

ARKADIUSZ URBAŃSKI

*Zakład Zoologii Systematycznej
Uniwersytet im. A. Mickiewicza w Poznaniu
Umultowska 89, 61-614 Poznań
E-mail: auic@wp.pl*

BEHAVIOR NEKROFAGICZNYCH CHRZĄSZCZY Z RODZAJU GRABARZ, *NICROPHORUS* SPP. (COLEOPTERA: SILPHIDAE)

WSTĘP

Owady nekrofagiczne, ze względu na specyfikę wykorzystywanych zasobów, wytworzyły szereg przystosowań pozwalających na skuteczną rywalizację z konkurentami. Spektakularny sposób unikania konkurencji ze strony innych gatunków wykształcili przedstawiciele rodzaju grabarz (*Nicrophorus*). Chrząszcze te, zakopują uprzednio znalezionej padlinę i bronią potomstwa, aż do momentu przejścia larw w poczwarki.

Nie mniej ciekawe u grabarzy są zachowania poprzedzające opiekę nad potomstwem. Dla zrozumienia roli złożonych taktyk życiowych grabarzy, przedstawione będą one na tle ich cyklu życiowego: od wyszukiwania zasobów po końcowe etapy opieki nad potomstwem.

Grabarze w rodzimej faunie reprezentowane są przez 10 gatunków. Są to chrząszcze, o średnich rozmiarach ciała, ale wielkość osobników jednego z gatunków może dochodzić nawet do 35 mm. Pod

względem morfologicznym rodzaj *Nicrophorus* stanowi dość jednolitą grupę, wyróżniającą się skróconymi pokrywami oraz zakończonymi 4-członową buławką czułkami. Grabarze zabarwione są według dwóch schematów kolorystycznych. Przedstawiciele pierwszego schematu posiadają czarne pokrywy, rzadko opatrzone czerwonymi plamami. Chrząszcze należące do drugiego typu ubarwienia, charakteryzują się pokrywami z pomarańczowymi pasami na czarnym tle. 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 buławki czułków. Dymorfizm płciowy zaznacza się jedynie w budowie stopy pierwszej pary odnóży, u samców jest ona szersza i bardziej rozwinięta niż u samic.

POSZUKIWANIE PADLINY

W poszukiwaniach padliny grabarze kierują się doskonale rozwiniętym zmysłem węchu. Używają do tego celu organów (sensilli) znajdujących się na 3 ostatnich segmentach czułków. Struktury te wyczulone są na siarkowodor i cykliczne związki węgla uwalniające się podczas rozkładu (RATCLIFFE 1996). Zmysł węchu umożliwia grabarzom zlokalizowanie

martwego zwierzęcia już po paru godzinach od ustania czynności fizjologicznych. Szacuje się, że chrząszcze potrafią wyczuć zasoby z odległości 3 km (RATCLIFFE 1996). Zmysł wzroku nie odgrywa większej roli w poszukiwaniach. Według eksperymentów przeprowadzonych przez Diether'a (RATCLIFFE 1996), nie tylko czułki odpowiedzialne

są za wyczuwanie padliny, ale także funkcję tę pełnią zakończenia głąszczków. Osobniki, mimo chirurgicznie usuniętych czulków, były w stanie zlokalizować źródło zapachu, ale tylko z niewielkiej odległości (RATCLIFFE 1996). Dystans ten maksymalnie wynosił około 70 cm. Mimo tak dobrze rozwiniętego węchu

znalezienie padliny zajmuje im od jednego do dwóch dni (RATCLIFFE 1996). Wpływa na to szereg czynników takich jak: liczebność populacji grabarzy, wielkość zasobów, temperatura oraz aktualny stan danego osobnika (WILSON i współaut. 1984).

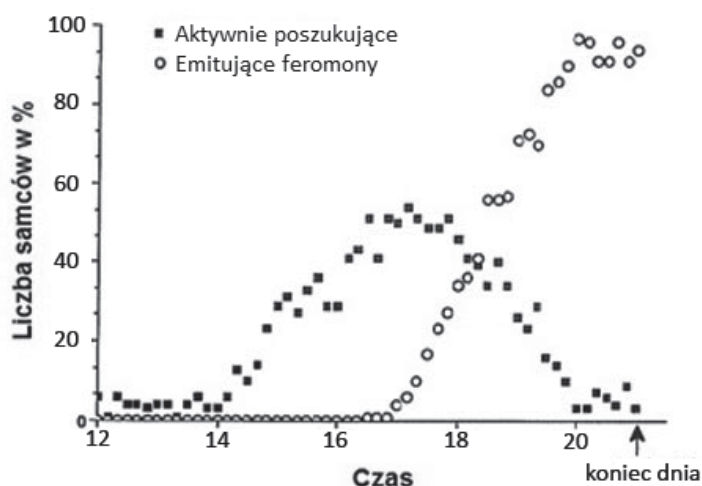
EMISJA FEROMONÓW

Zachowania występujące po znalezieniu zasobów w głównej mierze zależą od tego, kto jako pierwszy odszukał padlinę. Jeśli jest to samica, to natychmiast przystępuje do przygotowywania miejsca rozrodu. Ewentualny brak samca nie jest przeszkodą, ponieważ samica zapładnia jaja spermą, która magazynowana jest w zbiorniku nasiennym. W takim przypadku rozwój potomstwa zachodzi bez udziału drugiego osobnika rodzicielskiego. Jak wykazały badania, nasienie zachowuje świeżość przez trzy tygodnie (EGGERT 1992).

