

JAROSŁAW ANDRZEJ JONKISZ

Zależności biotyczne wśród korników

Biotic relationships between bark beetles

ABSTRACT

Severe competition between individuals of the same and different species significantly reduces their reproductive success. Individuals that can avoid competition whenever possible by means of genetically controlled behavioural mechanisms are naturally selected. Behavioural mechanisms for avoiding competition may operate in at least five ways: (1) avoid attraction to and landing in areas with high attack density, (2) leave these areas after landing, (3) avoid initiating an attack near others, (4) avoid tunnelling into other gallery systems, and (5) re-emerge if densities under bark are too high.

KEY WORDS

competition, reproduction, density of galleries, gallery system, larval density

Konkurencja

Zagęszczenie populacji jest wskaźnikiem stopnia jej rozwoju na danym terenie. Kiedy wzrasta zagęszczenie populacji, wielkość powierzchni przypadająca na jednego osobnika maleje, wzrasta liczba kontaktów pomiędzy osobnikami, a tym samym wzrasta prawdopodobieństwo wzajemnego zarażania się chorobami, przekazywanymi sobie bezpośrednio lub pośrednio. Jeśli choroba jest śmiertelna lub istotnie ogranicza rozród, liczebność populacji obniży się do takiego poziomu, przy którym osobniki będą spotykać się rzadko i choroba nie będzie się rozprzestrzeniać. Tak rozrzedzona populacja może przez długi czas utrzymywać stałą liczebność [Villem 1990].

Konkurencja o zasoby często sprowadza się do konkurencji o przestrzeń, gdyż w niej może znajdować się pokarm i schronienie. Występuje zarówno pomiędzy osobnikami jednej populacji (konkurencja wewnątrzgatunkowa) jak i pomiędzy populacjami różnych gatunków (konkurencja międzygatunkowa). W miarę wzrostu zagęszczenia populacji, konkurencja pomiędzy osobnikami wzrasta i w końcu wiele z nich zostaje całkowicie pozbawionych zasobów pokarmowych. Powoduje to ich śmierć i hamuje dalszy wzrost populacji.

Stopień konkurencji zależy zarówno od rozmiaru populacji kornika jak i od ilości i jakości dostępnej bazy pokarmowej. Jednakże wszystkim chrząszczom, niezależnie od płci, potrzebny jest odpowiedni pokarm, muszą więc przeznaczyć pewną ilość energii na jego znalezienie i spożycie. W ramach konkurencji muszą szukać innego miejsca do żerowania i zarazem wydatkować więcej energii niż wtedy, gdyby mogły żerować w warunkach wystarczającej bazy pokarmowej. Im więcej jest konkurujących ze sobą osobników, tym więcej energii poszczególne z nich muszą inwestować w działania konkurencyjne i tym mniejszy staje się ich udział w przekazywaniu swoich cech następnemu pokoleniu.

JAROSŁAW ANDRZEJ JONKISZ

Nadleśnictwo Ujszoły
ul. Św. Huberta 2
34-371 Ujszoły
xyjaroslaw@op.pl
j.jonkisz@lasykatowice.com.pl

Każdy osobnik w populacji wpływa na inne osobniki w populacji, a jednocześnie pozostaje pod ich wpływem. U owadów żerujących wewnątrz drzewa wybór samca przez samice powodowany jest wielkością ciała. Wykazano, że samice wybierają komory godowe wygrzyzione

przez samca na podstawie feromonowych sygnałów, emitowanych przez tego samca – im większa masa ciała samca, tym więcej emituje on feromonów.

Samice *Ips typographus* starają się ominąć postępującą konkurencję przez składanie tylko części jaj w obrębie powierzchni objętej konkurencją, lecz oznacza to większą konkurencję w obrębie ich potomstwa. Alternatywnie, aby otrzymać optymalną przestrzeń, larwy muszą drażyć dłuższe chodniki.

