

ARKADIUSZ URBAŃSKI

*Zakład Zoologii Systematycznej
Wydział Biologii UAM
ul. Umultowska 89
61-614 Poznań
E-mail: auic@wp.pl*

CZYNNIKI OGRANICZAJĄCE KONKURENCJĘ U GRABARZY (*COLEOPTERA*: *NICROPHORUS*)

WSTĘP

Konkurencja jest ważnym elementem oddziaływań pomiędzy gatunkami. Rywalizujące ze sobą osobniki, należące do różnych gatunków, ograniczają wzrost populacji konkurenta. Jest to szczególnie dobrze widoczne w przypadku gatunków wykorzystujących wspólną bazę pokarmową. W wyniku tych oddziaływań gatunki wytwarzają szereg przystosowań mających ograniczyć niekorzystny wpływ konkurentów.

Doskonały przykład stanowią relacje występujące pomiędzy gatunkami nekrofagicznymi. Padlina mimo małej dostępności w przyrodzie jest atrakcyjna dla wielu grup organizmów, ponieważ stanowi bogate źródło łatwo przyswajalnego białka. Najbardziej

spektakularny mechanizm ograniczający konkurencję ze strony innych gatunków wykształcili przedstawiciele rodzaju *Nicrophorus* (grabarz). Chrząszcze te aby zwiększyć swój sukces reprodukcyjny zakopują uprzednio znaną padlinę, składają jaja i bronią potomstwa, aż do momentu przejścia larw w poczwarki. Aktywny udział samca w opiece nad potomstwem podkreśla niezwykłość tego zachowania. Jednak nie mniej ważnym elementem ograniczającym liczbę rywali jest odpowiednia fenologia omawianej grupy owadów. Występowanie przedstawicieli rodzaju *Nicrophorus*, ich preferencje siedliskowe oraz aktywność dzienna i sezonowa w dużej mierze zależą



Ryc. 1. Przykład czarnego ubarwienia – *N. humator* (fot. A. Urbański).



Ryc. 2. Przykład czarno-pomarańczowego ubarwienia – *N. vespilloides* (fot. A. Urbański).

od czasu występowania innych gatunków nekrofagicznych.

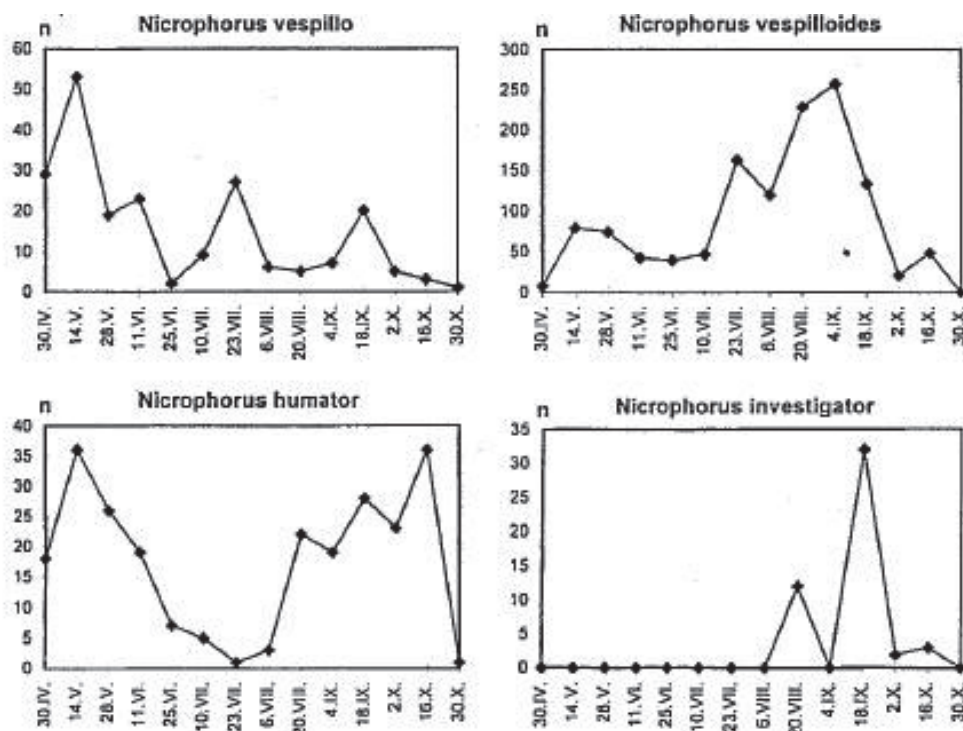
Grabarze w rodzimej faunie reprezentowane są przez 10 gatunków. Są to chrząszcze, najczęściej o średnich rozmiarach ciała, ale wielkość osobników niektórych gatunków może dochodzić nawet do 35 mm. Pod względem morfologicznym stanowią dość jednolitą grupę, wyróżniającą się od innych chrząszczy skróconymi pokrywami oraz zakończonymi 4-członową buławką czułkami. Grabarze zabarwione są według dwóch schematów kolorystycznych. Przedstawiciele pierwszego schematu posiadają czarne pokrywy, rzadko opatrzone czerwonymi plama-

