunków – *T. minus* i *T. medium*, aż do ukazania się w 1984 roku pracy Puławskiego (Puławski 1984) te trzy gatunki nie były od siebie odróżniane, a dane dotyczące rozmieszczenia i biologii były podawane dla gatunku zbiorowego *T. figulus*. Również w polskim kluczu do oznaczania grzebaczowatych (Noskiewicz i Puławski 1960) widnieje tylko gatunek *T. figulus*. Ponadto część prac ukazujących się już po 1984 roku, zarówno faunistycznych, jak i ekologicznych, nadal traktowała *T. minus*, *T. medium* i *T. figulus* jako jeden gatunek (dotyczy to m.in. polskich opracowań grzebaczowatych autorstwa Skibińskiej i Kowalczyka, jak również prac z Kampinoskiego PN – Szczepko i Kowalczyk 2001b, Kowalczyk

i in. 2002). W obecnych badaniach w Kampinoskim PN *Trypoxylon minus* był istotnie związany z bardzo ciepłymi odłogami zarastającymi sosną, skupionymi w podklasterze Y_2, położonymi na suchych (autogenicznych) glebach, otoczonych przez las mieszany lub sosnowy. Natomiast *Trypoxylon figulus* był notowany na odłogach położonych na wilgotnych (hydrogenicznych) glebach (z istotnym wskaźnikiem IndVal w podklasterze X_2, wyłącznie w próbach tego podklasteru) (Ryc. 23; Tab. 7).

Różnice w preferencjach gatunków z tej samej grupy siedliskowej (grupa *2*), należących do tego samego rodzaju (*Trypoxylon*), w stosunku do tak różnych siedliskowo odłogów, jak te skupione w podklasterze X_2 i Y_2, wynikają prawdopodobnie z różnic w biologii gatunków, np. z różnych preferencji troficznych lub preferencji gniazdowania. Pomocne w identyfikacji gatunków grzebaczowatych, szczególnie w przypadku ich znacznego podobieństwa morfologicznego, mogą być kryteria siedliskowe (typ gleby, dostępność wolnej powierzchni) (Kurczewski 1999, Srba i Heneberg 2012) lub różnice w sposobie gniazdowania (w tym konstrukcji gniazda i miejsca składania jaja), w rozmiarach i preferencjach siedliskowych ofiar, w sposobie ich łowienia i transportu (Blackledge i Pickett 2000, O'Neill 2001, Zolda i Holzinger 2002, Evans i O'Neill 2007, Polidori 2011). Z badań prowadzonych w Brazylii, dotyczących preferencji troficznych gatunków z rodzaju *Trypoxylon* (Camillo i Brescovit 1999, 2000), wynika, że niektóre gatunki (grupa *albitarse* i grupa *nitidum*) polują głównie na pająki sieciowe (Araneidae), podczas gdy inne (grupa *spinosum* i grupa *superbum*) na pająki aktywnie polujące (Thomisidae i Salticidae). Schüepp i in. (2011) wykazali, że wśród ofiar *Trypoxylon figulus* dominują gatunki pająków budujące sieci (Araneidae) wymagajace podpory z roślinności (Olszak i in. 1992), chętnie zasiedlajace różnego typu uprawy, ogrody i zadrzewienia (Łuczak 1979, Thomas i Jepson 1997, Schmidt i Tscharntke 2005). Być może również ofiarami *Trypoxylon deceptorium* są pająki budujące sieci lub polujące na roślinach, natomiast *T. fronticorne* i *T. minus* polują głównie na aktywne pająki naziemne. *Trypoxylon figulus* i *T. deceptorium* osiągnęły najwyższą wartość wskaźnika IndVal w podklasterze X_2 (Ryc. 23; Tab. 7), w którym zanotowano zarówno najwyższą liczbę gatunków roślin kwiatowych, jak i największe pokrycie podłoża roślinnością (Ryc. 11). Jakkolwiek preferencje gniazdowania gatunków z rodzaju *Trypoxylon* są do siebie zbliżone, co wynika z przytoczonych wyżej charakterystyk gatunków, to – na przykład – gnieżdżący się w pułapkach gniazdowych *T. figulus* zajmował otwory o większej średnicy niż *T. minus* (Budrienė i in. 2004). Brak jest jednak dokładnych danych dotyczących biologii tych gatunków.

Ponadto z podklasterami Y_1 i Y_2 związane były, choć nieistotnie, gatunki z grupy *2* (gatunki stenotopowe terenów leśnych) (Ryc. 23; Tab. 8); z klasterem Y (Tab. 7) związany był *Ectemnius continuus*, polujący na muchówki (Tab. 9), hypergeiczny (Tab. 8), gnieżdżący się w martwym drewnie, w stosach drewna, suchych gałązkach (Dylewska i Wiśniowski 2003). Podawany był on z siedlisk

zarówno suchych, jak i wilgotnych: z brzegów lasów, polan, wydm nadmorskich (Blösch 2000), zbiorowisk łąkowych, pastwiskowych i ziołoroślowych, z borów mieszanych, grądów (Dylewska i Wiśniowski 2003), muraw kserotermicznych i zarośli (Kowalczyk 1990). W Kampinoskim PN najliczniej występował w siedliskach otwartych (Szczepko i Kowalczyk 2001b, Kowalczyk i in. 2002). Natomiast z podklasterm Y_2 nieistotnie związany był *Nysson spinosus* (Ryc. 23; Tab. 7), kleptopasożyt psammofilnych i eurytopowych gnieżdżących się w ziemi gatunków grzebaczowatych z rodzaju *Gorytes* (*G. quadrifasiactus* i *G. quinquecinctus*) i *Argogorytes* (*A. mystaceus*) (Beaumont 1964, Blösch 2000). Gatunek ten preferuje nasłonecznione brzegi lasów (Blösch 2000), notowany był na miedzach śródpolnych i ugorach, w buczynie karpackiej, zbiorowiskach ekotonowych, łąkowych, pastwiskowych, ziołoroślowych, kserotermicznych, na skarpach i obrywach (Dylewska i Wiśniowski 2003). Natomiast dla żadnego gatunku gospodarzy tego kleptopasożyta nie odnotowano istotnego związku z podklasterem Y_2. Prawdopodobnie wynika to z dynamiki populacji gatunków grzebaczowatych, na którą wpływ mają oprócz czynników abiotycznych również czynniki biotyczne. W badaniach Shlyakhtenoka i Agunovicha (2001) krzywe wieloletnie dynamiki występowania kleptopasożyta *Nysson spinosus* i jego żywiciela *Argogorytes mystaceus* były synchronicznie odwrotne. W latach, w których notowano wysoką liczebność gatunku pasożyta, liczebność gatunku żywiciela była niska. Takie zmiany wielkości populacji u tych gatunków można wyjaśniać poprzez zależność gospodarz-pasożyt (Krebs 1996, Vázquez i in. 2007, Polidori i in. 2010).

5.2.3. Odłogi i ochrona różnorodności biologicznej

Jeszcze do niedawna wartość odłogów w ochronie przyrody oceniano wedle kryterium ich wieku odłogowania – przypisując przede wszystkim odłogom starszym duże znaczenie w ochronie owadów, zarówno zapylających, jak i drapieżnych (Corbet 1995, Buskirk i Willi 2004). Jednak w ostatniej dekadzie pojawiły się prace wskazujące, że ważne dla utrzymania bogactwa gatunkowego bezkręgowców są również młodsze siedliska odłogowe (Small i in. 2002, Firbank i in. 2003). Steffan-Dewenter i Tscharntke (1997, 2001) wykazali, że młodsze odłogi – a konkretnie odłogi z sukcesją zachodzącą w sposób naturalny – charakteryzują się występowaniem bogatych zgrupowań pszczołowatych i motyli, w tym wielu gatunków rzadkich i zagrożonych.

W przypadku niniejszych badań odłogów Kampinoskiego PN cechami siedlisk odłogowych, które wpływały na bogactwo gatunkowe grzebaczowatych i miały decydujące znaczenie dla występowania gatunków cennych (zagrożonych i rzadkich), były: wilgotność gleby, pokrycie powierzchni roślinnością i heterogeniczność otoczenia. Wysokie wartości liczby i liczebności gatunków, w tym zagrożonych i rzadkich grzebaczowatych, zanotowano w tych podklasterach (Ryc. 12,

13), które skupiały próby z suchych i przesuszonych gleb, o dużej dostępności wolnej, niepokrytej roślinnością powierzchni (podklastery Y_1 i Y_2) (Ryc. 11). Wiek odłogu nie miał istotnego znaczenia dla liczby gatunków grzebaczowatych, w tym tych o wysokim walorze faunistycznym (Ryc. 11). Dla przykładu – bogaty w gatunki rzadkie i zagrożone był zarówno odłóg 10-letni ($12a10_{03}$), jak i 2-letni ($06s02_{03}$) – pierwszy położony na glebie autogenicznej, drugi na przesuszonej glebie semihydrogenicznej (Ryc. 10). Z kolei odłogi: 10-letni ($04h10_{04}$) oraz 2-letni ($01h02_{05}$), ale położone na glebach hydrogenicznych (mokrych i wilgotnych) (Ryc. 10), były ubogie pod względem liczby i liczebności gatunków cennych. Wartości liczby i liczebności gatunków grzebaczowatych zagrożonych i rzadkich (Ryc. 13) są pochodną przede wszystkim liczby i liczebności gatunków stenotopowych terenów otwartych oraz gatunków endogeicznych w poszczególnych podklasterach (Ryc. 14, 16). Większość gatunków rzadkich w Polsce lub umieszczonych na czerwonej liście to gatunki o takich właśnie wymaganiach siedliskowych – psammofilne i ciepłolubne (Głowaciński 2002, Bogdanowicz i in. 2004).

Wysoka, wykazana w niniejszych badaniach, liczba i liczebność gatunków grzebaczowatych, w tym gatunków rzadkich i zagrożonych, podkreśla znaczenie dla tej grupy owadów siedlisk otwartych i jednocześnie potwierdza koncepcję, wedle której każdy typ siedliska (również pochodzenia antropogenicznego) zwiększa dostęp do potencjalnych źródeł pokarmu i gniazdowania oraz schronień i miejsc zimowania (Bennett i in. 2006, Heneberg i in. 2012, Szczepko i in. 2012, 2013). Według Pawlikowskiego (1991), w przypadku przekształceń antropogenicznych, obok procesów niszczenia i degradacji naturalnych fitocenoz, zachodzą również procesy pozytywne, takie jak zwiększenie mozaikowatości i różnorodności środowisk lub powstawanie nowych siedlisk dla żądłówek. Wiele gatunków roślin i zwierząt związanych z siedliskami otwartymi było przez wiele stuleci obecnych na danym terenie dzięki ekstensywnemu rolnictwu i związanym z nim zabiegom: wykaszania, wypasu oraz upraw. Umiarkowana „ingerencja" człowieka w siedliskach otwartych, takich jak odłogowane pola, łąki, zbiorowiska murawowe, ma dla przetrwania tych gatunków znaczenie kluczowe (Tscharntke i Greiler 1995, Banaszak i in. 1998, Kleijn i Baldi 2005).

Od momentu utworzenia Kampinoskiego Parku Narodowego tereny porolne są zalesiane bądź pozostawiane do sukcesji naturalnej albo sterowanej (Solon 2003a, Matysiak 2007). W wyniku tych zmian zmniejsza się stopniowo powierzchnia siedlisk otwartych, takich jak wydmy, murawy napiaskowe, łąki lub odłogi (Rozbicki i in. 2004), co w efekcie może doprowadzić do spadku różnorodności biologicznej tych terenów. Aby zapobiec zubożeniu fauny grzebaczowatych, należałoby podjąć na terenie KPN zabiegi czynnej ochrony ich siedlisk, np. odłogów.

Do takich zabiegów należą m.in.:

– wstrzymanie lub ograniczenie zalesień na odłogach, na nielicznych pozostałych obszarach wydmowych oraz na murawach psammofilnych;

– niedopuszczenie do przekształcenia się terenów otwartych w zbiorowiska leśne, poprzez ich odsłanianie i prześwietlanie. Powrót do koszenia odłogów połąkowych powoduje wzrost różnorodności florystycznej oraz produkcyjności łąk (Nadolna 2009). Pozostawianie wolnego (słabo pokrytego roślinnością) gruntu umożliwia gniazdowanie żądłówek endogeicznych (Gregory i Wright 2005);

– odtwarzanie środowisk otwartych, poprzez usuwanie nalotu i podrostu gatunków drzewiastych.

Niektóre z tych zabiegów są stosowane obecnie w innych parkach narodowych w Polsce, np. w Wigierskim (Krzysztofiak 2002) i Ojcowskim (Wiśniowski 2005). W Kampinoskim PN ochrona terenów wiejskich realizowana jest na obszarach czterech stref ochrony krajobrazowej o łącznej powierzchni 2916 ha, co stanowi 7,6% areału Parku (Michalska-Hejduk i Bomanowska 2009), i polega na ochronie stabilizującej, czyli koszeniu łąk co 2-3 lata oraz na ochronie renaturalizacyjnej – usuwaniu krzewów, a następnie w kolejnych latach koszeniu (Michalska-Hejduk i Kopeć 2009, 2012). Zabiegi ochrony czynnej na terenie KPN ograniczają się obecnie do siedlisk położonych w obrębie południowego pasa bagiennego Parku (Michalska-Hejduk i Kopeć 2012). Podjęcie takich zabiegów na odłogach położonych na pasach wydmowych przyczyniłoby się niewątpliwie do zachowania stanowisk wielu gatunków grzebaczowatych cennych w skali kraju i Europy.

Odłogi na suchych, piaszczystych i ciepłych glebach, przekształcające się w murawy napiaskowe, stanowią naturalne ostoje grzebaczowatych (oraz innych żądłówek) i między innymi z tego względu zasługują na objęcie ich np. ochroną rezerwatową. Faliński (1986a, b), mając na uwadze zarówno wartość przyrodniczą nieużytków porolnych, jak i ich funkcję jako „poligonu badań naukowych", postulował objęcie takich terenów ochroną w formie rezerwatu przyrody, o statusie eksperymentalnym. Namura-Ochalska (2004) sugeruje potrzebę objęcia najlepiej zachowanych muraw szczotlichowych ochroną w formie użytku ekologicznego z zakazem ich zalesiania i stosowaniem czynnej ochrony – hamowaniem naturalnej sukcesji roślinności (systematycznym usuwaniem siewek i podrostu sosny).

6. PODSUMOWANIE

1. Odłogi w Kampinoskim Parku Narodowym są dla Spheciformes siedliskiem atrakcyjnym: stwierdzono na nich 82 gatunki (tj. 36% gatunków znanych z Polski) należące do 29 (z 49 notowanych w Polsce) rodzajów.

2. Odłogi są dla grzebaczowatych siedliskiem ostojowym: wykazano na nich 18 gatunków nowych dla Kampinoskiego PN, 6 gatunków nowych dla Niziny Mazowieckiej (*Gorytes albidulus*, *Oxybelus variegatus*, *Tachysphex unicolor*, *Trypoxylon deceptorium*, *T. medium*, *T. minus*) oraz 1 gatunek nowy dla Polski (*Trypoxylon fronticorne*). Liczba gatunków Spheciformes znanych z Parku wzrosła obecnie do 136 (obejmuje 60% fauny Polski), z Niziny Mazowieckiej – do 178 (80% fauny Polski), zaś z Polski – do 225 gatunków.

3. O walorach faunistycznych odłogów świadczy fakt, że ponad połowę stwierdzonych w trakcie badań gatunków stanowią grzebaczowate cenne z punktu widzenia różnorodności biologicznej – 24 gatunki rzadko wykazywane z terenu Polski i 16 gatunków znajdujących się na czerwonej liście zwierząt zagrożonych.

4. Analiza rzadkości gatunków wskazuje, że większość stwierdzonych w toku badań grzebaczowatych zagrożonych lub rzadko występujących w Polsce jest sporadycznie notowana również na badanych odłogach, jednak trzy spośród wykazanych gatunków dominują w badanym zgrupowaniu, zaś sześć z nich to gatunki liczne i o wysokiej stałości występowania. Świadczy to o tym, że siedliska odłogowe są istotne dla funkcjonowania gatunków rzadkich i wyspecjalizowanych.

5. Na odłogach badanych w KPN dominują gatunki związane z terenami otwartymi – zarówno gatunki eurytopowe, jak i ciepłolubne gatunki stenotopowe, gnieżdżące się w ziemi (endogeiczne), z rodzajów *Tachysphex*, *Cerceris* i *Gorytes*.

6. Grzebaczowate stwierdzone na odłogach porolnych w KPN polują na owady z siedmiu rzędów oraz na pająki. Różnorodność wymagań siedliskowych potencjalnych ofiar wskazuje na duże zróżnicowanie abiotyczne i biotyczne badanych odłogów.