Sytuacja wygląda zupełnie inaczej, gdy to samiec pierwszy odnajdzie zasoby. Po znalezieniu się na padlinie, w celu zwabienia partnerki zaczyna emitować feromony. Wspina się wówczas na najwyższy punkt znajdujący się w pobliżu i przybiera charakterystyczną postawę. Podpierając się pierwszą parą odnóży i kierując przednią część ciała ku dołowi wynosi jak najwyżej odwłok (PUKOWSKI 1933). Jednocześnie, poruszając ostatnim segmentem w górę i w dół, rozprzestrzenia feromony. Jest to możliwe dzięki membranie znajdującej się pomiędzy segmentami (RATCLIFFE 1996). Samce dążąc do jak największej liczby kopulacji stosują również strategię alternatywną. Zwabiają samice nawet wtedy, gdy nie znajdują się na padlinie (EGGERT

1992). W początkowych godzinach aktywności dobowej, samce skupiają się głównie na znalezieniu zasobów, lecz wraz z upływem czasu, coraz więcej osobników decyduje się na wykorzystanie strategii alternatywnej. Moment, w którym następuje zmiana taktyki jest cechą osobniczą. Zmienność ta ma podłoże genetyczne, ale również zależy od czynników środowiskowych, np. dostępności zasobów na danym obszarze (EGGERT 1992) (Ryc. 1). Na modyfikację zachowań może wpływać wiele czynników. Doskonały przykład stanowi *N. vespilloides*. Osobniki tego gatunku są głównie aktywne w ciągu dnia. Dlatego modyfikacja zachowań samców wynika z faktu, że w późniejszych godzinach aktywności zmniejsza się prawdopodobieństwo znalezienia zasobów, a tym samym maleje szansa kontaktu z samicami. Różnice w czasie poświęcanym na realizowanie jednej ze strategii są na tyle istotne, że samce możemy podzielić na dwie grupy: na osobniki więcej czasu spędzające na aktywnym poszukiwaniu padliny oraz na osobniki głównie skupiające się na emisji feromonów bez uprzedniego znalezienia zasobów.

W swoich badaniach BEELLER i współaut. (1999) wykazali istotną korelację rozmiarów ciała oraz czasu poświęcanego na



Ryc. 1. Zależności pory dnia od stosowanej strategii przez *Nicrophorus vespilloides* (wg EGGERT zmieniona 1992).

emisje feromonów. Osobniki cechujące się mniejszymi rozmiarami, w przypadku braku obecności padliny, częściej stosowały strategię alternatywną przywabiania samicy. Natomiast czas emitowania feromonów przez samca znajdującego się w pobliżu zasobów wydłużał się proporcjonalnie wraz z wielkością danego osobnika. Zachowanie małych samców najprawdopodobniej jest formą rekompensaty ograniczeń morfologicznych nie pozwalających im na ochronę padliny przed większymi konkurentami, dlatego ich szansą na zwiększenie sukcesu reprodukcyjnego są kopulacje z samicami intensywniej przywabianymi (BEELER i współaut. 1999).

Zauważono ponadto, że samce stosujące drugą taktykę są bardziej atrakcyjne dla samic w ciągu dnia. Spowodowane jest to dużo dłuższym czasem, jaki spędzają na emisji feromonów, co przekłada się na większą liczbą kopulacji. Największym minusem związanym ze stosowaniem tej taktyki jest fakt, że zaraz po przekazaniu nasienia, samica odlatuje w poszukiwaniu innego partnera. Powoduje to obniżenie ewentualnego sukcesu reprodukcyjnego. Samce, emitujące feromony po znalezieniu padliny, w wyniku krótszego czasu poświęcanego na przywabianie samic, w pierwszej ocenie wydają się dużo mniej atrakcyjne dla samic. W skrajnym przypadku może nawet nie dojść do kopulacji. Jednak zwabiona samica zawsze zostaje na padlinie, w efekcie czego prowadzi to do wielu kopulacji, mimo początkowo mniejszego zainteresowania samcem. Ponadto, krótki czas pomiędzy przekazaniem nasienia a zapłodnieniem znacznie zwiększa sukces reprodukcyjny samca (EGGERT 1992). Samice rozpoznają strategię jaką posługuje się samiec dopiero przy pierwszym kontakcie. Mimo to, decydują się na kopulację z różnymi osobnikami, ponieważ potrzebują świeżej spermy, która

zostanie zmagazynowana w woreczku nasienym. Będzie ona wykorzystana w przypadku, gdy samica sama znajdzie martwe zwierzę. Znalezienie padliny oraz przygotowanie jej dla potomstwa obarczone jest na tyle dużym kosztem, że samica nie może pozwolić sobie na złożenie niezaplodnionych jaj.

Skład feromonów grabarzy nie jest jeszcze dobrze poznany. Wyekstrahowano jedynie substancje bazowe feromonowej mieszanki u dwóch gatunków: *N. vespilloides* i *N. humator*, jednocześnie wykazując różnice gatunkowe. Podstawowymi składnikami feromonów emitowanych przez *N. vespilloides* są: etyl 4-metyloheptanian oraz (E)-geranyla-ceton. Związki te występują w stosunku 1:13. Podczas badań terenowych, syntetyczne odpowiedniki tych związków zwabiały w takim samym stopniu samce i samice badanego gatunku, ale również osobniki *N. humator* (HABERER i współaut. 2008). Do głównych składowych substancji przywabiających *N. humator* należą: metyl 4-metyloktanian i kwas izowalerianowy. Związki te przywabiały jedynie osobniki należące do omawianego gatunku. Tak duża reakcja *N. humator* na feromony konkurenta może stanowić formę adaptacji. Zbilansowane liczby przywabianych samców i samic *N. humator* wskazują, że gatunek ten, w stosunku do *N. vespilloides*, może posługiwać się strategią: „znaleźć i przejąć”, charakterystyczną dla dużych gatunków (HABERER i współaut. 2011). Należy jednak pamiętać, że samce *N. vespilloides* często wykorzystują alternatywną strategię przywabiania samic. Powoduje to, że dla osobników gatunku *N. humator* sprawdzanie każdego sygnału pochodzącego od konkurenta wydaje się być nieopłacalne. Prawdopodobnie kluczowa dla tej kwestii jest obecność innych związków w produkowanych feromonach, ich stężenie oraz inne, dotychczas niezbadane czynniki.