mi (Ryc. 1). Chrząszcze należące do drugiego typu ubarwienia, charakteryzują się pokrywami z pomarańczowymi pasami na czarnym tle (Ryc. 2). Ubarwienie pokryw nie jest jednak dobrą cechą umożliwiającą odróżnianie poszczególnych gatunków, ponieważ obserwuje się dużą zmienność pomiędzy poszczególnymi populacjami. Ważnymi taksonomicznie są drobne cechy budowy morfologicznej: rozmieszczenie oraz kolor włosków, budowa goleni czy zabarwienie buławkę czułków. Dymorfizm płciowy zaznacza się jedynie w budowie stopy pierwszej pary odnóży; u samców jest ona szersza i bardziej rozwinięta niż u samic.

PREFERENCJE SIEDLISKOWE

Przedstawiciele rodzaju *Nicrophorus* głównie zamieszkują obszary umiarkowanej strefy klimatycznej. Chrząszcze te możemy spotkać od kwietnia do października na terenach leśnych oraz łąkowych. Grabarze przede wszystkim wyszukują padliny małych kręgowców, niekiedy obserwuje się je również na ciałach martwych owadów. Występowanie grabarzy, ich preferencje siedliskowe oraz aktywność sezonowa i dzienna w dużej mierze zależą od czasu występowania innych

nekrofagicznych owadów. Mała liczba przedstawicieli omawianego rodzaju w rejonach tropikalnych tłumaczona jest faktem, że grabarze musiałyby konkurować o zasoby pokarmowe ze znacznie większą liczbą nekrofagów (SCOTT 1998). Wszystkie zależności i mechanizmy związane z aspektami ekologicznymi mają na celu ograniczenie kontaktów z dwiema grupami owadów – muchówkami oraz innymi gatunkami grabarzy.

