

KRZYSZTOF BARTOSZ KOZYRA

Zakład Zoologii Systematycznej
Uniwersytet im. A. Mickiewicza w Poznaniu
Umultowska 89, 61-614 Poznań
E-mail: kozyra_k@amu.edu.pl

KANIBALIZM U OS Z RODZAJU KLECANKA

WSTĘP

Klecanki (rodzaj *Polistes*) charakteryzują się szeregiem specyficznych cech, które odróżniają je od innych przedstawicieli os społecznych w naszym kraju. Gniazda klecank nie zbudowane są w postaci pojedynczego, nagiego plastra; nie są one otoczone osłonkami, tak jak np. kuliste gniazda szerszeni. W Polsce występują trzy gatunki klecank: *Polistes dominula*, *P. nimpha* oraz *P. biglumis*, z podgatunku *bimaculatus*. W Polsce najliczniej występują dwa pierwsze, szczególnie na terenach nizinnych. Klecank zakładają gniazda na zdrewniałych łodygach roślin zeszłorocznych (*P. nimpha*) lub w miejscach osłoniętych, na poddaszach, w szopach, wszelkiego rodzaju okapach i innych strukturach stworzonych przez człowieka (*P. dominula*). Łatwość obserwacji aktywności klecank w gniazdach (brak osłonek) oraz względnie niska liczba dorosłych osobników w kolonii (zwykle 100-150) czyni je jednym z częściej wykorzystywanych obiektów obserwacji behawioralnych na całym świecie.

Przez pewien okres gatunek *P. dominula* funkcjonował w Polsce jako synonim *P. gallicus*. Wynikało to z faktu, że w kluczu do oznaczania osowatych, diagnozy gatunków przypisano do niewłaściwych taksonów, a w konsekwencji *P. dominula* oznaczany był jako *P. gallicus* (OLEKSA i WIŚNIEWSKI 2005) i pod tą nazwą *P. dominula* figuruje w Polskiej Czerwonej Księdze Zwierząt.

Kanibalizm definiuje się jako zjedanie całości lub części ciała osobników należących do tego samego gatunku. Jednak niektórzy

autorzy, np. FOX (1975), to samo zjawisko określają jako zabijanie i zjedanie przedstawicieli własnego gatunku. Dodanie aspektu zabijania do ogólnej definicji (które nie jest jednak obligatoryjne w przypadku kanibalizmu) czyni to zjawisko niezwykle podobnym do klasycznego drapieżnictwa, z tą jednak różnicą, że zachodzi ono w obrębie tego samego gatunku, podczas gdy drapieżnictwo dotyczy populacji należących do różnych taksonów. Dlatego też część autorów opisuje kanibalizm jako „krótkotrwały układ drapieżnik-ofiara” występujący w obrębie tej samej populacji (POLIS 1981, CLAESSEN i współaut. 2004). U niektórych gatunków zjedanie nie musi współwystępować z zabijaniem. Przykładem mogą być lwy, u których występuje tylko zabijanie. Dzieje się tak, gdy nowy samiec przejmuje dominującą pozycję w stadzie. Wówczas zabija on potomstwo należące do poprzednika lub konkurentów, zwiększając tym samym własny sukces reprodukcyjny; samice utraciwszy potomstwo ponownie wchodzi w okres rui (nowy dominujący samiec może je wówczas zapłodnić). W innych przypadkach natomiast dochodzi do aktów kanibalizmu bez wcześniejszego zabijania ofiary (jest to tzw. kanibalizm bierny) i dotyczy przypadków, gdy postaci młodociane znajdują ciała martwych przedstawicieli własnego gatunku i zjadają je, np. u niektórych płazów (CLAESSEN i współaut. 2004). Kanibalizm jest obserwowany również u tak wysoko rozwiniętych zwierząt jak chociażby szympany, u których dochodzi do zaskaku-

jących aktów przemocy międzygrupowej, a niekiedy nawet do zabijania i zjadania członków innych grup szympanсів sąsiadujących ze sobą (WILSON i współaut. 2004).