7. Większość gatunków grzebaczowatych stwierdzonych na odłogach KPN charakteryzuje się szerokim zasięgiem geograficznym – głównie palearktycznym, zachodniopalearktycznym oraz europejskim. Na szczególną uwagę w badanym zgrupowaniu zasługują gatunki o zasięgach południowych (*Oxybelus victor* i *Cerceris interrupta*), znane z bardzo niewielu stanowisk w Polsce.

8. Stwierdzone między poszczególnymi sezonami wegetacyjnymi różnice w całkowitej zanotowanej liczbie i liczebności gatunków wynikają przede wszystkim z różnic siedliskowych pomiędzy badanymi odłogami. Grzebaczowate notowano później w tych sezonach, w których badania prowadzono na odłogach położonych na glebach suchych (autogenicznych), o charakterystyce muraw napiaskowych.

9. Maksimum liczby gatunków i liczebności całkowitej grzebaczowatych na odłogach przypada na drugą połowę lipca; w poszczególnych sezonach wartości maksymalne liczby gatunków i liczebności całkowitej są pochodną dynamiki grup siedliskowych i gniazdowych.

10. Wpływ na termin rozpoczęcia i zakończenia aktywności gatunków grzebaczowatych mają m.in. warunki pogodowe: temperatura powietrza oraz wielkość opadów. Intensywne opady deszczu i niska temperatura wpływają na skrócenie okresu lotów grzebaczowatych.

11. Poszczególne grupy siedliskowe oraz gildie gniazdowe grzebaczowatych reagują odmiennie na warunki atmosferyczne. Na obfite opady i wynikającą z nich wysoką wilgotność gleby szczególnie wrażliwe są gatunki stenotopowe terenów otwartych oraz gatunki gnieżdżące się w ziemi (endogeiczne).

12. Bogactwo gatunkowe, liczebność całkowita grzebaczowatych oraz struktura ich zespołów są warunkowane: a) typem gleby (jej wilgotnością) i dostępnością wolnej powierzchni, wpływającymi na dostępność miejsc gniazdowania dla gatunków gnieżdżących się w ziemi (endogeicznych), eurytopowych i stenotopowych terenów otwartych; b) heterogenicznością otoczenia (liczbą siedlisk towarzyszących), umożliwiającą dostęp do dodatkowych, zróżnicowanych źródeł pokarmu i miejsc gniazdowania, znajdujących się w zasięgu długości lotu owadów. Najwyższe wartości bogactwa gatunkowego i liczebności całkowitej oraz wskaźników różnorodności biologicznej *H'* i *C* zanotowano na odłogach charakteryzujących się: a) suchą (autogeniczną) glebą i dużą dostępnością do podłoża niepokrytego roślinnością; b) wysoką heterogenicznością otoczenia.

13. Wiek odłogu, jego faza sukcesji oraz liczba gatunków roślin kwiatowych nie miały istotnego wpływu na bogactwo gatunkowe, liczebność całkowitą i wartości wskaźników różnorodności grzebaczowatych.

14. Odłogi o różnych warunkach biotycznych i abiotycznych charakteryzują się różnymi zgrupowaniami grzebaczowatych. Gatunki stenotopowe i eurytopowe, związane z terenami otwartymi, oraz gatunki endogeiczne notowano przede wszystkim na odłogach położonych na glebach suchych i przesuszonych, z dużą dostępnością podłoża niepokrytego roślinnością, usytuowanych w heterogenicznym otoczeniu. Natomiast udział gatunków stenotopowych terenów leśnych oraz gatunków gnieżdżących się ponad ziemią (hypergeicznych) był najwyższy na odłogach położonych na glebach wilgotnych, o dużym pokryciu podłoża roślinnością i małej heterogeniczności otoczenia.

15. Nie stwierdzono zależności liczby, liczebności i udziału kleptopasożytów od warunków siedliskowych występujących na poszczególnych odłogach.

16. Wysokie wartości liczby oraz liczebności gatunków zagrożonych i rzadkich zanotowano na odłogach położonych na suchych i przesuszonych glebach o dużym dostępie do wolnej, niepokrytej roślinnością powierzchni i o wysokiej heterogeniczności otoczenia.

17. Średnia liczba generacji w roku (szybkość reprodukcji) oraz średnia długość ciała gatunku mają związek z charakterem zajmowanego siedliska. Liczba generacji istotnie maleje, podczas gdy długość ciała istotnie wzrasta (następuje przesunięcie w stronę doboru typu *K*) na odłogach charakteryzujących się suchą glebą i wysoką heterogenicznością otoczenia.

18. Liczba gatunków z istotnie najwyższym wskaźnikiem IndVal może stanowić wskaźnik jakości środowiska dla danej grupy zwierząt. Z odłogami położonymi na glebach suchych i przesuszonych, o wysokiej heterogeniczności otoczenia i dużej dostępności wolnej powierzchni istotnie związanych było 14 gatunków (z 16 gatunków) grzebaczowatych z istotnie najwyższym IndVal. Z odłogami położonymi na wilgotnych glebach (hydrogenicznych), o małej dostępności wolnej powierzchni i małej heterogeniczności otoczenia, istotnie związane były tylko 2 gatunki.

19. Za pomocą wskaźnika IndVal oraz związku gatunków grzebaczowatych z poszczególnymi regionami SOM dokonano w niniejszej pracy weryfikacji preferencji siedliskowych gatunków z danymi literaturowymi.

20. Wyniki niniejszych badań, potwierdzające teorię, zgodnie z którą różnorodność siedliskowa wpływa pozytywnie na różnorodność gatunkową zwierząt, mogą stanowić wskazówkę przy wyznaczaniu kierunków zarządzania Kampinoskim Parkiem Narodowym – zalesianie odłogów (siedlisk otwartych) bądź pozostawianie ich do sukcesji naturalnej albo sterowanej ogranicza heterogeniczność siedliskową i w efekcie doprowadza do spadku różnorodności biologicznej tych terenów.

BIBLIOGRAFIA

Adamczyk J.J. 2011. Applications of self-organizing map for patterning macrofungal diversity of xerothermic swards. Ecol. Res., **26**: 547-554.

Alhoniemi E., Himberg J., Parviainen J., Vesanto J. 1999. SOM Toolbox 2.0, a software library for Matlab 5 implementing the Self-Organizing Map algorithm [online]. http://www.cis.hut.fi/projects/somtoolbox/. Dostęp 1 maja 2012.

Allendorf T.D., Allendorf K. 2012. What every conservation biologist should know about human population. Conserv. Biol., **26**(6): 953-955.

Amarasekare P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. Ecol. Lett., **6**: 1109-1122.

Andrzejewska A. 2003. Klimat. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 41-68.

Andrzejewski R. 2003. Wprowadzenie. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 13-23.

Antropov A.V. 1991. O taksonomiceskom statusie *Trypoxylon attenuatum* Smith, 1851 i blizkich vidov rojuscich os (Hymenoptera, Sphecidae). Ent. Obozr., **70**: 672-695.

Avilés J.M., Parejo D. 2004. Farming practices and roller *Coracias garrulus* conservation in south--west Spain. Bird Conserv. Int., **14**: 173-181.

Ayres M.P., Scriber J.M. 1994. Local adaptations to regional climates in *Papilio canadensis* (Lepidoptera: Papilionidae). Ecol. Monogr., **64**: 465-482.

Banaszak J. 1983. Ecology of bees (Apoidea) of agricultural landscape. Pol. Ecol. Stud., **9**(4): 421-505.

Banaszak J. 1993. Ekologia pszczół. PWN, Warszawa.

Banaszak J., Kowalczyk J.K. 2007. Notes on bees (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes) of Central Poland. Fragm. Faun., **50**(1): 1-18.

Banaszak J., Michalik S., Fijał J., Kosior A. 1998. Wpływ sukcesji zbiorowisk nieleśnych na owady pszczołowate Apoidea rezerwatu leśno-stepowego Skołczanka. Prądnik. Prace Muz. Szafera, **11/12**: 223-250.

Banaszak J., Motyka E., Szczepko K. 2013. *Andrena florivaga* Eversmann, 1852 (Hymenoptera: Apoidea: Andrenidae) – a new bee species of the genus *Andrena* in Poland. J. Apic. Sci., **57**(1): 45-50.

Banaszak J., Plewka T. 1981. Apoidea (Hymenoptera) Kampinoskiego Parku Narodowego. Fragm. Faun., **25**: 435-452.

Bańbura M., Sulikowska-Drozd A., Kaliński A., Skwarska J., Wawrzyniak J., Kruk A., Zieliński P., Bańbura J. 2010. Egg size variation in Blue Tits *Cyanistes caeruleus* and Great Tits *Parus major* in relation to habitat differences in snail abundance. Acta Ornithol., **45**(2): 121-129.

Beaumont J. de 1964. Hymenoptera: Sphecidae. Insecta Helvetica, **3**: 1-168.

Begon M., Mortimer M., Thompson D.J. 1999. Ekologia populacji. Studium porównawcze zwierząt i roślin. PWN, Warszawa.

Bellmann H. 2010. Bienen, Wespen, Ameisen. Hautflügler Mitteleuropas. Franckh-Kosmos, Stuttgart.

Benedek P. 1969. A study on the Sphecoid (Hymenoptera) fauna of marshy meadows, its zoogeographical and ecological aspects. Opusc. Zool. Budapest, **9**(1): 77-86.

Bennett A.F., Radford J.Q., Haslem A. 2006. Properties of land mosaics: Implications for nature conservation in agricultural environments. Biol. Conserv., **133**: 250-264.

Benton T.G., Bryant D.M., Cole L., Crick H.Q.P. 2002. Linking agricultural practice to insect and bird populations: a historical study over three decades. J. Appl. Ecol., **39**: 673-687.

Berryman A.A. 2001. Functional web analysis: detecting the structure of population dynamics from multi-species time series. Basic Appl. Ecol., **2**: 311-321.

Bischoff H. 1925. Hymenoptera (Aculeata, Ichneumonidae, Chalastogastra). [w:] Stechow E. (red.) Beiträge zur Natur- und Kulturgeschichte Lithauens und angrenzender Gebiete. Abh. der math.-naturw. Abt. der Bayer. Akad. der Wiss., Suppl., **6/9**: 278-337.

Blackledge T.A., Pickett K.M. 2000. Predatory interactions between mud-dauber wasps (Hymenoptera, Sphecidae) and *Argiope* (Araneae, Araneidae) in captivity. J. Arachnol., **28**: 211-216.

Bleidorn C., Venne C. 2006. Zur aktuellen Ausbreitung der Grabwespe *Cerceris interrupta* (Panzer, 1799) (Hymenoptera, Aculeata, Sphecidae). Natur und Heimat. Floristische, faunistische und ökologische Berichte, **66**(3): 65-71.

Blösch M. 2000. Die Grabwespen Deutschlands. Lebensweise, Verhalten, Verbreitung. Tierw. Deutschlands, 71. Goecke & Evers, Keltern.

Boer P. Den 1990. The survival value of dispersal in terrestrial arthropods. Biol. Conserv., **54**: 175-192.

Bogdanowicz W., Chudzicka E., Pilipiuk I., Skibińska E. 2004. Fauna Polski. Charakterystyka i wykaz gatunków. Tom I. MiIZ PAN, Warszawa.

Bohart R.M., Menke A.S. 1976. Sphecid wasps of the world. A generic revision. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London.

Bonsall M.B., French D.R., Hassell M.P. 2002. Metapopulation structures affect persistence of predator-prey interactions. J. Anim. Ecol., **71**: 1075-1084.

Brischke C.G.A. 1862. Die Hymenopteren der Provinz Preussen. I. Fortsetzung. Schrift. physic--ökon. Ges. Königsberg, **2**: 97-118.

Brischke C.G.A. 1865. Die Hymenopteren der Provinz Preussen. III. Fortsetzung. Pimplarie. Schrift. physic-ökon. Ges. Königsberg, **5**: 177-212.

Brischke C.G.A. 1888. Hymenoptera aculeate der Provinzen West und Ostpreussen. Schrift. Naturf. Ges. Danzig, N.F., **7**: 85-107.

Brosse S., Giraudel J.L., Lek S. 2001. Utilization of non-supervised neural networks and principal component analysis to study fish assemblages. Ecol. Model., **146**: 159-166.

Brown V.K. 1984. Secondary succession. Insect-plant relationships. Bioscience, **34**: 170-176.

Brown V.K., Hyman P.S. 1986. Successional communities of plants and phytophagous Coleoptera. J. Ecol., **74**: 963-975.

Brown V.K., Southwood T.R.E. 1983. Trophic diversity, niche breadth and generation times of exopterygote insects in a secondary succession. Oecologia, **56**: 220-225.

Brown V.K., Southwood T.R.E. 1987. Secondary succession: patterns and strategies. [w:] Gray A.J., Crawley M.J., Edwards D.J. (red.) Colonization, succession and stability. Blackwell, Oxford: 315-337.

Budrienė A., Budrys E., Nevronytė Ž. 2004. Solitary Hymenoptera Aculeata inhabiting trap-nests in Lithuania: nesting cavity choice and niche overlap. Latv. Entomol., **41**: 19-31.

Buskirk J. Van, Willi Y. 2004. Enhancement of farmland biodiversity within set-aside land. Conserv. Biol., **18**(4): 987-994.

Camillo E., Brescovit A.D. 1999. Spiders (Araneae) captured by *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *lactitarse* (Hymenoptera: Sphecidae) in southeastern Brazil. Rev. Biol. Trop., **47**: 151-162.

Camillo E., Brescovit A.D. 2000. Spider prey (Araneae) of *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *rogenhoferi* (Hymenoptera: Sphecidae) in southeastern Brazil. Rev. Biol. Trop., **48**: 647-656.

Campbell J.W., Hanula J.L. 2007. Efficiency of Malaise traps and colored pan traps for collecting flower visiting insects from three forested ecosystems. J. Insect Conserv., **11**(4): 399-408.

Cane J.H. 1991. Soils of ground-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea): texture, moisture, cell depth, and climate. J. Kans. Entomol. Soc., **64**: 406-413.

Celary W. 1998. Hymenoptera Aculeata (excluding Formicoidea) of Babia Góra Mt. and adjacent area. Acta zool. crac., **41**: 207-225.

Céréghino R., Park Y.S. 2009. Review of the Self-Organizing Map (SOM) approach in water resources: Commentary. Environ. Modell. Softw., **24**: 945-947.

Céréghino R., Ruggiero A., Marty P., Angélibert S. 2008. Biodiversity and distribution patterns of freshwater invertebrates in farm ponds of a south-western French agricultural landscape. Hydrobiologia, **597**: 43-51.

Chamberlain D.E., Fuller R.J., Bunce R.G.H., Duckworth J.C., Schrubb M. 2000. Changes in the abundance of farmland birds in relation to the timing of agricultural intensification in England and Wales. J. Appl. Ecol., **37**: 771-788.

Chmielewski T.J. 2003. Plan ochrony Kampinoskiego Parku Narodowego – teoria i praktyka. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom II – Społeczeństwo, przestrzeń, ekonomia. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 303-330.

Cho H.S., Choi K.H., Lee S.D., Park Y.S. 2009. Characterizing habitat preference of Eurasian river otter (*Lutra lutra*) in streams using a self-organizing map. Limnology, **10**: 203-213.

Chon T.S., Kwak I.S., Park Y.S., Kim T.H., Kim Y. 2001. Patterning and short-term predictions of benthic macroinvertebrate community dynamics by using a recurrent artificial neutral network. Ecol. Model., **146**: 181-193.

Chudzicka E., Skibińska E., Pilipiuk I. 2003. Stopień poznania fauny Puszczy Kampinoskiej. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 483-498.

Cmoluch Z., Cmoluchowa A., Lechowski L., Łętowski J., Minda-Lechowska A., Stączek Z. 1990. Fauna owadów zespołu grądowego (*Tilio-Carpinetum*) w rezerwacie Bachus (Wyżyna Lubelska). Fragm. Faun., **33**(19): 337-347.

Corbara B., Carpenter J.M., Céréghino R., Leponce M., Gibernau M., Dejean A. 2009. Diversity and nest site selection of social wasps along Guianese forest edges: assessing the influence of arboreal ants. C. R. Biologies, **332**: 470-479.

Corbet S.A. 1995. Insects, plants and succession: advantages of long-term set-aside. Agricult. Ecosys. Environ., **53**: 201-217.

Corbet S.A., Fussell M., Ake R., Fraser A., Gunson C., Savage A., Smith, K. 1993. Temperature and the pollinating activity of social bees. Ecol. Entomol., **18**: 17-30.

Craig M.D., Hardy G.E.St.J., Fontaine J.B., Garkakalis M.J., Grigg A.H., Grant C.D., Fleming P.A., Hobbs R.J. 2012. Identifying unidirectional and dynamic habitat filters to faunal recolonisation in restored mine-pits. J. Appl. Ecol., **49**(4): 919-928.

Cresswell J.E., Osborne J.L., Goulson D. 2000. An economic model of the limits to foraging range in central place foragers with numerical solutions for bumblebees, Ecol. Entomol., **25**: 249-255.

