

Insektfaunaens sammensætning i urtevegetationen i en bøgeskov

af BOY OVERGAARD NIELSEN

(With a summary: The insect fauna in the herb layer
of a Danish beech stand).

Insektfaunaens sammensætning i urtevegetationen i bøgeskove er yderst dårlig kendt. I forbindelse med undersøgelser over insektfaunaen på bøg (*Fagus sylvatica* L.), udført i Hestehaven ved Rønde 1969–72 (se Nielsen, 1974a–e, 1975), fremkom resultater, som også kan belyse faunaen i urtevegetationen, bl. a. blev det påvist, at en række vigtige repræsentanter for kronafaunaen på bøg også forekom i skovbundens urtevegetation (Nielsen, 1974e). Da der ikke synes at foreligge tilgængelige oplysninger om faunaens sammensætning i urtevegetationen i bøgeskov, er der grund til at fremlægge de resultater, der er fremkommet ved undersøgelserne i Hestehaven. Det må imidlertid understreges, at der ikke her gøres forsøg på at præsentere en detaljeret og fuldstændig faunaliste, men formålet er blot – på basis af en relativ grov analyse – at søge afklaret hvilke faunaelementer, der numerisk set er dominerende i urtevegetationen.

I det følgende skal der gives en oversigt over sammensætningen af den fritlevende insektfauna i urtevegetationen; desuden vil de dominerende arter blive nærmere omtalt, bl. a. med henblik på sæsonaktivitet. Hovedvægten vil her blive lagt på biller. Et vigtigt spørgsmål er, om der til selve urtevegetationen er knyttet en specifik insektfauna og om individrige planteædende insekter er aktive som konsumenter i dette lag. Foruden fritlevende planteædende insekter kan vegetationen også rumme diverse minerende, galledannende og stængelborende former. Galledannere og stængelborere blev dog ikke registreret i nævneværdigt omfang; i forsøgsområdet er der derimod regelmæssigt foretaget indsamling af bladminer på urteagtige planter i skovbunden, og der skal derfor ligeledes præsenteres en kort oversigt over de registrerede arter. Endvidere foretages et skøn over den betydning, som fritlevende og minerende insekter kan tillægges som konsumenter i urtevegetationen, idet den del af den årlige planteproduktion, der fortæres af planteædende insekter, er beregnet. Endelig søges urtevegetationens betydning for bøgeskovens leddyrfauna som helhed vurderet.

LOKALITET OG VEGETATION

Orienterende undersøgelser over urtevegetationens fauna blev udført i 1967, medens de egentlige indsamlinger stammer fra 1971–74. Undersøgelsesområdet var en højstammet bøgebevoksning i Hestehaveskoven ved Rønde (se Nielsen, 1974a–e, 1975), hvor vegetationen bestod af en ca. 90-årig overetage af bøg (gennemsnitlig højde ca. 29 m), en underetage af bøg (gennemsnitlig højde ca. 9 m), samt en skovbundsvegetation sammensat af urteagtige planter og askeopvækst (*Fraxinus excelsior* L.), maksimal højde af sidstnævnte 0,5 m.

Forår og forsommer udgør urtevegetationen et næsten sammenhængende tæppe domineret af hvid anemone (*Anemone nemorosa* L.), skovmærke (*Asperula odorata* L.), skovsyre (*Oxalis acetosella* L.), enblomstret flitteraks (*Melica uniflora* Retz.) og skovstar (*Carex silvatica* Huds.). I sommerens løb opstår talrige vegetationsløse pletter i skovbunden; den spredte urtevegetation er nu overvejende domineret af skovmærke samt af græsserne enblomstret flitteraks og skovbyg (*Hordeum europaeum* (L)).

Forsøgsområdet (3 ha) er inddelt i et kvadratnet; i hvert af årene 1971 og 1972 blev der tilfældigt udtrukket to kvadrater (10×10 m), hvor samtlige ketsjninger blev udført sommeren igennem. I 1967, 1973 og 1974 blev indsamlingerne derimod foretaget på diverse stationer rundt omkring i forsøgsområdet. En oversigt over floraens sammensætning i de fire kvadrater er præsenteret i tabel 1; det fremgår af tabellen at kvadraterne parvis minder meget om hinanden; således repræsenterer kvadrat I og II skovbundsfloraen i den mørkere del af bøgehøjskoven, hvor anemone (*A. nemorosa* L.) og skovmærke (*A. odorata* L.) er dominerende planter (fig. 1), medens kvadraterne III og IV begge er beliggende i mere lys- og vindeksponerede områder, hvor græsser spiller en fremtrædende rolle (fig. 1). I kvadraterne blev floraens sammensætning og udviklingstrin beskrevet ved hver indsamling; sæsonmæssige ændringer i insektfaunaens sammensætning kunne således – om nødvendigt – sammenholdes med vegetationens sæsondynamik, herunder blomstring, frøsætning, etc. (se s. 158).

Fig. 1. Urtevegetationen i Hestehaven. Øverst, den mørkere del af højskoven, maj; anemone dominerende. Nederst, område eksponeret for lys og træk; græsser dominerende, september.

Fig. 1. The herb layer in Hestehaven. Above, the dark central part of the beech forest, May; anemone predominant. Below, area exposed to light and draught; grasses predominant, September.



METODIK

Indsamling af faunaen i urtevegetationen er foretaget ved hjælp af en almindelig vegetationsketsjer (diameter 40 cm, slaglængde 1 m). Vegetationsketsjning er behæftet med en række fejlkilder (se bl. a. Balogh, 1958), men var af tekniske grunde den eneste indsamlingsmetode, der kunne anvendes i den foreliggende situation. Et alvorligt problem er, at ketsjningen klart er behæftet med et betydeligt subjektivt element, f. eks. slaglængde, slagfrekvens, ketsjerslagenes placering i vegetationen (d. v. s. højde over jorden), o. s. v. Balogh (1958) foreslår direkte beregning af data pr. fladeenhed og anbefaler ensartet afketsjning af et defineret, måleligt areal. Denne metode er dog vanskelig at anvende i praksis, og den kendsgerning, at et givet areal dækkes med ketsjerslag, garanterer desværre langt fra, at alle insekter i området indfanges. Fangsten af en given art afhænger således bl. a. af den pågældende organismes adfærd; nogle arter er nemlig bedre skikkede til at undgå nettet eller til at holde sig fast i vegetationen end andre.

Baseret på en sammenligning af ketsjerfangst med data indsamlet ved hjælp af andre metoder konkluderer Gromadzka og Trojan (1967), at ketsjning giver det største antal af de insekter, der er knyttet til de øvre lag af græs- og urtevegetation, men at data indsamlet med denne teknik er mest egnet til at belyse artssammensætning og ikke giver noget grundlag for kvantitative beregninger.

Menhinick (1963a, b) anvender imidlertid vegetationsketsjning til beregning af individtæthed i urtevegetationen, idet han som basis benytter den såkaldte »removal sampling«-metode, hvor der foretages successive indsamlinger i samme område, d. v. s. en udfangst-metodik. Fangsten vil da aftage med en rate, der står i relation til størrelsen af den totale population (ukendt) og det antal individer, der er fjernet (kendt). Værdierne fra en prøveserie indsættes i et koordinatsystem (y-akse: antal individer indsamlet i en given prøve, x-akse: antal individer indsamlet før given prøve), det punkt, hvor regressionslinien skærer x-aksen, angiver populationsstørrelsen. Denne metode er ligeledes anvendt til bestemmelse af individtæthed af insekter på mindre bøgetræer (Nielsen, 1975).

Effektiviteten af den anvendte vegetationsketsjning blev afprøvet i Hestehaven, 1974. Et forsøgsområde (1 m bredt) blev afmærket ved hjælp af bambusstokke og snor, hvorefter det afgrænsede område blev afketsjet 8 gange; i alt 12 prøveserier af denne type indsamledes. Der ketsjedes omkring 2000 arthropoder ved disse prøvetagninger; fangsten fra de successive indsamlinger blev bestemt og optalt hver for sig. Et gennemsnit af

Tabel 1. Vegetationens sammensætning i 4 afketsjede kvadrater (10×10 m), Hestehaven 1971–72. Antallet af krydsjer afspejler arternes relative hyppighed.

Table 1. The species composition of the vegetation in 4 squares (10×10 m), in which sweeping was carried out, Hestehaven 1971–72. The number of crosses reflects the relative abundance of the species.

