

KRZYSZTOF BARTOSZ KOZYRA

Zakład Zoologii Systematycznej,
Wydział Biologii UAM
Umultowska 89, 61-614 Poznań
E-mail: kozyra_k@amu.edu.pl

PASOŻYTY I PARAZYTOIDY KLECANEK

WSTĘP

Klecaniki (*Polistes*), należące do rodziny Vespidae, podrodziny Polistinae, to rodzaj os, w Polsce reprezentowany jedynie przez trzy gatunki (PUŁAWSKI 1967, SKIBIŃSKA 2004, OLEKSY i WIŚAANIOWSKI 2005), w Europie natomiast przez dziewięć (STARR i LUCHETTI 1993). W skali świata opisano ponad 250 gatunków. Są to osy społeczne różniące się pod względem morfologii od przedstawicieli podrodziny Vespidae, np. szerszeń (*Vespa crabro*) czy osa dachowa (*Vespula germanica*). Osy z podrodziny Vespinae odznaczają się masywniejszą budową ciała. Ponadto w tej grupie propodeum (pierwotnie segment odwłoka, u błonkówek zlany z tułowiem) opada prawie pionowo w dół ku nasadzie odwłoka, podobnie pierwszy tergity odwłoka opada pionowo w dół ku stylikowi łączącemu tułów i odwłok. Dodatkowo, ciało podawanych jako przykład szerszeni oraz os dachowych pokryte jest sporą liczbą odstających włosków. Klecaniki natomiast mają znacznie delikatniejszy pokrój ciała. Zarówno propodeum, jak i pierwszy tergity odwłoka opadają skośnie ku stylikowi, a pokrycie ciała włoskami jest bardzo skąpe i trudno dostrzegalne (PUŁASKI 1967). Kolejne różnice przejawiają się w liczebności społeczeństw. U klecanek liczą one od kilkudziesięciu do nieco ponad stu osobników, natomiast pozostałe osy społeczne żyjące w Polsce tworzą znacznie liczniejsze społeczeństwa składające się z kilkuset do kilku tysięcy osobników. Klecaniki są jedynymi krajowymi osami społecznymi budującymi gniazda

bez jakichkolwiek osłonek. Mają one formę pojedynczego plastra przytwierdzonego do podłoża za pomocą trzonka (pedicel). Brak osłony gniazdowej powoduje, że jaja oraz larwy i poczwarki są wystawione na działanie czynników zewnętrznych w znacznie większym stopniu niż u gatunków os zaopatrujących plastry gniazda w jedną wspólną osłonkę (WILSON 1979).

Z uwagi na względnie niską liczebność kolonii oraz brak osłony gniazdowej klecaniki stały się obiektem licznych badań dotyczących relacji socjalnych, struktury i sposobu determinacji hierarchii społecznej oraz wielu innych aspektów behawioralnych. Te same cechy powodują jednak, że klecaniki są narażone na ataki licznych pasożytów i parazytoidów. Brak osłonki pozbawia kolonię najprostszej, mechanicznej bariery zapobiegającej wnikaniu pasożyta do gniazda, a niska liczebność roju sprawia, że zdolności kolonii do wczesnego wykrycia pasożyta są obniżone.

W ostatniej dekadzie prowadzonych jest wiele badań na temat pasożytnictwa socjalnego u klecanek. Pozwalają one coraz lepiej zrozumieć mechanizmy rządzące tym zjawiskiem, a także opisać ewolucję pasożytnictwa socjalnego. Badania te są istotne ze względu na to, że u poszczególnych gatunków rodzaju *Polistes* zaobserwować możemy kolejne etapy ewolucji i kształtowania się zjawiska pasożytnictwa społecznego (LORENZI 2006).

Na terenie Polski właściwie jedynym udokumentowanym parazytoidem rodzaju *Polistes*

jest przedstawiciel rodziny gąsienicznikowatych (Ichneumonidae), *Latibulus argiolus*. Wyhodowany on został z zebranych gniazd należących do wszystkich trzech występujących w kraju gatunków klecaneek: *Polistes dominula* (klecanka rdzaworożna), *P. nimphus* (klecanka polna) oraz *P. biglumis bimaculatus* (SAWONIEWICZ i WIŚNIEWSKI 2007). Prawdopodobnie nierzadko występującym zjawiskiem wśród krajowych klecaneek jest także kleptopasożytnictwo w obrębie tego samego gatunku (obserwacje własne), lecz ustalenie skali tego rodzaju pasożytnictwa wymaga dokładniejszych badań. Równie prawdopodobne, aczkolwiek niepoparte jeszcze obserwacjami na terenie kraju, może być występowanie

zjawiska uzurpacji, czyli zabicia dotychczasowej królowej przez inną obcą uzurpatorkę przynależącą do tego samego gatunku i przejęcie przez nią dominacji w strukturze społecznej i rozrodczej kolonii.