Wśród zwierząt kręgowych kanibalizm jest szczególnie rozpowszechniony u ryb. Bardzo często podczas badań młode osobniki danego gatunku znajdowane są w żołądkach dorosłych ryb należących do tego samego taksonu. Zjawisko to dotyczy zwłaszcza samców, które często sprawują opiekę nad gniazdami i zdeponowaną w nich ikrą. Ze względu na dość częste przejmowanie gniazd przez niespokrewnione ze sobą samce, a także składanie ikry w gnieździe przez różne osobniki obserwuje się, że w jednym gnieździe rozwija się niespokrewnione ze sobą potomstwo pochodzące od różnych rodziców. W przypadku obserwowanego kanibalizmu wyróżnić można dwie jego formy. Po pierwsze heterokanibalizm, występujący wówczas, gdy pilnujący samiec zjada ikrę lub narybek niespokrewniony ze sobą, oraz tzw. kanibalizm synowski (ang. filial cannibalism), kiedy samiec pożera własne potomstwo. Jednym z wyjaśnień występowania tej drugiej formy kanibalizmu może być analiza zysków i strat. Jeśli samiec pilnujący gniazda musi się co jakiś czas oddalić od niego, np. w celu żerowania, wówczas wzrasta ryzyko, że gniazdo pozostawione bez opieki padnie łupem drapieżników. Natomiast sprawowanie ciągłej opieki nad potomstwem, nawet kosztem zjedzenia części złożonej ikry, może okazać się w dłuższej perspektywie bardziej korzystnym rozwiązaniem (DEWOODY i współaut. 2001).

Do zachowań kanibalistycznych może dochodzić także między rodzeństwem. Przykładem mogą być tu niektóre ptaki drapieżne, takie jak orlik grubodzioby. Z reguły samica znosi dwa jaja, z których pisklęta wykluwają się w różnym czasie. Matka karmi częściej starsze pisklę, które wykazuje szczególnie intensywne zachowania agresywne w stosunku

do młodszego pisklęcia. W lęgach złożonych z dwóch piskląt, z reguły to słabsze jest zabijane i zjadane przez silniejsze. Jest to tzw. kainizm, czyli rodzaj kanibalizmu czynnego, polegającego na zabijaniu i zjedaniu swojego rodzeństwa.

Ogólna charakterystyka kanibalizmu sprowadza się do kilku prostych stwierdzeń. Zazwyczaj zachowania kanibalistyczne przejawiają większe osobniki w populacji, a ich ofiarami padają osobniki o mniejszych rozmiarach ciała. Podobna tendencja ma miejsce w przypadku wieku, kiedy to młode osobniki padają ofiarą starszych. Jednak w przypadku niektórych gatunków ryb, larw ważek i innych, tendencje te są odwrócone i młodsze oraz mniejsze zwierzęta częściej wykazują tendencje do kanibalizmu. Duże znaczenie w zjawisku kanibalizmu ma również stadium rozwojowe. Bezbronne jaja i młode larwy bardzo często są zjadane przez starsze lub dorosłe osobniki. Nie bez znaczenia jest również płeć osobników. Znacznie częściej stroną agresywną są samice; przykładem mogą być modliszki, u których samica podczas kopulacji zabija samca i zwykle go pożera (POLIS 1981). Agresja w stosunku do samców przejawia się szczególnie silnie w społeczeństwach pszczoły miodnej (*Apis mellifera*). Zwykle samce pszczoły miodnej są osobnikami haploidalnymi. Czasami jednak dochodzi do złożenia diploidalnego jaja, z którego wylęgają się diploidalne larwy płci męskiej. Jednak osobniki takie bardzo szybko są uśmiercane przez robotnice (w przeciągu 6 godzin od wyklucia się) (WOYKE 1971). Zachowanie takie jest formą kanibalizmu, co więcej, można je zaliczyć do tzw. zachowań eliminacyjnych. Zachowanie eliminacyjne, to zachowanie agonistyczne o charakterze pościgu lub agresywnej walki, skierowane ku osobnikom odbiegającym od normy; w przypadku pszczoły miodnej sytuacją niepożądaną jest diploidalność samców.