Art (Species)	Kvadrat I (square I)	Kvadrat II (square II)	Kvadrat III (square III)	Kvadrat IV (square IV)
<i>Anemone nemorosa</i> L.	xxx	xxx	x	x
<i>Asperula odorata</i> L.	xxx	xxx	xxx	xxx
<i>Oxalis acetosella</i> L.	x	x	xx	xx
<i>Urtica dioeca</i> L.	x	x		x
<i>Ficaria verna</i> Huds.	x			
<i>Circaea lutetiana</i> L.	x	x	xx	
<i>Viola silvestris</i> Rchb.	x		x	
<i>Veronica montana</i> L.	x	x		x
<i>Mercurialis perennis</i> L.		x		
<i>Geranium robertianum</i> L.				x
<i>Melica uniflora</i> Retz.	x	x	xxx	xxx
<i>Hordeum europaeum</i> (L.)	x	x	x	
<i>Dactylis aschersoniana</i> Groeb.	x	x		x
<i>Poa nemoralis</i> L.	x			
<i>Milium effusum</i> L.				xxx
<i>Carex silvatica</i> Huds.	x	x	x	
<i>Carex remota</i> L.	x	x		
<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.)	x	x		
<i>Athyrium filix-femina</i> L.	x	x		xx
<i>Fraxinus exelsior</i> L.	x	x	xxx	x

ovennævnte 12 prøveserier viste, at af den samlede registrerede fauna blev ca. 50 % af individerne indsamlet i første afketsjning og henholdsvis ca. 15 %, 11 %, 7 %, 7 %, 4 %, 4 % og 2 % i de følgende. Dette viser klart, at en enkelt afketsjning af et stykke vegetation i al fald ikke er tilstrækkelig effektiv; hertil kommer, at visse arter, f. eks. mange snudebiller, lader sig falde til jorden ved forstyrrelser og måske først langt senere atter vover sig op i vegetationen. Sådanne arter bliver i visse tilfælde muligvis slet ikke registreret i afketsjningsserier af denne art. Menhinick (1963a) påviste, at disse arters nyopvandring i vegetationen kan bevirke en stigning i individtallet sent i en prøveserie. Forsøgene i Hestehaven viste endvidere, at det var yderst vanskeligt at afketsje forsøgsområdet for dipterer, idet disse forekom i samtlige af de successive prøver – undertiden i betydeligt

antal. Utvivlsomt nykoloniseres det afketsjede område meget hurtigt af dipterer fra nabobevoksninger, således at det i realiteten er umuligt at afprøve metodens effektivitet overfor disse – og andre – meget mobile insekter, men den må skønnes at være meget ringe.

Såfremt dipterer udelukkedes fra beregningerne, fremkom i mange tilfælde pæne udfangstresultater. For mange af de repræsenterede dyregrupper var en meget uregelmæssig forekomst i successive prøver karakteristisk, men trods alt sporedes i alle tilfælde en tydelig faldende tendens gennem prøveserien. Dette kunne tyde på, at den af Menhinick (1963 a, b) præsenterede teknik i en vis udstrækning også lader sig praktisere i urtevegetationen i Hestehaven med henblik på en *orienterende* undersøgelse over populationsstørrelse af leddyr – dipterer dog undtaget. Baseret på meget strengt standardiserede indsamlinger i 1974 kunne der således forsøgsvis angives en størrelsesorden for populationstæthed og biomasse. Urtevegetationens pletvise udbredelse i en stor del af året gør det imidlertid umuligt at benytte resultatet fra kvantitative ketsjninger til meningsfyldt beregning af individtæthed pr. fladeenhed (m², ha) skovbund. Der foreligger nemlig naturligvis kun data fra de områder, hvor der findes vegetation. Der skal derfor kun angives enkelte værdier for populationstæthed og biomasse gældende for udvalgte områder med sammenhængende urtevegetation.

Vegetationsketsjning i simpel form er imidlertid ofte blevet anvendt til belysning af insektfaunaens sammensætning i forskellige plantesamfund, bl. a. i amerikanske skovøkosystemer (se således Whittaker, 1952). I undersøgelser af denne art må indsamlingsmetoden blot standardiseres som tilfældet var i de udførte undersøgelser i Hestehaven (1967, 1971–73), hvor det var et spørgsmål om at indsamle sammenlignelige prøver i forskellige kvadrater og på forskellige tidspunkter; hver prøve bestod af 10 ketsjerslag i vegetationen. På hver indsamlingsdato blev der indsamlet en prøveserie omfattende 10 prøver pr. kvadrat. Hver prøve dækkede et afketsjet areal på ca. 4 m² og hver prøveserie repræsenterede dermed ca. 40 m². Denne del af prøvetagningen har – som nævnt – i første række et faunistisk, kvalitativt og fænologisk sigte, hvorfor de ovennævnte arealangivelser blot skal tjene til at understrege standardiseringen af indsamlingsmetoden.

I 1967 blev indsamlingerne foretaget spredt sommeren igennem, men i 1971 ketsjedes i alt 26 gange regelmæssigt fordelt i perioden slutningen af april – midten af september; der blev i alt indsamlet 520 prøver sæsonen igennem. I 1972 blev der ketsjet 11 gange i perioden midten af juni – slutningen af august; i alt indsamledes 220 prøver. I 1973 indsamledes 65 prøver i sidste halvdel af juni. Det samlede materiale 1971–73 om-

fattede således omkring 800 prøver. Endelig indsamledes som omtalt s. 148 12 prøveserier i 1974 med henblik på udfangst; 2 serier indsamledes først i maj, 4 sidst i juni, 4 sidst i juli og 2 sidst i august.

Ketsjerprøverne blev indsamlet i tørt vejr og indenfor tidsrummet kl. 10.00–19.00.

FAUNAENS SAMMENSÆTNING

Tabel 2 giver en oversigt over det ketsjede materiale 1971–73, der i alt omfatter ca. 7400 individer; over 60 insektarter er repræsenteret i faunalisten s. 168. En del af det indsamlede materiale er ikke identificeret til artsniveau;

Tabel 2. Invertebrater ketsjet i urtevegetationen, Hestehaven, 1971–73.

Table 2. Invertebrates swept in the herb layer, Hestehaven, 1971–73.

År (<i>year</i>)	1971	1971	1971	1972	1972	1972	1973	1971–73
Kvadrat (<i>square</i>)	I	II	I+II	III	IV	III+IV		Total
Dermaptera	21	47	68	2	13	15	1	84
Orthoptera	–	1	1	–	–	–	–	1
Psocoptera	4	3	7	7	1	8	–	15
Plecoptera	3	1	4	–	–	–	–	4
Heteroptera	214	165	379	15	47	62	4	445
Homoptera	13	17	30	43	54	97	160	287
Thysanoptera	–	1	1	2	7	9	–	10
Neuroptera	5	9	14	1	1	2	8	24
Lepidoptera	37	54	91	28	11	39	23	153
Coleoptera	656	880	1536	167	159	326	226	2088
Hymenoptera	35	15	50	61	63	124	91	265
Diptera	12	25	37	427	496	923	506	1466
Insecta (Pterygota)	1000	1218	2218	753	852	1605	1019	4842
Gastropoda	–	–	–	2	–	2	–	2
Isopoda	–	–	–	10	26	36	–	36
Collembola	–	–	–	8	10	18	–	18
Acari	3	4	7	17	8	25	–	32
Araneae	440	535	975	523	520	1043	442	2460
Opiliones	4	5	9	1	11	12	6	27
Invertebrata (÷ Pterygota)	447	544	991	561	575	1136	448	2575
Total	1447	1762	3209	1314	1427	2741	1467	7417

Insekter i bøgeskovens urtevegetation

Tabel 3. Dipterer ketsjet i urtevegetationen, Hestehaven, 1972.

Table 3. Diptera swept in the herb layer, Hestehaven, 1972.

Kvadrat (<i>square</i>)	III	IV	Total
Tipulidae	62	47	109
Anisopodidae	–	1	1
Culicidae	16	14	30
Chironomidae	2	1	3
Mycetophilidae	132	164	296
Cecidomyiidae	11	19	30
Nematocera	223	246	469
Rhagionidae	2	–	2
Asilidae	14	3	17
Empididae	36	29	65
Dolichopodidae	22	33	55
Brachycera	74	65	139
Lonchoceridae	4	2	6
Phoridae	3	4	7
Syrphidae	4	1	5
Lauxaniidae	24	33	57
Pallopteridae	3	5	8
Agromyzidae	–	1	1
Heleomyzidae	3	4	7
Borboridae	14	17	31
Drosophilidae	5	9	14
Muscidae	62	92	154
Scatophagidae	8	17	25
Cyclorrhapha	130	185	315
Diptera	427	496	923

dette gælder bl. a. edderkopper og dipterer, som nærmere behandles i anden forbindelse, samt snyltehvepse.

Tabel 2 viser, at Araneae, Coleoptera og Diptera i den nævnte rækkefølge er dominerende faunagrupper i urtevegetationen. De nævnte grupper udgør i hele perioden henholdsvis ca. 33 %, 28 % og 20 % af den samlede fauna i dette lag. Fra år til år er der variation i de dominerende gruppers relative placering; i alle tre år er edderkopperne den vigtigste eller næstvigtigste gruppe, medens billernes og dipternes placering fremviser større udsving. Især bemærkes det meget ringe antal dipterer, der er indsamlet i

1971. Dette år må generelt betegnes som et meget dårligt år for skovbundsdipterer i forsøgsområdet, idet antallet af fluer og myg indsamlet i klækkefælder i skovbunden tilsvarende er meget ringe.

I tabel 3 er det i 1972 indsamlede diptermateriale fordelt på familier. Dominerende familier er svampemyg (*Mycetophilidae*), egentlige fluer (*Muscidae*) og stankelben (*Tipulidae*); disse familier repræsenterer tilsammen ca. 60 % af dipterfaunaen. Desuden bør dansefluer (*Empididae*), løvfluer (*Lauxaniidae*) og styltefluer (*Dolichopodidae*) nævnes. Langt den største del af dipterfaunaen i urtevegetationen hidrører fra skovbunden, idet der er tale om arter, hvis larver lever i jord eller nedfaldsløv (førn). Dipterer fra forsøgsområdet vil som ovenfor nævnt blive behandlet i en senere forbindelse.