Cruz-Sánchez M., Asís J.D., Gayubo S.F., Tormos J., Gonzáles J.A. 2011. The effect of wildfire on Speciformes wasp community structure: the importance of local habitat condition. J. Insect Conserv., **15**: 487-503.

Dahlbom A.G. 1843-1845. Hymenoptera europaea praecipue borealia, formis typicus nonnulis specierum generumque exoticorum aut extraneorum propter nexum systematicum associatis; per familias, genera, species et varietates disposita atque descripta. Tomus: *Sphex* in sensu Linneano, XLVI. Officina Lundbergiana, Lund.

Dalin P. 2011. Diapause induction and termination in a commonly univoltine leaf beetle (*Phratora vulgatissima*). Insect Sci., **18**: 443-450.

Danks H.V. 1999. Life cycles in polar arthropods – flexible or programmed? Eur. J. Entomol., **96**: 83-102.

Day M.C. 1991. Towards the conservation of aculeate Hymenoptera in Europe. Council of Europe. Nature and Environment Series, Strasbourg, **51**: 1-80.

DeFries R.S., Foley J.A., Asner G.P. 2004. Land-use choices: balancing human needs and ecosystem function. Frontiers Ecol. Environ., **2**: 249-257.

Delabie J.H.C., Céréghino R., Groc S., Dejean A., Gibernau M., Corbara B., Dejean An. 2009. Ants as biological indicators of Wayana Amerindian land use in French Guiana. C. R. Biologies, **332**: 673-684.

Desender K., Bosmans R. 1998. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) on set-aside fields in the Campine region and their importance for nature conservation in Flanders (Belgium). Biodivers. Conserv., **7**: 1485-1493.

Dittrich R. 1911. Verzeichnis der bisher in Schlesien aufgefundenen Hymenopteren. III. Rapacia. (Sphecidae, Pompilidae, Chrysididae, Sapygidae, Scoliidae, Mutillidae). Jahresh. Ver. schles. Insektenkde, Breslau, **4**: 15-34.

Dollfuss H. 1991. Bestimmungsschlüssel der Grabwespen Nord- und Zentraleuropas. (Hymenoptera, Sphecidae) mit speziellen Angaben zur Grabwespenfauna Österreichs. Stapfia, Linz, **24**: 1-247.

Domagała-Lipińska A. 1961. Rozmieszczenie Hymenoptera-Aculeata w środowiskach miododajnych w Dziekanowie Leśnym k. Warszawy. Ekol. Pol., A, **9**: 525-540.

Drogoszewski K. 1932. Wykaz żądłówek zebranych w Polsce środkowej. Pol. Pismo Entomol., **11**: 113-118.

Duelli P., Obrist M.K. 2003. Biodiversity indicators: the choice of values and measures. Agric. Ecosyst. Environ., **98**: 87-98.

Duelli P., Obrist M.K., Schmatz D.R. 1998. Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. Agric. Ecosyst. Environ., **74**: 33-64.

Dufrêne M., Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for flexible asymmetrical approach. Ecol. Monogr., **67**: 345-366.

Dunning J.B., Danielson B.J., Pulliam R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. Oikos, **65**(1): 169-175.

Dylewska M., Wiśniowski B. 2003. Żądłówki (Hymenoptera, Aculeata) Ojcowskiego Parku Narodowego. Ojcowski Park Narodowy, Ojców.

Ebeling A., Klein A.-M., Weisser W.W., Tscharntke T. 2012. Multitrophic effects of experimental changes in plant diversity on cavity-nesting bees, wasps, and their parasitoids. Oecologia, **169**: 453-465.

Eber S., Brandl R. 1996. Metapopulation dynamics of the tephritid fly *Urophora cardui*: an evaluation of incidencefunction model assumptions with field data. J. Anim. Ecol., **65**: 621-630.

Edwards R. 1997. Provisional atlas of the aculeate Hymenoptera of Britain and Ireland. Part 1. Bees, Wasps and Ants Recording Society, Biological Records Centre, Huntingdon.

Ejrnæs R., Hansen D.N., Aude E. 2003. Changing course of secondary succession in abandoned sandy fields. Biol. Conserv., **109**: 343-350.

ENCA 2008. Safeguarding environmental benefits of set-aside – The European Commission's Proposal on the CAP Health Check. Sustainable Landuse and Agriculture Interest Group, Brussels.

Esser J., Jakubzik A., Sonnenburg H., Woydak H. 2004. Artenlisten der Stechimmen Nordrhein-Westfalens. [w:] Landesanstalt für Ökologie, Bodenordnung und Forsten Nordrhein-Westfalen. Stechimmen in Nordrhein-Westfalen. Ökologie – Gefährdung – Schutz. LÖBF-Schriftenreihe, **20**: 255-270.

Evans H.E., O'Neill K.M. 2007. The sand wasps. Natural history and behavior. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London.

Evans H.E., West-Eberhard M.J. 1970. The wasps. The University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan.

Faliński J.B. 1986a. Sukcesja roślinności na nieużytkach porolnych jako przejaw dynamiki ekosystemu wyzwolonego spod długotrwałej presji antropogenicznej. Wiad. Bot., **30**(1): 25-50.

Faliński J.B. 1986b. Sukcesja roślinności na nieużytkach porolnych jako przejaw dynamiki ekosystemu wyzwolonego spod długotrwałej presji antropogenicznej. Część II: Doświadczenia własne i postulaty do badań nad sukcesją na nieużytkach porolnych. Wiad. Bot., **30**(2): 115-126.

Faliński J.B. 2001. Przewodnik do długoterminowych badań ekologicznych. PWN, Warszawa.

Fatzinger C.W., Dixon W.N. 1996. Degree-day models for predicting levels of attack by slash pine flower thrips (Thysanoptera: Phlaeothripidae) and the phenology of female strobilus development on slash pine. Environ. Entomol., **25**: 727-735.

Fauna Europaea 2011. Fauna Europaea version 2.4 [online]. http://www.faunaeur.org/. Dostęp 28 sierpnia 2012.

Feber R.E., Smith H., Macdonald D.W. 1996. The effects on butterfly abundance of the management of uncropped edges of arable fields. J. Appl. Ecol., **33**: 1191-1205.

Field R., Hawkins B.A., Cornell H.V., Currie D.J., Diniz-Filho J.A.F., Guégan J.F., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberdorff T., O'Brien E.O., Turner R.G. 2009. Spatial--species richness gradients across scales: a meta-analysis. J. Biogeogr., **36**: 132-147.

Firbank L.G., Smart S., Crabb J., Critchley C., Fowbert J., Fuller R., Gladders P., Green D., Henderson I., Hill M. 2003. Agronomic and ecological costs and benefits of set-aside in England. Agric. Ecosyst. Environ., **95**: 73-85.

Fischer M., Stöcklin J. 1997. Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950-1985. Conserv. Biol., **11**: 727-737.

Fry G.L.A. 1995. Landscape ecology of insect movement in arable ecosystems. [w:] Glen D.A., Greaves M.P., Anderson H.M. (red.) Ecology and integrated farming system. Wiley, Chichester: 177-202.

Garcia A. 1992. Conserving the species-rich meadows of Europe. Agric. Ecosyst. Environ, **40**: 219-232.

Gathmann A., Greiler H.J., Tscharntke T. 1994. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. Oecologia, **98**: 8-14.

Gathmann A., Tscharntke T. 2002. Foraging ranges of solitary bees. J. Anim. Ecol., **71**: 757-764.

Gauld I., Bolton B. 1996. The Hymenoptera. Oxford University Press. Oxford, New York, Tokyo.

Gayubo S.F., Gonzáles J.A., Asís J.D., Tormos J. 2005. Conservation of European environment: the Spheciformes wasp as biodiversity indicators (Hymenoptera: Apoidea: Ampulicidae, Sphecidae and Crabronidae). J. Nat. Hist., **39**: 2705-2714.

Głowaciński Z. 2002. Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce. IOP PAN, Kraków.

Głowaciński Z., Nowacki J. 2004. Polska czerwona księga zwierząt. Bezkręgowce. IOP PAN, Kraków.

Głowacki J. 1953. Przyczynek do znajomości błonkówek (Hymenoptera) okolic Warszawy. Fragm. Faun. Mus. zool. pol., **6**: 501-523.

Głowacki Z., Ferchmin M. 2003. Chronione, rzadkie i zagrożone gatunki roślin naczyniowych Kampinoskiego Parku Narodowego i jego otuliny. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 339-360.

Gonzáles J.A., Gayubo S.F., Asís J.D., Tormos J. 2009. Diversity and biogeografical significance of solitary wasps (Chrysididae, Eumeninae, and Spheciformes) at the Arribes del Duero National Park, Spain: their importance for insect diversity conservation in the Mediterranean Region. Environ. Entomol., **38**(3): 609-626.

Goodell K. 2003. Food availability affects *Osmia pumila* (Hymenoptera: Megachilidae) foraging, reproduction, and brood parasitism. Oecologia, **134**: 518-527.

Gravenhorst T. 1834. Bericht über die Beschäfitigungen der entomologischen Sektion. Übers. Arb. Schles. Ges. Vaterl. Cult., Breslau, **1834**: 79-79.

Greenleaf S. S., Williams N.M., Winfree R., Kremen C. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. Oecologia, **153**: 589-596.

Gregory S., Wright I. 2005. Creation of patches of bare ground to enhance the habitat of ground--nesting bees and wasps at Shotover Hill, Oxfordshire, England. Conserv. Evid., **2**: 139-141.

Greiler H.J., Vidal S., Tscharntke T. 1991. Abundance and species richness of Chalcidoidea (Hymenoptera) in fallows and cultivated fields (Malaise-trap samples). [w:] Proc. 4th ECEI/XIII. SIEEC, Gödöllo: 299-302.

Groc S., Delabie J.H.C., Céréghino R., Orivel J., Jaladeau F., Grangier J., Mariano C.S.F., Dejean A. 2007. Ant species diversity in the „Grands Causses" (Aveyron, France): In search of sampling methods adapted to temperate climates. C. R. Biologies, **330**: 913-922.

Grundel R., Frohnapple K.J., Jean R.P., Pavlovic N.B. 2011. Effectiveness of bowl trapping and netting for inventory of a bee community. Environ. Entomol., **40**(2): 374-380.

Guédot C., Bosch J., Kemp W.P. 2009. Relationship between body size and homing ability in the genus *Osmia* (Hymenoptera; Megachilidae). Ecol. Entomol., **34**: 158-161.

Guichard K.M. 1993. European *Oxybelus* with a note on *Oxybelus dusmeti* Perez, 1966 (Hymenoptera, Sphecidae). Entomofauna, **14**(33): 529-536.

Guillemain M., Loreau M., Daufresne T. 1997. Relationships between the regional distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) and the abundance of their potential prey. Acta Oecol., **18**(4): 465-483.

Gulmahamad H. 1997. Super sleuth. Pest Contr. Technol., **25**: 44-50.

Hanski I. 1998. Metapopulation dynamics. Nature, **396**: 41-49.

Hanski I., Ovaskainen O. 2000. The metapopulation capacity of a fragmented landscape. Nature, **404**: 755-758.

Harrison S., Bruna E. 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? Ecography, **22**: 225-232.

Harrop S. 2007. Traditional agricultural landscapes as protected areas in international law and policy. Agric. Ecosys. Environ., **121**: 296-307.

Haynes K.J., Cronin J.T. 2003. Matrix composition affects the spatial ecology of a prairie planthopper. Ecology, **84**(11): 2856-2866.

Heneberg P., Bogusch P., Řehounek J. 2012. Sandpits provide critical refuge for bees and wasps (Hymenoptera: Apocrita). J. Insect Conserv., doi 10.1007/s10841-012-9529-5.

Hirsch M., Wolters V. 2003. Response of Aculeate Hymenoptera to spatial features of an agricultural landscape. J. Nat. Conserv., **11**:179-185.

Holt R.D. 1996. Temporal and spatial aspects of food web structure and dynamics. [w:] Polis E.A., Winemiller K.O. (red.) Food webs: integration of patterns & dynamics. Chapman and Hall, New York: 313-323.

Holt R.D. 1997. From metapopulation dynamics to community structure: some consequences of spatial heterogeneity. [w:] Hanski I.A., Gilpin M.E. (red.) Metapopulation biology: ecology, genetics and evolution. Academic Press, San Diego: 149-165.

Holyoak M., Leibold M.A., Holt R.D. 2005. Metacommunities, spatial dynamics and ecological communities. University Chicago Press, Chicago.

Holzschuh A., Steffan-Dewenter I., Tscharntke T. 2009. Grass strip corridors in agricultural landscapes enhance nest-site colonization by solitary wasps. Ecol. Appl., **19**(1): 123-132.

Horner-Devine M.C., Daily G.C., Ehrlich P.R., Boggs C.L. 2003. Countryside biogeography of tropical butterflies. Conserv. Biol., **17**: 168-177.

Hulbert S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecol. Monogr., **54**(2): 187-211.

Huston M.A. 1999. Local processes and regional pattern: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. Oikos, **86**: 393-401.

Jacobs H.J., Oehlke J. 1990. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Hymenoptera: Sphecidae. 1. Nachtrag. Beitr. Ent., **40**: 121-229.

Jäger E.J. 2007. Rothmaler – Exkursionsflora von Deutschland. Band 3. Gefäßspflanzen: Atlasband. Elsevier Spektrum Akad. Verlag, München.

Jonsen I.D., Bourchier R.S., Roland J. 2001. The influence of matrix habitat on *Aphthona* flea beetle immigration to leafy spurge patches. Oecologia, **127**: 287-294.

Kangur K., Park Y.S., Kangur A., Kangur P., Lek S. 2007. Patterning long-term changes of fish community in large shallow Lake Peipsi. Ecol. Model., **203**: 34-44.

Kareiva P. 1990. Population dynamics in spatially complex environments: theory and data. Philos. Trans. R. Soc. B, **330**: 175-190.

Karsai I. 1989. Factors affecting diurnal activities of solitary wasps (Hymenoptera: Sphecidae and Pompilidae). Entomol. Gener., **14**(3/4): 223-232.

Kasprzak K., Niedbała W. 1981. Wskaźniki biocenotyczne stosowane przy porządkowaniu i analizie danych w badaniach ilościowych. [w:] Górny M., Grüm L. (red.) Metody stosowane w zoologii gleby. PWN, Warszawa: 397-416.

Kati V., Zografou K., Tzirkalli E., Chitos T., Willemse L. 2012. Butterfly and grasshopper diversity patterns in humid Mediterranean grasslands: the roles of disturbance and environmental factors. J. Insect. Conserv., **16**(6): 807-818.

Kazimierski B., Sikorska-Maykowska M., Pilichowska-Kazimierska E. 2003. Wody. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 135-212.

Key R. 2000. Bare ground and the conservation of invertebrates. British Wildlife, **11**: 183-191.

Kirby P. 1992. Habitat management for invertebrates: a practical handbook. Royal Society for the Protection of Birds, Sandy.

Kleijn D., Baldi A. 2005. Effect of set-aside land on farmland biodiversity: Comments on Van Buskirk and Willi. Conserv. Biol., **19**(3): 963-966.

Klein A.M., Steffan-Dewenter I., Tscharntke T. 2004. Foraging trip duration and density of megachilid bees, eumenid wasps and pompilid wasps in tropical agroforestry systems. J. Anim. Ecol., **73**: 517-525.

Kloss M. 2003a. Zbiorowiska leśne i zaroślowe. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 285-313.

Kloss M. 2003b. Zbiorowiska szuwarowe i torfowiskowe. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 315-337.

Knappová J., Hemrová L., Münzbergowa Z. 2012. Colonization of central European abandoned fields by dry grassland species depends on the species richness of the source habitats: a new approach for measuring habitat isolation. Landscape Ecol., **27**: 97-108.

Kohonen T. 1982. Self-organized formation of topologically correct feature maps. Biol. Cybern., **63**: 59-69.

Kohonen T. 2001. Self-Organizing Maps. Springer, Heidelberg.

Kondracki J. 1994. Geografia Polski. Mazoregiony fizycznogeograficzne. PWN, Warszawa.

Konecka-Betley K. 2003. Gleby. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 97-133.

Kotowska J. 2003. Zbiorowiska roślinne terenów wiejskich i gruntów porolnych. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 361-393.

Kowalczyk J.K. 1988a. Żądłówki (Aculeata, Hymenoptera) Wyżyny Łódzkiej. Część I – okolice Rogowa (woj. skierniewickie). Acta Univ. Lodz., Folia zool. anthr., **6**: 39-55.

Kowalczyk J.K. 1988b. Żądłówki (Aculeata, Hymenoptera) Wyżyny Łódzkiej. Część II – okolice Łodzi. Acta Univ. Lodz., Folia Zool. anthr., **6**: 57-71.

Kowalczyk J.K. 1990. Wybrane rodziny żądłówek (Hymenoptera, Aculeata) Świętokrzyskiego Parku Narodowego. Fragm. Faun., **33**: 285-306.