ZAKOPYWANIE I PREPARACJA PADLINY

Znalezienie padliny nie zawsze oznacza, że zostanie ona wykorzystana w celach rozrodczych. Warunki glebowe oraz stan zasobów muszą odpowiadać wymaganiom grabarzy, dlatego podlegają one szczegółowej weryfikacji. Sprawdzane są poprzez obchodzenie padliny i jej bezpośredniego sąsiedztwa oraz delikatne jej poruszanie, mające na celu sprawdzenie ciężaru (MILNE i MILNE 1976). Kwestia wielkości padliny ma istotne znaczenie, ponieważ wraz z ciężarem wzrasta

relatywna wielkość wylęgu, ale również wydłużeniu ulega czas potrzebny do odpowiedniego jej przygotowania. Ponadto, maleją szanse ochrony zasobów przed konkurentami. Dlatego też padlina o dużych rozmiarach nie jest najbardziej oczekiwana, mimo że stanowi duży rezerwuwar pożywienia. Należy również zaznaczyć, że wiele gatunków grabarzy posiada preferencje odnośnie wielkości wykorzystywanej padliny (SMITH i MERRICK 2001). Zdarza się jednak, że w określonych

warunkach padlina o większych rozmiarach wykorzystywana jest przez grupę kooperujących ze sobą osobników. Nie mniej istotna, podczas preparowania padliny, jest struktura gleby znajdującej się pod padliną. Musi ona spełniać określone kryteria. Przede wszystkim gwarantować łatwość jej zakopania, ale być na tyle stabilna, żeby nie powodowała zapadania się ścian gniazda. Ponadto, istotną rolę odgrywa temperatura podłoża. Jeżeli warunki glebowe są niekorzystne, grabarze przesuwają padlinę szukając dogodniejszego miejsca do jej zakopania. W tym celu jeden z chrząszczy wchodzi pod padlinę, obraca się na pokrywy i za pomocą bardzo masywnych nóg przesuwa ją. Z obserwacji wynika, że grabarze są w stanie przemieścić martwe zwierzę niewielkich rozmiarów nawet na odległość jednego metra w ciągu godziny. Jednak do tej pory nie ustalono, jakimi kryteriami grabarze kierują się w wyborze miejsca do zakopania padliny.

Sam proces zakopywania i preparowania trwa około ośmiu godzin. Początkowo grabarze swoją uwagę skupiają na odnalezieniu i usunięciu wszystkich jaj i larw muchówek. Na tym etapie z pomocą przychodzą foretyczne roztocza z rodzaju *Poecilochirus*, wyspecjalizowane drapieżniki usuwające większość niepożądanych jaj oraz larw (SCOTT 1998). Cykl życiowy roztoczy jest skorelowany z obecnością grabarzy w dole rozrodczym, co umożliwia im przenoszenie się wraz z chrząszczami z padliny na padlinę. Dodatkowo, roztocza oczyszczają ciało grabarza z pasożytniczych nicieni (WILSON i KNOLLENBERG 1987). Jednak rola roztoczy z rodzaju *Poecilochirus* budzi pewne kontrowersje, ponieważ opublikowane zostały badania, które pokazują, że również żerują one na jajach złożonych przez gospodarza (BLACKMAN 1997).

Podczas zakopywania, grabarze spulchniają glebę znajdującą się pod padliną, nacierając na podłoże przednią częścią ciała (Ryc. 2), powodując jej rozdrabnianie i kruszenie. Następnie, rozluźniona ziemia wypychana jest na boki, co skutkuje stopniowym zapadaniem się padliny, która następnie zasypywana jest wcześniej wybranym materiałem. Gdy padlina jest już częściowo „pochowana”, chrząszcze, używając potężnych żuwaczek, oczyszczają ją z sierści lub piór oraz formują z niej kompaktową kulę będącą rezerwuarem pożywienia (RATCLIFFE 1996). Podczas tego procesu, grabarze, wykorzystując wydzielinę gruczołów oralnych i analnych, „zaszczepiają”

padlinę, co powoduje częściowe zahamowanie oraz dekompozycję procesów rozkładu. Wytwarzane wydzieliny redukują od 20% do 40% bakterii gram dodatnich i ujemnych (JACQUES i współaut. 2009). Głównymi składnikami wydzielin są: lizozym, fenol, p-krezol, indol, alkohol fenylloetylowy oraz benzaldehydy. Wszystkie te substancje pełnią funkcję antybakteryjne i przeciwwgrzybiczne. Na szczególną uwagę zasługuje obecność kwasów tłuszczowych o krótkich, średnich oraz długich łańcuchach, stanowiących pochodne prekursorów aminokwasów (DEGENKOLB i współaut. 2011). W wydzielinach oralnych znaleziono również fosfolipazę A2, która, przy udziale jonów wapnia i ATP, katalizuje uwalnianie kwasu arachidonowego z błon fosfolipidowych. Ponadto, w hemolifie grabarza wykazano obecność oksydazy fenolowej (PO), środka antybakteryjnego. Jednak skład oraz aktywność lityczna może być modyfikowana w zależności od warunków środowiska oraz sytuacji, w jakiej znajdą się grabarze. Zaobserwowano, że największa aktywność wydzielin oralnych i analnych, u samca i samicy, przypada na 2 dzień od znalezienia padliny. Samice z reguły charakteryzowały się wyższym poziomem aktywności litycznej, co może sugerować, że więcej czasu poświęcają na ochronę dołu rozrodczego przed bakteriami (COTTER i KILNER 2010). Również temperatura ma istotny wpływ na skład wydzielin. W dużej mierze aktywność lityczna wydzielin odzwierciedla ekologię danego gatunku. Przykład może stanowić amerykański gatunek grabarza *N. marginatus (tomentosus)*, spotykany od lutego do października. Ze względu na tak wczesne pojawianie się,



Ryc. 2. *Nicrophorus vespilloides* zakopujący padlinę (fot. A. Urbański).

substancje wykorzystywane do preparowania padliny odznaczają się najwyższą bakteriobójczością w temperaturze 4°C (JACQUES i współaut. 2009). Nie zaobserwowano różnic w składzie pomiędzy samcami i samicami. Jedyną różnicę stanowiła obecność u dojrzałych samców E-geranylacetonu, związku do tej pory nie notowanego u innych owadów oraz o nie poznanej funkcji. Prawdopodobnie aktywność antybakteryjna regulowana jest przez hormony juvenilne (JH). U innych grup owadów wysoki poziom JH wpływa na aktywność PO, dlatego uważa się, że u grabarzy może występować podobny mechanizm. Sugeruje się, że bodźcem indu-

kującym aktywność lityczną jest oralna detekcja mikroorganizmów. Podobny mechanizm odkryto u motyla *Trichoplusia ni* (COTTER i KILNER 2010).