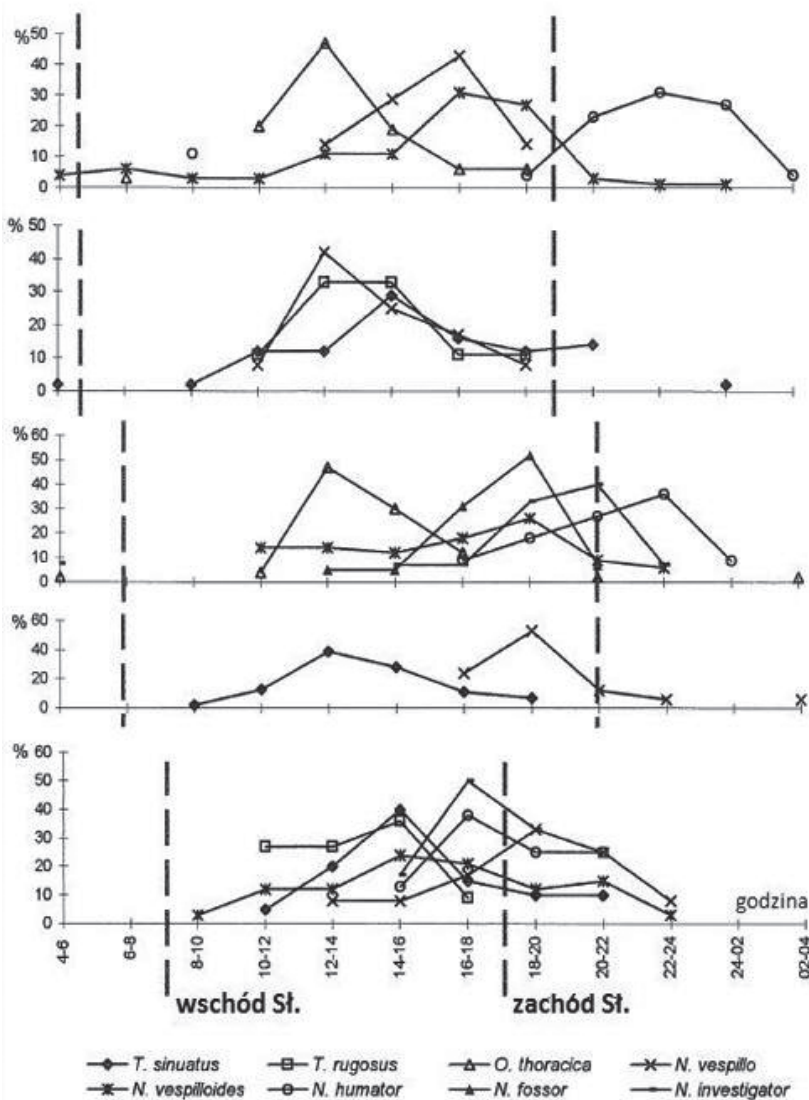


Ryc. 3. Aktywność sezonowa czterech gatunków z rodzaju *Nicrophorus* (Kocarek, Benko 1997).

Siedlisko zamieszkiwane przez grabarze zależy od preferencji gatunkowych, które często skorelowane są z występowaniem konkurentów. Chrząszcze spotykane w tym samym czasie z reguły zasiedlają odrębne środowiska. Przykładem tej zależności mogą być relacje występujące pomiędzy krajowymi *N. vespillo* i *N. vespilloides*. Oba gatunki cechują się bardzo zbliżoną aktywnością sezonową, ale *N. vespillo* spotykany jest zwykle na obszarach polnych i łąkowych, natomiast *N. vespilloides* preferuje siedliska leśne (Ryc. 3). Pod koniec aktywności sezonowej może dochodzić do zmiany preferencji siedliskowych.

Gatunki typowe leśne mogą również być spotykane na polach i łąkach, np. *N. vespilloides*, *N. investigator* (KOCAREK 2001, obserwacja własna). W okresie jesiennym obszary niezalesione bardziej wystawione są na działalność promieniowania słonecznego, dlatego też temperatura odnotowywana za dnia jest wyższa w porównaniu do siedlisk leśnych, co jednoznacznie przekłada się na aktywność chrząszczy (KOCAREK 2001). Zbliżający się okres hibernacji powoduje, że najważniejsze staje się odnalezienie zasobów oraz odpowiednie przygotowanie do zimowania.

AKTYWNOŚĆ SEZONOWA



Ryc. 4. Aktywność dobową poszczególnych gatunków Silphidae (Kocarek 2001, zmieniona).