I tabel 4 er de indsamlede biller på tilsvarende vis fordelt på familier; klart dominerende er snudebiller (*Curculionidae*), der udgør ca. 22 % af alle invertebrater eller ca. 34 % af insekterne, hvilket svarer til ca. 78 % af alle biller. Desuden bør blødvinger (*Cantharidae*) og smeldere (*Elateridae*) fremhæves.

Tabel 5 giver en oversigt over de indsamlede snudebillers fordeling på art: bøgeloppen (*Rhynchaenus fagi*) og løvsnudebilleren (*Phyllobius argentatus*) udgør henholdsvis ca. 54 % og ca. 27 % af snudebillerne. Begge arter fouragerer i imaginalstadiet på bøg; det samme gælder arterne *Strophosomus capitatus*, *S. melanogrammus*, *Polydrosus mollis* og *P. undatus*; tilsammen repræsenterer de nævnte 6 arter ca. 85 % af snudebillerne, hvilket svarer til, at ca. 29 % af insekterne i urtevegetationen er snudebiller med føde-

Tabel 4. Biller ketsjet i urtevegetationen, Hestehaven, 1971-73.

Table 4. Beetles swept in the herb layer, Hestehaven, 1971-73.

År (year)	1971	1971	1971	1972	1972	1972	1973	Total
Kvadrat (square)	I	II	I+II	III	IV	III+IV		
Staphylinidae	13	34	47	2	4	6	5	58
Cantharidae	33	48	81	8	12	20	10	111
Elateridae	27	35	62	3	8	11	9	82
Nitidulidae	9	17	26	-	-	-	1	27
Coccinellidae	21	32	53	3	6	9	6	68
Chrysomelidae	10	13	23	-	-	-	1	24
Curculionidae	505	664	1169	141	125	266	186	1621
Diverse Coleoptera	38	37	75	10	4	14	8	97
Total	656	880	1536	167	159	326	226	2088

Insekter i bøgeskovens urtevegetation

Tabel 5. Snudebiller (Curculionidae) ketsjet i urtevegetationen, Hestehaven, 1971–73.

Table 5. Weevils (Curculionidae) swept in the herb layer, Hestehaven, 1971–73.

	1971	1972	1973	Total
<i>R. fagi</i>	508	207	154	869
<i>Pb. argentatus</i>	395	28	17	440
<i>B. pellucidus</i>	132	11	–	143
<i>B. echinatus</i>	36	–	–	36
<i>S. capitatus</i>	26	5	3	34
<i>T. cavinatus</i>	22	–	–	22
<i>S. asperatus</i>	18	–	–	18
<i>S. melanogrammus</i>	10	7	4	21
<i>A. pallipes</i>	8	5	4	17
<i>P. mollis</i>	6	3	1	10
<i>P. undatus</i>	4	–	3	7
<i>A. turbatus</i>	3	–	–	3
<i>A. flavipes</i>	1	–	–	1
Total	1169	266	186	1621

mæssig tilknytning til bøg. *Acalles turbatus* er knyttet til døde grene, bl. a. af bøg. De resterende 6 arter (tabel 5), der altså kun udgør 15 % af snudebillerne, er knyttet til urtevegetationen eller skovbunden; blandt disse er *Barypithes pellucidus* den individrigeste art, men fra år til år må stor variation i individtallet noteres – også når prøvetallet pr. år tages i betragtning. I urtevegetationen er der således ikke etableret nogen specifik, individrig snudebillefauna (Nielsen, 1974e).

Hvad biller iøvrigt angår, er de i tabel 4 nævnte familier domineret af følgende arter: *Staphylinidae*: *Tachyporus obtusus*; *Cantharidae*: *Malthinus flaveolus*; *Elateridae*: *Athous vittatus* og *At. subfuscus*; *Nitidulidae*: *Meligethes aeneus*; *Coccinellidae*: *Coccinella 7-punctata* og *C. 14-punctata*; *Chrysomelidae*: *Lema melanopa*. Som påpeget af Nielsen (1974c) er *M. flaveolus* samt de nævnte *Athous*- og *Coccinella*-arter velkendte indslag i bøgekronernes fauna.

Med hensyn til de øvrige insektordner præsenteret i tabel 2, er skovørentvisten *Chelidurella acanthopygia* eneste ørentvist i materialet. Barklus (*Psocoptera*) og slørvinger (*Plecoptera*) er repræsenteret ved henholdsvis *Mesopsocus unipunctatus* og *Nemoura cinerea* – sidstnævnte klækket fra temporære pytter. De tre nævnte arter forekommer ligeledes på bøg (Nielsen, 1974c og under trykning), hvor de især fouragerer på epifytbevoks-

ningerne på stammerne. *Lygus pratensis*-komplekset, *Nabis ferus* og *Antho-
coris nemorum* er dominerende tæger i urtevegetationen. Af disse er sidst-
nævnte ikke specielt knyttet til urtevegetationen, men forekommer stort set
i alle økosystemets strata. I urtevegetationen i en tjekkisk blandingskov
(*Querceto-Carpinetum*) var *Lygus rugulipennis*, *Lygus pratensis* og *Nabis*
sp. dominerende tægearter; af disse indvandrer førstnævnte i sensommeren
og efteråret fra omkringliggende marker for at overvintre i skoven (Ste-
panovicova, 1973); en tilsvarende indvandring antages ligeledes at fore-
komme i Hestehaven (Nielsen, 1974c og under trykning).

»Bøgecikaden« *Typhlocyba cruenta*, der er velkendt fra bøg (se Nielsen,
1974c og under trykning) er dominerende homopter; hyppigste sommer-
fugle i ketsjerprøverne er det langhornede møl *Adela degeeriella*, hvis
sækbærende larver er talrige i skovbunden, og syrenmøllet *Gracilaria sy-
ringella*, der er knyttet til askeopvæksten. Endelig skal nævnes, at visse
sommerfuglelarver knyttet til bøg undertiden kan forekomme i stort antal
i skovbunden (se nedenfor). Hymenopterer er først og fremmest repræsen-
teret ved snyltehvepse tilhørende en række familier.

Ændringer i faunasammensætningen i urtevegetationen vil i første række
afspejle markante faser i ovennævnte vigtige faunaelementers sæsondynamik – først og fremmest snudebillernes klækningsaktivitet og æglægning i
skovbunden samt skovbundsdipterernes klækningsrytme. Nogle sommer-
fuglelarver kan før forpupningen fire sig ned fra bøgekronerne; det gælder
således frostmålere (*Operophtera fagata*). Sådanne tilskud kan i visse pe-
rioder også præge faunasammensætningen i urtevegetationen. Sidst på året
kan insekter, der umiddelbart før løvfald forlader bøgekronerne, ligeledes
træffes i antal i skovbunden, det gælder f. eks. larver af bøgenonnen *Da-
sychira pudibunda*. I modsætning til den regelmæssige optræden af visse
kroneinsekter i urtevegetationen skal nævnes, at stærk blæst kan skabe en
katastrofesituation, hvor mange kroneinsekter simpelthen falder til jorden.
Sidst i maj 1971 blev der således efter blæst målt et nedfald af frostmåler-
larver på 12–13 larver/m² (Nielsen, 1975). Efter en sådan hændelse kan
visse arter i en periode på nogle dage dominere faunaen i urtevegetationen.

Generelt kan således fastslås, at faunaen i urtevegetationen domineres af
edderkopper og af insekter med fødemæssig tilknytning til bøg; desuden
er dette lag temporært opholdssted for en rig fauna af dipterer klækket fra
skovbunden.

I 1971 udgjorde arter med fødemæssig tilknytning til bøg ca. 50 % af
det samlede antal insekter. Faunalisten s. 168 understreger ligeledes krone-
faunaens stærke repræsentation i urtevegetationen, der især synes at være

Insekter i bøgeskovens urtevegetation

et gennemgangslag for en række biller – specielt snudebiller, smeldere, m. fl. – karakteriseret ved jordlevende larver, medens de voksne insekter fouragerer på bøg. For sådanne kroneinsekter – samt for skovbundsdipterer – er urtevegetationen især et naturligt tilholdssted for nyklækkede dyr, for gravide hunner og for senile og døende individer (fig. 5).

En specifik insektfauna decideret knyttet til urtevegetationen synes kun at være udviklet i beskeden grad, idet blot ca. 10–15 % af det samlede individtal skønnes at tilhøre denne kategori.

De mest udprægede repræsentanter for en specifik insektfauna knyttet til urtevegetationen må antagelig søges blandt de registrerede tæger, bladlus, bladhvepse og småsommerfugle. Endelig må visse biller fremhæves, f. eks. snudebillen *B. pellucidus*, glimmerbøssen *M. aeneus* og bladbillen *L. melanopa*. I denne sammenhæng må metodiske svagheder dog erindres.