W literaturze zagranicznej wymieniane są także inne pasożyty i parazytoidy klecaneek tj. głównie wachlarzoskrzydłe (Strepsiptera) (np. HUGHES i współaut. 2003, HUGHES i współaut. 2004), pasożyty społeczne należące do rodzaju klecanka (np. CERVO i współaut. 1990), parazytoidy – wspomniane wcześniej gąsienicznikowate (np. MAKINO 1983, 1989, RUSINA 2008, 2011), a także motyle (Lepidoptera: Pyralidae) (np. MADDEN i współaut. 2010) oraz Eulophidae (np. MACOM i LANDOLT 1995).

OBLIGATORYJNE PASOŻYTY SOCJALNE KLECANEEK

Pasożytnictwo socjalne w przypadku klecaneek to wykorzystywanie obcych owadów do hodowli własnego potomstwa. Wysoki koszt opieki rodzicielskiej powoduje u niektórych gatunków powstanie strategii redukujących czas i energię poświęcaną na opiekę nad potomstwem. Pasożytnictwo dzielimy na (i) obligatoryjne – międzygatunkowe oraz (ii) fakultatywne, występujące między różnymi gatunkami klecaneek lub w obrębie tego samego taksonu. Dla pasożytów fakultatywnych wykorzystanie gospodarza do rozwoju jest tylko jedną z możliwości osiągnięcia sukcesu rozrodczego, w przeciwieństwie do pasożytów obligatoryjnych, które w toku ewolucji utraciły zdolność do budowy własnych gniazd, czy chociażby do opieki nad własnym potomstwem (CERVO 2006).

Eksploatacja gospodarza przez pasożyta może zachodzić na kilka sposobów:

- przejęcie gniazda, dzięki czemu pasożyt może natychmiast przejść do własnej reprodukcji bez straty czasu;
- wykorzystanie pokarmu zgromadzonego i przetworzonego przez gospodarza do wychowu własnego potomstwa;
- wykorzystanie pracy robotnic gospodarza na rzecz własnego potomstwa, dzięki czemu pasożyt może skupić się jedynie na reprodukcji (CERVO 2006).

W podrodzynie Polistinae jedynie 3 gatunki są obligatoryjnymi pasożytami społecznymi (STARR i LUCHETTI 1993, CERVO 2006). *Polistes sulcifer* pasożytuje jedynie na *P. dominula*, *P. semenowi* jest pasożytem *P. dominula* oraz *P. nimphus*, natomiast *P. atri-*

mandibularis jest pasożytem wszystkich społecznych gatunkach klecaneek w Europie. Specjaliści postulują, że wynikiem „wyścigu zbrojeń” między pasożytem a gospodarzem jest wyspecjalizowanie w pasożytowaniu tylko na jednym, ściśle określonym gospodarzu (CERVO 2006). Uważa się, że wpływ na liczbę gatunków-gospodarzy może mieć wielkość ciała pasożytów. *P. atrimandibularis*, jako najmniejsza z trzech pasożytniczych klecaneek, może pasożytować właściwie na wszystkich innych społecznych kuzynach, natomiast *P. sulcifer* oraz *P. semenowi* są owadami o większych rozmiarach ciała, nie zdolnymi do pasożytowania na mniejszych przedstawicielach swojego rodzaju. Specjalizacja i ograniczanie liczby gatunków-gospodarzy powoduje, że łatwiej przystosować się do łamania mechanizmów obronnych jednego gospodarza, niż w przypadku wielu wariantów obrony występujących u kilku potencjalnych gospodarzy (CERVO 2006).

Klecanki będące obligatoryjnymi pasożytami wykazują szereg przystosowań anatomicznych do trybu życia, jaki prowadzą. Ich główną taktyką jest przejęcie gniazda gospodarza poprzez walkę z broniącą go założycielką innego gatunku. Na przykład *P. semenowi* wykształcił rozmiary ciała porównywalne z rozmiarami gospodarza, lecz z bardziej rozwiniętą głową, udami i goleniami, co odgrywa rolę podczas walki o przejęcie gniazda. Dodatkową ochronę przed gospodarzem w czasie agresji stanowi grubsza kutikula i mniejsze, wrażliwe na uszkodzenia, przestrzenie między segmentami. Modyfikacje te przydają

się również do utrzymania najwyższej pozycji w hierarchii dominacji w roju przejętym już przez uzurpatorkę. Dodatkowo u *P. silcifer* i *P. atrimandibularis* silnie rozwinięte są żuwaczki wykorzystywane jako broń przeciwko gospodarzowi (CERVO 2006).

