

URSZULA JABŁOŃSKA¹, AGATA KOSTRO-AMBROZIAK²

1

[HTTPS://ORCID.ORG/0000-0002-2365-7414](https://orcid.org/0000-0002-2365-7414)

Szkoła Doktorska Nauk Ścisłych i Przyrodniczych, Uniwersytet w Białymstoku

Doctoral School of Exact and Natural Sciences, University of Białystok

Ciołkowskiego 1K, 15-245 Białystok, Poland

e-mail: u.jablonska@uwb.edu.pl

2

[HTTPS://ORCID.ORG/0000-0001-8172-2985](https://orcid.org/0000-0001-8172-2985)

Pracownia Biologii Ewolucyjnej i Ekologii Owadów, Katedra Zoologii i Genetyki,

Wydział Biologii, Uniwersytet w Białymstoku

Laboratory of Insects Evolutionary Biology and Ecology, Department of Genetic and Zoology, Faculty of Biology,

University of Białystok

Ciołkowskiego 1J, 15-245 Białystok, Poland

e-mail: ambro@uwb.edu.pl

Parazytoidy złoży jaj pająków

Parasitoids of spider's egg sac

https://doi.org/10.36921/kos.2023_2901

Abstrakt

Złoża jaj pająków, pomimo różnych form ich ochrony przez samice, są atakowane i niszczone przez parazytoidy, które realizując swój rozwój przedimaginalny kosztem jaj pająków, częściowo lub całkowicie redukują sukces reprodukcyjny pająków i mogą stanowić jeden z głównych czynników ograniczających liczebność populacji pająków. Celem pracy był przegląd danych literaturowych i podsumowanie informacji dotyczących parazytoidów jaj i złoży jaj pająków. Omówiono biologię zarówno parazytoidów rozwijających się kosztem pojedynczego jaja pająka (owady błonkoskrzydłe z Platygastridae), jak i rozwijających się na złożu jaj pająka (owady z różnych rodzin błonkoskrzydłych, muchówek, sieciarek i luskoskrzydłych). Analiza danych literaturowych pokazała, że interakcje parazytoidów z pająkami wciąż są słabo poznane, szczególnie w kontekście mechanizmów odnajdywania przez parazytoidy kokonów gospodarza, specyficzności wyboru gospodarza czy nawet samego rozwoju parazytoidea w kokonie.

Słowa kluczowe: Araneae, Diptera, Hymenoptera, kokon, Lepidoptera, Neuroptera, parazytoid, złoży jaj

Abstract

Spider egg sacs, despite various forms of female protection, are attacked and destroyed by parasitoids, which, by realizing their preimaginal development at the expense of spider eggs, partially or completely reduce the reproductive

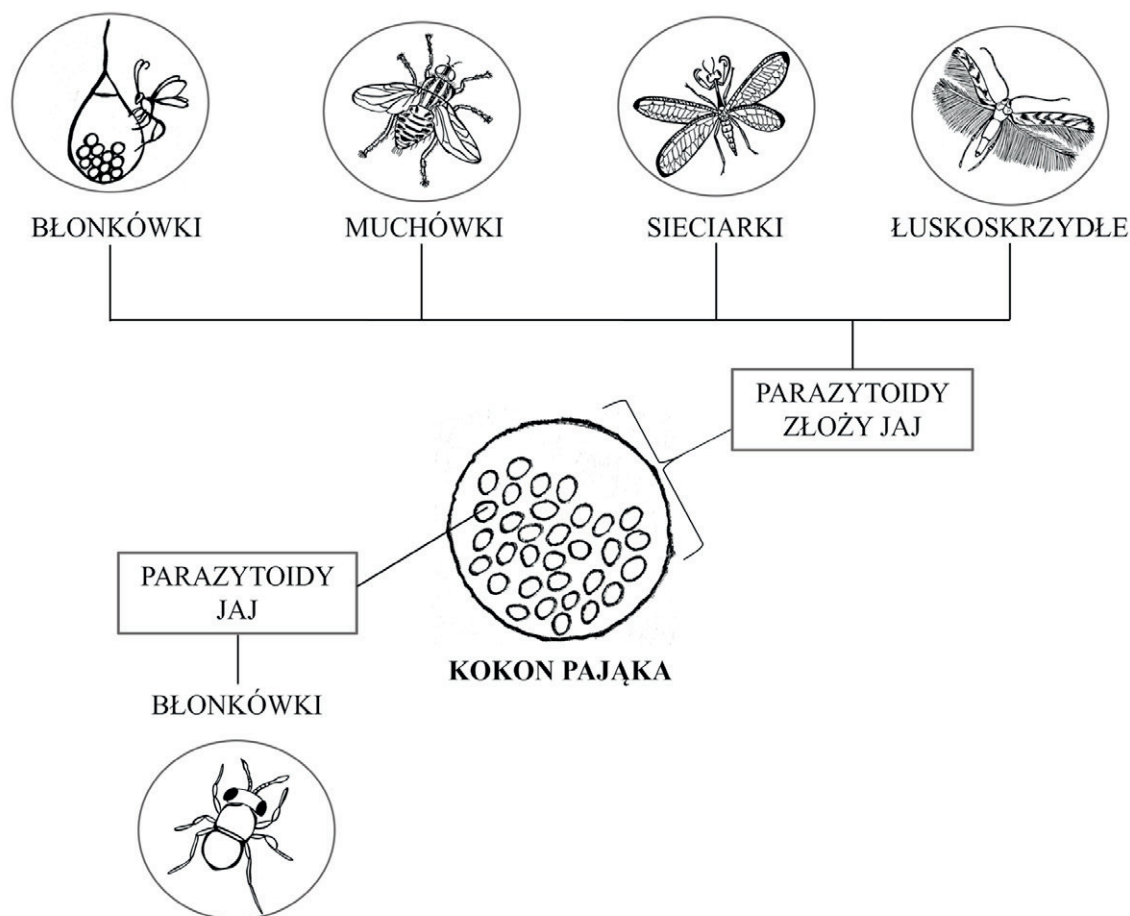
success of spiders, and may be one of the main factors limiting spider populations. The aim of this study was to review literature data and summarize the information on parasitoids of spider eggs and egg sacs. The biology of both parasitoids that develop at the expense of a single spider egg (hymenopterous insects from the Platygasteridae), and those developing on spider egg sacs (insects from various families of Hymenoptera, Diptera, Neuroptera, Lepidoptera) are discussed. Analysis of the literature data showed that the interactions of parasitoids with spiders are still poorly understood, especially in terms of the mechanisms used by parasitoids to find host cocoons, the specificity of host selection or even the development of the parasitoid in the egg sac itself.