Som omtalt s. 146 blev der i Hestehaven indsamlet i kvadrater, hvor vegetationens sammensætning var noget forskellig; tilsvarende forskelle i faunaens sammensætning kunne imidlertid ikke påvises, idet der i alle tilfælde var tale om en fauna domineret af insekter knyttet til bøg. Om dette forhold gælder generelt for danske bøgeskove vides endnu ikke; i mange danske bøgeskove kan urtevegetationen være meget sparsomt udviklet, således at eksistensmulighederne for en specifik insektfauna knyttet til dette stratum må betragtes som endnu ringere end tilfældet er i Hestehaven. Da bundfloraens sammensætning varierer i relation til jordbundsforhold, lys, træk, etc., må det dog forventes, at der i bøgeskove af forskellig beskaffenhed vil kunne registreres forskelle i sammensætningen af den faunafraktion, der faktisk er knyttet til urtevegetationen.

Næsten alle dyresamfund rummer – uanset levested – nogle få meget individrige arter samt en lang række mindre almindelige eller sjældne arter. Dette er således udpræget tilfældet på bøgetræerne i forsøgsområdet, hvor over 250 insekter blev registreret, men hvor 10–15 arter – eller ca. 20 % af det samlede artstal – udgør omkring 90 % af det samlede antal individuelle insekter (Nielsen, under trykning). I urtevegetationen gør et lignende forhold sig gældende – dog langt mindre udpræget: i 1971 blev der således indsamlet ca. 2200 insekter (tabel 2) repræsenterende over 60 arter; 12 arter – eller ca. 20 % af det samlede artstal – udgør her omkring 50–55 % af det samlede antal individuelle insekter. Overvægten af nogle få meget individrige arter er i dette stratum således mindre udtalt; det indslag af insekter med høj populationstæthed, som kan registreres i urtevegetationen, skyldes næsten uden undtagelse kroneinsekter, der temporært opholder sig i skovbunden.

Baseret på længdemåling af de indsamlede insekter blev disse inddelt i størrelsesgrupper: < 3.9 mm, 4.0–9.9 mm og > 10.0 mm; denne undersøgelse viser, at fordelingen af de registrerede arter på størrelsesgrupper er henholdsvis ca. 25 %, 63 % og 12 %; det vil sige, at et kraftigt flertal af arterne er middelstore. Tilsvarende behandling af insektmateriale indsamlet i bøgekronerne afslører samme tendens, idet 10–15 % af arterne er små, 60–70 % mellemstore og 20–50 % store (> 10 mm). Elton (1973) påviser, at i undervegetationen i tropisk regnskov (Panama) er ca. to tredjedele af de registrerede arter meget små (3 mm eller derunder). Ved undersøgelser af denne art forudsættes naturligvis, at indsamlingsmetoden er effektiv overfor alle størrelsesgrupper.

Hovedparten af de udførte ketsjninger er uegnede til kvantitative undersøgelser over individtæthed og biomasse pr. fladeenhed. Baseret på afketsjningerne 1974 og den s. 148 omtalte regressionsmetode er der imidlertid foretaget nogle prelimære kvantitative beregninger over individtæthed, udelukkende gældende for vegetationsdækkede pletter. Ved insekternes sæsonmaksimum i juni 1974 er tætheden 10–20 insekter/m² (dipterer ikke medregnet); heraf repræsenterer *R. fagi* og *Ph. argentatus* tilsammen halvdelen. Den tilsvarende insektbiomasse, der er beregnet på basis af de repræsenterede arters individuelle tørvægt (tørring i 1 døgn ved 105° C), udgør ca. 40 mg/m² urtevegetation. Ca. 75 % af den samlede insektbiomasse udgøres af insekter uden egentlig tilknytning til urtevegetationen.

Tætheden af edderkopper er på visse årstider meget betydelig; i juli 1974 beregnedes således en tæthed på op til ca. 95 individer/m² (ca. 10–95 individer /m²), hvilket muligvis ikke engang repræsenterer sæsonmaksimum. Stor variation i individtallet af edderkopper pr. ketsjerprøve må noteres, og individerne kan være meget aggregerede (klumpvis fordeling); forekomsten af edderkoppeyngel i ketsjermaterialet kan således bringe individtallet pr. prøve op på adskillige hundrede.

Som omtalt s. 160 påvirkes faunasammensætningen i urtevegetationen markant af sæsonaktiviteten hos arter, der ikke er fast knyttet til dette stratum (ikke-residente arter). Samme forhold gør sig naturligvis gældende, når faunaens individtæthed og biomasse i urtevegetationen beregnes, idet disse størrelser tilsvarende påvirkes af de op- eller nedvandringbølger, der passerer gennem dette lag i økosystemet. Værdier for faunaens individtæthed og biomasse i urtevegetationen er således i vid udstrækning øjeblikbilleder, hvorfor en meningsfuld bestemmelse af disse parametre må baseres på et nøjere kendskab til faunaens sæsondynamik.

Relevant sammenligningsmateriale fra andre tempererede skovøkoy-

Insekter i bøgeskovens urtevegetation

stemer forekommer tilsyneladende kun i meget beskedent omfang. I et skovområde (*Querceto-Carpinetum*) i Nitra-området, Tjekkioslovakiet, er tætheden af edderkopper, tæger og biller i urtevegetationen (*Melica uniflora*, *Asperula odorata* og *Dactylis glomerata*) beregnet baseret på ketsjning. Omkring 80 % af samtlige edderkopper indsamlet i skoven stammer fra urtevegetationen. I april er tætheden i dette lag ca. 12 edderkopper/m², hvorefter individtætheden stiger til et maksimum i august (ca. 80 individer/m²); en høj individtæthed opretholdes efteråret igennem (Zitnanska, 1973). I samme område opnår *Lygus rugulipennis*, der som omtalt s. 155 vandrer ind i skoven for at overvintre, i september-oktober en tæthed på 5–6 individer/m²; ved sæsonmaksimum i august repræsenterer *Nabis* sp. en tæthed på 3–4 individer/m², og i september-oktober forekommer *Lygus pratensis* med en tæthed på 1–2 individer/m² (Stepanovicova, 1973). Den dominerende billeart i urtevegetationen i dette forsøgsområde er jordloppen *Phyllotreta vittula* Redtb., der i juli-september når op på en populationstæthed på > 60 individer/m² (Korbel, 1973).

Individttætheden af insekter i urtevegetationen i Hestehaven synes således at være væsentligt lavere end i den tjekkiske blandingskov, medens tætheden af edderkopper antageligt er på nogenlunde samme niveau.

FAUNAENS SÆSONAKTIVITET

Fig. 2 giver en oversigt over antallet af individer registreret pr. uge indenfor de individrigeste insektarter og den totale insektfauna. For at få et helt nøjagtigt billede af insektaktiviteten i urtevegetationen forår og efterår kræves dog, at ketsjningerne påbegyndes allerede i april og videreføres til hen mod december. Da faunaen i urtevegetationen som nævnt er så kraftigt domineret af arter med tilknytning til bøg, må faunaens sæsonaktivitet snarere søges korreleret med bøgens sæsondynamik end med urtevegetationens. Af fig. 2 fremgår, at bøgeloppen (*R. fagi*) er truffet i urtevegetationen gennem hele undersøgelsesperioden april-september, med maksimum sidst i juni (uge nr. 25). På dette tidspunkt er den nye generation af bøgelopper klækket fra bølgebladene, hvorefter de tilsyneladende spredes til alle skovens strata (Nielsen, 1974d). En del af den bestand, der er observeret i skovbunden sidst i juni, kan dog også bestå af senile individer fra den overvintrede generation.

Den grønne løvsnudebille (*Ph. argentatus*) er en art med typisk forsommeraktivitet. Den er i urtevegetationen registreret fra først i maj til først i juli med maksimum sidst i juni. Da klækningen af løvsnudebiller fra skovbunden på dette tidspunkt allerede er ophørt (Nielsen, 1974d), repræsen-