CYKL ŻYCIOWY KLECANEK

W strefie klimatu umiarkowanego jedyne zimującymi osobnikami u klecaneek są młode królowe zapładniane przez samce na przełomie lata i jesieni. Z nadejściem wiosny opuszczają one miejsca zimowania i odbywają loty w celu zlokalizowania dogodnych do gniazdowania miejsc. Spośród trzech występujących w Polsce gatunków klecaneek najpowszechniej spotyka się dwa:

klecankę polną (*Polistes nimpha*) oraz klecankę rdzaworożną (*P. dominula*). Gatunki te różnią się od siebie strategią zakładania gniazd. Klecanka polna zakłada gniazda na roślinach, w środowiskach naturalnych lub półnaturalnych, przy czym kolonia inicjowana jest zawsze tylko przez jedną królową (haplometroza). Odmianą strategię przyjmuje klecanka rdzaworożna, u której gniaz-

do zakładane jest zwykle przez więcej niż jedną królową (pleometroza). Powstające w takim przypadku zgrupowanie osobników zapłodnionych składa się z dominującej królowej oraz podległych jej współzałożycielek (pomocnic) (WILSON 1979). U obu gatunków po założeniu gniazda odbywa się faza składania jaj przez królowe oraz zaopatrywania gniazda w pokarm przez samotną królową lub jej pomocnice. Jest to jeden z najniebezpieczniejszych okresów w cyklu życiowym kolonii. Jeśli polująca królowa padnie ofiarą drapieżnika, ginie całe gniazdo. Okres przed pojawieniem się pierwszych robotnic, które zastąpią królową w niebezpiecznych lotach poza gniazdem, charakteryzuje się największą śmiertelnością kolonii (MAKINO 1989). Po pojawieniu się pierwszych robotnic gniazdo wchodzi w fazę gwałtownego wzrostu, a królowa skupia się niemal wyłącznie na składaniu jaj. Wkrótce w kolonii pojawiają

się pierwsze osobniki pokolenia płciowego: samce, a następnie samice. W tym czasie liczba robotnic w gnieździe się nie zwiększa, a przeciwnie, spada w wyniku strat powodowanych drapieżnictwem. Liczba osobników pokolenia płciowego rośnie. W rezultacie tych zmian liczebności dochodzi do sytuacji, gdy robotnice nie są w stanie zaopatrzyć gniazda w dostateczną ilość pokarmu. Pojawiające się młode samce bardzo rzadko podejmują loty w celu zdobycia pokarmu (GIANNOTTI 2004). O wiele częściej obserwowane są zachowania mające na celu uzyskanie pokarmu od lądujących w gnieździe robotnic (żebranie). Odczuwalny brak pożywienia powoduje wzrost liczby zachowań kanibalistycznych. Po pojawieniu się młodych królowych kolonia zaczyna powoli zamierać, a samce i samice odbywają rójkę, po której zapłodnione, przyszłe królowe wyszukują dogodnych miejsc do zimowania.