Keywords: Araneae, Diptera, egg sac, Hymenoptera, Lepidoptera, Neuroptera, parasitoid

WSTĘP

Na dostosowanie (ang. fitness) pająków (Araneae) wpływa liczba i przeżywalność wydanego potomstwa. Samce pająków inwestują w potomstwo tylko prezygotycznie, natomiast zachowania rodzicielskie samic obejmują złożenie jaj (od kilku do kilkuset w złożu) oraz opiekę nad nimi – złoża jaj pająków nigdy nie są pozostawiane w środowisku bez ochrony (Foelix 2011). Niektóre samice strzegą swoich jaj – skakuny (Salticidae) z rodzaju *Helio-*

phanus, ukrywają w ziemi jaja otoczone kilkoma niemi przędzy i ich pilnują (Wesołowska i Haddad 2002), a aksamitnikowate (Clubionidae) budują kryjówkę w zwiniętych za pomocą przędzy liściach drzew lub trzcin, w których składają jaja (Miliczky i współaut. 2020). Powszechną strategią u pająków jest budowanie kokonów, które oprócz zapewnienia rozwijającemu się w nich potomstwu odpowiedniej temperatury i wilgotności, są potencjalnym zabezpieczeniem przed drapieżnikami i pasożytami (Hieber 1992).



Ryc. 1. Parazytoidy jaj i złoży jaj pająków (aut. Urszula Jabłońska).

W zależności od gatunku pająka, kokony różnią się wielkością, barwą, kształtem i umiejscowieniem w środowisku (Foelix 2011). Na przykład kokony przedstawicieli rodzaju *Ero* z rodziny naśladownikowatych (Mimetidae) są przyczepiane długą szypułą do kory drzew (Hieber 1992). Knapiatek brązowy *Agroeca brunnea* z rodziny obniżowatych (Liocranidae) mocuje natomiast swoje kieliszkokształtne kokony do niskiej roślinności lub pni drzew, dodatkowo stosując kamuflaż polegający na obklejeniu białego kokonu grudkami ziemi. Występują też pająki, które opiekę matczyną nad kokonem realizują aż do wyjścia z niego potomstwa – pogońcowate (Lycosidae) nosząc kokony przyczepione do kądziółków przędnych, zaś darownikowate (Pisauridae) w szczękoczułkach (Foelix 2011). Jednak pomimo różnych strategii opieki matczynej, złoża jaj są atakowane przez parazytoidy, które częściowo lub całkowicie redukują sukces rozrodczy pająków.

Parazytoidy, które swój rozwój larwalny realizują z wykorzystaniem tylko jednego gospodarza prowadząc zawsze do jego śmierci, stanowią szczególną grupę ekologiczną z pogranicza pasożytnictwa i drapieżnictwa. Organizmy rozwijające się w kokonach pająków i odżywiające się jajami są przez wielu badaczy klasyfikowane jako drapieżniki jaj i nie uwzględniane w zestawieniach opisujących parazytoidy. Przemawia za tym fakt, że zjadają one wiele jaj w całości, a jaja nie są organizmami w kontekście ekologicznym (Durkin i współaut. 2021). Kontrargumentem jest to, że larwy parazytoidów wykorzystują zasoby tylko jednego kokonu i przechodzą w nim przepoczwarczenie. Pozwala to zaliczyć je do grupy idiobiontów – parazytoidów jaj, larw i poczwerek, powodujących całkowite zatrzymanie rozwoju swojego żywiciela (Pennacchio i współaut. 2014). Często bardzo trudno określić granicę między drapieżnikiem jaj a parazytoidem złoży jaj, ze względu na niedostateczną wiedzę na temat biologii poszczególnych gatunków. Aby uniknąć przyjmowania niewłaściwych założeń, niektórzy autorzy wszystkie zwierzęta rozwijające się kosztem potomstwa pająków w kokonach określają wspólnym mianem „parazytoidów jaj i drapieżników” (Gillung i Borkent 2017). Stąd w niniejszej pracy opisano wszystkie grupy owadów rozwijające się w kokonach pająków i odżywiające się zawartością kokonu, przyjmując za Finch (2005) podział wyróżniający parazytoidy złoży jaj, które rozwijają się wewnątrz kokonu pająka i odżywiają całą zawartością kokonu lub jego częścią oraz parazytoidy jaj, rozwijające się w pojedynczych jajach w kokonie pająka (Ryc. 1).

PARAZYTOIDY ZŁOŻY JAJ

Błonkówki (Hymenoptera)

W rzędzie błonkoskrzydłych (Hymenoptera) przedstawiciele kilku rodzin, m.in. Diapriidae, Eupelmidae, gąsienicznikowatych (Ichneumonidae) i siercinkowatych (Pteromalidae), wykorzystują do swojego rozwoju przedimaginalnego złoża jaj pająków. Jest to dość dobrze poznana grupa owadów, licząca wiele gatunków parazytoidów, charakteryzująca się dużą różnorodnością porażanych gospodarzy (Fitton i współaut. 1987).

Rodzina gąsienicznikowatych to jedna z najbardziej zróżnicowanych grup parazytoidów o dużym znaczeniu ekologicznym (Quicke 2014). Parazytoidami złoży jaj pająków są m. in. *Agasthenes*, *Bathythrix*, *Clistopyga*, *Gelis*, *Hemiteles*, *Hidryta*, *Idiolispa*, *Tromatobia*, *Trychosis*. Gospodarzami wymienionych gąsieniczników są pająki z kilkunastu rodzin (Austin 1985, Fitton i współaut. 1987). Przedstawiciele pozostałych rodzin błonkoskrzydłych występują w kokonach pająków stosunkowo rzadziej. *Catolaccus* sp., *Pteromalus platyphilus* i *Pachyneuron solitarium* z rodziny siercinkowatych zostały stwierdzone odpowiednio w kokonach *Dictyna coloradensis*, *Dictyna arundinacea* i klejnotnika *Theridiosoma gemmosum* (Fitton i współaut. 1987; Kostro-Ambroziak i współaut. 2020). *Arachnophaga* sp. reprezentujący rodzinę Eupelmidae występuje w kokonach pająka z rodzaju *Mastophora* (krzyżakowate), natomiast *Basalys pedisequa* z rodziny Diapriidae został znaleziony w kokonie pająka, którego gatunek nie został określony (Fitton i współaut. 1987).