Aktywność sezonowa grabarzy stanowi ważny element ograniczający konkurencję o zasoby. W dużej mierze zależy od warunków klimatycznych panujących na danym terenie. W zimniejszym klimacie chrząszcze rozpoczynają swoją aktywność sezonową oraz kończą ją znacznie wcześniej, niż ma to miejsce na terenach cieplejszych. Porównując dane zebrane w Finlandii i w Niemczech wydaje się, że kluczową rolę odgrywa temperatura otoczenia (SCOTT 1998). Najwcześniej spotykanymi grabarzami w naszej koleopterofaunie są: *N. vespillo* oraz *N. humator*, zamieszkujące odrębne siedliska. Już pod koniec kwietnia, w zależności od warunków pogodowych, populacje obu gatunków charakteryzują się dużą liczebnością (KOCAREK i BENKO 1997). Wczesny pojaw może wydawać się niekorzystny, ponieważ niskie temperatury wpływają na wydłużenie czasu rozwoju potomstwa. Przekłada się to również na wydłużenie opieki i w efekcie zwiększa nakład energetyczny osobników rodzicielskich.

Jednak tak wczesne rozpoczęcie aktywności ogranicza konkurencję ze strony innych gatunków grabarzy oraz innych grup owadów nekrofagicznych. Powoduje to zmniejszenie ryzyka utraty padliny oraz redukcję wydatków energetycznych związanych z ochroną zasobów.

Okresy wzmożonej aktywności poszczególnych gatunków są ze sobą skorelowane na zasadzie wykluczania się. Powoduje to, że szczyt aktywności jednego gatunku związany jest ze zmniejszeniem aktywności konkurenta. Jedynie w okresie jesiennym liczba obserwowanych jednocześnie gatunków radykalnie wzrasta, jest to spowodowane zbliżającym się okresem hibernacji (Ryc. 4).

Grabarze, w zależności od gatunku, zimują jako osobniki dorosłe lub w stadium przedpoczwarki (*prepupa*). Kluczowe dla przeżycia jest jak najszybsze znalezienie zasobów, w celu zapewnienia sobie odpowiedniej ilości materiałów zapasowych lub wydanie potomstwa, przed nadejściem niekorzystnych warunków temperaturowych. Jako *imagines* zimują: *N. germanicus*, *N.*

humator, *N. vespillo* i *N. vespilloides*. Natomiast *N. fossor* i *N. investigator* hibernują w stadium przedpoczwarki (PUKOWSKI 1933). Grabarze zimują zakopane w glebie, prawdopodobnie głębokość, na jakiej spoczywają w dużej mierze zależy od klimatu i warunków glebowych. Fakt ten jednak nie został do tej pory doświadczalnie potwierdzony. Na przeżycie okresu hibernacji duży wpływ ma wielkość osobników przystępujących do zimowania. Im osobnik jest większy tym wyższe jest prawdopodobieństwo jego przeżycia do wiosny. Zostało to jednak sprawdzone jedynie na przykładzie *N. investigator*, zimującego w postaci przedpoczwarki (SMITH 2002). Badania przeprowadzane na biegaczowatych (Carabidae) wykazały, że chrząszcze jednego gatunku mogą zimować jako osobniki dorosłe lub w stadium przedpoczwarki. W zależności od warunków hibernują w takim stadium, w jakim zastanie je spadek temperatury. Istnieje więc duże prawdopodobieństwo, że podobny mechanizm może istnieć również u grabarzy (MEIERHOFER i współaut. 1999).

AKTYWNOŚĆ DOBOWA

Istotną rolę w ograniczaniu konkurencji odgrywa również aktywność dobową. Większość gatunków zaliczanych do rodzaju *Nicrophorus* swoją aktywność rozpoczyna w godzinach popołudniowych, jednak jej szczyt przypada na godziny nocne. Powoduje to ograniczenie konkurencji ze strony padliżożernych muchówek. Zjawiska związane z aktywnością dobową szczegółowo badał KOCAREK (2001); wykazał on wiele zmienności

charakterystycznych dla poszczególnych gatunków z rodzaju *Nicrophorus*. Zaobserwował, że chrząszcze występujące w tych samych przedziałach czasowych zasiedlają odmienne siedliska, np. *N. vespillo* i *N. vespilloides*. Natomiast u grabarzy zamieszkujących podobne środowiska szczyty ich aktywności dobowej wykazywały przesunięcie względem siebie, np. *N. humator* i *N. vespilloides*. Pierwszy z wymienionych gatunków aktyw-