KANIBALIZM U KLECANEK

Podana na wstępie definicja kanibalizmu podlega u klecaneek pewnym modyfikacjom. Jedną z najważniejszych różnic jest to, że zjawisko kanibalizmu występuje tu przeważnie w obrębie jednej kolonii. Kanibalizm, jako interakcja między dwiema różnymi koloniami należącymi do tego samego gatunku, jest u klecaneek rzadkim zjawiskiem (KASUYA i współaut. 1980). W takim ujęciu obce gniazdo jest traktowane jako źródło pokarmu dla własnych larw. Taka strategia pozwala na zaoszczędzenie znacznych ilości czasu i energii, które królowa musiałaby poświęcić na każdorazowe wyszukiwanie, zabijanie, a następnie preparowanie ofiary. Raz zlokalizowane gniazdo nie zmienia swojego położenia, co jest wymierną korzyścią dla królowej pozyskującej w ten sposób pokarm dla swojego potomstwa. Zachowanie takie może być po-

wodowane kilkoma czynnikami, takimi jak dostępność pokarmu (najczęściej larw motyli) czy też zagęszczenie populacji samych klecaneek. Zatem w przypadku małej dostępności pokarmu kanibalizm międzykolonijny może stać się ważnym, alternatywnym źródłem pożywienia, podczas gdy przy zbyt dużych zagęszczeniach populacji może być opisywany jako mechanizm regulujący liczebność gniazd danej populacji.

Biorąc pod uwagę powyższy przypadek, u klecaneek wyróżnić można kanibalizm między- i wewnątrzkolonijny. Według obserwacji dokonanych przez KASUYA i współaut. (1980) kanibalizm między odrębnymi koloniami sprowadza się do zabijania larw i poczwarek, podczas gdy kanibalizm wewnątrz pojedynczej kolonii jest bardziej skomplikowany.

KANIBALIZM W OBRĘBIE POJEDYNCZEJ KOLONII

Kanibalizm i wszelkie jego przejawy są w dużej mierze związane z naturalnym cyklem życiowym kolonii. Kanibalizm wewnątrzkolonijny podzielić można na właściwy, obejmujący zjadanie larw i poczwarek, oraz jego specyficzną formę przejawiającą się zjadaniem jaj, czyli oofagię.

Oofagia może być indukowana dwoma swoistymi sytuacjami. Po pierwsze, jaja mogą

być wykorzystywane jako pokarm tymczasowy dla rozwijających się młodych larw, w przypadku chwilowego braku dostępu do innych źródeł pożywienia. Złożone w komórkach jaja mogą stanowić pokarm dla pojawiających się samców i przyszłych królowych, które rzadko opuszczają gniazdo w celu samodzielniego zdobycia pożywienia (MIYANO 1980).

Druga przyczyna występowania oofagii u klecank jest bardziej skomplikowana i związana ze stopniem pokrewieństwa osobników w obrębie społeczeństwa owadów o rozmnażaniu haplo-diploidalnym. U klecank, podobnie jak i innych owadów społecznych, samice (robotnice i królowe) rozwijają się z jaj zapłodnionych, natomiast samce z jaj niezapłodnionych. W myśl teorii HAMILTONA (1964a, b) pokrewieństwo robotnic z siostrami jest większe niż z własnymi córkami, dlatego też robotnice preferują wychowywanie potomstwa królowej, które w konsekwencji rozwinię się w kolejne robotnice lub przyszłe królowe. Sytuacja zmienia się natomiast w przypadku haploidalnych samców, ponieważ robotnice są bardziej spokrewnione z własnymi synami niż z siostrzeńcami (WOYCIECHOWSKI i ŁOMNICKI 1987, STRASSMANN 2001). Ten genetyczny konflikt interesów doprowadza do tego, że robotnice starają się, poprzez zjedanie, niszczyć haploidalne jaja królowej i składać w ich miejsce swoje własne (MIYANO 1980).

