

Экстрапарные коитусы у *Nicrophorus vespillo* (L.) (Coleoptera, Silphidae)

Extra-pair copulations of *Nicrophorus vespillo* (L.) (Coleoptera, Silphidae)

С.В. Пушкин
S.V. Pushkin

Кафедра зоологии, Ставропольский государственный университет, ул. Пушкина 1, Ставрополь 355009 Россия. E-mail: serg_p@skiftel.ru.
Chair of zoology, Stavropol State University, Pushkina str. 1, Stavropol 355009 Russia.

Ключевые слова: экстрапарные коитусы, *Nicrophorus vespillo*, родительская забота, забота о потомстве, жуки-могильщики.

Key words: extra-pair copulations, *Nicrophorus vespillo*, parental care, brood-care behavior, burying beetles.

Резюме. В работе впервые описываются экстрапарные коитусы для палеарктического вида *Nicrophorus vespillo*. Для изучения реакции родителей-самцов на самок, вторгающихся в гнезда с уже отложенными другой самкой яйцами, к гнездам пар, начавшим заботиться о потомстве, подсаживались чужие самки. В результате, половина этих самок была осеменена самцами из уже созданных ранее пар. Таким образом, самки дают самцам дополнительные возможности спаривания, однако ставят под угрозу выживание выводка самца-родителя.

Abstract. Extra-pair copulation for *Nicrophorus vespillo* are described for the first time. For registration of parental reaction of males another females were added to nests with eggs from the previous female. In the result, half of added females were inseminated by males from previously formed couples. Thus, females present additional possibility for copulation, but endanger surviving of previous nest of the male.

Изучение инстинктивных форм поведения в настоящее время весьма актуально и опирается на методики, разработанные последователями классической этологической школы [Tinbergen, 1955]. Как показано в работах [Thorpe, 1963; Van Cassel, 1973], поведение животных намного сложнее классических схем. Самцы в гнезде часто спариваются с другими самками. Когда важный поведенческий акт — забота о потомстве, способность самцов спариваться с самками у *Nicrophorus* — ограничивается моногамией последних [Eggert, Sakaluk, 1995], самцы-родители совокупляются с самками из других гнезд, которые не принимают участия в заботе о потомстве самца-родителя (одно из общепринятых определений экстрапарного коитуса) [Trivers, 1972]. Экстрапарные коитусы у птиц известны из работы [Westneat et al., 1990], у других таксонов этот акт мало изучен. Возможность подобных отношений у насекомых приводится в работе Вильсона [Wilson, 1971], у жесткокрылых — [Fetherston et al., 1990; Robertson, 1995]. Наши исследования

посвящены изучению экстрапарных коитусов (далее ЭПК) у *N. vespillo*.

Жуки-могильщики — облигатные некрофаги, используют трупы мелких позвоночных для реализации репродуктивного цикла [Pukowski, 1933; Scott, Traniello, 1990], а крупных — в качестве источника пищи. В природе труп находят более одной пары, меж- и внутривидовые поединки проходят, до выделения родительской пары, которая останется для постройки гнезда (это происходит на трупах массой до 70 г) [Pukowski, 1933; Trumbo, 1992]. Родительские пары защищают гнездо (=крипту) от вторгающихся особей своего вида и других некрофагов, которые пытаются занять труп [Deloya, 1996]. «Переворот» трупа, на котором пара приступила к заботе о потомстве (подробно описано в работе [Ratcliffe, 1996]), приводит к смерти потомков (включая яйца) [Robertson, 1993; 1995], доводит до минимума число личинок, вышедших из яиц, процент их выживания и вытесняет одного или обоих родителей с трупа [Scott, 1990; Trumbo, 1990]. По наблюдениям за *N. vespillo* (Ставропольская возвышенность, Пушкин, 1999–2000 гг., неопубликованные данные) вытеснение родителей происходило в 30 % исследованных гнезд (n=65). В окрестностях г. Онтарио Робертсон [Robertson, 1993] установил, что «перевороты» у *N. orbicollis* произошли в 37,5 % от числа обследованных гнезд, и половину переворотов выполнили самки.