Kowalczyk J.K. 1991a. Materiały do znajomości żądłówek (Hymenoptera, Aculeata) Łodzi. Acta Univ. Lodz., Folia zool. anthr., **7**: 67-114.

Kowalczyk J.K. 1991b. Materiały do znajomości żądłówek Puszczy Augustowskiej. Acta Univ. Lodz., Folia zool. anthr., **7**: 115-129.

Kowalczyk J.K. 1994. Żądłówki Lasu Łagiewniki w Łodzi. Acta Univ. Lodz., Acta zool., **2**: 65-91.

Kowalczyk J.K. 2002. Bezkręgowce. [w:] Jakubowska-Gabara J., Markowski J. (red.) Bolimowski Park Krajobrazowy. Monografia Przyrodnicza. RCEE, Łódź: 67-74.

Kowalczyk J.K., Kurzac T. 2007. Stan poznania wybranych rodzin żądłówek (Hymenoptera, Aculeata) Parku Krajobrazowego Wzniesień Łódzkich. Parki nar. Rez. Przyr., **26**(2): 59-74.

Kowalczyk J.K., Kurzac T., Nadolski J. 2009a. Żądłówki (Hymenoptera, Aculeata) wybranych obszarów chronionych w Parku Krajobrazowym Międzyrzecza Warty i Widawki. Parki nar. Rez. Przyr., **28**(2): 57-72.

Kowalczyk J.K., Kurzac T., Soszyński B. 2009b. Nowe stanowiska interesujących żądłówek (Hymenoptera, Aculeata) w regionie łódzkim. Par. nar. Rez. Przyr., **28**(2): 127-134.

Kowalczyk J.K., Nadolski J. 2007. Żądłówki terenów kolejowych w Łodzi. Wiad. entomol., **2**(4): 279-288.

Kowalczyk J.K., Szczepko K. 2001. Inwentaryzacja entomofauny terenów porolnych w fazie renaturyzacji w zachodniej części Kampinoskiego PN. [w:] Materiały 44. Zjazdu Polskiego Towarzystwa Entomologicznego, Spała, 14-16 IX 2001: 40.

Kowalczyk J.K., Szczepko K. 2004. Chronione, zagrożone i rzadkie gatunki błonkówek (Hymenoptera) i muchówek (Diptera) zachodniej części Kampinoskiego Parku Narodowego i potrzeba zachowania ich siedlisk. Wiad. entomol., Supl., **2**: 155-158.

Kowalczyk J.K., Szczepko K., Świątczak M. 2002. Grzebaczowate (Hymenoptera, Sphecidae) okolicy Stacji Terenowej Uniwersytetu Łódzkiego w Kampinoskim Parku Narodowym. Wiad. entomol., **20**(3/4): 147-156.

Krauss J., Alfert T., Steffan-Dewenter I. 2009. Habitat area not habitat age determines wild bee richness in limestone quarries. J. Appl. Ecol., **46**: 194-202.

Krebs C.J. 1996. Ekologia. Eksperymentalna analiza rozmieszczenia i liczebności. PWN, Warszawa.

Krewenka K.M., Holzschuh A., Tscharntke T., Dormann C.F. 2011. Landscape elements as potential barriers and corridors for bees, wasps and parasitoids. Biol. Conserv., **144**: 1816-1825.

Krombein K.V. 1967. Trap-nesting wasps and bees. Life histories, nests, and associates. Smithsonian Press, Washington.

Kruk A. 2007a. Long-term changes in fish assemblages of the Widawka and Grabia Rivers (Poland): pattern recognition with a Kohonen neural network. Ann. Limnol. – Int. J. Lim., **43**(4): 253-269.

Kruk A. 2007b. Role of habitat degradation in determining fish distribution and abundance along the lowland Warta River, Poland. J. Appl. Ichthyol., **23**: 9-18.

Kruk A., Lek S., Park Y.S., Penczak T. 2007. Fish assemblages in the large lowland Narew River system (Poland): Application of the self-organizing map algorithm. Ecol. Model., **203**: 45-61.

Kruk A., Penczak T. 2013. Natural regeneration of fish assemblages in the Pilica River after a reduction of point-source pollution. River Res. Appl., **29**(4): 502-511.

Krzysztofiak A. 2002. Ochrona owadów błonkoskrzydłych (Hymenoptera) w Wigierskim Parku Narodowym. [w:] Wieś Polska – Współczesne przemiany i rozwój. Zagroda w Parku Krajobrazowym. Polski Klub Ekologiczny, Kraków: 46-55.

Kucharski L., Michalska-Hejduk D. 2003. Zbiorowiska łąkowe i murawowe. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 339-360.

Kujawa-Pawlaczyk J. 2004. Ciepłolubne murawy napiaskowe (*Koelerion glaucae*). [w:] Herbich J. (red.) Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny. Tom 3 – Murawy, łąki, ziołorośla, wrzosowiska, zarośla. Ministerstwo Środowiska, Warszawa: 80-88.

Kurczewski F.E. 1999. Comparison of spider wasps faunas from two ecologically distinct sites in Erie County, Pennsylvania (Hymenoptera: Pompilidae). J. Kans. Entomol. Soc., **72**(4): 339-360.

Kurczewski F.E., Wochadło D.L. 1998. Relationship of cell depth and soil moisture in *Oxybelus bipunctatus* (Hymenoptera: Sphecidae). Ent. News, **109**(1): 7-17.

Kuussaari M., Hyvönen T., Härmä O. 2011. Pollinator insects benefit from rotational fallows. Agric. Ecosyst. Environ., **143**: 28-36.

LaSalle J., Gauld I.D. 1993. Hymenoptera: their diversity, and their impact on the diversity of other organisms. [w:] LaSalle J., Gauld I.D. (red.) Hymenoptera and biodiversity. CAB International and Natural History Museum, Wallingford: 1-26.

Lee Ch.W., Jang J.D., Jeong K.S., Kim D.K., Joo G.J. 2010. Patterning habitat preference of avifaunal assemblage on the Nakdong River estuary (South Korea) using self-organizing map. Ecol. Inform., **5**(2): 89-96.

Lee J., Kwak I.S., Lee E., Kim K.A. 2007. Classification of breeding bird communities along an urbanization gradient using an unsupervised artificial neural network. Ecol. Model., **203**: 62-71.

Lek S., Scardi M., Verdonschot P.F.M., Descy J.P., Park Y.S. 2005. Modeling community structure in freshwater ecosystems. Springer, Berlin.

Lek-Ang S., Park Y.S., Ait-Mouloud S., Deharveng L. 2007. Collembolan communities in a pet bog versus surrounding forest analyzed by using self-organizing map. Ecol. Model., **203**: 9-17.

Lencioni V. 2004. Survival strategies of freshwater insects in cold environments. J. Limnol., **63**: 45-55.

Lomholdt O. 1975. The Sphecidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomol. Scand., **4:** 1-452.

Lüderwaldt H. 1897. Ein entomologischer Ausflug in der Umgegend Gollnows. Illustr. Wochenschr. Ent., **2**: 27-31.

Łoziński P. 1920. Przyczynek do fauny Grzebaczy (Sphegidae) okolic Krakowa i zachodniej części Małopolski. Spraw. Kom. fizjogr., PAU, **53/54**: 120-122.

Łuczak J. 1979. Spiders in agrocenoses. Pol. Ecol. Stud., **1**(5): 151-200.

Mac Nally R., Fleishman E., Fay J.P., Murphy D.D. 2003. Modelling butterfly species richness using mesoscale environmental variables: model construction and validation for mountain ranges in the Great Basin of western North America. Biol. Conserv., **110**: 21-31.

Macek J., Straka J., Bogusch P., Dvořak L., Bezděčka P., Tyrner P. 2010. Blanokřidlí České republiky I. – Žahadloví. Academia, Praha.

Magurran A.E. 2004. Measuring biological biodiversity. Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Victoria.

Mandery K., Kraus M., Voith J., Wickl K.H., Scheuchl E., Schuberth J., Warncke K. 2003. Faunenliste der Bienen und Wespen Bayerns mit Angaben zur Verbreitung und Bestandssituation. Beitr. bayer. Ent., **5**: 47-98.

Marks M., Nowicki J. 2002. Current problems of agricultural land management in Poland. I. Causes of keeping land fallow and possibilities of agricultural development of such land. Fragm. Agronom., **19**(1): 58-67.

Marszał L., Przybylski M. 1996. Zagrożone i rzadkie ryby Polski Środkowej. Zool. Pol., **41**, Supl.: 61-72.

Matuszkiewicz, J.M. 2003. Potencjalna roślinność naturalna i potencjalne fitokompleksy krajobrazowe. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I. – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 227-258.

Matuszkiewicz W. 2007. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. PWN, Warszawa.

Matysiak A. 2007. Porównanie roślinności terenów porolnych zalesionych i pozostawionych naturalnej sukcesji w Kampinoskim Parku Narodowym. Przegl. Przyr., **18**(1/2): 109-191.

McCune B., Mefford M.S. 2011. PC-ORD multivariate analysis of ecological data. Version 3.15. MjM Software Design: Gleneden Beach, Oregon.

McGeoch M.A. 2007. Insect and bioindication: theory and progress. [w:] Stewart A.J.A., New T.R., Lewis O.T. (red.) Insect conservation biology. CABI, Wallingford: 144-174.

McNab B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. Am. Nat., **97:** 133-140.

Melo G.A.R. 1999. Phylogenetic relationships and classification of the major lineages of Apoidea (Hymenoptera) with emphasis on the crabronid wasps. Scientific Papers, Natural History Museum, The University of Kansas, **14**: 1-55.

Meng L.Z., Martin K., Liu J.X., Burger F., Chen J. 2012. Contrasting responses of hoverflies and wild bees to habitat structure and land use change in a tropical landscape (southern Yunnan, SW China). Insect Sci., **19**: 666-676.

Michalska-Hejduk D. 2007. Kierunki sukcesji wtórnej w zbiorowiskach nieleśnych Kampinoskiego Parku Narodowego. [w:] Hołdyński C., Korniak T. (red.) Spontaniczna flora i roślinność na obszarach wyłączonych z użytkowania rolniczego. Acta Bot. Warm., **4**: 95-104.

Michalska-Hejduk D., Bomanowska A. 2009. Zbiorowiska roślinne. [w:] Michalska-Hejduk D., Bomanowska A. (red.) Rola Kampinoskiego Parku Narodowego w zachowaniu różnorodności biologicznej i krajobrazowej dawnych obszarów wiejskich. Kampinoski Park Narodowy, Łódź–Izabelin: 77-90.

Michalska-Hejduk D., Kopeć D. 2009. Ocena efektywności czynnej ochrony zbiorowisk nieleśnych na przykładzie kompleksu łąkowego Granica w Kampinoskim Parku Narodowym. [w:] Andrzejewska A., Lubański A. (red.) Trwałość i efektywność ochrony przyrody w polskich parkach narodowych: 247-258.

Michalska-Hejduk D., Kopeć D. 2012. Ocena skuteczności zintegrowanej ochrony czynnej populacji motyli i roślinności nieleśnej w Kampinoskim Parku Narodowym. Ekologia i Technika, **20**(1): 34-40.

Millar J.G., Paine T.D., Joyce A.L., Hanks L.M. 2003. The effects of eucalyptus pollen on longevity and fecundity of eucalyptus longhorned borers (Coleoptera: Cerambycidae). J. Econ. Entomol., **96**: 370-376.

Miller R.C., Kurczewski F.E. 1976. Comparative nesting behaviors of *Crabro rufibasis* and *Crabro arcadiensis* (Hymenoptera: Sphecidae: Crabronidae). Fla. Entomol., **59**: 267-285.

Minkiewicz R. 1935. *Myrmosa brunnipes* Lepel. tudzież inne żądłówki południowe lub rzadkie, wykryte w Polsce środkowej (na tle odnośnych zbiorowisk występowania). Fragm. Faun. Mus. zool. pol., **2**: 189-227.

Mirek Z., Piękoś-Mirkowa H., Zając A., Zając M. 2002. Krytyczna lista roślin naczyniowych Polski. Różnorodność Biologiczna Polski, vol. 1. Wyd. Inst. Bot. W. Szafera PAN, Kraków.

Morin P.J. 1999. Community ecology. Blackwell Science, Malden, Oxford, Carlton.

Moroń D., Szentgyörgyi H., Wantuch M., Celary W., Westphal C., Settele J., Woyciechowski M. 2008. Diversity of wild bees in wet meadows: implications for conservation. Wetlands, **28**(4): 975-983.

Müller M. 1918. Über seltene märkische Bienen und Wespen in ihren Beziehungen zur heimischen Scholle. Dtsch. ent. Ztschr., **1918**: 113-132.

Munyuli T. 2011. Assessment of indicator species of butterfly assemblages in coffee-banana farming system in central Uganda. Afr. J. Ecol., **50**: 77-89.

Murray B.R., Lepschi B.J. 2004. Are locally rare species abundant elsewhere in their geografical range? Austral Ecol., **29**: 297-293.

Murray T.E, Fitzpatrick Ú., Byrne A., Fealy R., Brown M.J.F., Paxton R.J. 2012. Local-scale factors structure wild bee communities in protected areas. J. Appl. Ecol., **49**(5):998-1008.

Murray T.E, Kuhlmann M., Potts S.G. 2009. Conservation ecology of bees: populations, species and communities. Apidologie, **40**: 211-236.

Nachtigall W. 1983. Zum Einflugverhalten Sandknotenwespe, *Cerceris quadrifasciata*, bei Schönwetter und Witterungsumschwung. Entomol. Gener., **8**: 283-285.

Nadolna L. 2009. Wpływ przywrócenia koszenia na utrzymanie sprawności produkcyjnej i walorów przyrodniczych odłogowanych użytków zielonych w Sudetach. Woda – Środowisko – Obszary Wiejskie, **9**(3): 89-105.

Namura-Ochalska A. 2004. Wydmy śródlądowe z murawami napiaskowymi. [w:] Herbich J. (red.) Poradniki ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny. Tom 1 – Siedliska morskie i przybrzeżne, nadmorskie i śródlądowe solniska i wydmy. Ministerstwo Środowiska, Warszawa: 191-195.

Niesiołowski W. 1950. Przyczynek do fauny żądłówek Polski południowej. Pol. Pismo Entomol., **19**: 221-228.

Nieuwstadt M.G.L. Van, Iraheta C.E.R. 1996. Relation between size and foraging range in stingless bees (Apidae, Meliponinae). Apidologie, **27**: 219-228.

Noskiewicz J. 1924. Przyczynek do fauny żądłówek okolic Krakowa. Rozpr. Wiad. Muz. im. Dzied., **9**: 112-115.

Noskiewicz J., Puławski W. 1960. Błonkówki – Hymenoptera. Grzebaczowate – Sphecidae. Klucze do oznaczania owadów Polski. XXIV, 67. PWN, Warszawa.

Novotny V. 1994. Association of polyphagy in leafhoppers (Auchenorrhyncha, Hemiptera) with unpredictable environments. Oikos, **70**: 223-232.

Novotny V. 1995. Relationships between life-histories of leafhoppers (Auchenorrhyncha-Hemiptera) and their host plants (Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae). Oikos, **73**: 33-42.

Nowicki-Siła M. 1864. Przyczynek do owadniczej fauny Galicyi. Kraków.

Öckinger E., Smith H.G. 2006. Landscape composition and habitat area affects butterfly species richness in semi-natural grasslands. Oecologia, **149**: 526-534.

Odum E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. Science, **164**: 262-270.

Odum E.P. 1982. Podstawy ekologii. PWRiL, Warszawa.

Oehlke J. 1970. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Hymenoptera Sphecidae. Beitr. Ent., **20**: 615-812.

Oertli S., Müller A., Dorn S. 2005a. Ecological and seasonal patterns in the diversity of a species-rich bee assemblage (Hymenoptera: Apoidea: Apiformes). Eur. J. Entomol., **102**: 53-63.

Oertli S., Müller A., Steiner D., Breitenstein A., Dorn S. 2005b. Cross-taxon congruence of species diversity and community similarity among three insect taxa in a mosaic landscape. Biol. Conserv., **126**: 195-205.

Okołów G. 2006. Kampinoski Park Narodowy. ADG, Izabelin.

Olszak R.W., Łuczak J., Zając R.Z. 1992. Species composition and numbers of spider communities occurring on different species of shrubs. Ekol. Pol., **40**: 287-313.

O'Neill K.M. 2001. Solitary wasps. Behaviour and natural history. Cornell University Press, Ithaca, London.

O'Neill K.M., Evans H.E. 1982. Patterns of prey use in four sympatric species of *Philanthus* (Hymenoptera: Sphecidae), with a review of prey selection in the genus. J. Nat. Hist., **16**: 791-801.

Pabjanek P. 2003. Kształtowanie się zapustów leśnych w warunkach puszczańskiej polany osadniczej. Rozprawa doktorska wykonana pod kierunkiem prof. dr. hab. Janusza B. Falińskiego w Białowieskiej Stacji Geobotanicznej, Wydz. Biologii Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa–Białowieża.