Samica składa jaja do gleby w pobliżu padliny. Proces ten rozpoczyna się po około 8 godzinach od jej znalezienia i trwa przez 27 h (SMISETH i współaut. 2006a).

Jedną z ostatnich czynności wykonywanych w komorze rozrodczej jest stworzenie w padlinie zagłębienia ułatwiającego larwom dostęp do zasobów pokarmowych. „Otwarcie” padliny ma kluczowe znaczenie dla przeżywalności larw (EGGERT 1997).

OPIEKA NAD POTOMSTWEM

Zapewnienie odpowiednich warunków rozwojowych znacząco wpływa na przeżywalność larw, ale to opieka nad potomstwem stanowi najważniejszy czynnik decydujący o sukcesie reprodukcyjnym grabarzy. Opieka rozpoczyna się z chwilą pojawienia się potomstwa na padlinie. Początkowo przybiera dość nieoczekiwaną formę, przypominającą bardziej zachowania typowe dla ptaków i ssaków, niż dla owadów. Młode larwy, tuż po wykluciu, wyciągają się w kierunku osobników rodzicielskich, ruchem szczęk i żuwaczek oraz dotykiem odnóży domagając się pożywienia (MILNE i MILNE 1976). Wywołuje to odruchy wymiotne u rodziców. Większość larw grabarzy, w pierwszych stadiach rozwojowych nie jest w stanie samodzielnie pobierać pokarmu, dlatego karmienie potomstwa w początkowej fazie jest najbardziej intensywne. Jednak larwy niektórych gatunków grabarzy mogą przeżyć nawet, gdy osobniki rodzicielskie przedwcześnie opuszczą miejsce rozrodu, m.in. należy do nich powszechnie występujący w Polsce *N. vespilloides* (SCOTT 1998). Najprawdopodobniej brak samodzielności larw w pierwszych stadiach rozwojowych spowodowany jest niedostateczną sklerotyzacją szczęk. Uniemożliwia to larwom pobieranie stałego pokarmu (EGGERT 1997). Jednak hipoteza ta jak dotąd nie została zweryfikowana.

Larwy zebrzą o pożywienie tylko w obecności osobników rodzicielskich. Ważną rolę w identyfikacji rodziców odgrywiają kutykularne węglowodory (CHC). Ich skład nie jest cechą indywidualną danego osobnika, ale ulega zmianie podczas opieki nad potomstwem. Dlatego identyfikacja nie polega

na rozpoznaniu konkretnego osobnika, tylko opiera się na zweryfikowaniu stanu, w którym się znajduje. Na takiej samej podstawie osobniki dorosłe rozpoznają swojego partnera od ewentualnego intruza (STEIGER i współaut. 2007). Potwierdziły to badania, które pokazały, że larwy tyle samo czasu poświęcały na domaganie się pożywienia w obecności osobników rodzicielskich, jak i samicy, która opiekowała się potomstwem w równoległe prowadzonej hodowli. W kontakcie z obcą samicą, niebędącą w trakcie opieki, takie zachowania nie były obserwowane. Prawdopodobnie na intensywność zebrania o pokarm przez potomstwo wpływ mają też inne czynniki, ponieważ w porównaniu z reakcją na martwą samicę, natężenie tego procesu było większe w obecności żywego osobnika (SMISETH 2010).

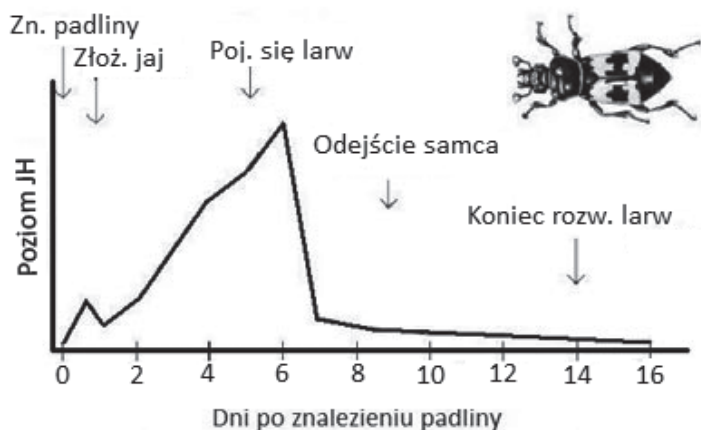
Mimo nabierania przez potomstwo coraz większej samodzielności, opieka trwa aż do momentu zamiany w poczwarki. Wliczając okres spędzony na spreparowaniu zwłok, złożenie jaj (12–48 h) oraz czas potrzebny na pojawienie się larw (56 h), można stwierdzić, że grabarze spędzają na czynnościach związanych z opieką nad potomstwem od 9 do 16 dni. Duża rozpiętość czasu wynika przede wszystkim z tego, że tempo rozwoju jest uzależnione od warunków temperaturowych. Im wyższa temperatura, tym larwy rozwijają się szybciej (MEIERHOFER i współaut. 1999). Wartości te odnoszą się do czasu, jaki samica spędza wraz z potomstwem, samiec z reguły opuszcza padlinę parę dni wcześniej. Wynika to z faktu, że samce głównie skupiają się na maksymalizacji sukcesu rozrodczego. Muszą zbalansować korzyści pomiędzy dal-

szą opieką nad potomstwem, poszukiwaniem nowych zasobów i możliwością zwiększenia sukcesu reprodukcyjnego (SCOTT 1998). Samiec potrafi ocenić stadium rozwojowe larw oraz stan padliny, dlatego opuszcza dół rozrodczy, gdy zagrożenie ze strony konkurentów jest minimalne. Badania pokazały, że istotny wpływ na czas opieki ze strony samca ma zagęszczenie populacji grabarzy. Im było ono większe, tym samiec pozostawał dłużej z potomstwem, ponieważ zwiększało się ryzyko przejścia padliny (SCOTT 1998).