Sukces rozrodczy samicy, a więc to ilu potomnym osobnikom przekaze ona swoje cechy, będzie zależec od tego, ile jaj będzie ona mogła złożyć. Jednak, im więcej będzie konkurujących ze sobą samic, tym mniejsza będzie dostępna przestrzeń i tym dłużej każda z nich będzie musiała szukać dogodnego miejsca do złożenia jaj. Każda złoży więc odpowiednio mniej jaj w określonym czasie. Ponadto, każda z nich przedłużając wysiłki zmierzające do znalezienia miejsca do złożenia jaj, zużyje na to więcej energii. W efekcie zmniejszone zostaną zasoby energii, które mogłyby być wykorzystane przy produkcji jaj, wpływając niekorzystnie na ogólną kondycję samic i być może skrócić długość ich życia. To z kolei może wpłynąć na liczbę składanych jaj przez samicę w ciągu jej życia. Im silniejsze są oddziaływania konkurencyjne z innymi samicami, tym spadek liczby składanych jaj może być większy [Begon 1999].

Nawet, jeżeli każda samica, przeciętnie biorąc, będzie składać mniejszą liczbę jaj w warunkach przegęszczenia, liczba jaj i żerujących larw często i tak przekroczy pojemność żywieniową środowiska. To oznacza, że niedobór pokarmu i śmiertelność wśród larw wzrasta w miarę wzrostu gęstości składanych jaj. Każdy gatunek kornika posiada swój własny, specyficzny obraz żerowiska. U poligamicznych gatunków jak np. *Ips* sp., liczba i położenie chodników larwalnych są ważne dla konkurencji tych stadiów rozwojowych owada [Anderbrandt 1986]. Jest to szczególnie istotne, kiedy gęstość zasiedlenia jest duża i żerowiska rozchodzące się z komory godowej są coraz bardziej ścięsnione. Wiąże się to wówczas ze zmianami fizjologicznymi zachodzącymi u owadów. Dobre warunki rozwoju pobudzają samice do wzmoczonego wysiłku, co prowadzi do wyczerpania i degradacji organizmu. W warunkach wysokiej liczebności osobników dorosłych degradacja ta zwiększa się pod wpływem konkurencji o znalezienie odpowiedniego miejsca do złożenia jaj. Wysoka liczebność larw związana z gęstością chodników macierzystych wygryzionych przez samice prowadzi do wzrostu śmiertelności stadiów larwalnych [Schlyter 1987]. Jest to bardzo ważny czynnik w kształtowaniu dynamiki liczebności populacji tego owada.

Podczas tworzenia żerowisk osobniki rodzicielskie unikają zbyt bliskiego sąsiedztwa w celu uniknięcia konkurencji ze względu na dostępną bazę pokarmową i przestrzeń pomiędzy rozwijającym się ich potomstwem. Równomierne rozłożenie żerowisk na zasiedlanym drzewie jest cechą właściwą danego gatunku. Dla *Ips typographus* oszacowano, że minimalna odległość pomiędzy poszczególnymi wgryzającymi się osobnikami wynosi 2,5 cm, co zapobiega dalszym atakom. W ten sposób behawioralne mechanizmy, zapewniające zachowanie bezpiecznej odległości, uwidaczniają się przy dużej liczebności populacji, zależnie od obecności innych chrząszczy. Mają więc charakter mechanizmów grupowych [Byers 1984].

Podczas inicjalnej fazy drażenia chodników macierzystych i składania jaj zachowanie samic nie jest spowodowane wpływem zagęszczenia. Z chwilą postępowania tego procesu, chodniki drażone są coraz ściślej, by wkrótce dojść do wysokiego zagęszczenia. Być może dźwiękowe lub zapachowe sygnały ostrzegawcze doprowadzają do opuszczania żerowisk przez osobniki rodzicielskie w celu uniknięcia konkurencji. Pozostające samice składają jaja w mniejszych ilościach, zachowując większą przestrzeń pomiędzy niżzami jajowymi. Konsekwencją takiego postępowania jest to, że samice składające jaja w warunkach przegęszczenia, składają tylko część jaj w stosunku

do ich potencjalnych możliwości produkcyjnych. Gęstość zasiedlenia jak i przeżywalność larw jest więc efektem gęstości chodników macierzystych, uwarunkowanej pojemnością bazy pokarmowej [Anderbrandt 1988; Weslien 1990].