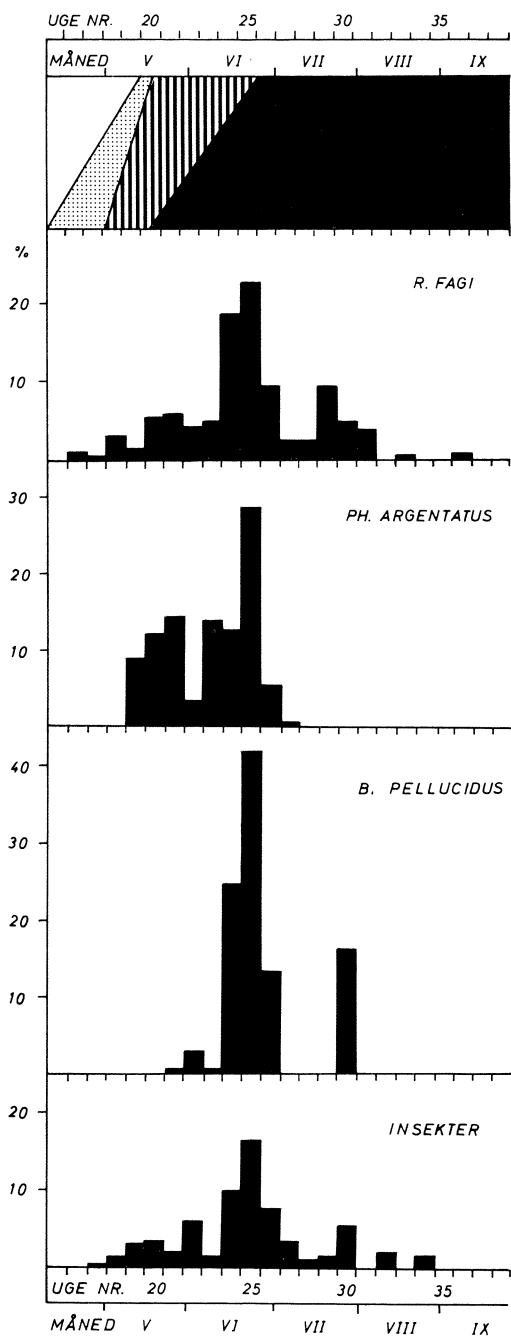


Fig. 2. Sæsonaktivitet af *Rhynchaenus fagi* ($n = 508$), *Phyllobius argentatus* ($n = 395$), *Barypithes pellucidus* ($n = 132$) og den samlede insektfauna ($n = 2218$) registreret ved ketsjning i urtevegetationen, Hestehaven 1971. Ugentlig fangst udtrykt i procent af den totale årlige fangst. Øverst, aspekter af bøgens fænologi, fra venstre: bladløs tilstand (knophvile), bøgeknotter under udvikling, udsprungne blade endnu ikke sklerotiserede og sklerotiserede bøgeblade.

Fig. 2. Seasonal activity of *Rhynchaenus fagi* ($n = 508$), *Phyllobius argentatus* ($n = 395$), *Barypithes pellucidus* ($n = 132$), and the total insect fauna ($n = 2218$), Hestehaven 1971. Percentage of total yearly catch recorded weekly by sweeping in the herb layer. Above, aspects of the phenology of the beech, viz. from the left: dormant buds, buds expanding, leafing, young leaves not sclerified, and sclerified leaves.

terer det nævnte maksimum antagelig først og fremmest ophobning af individer, der efter fouragering i bøgekronerne er vandret ned fra træerne for at lægge æg i skovbunden. I anden uge af maj 1971 forekommer et markant maksimum i fremkomsten af løvsnudebiller fra skovbunden, og samtidig stiger aktiviteten af denne art i urtevegetationen – dog uden at en tydelig top spores; på dette tidspunkt sker der således antagelig ikke nogen decideret ophobning af biller i dette lag, idet invasionen af træerne synes at ske straks efter løvsnudebillernes fremkomst fra skovbunden. Fødepræferensforsøg (10 »cafeteria-forsøg« udført 1971) med *Ph. argentatus* har vist, at en række dominerende plantearter i urtevegetationen i forsøgsområdet (f. eks. *Anemone nemorosa*, *Asperula odorata*, *Stellaria holostea* og *Melica uniflora*) ikke begnaves – hvorimod bøgeblade altid angribes; da bøgeopvækst som regel kun forekommer sparsomt i dette lag, må den grønne løvsnudebille nødvendigvis søge op på bøgetræerne for at fouragere.

Som nævnt s. 154 er snudebille *B. pellucidus* en af de få individrige arter, der overvejende er knyttet til urtevegetationen. Denne art er registreret fra sidst i maj til sidst i juli, med maksimum sidst i juni (uge nr. 25).

Som helhed betragtet starter insektaktiviteten i urtevegetationen allerede i slutningen af april (fig. 2); i begyndelsen af maj er faunaen klart domineret af bøgeloppen (*R. fagi*) og den grønne løvsnudebille (*Ph. argentatus*), der på denne årstid kommer frem for at fouragere på bøgebladene. Det højeste antal insekter pr. uge er registreret i sidste halvdel af juni (uge nr. 24–26); denne markante top i den samlede faunas aktivitet skyldes, at en række individrige insektarter, nemlig især bøgeloppen og den grønne løvsnudebille, men også smeldere, blødvinger, samt snudebille *B. pellucidus*, har sammenfaldende aktivitetsmaksima på dette tidspunkt. En ny top i slutningen af juli (uge nr. 30) skyldes først og fremmest, at skovørentvisten her har sæsonmaksimum i urtevegetationen. I august–september bliver denne art generelt mere aktiv i de højereliggende vegetationslag, især på bøgestammerne (Nielsen, 1974d).

Med hensyn til faunaen i urtevegetationen synes således to fænologiske hovedlinier at tegne sig: som omtalt er faunaen i dette lag kraftigt domineret af kroneinsekter; den væsentligste aktivitetsperiode for disse insekter i bøgeskoven er maj–juni (Nielsen, 1974d). Dette maksimum er synkroniseret med bøgebladenes udvikling, således at den periode, hvor alle økologisk set vigtige bladædende insekter på bøg er aktive, og hvor langt den overvejende del af primærkonsumtionen i kroneetagen finder sted, klart afvikles inden bøgebladenes sklerotisering og garvning er for langt fremskreden (fig. 2), se Nielsen (1974d).

Ovennævnte forhold præger også i høj grad faunaens sammensætning og dynamik i urtevegetationen, således at der her registreres et forsommermaksimum korreleret med kroneinsekternes vigtigste aktivitetsperiode i bøgeskoven.

Det eneste andet faunaelement, der i 1971 er så kraftigt repræsenteret i urtevegetationen, at det tilsvarende kan præge det fænologiske billede, er edderkopper, hvor et aktivitetsmaksimum i 1971 forekom sidst på sommeren. Da registreringen af edderkopper i de ketsjninger, der er udført tidligt på sæsonen muligvis ikke er helt konsekvent, kan der ikke tegnes et ganske pålideligt billede af denne gruppes sæsonaktivitet. I urtevegetationen i blandingsskov (*Querceto-Carpinetum*) i Tjekkoslavakiet stiger individtætheden af edderkopper dog fra april hen mod et maksimum sidst på sommeren, nemlig i august (Zitnanska, 1973).

For edderkoppernes vedkommende må vertikale vandringer i skovens strata i årets løb også tages i betragtning; en del af de arter, der forekommer i urtevegetationen, kan således også træffes i den nedre del af underetagebøgenes kroner.

FØDEBIOLOGISKE FORHOLD

Et økologisk set vigtigt træk ved urtevegetationens fauna er rovdyrenes fremtrædende rolle. Her kommer edderkopperne i første række, men også visse tæger, f. eks. *N. ferus* og *A. nemorum* samt dipterer, f. eks. dansefluer (Empididae) er betydningsfulde rovdyr i dette stratum. I og på førnævnte forekommer ligeledes mange rovdyr, f. eks. edderkopper, mejere, visse løbebiller, m. fl., der utvivlsomt lejlighedsvis også søger op i vegetationen. Det må derfor antages, at predation (rov) er en fremtrædende ernæringsmåde i dette stratum. Udregnet på basis af det samlede materiale indsamlet 1971 kan omkring halvdelen af de registrerede individer henføres til arter, der er rovdyr. Imidlertid har en beregning af den procentiske betydning af rovdyr og planteædere på årsbasis mindre interesse, idet forholdet planteædere/rovdyr er underkastet yderst markante ændringer sommeren igennem. Ovennævnte forhold er udregnet på basis af ketsjningsmaterialet 1971: i april er individtallet for ringe til at en beregning er rimelig, i maj ligger nævnte forhold på 5–26 (gennemsnit ca. 12), i juni på 4–57 (gennemsnit ca. 25), i begyndelsen af juli er forholdet omkring 7, men i resten af denne måned blot 0.3–0.6 (gennemsnit ca. 0.5), i august 0.2–0.5 (gennemsnit ca. 0.4) og i begyndelsen af september ca. 0.6. Det vil sige, at i maj-juni er herbivorer kraftigt dominerende i urtevegetationen, dog drejer det

Insekter i bøgeskovens urtevegetation

sig især om former, der temporært opholder sig her, og som fouragerer i nøgekronerne.

Fra begyndelsen af juli og sæsonen ud er der derimod en kraftig overvægt af predatorer i urtevegetationen. Dette omslag falder sammen med en klar nedgang i antallet af planteædende kroneinsekter i urtevegetationen (se også fig. 2); samtidig er der muligvis en stigning i edderkoppernes sæsonaktivitet. En sådan samfundsstruktur præget af overvældende predator-dominans er i modstrid med den pyramideopbygning, der normalt findes i naturlige samfund, men som påpeget af Elton (1973) kendes sådanne undtagelser dog som årstidsmæssige fænomener eller i forbindelse med invasioner.

Byttedyr for disse predatorer udgøres sikkert i første række af de talrige insekter, der som nævnt passerer igennem urtevegetationen, navnlig er dipterer, der temporært opholder sig her, sikkert udsat for betydelig dødelighed i dette gennemgangslag. Et tilskud af fødeemner udgøres antagelig ligeledes af kroneinsekter, der enten aktivt nedvandrer fra trækronerne, blæser ned, eller som døende styrter til jorden (fig. 5).

