

## GRABARZ (COLEOPTERA), JAKIEGO NIE ZNACIE

Arkadiusz Urbański

Takie zachowania, jak opieka nad potomstwem, karmienie młodych, czy ochrona przed konkurentami, są cechami kojarzonymi głównie z gatunkami zwierząt żyjących w społeczeństwach, jak np. niektóre ssaki i ptaki lub termity, mrówki, bądź pszczoły. Ale chyba mało kto wie, że podobnie zachowują się padlinożerne gatunki z rodzaju grabarz (*Nicrophorus*). Choć interesowano się nimi już od XIX wieku i dość dobrze je poznano, wiele aspektów ich zachowań nie zostało jeszcze wyjaśnionych. Ich wyjątkowość podkreśla fakt, że mimo podobieństwa do innych rodzajów z rodziny omarlicowatych (Silphidae), do której należą, tylko u nich wykazano relacje społeczne. Dlatego chrząszcze te (Coleoptera) stanowią doskonały model do badań dotyczących ewolucyjnych podstaw wykształcenia się zachowań socjalnych wśród owadów. Może warto je więc bliżej poznać?

Grabarze w faunie Polski są reprezentowane przez 10 gatunków. Od innych rodzin Coleoptera różnią się kształtem ciała (owalne, spłaszczone grzbietobrzusnie) i czułków zakończonych 4-członową buławką oraz wielkością. Jak na naszą rodzimą koleopterofaunę są na ogół dość duże (od 10–20 mm), a niektóre gatunki osiągają nawet 35 mm. Od innych

omarluc przedstawiciele rodzaju grabarz wyróżniają się skróconymi pokrywami i widocznymi ostatnimi segmentami odwłoka. Chociaż skrócone pokrywy występują także u wielu innych grup chrząszczy, np. u kusaków, niektórych majek lub innych rodzin. Większość gatunków grabarzy charakteryzuje się bardzo kontrastowym ubarwieniem pokryw w czerwone lub pomarańczowe pasy, bądź plamy na ciemnym tle. Czego nie można pomylić z żadną inną rodziną chrząszczy (Ryc. 1). Pewne jednak gatunki mają czarne pokrywy, rzadko upstrzone jaskrawymi plamami (Ryc. 2).

Przedstawiciele rodzaju *Nicrophorus* zasiedlają głównie obszary strefy klimatów umiarkowanych i możemy je spotkać od kwietnia do października, zarówno na terenach leśnych oraz łąkowych. Chrząszcze te wyszukują przede wszystkim martwych zwierząt, zwykle małych kręgowców, ale także bezkręgowców, w tym większych owadów. Ale niektóre gatunki mogą wykazywać zmiany preferencji pokarmowych, jak np. *Nicrophorus pustulatus* w rejonie Michigan w USA. Grabarz ten w celach reprodukcyjnych zasiedla zwykle uszkodzone jaja węży, ale niektóre jego populacje czasem także jaja nieuszkodzone. Zmiana

rodzaju pokarmu u tego gatunku nastąpiła prawdopodobnie pod wpływem intensywnej konkurencji ze strony innych gatunków grabarzy, a kluczową adaptacją było rozpoznanie świeżego jaja, jako nowego, potencjalnego źródła zasobów. Konkurencja o zasoby pokarmowe pomiędzy blisko spokrewnionymi gatunkami jest bardzo silna. Żeby jej unikać i ograniczyć do minimum kontakty, wybierają one odmienne siedliska i zmieniają okres aktywności dobowej. Na przykład, występujące w podobnym okresie sezonu wegetacyjnego grabarze zajmują inne siedliska – *N. vespillo* dominuje na łąkach, a *N. vespilloides* najczęściej spotykany jest w lasach. Grabarze są zwykle owadami nocnymi, ale w przypadku jednoczesnego występowania w tym samym środowisku dwóch konkurujących gatunków, zmieniają one swój rozkład aktywności dobowej tak, żeby szczyty tej aktywności przypadały w różnych porach doby.



Ryc. 1. Przykład czarno-pomarańczowego ubarwienia – *N. vespilloides*. Fot. A. Urbański.