Цель исследования — установить, действительно ли родители-самцы будут совокупляться с самками, которые вторгаются на подготовленный для откладки яиц труп, и попытаться дать объяснение этому факту.

Материал и методика

Жуков собирали с помощью ловчих цилиндров с приманкой — говяжьим фаршем — в окрестнос-

тах Ставрополя. Для эксперимента использованы выращенные в 1998–2000 гг. экземпляры. Самцы и самки содержались отдельно, в пластиковых садках размером 20х25х30 см. В качестве грунта использована смесь: речной песок, чернозём, лесной перегной, в пропорциях — 1:1:2. За неделю до эксперимента жукам в контрольных садках выкладывали трупы мышей (*Mus musculus* (L., 1758)). Самки содержались на трупе в течение 5 дней, чтобы проверить, не оплодотворены ли они. После отсаживались в садки со свежими трупами мышей, и через 2 дня к ним подсаживались самцы из контрольных садков. Все пары захоронили трупы, построили гнёзда и через 72 ($\pm 4,8$) часа отложили яйца. Через сутки самка подсаживалась к парам с отложенными яйцами. Жуков разделили на 2 группы: к первой прибавляли «подсадок», чей пронотум был на 0,1 мм больше, чем у родителей; ко второй — тех, у которых он был более чем на 0,11 мм меньше. Подсаженных самок (далее «подсадки») метили отсечением края надкрылья. «Подсадки» оставались в одном садке с родительскими парами, в течение 72 ч. Когда они покидали гнездо родительских пар, их проверяли на наличие физических повреждений и помещали в банку объёмом 0,5 л, наполненную грунтом с трупом мыши, создав условия для продолжения воспроизводства.

Для анализа сперматек использовали бинокулярный микроскоп (МБС-2) при 70х увеличении. Средний вес пищевого объекта 20 ($\pm 0,9$) г. Результаты эксперимента обработаны в программном пакете STATISTICA 4.3. Для сравнения полученных выборочных средних использован критерий Стьюдента. Серии эксперимента сравнивали методом Фишера.

Поскольку большой размер даёт преимущество для подсаживаемых самок в попытках «переворота», мы выдвинули гипотезу, что самцы воздержатся от ЭПК с крупными самками, чтобы предотвратить гибель потомства. Альтернативная гипотеза — самцы-родители будут совокупляться с самками меньшего размера, т.к. они покинут труп после неудавшейся попытки вытеснения и/или физического устранения первой самки.

Результаты и обсуждение

Из 10 «подсадок» 5 отложили яйца позже в 0,5 л банке, подтверждая, что ЭПК произошли. Повреждения не были зарегистрированы. Масса тела, величина пронотума жуков, участвовавших в эксперименте,

представлена в табл. 1. Установлена корреляционная зависимость между размерами и весом тела жуков, как предпосылка к ЭПК. Коэффициенты корреляции существенны при $P < 0,05$ (табл. 1). Значение нормированного отклонения (t) составило 1,73. Таким образом, в 91,64 % случаев ЭПК зависит от величины и массы тела жуков.

Самцы спариваются с «подсадками» преимущественно при меньших размерах последних. Наблюдения в природе (весна–лето 1999 г.) показали, что около 20 % родительских самок вытесняются вторженками. Забота со стороны самок возрастает, если осеменённые самки привлечены к гнезду феромонами одинокого самца [Beeler et al., 1999]. В этом случае самки могут участвовать в выведении потомства самца (обязательно вытесняя первую самку).

При рассмотрении причин, приводящих к ЭПК, нужно отметить, что *N. vespillo* отличается высокой численностью популяции на Ставропольском плато [Сигида, Пушкин, 1999].