En del af rovdyrene i urtevegetationen er antageligt ret residente, det vil sige, at de på et givet tidspunkt stort set er fast knyttet til dette lag; hovedparten af byttedyrene udgøres derimod – som nævnt – formodentlig af organismer, der temporært opholder sig her – ofte i forbindelse med regulær transit-trafik. Rovdyrene i urtevegetationen lever i så fald af en form for »organisk drift«, der passerer dette gennemgangslag, og denne tilførsel af byttedyr til systemet repræsenterer måske i realiteten predatorpopulationernes eksistensgrundlag (fig. 5).

Nedrystning af sommerfuglelarver under stærk blæst (s. 155) kan iøvrigt bevirke, at solsorte og sangdrosler i antal trækkes til området, hvor de fouragerer på de nedfaldne larver i skovbunden. Fuglene forsvinder atter, efterhånden som larverne søger tilbage til trækronerne (Nielsen, 1975).

Endelig må det fremhæves, at f. eks. kroneinsekter eller skovbundsdipterer, der forpupper sig i – og klækker fra – skovbunden også i dette lag er stærkt udsat for angreb af rovdyr, f. eks. edderkopper, mejere samt visse løbebiller og rovbiller.

KONSUMPTION AF PLANTEMATERIALE I URTEVEGETATIONEN

Som tidligere omtalt er der kun registreret et ringe antal planteædende former knyttet til selve urtevegetationen, hvorfor ingen primær konsumption af betydning kan forventes her. Hovedparten af de til selve urtevege-

tationen knyttede planteædere er former, der direkte begnaver blade, men nogle suger plantesaft; dog forekommer også pollenædere, f. eks. glimmerbøssen *Meligethes aeneus*.

Det umiddelbare indtryk er, at konsumtionen ved planteædende insekter i urtevegetationen er ringe, idet kun relativt få gnavspor observeres på bladene. Til trods for, at planteædende insekter i urtevegetationen på forhånd må bedømmes som værende uden større økologisk betydning, skal der dog i det følgende fremlægges nogle resultater af de undersøgelser, der er udført over primær konsumtion i urtevegetationen. Resultaterne tjener dels til at underbygge ovennævnte antagelser, dels til at belyse visse biologiske forhold vedrørende urtevegetationens fauna af planteædere.

Den eneste mine, der meget hyppigt observeres i urtevegetationen i Hestehaven, er så afgjort bladminer dannet af minerfluen *Liriomyza morio* på *Asperula* (fig. 3). Da denne minerflues larve således synes at være en af de vigtigere planteædere i urtevegetationen, blev der i 1968–70 udført en nøjere undersøgelse over denne art.

Skovmærkens blade er anbragt i et antal kranse; når en bevoksning gennemgås for miner, får man umiddelbart det indtryk, at minerne er koncentreret i de øverste bladkranse. At dette faktisk er tilfældet kunne påvises ved at analysere minernes vertikale fordeling på et stort antal indhøstede *Asperula*-planter; 90 % af alle miner ($n = 571$) blev påvist i de to øverste bladkranse – henholdsvis ca. 46 % og 45 % i øverste og næstøverste krans (meget små bladkranse under blomsterstanden ikke taget i betragtning). I de to følgende bladkranse blev henholdsvis ca. 8 % og ca. 1 % af det samlede antal miner registreret. Baseret på en sådan fordeling vil en simpel visuel optælling af miner i naturen kunne benyttes som en tilstrækkelig pålidelig metode til populationsestimering, idet risikoen for at overse miner er minimal. I 1968–70 blev der i 10–20 kvadrater (a 100 m²) i forsøgsområdet foretaget optælling af *L. morio*-miner; en tæthed på 400–1100/ha blev fastslået.

I praktisk taget alle undersøgte tilfælde ($n = 500$) var mindst 50 % af bladarealet udnyttet af den færdigt udviklede mine, i over halvdelen var udnyttelsesprocenten over 80, og i ca. 30 % af tilfældene var der tale om en udnyttelse på over 90 %. Endelig var ca. 8 % helminer, d. v. s. at hele bladpladen var dækket af minen (fig. 4).

Arealet af 300 miner blev bestemt ved optegning af et med episkop forstørret billede med påfølgende udklipping og vejning af tegningerne. En tilsvarende procedure blev – med samme forstørrelsesgrad – gennemført for et kendt areals vedkommende. Det gennemsnitlige mineareal var 1.6



Fig. 3. Mine dannet af minerfluen *Liriomyza morio* på skovmærke, *Asperula odorata*.

Fig. 3. Leaf mine of the agromyzid *Liriomyza morio* on the woodruff, *Asperula odorata*.

cm², svarende til en konsumeret mængde bladvæv på ca. 2 mg/mine (tørvægt). I Hestehaven svingede konsumptionen ved *L. morio* i de nævnte år således mellem 0.8 og 2.2 g/ha (tørvægt).

I de tilfælde, hvor en vis mængde bladkød stadig resterer i form af isolerede øer i det minerede blad, vil dette væv fra et fysiologisk synspunkt være tabt for planten – skønt ikke udnyttet af agromyzidelarverne. Hver mine er da ensbetydende med et samlet stoftab, der stort set svarer til tabet af et helt blad med gennemsnitsstørrelsen 2.1 cm² (n = 100), hvilket er gennemsnitsværdien for blade i en tæt *Asperula*-bevoksning. Det samlede stoftab pr. mine er da 6.3 mg (tørvægt); i 1968–70 er det samlede *Asperula*-stoftab i Hestehaven således mindst 2.5–7.0 g/ha (tørvægt).

I Lisbjerg skov, hvor tætheden af miner i samme periode var væsentlig større (ca. 8000/ha), udgjorde konsumptionen ca. 16 g/ha og stoftabet ca. 50 g/ha (tørvægt).

Der foreligger desværre ikke nøjagtige bestemmelser af nettoproduktionen af *Asperula*-bladvæv i forsøgsområdet; i 1969 beregnedes den totale

netto-primærproduktion (over og under jorden) for *A. odorata* til 125–150 kg/ha/år (tørvægt) (Hughes 1975). Hos skovmærke præsterede de underjordiske plantedele ca. 41 % af denne plantes netto-primærproduktion (Hughes, *op. cit.*); det vil sige, at netto-primærproduktionen af overjordiske *Asperula*-dele (blade, stængler, etc.) udgjorde ca. 70–90 kg/ha/år. Af dette plantemateriale kan ganske vist kun bladene udnyttes af minerfluelarverne; i Lisbjerg skov udgjorde blade ved sæsonmaksimum i juni ca. 60 % af den samlede overjordiske *Asperula*-biomasse. Hvis vi antager, at produktionen af *Asperula*-blade i Hestehaven 1969 har udgjort ca. 40–50 kg/ha, repræsenterer ovennævnte konsumtion samt samlede stoftab som følge af minerfluelarvernes aktivitet størrelser på langt under 1 % af den årlige produktion af bladvæv. Til trods for den hyppige forekomst i forsøgsområdet, må *L. morio* således betegnes som betydningsløs primærkonsument i urtevegetationen.

I forsøgsområdet bærer skovmærkens blade imidlertid også spor efter andre planteæderes aktivitet, således er et kantgnav hyppigt; den ansvarlige



Fig. 4. Helmine dannet af minerfluen *Liriomyza morio* på skovmærke, *Asperula odorata*.

Fig. 4. Leaf mine of the agromyzid *Liriomyza morio* on the woodruff, *Asperula odorata*; mine covering a whole leaf.