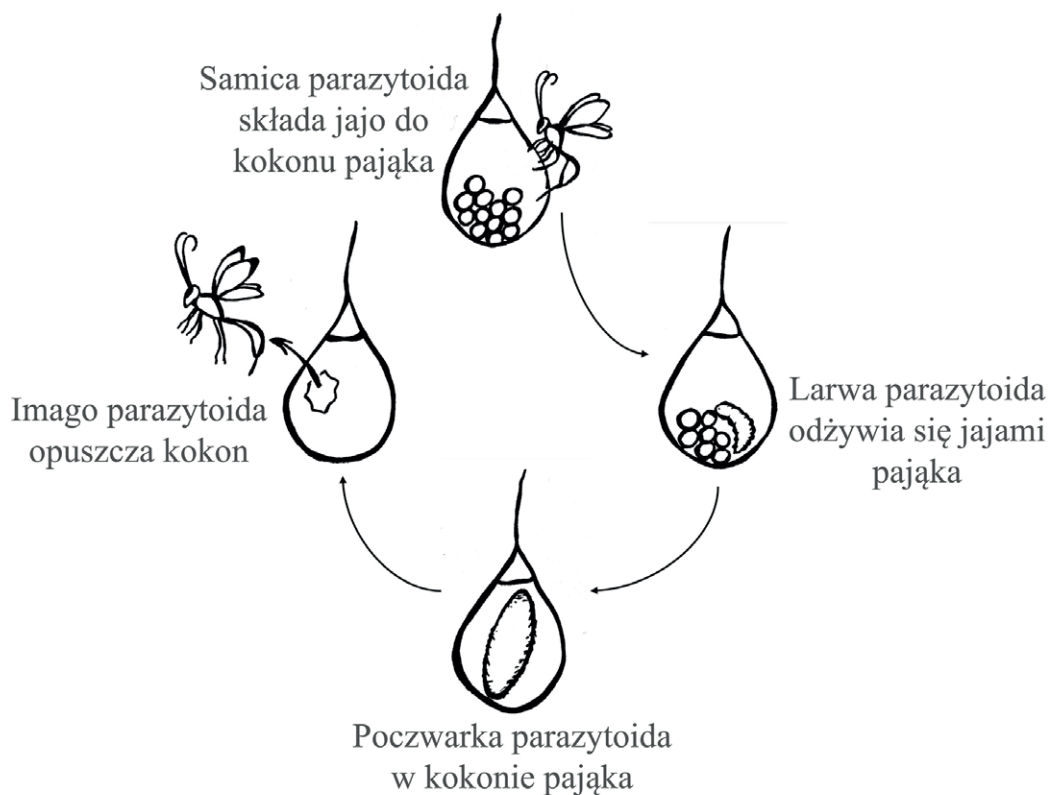
Błonkówki mogą rozwijać się w złożach jaj pająków wykazujących różne strategie opieki na kokonem. Przedstawiciele gąsienicznikowatych z podrodziny Cryptinae wykorzystują kokony pozostawiane bez opieki, np. pająków z rodziny naśladownikowatych (Rollard 1990), jak i kokony pająków wykazujących aktywną opiekę nad złożem jaj, np. pogońcowatych i darownikowatych. Parazytoidem, który składa jaja do kokonów aktywnie chronionych przez samice pająków jest m. in. *Hidryta sordida*, stwierdzony w kokonach sześciu gatunków z rodzaju *Pardosa*, jak i *Gelis micrurus*, występujący w kokonach kilkunastu gatunków z rodzaju *Pardosa* oraz u bagnika przybrzeżnego *Dolomedes fimbriatus* i darownika przedziwnego *Pisaura mirabilis* (Schwarz 2002; Yu i współaut. 2012). Przedstawiciele rodzaju *Gelis* znajduje się także w kokonach pozostawianych przez samice pająka w środowisku. Na przykład w kokonach klejnotnika *Theridiosoma gemmosum*, przyczepionych bardzo długą szypu-

lą do liści drzew, wykazano obecność *Gelis melanocephalus* i *Gelis mangéri* (Kostro-Ambroziak i współaut. 2020). *G. melanocephalus* wykorzystuje również złoża jaj pajaków z rodzin: ciemieńcowatych (Dictynidae), krzyżakowatych, kwadratnikowatych (Tetragnathidae), lejkwocowatych (Agelenidae), osnuwikowatych (Linyphiidae) i obniżowatych (Schwarz i Shaw 1999). Wszystkie te rodziny łączy brak aktywnej opieki nad kokonem. W przypadku takich kokonów, parazytoidy nie wykazują zwykle wąskiej specjalizacji względem gospodarza, tym samym w kokonach danego gatunku pająka spotykamy różne gatunki parazytoidów. Przykładowo u knapiatka brązowego stwierdzono *Bathyrhix fragilis*, *Gelis balteatus*, *G. intermedius*, *G. longicauda*, *G. meigenii*, *G. melanocephalus* i *G. zonatus* (Rollard 1990).

Sposób, w jaki parazytoidy lokalizują kokony pajaków, nie jest w pełni wyjaśniony. Najprawdopodobniej biorą w nim udział lotne związki zapachowe pochodzące od roślin charakterystycznych dla siedliska gospodarza oraz z przędzy danego gatunku pająka. W jednych z opublikowanych badań samice *Gelis festinans* preferowały zapach liści

pszenicy, która jest głównym składnikiem siedliska ich gospodarza – płądraka czarnego *Erigone atra* (osnuwikowate). Po kontakcie z siecią pająka, samice *G. festinans* wykazywały wzmożone zachowania poszukiwawcze, których nie obserwowano w przypadku kontaktu z sieciami innych pajaków (Baarlen i współaut. 1996).