Park Y.S., Céréghino R., Compin A., Lek S. 2003. Application of artificial neural networks for patterning and predicting aquatic insect species richness in running waters. Ecol. Model., **160**: 265-280.

Park Y.S., Chung Y.J. 2006. Hazard rating of pine trees from a forest insect pest using artificial neural networks. For. Ecol. Manage., **222**: 222-233.

Paul A.R. 1941. Beiträge zur Kenntnis der Fauna der Sphegiden, Psammochariden, Vespiden und Chrysididen (Hym.) Pommerns. I. Sphegidae. Stett. Ent. Ztg., **102**: 29-50.

Pawlikowski T. 1990. Wasp communities (Hymenoptera, Vespidae) in the agricultural landscape of Chełmno Land (N Poland). Pol. Pismo Entomol., **60**: 115-128.

Pawlikowski T. 1991. Struktura zespołów trzmieli (Hymenoptera, Apoidea, *Bombus* Latr.) w środowiskach antropogenicznych różnych typów. Wiad. entomol., **10**(2): 105-112.

Pawlikowski T. 1992. Materiały do studiów nad strukturą zespołów żądłówek (Hymenoptera, Aculeata) Polski. 1. Trzmiele (Apoidea, *Bombus* Latr.) wschodnich Karkonoszy. Wiad. entomol., **11**(4): 207-212.

Pawlikowski T. 1993. Materiały do studiów nad strukturą zespołów żądłówek (Hymenoptera, Aculeata) Polski. 2. Osy społeczne (Vespinae) wschodnich Karkonoszy. Wiad. entomol., **12**(1): 41-44.

Pawlikowski T., Barczak T. 1986. Struktura zgrupowań antofilnych żądłówek (Hymenoptera, Aculeata) na obszarach monokultur sosnowych w Borach Tucholskich. Acta Univ. Nic. Coper., Biol., **51**(96): 83-92.

Pawlikowski T., Kowalewska B. 1998. Atrakcyjność środowisk krawędziowych dla pszczół (Hymenoptera: Apoidea) na Zboczach Płutowskich koło Chełmna. Wiad. entomol., **16**(3/4): 165-176.

Pawlikowski T., Kruszyński T. 1996. Materiały do studiów nad strukturą zespołów żądłówek (Hymenoptera, Aculeata) Polski. 7. Grzebaczowate (Hymenoptera, Sphecidae) obszarów leśnych Kotliny Toruńskiej. Acta Univ. Nic. Copernici. Biol., **96**: 83-91.

Pearson D.L. 1994. Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. Philos. Trans. R. Soc. B, **345**: 75-79.

Penczak T., Kruk A. 2005. Patternizing of impoundment impact (1985-2002) on fish assemblages in lowland river using the Kohonen algorithm. J. Appl. Ichthyol., **21**: 169-177.

Penczak T., Kruk A., Grabowska J., Śliwińska A., Koszaliński H., Zięba G., Tybulczuk S., Galicka W., Marszał L. 2010. Wpływ stopniowej poprawy jakości wody w rzece Ner na regenerację ichtiofauny. Rocz. Nauk. PZW, **23**: 97-117.

Penczak T., Kruk A., Grzybkowska M., Dukowska M. 2006. Patterning of impoundment impact on chironomid assemblages and their environment with the use of the self-organizing map (SOM). Acta Oecol., **30**: 312-321.

Petanidou T., Ellis W.N. 1996. Interdependence of native bee faunas and floras in changing Mediterranean communities. [w:] Matheson A., Buchmann S.L., O'Toole C., Westrich P., Williams I.H. (red.). The conservation of bees. Linnean Society Symposium, Series 18. Academic Press, London: 210-226.

Piórkowski H., Domańska M., Rycharski M., Jakubowski W., Ostrzyżek S., Stefaniak P. 2010. Result 17th. The current habitat-soil map presenting hydrogenic habitats and soils in the GIS standard. Project „Development of the method for reconstruction of primary hydrological conditions in Kampinos National Park in order to restrain nature degradation and improve biodiversity status" [online]. http://kampinos.sggw.pl/. Dostęp 14 maja 2012.

Piórkowski H., Domańska M., Rycharski M., Jakubowski W., Stefaniak P. 2011. Gleby obszarów mokradłowych. [w:] Okruszko T., Mioduszewski W., Kucharski L. (red.) Ochrona i renaturyzacja mokradeł Kampinoskiego Parku Narodowego. SGGW, Warszawa: 93-118.

Plewka T. 1981. Niektóre interesujące gatunki owadów fauny Kampinoskiego Parku Narodowego. [w:] Entomologia a gospodarka narodowa. PWN, Warszawa: 91-93.

Plewka T. 1995. *Bombus semenoviellus* Skor. – nowy dla Polski gatunek trzmiela. Materiały Zjazdowe, 42 Zjazd PTE, 8-10.09.1995, Poznań: 37-38.

Plewka T. 2003. Pszczoły (Hymenoptera, Apoidea) w środowiskach Kampinoskiego Parku Narodowego i jego otuliny. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 577-593.

Polavarapu S., Seabrook W.D. 1996. Seasonal diapause development, effects of temperature and photoperiod on postdiapause egg development, and validation of a degree-day model predicting larval eclosion of blueberry leaftier, *Croesia curvalana* (Kearfott) (Lepidoptera: Tortricidae). Can. Entomol., **128**: 187-198.

Polidori C. 2011. The role of increased prey spectrum and reduced prey size in the evolution of sociality in *Cerceris* wasps. [w:] Polidori C. (red.) Predation in the Hymenoptera: An evolutionary perspective. Transworld Research Network, Kerala, India: 199-216.

Polidori C., Bevacqua S., Andrietti F. 2010. Do digger wasps time their provisioning activity to avoid cuckoo wasps (Hymenoptera: Crabronidae and Chrysididae)? Acta Ethol., **13**: 11-21.

Polidori C., Federici M., Pesarini C., Andrietti F. 2007. Factors affecting spider prey selection by *Sceliphron* mud-dauber wasps (Hymenoptera: Sphecidae) in northern Italy. Anim. Biol., **57**(1): 11-28.

Potts S.G., Vulliamy B., Dafni A., Ne'eman G., O'Toole C., Roberts S., Willmer P.G. 2003a. Response of plant-pollinator communities following fire: changes in diversity, abundance, and reward structure. Oikos, **101**: 103-112.

Potts S.G., Vulliamy B., Dafni A., Ne'eman G., Willmer P.G. 2003b. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? Ecology, **84**: 2628-2642.

Potts S.G., Vulliamy B., Roberts S., O'Toole C., Dafni A., Ne'eman G., Willmer P.G. 2004. Nectar resource diversity organizes flower-visitor community structure. Entomol. Exp. Appl., **113**: 103-107.

Potts S.G., Vulliamy B., Roberts S., O'toole C., Dafni A., Ne'eman G., Willmer P. 2005. Role of nesting resources in organizing diverse bee communities in Mediterranean landscape. Ecol. Entomol., **30**: 78-85.

Potts S.G., Willmer P.G. 1997. Abiotic and biotic factors influencing nest-site selection by *Halictus rubicundus*, a ground nesting halictine bee. Ecol. Entomol., **22**: 319-328.

Przybylski M., Zięba G., Kotusz J., Terlecki J., Kukuła K. 2004. Analiza stanu zagrożenia ichtiofauny wybranych rzek Polski. Arch. Pol. Fish., **12**, Supl., 2: 131-142.

Puławski W. 1952. *Harpactes exiguus* Handl. (Sphecidae, Hymenoptera) gatunek nowy dla Polski i gatunki pokrewne. Pol. Pismo. Entomol., **22**: 101-121.

Puławski W. 1984. The status of *Trypoxylon figulus* (Linnaeus, 1758), *medium* De Beaumont, 1945, and *minus* De Beaumont, 1945 (Hymenoptera: Sphecidae). Proc. Calif. Acad. Sci., **43**: 123-140.

Puławski W.J. 2010. Family-group names and classification. [w:] Catalog of Sphecidae sensu lato (=Apoidea excluding Apidae) [online]. http://research.calacademy.org/ent/catalog_sphecidae/. Dostęp 29 kwietnia 2012.

Quinn G.P., Keough M.J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press, Cambridge.

Rabinowitz D. 1981. Seven forms of rarity. [w:] Synge H. (red.) The biological aspects of rare plant conservation. John Wiley, Chichester: 205-217.

Reiss M. 1988. Scaling of home range size: body size, metabolic needs and ecology. Trends Ecol. Evol., **3**: 85-86.

Ricketts T.H. 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. Am. Nat., **158**: 87-99.

Rozbicki J., Czępińska-Kamińska D., Pawluśkiewicz M. 2004. Gospodarka rolna na terenie Kampinoskiego Parku Narodowego i jego otuliny. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom II – Społeczeństwo, przestrzeń, ekonomia. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 51-73.

Ruggiero A., Céréghino R., Figuerola J., Marty P., Angélibert S. 2008. Farm ponds make a contribution to the biodiversity of aquatic insects in a French agricultural landscape. C. R. Biologies, **331**: 298-308.

Ruszkowski A., Ruszkowski J. 1998. Słownik polskich nazw owadów. Część 1. Instytut Sadownictwa i Kwiaciarstwa – Oddział Pszczelnictwa, Puławy.

Rutkowski L. 1998. Klucz do oznaczania roślin naczyniowych Polski niżowej. PWN, Warszawa.

Sandor A.D., Maths I., Sima I. 2004. Hunting behaviour and diet of migratory woodchat shrikes (*Lanius senator*) in Eastern Romania. Biological Lett., **41**(2): 167-173.

Saunders D.A., Hobbs R.J., Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. Conserv. Biol., **5**: 18-32.

Schilling S. 1848. Bericht über die arbeiten der entomologischen Sektion im Jahre 1847. III. Hymenoptera. Übers. Arb. Schles. Ges. Vaterl. Cult., Breslau, **1848**: 105.

Schmidt M.H., Tscharntke T. 2005. Landscape context of sheetweb spider (Araneae: Linyphiidae) abundance in cereal fields. J. Biogeogr., **32**: 467-473.

Schmid-Egger C. 2002. About taxonomy of *Psenulus fulvicornis* Schenck (Hymenoptera, „Sphecidae"). Bembix, **15**: 13-21.

Schmid-Egger C., Risch S., Niehuis O. 1995. Fauna und Flora in Rheinland Pfalz. Zeitschrift für Naturschutz, Beiheft 16. Die Wildbienen und Wespen in Rheinland-Pfalz (Hymenoptera, Aculeata). Verbreitung, Ökologie und Gefährdungssituation. Gesellschaft für Naturschutz und Ornithologie, Reinland-Pfalz e.V. (GNOR), Landau.

Schneider S.S., McNally L.C. 1993. Spatial foraging patterns and colony energy status in the African honey bee, *Apis mellifera scutellata*. J. Insect Behav., **6**: 195-210.

Scholz E. 1909. Die Lebensgewohnheiten schlesischer Grabwespen. II. Ztschr. wiss. Insektenbiol. N.F., **5**: 179-182.

Scholz E. 1910. Biologische unf faunistische Notizen uber schlesische Insekten. Ztschr. wiss. Insektenbiol. N.F., **6**: 305-307.

Schüepp C., Herrmann J.D., Herzog F., Schmidt-Entling M.H. 2011. Differential effects of habitat isolation and landscape composition on wasps, bees, and their enemies. Oecologia, **165**: 713-721.

Schummel T. 1834. *Nysson minutes* und *N. auratus*, zwei für Schlesien neuen Hymenopteren. Übers. Arb. Schles. Ges. Vaterl. Cult., Breslau, **1834**: 78-79.

Shlyakhtenok A.S. 2007a. Dynamics of the fauna of digger wasps (Hymenoptera, Sphecidae) in the Chernobyl zone. Russian J. Ecol., **38**(5): 363-366.

Shlyakhtenok A.S. 2007b. Hymenoptera Aculeata of raised bogs in Belarus. Entomol. Rev., **87**(2): 295-306.

Shlyakhtenok A.S., Agunovich R.G. 2001. The dynamics of species composition and abundance of wasps from the families Pompilidae, Sphecidae, and Vespidae (Hymenoptera: Aculeata) in successional pine biogeocenoses of Berezinskii Biosphere Reserve. Russ. J. Ecol., **32**(2): 142-146.

Siebold C. 1839. Beiträge zur Fauna der wirbellosen Thiere Preussens. Dritter Beitrag, Preussische Raubwespen. Preuss. Provincialbl., Königsberg, **21**: 42-53.

Siemann E., Haarstad J., Tilman D. 1999. Dynamis of plant and arthropod diversity during old field succession. Ecography, **22**: 406-414.

Sikorska-Maykowska M. 2003. Budowa geologiczna. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 69-86.

Silva P.M., Aguiar C.A.S., Niemelä J., Sousa J.P., Serrano A.R.M. 2008. Diversity patterns of ground-beetles (Coleoptera: Carabidae) along a gradient of landuse disturbance. Agricult. Ecosys. Environ., **124**: 270-274.

Skibińska E. 1981. Żądłówki (Aculeata, Hymenoptera). [w:] Zoocenologiczne podstawy kształtowania środowiska przyrodniczego osiedla mieszkaniowego Białołęka Dworska w Warszawie. Fragm. Faun., **26**(21): 355-378.

Skibińska E. 1982. Sphecidae (Hymenoptera) of Warsaw and Mazovia. Memorabilia zool., **36**: 103--127.

Skibińska E. 1986. Structure of Sphecidae (Hymenoptera) communities in urban green areas of Warsaw. Memorabilia zool., **41**: 125-186.

Skibińska E. 1989a. Aculeata (Hymenoptera) of linden-oak-hornbeam and thermophilous oak forests of the Mazovian Lowland. Fragm. Faun., **32**(10): 197-224.

Skibińska E. 1989b. Predatory Aculeata (Hymenoptera) of moist meadows on the Mazovian Lowland. Memorabilia zool., **43**: 289-296.

Skibińska E. 1995. Sphecidae (Aculeata) of subcontinental pine forest stands (*Peucedano-Pinetum*) of various ages in Puszcza Białowieska. Fragm. Faun., **38**: 419-433.

Skibińska E. 1999. Grzebaczowate (Sphecidae), osowate (Vespidae), kopułkowate (Eumenidae), nastecznikowate (Pompilidae) i złotolitkowate (Chrysididae) Puszczy Białowieskiej; stopień zbadania i ocena bogactwa gatunkowego. Parki Nar. Rez. Przyr., **18**(3): 93-104.

Skibińska E. 2001. Sphecidae-grzebaczowate. [w:] Gutowski J., Jaroszewicz B. (red.) Katalog fauny Puszczy Białowieskiej. IBL, Warszawa: 219-220.

Słowińska-Jurkiewicz A., Podstawka-Chmielewska E., Pałys E., Pranagal J. 1999. Influence of agricultural land set-aside on selected physical properties of soil. Fragm. Agronom., **62**(2): 72-82.

Small E.C., Sadler J.P., Tefler M.G. 2002. Carabid beetle assemblages on urban derelict sites in Birmingham, UK. J. Insect Conserv., **6**: 233-246.

Smissen J. van der. 2001. Die Wildbienen und Wespen Schleswig-Holsteins – Rote Liste Band I-III. Landesamt für Natur und Umwelt des Landes Schleswig-Holstein, Flintbek.

Solon J. 2003a. Dynamika roślinności Kampinoskiego Parku Narodowego i jego otuliny. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 413-429.

Solon J. 2003b. Przestrzenne zróżnicowanie roślinności rzeczywistej w Kampinoskim Parku Narodowym i w otulinie. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 395-411.

Song M.Y., Park Y.S., Kwak I.S., Woo H., Chon T.S. 2006. Characterization of benthic macroinvertebrate communities in a restored stream by using self-organizing map. Ecol. Inform., **1**: 295-305.

Speight M.R., Hunter M.D., Watt. A.D. 2008. Ecology of insects: concepts and applications. Wiley-Blackwell, Chichester.

Srba M., Heneberg P. 2012. Nesting habitat segregation between closely related terricolous sphecid species (Hymenoptera: Spheciformes): key role of soil physical characteristics. J. Insect Conserv., **16**: 557-570.

Starkel L. 1999. Geografia Polski. Środowisko przyrodnicze. PWN, Warszawa.

StatSoft Inc. 2011. *STATISTICA* – 10.0 – PL [online]. http: www.statsoft.pl/. Dostęp 20 marca 2013.

Steffan-Dewenter I. 2002. Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. Ecol. Entomol., **27**: 631-637.

Steffan-Dewenter I. 2003. Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows. Conserv. Biol., **17**: 1036-1044.

Steffan-Dewenter I., Kuhn A. 2003. Honeybee foraging in differentially structured landscapes. Proc. R. Soc. Lond. B, **270**: 569-575.

Steffan-Dewenter I., Münzenberg U., Bürger C., Thies C., Tscharntke T. 2002. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. Ecology, **83**(5): 1421-1432.