Przy określonym poziomie intensywności ataku, gęstość zasiedlenia przez korniki drzew osłabionych może jednak przekroczyć pewną wielkość określoną przez specyficzne cechy danego drzewa i poszczególne osobniki danego gatunku kornika. Ponad tym poziomem dalszy wzrost gęstości ponad opisany poziom powoduje szkodliwe skutki dla reprodukcji, zwiększając konkurencję między larwami.

Analiza konkurencji wśród larw oparta na modelu rozwiniętym przez De Jonga [1986] zakłada, że larwa kornika jest usytuowana w dwuwymiarowej przestrzeni, i że ruch istnieje jedynie w obrębie bazy pokarmowej. Śmiertelność larw jest rezultatem nieukończoności rozwoju biologicznego z powodu braku pokarmu lub innych przyczyn. Brak pokarmu zachodzi wtedy, kiedy istniejący ruch larw w obrębie przestrzeni bazy pokarmowej ma pewne ograniczenia (jej zapasy podlegają wyczerpaniu), a larwy omijają się wzajemnie z mniejszym prawdopodobieństwem ruchu w kierunku, gdzie dochodzi do zaniku bazy pokarmowej. Ruch larw zależy również od pozycji innych larw (wzajemne omijanie). Zdolność ta ma ogromny wpływ zarówno na przeżycie i przestrzenny wzór żerowiska. Istnieją również inne mechanizmy ułatwiające omijanie się wzajemne larw (wibracje, dźwięki) [Anderbrandt 1990].

Ostatecznym wynikiem oddziaływań konkurencyjnych jest jednak zmniejszenie udziału poszczególnych osobników w przekazywaniu ich cech do następnego pokolenia (i w konsekwencji do wszystkich dalszych pokoleń). Groźba przegęszczenia populacji powoduje, że samice składają mniej jaj, aby ograniczyć wielkość żerowiska i poszukują innych miejsc do ponownego wgrzyzienia się. Konkurencja zachodzi również przy stosunkowo małej gęstości populacji, ale na drzewach o stosunkowo słabo rozwiniętym mechanizmie obronnym (kiedy chrząszcze zasiedlają wiatrołomy lub złamane wierzchołki). Ta silna wewnętrzna konkurencja wśród korników podczas procesu zasiedlania drzewa doprowadza do wzajemnego omijania się konkurujących ze sobą osobników. Behawioralne mechanizmy dla uniknięcia konkurencji mogą zadziałać w ostateczności w pięciu kierunkach: (1) unikania zasiedlenia części powierzchni drzewa już zasiedlonego, (2) pozytywnego zasiedlenia wybranej powierzchni drzewa, (3) unikania inicjowania ataku zbyt blisko innych atakujących, (4) unikania wygryzania chodników w sposób zagrażający innym żerowiskom, (5) rezygnacji z ataku, jeżeli gęstość osobników w obrębie bazy pokarmowej jest zbyt duża i poszukiwania innych drzew lub innej części drzewa w celach reprodukcji [Anderbrandt 1989].

Konkurencja wewnątrzgatunkowa jest zjawiskiem ściśle związanym z zagęszczeniem populacji; gdziekolwiek i kiedykolwiek ona występuje, jej wpływ zarówno na rozrodczość jak i na śmiertelność jest zawsze zależny od zagęszczenia populacji. Niezależnie jednak od tego, czy konkurować będą między sobą samce o partnerki do rozrodu, czy też chrząszcze o zasoby pokarmowe środowiska, ostateczny efekt oddziaływań konkurencyjnych pomiędzy osobnikami w obrębie populacji będzie taki sam. Konkurencja wewnątrzgatunkowa wpływa bowiem zawsze – pośrednio lub bezpośrednio – na przeżywalność lub rozrodczość, lub też na oba te procesy i zawsze jej skutkiem jest zmniejszenie wydajności reprodukcji osobników zaangażowanych w oddziaływanie konkurencyjne [Szujecki 1995].