Samice błonkoskrzydłych składają jaja do kokonów pajaków (Ryc. 2) przy pomocy cienkiego pokładełka (Wheeler i McCaffrey 1989). W kokonach pajaków z jaj rozwijają się larwy, a następnie poczwarki, a kokon opuszczają imagines parazytoidea (Rollard 1990). W jednym kokonie pająka może rozwijać się jeden lub wiele osobników parazytoidea danego gatunku. Zawsze pojedynczo w kokonie spotykane są larwy *Hidryta* sp. (Edgar 1971), ale inne gatunki mogą występować pojedynczo lub grupowo. Przykładem jest *Tromatobia ornata* – od 1 do 13 larw w kokonach tygryzka paskowanego *Argiope bruennichi* (krzyżakowate) (Rollard 1990; Wawer i Kostro-Ambroziak 2016). Liczba osobników danego gatunku parazytoidea w kokonie prawdopodobnie zależy od wielkości kokonu pająka (Kostro-Ambroziak i współaut. 2020).



Ryc. 2. Cykl życiowy parazytoidów złoży jaj z rodziny gąsienicznikowatych (aut. Urszula Jabłońska).

Parazytoid w kokonie odżywia się przez cały okres swojego rozwoju larwalnego. Rollard (1990) podaje, że larwy Ichneumonidae przebijają chorion jaj i wysysają z nich zawartość. Natomiast z obserwacji larw *Hidryta sp.* w kokonach wałęsaka leśnego *Pardosa lugubris* (pogońcowate) wynika, że odżywiają się one również dalszymi stadiami rozwojowymi pająków – prelarwami i larwami, chwytając żuwaczkami za odwłok i wysysając go (Jabłońska 2020).

Larwa parazytoidea może niszczyć całą zawartość kokonu pająka, jak ma to miejsce w przypadku *Hidryta sp.* rozwijającego się w kokonie wałęsaka leśnego lub tylko jego część, np. podczas rozwoju *Gelis melanocephalus* w kokonach krzyżaka nadwodnego *Larinioides cornutus* (Edgar 1971; Schwarz i Shaw 1999).

Parazytoid po osiągnięciu ostatniego stadium larwalnego wytwarza w kokonie oprzęd poczwarkowy, a obecność poczwarki może wpływać na zewnętrzny wygląd takiego kokonu. Na przykład kokon z poczwarką *Hidryta sp.* zmienia kształt z owalnego na eliptyczny, staje się ciemniejszy i twardszy. Mimo to, samice *P. lugubris* nadal noszą taki zdeformowany kokon, w którym nie ma już ich potomstwa (Jabłońska 2020). Niektóre gatunki parazytoidów również zimują w kokonach pająków jako przedpoczwarki lub poczwarki, m.in. *Hidryta sp.* (Edgar 1971). Dojrzałe osobniki parazytoidów wychodzą z kokonów przez wygryziony przez nie otwór. Przedstawiciele rodzaju *Gelis* opuszczają kokony klejnotnika w miejscu, gdzie ściana kokonu jest najcieńsza, co sugeruje wysoką specjalizację tego rodzaju do pasażowania na złożach jaj pająków (Kostro-Ambroziak i współaut. 2020).

Stopień porażenia („sparazytowanie”) złoży jaj pająków, definiowany jako stosunek liczby kokonów z parazytoidem do liczby wszystkich analizowanych kokonów w danej populacji, różni się w zależności od gatunku pająka, badanej populacji i roku. Jeśli w danej populacji stwierdzone są różne gatunki parazytoidów, czasami literatura podaje tylko całkowite sparazytowanie populacji. Na przykład w Bretanii porażenie kokonów knapiatka brązowego przez siedem gatunków z podrodziny Cryptinae w czterech kolejnych latach wynosiło od 30 do 44%. Porażenie tygrzyka paskowanego przez *Tromatobia ornata* w tych samych badaniach osiągało dużo niższe wartości – od 0 do 18,8%. Z kolei u krzyżaka ogrodowego *Araneus diadematus* wykazano obecność parazytoidów w 40% kokonów (Rollard 1990). Sparazytowanie złoży jaj pająków wykazujących aktywną opiekę nad kokonem może być równie wysokie i sięgać nawet 51,5% u *Pardosa sodalis* (pogońcowate) porażonych przez *Gelis sp.* na terenach

arktycznych Kanady (Bowden i Buddle 2012). Zatem parazytoidy złoży jaj mogą stanowić jeden z głównych czynników ograniczających liczebność populacji pająków.

Muchówki (Diptera)

Parazytoidami złoży jaj są również muchówki (Diptera) z rodziny bujankowatych (Bombyliidae), niezmiarkowatych (Chloropidae), wywilżnowatych (Drosophilidae), wodarkowatych (Ephydriidae), zadrowatych (Phoridae), ścierwicowatych (Sarcophagidae) i rączycowatych (Tachinidae) (Gillung i Borkent 2017). W niektórych z wymienionych taksonów stwierdzono wiele rodzajów, których przedstawiciele są parazytoidami złoży jaj pająków, np. w niezmiarkowatych są to rodzaje: *Conioscinella*, *Gaurax*, *Oscinella*, *Oscinisoma*, *Pseudogaurax*, *Siphonella* i *Tricimba* (Barnes i współaut. 1992). Natomiast z rodziny wodarkowatych i bujankowatych w kokonach pająków rozwijają się tylko pojedyncze gatunki. Są to odpowiednio *Trimerina madizans* rozwijający się w kokonie *Hypselistes florens* (osnuwikowate) oraz *Petrorossia feti* (znaleziony w kokonie pająków z rodziny Oecobiidae) (Gillung i Borkent 2017).

Muchówki, których larwy rozwijają się kosztem złoży jaj, stwierdzono w kokonach pająków z kilkunastu rodzin. Wśród tych parazytoidów są wyspecjalizowane gatunki, np. *Parasarcophaga reposita* (ścierwicowate) znany tylko z kokonów przedstawiciela krzyżakowatych *Cyrtophora moluccensis* (Austin 1985). Ale są też rodzaje muchówek spotykane w kokonach pająków z różnych rodzin, np. *Pseudogaurax* u krzyżakowatych, kwadratnikowatych i omatnikowatych (Theridiidae) (Vetter i współaut. 2012).

Muchówki składają jaja na zewnętrznych warstwach kokonu pająka, skąd rozwijające się larwy przemieszczają się do jego wnętrza. Struktura kokonu może wpływać na to, czy dany gatunek muchówki złoży na nim jaja. Na przykład samice *Pseudogaurax signatus* (niezmiarkowate) składające jaja płasko na powierzchni kokonu pająka, trzy razy częściej porażały kokony czarnej wdowy *Latrodectus hesperus* (omatnikowate) o gładkiej powierzchni, niż kokony blisko spokrewnionej brązowej wdowy *Latrodectus geometricus* o powierzchni chropowatej i pokrytej kolcami (Vetter i współaut. 2012).