Steffan-Dewenter I., Tscharntke T. 1997. Early succession of butterfly and plant communities on set-aside fields. Oecologia, **109**: 294-302.

Steffan-Dewenter I., Tscharntke T. 2001. Succession of bee communities on fallows. Ecography, **24**: 83-93.

Stephen W.P. 1965. Effects of soil moisture on survival of prepupae of the alkali bee. J. Econ. Entomol., **58**: 472-474.

Stone G.N. 1994. Activity patterns of females of the solitary bee *Anthophora plumipes* in relation to temperature, nectar supplies and body size. Ecol. Entomol., **19**: 177-189.

Strauss B., Biedermann R. 2008. Fit for succession – community structure and life strategies of leafhoppers in urban brown fields. Ecol. Entomol., **33**: 107-118.

Strohm E., Marliani A. 2002. The cost of parental care: prey hunting in a digger wasp. Behav. Ecol., **13**: 52-58.

Stubblefield J.W., Seger J., Wenzel J.W., Heisler M.M. 1993. Temporal, spatial, sex-ratio, and body-size heterogeneity of prey species taken by the beewolf *Philanthus sanbornii* (Hymenoptera: Sphecidae). Philos. Trans. R. Soc. B., **339**: 397-423.

Swaay C.A.M. van 2002. The importance of calcareous grasslands for butterflies in Europe. Biol. Conserv., **104**: 315-318.

Szafer W. 1977. Szata roślinna Polski niżowej. [w:] Szafer W., Zarzycki K. (red.) Szata roślinna Polski. Tom II, wyd. 3. PWN, Warszawa: 17-188.

Szafer W., Kulczyński S., Pawłowski B. 1967. Rośliny Polski. PWN, Warszawa.

Szczepko K., Kowalczyk J.K. 2001a. *Nitela fallax* Kohl, 1883 (Hymenoptera, Sphecoidea) w Polsce. Wiad. entomol., **20**(3/4): 143-146.

Szczepko K., Kowalczyk J.K. 2001b. Sphecid wasps (Hymenoptera: Sphecidae) in habitats of abandoned village in forest territory of Kampinoski National Park (Poland). Pol. Pismo. Entomol., **70**: 185-193.

Szczepko K., Kowalczyk J.K. 2004. Post-agriculture habitats as a refuge area for sphecid wasps (Hymenoptera: Sphecidae) in the territory of the Kampinos National Park. Ecol. Quest., **4**: 123-132.

Szczepko K., Kowalczyk J.K. 2006. Stan badań nad żądłówkami (Hymenoptera, Aculeata) w zachodniej części Kampinoskiego Parku Narodowego. Parki nar. Rez. Przyr., **25**(2): 85-93.

Szczepko K., Kruk A., Bartos M. 2012. The role of mosaicity of the post-agriculture area of the Kampinos National Park in determining the diversity of species of spider wasps (Hymenoptera: Pompilidae). Eur. J. Entomol., **109**(1): 35-46.

Szczepko K., Kruk A., Bartos M., Wiśniowski B. 2013. Factors shaping cuckoo wasp diversity in the post-agriculture area of the Kampinos National Park, Poland. Insect Conserv. Diver., **6**: 339-353.

Szczepko K., Pawlikowski T., Kowalczyk J.K. 2002. Apoidea (Hymenoptera) in habitats of former agricultural area in a renaturization stage of Kampinos National Park (Poland). Fragm. Faun., **45**: 115-122.

Szczepko K., Wiśniowski B. 2006. Żądłówki (Hymenoptera: Aculeata) Kampinoskiego Parku Narodowego. Część I. „Scolioidea". Wiad. entomol., **25**(1): 33-42.

Szczepko K., Wiśniowski B. 2009a. Interesujące gatunki żądłówek (Hymenoptera: Aculeata) związane z terenami uprawianymi i drewnianymi zabudowaniami. [w:] Michalska-Hejduk D., Bomanowska A. (red.) Rola Kampinoskiego Parku Narodowego w zachowaniu różnorodności biologicznej i krajobrazowej dawnych obszarów wiejskich. Kampinoski Park Narodowy, Łódź–Izabelin: 91-98.

Szczepko K., Wiśniowski B. 2009b. Żądłówki (Hymenoptera: Aculeata) Kampinoskiego Parku Narodowego. Część III. Złotolitki (Chrysididae). Wiad. entomol., **28**(3): 163-182.

Szczepko K., Wiśniowski B., Żyła W. 2009. Żądłówki (Hymenoptera) Kampinoskiego Parku Narodowego. Część V. Osowate (Vespidae). Wiad. entomol., **28**(4): 235-258.

Szulczewski J. 1950. Błonkówki (Hymenoptera) Wielkopolskiego Parku Narodowego. Część IV: Żądłówki (Aculeata) (Chrysididae, Sapygidae, Mutillidae, Scoliidae, Vespidae, Psammocharidae, Sphegidae). Prace Monograficzne nad przyrodą Wielkopolskiego Parku Narodowego pod Poznaniem, **2**: 90-110.

Taki H., Viana B.F., Kevan P.G., Silva F.O., Buck M. 2008. Does forest loss affect the communities of trap-nesting wasps (Hymenoptera: Aculeata) in forests? Landscape vs. local habitat conditions. J. Insect. Conserv., **12**: 15-21.

Taylor P.D., Fahrig L., Henein K., Merriam G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. Oikos, **68**(3): 571-576.

Thomas C.F.G., Jepson P.C. 1997. Field-scale effects of farming practices on linyphiid spider populations in grass and cereals. Entomol. Exp. Appl., **84**: 59-69.

Thomas J.A. 1993. Holocene climate change and man-made refugia may explain why a sixth of British butterflies possess unnatural early-successional habitats. Ecography, **16**: 278-284.

Tormos J., Asís J.D., Gayubo S.F., Calvo J., Martín M.A. 2005. Ecology of crabronid wasps found in trap nests from Spain (Hymenoptera: Spheciformes). Fla. Entomol., **88**(3): 278-284.

Trojan P., Bańkowska R., Chudzicka E., Pilipiuk I., Skibińska E., Sterzyńska M., Wytwer J. 1994. Secondary succession of fauna in the pine forests of Puszcza Białowieska. Fragm. Faun., **37**: 3-104.

Trumbo S.T., Robinson G.E. 2004. Nutrition, hormones and life history in burying beetles. J. Insect Physiol., **50**: 383-391.

Tryjanowski P., Pawlikowski T., Pawlikowski K., Banaszak-Cibicka W., Sparks T.H. 2010. Does climate influence phenological trends in social wasps (Hymenoptera: Vespinae) in Poland? Eur. J. Entomol., **107**: 203-208.

Tscharntke T., Batáry P., Dormann C.F. 2011. Set-aside management: How do succession, sowing patterns and landscape context affect biodiversity? Agric. Ecosyst. Environ., **143**: 37-44.

Tscharntke T., Gathmann A., Steffan-Dewenter I. 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. J. Appl. Ecol., **35**: 708-719.

Tscharntke T., Greiler H. 1995. Insects communities, grasses, and grasslands. Annu. Rev. Entomol., **40**: 535-558.

Tscharntke T., Klein A.M., Kruess A., Steffan-Dewenter I., Thies C. 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. Ecol. Lett., **8**: 857-874.

Tscheulin T., Neokosmidis L., Petanidou T., Settele J. 2011. Influence of landscape context on the abundance and diversity of bees in Mediterranean olive groves. B. Entomol. Res., **101**: 557--564.

Tszydel M., Grzybkowska M., Kruk A. 2009. Influence of dam removal on trichopteran assemblages in the lowland Drzewiczka River, Poland. Hydrobiologia, **630**: 75-89.

Tylianakis J.M., Tscharntke T., Klein A.M. 2006. Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid host interactions across a tropical habitat gradient. Ecology, **87**: 3047-3057.

Uetz G.W., Halaj J., Cady A.B. 1999. Guild structure of spiders in major crops. J. Arachnol., **27**: 270-280.

Unruh T.R., Messing R.H. 1993. Intraspecific biodiversity in Hymenoptera, implications for conservation and biological control. [w:] LaSalle J., Gauld I.D. (red.) Hymenoptera and biodiversity. CAB International and Natural History Museum, Wallingford: 27-57.

Vázquez D.P., Melián C.J., Williams N.M., Blüthgen N., Krasnov B.R., Poulin R. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. Oikos, **116**: 1120-1127.

Veddeler D., Tylianakis J., Tscharntke T., Klein A.M. 2010. Natural enemy diversity reduces temporal variability in wasp but not bee parasitism. Oecologia, **162**: 755-762.

Vesanto J., Alhoniemi E. 2000. Clustering of the self-organizing map. IEEE Trans. Neural Netw., **11**: 586-600.

Vesanto J., Himberg J., Alhoniemi E., Parhankangas J. 1999. Self-organizing map in Matlab: the SOM toolbox. [w:] Proceedings of the Matlab DSP Conference 1999. Espoo, Finland: 35-40.

Vieira L.C., Oliveira N.G., Gayubo S.F. 2011. On the use of Apiformes and Spheciformes (Insecta: Hymenoptera) populations as a management tool. Biodivers. Conserv., **20**(3): 519-530.

Wallis De Vries M.F., Poschold P., Willems J.H. 2002. Challenges for the conservation of calcareous grasslands in northwestern Europe: integrating the requirements of flora and fauna. Biol. Conserv., **104**: 265-273.

Webb N.R. 1997. Study of biotopes and habitats losing wildlife interest as a result of ecological succession. Council of Europe. Nature and Environment Series, Strasbourg, **91**: 1-35.

Weibull A.C., Bengstonn J., Nohlgren E. 2000. Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. Ecography, **23**: 743-750.

Weiner J. 1999. Życie i ewolucja biosfery. PWN, Warszawa.

Wesserling J., Tscharntke T. 1995a. Habitatwahl von bodennistenden Wildbienen und Grabwespen – Pflegemassnahmen im Experiment (Habitat selection of bees and digger wasps – experimental management of plots). Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent., **9**: 697-701.

Wesserling J., Tscharntke T. 1995b. Das Heimfindevermögen von Stechimmen und die Verinselung von Lebensräumen (Homing distances of bees and wasps and the fragmentation of habitats). Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent., **10**: 323-326.

Westphal C., Bommarco R., Carré G., Lamborm E., Morison N., Petanidou T., Potts S.G., Roberts S.P.M., Szentgyörgyi H., Tscheulin T., Vaissière B.E., Woyciechowski M., Biesmeijer J.C., Kunin W.E., Settele J., Steffan-Dewenter I. 2008. Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. Ecol. Monogr., **78**(4): 653-671.

Westrich P. 1996. Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. [w:] Matheson A., Buchmann S.L., O'Toole C., Westrich P., Williams I.H. (red.) The conservation of bees. Academic Press, London: 1-16.

Whittaker R.H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. Science, **147**: 250-260.

Wierzejski A. 1868. Dodatek do fauny owadów błonkoskrzydłych (Hymenoptera). Spraw. Kom. fizjogr. c.k. Tow. nauk. krakow., **2**: 108-120.

Wierzejski A. 1874. Dodatek do fauny błonkówek (Hymenoptera). Spraw. Kom. fizjogr. AU, **8**: 253-273.

Williams P. 2000. Some properties of rarity scores used in site quality assessment. Br. J. Ent. Nat. Hist., **13**: 73-86.

Wilson J.S., Griswold T., Messinger O.J. 2008. Sampling bee communities (Hymenoptera: Apiformes) in a desert landscape: are pan traps sufficient? J. Kans. Entomol. Soc., **81**(3): 288-300.

Windschnurer N. 1997. Bienen, Wespen und Ameisen in einem Hausgarten von Karlsruhe-Durlach (Hymenoptera, Aculeata). Veröff. Naturschutz Lanschftpflege Bad.-Württ., **71/72**(2): 603-718.

Wiśniowski B. 1993. Materiały do znajomości grzebaczowatych (Hymenoptera, Sphecidae) Puszczy Białowieskiej. Parki nar. Rez. Przyr., **12**: 93-99.

Wiśniowski B. 2000. Błonkówki (Hymenoptera) polskich Bieszczadów ze szczególnym uwzględnieniem Bieszczadzkiego Parku Narodowego. Monografie Bieszczadzkie, **8**: 145-187.

Wiśniowski B. 2002. Żądłówki z rodzin Tiphiidae, Sapygidae, Mutillidae, Pompilidae, Eumenidae, Vespidae i Sphecidae (Hymenoptera: Aculeata) Ojcowskiego Parku Narodowego. Część I. Wykaz gatunków i analiza zoogeograficzna. Parki Nar. Rez. Przyr., **21**(1): 51-82.

Wiśniowski B. 2004. Annotated checklist of Polish digger wasps (Hymenoptera: Sphecidae). Pol. Pismo Entomol., **73**: 33-63.

Wiśniowski B. 2005. Żądłówki z rodzin Tiphiidae, Sapygidae, Mutillidae, Pompilidae, Eumenidae, Vespidae i Sphecidae (Hymenoptera: Aculeata) Ojcowskiego Parku Narodowego. Część II. Analiza zgrupowań. Prądnik. Prace Muz. Szafera, **15**: 31-338.

Wiśniowski B., Kowalczyk J.K. 1998. Nowe dla Polski gatunki grzebaczy (Hymenoptera: Aculeata: Sphecidae). Prądnik. Prace Muz. Szafera, **11/12**: 219-222.

Wiśniowski B., Szczepko K. 2004. *Trypoxylon fronticorne* Gussakovskij, 1936 – nowy dla Polski gatunek grzebacza (Hymenoptera: Sphecidae). Wiad. entomol., **23**(2): 89-96.

Wiśniowski B., Szczepko K. 2007. Żądłówki (Hymenoptera: Aculeata) Kampinoskiego Parku Narodowego. Część II. Pompilidae. Wiad. entomol., **26**(2): 87-102.

Wiśniowski B., Szczepko K. 2009a. *Pseudomalus triangulifer* (Abeille de Perrin, 1877) – nowy dla Polski gatunek złotolitki (Hymenoptera: Chrysididae). Wiad. entomol., **28**(4): 231-236.

Wiśniowski B., Szczepko K. 2009b. Żądłówki (Hymenoptera: Aculeata) Kampinoskiego Parku Narodowego. Część IV. Pompilidae – uzupełnienie. Wiad. entomol., **28**(2): 113-117.

Wiśniowski B., Szczepko K. 2010. *Chrysis illigeri* Wesmael, 1839 – nowy dla Polski gatunek złotolitki (Hymenoptera: Chrysididae). Wiad. entomol., **29**(1): 41-46.

Wiśniowski B., Werstak K. 2003. Materiały do poznania grzebaczowatych (Hymenoptera: Sphecidae). Wiad. entomol., **22**(2): 73-80.

Witt R. 2009. Wespen. Vademecum, Oldenburg.

Woś A. 1993. Regiony klimatyczne Polski w świetle wystepowania różnych typów pogody. Wydaw. IGiPZ PAN, Warszawa.

Wuellner, C.T. 1999. Nest site preference and success in a gregarious, ground-nesting bee *Dieuomia triangulifera*. Ecolog. Entomol., **24**: 471-479.

Wysocki C., Sikorski P. 2002. Fitosocjologia stosowana. Wydaw. SGGW, Warszawa.

Yeo P.F., Corbet S. 1995. Solitary wasps. Naturalists' Handbooks 3, The Richmond Publishing, Great Britain.

Zar J.H. 1984. Biostatistical analysis. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs.

Zgorzelski M., Pawłowska T. 2003. Geomorfologia. [w:] Andrzejewski R. (red.) Kampinoski Park Narodowy. Tom I – Przyroda Kampinoskiego Parku Narodowego. Kampinoski Park Narodowy, Izabelin: 87-95.

Zimny L. 2003. Encyklopedia ekologiczno-rolnicza. Wydaw. Akademii Rolniczej, Wrocław.

Zolda P., Holzinger W.E. 2002. Patterns of prey use in two sympatric species of *Bembecinus* (Hymenoptera, Apoidea. Sphecidae). Entomol. Gener., **26**: 101-106.

Zurbuchen A., Bachofen C., Müller A., Hein S., Dorn S. 2010. Are landscape structures insurmountable barriers for foraging bees? A mark-recapture study with two solitary pollen specialist species. Apidologie, **41**: 497-508.

WYKAZ TABEL
LIST OF TABLES

Tabela 1. Podstawowe informacje dotyczące prób i stanowisk..... 35

Objaśnienia: Kod próby grzebaczowatych składa się kolejno z numeru stanowiska, małej litery określającej wilgotność gleby: a – autogeniczna, s – semihydrogeniczna, h – hydrogeniczna, dwóch cyfr określających wiek odłogu (w latach); każdy kod zakończony jest w subskrypcie dwiema cyframi określającym rok zebrania próby. Faza sukcesji: 1) 1-2 lata, 2) 3-5 lat, 3) 6-11 lat, 4) 12-16 lat, 5) > 16 lat; typ gleby: 1 – autogeniczna, 2 – semihydrogeniczna, 3 – hydrogeniczna. Dostępność wolnej powierzchni: 1 – 0-25% wolnej powierzchni (bardzo duże pokrycie), 2 – 26-50% wolnej powierzchni (duże pokrycie), 3 – 51-75% wolnej powierzchni (średnie pokrycie), 4 – 76-100% wolnej powierzchni (małe pokrycie).