Początkowa faza cyklu rozwojowego kolonii klecank, przed pojawieniem się pierwszych robotnic, charakteryzuje się wysoką śmiertelnością. W tej sytuacji najlepszym rozwiązaniem dla królowej byłoby jak najszybsze wychowanie pierwszego pokolenia robotnic. Aby to osiągnąć, królowe niektórych gatunków klecank poświęcają młode larwy jako pokarm w procesie zintensyfikowanego karmienia starszych larw. Skutkuje to mniejszą liczbą robotnic, które jednak pojawiają się wcześniej, skracając długość krytycznego dla kolonii okresu (MEAD i współaut. 1994). Na kanibalizm larw we wczesnej fazie sezonu może mieć wpływ również dostępność pokarmu, zarówno mięsnego, dla larw, jak i wysokokalorycznego, dla osobników dorosłych. W obu przypadkach liczba zjadanych, wyrosniętych larw jest znacznie większa niż liczba młodych larw padających ofiarą kanibalizmu. W przypadku niedoborów ofiar będących pokarmem dla larw, stopień kanibalizmu zwiększa się trzykrotnie w stosunku do sytuacji, kiedy pokarmu jest dostatecznie dużo. W przypadku braku pokarmu dla doro-

ślących os, liczba larw padających ofiarą kanibalizmu może być nawet 7 razy większa niż w przypadku, kiedy pokarm ten nie stanowi czynnika limitującego. Jeśli wziąć pod uwagę wiek pożeranych larw to okazuje się, że gdy brakuje pokarmu dla potomstwa, dorosłe osy poświęcają głównie wyrosnięte larwy, natomiast gdy brakuje pokarmu dla dorosłych os wówczas ok. $\frac{2}{3}$ pożeranych larw to larwy młode (KUDŌ i SHIRAI 2012).

Zjedanie larw nasila się pod koniec cyklu rozwojowego kolonii. Wówczas w gnieździe dominują osobniki płciowe, natomiast robotnic jest już mało w stosunku do liczby samców i przyszłych królowych. W zaistniałych okolicznościach larwy są wyciągane z komórek i rozszarpywane przez dorosłe osy, a następnie zjadane. Jest to przykład tzw. zachowania „poronnego” (WILSON 1979). Zjedanie larw pod koniec sezonu może mieć swoje uzasadnienie. Zarówno samce, jak i przyszłe królowe są jedynymi osobnikami, które mogą przekazać materiał genetyczny kolejnemu pokoleniu klecank w nowym sezonie. Są one zatem inwestycją w sukces genetyczny danej kolonii. Wyszukiwanie pokarmu poza gniazdem wiąże się z ryzykiem stania się ofiarą drapieżników. Gdyby osobniki płciowe musiały odżywiać się w ten sposób, byłyby wystawione na dodatkowe niebezpieczeństwo. Kolonia niejako zwiększa szanse przeżycia osobników płciowych poprzez realizację zachowań „poronnych”. Rozwijające się larwy w dużej mierze są karmione niedostateczną ilością pokarmu, a ich rozwój może okazać się niekompletny lub bardzo utrudniony ze względu na warunki pogodowe, brak pożywienia oraz schyłkowy etap życia kolonii. W ostatecznym rozrachunku inwestowanie w rozwój niepewnego potomstwa może być marnowaniem szczupłych zasobów, jakim jest pożywienie dostarczane przez robotnice. Zamiast tego, źle odżywione oraz bardzo młode larwy mogą być wykorzystywane jako źródło cennego pokarmu dla osobników płciowych, zwiększając tym samym szansę na ich przeżycie do okresu rójki (samce) lub do kolejnego sezonu (przyszłe królowe).

KANIBALIZM U OS Z RODZAJU KLECANKA

Streszczenie

Kanibalizm jest powszechnym zjawiskiem wśród klecank. Jest to zjawisko definiowane jako zjedanie osobników należących do tego samego gatunku. U

klecank jest poprzedzone przez zabijanie; takie relacje mogą zachodzić zarówno między odrębnymi koloniami, jak i wewnątrz pojedynczej kolonii. Oprócz

typowego kanibalizmu larw, u klecanki wyróżnić można szczególnie jego typ, czyli oofagię. Larwy są pożerane na początku sezonu, by przyspieszyć po-

jawianie się pierwszych robotnic, oraz w końcowej jego części, gdy malejąca grupa robotnic nie może zapewnić kolonii wystarczającej ilości pokarmu.