Большой размер тела даёт преимущество для репродуктивного успеха самцов, в борьбе за самку: соревнования за самок и альтернативные стратегии спаривания [Thornhill, Alcock, 1983; Andersson, 1994; Ratcliffe, 1996]. Крупные индивиды выигрывают в поиске субстрата для потомства. У жуков-могильщиков *Nicrophorus* spp., самцы крупных размеров часто побеждают меньших в поединках за ресурс для откладки яиц [Scott, 1990], но размер не влияет на продолжительность заботы самцов [Scott, Traniello, 1990; Trumbo, 1991]. Исследователи данного вопроса у никрофорид выдвигают гипотезу, что самки имеют возможность откладывать яйца 1–2 раза за сезон [Scott, Gladstein 1993; Eggert, Muller, 1997]. Полученные данные свидетельствуют о том, что размер тела даёт дополнительные возможности размножения самцу в течение года. Превращение возникающих при ЭПК конфликтов в новые поведенческие акты: «переворот», сопровождается усилением движений, входивших в исходный поведенческий акт (создание крипты и забота о потомстве). ЭПК, возникающие в репродуктивном цикле *N. vespillo*, расширяют диапазон «видоспецифичного» поведения и дают материал для эволюционного отбора. ЭПК свойственен эволюционно молодым видам [Sikes et al., 2002; Sikes, Trumbo, 2003], согласно которым *N. vespillo* филогенетически молодой вид рода вместе с *N. orbicollis* (Say), *N. maculifrons* Kraatz, 1877, *N. pustulatus* (Herschel, 1807), для которых ЭПК был установлен [Robertson, 1995; 1998].

Таблица 1. Зависимость случаев ЭПК от размеров и массы тела самок *Nicrophorus vespillo*.

Table 1. Dependence of extra pair coitus from body size and weight of *Nicrophorus vespillo* females.

Группы	n	Ширина пронотума, мм	Масса тела, г	R (ширина пронотума)	R (масса тела)
Самцы	10	55-79 (67,6)	1,31-2,15 (1,74)	-	-
Самки-родители	10	50-71 (60,2)	1,01-1,89 (1,51)	0,19	0,41
«Самки-подсадки»	10	50-80 (60,4)	1,02-2,22 (1,48)	0,92	0,92

Благодарности

Пользуясь случаем, выражаю благодарность заведующему кафедрой зоологии СГУ профессору С.И. Сигиде за помощь в организации эксперимента. Доктору Яну Робертсону (I. Robertson — Университет Альберта, департамент биологии, Эдмонтон, Канада) за любезно предоставленную литературу. Профессору кафедры зоологии и ихтиологии Казахского госуниверситета Г.В. Николаеву (г. Алма-Аты) за рецензирование работы.