Cały proces uzurpacji zaczyna się od aktywnego wyszukiwania przez pasożyta gniazda gospodarza w początkowej, ale już ustabilizowanej fazie rozwoju. Wielkiego znaczenia nabiera tutaj stabilność, ponieważ próba przejęcia gniazda na zbyt wczesnym etapie może skutkować porzuceniem go przez gospodarza. Jest to niekorzystne dla pasożyta, który jak już wcześniej wspomniano, jest niezdolny do rozbudowy gniazda oraz opieki nad potomstwem (WILSON 1797, CERVO 2006 ORTOLANI i współaut. 2010). Próba przejęcia kolonii nie może nastąpić również zbyt późno, z uwagi na obecność robotnic, które stałyby się dodatkowym przeciwnikiem dla agresora. Zatem najbardziej optymalnym czasem na przejęcie kolonii jest okres na krótko przed pojawieniem się pierwszych robotnic, czyli na około miesiąc od założenia gniazda (CERVO 2006).

Akt przejęcia kolonii może się odbywać zasadniczo dwoma drogami. Agresywne przejęcie gniazda polega na walce pasożyta z gospodarzem o dominację w rozwijającym się społeczeństwie klecaneek. Z taką sytuacją mamy do czynienia w przypadku *P. semenowi* oraz *P. sulcifer*. W najbardziej skrajnych przypadkach *P. silcifer* wypędza dotychczasową królową z gniazda lub po prostu ją zabija. Nieco mniej radykalną strategię stosuje *P. semenowi*, którego przedstawicielki są zdolne do okresowej koegzystencji ze zdegradowaną w hierarchii dotychczasową królową (CERVO 2006). Ciekawym przypadkiem jest przejmowanie przez *P. semenowi* kolonii gatunków pleometrycznych. Pleometroza polega na zakładaniu gniazda przez kilka osobników zdolnych do pełnego rozrodu. W miarę upływu czasu ustala się między nimi hierarchia dominacji, w wyniku której dominująca królowa w znacznym stopniu kontroluje rozród w tworzącym się roju. Natomiast osobniki stojące niżej w hierarchii (pomocnice) przejmują zadania typowe dla zwykłych robotnic. Gdy w takim wczesnym zgrupowaniu samicy α i podległych jej pomocnic pojawia się *P. semenowi* dochodzi do serii pojedynków. Mają one na celu ustalenie nowej struktury hierarchii z pasożytem na jej szczycie. Samica natomiast zostaje wypędzona z gniazda. Działalność uzurpatorki doprowadza do tego,

że z pierwotnej grupy współzałożycielek w gnieździe zostają jedynie osobniki o najniższej pozycji. Dzieje się tak w wyniku kolejnej serii pojedynków z tymi pomocnicami, które mogą stanowić realną konkurencję rozrodczą dla agresora. Po okresie swojej aktywności *P. semenowi* opuszcza rój, a pozostałe współzałożycielki ustanawiają nową hierarchię kontynuując rozwój kolonii (MEAD 1991). W przypadku najmniej agresywnego *P. atrimandibularis* dominacja nad królową-gospodarzem dokonuje się poprzez serię ataków stopniowo osłabiających jej pozycję w hierarchii na rzecz nowo przybyłego pasożyta (CERVO i współaut. 1990, CERVO 2006).

Ważnym zagadnieniem w trakcie przejmowania kolonii przez uzurpatorkę jest jej mimikra chemiczna. By wzajemnie się rozpoznawać klecanki wykorzystują węglowodory zawarte w kutikuli (GAMBOA 2004). Przed przejęciem gniazda *P. sulcifer* ma o wiele prostszy zapachowy wzór węglowodorowy niż jego potencjalny gospodarz. Dopiero po kilku dniach przebywania w kolonii profil zapachowy pasożyta staje się niemal taki sam jak gospodarza (ORTOLANI 2010). Po ustaleniu się w roju nowej hierarchii ważnym dopełnieniem aktu przejęcia są charakterystyczne zachowania pasożytów. Dochodzi do mniej lub bardziej intensywnego pocierania brzusznią częścią odwłoka o powierzchnię gniazda, lizania powierzchni ciała gospodarzy oraz wzmożonej trofolaksji z członkami kolonii. Zachowania te mają zapewnić szybką i pełną integrację pasożyta z kolonią. Tego typu behavior jest obserwowany jedynie przez krótki okres następujący po udanej uzurpacji. Natomiast zmiana profilu chemicznego kutikuli może trwać nawet kilka dni (CERVO 2006).