Tabela 1. Niektóre dane ekologiczne dotyczące wybranych gatunków z rodzaju *Nicrophorus* (KOCAREK 2001, NOVAK 1965)

Gatunek	Rozmiar ciała	Okres aktywności	Dzienna aktywność	Siedlisko
<i>N. germanicus</i>	duży	wiosna-jesień	A/N	łąka/pole
<i>N. humator</i>	duży	wiosna-jesień	A/N	las
<i>N. investigator</i>	średni	lato-jesień	A	las
<i>N. vespillo</i>	średni	wiosna-jesień	D/A/N	łąka/pole
<i>N. vespilloides</i>	mały-średni	wiosna-jesień	D/A	las
<i>N. fossor</i>	średni	lato	A	las

D – dzień, A – popołudnie, N – noc

ny był już w godzinach popołudniowych, ale szczyt jego aktywności przypadał po zmroku. Natomiast *N. vespilloides* spotykany był przez całą dobę, a jego największą aktywność odnotowano w godzinach popołudniowych. Fakt ten pokazuje jak dużą rozpiętością mogą charakteryzować się nisze czasowe gatunków zaliczanych do tego rodzaju. Aktywność modulowana jest również w odniesieniu do innych konkurentów gatunków z rodzaju *Nicrophorus*. Przykładem może być zależność pomiędzy gatunkami *N. vespillo* i *Thanatophilus sinuatus* (takson również zaliczany do Silphidae). Szczyt dziennej aktywności *Thanatophilus sinuatus* przypadał na okres między godzinami 12.00 a 14.00, po

czym obserwowano stopniowy spadek, aż do godzin wieczornych (18.00-20.00), kiedy to następował zupełny zanik aktywności tego gatunku. W okresie tym notuje się wzmożoną aktywność *N. vespillo* (Ryc. 5) (KOCAREK 2001). Ciekawą kwestią dotyczącą grabarzy i ich nisz czasowych jest fakt, że aktywność tych owadów może być moderowana. Przykładem może być *Nicrophorus germanicus*, który pojawia się zwykle nocą, ale niekiedy spotykany jest także w ciągu dnia. Spowodowane jest to międzygatunkową konkurencją o zasoby oraz faktem, że zakopanie padliny często trwa kilka godzin i może być kontynuowana jeszcze po wschodzie słońca (SPICAROVA 1974).

STRUKTURA GLEBY ORAZ PREFEROWANA WIELKOŚĆ ZASOBÓW

Na występowanie gatunków rodzaju *Nicrophorus* duży wpływ ma struktura gleby (PUKOWSKI 1933, SCOTT 1998). Mniejsze gatunki częściej możemy spotkać na glebach wilgotnych z dużą ilością materii organicznej, typowych dla środowisk leśnych. Dzieje się tak, ponieważ zakopanie padliny w ziemi o dużej zawartości materii organicznej jest łatwiejsze. Natomiast większe gatunki lepiej radzą sobie z suchym oraz twardym podłożem (SCOTT 1998). Niewątpliwie preferencje glebowe są bardzo istotne, ale jeszcze ważniejszy wydaje się mikroklimat siedliska oraz występowanie konkurentów. Doskonały przykład stanowi *N. vespilloides*, który dominuje zarówno w lasach iglastych oraz liściastych, mimo że struktura gleby w obu typach znacząco się różni (obserwacja własna). Podobna sytuacja ma miejsce w przypadku *N. humator*, cechującego się dużymi rozmiarami ciała. Bardzo mała liczba prac na temat preferencji glebowych nie pozwala jednoznacznie określić, czy struktura gleby ma istotny wpływ na siedliska wybierane przez grabarze?