W komorze rozrodczej, pomiędzy osobnikami rodzicielskimi, panuje wyraźny podział obowiązków. Samiec głównie zajmuje się utrzymaniem padliny w odpowiednim stanie oraz ochroną jej przed ewentualnymi konkurentami. Samica natomiast większość czasu poświęca na przygotowywanie pokarmu oraz karmienie młodych (SMISETH i współaut. 2005). Jednak behavior grabarzy w razie konieczności jest dostosowywany do określonej sytuacji. Koronnym przykładem na elastyczność w podziale ról jest sytuacja, w której samica przedwcześnie opuszcza potomstwo. W takim przypadku samiec przejmuje wszystkie obowiązki partnerki. Jednak, gdy to samiec za szybko opuści potomstwo, behavior samicy nie ulega dużym zmianom. Sugeruje to, że samica od początku maksymalnie angażuje się w opiekę i nie jest w stanie poświęcić więcej energii i czasu na dodatkowe obowiązki związane z ochroną i utrzymaniem w odpowiednim stanie zasobów. Istnieje również inna hipoteza mówiąca, że te same czynności u samca i samicy mogą być obciążone różnymi kosztami, dlatego przy obecności obu osobników w komorze rozrodczej wykonywanie niektórych czynności jest dla samca nieopłacalne (SMISETH i współaut. 2005). Samica poświęca więcej czasu na konserwację padliny tylko wtedy, gdy samiec odejdzie

przed pojawieniem się larw (SMISETH i współaut. 2006b). Dodatkowo, czas jaki poświęcają grabarze na poszczególne czynności w dużej mierze zależy od stanu odnalezioną padliny. Im znajduje się ona w bardziej zaawansowanym stadium rozkładu, tym osobniki rodzicielskie poświęcają więcej czasu na jej konserwację oraz przygotowanie zasobów pokarmowych dla potomstwa (ROZEN i współaut. 2008).

Badania z ostatnich 10 lat pokazują, że duży wpływ na opiekę w początkowej fazie ma stężenie hormonów juvenilnych (JH) w hemolimfie pary rodzicielskiej. Hormony te są głównie odpowiedzialne za kontrolę rozwoju larwalnego owadów, ale mogą również, jak ma to miejsce u grabarzy, wpływać na zachowania oraz procesy towarzyszące rozmnażaniu. Najwyższe wartości u *imagines* JH osiąga w pierwszych dniach życia larw, wtedy, gdy opieka jest najbardziej intensywna i ulega obniżeniu wraz z rozwojem potomstwa (SCOTT i PANAITOF 2004) (Ryc. 3). Gdy larwy wejdą w trzecie stadium rozwojowe poziom JH wraca do stanu wyjściowego. Jednak zamiana larw z trzeciego stadium na młodsze powoduje utrzymanie wysokiego stężenia hormonów w hemolimfie osobników rodzicielskich. Świadczy to o tym, że potomstwo znajdujące się w ostatnim stadium larwalnym stanowi bodziec do obniżenia poziomu JH, a tym samym zmniejszenia intensywności opieki (TRUMBO i ROBINSON 2008). Sztuczne próby obniżenia poziomu JH nie spowodowały przerwania opieki. Podwyższone tempo metabolizmu podczas opieki świadczy o tym, że hormony juvenilne nie indukują rozpoczęcia opieki nad potomstwem. Prawdopodobnie, hormony pośrednio wpływają na dostosowanie metabolizmu do wzmożonego wysiłku związanego z rozrodem (TRUMBO i ROBINSON 2008).



Ryc. 3. Wahania poziomu JH w hemolimfie *Nicrophorus orbicollis* (wg SCOTT i PANAITOF, 2004, zmieniona).

Formą opieki rodzicielskiej jest również ochrona krypty rozrodzkiej przed konkurentami. Dlatego grabarze, aby zmaksymalizować swój sukces rozrodzcy, wykształciły szereg zachowań mających na celu ograniczenie konkurencji. O ile zakopanie i spreparowanie padliny niweluje problem muchówek, to rywalizacja z innymi grabarzami jest intensywniejsza i trwa znacznie dłużej. Para osobników, zanim zakopie znalezioną padlinę, musi często stoczyć o nią wiele pojedynków wewnątrzgatunkowych oraz międzygatunkowych. Przedstawiciele rodzaju *Nicrophorus* w walce posługują się dwoma różnymi technikami. Pierwsza, zwana „dotykową”, opiera się na krótkim kontakcie z czułkami przeciwnika. Pokonany osobnik szybko odlatuje z miejsca walki. Druga strategia polega na mocowaniu się, w wyniku czego słabszy osobnik ustępuje pola silniejszemu. Obie taktyki nie powodują większych obrażeń. Tylko znikomy procent osobników doznaje uszkodzeń czułków oraz kończyn. Świadczy to o stosunkowo małej agresji konkurujących gatunków (SUZUKI 2000). Głównym czynnikiem wpływającym na wynik walki jest wielkość osobnika. Szczególnie dobrym wskaźnikiem szans danego osobnika jest wielkość pronotum (przedplecze). Waga w mniejszym stopniu odzwierciedla potencjał grabarza (SAFYR i SCOTT 2000). Ponadto, walka odbywająca się pomiędzy osobnikami różniącymi się wielkością przedplecza jest mniej intensywna i kończy się mniejszą ilością kontuzji. Podwyższone prawdopodobieństwo odniesienia kontuzji jest wynikiem eskalacji walki między osobnikami o podobnych możliwościach „bojowych” (SAFYR i SCOTT 2000).