Insekter i bøgeskovens urtevegetation

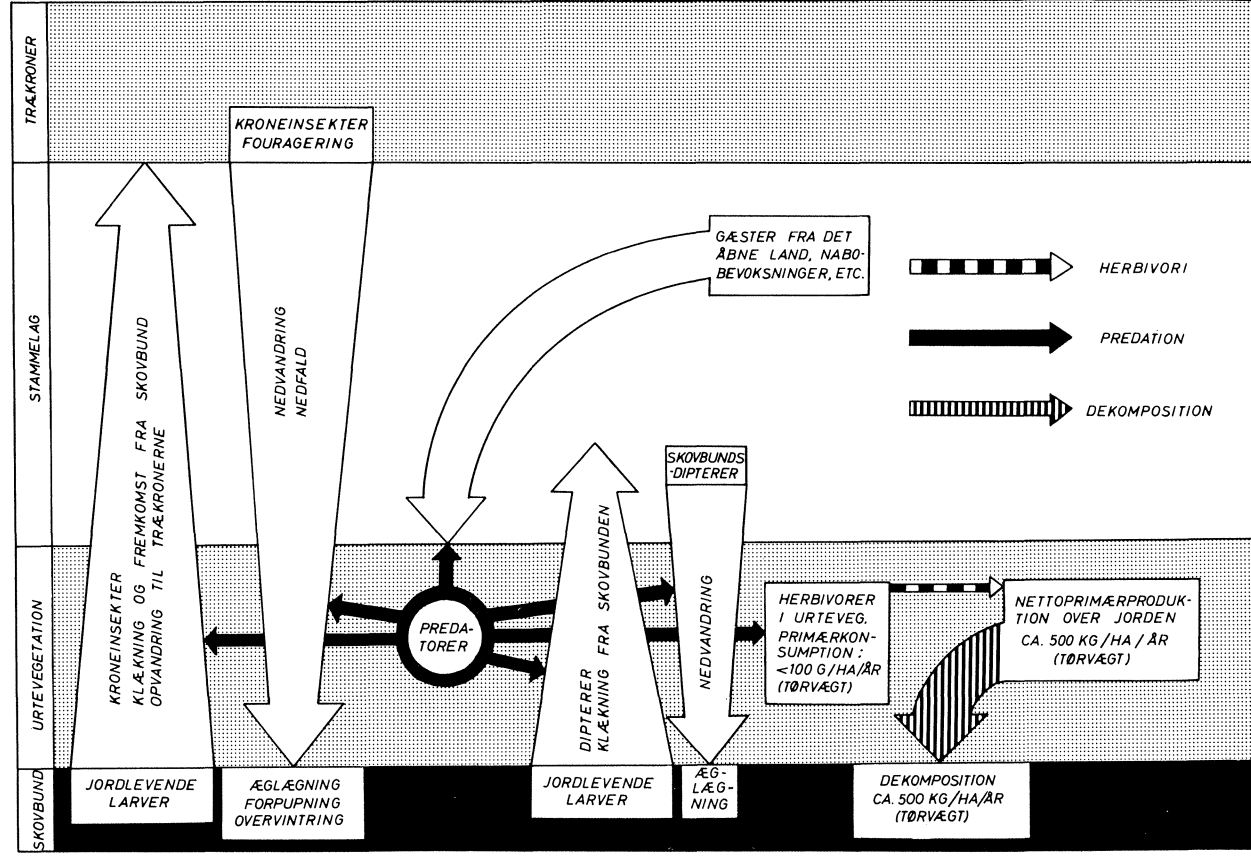
plantæder er dog endnu ikke indkredset. Omfanget af denne uidentificerede planteæders konsumtion er også søgt beregnet; i årene 1968–72 blev der således i Hestehaven årligt udført estimeringer af den totale bladmængde, der i urtevegetationen blev konsumeret af fritlevende, planteædende insekter. Bladnavn påvist i plantemateriale afhøstet i 20 tilfældigt valgte kvadrater (å 2500 cm²) blev opmålt ved fotokopiering, udklipning og vejning, eller ved hjælp af millimeterpapir (se Nielsen, 1971), hvorpå arealet af den forsvundne bladmængde – ved tørring og vejning af bladprøver af kendt areal – konverteredes til tørvægt bladvæv. Kantnavnene på skovmærke androg i ovennævnte periode gennemsnitlig 40 g/ha (tørvægt), det vil sige en værdi svarende til under 1 % af den årlige produktion af *Asperula*-bladvæv på 40–50 kg/ha. Hvad konsumtionen på de øvrige plantearter i urtevegetationen angår, oversteg den samlede konsumtion i nævnte periode ikke 20 g/ha (tørvægt). Heraf udgjorde konsumtion ved *Coleophora olivacella* på *Stellaria holostea* ca. 0.2 g/ha. Konsumtionen ved saftsugende insekter er ikke inkluderet i ovennævnte beregninger, men baseret på disse formers forholdsvis ringe antal i urtevegetationen, må deres betydning som konsumenter være meget beskedent.

Den samlede årlige netto-primærproduktion i urtevegetationen androg 1969 ca. 1600 kg/ha (Hughes, 1975). Heraf udgjorde underjordiske plantedele ca. 60 % (se Hughes, *op. cit.*); det vil sige, at den overjordiske netto-primærproduktion repræsenterede ca. 650 kg/ha/år. I 1970 var den samlede årlige overjordiske netto-primærproduktion i forsøgsområdet urtevegetation ca. 500 kg/ha. Den totale primærkonsumtion ved planteædende insekter udgjorde ca. 60 g/ha/år, hvilket udgør langt under 1 % af netto-primærproduktionen.

Åbenbart udgør planteædende insekters konsumtion en forsvindende ringe del af den årlige planteproduktion i urtevegetationen, således at det her bundne organiske materiale stort set ubeskåret tilfalder de nedbrydende organismer i skovbunden (fig. 5). Tilsvarende undersøgelser i Lisbjerg skov (1968–70) viser, at også her andrager den samlede primærkonsumtion langt under 1 % af netto-primærproduktionen.

Fig. 5. Skematisk oversigt over nogle vigtige økologiske aktiviteter registreret i urtevegetationen i en bøgeskov.

Fig. 5. Diagram presenting some important ecological events recorded from the herb layer of a beech forest.



Insekter i bøgeskovens urtevegetation

Ved en samlet behandling af primærkonsumptionen i dette lag, må musenes rolle imidlertid også belyses. I en polsk løvskov udgjorde den samlede konsumtion ved gnavere en minimal fraktion af de fødemængder, der var til rådighed (Grodzinski *et al.* 1970); i Hestehaven konsumerede gnavere blot ca. 3 % af de tilgængelige føderessourcer i form af urter, frø, svampe og invertebrater (Secher Jensen, upubliceret).

I danske løvskovsøkosystemer synes langt den overvejende del af primærkonsumptionen iøvrigt generelt at finde sted i det dominerende vegetationslag, nemlig i trækroneerne, medens kun en meget beskeden del af skovbundens urtevegetation konsumeres af planteædere. En forklaring på dette forhold kan muligvis være, at en række af de plantearter, der normalt er dominerende i dette vegetationslag, i nogen grad er beskyttede mod planteædernes angreb; forsvarsmidlerne kan være ophobning af specielle organiske forbindelser med giftvirkning eller afskrækkende effekt, eller overhuden er mekanisk set specielt udrustet som værn mod planteædere, f. eks. ved forklisling af cellevægge, ved forekomst af kiselfyldte celler, eller ved udvikling af styrkevæv i overhuden.

Baseret på disse orienterende undersøgelser tyder således intet på, at skovbundens urteflora spiller nogen væsentlig rolle som fødekilde for planteædende insekter i dette skovøkosystem, og den samlede sum af disse herbivorerers konsumtion i urtevegetationen her andrager næppe nogen- sinde et sådant omfang, at denne aktivitet overhovedet kan komme i betragtning som en rimelig post i økosystemets samlede energibudget.

Imidlertid repræsenterer urtevegetationen på anden vis et væsentligt element i skovøkosystemet, især som producent af dødt organisk materiale, idet døde over- og underjordiske plantedele på vægtbasis svarer til omkring halvdelen af det nedfald, der i form af blade, knopskæl, bog, blomster, kviste, etc. årligt produceres af bøgetræerne i forsøgsområdet (Hughes, 1975; Nielsen, upubliceret).

FAUNALISTE

A. Insekter ketsjet i urtevegetationen i Hestehaven, 1967 samt 1971–74. (*List of insects recorded by sweeping in the herb layer in a beech stand, Hestehaven, 1967 and 1971–74.*)
Dermaptera: *Chelidurella acanthopygia* (Géné), Psocoptera: *Mesopsocus unipunctatus* Müll., Plecoptera: *Nemoura cinerea* (Retz.), Heteroptera: *Lygus pratensis*-komplekset, *Lygus rugulipennis* Popp., *Troilus luridus* (F.), *Dolycoris baccarum* L., *Nabis ferus* (L.), *Miris striatus* (L.), *Anthocoris nemorum* (L.), *Psallus varians* (Herr.-Sch.), *Phytocoris tiliae* (F.), *Thyreocoris scarabaeoides* (L.), Homoptera: *Cixius cunicularius* (L.), *Typhlocyba cruenta* H. S., Neuroptera: *Hemerobius micans* Oliv., Lepidoptera: *Orgyia antiqua* (L.), *Dasychira pudibunda* (L.), *Colocasia coryli* (L.), *Operophtera fagata* Scharf., *Drepana*

cultraria (F.), *Gracilaria syringella* F., *Adela degeeriella* L., *Solenobia lichenella* (L.), Coleoptera: *Tachyporus obtusus* L., *Dasytes coeruleus* D. G., *Cantharis livida* L., *Cantharis nigricans* Müll., *Rhagonycha lignosa* Müll., *Rhagonycha limbata* Thoms., *Malthodes marginatus* Latr., *Malthinus flaveolus* Payk., *Podabrus alpinus* Payk., *Lema melanopa* L., *Grynobius tricolor* Oliv., *Anobium punctatum* D. G., *Hedobia imperialis* L., *Coccinella 7-punctata* L., *Coccinella 14-punctata* L., *Meligethes aeneus* F., *Pogonocherus hispidus* L., *Rhinosimus planirostris* F., *Lathridium rugicollis* Oliv., *Byturus tomentosus* F., *Olibrus aeneus* F., *Phyllotreta nemorum* L., *Hylecoetus dermestoides* L., *Adrastus nitidulus* Marsh., *Athous subfuscus* Gyll., *Athous vittatus* F., *Athous niger* L., *Denticollis linearis* L., *Polydrosus undatus* F., *Polydrosus mollis* Strøm, *Phyllobius argentatus* L., *Rhynchaenus fagi* L., *Apion pallipes* Kirby, *Apion flavipes* Payk., *Acalles turbatus* Schönh., *Strophosomus melanogrammus* Forst., *Strophosomus capitatus* D. G., *Tropiphorus carinatus* Müll., *Barypithes pellucidus* Boh., *Brachysomus echinatus* Bonsd., *Sciaphilus asperatus* Bonsd., Diptera: repræsenterer for en række familier er registreret (se tabel 3), Hymenoptera: repræsenterer for familierne Chalcidoidea, Braconidae, Ichneumonidae, Vespidae, Tenthredinidae.