Jednym z głównych zachowań grabarzy, ograniczającym konkurencję, jest zakopywanie uprzednio znalezionych zasobów. Przedstawiciele rodzaju *Nicrophorus* w wyborze padliny przede wszystkim kierują się jej wagą oraz jakością (SMITH i MERRICK 2001). Preferencje wagowe poszczególnych gatunków są kolejnym elementem ograniczającym rywalizację wewnątrz-rodzajową. Przykładem tego typu zachowań są relacje występujące pomiędzy amerykańskimi gatunkami grabarzy: mniejszym *N. defodiens* i większym *N.*

orbicollis. Pierwszy z nich na ogół zakopuje porcje padliny bardzo małe lub średnich rozmiarów. Drugi preferuje zasoby pokarmowe wyraźnie większe (SCOTT 1998). Jak widać wielkość preferowanych zasobów pokarmowych jest wprost proporcjonalnie zależna od rozmiarów ciała owada. Wynika to z możliwości obrony znalezionej padliny oraz wielkości zasobów potrzebnych do rozrodu.

W przypadku małej dostępności zasobów preferencje gatunkowe przestają mieć znaczenie. Priorytetowe staje się odnalezienie padliny, wówczas grabarze często wykorzystują do rozrodu zasoby nie gwarantujące pełnego sukcesu rozrodczego. Powoduje to, proporcjonalnie do wielkości padliny, zmniejszenie liczby potomstwa. Do celów rozrodczych mogą być wykorzystane nawet martwe owady (obserwacja własna). W wyniku ogromnej konkurencji ze strony innych gatunków grabarzy, w skrajnych sytuacjach może dojść do zmiany preferencji pokarmowych. Spektakularnym przykładem tego typu zmiany jest *N. pustulatus*, który w celach reprodukcyjnych wykorzystuje świeże jaja węży (SMITH i współaut. 2007). Prawdopodobnie chrząszcze rozpoznają moment, w którym samica węży składa jaja. Eksperymentalnie wykazano, że z równie dużym powodzeniem gatunek ten wykorzystuje również jaja żółwie. Po odnalezieniu jaja jest ono otwierane, po czym grabarze przystępują do reprodukcji. Jedyną różnicą pomiędzy wykorzystywaniem padliny a opisaną strategią alternatywną jest fakt, że jaja nie są zakopywane. Prawdopodobnie wynika to z tego, że jajo cały czas chronione jest przez samice

węza, co w sposób wystarczający ogranicza konkurencje ze strony innych gatunków. Sugeruje się, że zmiana strategii nie wymagała zbyt dużej modyfikacji, ponieważ w normalnych warunkach grabarze przywabiane są przez uszkodzone jaja. Ważna jest umiejęt-

ność rozpoznania świeżego jaja, jako potencjalnego źródła zasobów. Z punktu widzenia gatunku zmiana ta przynosi wiele korzyści, ponieważ całkowicie niweluje konkurencje ze strony innych nekrofagów.

CZYNNIKI OGRANICZAJĄCE KONKURENCJĘ U GRABARZY (*COLEOPTERA: NICROPHORUS*)

Streszczenie

Nekrofagiczne chrząszcze z rodzaju *Nicrophorus* (grabarz) w wyniku intensywnej konkurencji o zasoby, wykształciły szereg mechanizmów redukujących negatywne oddziaływanie rywali. Najważniejszym z nich jest opieka samca i samicy nad potomstwem. Grabarze zakopują oraz przygotowują padlinę tak, aby stanowiła bazę pokarmową dla potomstwa. Osobniki rodzicielskie zostają w dole rozrodczym, aż do momentu przemiany larw w poczwarki. Jednak nie mniej ważny element stanowi fenologia omawianej grupy. Preferencje siedliskowe oraz aktywność sezonowa poszczególnych gatunków skorelowane są z występowaniem konkurentów. Grabarze występujące w tym samym czasie zwykle zasiedlają odmienne siedliska. W okresie jesiennym może dochodzić