Zwyczajną parą zakopuje padlinę, ale nie jest to równoznaczne z zakończeniem rywalizacji, bowiem częstą taktyką wśród grabarzy jest przejmowanie już spreparowanych zasobów (RATCLIFFE 1996). Głównie strategią tą posługują się większe gatunki. W skrajnych przypadkach oddziaływania pomiędzy grabarzami przekraczają ramy konkurencji, a nawet klasyfikowane są jako kleptopasożytnictwo (SUZUKI 2004). Przykładem takich zachowań są relacje pomiędzy *N. quadripunctatus* i *N. vespilloides*. Pierwszy z wymienionych gatunków, mimo że jest gatunkiem mniejszym, znajduje większą liczbę martwych zwierząt. Sytuacja zmienia się po zakopaniu padliny, wówczas większy i silniejszy *N. vespilloides* przejmuje dużą część zasobów uprzednio zakopanych przez swojego konkurenta. Gdy rywale znajdują się w krypcie i nie zostaną

odpędzeni, zabijają larwy aktualnie rezydującej pary, po czym przystępują do rozrodu (TRUMBO 2006). Ogromne znaczenie ma fakt, czy padlina została przejęta na drodze konkurencji wewnątrz- czy międzygatunkowej. Ma to bowiem istotny wpływ na wielkość wylęgu osobników, które przejęły zasoby (SUZUKI 2004). Koszt konkurencji wewnątrzgatunkowej jest na tyle mały, że nie powoduje zmniejszenia wielkości potomstwa, natomiast przejście padliny od innego gatunku często skutkuje zmniejszeniem masy larw. Istnieją dwie hipotezy dotyczące prawdopodobnych przyczyn obniżenia wagi larw. Pierwsza opiera się na założeniu, że koszt poniesiony w wyniku walk jest tak duży, że wpływa to na intensywność opieki, a tym samym na wagę larw. Druga hipoteza łączy mniejszą wagę larw z wcześniejszym wykorzystaniem padliny przez inny gatunek. Być może wydzieliny oralne i analne stosowane do preparowania zasobów negatywnie wpływają na rozwój larw innych gatunków grabarza (SUZUKI 2004). Ponadto wcześniejsze prace wykazały, że walki pomiędzy grabarzami nie są obciążone dużymi stratami energetycznymi, dlatego hipoteza druga wydaje się być wiarygodniejsza.

Wraz z upływem czasu ryzyko przejścia padliny staje się mniejsze, ponieważ zasoby w miarę ich wykorzystywania są coraz mniej atrakcyjne dla innych grabarzy (TRUMBO 2006). Przekłada się to również na ewentualną ilość potomstwa osobników, które przejmą kryptę rozrodczą. Przejście padliny eksploatowanej przez cztery dni, powoduje zmniejszenie o połowę wylęgu osobników, które przejęły kryptę, w porównaniu do wylęgu uzyskanego w podobnych warunkach na świeżej padlinie. Natomiast po siedmiu dniach padlina jest na tyle wyeksploatowana, że nie istnieje ryzyko jej przejścia przez inne osobniki (TRUMBO 2006). Kluczowa, w ochronie przed konkurentami i przejściem zasobów, jest obecność samca w gnieździe. Badania prowadzone przez TRUMBO (2006) wykazały, że pojedynczy samiec efektywniej bronił larw niż samotna samica. Jednak największą skutecznością odznaczała się para utworzona z samca i samicy. Para niwelowała praktycznie wszystkie próby przejścia padliny (TRUMBO 2006). Specjalizacja i przystosowanie do wykonywania różnych funkcji w dole rozrodzonym powoduje, że grabarze w pełni zabezpieczają swoje potomstwo przed negatywnymi skutkami związanymi z konkurencją.

Prawdopodobnie, w konkurencji oraz ustalaniu struktury dominacji istotny wpływ mają hormony juvenilne. Podwyższenie poziomu JH w hemolimfie grabarzy powodowało nagły wzrost agresji względem innych osobników (SCOTT 2006). Wiązało się to z dużo częstszymi i większymi kontuzjami, utratą fragmentów czułków, nóg lub uszkodzeniami pokryw. Chrząszcze, którym podwyższono poziom JH, atakowały nawet pod nieobecność zasobów. Co ciekawe, samice atakowały z taką samą zawziętością wszystkie osobniki niezależnie od płci, natomiast samce nigdy pierwsze nie atakowały samic. Dopiero sprowokowane odwzajemniały agresję (SCOTT 2006). Poziom agresji jest istotnym, ale nie najważniejszym czynnikiem warunkującym wygraną danego osobnika. Wzrost agresji zwiększa liczbę inicjowanych walk, ale nie przekłada się na ewentualne odniesienie sukcesu. Ważniejszym czynnikiem wpływającym na wygraną walki jest wielkość osobnika (SCOTT 2006). Dokładny wpływ JH na kształtowanie struktury dominacji nie jest jeszcze do końca wyjaśniony. Sugeruje się, że hormony juvenilne pośrednio wpływają na agresję poprzez obniżenie progu dla bodźców środowiskowych oraz socjalnych (SCOTT 2006).