W jednym kokonie pająka larwy muchówek mogą rozwijać się pojedynczo lub grupowo. Stwierdzono od 1 do 39 larw *Pseudogaurax signatus* w kokonie czarnej wdowy i od 1 do 25 larw tej samej muchówki u brązowej wdowy (Vetter i współaut. 2012). Larwy

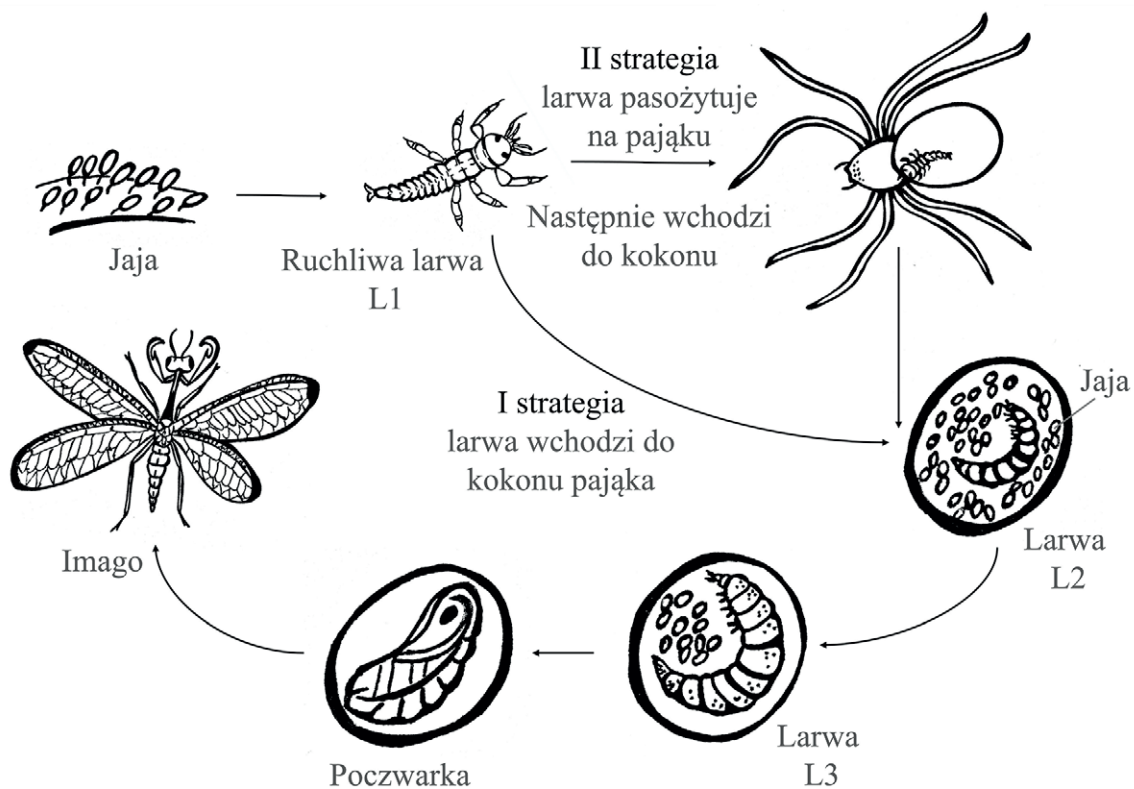
muchówek odżywiają się jajami pająka, ale dotychczasowe dane wskazują, że nie niszczą całego złoża jaj, a tym samym tylko częściowo zmniejszają sukces reprodukcyjny pająków. Na przykład w badaniach z północnej Brazylii, kokony kwadratnika *Tetragnatha* sp. opuszczały cztery muchówki *Pseudogaurax cingulatus* oraz cztery młode pająki (Riccardi i Pádua 2021). Natomiast rozwijająca się larwa *Trimerina madizans* spożywa średnio sześć jaj pająka *Hypselistes florens* z rodziny osnuwиковатых (Gillung i Borkent 2017). W kokonie pająka muchówki przechodzą również stadium poczwarki, opuszczając go jako imago (Hickman 1970). Niektóre gatunki hibernują wewnątrz kokonu, jak np. *Sarcophaga sexpunctata* (ścierwicowate) w kokonach krzyżaka nadwodnego.

Stopień porażenia kokonów pająków przez muchówki może być różny w różnych populacjach. Sparazytowanie kokonów czarnej wdowy przez

Pseudogaurax signatus w południowej Kalifornii wyniosło 6,1%. Dane dla tych samych gatunków pająka i parazytoida z Zatoki San Francisco wskazują na porażenie rzędu aż 40% (Vetter i współaut. 2012).

Sieciarki (*Neuroptera*)

Przedstawiciele sieciarek z rodziny złotookowatych (Chrysopidae), życiorkowatych (Hemerobiidae) i Mantispidae również wykorzystują kokony pająków do swojego rozwoju przedimaginalnego. Wśród nich najczęściej w kokonach pająków stwierdzane są gatunki Mantispidae z rodzaju *Austromantispa*, *Campion*, *Climaciella*, *Mantispa* i *Theristia* (Austin 1985). Dorosłe owady tych sieciarek, pod względem wyglądu i zachowań drapieżnych, przypominają niewielkie modliszki, stąd pochodzi nazwa tej rodziny (łac. *Mantodea* oznacza modliszkę).



Ryc. 3. Cykl życiowy sieciarek z rodziny Mantispidae (aut. Urszula Jabłońska).

Larwy Mantispidae nie wykazują preferencji względem gospodarza, np. *Austromantispa* atakuje jaja pająków z rodzin aksamitnikowatych, skakunowatych i spachaczowatych (Sparassidae). W kokonach pająków parazytoidy te występują pojedynczo lub grupowo. Obserwowano nawet 16 larw *Mantispa viridis* w jednym kokonie, ale do stadium

postaci dorosłej przeżywały maksymalnie cztery z nich. Dotychczasowe stwierdzenia larw Mantispidae pochodziły z kokonów pająków należących do 18 rodzin (Austin 1985; Brushwein i współaut. 1992).