### Poszukiwanie padliny i zwabianie partnerki

Gatunki z rodzaju *Nicrophorus* wyróżnia od innych grup chrząszczy opieka samca i samicy nad potomstwem. Zanim bez reszty poświęcą się temu, muszą najpierw wyszukać odpowiednią padlinę, a samce partnerkę do rozrodu.

Dzięki znakomicie rozwiniętemu zmysłowi węchu, którego narządy (sensille) znajdują się na 3 ostatnich segmentach czułków, grabarze potrafią wyczuć martwe zwierzę nawet z odległości 3 kilometrów, już po kilku godzinach od ustania jego czynności fizjologicznych. Efektywność powonienia jest cechą osobniczą u poszczególnych gatunków i zależy od liczby sensilli wrażliwych na siarkowodor i cykliczne związki węgla, które uwalniają się podczas rozkładu martwych zwierząt. Oprócz poszukiwania padliny jako miejsca rozrodu, doskonały węch ułatwia także

wzajemną komunikację pomiędzy dojrzałymi partnerami płciowymi. W celu zwabienia samicy, samce niektórych gatunków, oprócz znalezienia pokarmu, emitują także feromony płciowe.

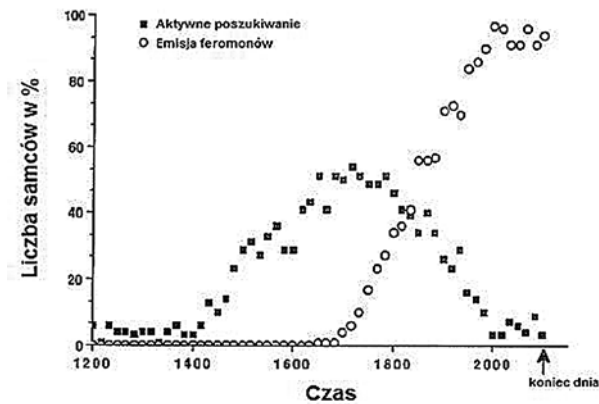
W przypadku znalezienia padliny następuje różny zbieg zdarzeń w zależności od tego, która płć pierwsza ją znajdzie. Jeżeli jest to samica i w dodatku z wypełnionym woreczkiem nasiennym po wcześniejszej kopulacji, to natychmiast przystępuje ona do przygotowywania miejsca rozrodu. Składa jaja, a potem sama opiekuje się potomstwem podczas jego rozwoju, bez udziału drugiego osobnika rodzicielskiego. Natomiast, gdy samiec pierwszy odnajdzie zasoby, to zaczyna wydzielać feromony płciowe, zwabiając partnerkę. Wówczas wspina się zwykle na najwyższy punkt znajdujący się w pobliżu i przybiera charakterystyczną postawę. Podpierając się pierwszą parą odnóży i kierując przednią część ciała ku dołowi, wynosi możliwie jak najwyżej odwłok. Jednocześnie porusza ostatnim segmentem w górę i w dół, rozprzestrzeniając feromony dzięki membranie znajdującej się pomiędzy segmentami.



Ryc. 2. Przykład czarnego ubarwienia – *N. humator*. Fot. A. Urbański.

Samce grabarzy dążą do jak największej liczby kopulacji i w początkowych godzinach aktywności skupiają się głównie na znalezieniu zasobów. Jednak wraz z upływem czasu coraz więcej osobników męskich decyduje się na stosowanie strategii alternatywnej. Usiłują one zwabić samice nawet wtedy, gdy nie znajdują padliny. Punkt czasowy, w którym następuje zmiana taktyki jest cechą indywidualną każdego samca i ma prawdopodobnie podłoże genetyczne. Ale zależy także od czynników środowiskowych, np. dostępności zasobów pokarmowych na danym obszarze (Ryc. 3). W nocy zazwyczaj zwiększa się ilość padliny wykorzystywanej przez nekrofagi, gdyż aktywność

małych kręgowców oraz drapieżników jest też bardziej intensywna. Modyfikacja zachowań samców wynika przypuszczalnie z tego, że w późniejszych godzinach aktywności zmniejsza się prawdopodobieństwo znalezienia nowych zasobów, a tym samym



Ryc. 3. Zależności pory dnia od stosowanej strategii przez *N. vespilloides* (Eggert 1992).