Gdy w przejętym roju ustabilizuje się już nowa struktura dominacji, pasożyt rozpoczyna działania mające zapewnić mu dominację reprodukcyjną. Odbywa się to na drodze eliminacji jaj oraz młodszych larw gospodarza i jednoczesne zastępowanie ich własnym potomstwem. Od tego momentu rolę uzurpatorki jest jedynie składanie jaj i kontrola gospodarzy. Tak odbywa się w przypadku *P. semenowi* (CERVO 2006, MEAD 1991) i *P. sulcifer* (CERVO 2006). Badania pokazują jednak, że nie zawsze agresor jest w stanie w pełni wyeliminować reprodukcję u podległych mu pomocnic. Ciekawym przypadkiem była jedna z obserwowanych kolonii *P. dominula* przejęta przez *P. semenowi*, w której rozwinęło się z pokolenie płciowe zarówno pas-

żyta, jak i gospodarza w stosunku 5:1 (MEAD 1991).

Niezwykłe zachowania przejawia *P. atrimandibularis*. Po przejściu dominacji w roju pasożyty tego gatunku szukają kolejnego, drugiego gospodarza, którego gniazdo również przejmują i podporządkowują sobie. Wówczas, samica *P. atrimandibularis* prze-

nosi larwy i poczwarki z drugiego gniazda do pierwszego, gdzie traktowane są one jako pokarm. Taka sytuacja doprowadza do drastycznego obniżenia produktywności drugiej kolonii, natomiast przyczynia się do polepszenia kondycji i większej efektywności rozwoju pierwszego roju (CERVO 2006).

FAKULTATYWNE PASOŻYTY SOCJALNE KLECANEK

Pasożytnictwo fakultatywne wśród klecane europejskich obserwowane jest rzadko, a poza starym kontynentem mamy do czynienia raczej ze sporadycznymi doniesieniami na ten temat. Z obszaru Europy opisano przypadki przejmowania kolonii *P. gallicus* przez *P. dominula* oraz przejścia gniazd *P. dominula* przez przedstawicielki *P. nimphus*. Z badań wynika jednak, że w tym pierwszym przypadku rój nie był w stanie w pełni się rozwinąć i wydać robotnice czy też pokolenie płciowe. Znacznie lepszą sytuację obserwuje się u drugiej wymienionej pary gatunków. Co więcej, *P. nimphus* wydaje się być w jakimś stopniu wyspecjalizowany w fakultatywnym pasożytnictwie na *P. dominula*. Podczas eksperymentu, gdy samice *P. nimphus* miały do wyboru zlokalizowane na tym samym obszarze kolonie *P. dominula* oraz *P. gallicus*, zwykle wybierały jako cel gniazda tych pierwszych. Sukces pasożytniczych relacji między *P. nimphus* i *P. dominula* wydaje się wynikać z ich pokrewieństwa (CERVO 2006). *P. dominula* i *P. nimphus* są bardzo blisko spokrewnionymi taksonami, natomiast ich pokrewieństwo z *P. gallicus* jest znacznie dalsze (CARPENTER i współaut. 1993, CHODHARY i współaut. 1994, CARPENTER 1997, PICKETT i współaut. 2006). Konsekwencją bliskiego pokrewieństwa *P. nimphus* ze swoim gospodarzem są duże podobieństwa behawioralne i chemiczne, co przekłada się na sukces pasożyta fakultatywnego (CERVO 2006).

W przypadku fakultatywnych pasożytów społecznych przystosowania morfologiczne są mniej spektakularne niż u pasożytów obligacyjnych. Dzieje się tak, ponieważ zazwyczaj uzurpatorka pochodzi z gatunku o mniejszych rozmiarach niż potencjalny gospodarz lub zarówno gospodarz, jak i uzurpatorka odznaczają się taką samą wielkością ciała (CERVO 2006). Modyfikacje u *P. nimphus* polegające na silniejszej budowie żu-

waczek i przednich ud wydają się pomocne przy przejmowaniu gniazda gospodarza o większych rozmiarach ciała, jakim jest *P. dominula*. Uważa się, że powyższe cechy morfologiczne pierwotnie wykształciły się do obrony przed obligacyjnymi socjalnymi pasożytami z rodzaju *Polistes*. Dopiero wtórnie mogły one być wykorzystywane jako broń w procesie przejmowania kolonii własnego gatunku, bądź też gniazd *P. dominula*. Hipotezę tą wspierają dane świadczące o tym, iż bardzo rzadko obserwuje się sytuacje, w których *P. nimphus* jest wykorzystywany jako gospodarz. Znacznie częściej to właśnie klecanka polna odgrywa rolę fakultatywnego pasożyta (CERVO 2006).