Mimo występowania negatywnych relacji pomiędzy grabarzami, osobniki w większym stopniu akceptują obecność konkurentów i wspólnie zajmują się potomstwem na padlinie o dużych rozmiarach (RATCLIFFE 1996). W tym samym czasie na padlinie może znajdować się kilka osobników, zarówno samic, jak i samców. Częstość tworzenia tego typu zgrupowań zależy od indywidualnych pre-

dyspozycji danego gatunku oraz od wielkości martwego zwierzęcia. Jednakże osobniki należące do mniejszych gatunków częściej decydują się na tego typu zachowania. Zaobserwowano również, że samice chętniej i częściej współpracują z innymi samicami niż ma to miejsce w przypadku samców. Czas trwania kooperacji jest regulowany przez największą samicę, zwaną samicą dominującą. W zależności od stanu i wielkości zasobów, współpraca może zakończyć się na każdym etapie opieki (SCOTT i współaut. 2007). Występowanie hierarchii nie wpływa jednak na samą opiekę. Żadna z larw nie jest dyskryminowana i każdej z nich samice poświęcają taką samą ilość czasu, pod warunkiem jednak, że samice złożyły jaja w tym samym czasie, co samica dominująca. Już kilkugodzinne różnice w wieku larw powodują, że są one zabijane (EGGERT i MULLER 2000).

Kooperacja nie niweluje agresywnych zachowań. Tłumaczone jest to na dwa sposoby. Po pierwsze, obecność innych osobników może powodować ograniczenie zasobów pokarmowych dostępnych dla potomstwa, co prowadzi do sytuacji stresowych. Po drugie, ataki związane są z behawioralnymi wzorcami. Po złożeniu jaj inne osobniki traktowane są jako intruzi (EGGERT i MULLER 1992). Mechanizm oraz przyczyny ekologiczne i behawioralne wspólnej opieki nie są do końca poznane. Często bowiem tego typu współpraca nie jest obserwowana na padlinie o większych rozmiarach. Teoretycznie, duża padlina umożliwia wychowanie liczniejszego potomstwa, ale też wymaga dłuższego preparowania oraz większych nakładów na jej obronę oraz utrzymanie w odpowiednim stanie.

BEHAVIOR NEKROFAGICZNYCH CHRZĄSZCZY Z RODZAJU GRABARZ, *NICROPHORUS* SPP. (COLEOPTERA: SILPHIDAE)

Streszczenie

Padlina mimo małej dostępności stanowi główną bazę pokarmową dla wielu gatunków owadów. Wszystkie grupy padlinożerców wykształciły szereg mechanizmów redukujących negatywny wpływ konkurentów. Jednak najciekawszym z nich jest opieka nad potomstwem występująca u chrząszczy z rodzaju *Nicrophorus* (grabarz). Nie mniej ciekawe u grabarzy są zachowania poprzedzające opiekę nad potomstwem. Dla zrozumienia roli złożonych taktyk życiowych grabarzy, przedstawione będą one na tle ich cyklu życiowego.

Grabarze do detekcji padliny wykorzystują zmysł węchu. Chrząszcze te są w stanie zlokalizować źródło zasobów już po kilku godzinach od ustaniu czynności życiowych zwierzęcia. Umożliwiają im to

oragny znajdujące się na ostatnich segmentach czułków. Ponadto grabarze wykorzystują zmysł węchu do komunikacji między osobnikami. Samce emitując feromony aby zwabić samicę.

Po znalezieniu padliny oraz partnera do rozrodu, grabarze przystępują do preparacji padliny. Przy pomocy żuwaczek oczyszczają martwe zwierzę z futra lub piór i formują z niego kulę. Jednocześnie padlina jest zakopywana i „zaszczepiana” wydzielniami oralnymi i analnymi. Substancje te konserwują zasoby pokarmowe poprzez dekompozycję procesów rozkładu. Po spreparowaniu padliny samica składa jaja w ziemi.

Opieka rodzicielska jest głównym czynnikiem wpływającym na sukces reprodukcyjny grabarzy. W

początkowym okresie przypomina bardziej zachowania obserwowane u ptaków i ssaków. Młode larwy, tuż po wykluciu wyciągają się w kierunku osobników rodzicielskich, ruchem żuwaczek oraz dotykaniem odnoży domagając się pożywienia. Larwy grabarzy w pierwszych stadiach rozwojowych nie są w stanie

samodzielnie pobierać pokarmu. Zarówno samiec i samica prowadzą opiekę na potomstwem. Obecność samca, przede wszystkim gwarantuje lepszą ochronę gniazda. Osobniki rodzicielskie zostają wraz z potomstwem do czasu zamiany larw w poczwarki.

BEHAVIOR OF BURYING BEETLES (COLEOPTERA: *NICROPHORUS*)

Summary

Carcasses, despite their low availability, are base resources for many insects. Scavengers developed many mechanisms that reduce negative impact of rivals. But the most spectacular behavior is extensive biparental care occurring in burying beetles (*Nicrophorus* sp.). For better understanding of the complexity of behavior of all burying beetles their life cycle is presented. Burying beetles have perfectly developed sense of smell; used for searching of carrion. They are remarkably adapt to detect the odor of recently died animals using the organs of smell located on their antennae. Furthermore, sense of the smell is involved in the communication between individuals of the opposite sex. Male emits a pheromone that serves a female. After finding resources and mates, burying beetles, start carcasses preparation. Beetles of

Nicrophorus species remove from dead animal's fur or feathers and form balls. Simultaneously, the resource is buried and inoculated with oral and anal secretions that preserve the carrion and modify the course of its decomposition. The female lays eggs in soil. Parental care is a most important factors affecting to reproductive success. At the beginning, parental care takes a form, resembling more behavior found among birds and mammals than insects. Larvae after hatching draw towards the parents demanding food. In early development stages, most burying beetles offspring are unable to feed. Both males and females provide extensive parental care, and the major benefit of male assistance is to help to defend the brood and carcass from competitors. Parents stay in the resources until the offspring transforms into the pupa.