maleje szansa kontaktu z kolejnymi samicami. Różnice w czasie poświęcanym na realizowanie jednej z omawianych strategii są na tyle istotne, że samce możemy pogrupować na: 1) spędzające więcej czasu na poszukiwaniu padliny, 2) skupiające się dłużej na emisji feromonów płciowych, bez uprzedniego znalezienia zasobów. Obie strategie zwabiania partnerki różnią się efektywnością. Zauważono, że samce wybierające drugi rodzaj taktyki są bardziej atrakcyjne dla samic w ciągu dnia. Spowodowane jest to zapewne dłuższym czasem wydzielania przez nie feromonów, co zwiększa liczbę ich kopulacji. Jednakże zaraz po przekazaniu nasienia podczas pierwszej kopulacji, samica odlatuje w poszukiwaniu innego partnera. W efekcie powoduje to drastyczne obniżenie ewentualnego sukcesu reprodukcyjnego tego samca, co jest chyba największym minusem związanym ze stosowaniem tej taktyki. Z kolei samce, które najpierw znajdują padlinę, a potem emitują feromony, poświęcają mniej czasu na przywabianie samic i w pierwszej ocenie może to wydawać się dużo mniej atrakcyjne od poprzedniej taktyki. W skrajnych przypadkach może nawet nie dochodzić do kopulacji. Jednakże zwabiona samica zawsze zostaje na padlinie, co zwiększa szanse tego samca na wielokrotne kontakty płciowe, pomimo początkowo małego zainteresowania. Ponadto krótszy czas pomiędzy przekazaniem nasienia a zapłodnieniem, znacznie zwiększa sukces reprodukcyjny tego samca. Samice rozpoznają strategię, jaką posługuje się samiec dopiero przy pierwszym kontakcie płciowym z danym samcem. Mimo

to decydują się na wielokrotne kopulacje z różnymi partnerami, gdyż potrzebują zmagazynować nasienie w zbiorniczku nasiennym i zabezpieczyć się na wypadek, gdyby same znalazły odpowiednią padlinę. Przygotowanie zasobów pokarmowych i składanie jaj obciążone jest tak dużym kosztem energetycznym, że samica nie może pozwolić sobie na złożenie niezapłodnionych jaj.

### 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 szczególnej weryfikacji. Sprawdzane są poprzez obchodzenie padliny i jej bezpośredniego sąsiedztwa oraz delikatne poruszanie, mające na celu sprawdzenie jej ciężaru. Kwestia wielkości zasobów ma istotne znaczenie, ponieważ wraz z ciężarem wzrasta relatywna wielkość wylęgu. Wydłużeniu ulega również czas potrzebny do odpowiedniego jej przygotowania oraz maleją szanse ochrony zasobów przed konkurentami. Padlina o dużych rozmiarach nie jest najbardziej oczekiwana, mimo że stanowi duży rezerwuwar pożywienia. Zdarza się jednak, że w określonych warunkach większe padliny wykorzystywane są przez grupę kooperujących ze sobą osobników. Nie mniej istotne podczas preparowania zasobów są także warunki glebowe. Jeżeli są one niekorzystne, grabarze przesuwają padlinę, szukając dogodniejszego miejsca do jej zakopania. W tym celu jeden z chrząszczy szybko wchodzi pod padlinę, obraca się na pokrywy i za pomocą bardzo masywnych nóg skrupulatnie przesuwają ją centymetr po centymetrze. Grabarze są w stanie przemieścić martwego kręgowca nawet na odległość jednego metra w ciągu godziny. Jednak do tej pory nie ustalono, jakimi kryteriami kierują się one w wyborze miejsca do zakopania padliny.

Sam proces zakopywania i preparowania zasobów trwa około ośmiu godzin. Początkowo grabarze swoją uwagę skupiają na odnalezieniu i usunięciu wszystkich jaj i larw nekrofagicznych muchówek. W tym pomagają im symbiotyczne roztocza z rodzaju *Poecilochirus*, które są przez te omarlice przenoszone. Roztocza te są ściśle wyspecjalizowanymi drapieżnikami jaj oraz larw muchówek, które przez grabarze są niepożądane. Cykl życiowy tych roztoczy jest skorelowany z obecnością grabarzy w dole rozrodczym. Umożliwia im to przenoszenie się wraz z chrząszczami z padliny na padlinę.