Sieciarki z rodziny Mantispidae składają jaja w pobliżu kokonu pająka (Kaston 1938), a rozwinięta z jaja ruchliwa larwa, w pierwszym stadium,

lokalizuje pająka lub jego złoże jaj (Ryc. 3). Larwy trafiają do kokonów pająków na różne sposoby. Na przykład larwy *Mantispa viridis* bezpośrednio odnajdują kokon i do niego wchodzi. Z kolei larwy *Mantispa uhleri* stosują strategię polegającą na zlokalizowaniu pająka i umocowaniu się najpierw do jego ciała. Wówczas larwy prowadzą pasożytniczy tryb życia – przebywają w płucotchawkach pająka lub na przewężeniu między głowotułowiem a odwłokiem i odżywiają się jego hemolimfą. Rozwój dokończyć mogą tylko te larwy, których gospodarzami są samice – jeśli larwy znajdują się na samcu pająka, przemieszczają się na samicę podczas kopulacji lub zachowań kanibalistycznych. Badania wykonane na *Mantispa uhleri* i pająku *Rabidosia rabida* (pogońcowate) wykazują, że obecność pasożyta wpływa na skrócenie rozwoju samicy pająka, szybsze osiągnięcie przez nią dojrzałości płciowej i wcześniejsze złożenie jaj. Larwa przemieszcza się do kokonu podczas jego budowy i przechodzi w nim przez dwa kolejne, nieruchliwe stadia larwalne. Odżywia się tylko jajami, przebijając ich osłonki i wysysając płynną zawartość (Redborg 1982). Autor sugeruje, że larwy Mantispidae wydzielają związki chemiczne, które zahamowują rozwój jaj. Dzięki temu larwy przez cały okres swojego rozwoju mogą mieć dostęp do pokarmu. Rozwijające się z jaj postaci larwalne pająka byłyby trudniej przyswajalne lub nawet niebezpieczne (możliwość zranienia) dla parazytoidea. Przepoczwarczenie zachodzi wewnątrz kokonu pająka (Redborg 1983).

Łuskoskrzydłe (*Lepidoptera*)

Parazytoidea złoży jaj pająków mogą być również łuskoskrzydłe (*Lepidoptera*), chociaż literatura opisuje tylko dwóch przedstawicieli tych owadów – z rodziny Cosmopterigidae i Stathmopodidae. Austin (1978) podaje, że w 1917 r. Alfred Jefferis Turner (australijski lepidopterolog) zaobserwował larwę stopnika *Stathmopoda* sp. w kokonie pająka z rodziny krzyżakowatych. Natomiast w kokonach *Trichonephila edulis* (krzyżakowate), w sześciu na dziesięć badanych, stwierdzono obecność larw *Anatrachyntis terminella*. Kokony pająków *T. edulis* mają żółtą barwę i kłaczkową strukturę, są budowane w pobliżu sieci pająka i pozostawiane bez opieki. Larwy *Anatrachyntis terminella* występowały w kokonie pająka grupowo – od 4 do 53 osobników, aktywnie żerując. Rozbudowanymi żuwaczkami przebijały osłonki jaj i odżywiały się ich płynną zawartością. Po osiągnięciu 4,5 mm rozpoczynały robienie oprzędu poczwarkowego wewnątrz kokonu pająka. W kokonach, w których było najwięcej larw parazytoidea (22 i 53) całe złoże jaj zostało zniszczone,

zaś w pozostałych sukces rozrodczy samicy (liczony jako stosunek liczby młodych pająków, które opuściły kokon do liczby złożonych jaj) wynosił 20,0–55,0%. W kokonach nieporażonych wartość ta wynosiła 68,8–86,6% (Austin 1978).

PARAZYTOIDY JAJ

Błonkówki (Hymenoptera)

Parazytoidy jaj to organizmy, których larwy rozwijają się wewnątrz jaj gospodarzy – każda larwa wykorzystuje tylko jedno jajo, stąd w literaturze nazywane są prawdziwymi parazytoidea, w przeciwieństwie do parazytooidów złoży jaj (Austin 1984). Do parazytooidów jaj pająków należą przedstawiciele rodziny Platygasteridae, liczącej ponad 4000 gatunków i będących parazytoidea jaj i postaci dorosłych różnych grup stawonogów na całym świecie (Buhl i Choi 2006).

W podrodzynie Scelioninae wyspecjalizowane w porażaniu jaj pająków są gatunki należące do plemienia Baeni, między innymi rodzaje *Baeus*, *Ceratobaeus*, *Idris* i *Odontacolus*. Stwierdzono je jako parazytoidea wielu rodzin pająków wyższych, m. in. aksamitnikowatych, krzyżakowatych, lejkwcowatych, pogońcowatych, czy ukośnikowatych (Austin 1985; Kamalanathan i Austin 2021). Wymienione błonkówki wykazują dużą specjalizację względem gospodarza, np. *Ceratobaeus* stwierdzono tylko w jajach gatunków z rodzajów *Clubiona* i *Hemicloea*, a *Idris flavicornis* – tylko w rodzinie pogońcowatych (Austin 1984; Iqbal i Austin 2000).

Lokalizowanie gospodarzy odbywa się poprzez rozpoznawanie podłoża charakterystycznego dla danego gatunku pająka, na przykład *Ceratobaeus* lokalizuje korę eukaliptusa, na której budują kokony jego gospodarze. Istotne są również właściwości chemiczne kokonu oraz powierzchnia samych jaj (Austin 1984).

Przedstawiciele podrodziny Scelioninae stosują różne strategie składania jaj do jaj pająków. Samice *Hickmanella* i *Idris*, posiadające krótkie pokładelka, drążą w ścianie kokonu otwór, przez który dostają się do jego wnętrza (Austin 1985). Z kolei samice gatunków z rodzaju *Ceratobaeus*, dzięki długiemu pokładelku, przebijają się nim przez ścianę kokonu, pozostając w trakcie składania jaja poza kokonem pająka. Obserwacje Austina (1984) wykazały, że samice *Ceratobaeus masneri* porażają tylko zewnętrzne warstwy złoży jaj, nie docierając do jaj znajdujących się w środku (stanowiących ok. 30–40% złoży jaj). Rozwijające się larwy mogą zajmować różne miejsce w jaju, między innymi przebywają w żółtku bezpośrednio pod tkanką zarodkową.

Odżywiają się zawartością jaja aż do opuszczenia osłonki jajowej – należą do owadów żerujących również w stadium poczwarki. Czas rozwoju larw jest zależny od temperatury otoczenia (od 21 do 96 dni) i płci (samce pojawiają się wcześniej od samic). Osobniki opuszczające jajo pająka są zdolne do lotu i składania jaj (Austin 1984).