Table 1. Basic information on samples and sampling sites..... 35

Descriptions: The code for each sample of sphecid wasps consists of the site number, a lowercase letter for soil humidity level: a – autogenic, s – semihydrogenic, h – hydrogenic, two digits for the age of the fallow land (in years); each code ends with two digits in subscript indicating the year of sample collection. The stage of succession: 1) 1-2 years, 2) 3-5 years, 3) 6-11 years, 4) 12-16 years, 5) > 16 years; the type of soil: 1 – autogenic, 2 – semihydrogenic, 3 – hydrogenic. The availability of bare ground: 1 – 0-25% of bare ground, 2 – 26-50% of bare ground, 3 – 51-75% of bare ground, 4 – 76-100% of bare ground.

Tabela 2. Wykaz gatunków roślin kwiatowych stwierdzonych na badanych odłogach..... 37

Objaśnienia: Kody prób – jak w Tab. 1.

Table 2. A list of flowering plants recorded in the studied fallow sites..... 37

Description: The codes of the samples – see Table 1.

Tabela 3. Wykaz gatunków grzebaczowatych odłogów w KPN..... 56

Objaśnienia: * – gatunek nowy dla KPN, ** – gatunek nowy dla Mazowsza. Wymagania siedliskowe: eur – gatunek eurytopowy terenów otwartych, stn – gatunek stenotopowy terenów otwartych, les – gatunek stenotopowy terenów leśnych; sposób gniazdowania: en – gatunek endogeiczny, en/hy – gatunek endogeiczny i hypergeiczny, hy – gatunek hypergeiczny, (en) – kleptopasożyt gatunków endogeicznych; ofiary: Ara – Araneae, Dip – Diptera, Col – Coleoptera, He-Ap – Hemiptera-Aphidoidea, He-in – Hemiptera-inne, Hym – Hymenoptera, kl – kleptopasożyt, Lep – Lepidoptera, Ort – Orthoptera, Ort-Bla – Orthoptera i Blattodea; element zoogeograficzny: Eur – europejski, Hol – holarktyczny, Pal – palearktyczny, S-Med – submediterraneński, SP-Med

– subpontomediterraneński, Z-Pal – zachodniopalearktyczny; status gatunku: częstość występowania w Polsce (n-cz – gatunek niezbyt częsty, b-rz – gatunek bardzo rzadki, rz – gatunek rzadki), kategoria zagrożenia na czerwonej liście (DD – o danych niepełnych, EX? – prawdopodobnie wymarły, NT – bliski zagrożenia, VU – zagrożony).

Table 3. A list of sphecid wasp species recorded on fallow sites in the KNP..... 56

Descriptions: * – species new for the KNP, ** – species new for the Mazovian Lowland. Habitat preferences of species: eur – eurytopic, associated with open areas, stn – stenotopic, associated with open areas, les – stenotopic, associated with forests; nesting behaviour: en – endogeic, en/hy – endogeic and hypergeic, hy – hypergeic, (en) – kleptoparasite of endogeic species; prey: Ara – Araneae, Dip – Diptera, Col – Coleoptera, He-Ap – Hemiptera-Aphidoidea, He-in – Hemiptera-others, Hym – Hymenoptera, kl – kleptoparasite, Lep – Lepidoptera, Ort – Orthoptera, Ort-Bla – Orthoptera and Blattodea; zoogeographical element: Eur – european, Hol – holarctic, Pal – palearctic, S-Med – submediterranean, SP-Med – subpontian-mediterranean, Z-Pal – west-palearctic; the status of a species: occurrence in Poland (n-cz – not frequent, b-rz – very rare, rz – rare), IUCN categories of threat (DD – data deficient, EX? – probably extinct in the wild, NT – near threatened, VU – vulnerable).

Tabela 4. Gatunki grzebaczowatych odłogów KPN w poszczególnych kategoriach rzadkości..... 64

Objaśnienia: DDU – gatunki o dużych lokalnych populacjach, dużych areałach, ubikwistyczne; DDS – gatunki o dużych lokalnych populacjach, dużych areałach, wyspecjalizowane; DMU – gatunki o dużych lokalnych populacjach, małych areałach, ubikwistyczne; DMS – gatunki o dużych lokalnych populacjach, małych areałach, wyspecjalizowane; MDU – gatunki o małych lokalnych populacjach, dużych areałach, ubikwistyczne; MDS – gatunki o małych lokalnych populacjach, dużych areałach, wyspecjalizowane; MMU – gatunki o małych lokalnych populacjach, małych areałach, ubikwistyczne; MMS – gatunki o małych lokalnych populacjach, małych areałach, wyspecjalizowane.

Table 4. Sphecid wasp species of fallows in the KNP in particular categories of rarity..... 64

Descriptions: DDU – large local population size, wide distribution, broad habitat specificity; DDS – large local population size, wide distribution, restricted habitat specificity; DMU – large local population size, narrow distribution, broad habitat specificity; DMS – large local population size, narrow distribution, restricted habitat specificity; MDU – small local population size, wide distribution, broad habitat specificity; MDS – small local population size, wide distribution, restricted habitat specificity; MMU – small local population size, narrow distribution, broad habitat specificity; MMS – small local population size, narrow distribution, restricted habitat specificity.

Tabela 5. Liczba prób w określonym wieku odłogowania przyporządkowana przez SOM do podklasterów neuronów wyjściowych..... 75

Objaśnienia: F1-F5 – fazy sukcesji, liczby w nawiasach oznaczają wiek w latach.

Table 5. Number of samples assigned to SOM sub-clusters in relation to the age of the fallows..... 75

Descriptions: F1-F5 – the stage of succession, the numbers in brackets indicate the

age of a fallow land in years.

Tabela 6. Liczba prób przyporządkowana przez SOM do poszczególnych podklasterów neuronów wyjściowych ze względu na typ gleby (kat. 1, kat. 2, kat. 3)..... 75

Table 6. Number of samples assigned to SOM sub-clusters in relation to the type of soil (cat.1 – autogenic, cat. 2 – semihydrogenic, cat. 3 – hydrogenic)..... 75

Tabela 7. Liczebność względna (A), stałość występowania (F) i IndVal (I) (wszystkie w %) w poszczególnych podklasterach i liczebność całkowita (TA) w próbach 47 gatunków grzebaczowatych zaprezentowanych sztucznej sieci neuronowej Kohonena podzielonych na dwie grupy: gatunki z IndVal ≥ 25% (α) i pozostałe gatunki (β). Wartość IndVal dla danego gatunku istotnie ($p \leq 0.05$) najwyższa w danym podklasterze została podkreślona (dokładne poziomy istotności zaprezentowano na Ryc. 23. Informacja o preferencjach siedliskowych gatunków jest określona liczbą porządkową poprzedzającą nazwę gatunkową (objaśnienia na Ryc. 23)..... 95

Table 7. Relative abundance (A), relative frequency (F) and IndVals (I) (all in %) in sub-clusters and total observed abundance (TA) of 47 sphecid wasp species, used for SOM training, divided into two groups: species with IndVals ≥ 25% (α) and remaining species (β). IndVals significantly ($p \leq 0.05$) highest in a given sub-cluster are underlined (exact significance levels are presented in Fig. 23). Habitat preferences are indicated by numbers preceding the species names (see Fig. 23)..... 95

Tabela 8. Gatunki grzebaczowatych z wartościami IndVal ≥ 25% (por. Tab. 7) uszeregowane pod względem preferencji gniazdowania (grupa *i*, *ii*)..... 97

Objaśnienia: Dla każdego gatunku podano symbol podklasteru, dla którego odnotowano najwyższą wartość IndVal (jeżeli $p \leq 0{,}05$, symbol podkreślono).

Table 8. Species of sphecid wasps with an IndVal ≥ 25% (see Table 7) classified according to the nesting behaviour (group: *i* – endogeic *ii* – hypergeic)..... 97

Descriptions: The symbol of the sub-cluster with the maximum observed IndVal is presented for each species (and underlined if $p \leq 0.05$).

Tabela 9. Gatunki grzebaczowatych z wartościami IndVal ≥ 25% (por. Tab.7) uszeregowane pod względem preferencji pokarmowych larw (grupa *a*-*h*)..... 98

Objaśnienia: Dla każdego gatunku podano symbol podklasteru, dla którego odnotowano najwyższą wartość IndVal (jeżeli $p \leq 0{,}05$, symbol podkreślono).

Table 9. Species of sphecid wasps with an IndVal ≥ 25% (see Table 7) classified according to the trophic preferences of larvae (group: *a* – Araneae, *b* – Hemiptera-Aphidoidea, *c* – Hemiptera-others, *d* – Lepidoptera, *e* – Orthoptera and Blattodea, *f* – Hymenoptera, *g* – Coleoptera, *h* – Diptera)..... 98

Descriptions: The sub-cluster with the maximum observed IndVal is presented for each species (and underlined if $p \leq 0.05$).

WYKAZ RYCIN
LIST OF FIGURES

Ryc. 1. Teren badań z zaznaczonymi stanowiskami (punkty w różnych kolorach)..... 20
Objaśnienia: Nazwy miejscowości zaznaczono czcionką pogrubioną.

Fig. 1. Study area with marked sampling sites (circles in different colours)..... 20
Descriptions: Names of localities are written in bold.

Ryc. 2. Roczne sumy opadów w Stacji ZMŚP w Granicy w latach 1986-2010 (bez danych za rok 1990)..... 22
Objaśnienia: Ciągłą linią zaznaczono średnią opadów z wielolecia (= 505,7 mm).

Fig. 2. Annual total precipitation in the ZMŚP Station at Granica in 1986-2010 (without data from 1990)..... 22
Descriptions: The solid line indicates the average precipitation in 1986-2010 (= 505.7 mm).

Ryc. 3. Klasyfikacja termiczna i opadowa miesięcy z lat 2002-2006 (na podstawie danych ze Stacji Bazowej ZMŚP „Kampinos")..... 23

Fig. 3. Thermal and precipitation-based classification of months in 2002-2006 (on the basis of data from the „Kampinos" ZMŚP Station)..... 23

Ryc. 4. Struktura zastosowanej sztucznej sieci neuronowej Kohonena..... 51

Fig. 4. The structure of the applied Kohonen artificial neural network..... 51

Ryc. 5. Rozkład log-normalny względnej liczebności gatunków w zespole grzebaczowatych na odłogach w KPN..... 62
Objaśnienia: ^{x} – gatunki tworzące duże lokalne populacje, $^{\bullet}$ – gatunki tworzące małe lokalne populacje, D – statystyka testu Kołmogorowa-Smirnowa.

Fig. 5. Log-normal distribution of the relative abundance of the sphecid wasp assemblage on fallow sites in the KPN..... 62
Descriptions: ^{x} – species creating large local populations, $^{\bullet}$ – species creating small local populations, D – statistics of the Kolmogorov-Smirnov test.

Ryc. 6. Struktura dominacyjna grzebaczowatych na odłogach w KPN w latach 2002-2006..... 63

Fig. 6. Dominance structure of sphecid wasps on fallow sites in the KNP in 2002-2006..... 63

Ryc. 7. Częstość występowania (%) gatunków grzebaczowatych stwierdzonych na odłogach KPN.. 67
Objaśnienia: Ciągłą linią zaznaczono częstość występowania (= 50%), która pozwoliła wyznaczyć gatunki o dużych areałach (≥ 50%).

Fig. 7. Frequency (%) of sphecid wasp species in samples from fallow sites in KPN..... 67
Descriptions: The frequency (= 50%) that allowed to distinguish species with a wide range of distribution (≥ 50%) is marked with a solid line.

Ryc. 8. Liczba gatunków (S) i liczba osobników (N) poszczególnych grup siedliskowych (les – stenotopowych leśnych, eur – eurytopowych terenów otwartych, psam – stenotopowych terenów otwartych) w sezonach 2002-2006..... 69

Fig. 8. Species richness (S) and abundance (N) of sphecid groups with particular environmental preferences (les – stenotopic, associated with forests, eur – eurytopic, associated with open areas, psam – stenotopic, associated with open areas) in 2002-2006..... 69

Ryc. 9. Liczba gatunków (S) i liczba osobników (N) kleptopasożytów (klept) oraz poszczególnych grup gniazdowych (hy – gatunki hypergeiczne, en – gatunki endogeiczne) w sezonach 2002-2006..... 71

Fig. 9. Species richness (S) and abundance (N) of kleptoparasites (klept) and particular nesting groups (hy – hypergeic species, en – endogeic species) in 2002-2006..... 71

Ryc. 10. Próby grzebaczowatych (29) przypisane do 20 neuronów wyjściowych SOM ułożonych na płaszczyźnie (5 × 4)..... 74
Objaśnienia: Klastery (X i Y; oddzielone linią przerywaną) i podklastery (X_1, X_2, Y_1, Y_2; zaznaczone za pomocą gradacji – od bieli do czerni) neuronów i odpowiadających im modeli prób grzebaczowatych zostały wyróżnione na podstawie hierarchicznej analizy zgrupowań. Kod każdej próby grzebaczowatych składa się z: 1) dwóch cyfr oznaczających numer stanowiska, 2) małej litery oznaczającej wilgotność gleby (h – hydrogeniczna, s – semihydrogeniczna, a – autogeniczna), 3) dwóch kolejnych cyfr oznaczających wiek odłogowania (w latach), 4) dwóch cyfr w indeksie dolnym określających rok poboru próby.

Fig. 10. The 29 sphecid samples assigned to 20 output neurons of SOM arranged into a two-dimensional grid (5 × 4)..... 74
Descriptions: Clusters (X and Y; separated by a dashed line) and sub-clusters (X_1, X_2, Y_1, Y_2; shaded) of neurons and respective sample models of sphecid wasps have been distinguished by the use of the hierarchical cluster analysis. The code for each sample of sphecid wasps consists of: 1) two digits for site number, 2) a lowercase letter for soil humidity level (h – hydrogenic, s – semihydrogenic, a – autogenic), 3) two digits for the age of the fallow land (in years), 4) two digits in subscript indicating the year of sample collection.

Ryc. 11. Charakterystyka siedliskowa podklasterów neuronów wyjściowych SOM..... 77
Objaśnienia: Faza sukcesji badanego stanowiska, wilgotność gleby na badanym stanowisku (kategoria: 1 – autogeniczne, 2 – semihydrogeniczne, 3 – hydrogeniczne), heterogeniczność otoczenia (liczba siedlisk przylegających do badanego stanowiska), dostępność wolnej powierzchni (kategoria: 1 – 0-25% wolnej powierzchni ⟨bardzo duże pokrycie⟩, 2 – 26-50% wolnej powierzchni ⟨duże pokrycie⟩, 3 – 51-75% wolnej powierzchni ⟨średnie pokrycie⟩, 4 – 76-100% wolnej powierzchni ⟨małe pokrycie⟩), liczba gatunków roślin kwiatowych. Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa ($df = 3$, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$); podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych ($p < 0,05$) różnic w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya ($df = 1$, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).

Fig. 11. Environmental characteristics of the sub-clusters of SOM output neurons..... 77
Descriptions: The stage of succession of sampling sites, soil humidity at sampling sites (category: 1 – autogenic, 2 – semihydrogenic, 3 – hydrogenic), heterogeneity (number of other habitats adjacent to a sampled habitat), the availability of bare ground (category: 1 – 0-25% of bare ground, 2 – 26-50% of bare ground, 3 – 51-75% of bare ground, 4 – 76-

100% of bare ground), number of species of flowering plants. Point – median, whiskers – interquartile range. Comparisons between sub-clusters: *H* – statistics of the Kruskal--Wallis test (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5); sub-clusters underlined with the same line did not differ significantly ($p < 0.05$) in *post-hoc* comparisons. Comparisons between clusters: *U* – statistics of the Mann-Whitney test (df = 1, N_X = 12, N_Y = 17).

Ryc. 12. Liczba gatunków w próbie, liczebność całkowita w próbie. Wartość wskaźnika różnorodności Shannona-Wienera *H'*, wskaźnka równomierności *J'*, wskaźnika dominacji *D* i wskaźnika różnorodności Simpsona *C* w próbie..... 79
Objaśnienia: Porównanie podklasterów: 1) dla liczby gatunków i liczebności: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5). Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy; 2) dla wskaźników *H', J', D* i *C*: *F* – statystyka analizy wariancji ANOVA I (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5). Punkt – średnia, wąsy – odchylenie standardowe. Podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych ($p < 0,05$) różnic w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią.