Podczas zakopywania grabarze rozdrabniają i kruszą glebę, spulchniając ją pod padliną. Następnie,

rozluźniona ziemia wypychana jest na boki, co skutkuje stopniowym zapadaniem się padliny, która dodatkowo 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 (Ryc. 4). Podczas tego procesu, grabarze „zaszczepiają” padlinę, wykorzystując wydzielinę gruczołów ślinowych i odbytowych, co powoduje częściowe zahamowanie jej rozkładu. Skład wydzielin może ulegać modyfikacjom w zależności od stanu zasobów, warunków środowiskowych i relacji z innymi osobnikami. Jednak dokładny mechanizm tego zjawiska nie został jeszcze poznany. Jedną z ostatnich czynności wykonywanych w dole rozrodczym jest stworzenie nad padliną niewielkiej jamki, do której samica składa zapłodnione jaja. Następnie para lub sama samica wraca do padliny, aby wytworzyć w niej specjalne zagłębienie. Kiedy wylegną się larwy, będzie przez otwór ten dostarczany płynny pokarm strawiony wcześniej przez rodziców.



Ryc. 4. Zakopywanie i preparowanie padliny przez samice *N. vespilloides*.  
Fot. A. Urbański.

### Opieka nad potomstwem

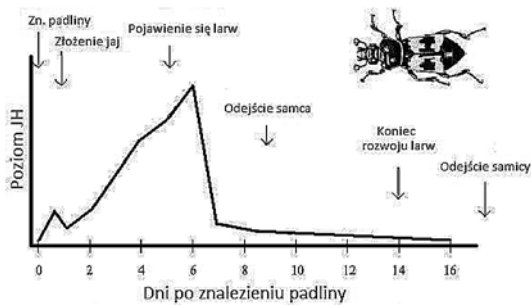
Zapewnienie odpowiednich warunków rozwojowych znacząco wpływa na przeżywalność larw. Opieka nad potomstwem stanowi najważniejszy czynnik decydujący o sukcesie reprodukcyjnym grabarzy. Rozpoczyna się ona od momentu złożenia jaj przez samicę. Początkowo przybiera dość nieoczekiwaną formę, przypominającą bardziej zachowania typowe dla ptaków i ssaków, niż dla owadów. Młode larwy, tuż po wykluciu się z jaj, wyciągają się w kierunku osobników rodzicielskich, domagając się pożywienia ruchem żuwaczek i dotykiem odnóży. Wywołuje to odruchy wymiotne u opiekunów. W pierwszych stadiach rozwojowych większość larw grabarzy nie jest

w stanie samodzielnie pobierać pokarmu. Dlatego opieka w początkowej fazie jest najbardziej intensywna i kluczowa dla dalszego ich rozwoju. Z czasem, potomstwo, coraz bardziej się usamodzielnia, powoli przechodząc na stały pokarm. Co ciekawe, larwy żebrzą o pożywienie tylko w obecności osobników rodzicielskich. Umieszczenie w dole rozrodczym osobników niespokrewnionych nie wywołuje takich efektów. Jak więc zachodzi identyfikacja? Kluczową rolę w tym mają białka znajdujące się w oskórku. Są one charakterystyczne dla danego osobnika i to właśnie dzięki nim potomstwo może rozpoznać swoich rodziców. Zachowanie żebracze larw może być także stymulowane strydulacją (wydawaniem dźwięków) dorosłych osobników.

Pomimo coraz większego usamodzielniania się larw garbarzy, opieka nad nimi trwa aż do momentu zamiany w poczwarki. Wliczając okres poświęcony na spreparowanie padliny, złożenie jaj (12–48 h) oraz rozwój zarodkowy (56 h), można stwierdzić, że grabarze poświęcają łącznie od 9 do 16 dni na opiekę nad swoim potomstwem. Tak duża rozpiętość czasowa wynika przede wszystkim z tego, że rozwój zachodzi znacznie szybciej w wyższych temperaturach. Dotyczy to głównie czasu opieki samicy, gdyż samiec z reguły opuszcza padlinę parę dni wcześniej, skupiając się głównie na maksymalizacji sukcesu rozrodczego. Staje więc przed wyborem, co jest dla niego korzystniejsze – zostanie w dole i pomóc samicy, czy też szukanie kontaktów z innymi partnerkami. Samiec potrafi ocenić stadium rozwojowe larw oraz stan padliny. Opuszcza on więc dół rozrodczy, gdy zagrożenie ze strony konkurentów jest minimalne. Istotny wpływ na czas opieki samca ma zagęszczenie populacji grabarzy. Im jest ona liczniejsza, to samiec opiekuje się dłużej, ponieważ ryzyko przejścia padliny jest większe.