CANNIBALISM IN *POLISTES* PAPER WASPS

Summary

Cannibalism is a common phenomenon among paper wasps. This phenomenon is defined as eating animals belonging to the same species. In paper wasps, such relationships – preceded by killing – can occur both between separate colonies as well as within a single colony. Apart from typical larval cannibalism, in paper wasps a particular type of

cannibalism, called oophagy, can be distinguished. The larvae are cannibalised in the early part of the season to accelerate emergence of the first workers, and in the final part when a declining group of workers cannot provide enough food for the whole colony.

LITERATURA

- CLAESSENS D., DE ROSS A. M., PERSSON L., 2004. *Population dynamic theory of size-dependent cannibalism*. Proc. R. Soc. Lond. B 271, 333–340.
- DEWOODY J. A., FLETCHER D. E., WILKINS S. D., 2001. *Genetic documentation of filial cannibalism in nature*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 98, 5090–5092.
- FOX L. R., 1975. *Cannibalism in Natural Populations*. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 6, 87–106.
- GIANNOTTI E., 2004. *Male behavior in colonies of the social wasp *Polistes lanio* (Hymenoptera, Vespidae)*. Sociobiology 43, 551–555.
- HAMILTON W. D., 1964a. *The genetical evolution of social behaviour. I*. J. Theor. Biol. 7, 1–16.
- HAMILTON W. D., 1964b. *The genetical evolution of social behaviour. II*. J. Theor. Biol. 7, 17–52.
- KASUYA E., HIBINO Y., ITÔ Y., 1980. *On “intercolonial” cannibalism in Japanese paper wasps, *Polistes chinensis antennalis* Pérez and *P. jadwigae* Dalla Torre (Hymenoptera: Vespidae)*. Res. Popul. Ecol. 22, 255–262.
- KUDÔ K., SHIRAI A., 2012. *Effect of food availability on larval cannibalism by foundresses of the paper wasp *Polistes chinensis antennalis**. Insect. Soc. 59, 279–284.
- MAKINO S., 1989. *Losses of workers and reproductive 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., HABERSETZER C., GABOURIAUT D., GERVET J., 1994. *Dynamics of colony development in the paper wasp *Polistes dominulus* Christ (Hymenoptera, Vespidae): The influence of prey availability*. J. Ethol. 12, 43–51.
- MIYANO S., 1980. *Life tables of colonies and workers in a paper wasp, *Polistes chinensis antennalis*, in central Japan (Hymenoptera: Vespidae)*. Res. Popul. Ecol. 22, 69–88.
- OLEKSA A., WIŚNIEWSKI B., 2005. *Klecanka rdzaworożna *Polistes dominulus* (Christ, 1791) (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) – czy faktycznie gatunek skrajnie zagrożony w Polsce?* Wład. Enomol. 24, 179–188.
- POLIS G. A., 1981. *The evolution and dynamics of intraspecific predation*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12, 225–251.
- STRASSMANN J., 2001. *The rarity of multiple mating by females in the social Hymenoptera*. Insectes soc. 48, 1–13.
- WILSON E. O., 1979. *Spółczesność owadów*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- WILSON M. L., WALLAUER W. R., PUSEY A. E., 2004. *New cases of intergroup violence among chimpanzees in Gombe National Park, Tanzania*. Int. J. Primatol. 25, 523–549.
- WOYCIECHOWSKI M., ŁOMNICKI A., 1987. *Multiple mating of queens and the sterility of workers among eusocial Hymenoptera*. J. Theor. Biol. 128, 317–327.
- WOYKE J., 1971. *Badania nad uzyskaniem diploidalnych trutni pszczoł (Apis mellifica L.)*. Przegląd Zoologiczny 4, 355–371.