B. Bladminer registreret i urtevegetationen, Hestehaven 1971–74 (*Leaf miners recorded from the herb layer in Hestehaven 1971–74*).

Skovmærke (*Asperula odorata* L.): *Liriomyza morio* (Bri.) (Diptera, Agromyzidae).

Dunet Steffensurt (*Circaea lutetiana* L.): *Mompha (Psacaphora) terminella* Westw. (Lepidoptera, Momphidae). Skovsyre (*Oxalis acetosella* L.): *Pegomyia seitenstettensis* Strb. (Diptera, Muscidae, Anthomyiinae).

Skov-galtetand (*Stachys silvatica* L.): *Amauromyza labiatarum* Hend. (Diptera, Agromyzidae).

Stor fladstjerne (*Stellaria holostea* L.): *Pegomyia holostea* Her. (Diptera, Muscidae, Anthomyiinae), *Coleophora olivacella* Stt. (Lepidoptera, Coleophoridae).

Endelig må nævnes spredt forekomst af diverse agromyzideminere på græsser; disse miners nærmere tilhørsforhold kan kun bestemmes på basis af klækningsforsøg.

SUMMARY:

The insect fauna in the herb layer of a Danish beech stand.

In 1967 and 1971–74 studies on the fauna of the herb layer in a 90-years old beech stand were carried out; the field layer comprised herbs and natural reproduction of ash (*Fraxinus excelsior* L.), height 0.5 m. Notes on the species composition of the herb layer are presented.

In the herb layer insects were sampled weekly by standardized sweeping. A total of about 800 samples were collected from late April to mid-September. The sampling method and the sources of error are discussed. In 1974 removal sampling was carried out by sweeping. Due to the patchy distribution of the vegetation in the field layer, the population estimates obtained by sweeping only apply to areas actually covered by dense vegetation.

About 9000 individual invertebrates were collected; at least 60 insect species were present, however, e. g. Diptera and Hymenoptera were not identified to species level. In 1971–73 the fauna of the herb layer was dominated by Araneae (33%), Coleoptera (28%), and Diptera (20%); the relative abundance of these taxa varied from one year to the next. The dipterous fauna was mainly composed by terricolous species. Curculioni-

Insekter i bøgeskovens urtevegetation

dae made up about 22 % of all invertebrates collected or about 34 % of all insects. Further, cantharids (especially *Malthinus flaveolus*) and elaterids (*Athous subfuscus* and *A. vittatus*) were abundant. The beech weevil (*Rhynchaenus fagi*) and the green leaf weevil *Phyllobius argentatus* made up 54 % and 27 % of the weevils. Weevils, which in the adult stage feed on beech, viz. *R. fagi*, *Ph. argentatus*, *S. capitatus*, *S. melanogrammus*, *P. mollis*, and *P. undatus*, represented about 29 % of all insects recorded from the herb layer. Thus in the herb layer spiders, terricolous Diptera, and a number of canopy insects emerging from the forest floor were predominant. In 1971 emerging canopy insects made up about 50 % of all insects recorded. In the beech forest ecosystem studied, the herb layer is a distinct transit layer. A specific insect fauna associated with the herb layer is poor; among these species, the weevil *Barypithes pellucidus* is predominant. Strong wind may cause a heavy fall of canopy insects, thus in late May 1971 a fall of 12–13 winter moth larvae (*Operophtera fagata*) per sq. m. was measured, causing a temporary invasion of blackbirds and thrushes, which were feeding on the caterpillars in the forest floor.

The body length of insect species recorded from the herb layer was measured; about 63 % were medium-sized (4.0–9.9 mm).

In the herb layer a seasonal activity peak of insects was observed in late June, mainly caused by the high activity of canopy insects (weevils, elaterids, cantharids, etc.).

In late June a density of 10–20 insects (Diptera excluded) per sq. m. of dense herbaceous vegetation was recorded, corresponding to a biomass of about 40 mg/per sq. m (dry weight); *Rhynchaenus fagi* and *Phyllobius argentatus* represented about fifty percent of the total number of individuals and of the biomass.

In July 1974 10–95 spiders per sq. m. of dense herbaceous vegetation were recorded. The population density of spiders varied considerably, and a heavy aggregation was observed, in some sweep net samples hundreds of young spiders occurred.

The ratio herbivores/predators varied throughout the year from high values (viz. 4–57) in May–June to 0.2–0.6 in July–September. Thus in May–June herbivores were predominant (activity of canopy insects in the herb layer), however, from mid-July predators were abundant. It is suggested that in the herb layer the predators mainly feed on “organic drift”, viz. canopy insects emerging from the forest floor or descending from the beech canopy and terricolous Diptera passing through this layer.

The agromyzid *Liriomyza morio* attacking *Asperula odorata* was the most abundant leaf miner in the herb layer (density: 400–1100/ha, consumption: about 1.0–2.0 g/ha, total loss of leaf material due to feeding activity: about 2.5–7.0 g/ha (d. w.)). An amount of about 40 g/ha/year (d. w.) of *Asperula*-leaves was consumed by other phyllophagous insect species. This primary consumption represented < 1 % of the annual net production of *Asperula*-leaves (40–50 kg/ha).

In 1970 the total primary consumption by insects feeding on the herb layer made up about 60 g/ha (d. w.), corresponding to less than 1 % of the total above-ground net primary production of this layer (500–600 kg/ha/yr), which represents an insignificant entry in the energy budget of the beech forest ecosystem investigated. It is suggested that the predominant plant species in the herb layer of the beech forest have some kind of defensive mechanisms against herbivores.

Apparently, the role of the herb layer as a food resource for herbivores is insignificant, however, the litter production of the ground vegetation corresponds to half the tree litter fall.

LITTERATUR

- Balogh, J., 1958: Lebensgemeinschaften der Landtiere. Budapest, 560 pp.
- Elton, C. S., 1973: The structure of invertebrate populations inside neotropical rain forest. *J. Anim. Ecol.* 42: 55–104.
- Grodzinski, W., B. Bobek, A. Drozd og A. Gorecki, 1970: Energy flow through small rodent populations in a beech forest. In: Petruszewicz, K. og L. Ryszkowski (Eds.); Energy flow through small mammal populations: 291–298. Warszawa.
- Gromadzka, J. og P. Trojan, 1967: Comparison of the usefulness of an entomological net, photo-eclector and biocenometer for investigation of entomocenoses. *Ekol. Polska* (A), 15: 505–529.
- Hering, E. M., 1957: Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa. Haag, 1406 pp.
- Hughes, M. K. 1975: Ground vegetation net production in a Danish beech wood. *Oecologia*, 18: 251–258.
- Korbel, L., 1973: Käfer-Coleoptera des Eichen-Hainbuchenwalds bei Bab. *Acta F. R. N. Univ. Comrn. – Zoologica*, 18: 91–127.
- Menhinick, E. F., 1963a: Estimation of insect population density in herbaceous vegetation with emphasis on removal sweeping. *Ecology*, 44: 617–621.
- 1963b: Insect species in the herb stratum of a sericea Lespedeza stand, AEC Savannah River project, Aiken, South Carolina. *TID-19136 Biology and Medicine*, Aiken, 47 pp.
- Nielsen, B. Overgaard, 1971: En ekskursion til bøgetræet. *Kasketlot*, 2: 4–19.
- 1974a: Registrering af insektaktivitet på bøgestammer ved hjælp af fangtragte. *Ent. Meddr*, 42: 1–18.
- 1974b: Indsamling af insekter på bøg (*Fagus silvatica* L.) ved hjælp af fangbælter. *Flora og Fauna*, 80: 53–61.
- 1974c: Insektfaunaen på bøg (*Fagus silvatica* L.) biologisk belyst. Stencileret rapport. Århus, 100 pp.
- 1974d: The Phenology of beech canopy insects in Denmark. *Vidensk. Meddr dansk naturh. Foren.*, 137: 95–124.
- 1974e: En undersøgelse over snudebillefaunaen (Curculionidae) i en dansk bøgeskov. *Ent. Meddr*, 42: 169–188.
- 1975: Nedbankning med køller anvendt som indsamlingsmetode på bøg. *Ent. Meddr*, 43: 37–61.
- under trykning: The species composition and community structure of the beech canopy fauna in Denmark.
- Stepanovicova, O., 1973: Gesellschaften der Heteropteren im Eichen – Hainbuchenwald in Bab. *Acta F. R. N. Univ. Comrn. – Zoologica*, 18: 59–80.
- Sønderup, H. P. S., 1949: Fortegnelse over de danske miner. *Spolia Zool. Mus. Haun.* 10, København, 256 pp.
- Whittaker, R. H., 1952: A study of summer foliage insect communities in the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.* 22, 1–44.
- Zitnanska, O., 1973: Spinnen des Ökosystems in Bab bei Nitra. *Acta F. R. N. Univ. Comrn. – Zoologica*, 18: 31–45.

Forfatterens adresse/Author's address:
 Zoologisk Institut, Laboratorium A,
 Universitetsparken,
 8000 Århus C, Danmark.