W dole rozrodczym panuje wyraźny podział obowiązków pomiędzy osobnikami rodzicielskimi. Samiec zajmuje się głównie utrzymaniem padliny w odpowiednim stanie oraz ochroną dołu rozrodczego przed ewentualnymi konkurentami. Samica natomiast większość czasu poświęca na przygotowywanie pokarmu oraz karmienie młodych. Jednak zachowanie grabarzy jest na tyle plastyczne, że w razie konieczności jest ono dostosowywane do danej sytuacji. Koronnym przykładem tego jest sytuacja, w której samica przedwcześnie opuszcza potomstwo. W takim przypadku samiec przejmuje wszystkie obowiązki partnerki. Jednak, gdy to samiec za szybko opuści dół rozrodczy, behavior samicy nie ulega drastycznym zmianom. Może to wskazywać, że samica od początku maksymalnie angażuje się

w opiekę i nie jest w stanie poświęcić więcej energii na dodatkowe obowiązki. Istnieje również inna hipoteza mówiąca, że te same czynności u samca i samicy mogą być obciążone różnymi kosztami. Dlatego przy obecności obu osobników w dole rozrodczym, wykonywanie niektórych czynności jest dla samca nieopłacalne. Badania z ostatnich 10 lat pokazują, że duży wpływ na opiekę w początkowej fazie ma stężenie hormonów juwenilnych w hemolimfie pary rodzicielskiej. Hormony te są głównie odpowiedzialne za kontrolę rozwoju larwalnego owadów, ale mogą również wpływać na zachowania oraz procesy towarzyszące rozmnażaniu, jak ma to miejsce u grabarzy. Nie regulują one bezpośrednio zachowania, lecz pośrednio dostosowują organizm do wzmożonego wysiłku związanego z opieką. Od złożenia jaj, aż do pojawienia się larw, stężenie hormonów w hemolimfie samca i samicy regularnie wzrasta. Najwyższe wartości osiąga w pierwszych dniach życia larw, gdy opieka jest najbardziej intensywna, a wraz z rozwojem potomstwa ulega obniżeniu (Ryc. 5). Doświadczalnie wykazano, że zamiana starszych, bardziej rozwiniętych larw na młode, powoduje podwyższenie stężenia hormonów. Dowodzi to, że głównym bodźcem wpływającym na poziom hormonów opiekunów jest stadium rozwojowe potomstwa.



Ryc. 4. Schemat poziomu JH u samicy *N. orbicollis* (Scott, Panaitof 2004).

## Konkurencja i kooperacja

W warunkach naturalnych padlina stanowi główną bazę pokarmową dla wielu grup zwierząt. Dodatkowo, stosunkowo mała jej dostępność powoduje, że rywalizacja o zasoby wśród nekrofagów jest ogromna. Do głównych konkurentów grabarzy należą muchówki, przede wszystkim plujki (*Calliphoridae*) (Ryc. 6) oraz inni przedstawiciele rodzaju *Nicrophorus*. Dlatego niektóre gatunki rodzaju grabarz, chcąc zmaksymalizować swój sukces rozrodczy, wykształciły szereg zachowań mających na celu ograniczenie konkurencji. O ile zakopywanie i preparowanie padliny niweluje problem much, to konkurencja z innymi

grabarzami jest intensywniejsza i trwa znacznie dłużej. Para osobników, zanim zakupie znalezionej padlinę, musi stoczyć o nią wiele pojedynków z innymi grabarzami. Jednak nie kończy to rywalizacji, ponieważ stosunkowo częstą praktyką jest przejmowanie już spreparowanych zasobów. Sama walka charakteryzuje się małym stopniem agresji i w głównej mierze polega na mocowaniu się osobników lub pojedynczym kontakcie czułków. Niezwykle rzadko konfrontacje grabarzy kończą się poważnymi kontu-