Bardzo ciekawym przedstawicielem Scelioninae jest *Echthrodesis lamorali* – endemit Półwyspu Przylądkowego w Afryce, który rozwija się w jajach pająków strefy pływów *Desis formidabilis* (Desidae). Pająki te żyją grupowo w muszlach wodnych ślimaków, tam też składają kilkukomorowe kokony z 8–19 jajami w każdej komorze. Samice *E. lamorali*, aby dostać się do środka kokonu, wygryzają w nim mały, okrągły otwór. Po wejściu do wnętrza badają powierzchnię jaj, a następnie składają do nich po jednym jaju. W jednej komorze kokonu mogą przebywać nawet trzy samice składające jaja. Jaja pająka, podczas rozwoju w nich parazytoidea, zmieniają kształt i barwę z białawej na brązową. *E. lamorali* całkowicie niszczy złożę jaj swoich gospodarzy (van Noort i współaut. 2014).

Stopień porażenia kokonów pająków przez Scelioninae może być różny, np. na Węgrzech porażenie *Pardosa agrestis* (pogońcowate) przez *Idris flavicornis* wynosiło 14–17%. W jednym kokonie pająka było porażonych od 1 do 16 jaj (Rádai i współaut. 2018). W niektórych częściach świata, np. w Australii, ta grupa parazytoidea może stanowić jeden z głównych czynników ograniczania liczebności populacji pająków (Austin 1982).

PODSUMOWANIE

Warunki w kokonach, idealne dla rozwoju potomstwa pająka, okazują się być również idealne i niezbędne dla rozwoju wielu parazytoidea należących do błonkoskrzydłych, muchówek, sieciarek i łuskoskrzydłych, które do swojego rozwoju przedmagnalnego wykorzystują pojedyncze jajo lub całe złożę jaj pająka. Pomimo różnorodnych form opieki pająków nad potomstwem, parazytoidea mogą całkowicie redukować sukces rozrodczy pająka, stanowiąc tym samym ważny czynnik ograniczający liczebność populacji pająków na świecie.

Fascynująca koewolucja parazytoidea z pajakami zaskakuje różnorodnością, ciągle jednak pozostawiając wiele pytań bez odpowiedzi – zarówno w kontekście specyficzności i mechanizmów wyboru gospodarza, rozwoju parazytoidea w złożu jaj pająka, jak i samych gatunków parazytoidea. Zdarsza się bowiem, że owady (błonkówki i muchówki) wyhodowane z kokonów pająków są dotąd nieznanne dla nauki. Zatem badanie złożu jaj pająków może

być również źródłem informacji o entomofaunie i niezwykłych interakcjach międzygatunkowych, które warto odkrywać i zgłębiać.

LITERATURA

- Austin A.D., 1978. *A note on the life history of Anatrachyntis terminella (Walker) (Lepidoptera: Cosmopterigidae), whose larvae are predacious on the eggs of Nephila edulis (Koch) (Araneae: Araneidae)*. Aust. J. Entomol. 16, 427–428. <https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1977.tb00134.x>
- Austin A.D., 1982. *The biology and ecology of Clubiona species (Araneae: Clubionidae) and their scelionid parasitoids (Hymenoptera)*. Doctoral dissertation.
- Austin A.D., 1984. *The fecundity, development and host relationships of Ceratobaeus spp. (Hymenoptera: Scelionidae), parasites of spider eggs*. Ecol. Entomol. 9, 125–138. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1984.tb00707.x>
- Austin A.D., 1985. *The function of spider egg sacs in relation to parasitoids and predators, with special reference to the Australian fauna*. J. Nat. Hist. 19, 359–376. <https://doi.org/10.1080/00222938500770261>
- Baerlen P., Topping C.J., Sunderland K.D., 1996. *Host location by Gelis festinans, an egg sac parasitoid of the linyphiid spider Erigone atra*. Entomol. Exp. Appl. 81, 155–163. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1996.tb02027.x>
- Barnes J.K., Higgins L.E., Sabrosky C.W., 1992. *Life histories of Pseudogaurax species (Diptera: Chloropidae), descriptions of two new species, and ecology of Nephila clavipes (Linnaeus) (Araneae: Tetragnathidae) egg predation*. J. Nat. Hist. 26, 823–834. <https://doi.org/10.1080/00222939200770501>
- Bowden J.J., Buddle C.M., 2012. *Egg sac parasitism of Arctic wolf spiders (Araneae: Lycosidae) from northwestern North America*. J. Arachnol. 40, 348–350. <https://doi.org/10.1636/p11-50.1>
- Brushwein J.R., Hoffman K.M., Culin J.D., 1992. *Spider (Araneae) taxa associated with Mantispa viridis (Neuroptera: Mantispidae)*. J. Arachnol. 20, 153–156.
- Buhl P.N., Choi J.-Y., 2006. *Taxonomic Review of the family Platygasteridae (Hymenoptera: Platygastroidea) from the Korean Peninsula*. J. Asia Pac. Entomol. 9, 121–137. [https://doi.org/10.1016/S1226-8615\(08\)60283-6](https://doi.org/10.1016/S1226-8615(08)60283-6)
- Durkin E.S., Cassidy S.T., Gilbert R., Richardson E.A., Rot A.M. i współaut., 2021. *Parasites of spiders: Their impacts on host behavior and*