Fig. 12. Species richness and total abundance of sphecids in a sample. Values of biocoenotic indices: *H', J', D* and *C* in a sample..... 79
Descriptions: Comparisons between sub-clusters: 1) in the number of species and the number of specimens in a sample: *H* – statistics of the Kruskal-Wallis test (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5). Point – mean, whiskers – interquartile range; 2) in the *H', J', D* and *C* indices: *F* – statistics of the analysis of variance ANOVA I (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5). Point – mean, whiskers – standard deviation. Sub--clusters underlined with the same line did not differ significantly ($p < 0.05$) in *post-hoc* comparisons.

Ryc. 13. Liczba i liczebność gatunków rzadkich w Polsce oraz gatunków zagrożonych w próbie..... 80
Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5); podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic ($p < 0,05$) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią.

Fig. 13. Species richness and abundance of the rare and endangered sphecid species in Poland in a sample..... 80
Descriptions: Point – median, whiskers – interquartile range. Comparisons between sub--clusters: *H* – statistics of the Kruskal-Wallis test (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5); sub-clusters underlined with the same line did not differ significantly ($p < 0.05$) in *post-hoc* comparisons.

Ryc. 14. Liczba, liczebność i udział gatunków stenotopowych terenów otwartych (grupa *3*) oraz gatunków eurytopowych terenów otwartych (grupa *1*) w próbie..... 82
Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5); podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic ($p < 0,05$) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, N_X = 12, N_Y = 17).

Fig. 14. Species richness, abundance and dominance of stenotopic (group *3*) and eurytopic (group *1*) sphecids associated with open areas in a sample..... 82
Descriptions: Point – median, whiskers – interquartile range. Comparisons between sub--clusters: *H* – statistics of the Kruskal-Wallis test (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2}

= 5); sub-clusters underlined with the same line did not differ significantly ($p < 0.05$) in *post-hoc* comparisons. Comparisons between clusters: *U* – statistics of the Mann-Whitney test (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).

Ryc. 15. Liczba, liczebność i udział gatunków stenotopowych terenów leśnych (grupa *2*) w próbie..... 83
Objaśnienia: Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$). Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych ($p < 0,05$) różnic w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).

Fig. 15. Species richness, abundance and dominance of stenotopic sphecids associated with forests (group *2*) in a sample..... 83
Descriptions: Point – median, whiskers – interquartile range. Comparisons between sub-clusters: *H* – statistics of the Kruskal-Wallis test (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$); sub-clusters underlined with the same line did not differ significantly ($p < 0.05$) in *post-hoc* comparisons. Comparisons between clusters: *U* – statistics of the Mann-Whitney test (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).

Ryc. 16. Liczba, liczebność i udział gatunków endogeicznych (grupa *i*) oraz gatunków hypergeicznych (grupa *ii*) w próbie..... 84
Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$); podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych ($p < 0,05$) różnic w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).

Fig. 16. Species richness, abundance and dominance of endogeic (group *i*) and hypergeic (group *ii*) sphecids in a sample..... 84
Descriptions: Point – median, whiskers – interquartile range. Comparisons between sub-clusters: *H* – statistics of the Kruskal-Wallis test (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$); sub-clusters underlined with the same line did not differ significantly ($p < 0.05$) in *post-hoc* comparisons. Comparisons between clusters: *U* – statistics of the Mann-Whitney test (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).

Ryc. 17. Liczba, liczebność i udział gatunków polujących na Araneae (grupa *a*) oraz na Hemiptera-Aphidoidea (grupa *b*) w próbie..... 86
Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$); podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic ($p < 0,05$) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).

Fig. 17. Species richness, abundance and dominance of sphecids preying on Araneae (group *a*) and on Hemiptera-Aphidoidea (group *b*) in a sample..... 86
Descriptions: Point – median, whiskers – interquartile range. Comparisons between sub-clusters: *H* – statistics of the Kruskal-Wallis test (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$); sub-clusters underlined with the same line did not differ significantly ($p < 0.05$) in *post-hoc* comparisons. Comparisons between clusters: *U* – statistics of the Mann-Whitney test (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).

Ryc. 18. Liczba, liczebność i udział gatunków polujących na Hemiptera-inne (grupa *c*) oraz na Diptera (grupa *h*) w próbie..... 87
Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5); podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic (p < 0,05) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią.

Fig. 18. Species richness, abundance and dominance of sphecids preying on Hemiptera-others (group *c*) and on Diptera (group *h*) in a sample..... 87
Descriptions: Point – median, whiskers – interquartile range. Comparisons between sub--clusters: *H* – statistics of the Kruskal-Wallis test (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5); sub-clusters underlined with the same line did not differ significantly (p < 0.05) in *post-hoc* comparisons.

Ryc. 19. Liczba, liczebność i udział gatunków polujących na Orthoptera i Blattodea (grupa *e*) oraz na Coleoptera (grupa *f*) w próbie..... 88
Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5). Podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic (p < 0,05) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, N_X = 12, N_Y = 17).

Fig. 19. Species richness, abundance and dominance of sphecids preying on Orthoptera and Blattodea (group *e*) and on Coleoptera (group *f*) in a sample..... 88
Descriptions: Point – median, whiskers – interquartile range. Comparisons between sub--clusters: *H* – statistics of the Kruskal-Wallis test (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5); sub-clusters underlined with the same line did not differ significantly (p < 0.05) in *post-hoc* comparisons. Comparisons between clusters: *U* – statistics of the Mann--Whitney test (df = 1, N_X = 12, N_Y = 17).

Ryc. 20. Liczba, liczebność i udział gatunków polujących na Lepidoptera (grupa *d*) oraz na Hymenoptera (grupa *g*) w próbie..... 89
Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5). Podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic (p < 0,05) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią.

Fig. 20. Species richness, abundance and dominance of sphecids preying on Lepidoptera (group *d*) and on Hymenoptera (group *g*) in a sample..... 89
Descriptions: Point – median, whiskers – interquartile range. Comparisons between sub--clusters: *H* – statistics of the Kruskal-Wallis test (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5); sub-clusters underlined with the same line did not differ significantly (p < 0.05) in *post-hoc* comparisons.

Ryc. 21. Liczba, liczebność i udział gatunków kleptopasożytniczych w próbie..... 90
Objaśnienia: Punkt – mediana, wąsy – rozstęp kwartylowy. Porównanie podklasterów: *H* – statystyka testu Kruskala-Wallisa (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2} = 5). Podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic (p < 0,05) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią. Porównanie klasterów: *U* – statystyka testu Manna-Whitneya (df = 1, N_X = 12, N_Y = 17).

Fig. 21. Species richness, abundance and dominance of kleptoparasites in a sample..... 90
Descriptions: Point – median, whiskers – interquartile range. Comparisons between sub--clusters: *H* – statistics of the Kruskal-Wallis test (df = 3, N_{X1} = 6, N_{X2} = 6, N_{Y1} = 12, N_{Y2}

= 5); sub-clusters underlined with the same line did not differ significantly ($p < 0.05$) in *post-hoc* comparisons. Comparisons between clusters: *U* – statistics of the Mann-Whitney test (df = 1, $N_X = 12$, $N_Y = 17$).

Ryc. 22. Rozmiar (średnia długość) gatunków w próbie. Liczba generacji gatunków w ciągu roku w próbie..... 91
Objaśnienia: Punkt – średnia, wąsy – odchylenie standardowe. Porównanie podklasterów: *F* – statystyka analizy wariancji ANOVA I (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$). Podklastery, dla których nie stwierdzono istotnych różnic ($p < 0,05$) w testach *post-hoc*, podkreślono jedną linią.

Fig. 22. Body size (mean length) of species in a sample. Number of generations per year in a sample..... 9 1
Description: Point – mean, whiskers – standard deviation. Comparisons between sub-clusters: *F* – statistics of ANOVA I (df = 3, $N_{X1} = 6$, $N_{X2} = 6$, $N_{Y1} = 12$, $N_{Y2} = 5$). Sub-clusters underlined with the same line did not differ significantly ($p < 0.05$) in *post-hoc* comparisons.

Ryc. 23. Związek poszczególnych gatunków o wartościach IndVal ≥ 25% (por. Tab. 7) z poszczególnymi regionami SOM (na podstawie modeli prób grzebaczowatych)..... 93
Objaśnienia: Ciemniejsze odcienie szarości oznaczają silniejszy związek; szarości są wyskalowane niezależnie dla poszczególnych gatunków. Po lewej stronie każdej płaszczyzny zaprezentowano symbol podklasteru, dla którego odnotowano najwyższą wartość IndVal (obliczony dla rzeczywistych próby grzebaczowatych; w indeksie górnym, jeżeli $p > 0,05$). Gatunki o podobnym wzorze na SOM wykazują podobne preferencje siedliskowe. Gatunki, których wzory są swoimi lustrzanymi odbiciami (negatywami), różnią się znacznie pod względem preferencji siedliskowych. Grupy: *1* – gatunki eurytopowe terenów otwartych; *2* – gatunki stenotopowe terenów leśnych; *3* – gatunki stenotopowe terenów otwartych.

Fig. 23. Associations (the darker the shading, the greater the association) of sphecid species exhibiting IndVals ≥ 25% (see Table 7) with particular SOM regions (based on the models of sphecid wasp samples)..... 93
Descriptions: The shading is scaled independently for each species. The symbol of the sub-cluster with the maximum indicator value (IndVal; based on the real sphecid wasp samples) recorded for a given species is presented on the left side of each species plane (in superscript if $p > 0.05$). Species with the same pattern over SOM exhibit similar environmental preferences. Species whose patterns over SOM are mirror images of each other exhibit considerably different environmental preferences. Groups: *1* – eurytopic species, associated with open areas; *2* – stenotopic species, associated with forests; *3* – stenotopic species, associated with open areas.

SUMMARY

Ecology of sphecid wasps (Hymenoptera, Apoidea, Spheciformes) on fallow fields in the Kampinos National Park

1. In the Kampinos National Park (KNP, Poland), which is a UNESCO Biosphere Reserve, 29 catch-per-unit-effort samples of Spheciformes were collected on fallow fields in 2002-2006. Each sample composed of 19 pooled catches from three (two yellow and one white) Moericke water-filled pan-traps located at a sampling site.

2. The main aim of the study was to identify the factors promoting the diversity of sphecid wasps on fallows.

3. The following features of fallow sites were analysed: the age of a fallow field and its successional stage, the type of soil (level of soil humidity), heterogeneity of the surrounding landscape (habitat mosaicity), the availability (percentage) of bare land, and the number of flowering plant species. The following biology traits of sphecid wasps were included: habitat preferences, nesting habits, trophic preferences of larvae, imagines body size and generation number per year.

4. A total of 2694 specimens belonging to 82 species (36% of Polish fauna) and 29 genera (60% genera of sphecid wasps of Poland) were recorded. Eighteen species new to the KNP and six new species (*Gorytes albidulus*, *Oxybelus variegatus*, *Tachysphex unicolor*, *Trypoxylon deceptorium*, *T. medium* and *T. minus*) to the Mazovia were found. The total number of sphecid species recorded in KNP increased to 136 (60%), in Mazovia to 178 (80%), in Poland to 225 species. Also 16 threatened and 24 rare species were noted.

5. The dominant species on fallow fields were eurytopic and stenotopic sphecid wasps associated with open areas and nesting in the ground.

6. The maximum total abundance of sphecid wasps on fallows was noted in mid-July; their phenology was affected by weather conditions.

7. The highest species richness and total abundance of Spheciformes were recorded at fallows located on dry (autogenic and semihydrogenic) soils, with higher availability of bare ground, which are the preferred nesting habitats by the ground nesting species.

8. Another important determinant of sphecid distribution was the position of sampling sites in the land mosaic. The lowest species richness and total abundance of sphecids were recorded at fallow fields located in an uniform environment (i.e. with

few other habitats nearby), which limited the diversity of resources available within the flight ranges of sphecid wasps.

9. The age of fallow fields, their successional stage and the number of flowering plant species had no significant influence on the species richness and total abundance of sphecid wasps.

10. Stenotopic and eurytopic species associated with open habitats and endogeic species were recorded mostly on fallow fields with dry soil, available bare ground and high heterogeneity of the surrounding landscape.

11. The annual number of generations of sphecids significantly decreased while the body sizes significantly increased on fallow fields with dry soil and high heterogeneity of the surrounding landscape.

12. For 16 species significant associations with certain groups of sampling sites (and respective environmental conditions) were recorded, which allowed to verify habitat preferences of some species described in the literature.

13. The study is consistent with the concept that (natural or human-induced) habitat heterogeneity enhances faunal diversity and brings important conclusions for the management of park landscapes: afforestation of fallows (i.e. open areas), both intentional and resulting from natural succession of plant communities, may limit the land mosaicity and thus faunal diversity.

PODZIĘKOWANIA

Pragnę wyrazić wdzięczność moim Bliskim, mężowi Arkowi i synowi Maćkowi, za wsparcie podczas pisania niniejszej rozprawy. Z całego serca dziękuję mojej Mamie i Marianowi oraz moim Teściom. Chciałabym podziękować także dwóm moim przyjaciołom, Andrzejowi Krukowi i Bogdanowi Wiśniowskiemu, za okazaną mi ogromną życzliwość, radę i cenne uwagi, które wykorzystałam, nadając ostateczny kształt niniejszej pracy. Słowa podziękowania kieruję również do Ani Bomanowskiej, Dominika Kopcia, Darka Pietraszewskiego i Mirka Przybylskiego.

OD REDAKCJI

Dr Katarzyna Szczepko ukończyła w 1991 roku studia na Wydziale Biologii i Nauk o Ziemi Uniwersytetu Łódzkiego, uzyskując tytuł magistra biologii w specjalności biologia środowiskowa. W tym samym roku została zatrudniona w Katedrze Zoologii Bezkręgowców i Hydrobiologii UŁ na stanowisku biologa, a następnie asystenta. W latach 1992-1993 uczestniczyła w polsko-holenderskim programie badawczym *Hydraulics and macroinvertebrates*. W 1993 roku pracowała jako wolontariusz w School of Environment and Natural Resources, Department of Agriculture, The Ohio State University (Stany Zjednoczone). W październiku 1993 roku podjęła studia w ramach Studium Doktoranckiego Ekologii i Ochrony Środowiska UŁ. W 1997 roku uzyskała stopień doktora na podstawie rozprawy pt. *Próba rozróżnienia dwóch blisko spokrewnionych gatunków os społecznych z rodzaju* Vespula *THOMS. (Hymenoptera*, *Vespidae)* – V. germanica *(F.) i* V. vulgaris *(L.) przy pomocy kompleksowej analizy cech*, której promotorem był prof. dr hab. Janusz Markowski z Katedry Ekologii i Zoologii Kręgowców UŁ. Podjęte w tej pracy problemy badawcze dotyczyły rozróżnienia – za pomocą cech metrycznych, niemetrycznych i biochemicznych – dwóch blisko spokrewnionych gatunków os społecznych. Wyniki tychże badań zaprezentowano na krajowych i międzynarodowych sympozjach oraz, w części, opublikowano w 43. numerze „Przeglądu Zoologicznego". W 1998 roku dr Szczepko została zatrudniona na stanowisku adiunkta w Katedrze Ekologii i Zoologii Kręgowców UŁ; od 1999 roku pracuje w Zakładzie Dydaktyki Biologii i Badania Różnorodności Biologicznej UŁ.

Zainteresowania naukowe Katarzyny Szczepko obejmują entomologię, w szczególności ekologię, faunistykę oraz problematykę ochrony żądłówek (Aculeata, Hymenoptera), zwłaszcza żądłówek drapieżnych. Dr Szczepko wykazała dotąd 9 gatunków żądłówek nowych dla fauny Polski. Innym obszarem jej zainteresowań jest metodyka nauczania przyrody i biologii, głównie metody aktywizujące w nauczaniu i uczeniu się na różnych etapach edukacji.

Dr Szczepko prowadziła różnorodne zajęcia dydaktyczne, była promotorem prac magisterskich, licencjackich i dyplomowych. Od 2003 roku jest opiekunem kierunkowym praktyk pedagogicznych, a od 2012 koordynatorem bloku pedagogicznego na Wydziale Biologii i Ochrony Środowiska, a ponadto członkiem Wydziałowej Komisji ds. Jakości Kształcenia Wydziału Biologii i Ochrony Środowiska UŁ.

Dorobek naukowy Katarzyny Szczepko obejmuje 32 oryginalne prace doświadczalne (w tym sześć w czasopismach wyszczególnionych na liście Filadelfijskiego Instytutu Informacji Naukowej), jedną pracę przeglądową, 13 rozdziałów zawartych w monografiach krajowych i jeden w monografii międzynarodowej, pięć publikacji popularnonaukowych oraz 42 komunikaty zjazdowe. W 2005 roku dr Szczepko otrzymała zespołową nagrodę pierwszego stopnia Rektora Uniwersytetu Łódzkiego za cykl prac nt. *Badania fauny Polski Środkowej*.

Od 1998 Katarzyna Szczepko roku jest członkiem Polskiego Towarzystwa Entomologicznego oraz Sekcji Hymenopterologicznej PTE.