Ryc. 6. *Lucilla* sp. przedstawiciel rodzaju *Calliphoridae*. Fot. A. Urbański.

zjami. W skrajnych przypadkach oddziaływania pomiędzy grabarzami przekraczają ramy konkurencji, a nawet klasyfikowane są jako kleptopasożytnictwo. Przykładem takich zachowań są relacje pomiędzy *N. quadripunctatus* i *N. vespilloides*. Pierwszy z nich, mimo, że jest gatunkiem mniejszym znajduje większą liczbę martwych zwierząt. Struktura dominacji zmienia się po zakopaniu padliny. Wówczas większy i silniejszy *N. vespilloides* przejmują dużą część zasobów uprzednio zakopanych przez swojego konkurenta. Gdy rywale znajdą się na padlinie i nie zostaną odpędzeni, zabijają larwy aktualnie rezydującej pary, po czym przystępują do rozrodu. Można więc zrozumieć jak ważne jest pozostawanie samca w dole rozrodczym. Skupiając się w dużej mierze na ochronie dołu rozrodczego, znacząco wpływa to na ograniczenie szans przejścia padliny przez konkurentów.

W ramach konkurencji grabarze stosują także mimikrę. W razie zagrożenia, chrząszcze te przewracają się na pokrywy, rozszerzają szeroko odnóża i wydają krótkie pulsacyjne dźwięki, pocierając pokrywami o pilniki znajdujące się na piątym segmencie odwłoka. Ma to na celu imitowanie zachowań rozłoszczonego trzmiecia. Dodatkowo, rywalizujący osobnik wydziela z gruczołów odbytowych pienistą substancję o nieprzyjemnym zapachu, mającą na celu odstraszanie intruza.

Mimo wrogich relacji pomiędzy grabarzami, na padlinach o dużych rozmiarach, osobniki w większym

stopniu akceptują obecność konkurentów i wspólnie zajmują się potomstwem. Wówczas na padlinie może jednocześnie znajdować się kilka osobników, zarówno samic jak i samców. Częstość tworzenia tego typu zgrupowań zależy od indywidualnych predyspozycji danego gatunku oraz od wielkości zasobów. Jednakże osobniki należące do mniejszych gatunków częściej decydują się na tego typu zachowania niż większych. Samice chętniej i częściej wchodzą w korelacje z innymi samicami niż samce. Czas trwania współpracy jest regulowany przez samicę dominującą i w zależności od stanu oraz wielkości zasobów może zakończyć się na każdym etapie opieki. Występowanie hierarchii nie wpływa jednak na samą opiekę. Żadna z larw nie jest dyskryminowana i każdej poświęcana jest taka sama ilość czasu, pod warunkiem, że wszystkie samice złożyły jaja mniej więcej w tym samym czasie, co samica dominująca. Już kilkugodzinne różnice w wieku larw powodują, że są one zabijane. W opiece uczestniczą wszystkie samice, ale to dominująca uzurpuje sobie prawo do jak największej ilości kontaktów z larwami. Dodatkowa kooperacja

nie niweluje agresywnych zachowań. Tłumaczone jest to na dwa sposoby. Po pierwsze samica chce dysponować całą padliną, ponieważ nie chce zmniejszenia zasobów dla jej potomstwa. Po drugie ataki związane są z behawioralnymi wzorcami, w których po złożeniu jaj dół rozrodczy broniony jest przed konkurencją. Mechanizm oraz przyczyny wspólnej opieki nie są do końca poznane i są pełne kontrastów oraz sprzeczności. Teoretycznie wielkość zasobów wpływa na sukces rozrodczy, zwiększając limit liczby złożonych jaj. Duża padlina daje więc znacznie większe możliwości rozrodcze, ale mniejszym gatunkom trudniej jest to w pełni wykorzystać. Wiąże się to z dłuższym czasem preparowania padliny oraz większymi nakładami energii związanymi z ukryciem jej w ziemi. Istnieje ponadto większe prawdopodobieństwo znalezienia zasobów przez konkurencję. Dlatego też wspólne przebywanie oraz ochrona miejsca rozrodu ma kluczowe znaczenie. Koszty poniesione w związku z dodatkowymi trudnościami oraz większą ilością rezydentów rekompensowane są przez uzyskanie większej liczby osobników potomnych.