- ecology. *J. Arachnol.* 49, 281–298. <https://doi.org/10.1636/JoA-S-20-087>
- Edgar W.D., 1971. *Aspects of the ecology and energetics of the egg sac parasites of the wolf spider Pardosa lugubris (Walckenaer)*. *Oecologia* 7, 155–163. <https://doi.org/10.1007/BF00346357>
- Finch O., 2005. *The parasitoid complex and parasitoid induced mortality of spiders (Araneae) in a Central European woodland*. *J. Nat. Hist.* 39, 2339–2354. <https://doi.org/10.1080/00222930502005720>
- Fitton M.G., Shaw M.R., Austin A.D., 1987. *The Hymenoptera associated with spiders in Europe*. *Zool. J. Linn. Soc.* 90, 65–93. <https://doi.org/10.1111/j.10963642.1987.tb01348.x>
- Foelix R.F., 2011. *Biology of spiders*. Oxford University Press, New York.
- Gillung J.P., Borkent C.J., 2017. *Death comes on two wings: a review of dipteran natural enemies of arachnids*. *J. Arachnol.* 45, 1–19. <https://doi.org/10.1636/JoA-S-16-085.1>
- Hickman V.V., 1970. *The biology of Tasmanian Chloropidae (Diptera) whose larvae feed on spiders' eggs*. *J. Entomol. Soc. Aust. N.S.W.* 7, 8–33.
- Hieber C.S., 1992. *The role of spider cocoons in controlling desiccation*. *Oecologia* 89, 442–448. <https://doi.org/10.1007/BF00650327>
- Iqbal M., Austin A.D., 2000. A preliminary phylogeny for the Baeni (Hymenoptera: Scelionidae): endoparasitoids of spiders eggs. [w:] *Hymenoptera: Evolution, Biodiversity and Biological Control*. Austin A, Dowton M. (red.). Csiro Publishing, Australia, 178–191.
- Jabłońska U., 2020. *(Nie) łatwe życie w kokonach, czyli parazytoidy kontra pająki z rodziny pogórcowatych (Lycosidae)*. Praca dyplomowa. Wydział Biologii, Uniwersytet w Białymstoku.
- Kamalanathan V., Austin A.D., 2021. *New species group of brachypterous Idris Förster, 1856 sl (Hymenoptera: Platygasteridae sl) from the Oriental region*. *Austral Entomol.* 60, 215–224. <https://doi.org/10.1111/aen.12522>
- Kaston B.J., 1938. *Mantispidae parasitic on spider egg sacs*. *J. N.Y. Entomol. Soc.* 46, 147–153.
- Kostro-Ambroziak A., Kupryjanowicz J., Schwarz M., 2020. *Who wins? Ray spiders (Theridiosoma gemmosum) (Araneae: Theridiosomatidae) versus egg sac parasitoids*. *J. Arachnol.* 48, 90–93. <https://doi.org/10.1636/0161-8202-48.1.90>
- Miliczky E.R., Horton D.R., Waters T.D., Wohleb C.H., 2020. *Observations on the life history and ecology of Clubiona pacifica Banks in Washington State (Araneae: Clubionidae)*. *J. Arachnol.* 48, 49–58. <https://doi.org/10.1636/0161-8202-48.1.49>
- van Noort S., Masner L., Popovici O., Valerio A.A., Taekul C. i współaut., 2014. *Systematics and biology of the aberrant intertidal parasitoid wasp Echthrodesis lamorali Masner (Hymenoptera: Platygasteridae s.l.): a parasitoid of spider eggs*. *Invertebr. Syst.* 28, 1–16. <https://doi.org/10.1071/IS13015>
- Pennacchio F., Caccia S., Digilio M.C., 2014. *Host regulation and nutritional exploitation by parasitic wasps*. *Curr. Opin. Insect Sci.* 6, 74–79. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2014.09.018>
- Quicke D.L., 2014. *The braconid and ichneumonid parasitoid wasps: biology, systematics, evolution and ecology*. John Wiley & Sons, Oxford.
- Rádai Z., Popovici O., Vas Z., Fusu L., 2018. *First record of the parasitoid Idris flavicornis (Hymenoptera: Scelionidae) from eggs of the wolf spider Pardosa agrestis (Araneae: Lycosidae)*. *Folia Entomol.* 79, 101–106. <https://doi.org/10.17112/Folia-EntHung.2018.79.101>
- Redborg K.E., 1982. *Interference by the mantispid Mantispa uhleri with the development of the spider Lycosa rabida*. *Ecol. Entomol.* 7, 187–196. <https://doi.org/10.1111/j.13652311.1982.tb00657.x>
- Redborg K.E., 1983. *A mantispid larva can preserve its spider egg prey: evidence for an aggressive allomone*. *Oecologia* 58, 230–231. <https://doi.org/10.1007/BF00399222>
- Riccardi P.R., Pádua D.G., 2021. *First record of egg sac predation of the fly Pseudogaurax cingulatus Sabrosky (Diptera, Chloropidae) upon spider Tetragnatha sp. (Araneae, Tetragnathidae) in northern Brazil*. *Pap. Avulsos Zool.* 61, e20216104. <https://doi.org/10.11606/1807-0205/2021.61.04>
- Rollard C., 1990. *Mortality of spider eggs in Brittany*. *Acta Zool. Fenn.* 190, 327–331.
- Schwarz M., 2002. *Revision der westpaläarktischen Arten der Gattungen Gelis Thunberg mit apteren Weibchen und Thaumatogetelis Schwarz (Hymenoptera, Ichneumonidae)*. *Linz. Biol. Beitr.* 34, 1293–1392.
- Schwarz M., Shaw M.R., 1999. *Western Palaearctic Cryptinae (Hymenoptera: Ichneumonidae) in the National Museums of Scotland, with nomenclatural changes, taxonomical notes, rearing records and special reference to the British check list. Part 2. Genus Gelis Thunberg (Phygadeuontini: Gelina)*. *Entomol.'s Gaz.* 50, 117–142.
- Vetter R.S., Vincent L.S., Itnyre A.A., Clarke D.E., Reinker K.I. i współaut., 2012. *Predators and parasitoids of egg sacs of the widow spiders, Latrodectus geometricus and Latrodectus hesperus (Araneae: Theridiidae) in southern California*. *J. Arachnol.* 40, 209–214. <https://doi.org/10.1636/Hi11-93.1>
- Wawer W., Kostro-Ambroziak A., 2016. *Egg sac parasitism: how important are parasitoids in*

- the range expansion of the wasp spider Argiope bruennichi* ? J. Arachnol. 44, 247–250. <https://doi.org/10.1636/P15-65>
- Wesołowska W., Haddad C. R., 2002. *A new termitivorous jumping spider from South Africa (Araneae Salticidae)*. Trop. Zool. 15, 197–207. <https://doi.org/10.1080/03946975.2002.10531174>
- Wheeler G. S., McCaffrey J. P., 1989. *Egg predation by Catolaccus prob. n. sp. (Hymenoptera, Pteromalidae) on the spider, Dictyna coloradensis (Dictynidae)*. J. Arachnol. 17, 371–373.
- Yu D. S. K. C., van Achtenberg, K. Horstman., 2012. World Ichneumonoidea 2011. Taxapad 2012. Vancouver, Canada.