LITERATURA

- BEELER A. E., RAUTER C. M., MOORE A. J., 1999. *Pheromonally mediated mate attraction by males of burying beetles Nicrophorus orbicollis: alternative calling tactics conditional on both intrinsic and extrinsic factors*. Behav. Ecol. 10, 578-584.
- BLACKMAN S. W., 1997. *Experimental evidence that the mite Poecilochirus davydovae (Mesostigmata: Parasitidae) eats the eggs of beetle host*. J. Zool. 242, 63-67.
- COTTER S. C., KILNER R. M., 2010. *Sexual division of antibacterial resource defence in breeding burying beetles, Nicrophorus vespilloides*. J. Anim. Ecol. 79, 35-43.
- DEGENKOLB T., DURING R. A., VILCINSKAS A., 2011. *Secondary metabolites released by the burying beetle Nicrophorus vespilloides: Chemical analyses and possible ecological functions*. J. Chem. Ecol. 37, 724-735.
- EGGERT A. K., 1992. *Alternative male mate-finding tactics in burying beetles*. Behav. Ecol. 3, 243-254.
- EGGERT A. K., 1997. *Parental care improves offspring survival and growth in burying beetles*. Anim. Behav. 55, 97-107.
- Eggert A. K., Muller J. K., 1992. *Joint breeding in female burying beetle*. Behav. Ecol. Sociobiol. 31, 237-242.
- EGGERT A. K., MULLER J. K., 2000. *Timing of oviposition and reproductive skew in cobreeding females burying beetles (Nicrophorus vespilloides)*. Behav. Ecol. 4, 357-366.
- HABERER W., SCHMITT T., PESCHKE K., SCHREIER P., MULLER J. K., 2008. *Ethyl 4-methyl heptanoate: A male-produced pheromone of Nicrophorus vespilloides*. J. Chem. Ecol. 34, 94-98.
- HABERER W., SCHMITT T., SCHREIER P., MULLER J. K., 2011. *Intended and unintended receivers of the male pheromones of the burying beetles Nicrophorus humator and Nicrophorus vespilloides*. Entomol. Exp. Applicata 140, 122-126.
- JACQUES B. J., AKAHANE S., ABE M., MIDDLETON W., HOBACK W. W., SHAFER J. J., 2009. *Temperature and food availability differentially affect the production of antimicrobial compounds in oral secretions produced by two species of burying beetle*. J. Chem. Ecol. 35, 871-877.
- 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.
- MILNE L. J., MILNE M. 1976. *The social behavior of burying beetles*. Scient. Am. 235, 84-89.
- PUKOWSKI E., 1933. *Okologische Untersuchungen an Necrophorus*. Zeitschrift für Ökologie und Morphologie der Tiere 27, 518-586.
- RATCLIFFE B. C., 1996. *The carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska*. Bulletin of the University of Nebraska State Museum, 13.
- ROZEN D. E., ENGELMOER D. J. P., SMISETH P. T., 2008. *Antimicrobial strategies in burying beetles breeding on carrion*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 105, 17890-17895.
- SAFYR S. A., SCOTT M. P., 2000. *Sizing up the competition: Do burying beetles weigh or measure their opponents?* J. Insect Behav. 13, 291-297.
- SCOTT M. P., 1998. *The ecology and behavior of burying beetles*. Ann. Rev. Entomol. 43, 595-618.
- SCOTT M. P., 2006. *The role of juvenile hormone in competition and cooperation by burying beetles*. J. Insect Physiol. 52, 1005-1011.
- SCOTT M. P., PANAITOF S. C., 2004. *Social stimuli affect juvenile hormone during breeding in bipa-*

- rental burying beetles (*Silphidae: Nicrophorus*). *Hormones Behav.* 45, 159–167.
- SCOTT M. P., LEE W., VAN DER REIJDEN E. D., 2007. *The frequency and fitness consequences of communal breeding in a natural population: a test of reproductive skew.* *Ecol. Entomol.* 32, 651–661.
- SMISETH P. T., 2010. *Chemical stimuli from parents trigger larval begging in burying beetles.* *Behav. Ecol.* 21, 526–531.
- SMISETH P. T., DAWSON C., VARLEY E., MOORE A. J., 2005. *How do caring parents respond to mate loss? Differential response by males and females.* *Animal Behav.* 69, 551–559.
- SMISETH P. T., MUSA SH., MOORE A. J., 2006. *Negotiation between parents: does the timing of mate loss affect female compensation in *Nicrophorus vespilloides*?* *Behaviour* 143, 293–301.
- SMISETH P. T., WARD R. S. J., MOOR A. J., 2006. *Asynchronous hatching in *Nicrophorus vespilloides*, an insect in which parents provide food for their offspring.* *Funct. Ecol.* 20, 151–156.
- SMITH R. J., MERRICK M. J., 2001. *Resource availability and population dynamics of *Nicrophorus investigator*, an obligate carrion breeder.* *Ecol. Entomol.* 26, 173–180.
- STEIGER S., PESCHKE K., FRANCKE W., MULLER J. K., 2007. *The smell of parents: breeding status influences cuticular hydrocarbon pattern in the burying beetle *Nicrophorus vespilloides*.* *Proc. Royal Soc. B* 274, 2211–2220.
- SUZUKI S., 2000. *Changing dominant-subordinate relationship during carcass preparation between burying beetle species (*Nicrophorus: Silphidae: Coleoptera*).* *Jap. Ethol. Soc. Springer* 18, 25–28.
- SUZUKI S., 2004. *Brood size reduction in *Nicrophorus vespilloides* after usurpation of carrion from *Nicrophorus quadripunctatus* (*Coleoptera: Silphidae*).* *Entomol. Sci.* 7, 207–210.
- TRUMBO S. T., 2006. *Infanticide, sexual selection and task specialization in a biparental burying beetle.* *Animal Behav.* 72, 1159–1167.
- TRUMBO S. T., ROBINSON G. E., 2008. *Social and non-social stimuli and juvenile hormone titer in a male burying beetle, *Nicrophorus orbicollis*.* *J. Insect Physiol.* 54, 630–635.
- WILSON D. S., KNOLLENBERG W. G., 1987. *Adaptive indirect effects: the fitness of burying beetles with and without their phoretic mites.* *Evol. Ecol.* 1, 139–159.
- WILSON D. S., KNOLLENBERG W. G., FUDGE J., 1984. *Species packing and temperature dependent competition among burying beetles (*Silphidae, Nicrophorus*).* *Ecol. Entomol.* 9, 205–216.