Ze względu na bardzo małą ilość danych trudno jest przeprowadzić zadowalającą analizę zachowań behawioralnych *P. nimphus* w roli pasożyta socjalnego. Przejście na alternatywną strategię pasożytnictwa wydaje się być uzasadnione w przypadku zniszczenia gniazda, np. przez drapieżniki. Królowa z takiego gniazda może oszczędzić ogromnych nakładów energetycznych na odbudowę plastra poprzez przejście innego, dobrze rozwijającego się gniazda swojego gatunku lub należącego do klecanki rdzaworożnej. W tym przypadku dochodzi do agresywnej uzurpacji ze strony pasożyta, która najczęściej kończy się śmiercią napastnika lub broniącej się królowej. Po udanym przejściu kolonii uzurpatorka integruje się z nią poprzez zachowania podobne do tych obserwowanych u pasożytów obligacyjnych (CERVO 2006).

Do tej pory żadne prace nie poruszały szczegółowo zagadnienia tolerowania przez gospodarzy larw będących potomstwem fakultatywnego pasożyta. Dostępne dane pokazują jednak, że sukces rozrodczy pasożytów, wykorzystujących jako gospodarza przedstawicieli własnego gatunku, jest niski (CERVO i DANI 1996). Inaczej jest, gdy pasożyt i gospodarz należą do oddzielnych gatunków.

Wówczas sukces reprodukcyjny jest wyższy, jak np. u *P. nimphus*, który przejmując kolonie swojego gospodarza *P. dominula*. Taka sytuacja sugeruje, że potomstwo klecanki po-

lnej wykorzystuje jakieś (jeszcze niepoznane) mechanizmy, aby osiągnąć znaczący stopień tolerancji przez swojego gospodarza (CERVO 2006).

PASOŻYTY I PARAZYTOIDY NIESOCJALNE KLECANEK

Pierwszą ważną grupą pasożytoidów niesocjalnych są gąsienicznikowate (Ichneumonidae). W Polsce jedynym przedstawicielem gąsienicznikowatych pasożytującym na klecankach jest *Latibulus argiolus* stwierdzony u wszystkich trzech gatunków *Polistes* (SAWONIEWICZ i WIŚNIEWSKI 2007). Jest on szeroko rozpowszechniony: od Europy, przez Uzbekistan, Tadżykistan, Kazachstan, Kirgistan, Rosję (KOLAROV i YURTCAN 2008) aż po Japonię (MAKINO 1983). Biologia tego gąsienicznika jest poznana w stopniu zadowalającym (MAKINO 1983), jednak jego zachowania behawioralne pozostają właściwie nieznane. Jest to typowy pasożytoid, który po przezimowaniu aktywnie poszukuje kolonii swoich gospodarzy. W jednym sezonie wegetacyjnym rozwijają się dwa pokolenia (wiosenne oraz letnie) różniące się ubarwieniem osobników dorosłych i typem kokonów wytwarzanych przez larwy. Larwy pasożytoidea rozwijają się na wyrosniętych larwach klecaneek gotowych do przepoczwarczenia lub na samych poczwarkach. Strategia pasożytoidea polega na powolnym, ukradkowym zbliżeniu się do gniazda os, a następnie na bardzo szybkim wtargnięciu na plaster i złożeniu jaja zanim zostanie przepędzony przez klecanki. Jedynie 21% prób złożenia jaja kończy się pomyślnym usytuowaniem odwłoka pasożytoidea w docelowej komórce. Prawie połowa z wszystkich złożonych przez pasożytoidea jaj lokalizowana jest w komórkach z dorosłymi larwami piątego stadium (MAKINO 1983) i to właśnie te jaja wydają się mieć największe szanse na pomyślne przejście rozwoju i wydanie postaci dorosłej (MAKINO 1989). W trakcie obserwacji prowadzonych w jednym sezonie wegetacyjnym okazało się, że 54–79% wszystkich kolonii było zaatakowanych przez gąsienicznika. Straty wśród robotnic i pokolenia płciowego wywołane przez pasożytoidea w tym sezonie wegetacyjnym wynosiły odpowiednio 25–31% dla robotnic i 10–34% dla pokolenia płciowego (MAKINO 1989). W skali całej kolonii straty są bardzo duże i w znacznym stopniu obniżają jej efektywność oraz sukces reprodukcyjny.

Kolejnym dość interesującym przykładem pasożytoidea jest *Chalcoela iphitalis*, motyl z rodziny Pyralidae, posiadający dwie generacje w ciągu roku. Występuje on w Ameryce Północnej, gdzie pasożytuje na kilku rodzimych gatunkach klecaneek oraz na zawleczonym na kontynent amerykański *P. dominula*. Larwy motyla są ektopasożytoidami os; jedna larwa motyla może zjeść nawet kilka larw gospodarza, po czym tworzy kokon w celu przepoczwarczenia się. Kokony te są w pełni tolerowane przez inwazyjnego *P. dominula*, a nawet czasem w komórkach z kokonem składane jest przez królową kolejne jajo. Diapauzę zimową larwy spędzają w swoich kokonach w komórkach gniazd klecaneek. Po przezimowaniu opuszczają kokony i dochodzi do lotów godowych, po których samice zaczynają składać jaja w gniazdach gospodarzy. Następnie z jaj wykluwają się młode larwy pokolenia zimującego (MADDEN i współaut. 2010).