Список литературы

- Кабаков О.Н. 2006. Пластинчатоусые жуки подсемейства Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae) фауны России и сопредельных стран // М.: КМК. 374 с.
- Легалов А.А. 2003. Таксономия, классификация и филогения ринхитид и трубковёртов (Coleoptera: Rhynchitidae и Attelabidae) мировой фауны. CD-R: 641 MB.
- Сигида С.И., Пушкин С.В. 1999. Применение визуальных и компьютерных методов для оценки индикационных экологических моделей жуков-некрофагов как основы мониторинга // Вестник СГУ. No.17. С.66–70.
- Andersson M. 1994. Sexual Selection // Princeton. New Jersey: Princeton University Press. P.10–80.
- Beeler A., Rauter C., Moore A. 1999. Pheromonally mediated mate attraction by males of the burying beetle *Nicrophorus orbicollis*: alternative calling tactics conditional on both intrinsic and extrinsic factors // Behavioral Ecology. Vol.10. No.5. P.578–584.
- Deloya C. 1996. The necrophilic macro-Coleoptera of Tepoztlan, Morelos, Mexico (Scarabaeidae, Trogidae, Silphidae) // Folia Entomologica Mexicana. Vol.97. P.39–54.
- Eggert A.-K., Muller J.K. 1997. Biparental care and social evolution in burying beetles: lessons from the larder // The evolution of social behavior in insects and arachnids. Cambridge: Cambridge University Press. P.216–236.
- Eggert A.-K., Sakaluk S.K. 1995. Female-coerced monogamy in burying beetles // Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol.37. P.147–153.
- Fertherston I.A., Scott M.P., Traniello J.F.A. 1990. Parental care in burying beetles: the organization of male and female brood-care behavior // Ethnology. Vol.85. P.177–190.
- Pukowski E. 1933. Ökologische Untersuchungen an *Necrophorus* F. // Morph. Ökol. No.27. S.518–586.
- Ratcliffe B. 1996. The Carrion Beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska // Bulletin of the University of Nebraska State Museum. Vol.13. 100 p.
- Robertson I.C. 1993. Nest intrusions, infanticide, and parental care in the burying beetle, *Nicrophorus orbicollis* (Coleoptera: Silphidae) // J. Zoology. London. Vol.231. P.583–593.
- Robertson I.C. 1995. Extra-pair copulations in burying beetles (Coleoptera: Silphidae) // J. Kansas Entomological Society. Vol.67. No.4. P.418–420.
- Robertson I.C. 1998. Flight muscle changes in male pine engraver beetles during reproduction: the effects of body size, mating status and breeding failure // Physiological Entomology. Vol.23. P.75–80.
- Scott M.P. 1990. Brood guarding and the evolution of male parental care in burying beetles // Behavioral Ecology Sociobiology. Vol.26. P.31–39.
- Scott M.P., Gladstein D.S. 1993. Calculating male? An empirical and theoretical examination of the duration of paternal care in burying beetles // Evolutionary Ecology. Vol.7. P.362–378.
- Scott M.P., Traniello J.F.A. 1990. Behavioral and ecological correlates of male and female parental care and reproductive success in burying beetles (*Nicrophorus* spp.) // Animal Behavioral. Vol.39. P.274–283.
- Sikes D.S., Madge R.B., Newton A.F. 2002. A catalog of the Nicrophorinae (Coleoptera: Silphidae) of the World // Zootaxa. Vol.65. 304 p.
- Sikes D., Trumbo S. 2003. The genus *Nicrophorus* (Coleoptera: Silphidae): a rapid radiation in the Oligocene? // 51st Annual Meeting of the Alberta Entomological Society. Athabasca University, Athabasca, AB, Canada. P.1–4.
- Thornhill R., Alcock J. 1983. The evolution of insect mating systems // Cambridge, Mass: Harvard University Press. P.1–60.
- Thorpe W.H. 1963. Learning and instinct in animals. London: Methuen. P.1–90.
- Tinbergen N. 1955. The study of instinct // Oxford: Oxford Press. P.1–100.
- Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection // Sexual Selection and the Descent of Man. Aldine, Chicago. P.136–179.
- Trumbo S.T. 1990. Reproductive benefits of infanticide in a biparental burying beetle *Nicrophorus orbicollis* // Behavioral Ecology Sociobiology. Vol.27. P.269–273.
- Trumbo S.T. 1991. Reproductive benefits and the duration of paternal care in a biparental burying beetle *Nicrophorus orbicollis* // Behavior. Vol.117. P.82–105.
- Trumbo S. 1992. Monogamy to communal breeding: exploitation of a broad resource base by burying beetles (*Nicrophorus*) // Ecology Entomology. Vol.17. P.289–298.
- Van Cassel M. 1973. Elements pour l'analyse du cycle parental du forficule *Labidura riparia* P. (Dermaptera. Labiduridae) // Review comporting animals. Vol.7. No.1. P.53–62.
- Westneat D.F., Sherman P.W., Morton M.L. 1990. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds // Current Ornithology. Vol.7. P.331–369.
- Wilson E.O. 1971. The Insect Societies // Cambridge: Harvard University Press. 548 p.