Wzrastająca gęstość osobników zasiedlających drzewa jest zwykle przyczyną zmniejszenia rozmiaru, wagi ciała i zawartości tłuszczu u potomstwa, efektem czego staje się mniejsza zdolność przyszłych osobników dorosłych do produkcji feromonów, reprodukcji i przeżycia. W dodatku, przeżywające osobniki mają mniej wigoru. Efekty zwiększonej gęstości osobników

w powiązaniu z mniejszą zawartością w ciele substancji zapasowych (tłuszczu) oraz ograniczona zdolność latania, doprowadzają populację do niskiego poziomu liczebności, co w teorii jest kluczem do wyjaśnienia przyczyn spadku populacji z poziomu wybuchowego gradacji do letalnego.

Literatura

- Anderbrandt O. 1986. A model for the temperature and density dependent reemergence of bark beetle *Ips typographus*. *Entomologia experimentalis et applicata* 40, 1: 81-88.
- Anderbrandt O. 1989. Causes and effects of individual quality in bark beetles. *Holarctic-Ecology*. 12, 4: 488-493.
- Anderbrandt O. 1990. Gallery construction and oviposition of the bark beetle *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae) at different breeding densities. *Ecological-Entomology* 15, 1: 1-8.
- Anderbrandt O. 1988. Reproduction and competition in the spruce bark beetle *Ips typographus*. Department of Ecology Lund University.
- Begon M. 1999. Ekologia populacji. Stadium porównawcze zwierząt i roślin. PWN, Warszawa.
- Byers J. 1984. Nearest neighbor analysis and simulation of distribution patterns indicates an attack spacing mechanism in the bark beetle, *Ips typographus* (Coleoptera: Scolytidae). *Environmental Entomology* 13, 5: 1191-1200.
- De Jong M. 1986. Competition between larvae of *Ips typographus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 41, 2: 121-133.
- Schlyter F. 1987. Attraction to pheromone sources of different quantity, quality, and spacing: density-regulation mechanisms in bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Chemical Ecology*. 13, 6: 1503-1523.
- Szujecki A. 1995. *Entomologia leśna*. SGGW, Warszawa.
- Villee A. 1990. *Biologia*. PWRiL, Warszawa.
- Weslien B. 1990. Colonization densities and offspring production in the bark beetle *Ips typographus* L. in standing spruce trees. *J. Appl. Ent* 109: 358-366.

SUMMARY

Biotic relationships between bark beetles

Bark beetles feed and reproduce in the phloem/cambium tissue of trees where severe competition between individuals of the same and different species significantly reduce their reproductive success. In this coevolutionary setting, individuals that can avoid competition whenever possible by means of genetically controlled behavioural mechanisms are naturally selected. Avoidance of intraspecific and interspecific competition is accomplished in part even before landing by olfactory perception of specific pheromones and allomones. Finally, beetles may choose to re-emerge if the expected chances of successful reproduction by continuing their stay become less than the probabilities of finding another host and successfully reproducing. At some point the attack density exceeds a certain value based on the characteristics of the particular tree and bark beetle species, above which further increases in density result in increasingly detrimental effects on reproduction due to intraspecific competition between larvae. The nature of this competition is a combination of interference competition (direct effects such as small larvae being eaten) and exploitative competition (indirect effects such as food starvation).

The strong intra- as well as interspecific competition among bark beetles when colonising a host tree most probably have selected individuals adept at both avoiding and surviving competition. Behavioural mechanisms for avoiding competition may operate in at least five ways: (1) avoid attraction to and landing in areas with high attack density, (2) leave these areas after landing, (3) avoid initiating an attack near others, (4) avoid tunnelling into other gallery systems, and (5) re-emerge if densities under bark are too high. Interspecific competition can be avoided in addition to the above ways by habitat/host selection. Assuming a beetle has tried to locate areas of lower attack density during its flight, then has avoided attacking near sites of others, but

still finds crowded conditions under the bark, it has a few options left. The density of bark beetles on the tree is affected by the flying population of beetles (and leaving and landing rates). The attack density, which is dependent on the surface density of beetles, host resistance, and pheromone release, affects gallery density which in turn can affect re-emergence, phloem conditions, and larval density. Larval density and emergence density, the reproductive outcome are primarily affected by gallery density.