Interesującym pasożytoidem klecaneek jest także *Elasmus polistis*, którego przynależność taksonomiczna nie jest ostatecznie ustalona (MACOM i LANDOLT 1995, WHITEMAN i LANDWER 2000). *E. polistis* jest przykładem ektopasożyta, który może w znacznym stopniu zainfekować kolonię. Pasożytuje na kilku północno amerykańskich gatunkach klecaneek. Samice pasożyta składają jaja w osłoniętych wieczkiem komórkach z larwami lub poczwarkami. Po wylęgnięciu z jaj larwy pasożyta żerują na powierzchni larw os, aż do wyczerpania się jadalnych dla nich zasobów pokarmowych. Wówczas migrują do podstawy komórki lub w stronę jej wylotu i budują kokon odgradzający larwę od wnętrza komórki oraz chroniący pasożyta przed klecankami. Po przepoczwarczeniu się owady doskonale opuszczają gniazdo os, a samice po zapłodnieniu rozpoczynają składanie jaj w kolejnych koloniach klecaneek. Liczba osobników pasożyta przypadających na jedno gniazdo klecaneek może wynieść aż 352, przy czym zależnie od gatunku średnia liczba pasożytów przypadających na jedną komórkę z larwą lub poczwarką gospodarza może wy-

nieść od 26 do 48 pasożytów (MACOM i LANDOLT 1995)

Kolejną grupą pasożytów klecaneek są wachlarzoskrzydłe (Strepsiptera), słabo poznane owady wielkości do kilku milimetrów. Występuje u nich wybitny dymorfizm płciowy: samiec ma wykształcone skrzydła i prowadzi wolny tryb życia, natomiast „robakowata” samica niemal całe życie spędza we wnętrzu gospodarza. Jej głowa (zwykle pozbawiona oczu i czułków) oraz beznogi tułów są złane, skrzydła są niewykształcone, a odwłok jest duży i workowaty. Wachlarzoskrzydłe są pasożytami głównie błonkówek, prostoskrzydłych, a także sześciogonków (Thysanura), karaczanów, muchówek oraz modliszek (HUGHES i współaut. 2003). Spośród europejskich klecaneek najczęściej spotykanym gatunkiem jest *P. dominula*, a najczęściej notowanym z niego gatunkiem wachlarzoskrzydłego jest *Xenos vesparum*. Samiec drogą chemiczną wyszukuje samice, które wystawiają odwłok spomiędzy tergity lub sternitów odwłoka osy i dochodzi do kopulacji. Rozwój embrionalny nowego pokolenia odbywa się już w ciele samicy; wachlarzoskrzydłe są żyworodne. Larwy pierwszego stadium (z dobrze rozwiniętymi odnóżami) samodzielnie opuszczają ciało samicy przez otwory w odwłoku, a następnie wspinają się na szczyt rośliny, na której przebywał żywiciel. Po dotarciu na szczyt rośliny najczęściej zasadzają się na kwiatach i atakują każdego owada, który odwiedzi kwiat poszukując pokarmu. Oczywiście szanse na przeżycie będą miały jedynie

te larwy, które trafią na organizm będący ich żywicielem. Na europejskich klecankach w skrajnych przypadkach może się rozwinąć aż 7 osobników pasożyta zdolnych do rozrodu (MÓCZAR i SZIRÁKI 2011). Larwa trafiając na odpowiedniego gospodarza przebija jego powłoki ciała i wnika do wnętrza odwłoka. Tam rozwija się w kolejne stadium przyjmując już postać larwy czerwiowatej. Z badań we Włoszech wynika, że 58% kolonii *P. dominula* oraz 60% kolonii *P. gallicus* jest zainfekowanych wachlarzoskrzydłymi. Podobne wyniki uzyskano dla meksykańskiego *P. carnifex* (50%) (HUGHES i współaut. 2003). W Polsce nie odnotowano jeszcze żadnego przypadku infekcji klecaneek przez Strepsiptera. Istnieją przesłanki mówiące o tym, że pasożyty mogą modyfikować zachowanie gospodarza, ponieważ zainfekowany osobnik jest znacznie mniej aktywny niż zdrowy, ponadto spędza o wiele więcej czasu poza gniazdem, niemal nie kontroluje komórek z larwami oraz znacznie rzadziej jest obiektem agresji ze strony innych członków roju. Bardzo często dochodzi wręcz do ucieczek zainfekowanych owadów z gniazd i tworzenia pozakolonijnych zgrupowań spasożytowanych osobników. Sugeruje się, że tworzenie owych agregacji ma ułatwić pasożytom ich własną rolę. Takie nagromadzenie gospodarzy w jednym miejscu stwarza pasożytom doskonałe warunki do wyszukania partnera, a obniżona aktywność os znacznie ułatwia kopulację pasożytom z rodzaju *Xenos* (HUGHES i współaut. 2004).