do zmiany preferencji siedliskowych. Dzieje się tak, ponieważ grabarze dążą do zmagazynowania dużej ilości materiałów zapasowych przed hibernacją. Aktywność chrząszczy z rodzaju *Nicrophorus* spada głównie na okres od godzin popołudniowych do zmierzchu. Jednakże, i w tym przypadku duży wpływ ma konkurencja ze strony innych owadów. Aktywne w tym samym czasie grabarze zamieszkują różne środowiska. Natomiast u chrząszczy zamieszkujących podobne siedliska obserwuje się przesunięcie szczytów ich aktywności dobowej względem siebie. Innym mechanizmem mającym zredukować konkurencję są preferencje odnośnie wielkości wykorzystywanych zasobów pokarmowych.

FACTORS LIMITING COMPETITION OF THE BURYING BEETLES (*COLEOPTERA: NICROPHORUS*)

Summary

Beetles of the *Nicrophorus* species (burying beetles) under the pressure from scavengers developed a number of mechanisms that reduce negative impact of rivals. The most important mechanism is extensive parental care provided by the male and female. Burying beetles conceal carcasses underground and prepare them for the consumption by their young. Parents stay in the resources until the offspring transforms to the pupa. But equally important part of reduced competition strategies is phenology of burying beetles. Habitat preferences and seasonal activity of the *Nicrophorus* species are correlated with the presence of competitors. Usually

burying beetles occurring at the same time, occupy different habitat. During the autumn period niche releases are observed, because species only need feeding before hibernation. Beetles of *Nicrophorus* species mostly are active from late afternoon to the nightfall. But diurnal activity of burying beetles depends also of competition from other insects. Beetles active at the same time, prefer different habitats. However, the beetles occupying the same habitat have their peaks of diurnal activity shifted relative to each other. Another mechanism which might reduce competition from other carrion beetles is carcasses preferences.

LITERATURA

- KOCAREK P., 2001. *Diurnal activity rhythms and niche differentiation in a carrion beetle assemblage (Coleoptera: Silphidae) in Opava, the Czech Republic*. Biol. Rhythm Res. 32, 431-438.
- KOCAREK P., BENKO K., 1997. *Vyskyt a sezonní aktivita brouku celedi Silphidae na Hlucisku (Slezsko, Česká Republika)*. Cas. Slez. Muz. Opava 46, 173-179.
- MEIERHOFER I., SCHWARZ H. H., MULLER J. K., 1999. *Seasonal variation in parental care, offspring development, and reproductive success in the burying beetle, Nicrophorus vespillo*. Ecol. Entomol. 24, 73-79.
- NOVAK B., 1965. *Faunistico – ekologická studie o hrobarcích z polních biotope hane (Col. Silphidae)*. Acta Universitatis Palackianae Olomucensis Facultas Rerum Naturalium 19, 121-152.
- PUKOWSKI E., 1933. *Okologische Untersuchungen an Nicrophorus*. Zeits. Okol. Morfol. Tiere 27, 518-586.
- SCOTT M. P., 1998. *The ecology and behavior of burying beetles*. Annu. Rev. Entomol. 43, 595-618.
- SMITH R. J., 2002. *Effect of larval body size on overwinter survival and emerging adult size in the burying beetle, Nicrophorus investigator*. Can. J. Zool. 80, 1588-1593.
- SMITH R. J., MERRICK M. J., 2001. *Resource availability and population dynamics of Nicrophorus investigator, an obligate carrion breeder*. Ecol. Entomol. 26, 173-180.

SMITH G., TRUMBO S. T., SIKES D. S., SCOTT M. P., SMITH R. L., 2007. *Host shift by the burying beetle, *Nicrophorus pustulatus*, a parasitoid of snake eggs*. J. Evol. Biol. 20, 2389-2399.

SPICAROVA N., 1974. *Diurnal Activity of Young Individuals of the Species *Nicrophorus germanicus**

(Col. Silphidae). Acta Universitatis Palackianae Olomucensis Facultas Rerum Naturalium 47, 179-188.