PASOŻYTY I PARAZYTOIDY KLECANEK

Streszczenie

Klecanki są gospodarzami pasożytów społecznych, pasożytów niespołecznych oraz parazytoidów z różnych rodzin i rzędów. W Europie występują tylko 3 obligatoryjne pasożyty społeczne zaliczane do rodzaju *Polistes*, których gospodarzami są inne wolno żyjące gatunki klecaneek. Zostały także stwierdzone przypadki fakultatywnego pasożytnictwa społecznego, np. *Polistes nimphus* i jego gospodarz *P. dominula*. Główna strategia pasożytów społecznych w tym przypadku polega na przejęciu kolonii należącej do innego gatunku lub czasami do swojego gatunku (w tym drugim przypadku do czy-

nienia mamy jedynie z pasożytnictwem fakultatywnym). Z drugiej strony, istnieje relatywnie duża grupa pasożytów niesocjalnych oraz parazytoidów należących do Lepidoptera, Strepsiptera i Hymenoptera. Strepsiptera są dobrze znane z Europy Południowej, gdzie pasożytują na *P. dominula* i *P. gallicus*. Lepidoptera są dobrze znane z Północnej Ameryki, a Hymenoptera stwierdzono w Ameryce Północnej, Europie i Azji. Przegląd pokazuje, że w specyficznych okolicznościach stopień intestacji może być bardzo wysoki i powodować znaczne straty w potomstwie, robotnicach i pokoleniu płciowym.

PARASITES AND PARASITOIDS OF PAPER WASPS

Summary

Paper wasps are hosts of social parasites, non-social parasites and of parasitoids from different families and orders. In Europe there are only three obligate social parasites belonging to genre *Polistes*

and their hosts are another free-living species of paper wasps. There have been also reported cases of facultative social parasites, for example *Polistes nimphus* and its host *P. dominula*. General strategy of

social parasites in this case is usurpation a colony of another species or sometimes of the same species (in the second case it is facultative parasitism only). On the other hand, there is relatively large group of nonsocial parasites and parasitoids belonging to Lepidoptera, Strepsiptera and Hymenoptera. Strepsiptera are well known from South Europe, where

they parasite on *Polistes dominulus* and *P. gallicus*, Lepidoptera from North America and Hymenoptera were recorded in North America, Europe and Asia. The overview shows that in specific circumstances the extent of infestation can be very high and leading to significant losses of brood, workers and reproductive generation..

LITERATURA

- CARPENTER J. M., 1997. *Phylogenetic Relationship among European Polistes and the Evolution of Social Parasitism (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae)*. [W:] *The origin of biodiversity in insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios*. GRANDCALAS P. (red.). Mém. Mus. Natn. Hist. nat., Paris, 173, 135–161.
- CARPENTER J. M., STRASSMANN J. E., TURILLAZZI S., HUGHES C. R., SOLIS C. R., CERVO R., 1993. *Phylogenetic relationship among paper wasp social parasites and their hosts (Hymenoptera: Vespidae; Polistinae)*. Cladistics 9, 129–146.
- CERVO R., 2006. *Polistes wasps and their social parasites: an overview*. Ann. Zool. Fennici 43, 531–549.
- CERVO R., DANI F. R., 1996. *Social parasitism and its evolution in Polistes*. [W:] *Natural history and evolution of paper-wasps*. TURILLAZZI S., WEST-EBERHARD M. J. (red.). Oxford University Press, Oxford, 98–112.
- CERVO R., LORENZI M. C., TURILLAZZI S., 1990. *Nonaggressive usurpation of the nest of Polistes biglumis bimaculatus by the social parasite Sulcopolistes atrimandibularis (Hymenoptera Vespidae)*. Insect. Soc. 37, 333–347.
- CHOUHARY M., STRASSMANN J., QUELLER D. C., TURILLAZZI S., CERVO R., 1994. *Social parasites in polistine wasps are monophyletic: implications for sympatric speciation*. Proc. R. Soc. Lond. B 257, 31–35.
- GAMBOA G. J., 2004. *Kin recognition in eusocial wasps*. Ann. Zool. Fennici 41, 789–808.
- HUGHES D. P., BEANI L., TURILLAZZI S., KATHIRITHAMBY J., 2003. *Prevalence of the parasite Stresiptera in Polistes as detected by dissection of immatures*. Insect. Soc. 50, 62–68.
- HUGHES D. P., KATHIRITHAMBY J., TURILLAZZI S., BEANI L., 2004. *Social wasp desert the colony and aggregate outside if parasitized: parasite manipulation?* Behav. Ecol. 15, 1037–1043.
- KOLAROV J., YURTCAN M., 2008. *A study of the Ichneumonidae (Hymenoptera) of the North Anatolia (Turkey) I. Brachycyrtinae, Cryptinae and Xoridinae*. Acta Entomol. Serbica 13, 89–91.
- LORENZI M. C., 2006. *The result of an arm race: the chemical strategies of Polistes social parasites*. Ann. Zool. Fennici 43, 550–563.
- MACOM T. E., LANDOLT P. J., 1995. *Elasmus polistis (Hymenoptera: Eulophidae) recovered from nests of Polistes dorsalis (Hymenoptera: Vespidae) in Florida*. Florida Entomolog. 78, 612–614.
- MADDEN A. A., DAVIS M. M., STARKS P. T., 2010. *First detailed report of brood parasitoidism in the invasive population of the paper wasp Polistes dominula (Hymenoptera, Vespidae) in North America*. Insect. Soc. 57, 257–260.
- MAKINO S., 1983. *Biology of Latibulus argiolus (Hymenoptera, Ichneumonidae), a parasitoid of the paper wasp Polistes biglumis (Hymenoptera, Vespidae)*. Kontyû 51, 426–434.
- MAKINO S., 1989. *Losses of workers and reproductives in colonies of the paper wasp Polistes riparius (Hymenoptera: Vespidae) due to the parasitic wasp Latibulus sp.* Res. Popul. Ecol. 31, 1–10.
- MEAD F., 1991. *Social parasitism of a Polistes dominula christ colony by Sulcopolistes semenowi Morawitz : Changes in social activity among the queens and development of the usurped colony*. J. Ethol. 9, 37–40.
- MÓCZÁR L., SZIRÁKI G., 2011. *Observation of high degree styloptization of European paper wasp – Polistes dominula (Christ, 1791) in Hungary*. Natura Somogyiensis 19, 229–234.
- OLEKSA A., WIŚNIEWSKI B., 2005. *Klecanka rdzawo różna Polistes dominulus (Christ, 1791) (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) – czy faktycznie gatunek skrajnie zagrożony w Polsce?* Wiad. Entomol. 24, 179–188.
- ORTOLANI I., ZECHINI L., TURILLAZZI S., CERVO R., 2010. *Recognition of a paper wasp social parasite by its host: evidence for a Visual Signac redicing host aggressiveness*. Animal Behav. 80, 683–688.
- PICKETT K. M., CARPENTER J. M., WHEELER W. C., 2006. *Systematics of Polistes (Hymenoptera: Vespidae), with a phylogenetic consideration of Hamilton's haplodiploidy hypothesis*. Ann. Zool. Fennici, 43, 390–406.
- PULAWSKI W., 1967. *Klucze do oznaczania owadów Polski. Część XXIV Błonkówki – Hymenoptera; Osowate*. Polskie Towarzystwo Entomologiczne 64, 1–80.
- RUSINA L. Yu., 2008. *Reaction of Parasitoids of the Paper Wasp Polistes dominulus (Christ) (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) to the Host Distribution*. Entomol. Rev. 88, 881–897.
- RUSINA L. Yu., 2011. *Host Discrimination by Elasmus schmitti (Hymenoptera, Eulophidae) and Latibulus argiolus (Hymenoptera, Ichneumonidae), Parasitoids of Colonies of Polistes Wasps (Hymenoptera, Vespidae)*. Entomol. Rev. 91, 1081–1087.
- SAWONIEWICZ J., WIŚNIEWSKI B., 2007. *Materiały do znajomości gąsienicznikowatych (Hymenoptera: Ichneumonidae) pasożytujących na żądłówkach (Hymenoptera Aculeata) w Polsce*. Wiad. Entomol. 26, 27–33.
- SKIBIŃSKA E., 2004. *Vespoidea*. [W:] *Fauna Polski. Charakterystyka i wykaz gatunków. Tom I*. BOGDANOWICZ W., CHUDZICKA E., PILIPIUK I., SKIBIŃSKA E. (red.). Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa, 34–363.
- STARR C. K., LUCHETTI D., 1993. *Key to Polistes species of Europe*. Sphecos 24, 14.
- WHITEMAN N. K., LANDWYER B. H. P., 2000. *Parasitoids reared from Polistes (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) nests in Missouri, with a state record of Elasmus polistis Burks (Hymenoptera: Elasmidae)*. J. Kansas Entomol. Soc. 73, 186–188.
- WILSON O. E., 1979. *Spółczesność owadów*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.