

# Loupeživé výpravy a rozmnožování u otrokářských mravenců a další případy sociálního parazitismu

Způsob zakládání hnízd může být u mravenců obecně zcela nezávislý (královna zakládá hnízdo sama, nebo ve skupince, ale bez pomoci dělnic), či závislý na již existujícím mraveništi jiného (hostitelského) mravenčího druhu. U středo-evropských mravenců zakládá hnízdo závislým způsobem 35 % druhů, trvalými (obligátními) sociálními parazity však zůstává jen 15 % druhů našich mravenců. Dočasní (fakultativní) paraziti potřebují pomoc hostitelských mravenců jen při založení hnízda (viz také Živa 2008, 6: 271–273). Trvalé soužití dvou různých druhů má několik stupňů závislosti. Nejnižším je xenobióza, kdy mravenčí host (např. *Formicoxenus nitidulus*) sice žije v hnízdě hostitele (různé druhy lesních mravenců rodu *Formica*), ale jeho komůrky jsou oddělené a na svém hostiteli pouze zěbrá potravu. Vyšším stupněm je inkvilinie, kdy oba druhy žijí ve společném hnízdě a hostitel se stará o potravu a vedle svého plodu i o plod parazita. Nefunkční kasta dělnic parazita je redukována (*Strongylognathus testaceus*), nebo se rodí jen výjimečně (*Myrmica hirsuta*) či již není přítomna vůbec (mravenec bachratý – *Anergates atratulus*). Královna hostitele je feromonálně brzděna v produkci vlastní pohlavní generace ve prospěch dělnic, které se starají o chod hnízda a tím i o parazita. Nejvyšším stupněm sociálního parazitismu je trvalé otrokářství (dulose). Parazitní královna usmrcuje hostitelskou matku a aby hnízdo časem nevymřelo, musí její dělnice doplňovat stav pomocných dělnic loupežemi plodu v cizích hnízdech. Nejznámějším příkladem je mravenec otrokářský (*Polyergus rufescens*), zvaný též amazonka.

U dočasně parazitických druhů po proniknutí závisle zakládající královny do cizího hnízda přichází původní domácí matka o život, nebo je vyhnána a vládu přebírá vetřelkyně. Její potomstvo časem převládne a smíšené mraveniště se po vymření původních dělnic (pomocných mravenců) stane opět trvale jednodruhovým. Jako příklad může posloužit mrave-

nec lesní (*Formica rufa*) z podrodu *Formica* v užším pojetí, který využívá hnízda druhů z podrodu *Serviformica*, kam patří např. mravenec otročící (*F. fusca*). Jistou výjimkou mezi závisle zakládajícími mravenci je příležitostný otrokář mravenec loupeživý (*F. sanguinea*) z podrodu *Raptiformica*, jenž občas vykrádá kukly mravenců podrodu *Serviformica* a většinou

je zkonzumuje jako potravu. Z některých se ale také líhnou jakoby mimochodem v jeho mraveništi dělnice podrodu *Serviformica*, ty pak tvoří součást hnízdní osádky i ve zralém mraveništi.

Pokud vylíhly dělnice parazitující královny nepřevezmou od pomocných dělnic péči o chod ovládnutého mraveniště, musí nějakým způsobem jejich počet doplňovat, protože by osiřelé pomocné dělnice pro nepřítomnost své původní matky časem vymřely. Jsou tedy nuceny pořádat tzv. otrokářské výpravy, při nichž přepadené mraveniště více či méně poškozují, v každém případě je ochuzují o uloupené kukly.

Zatímco naši trvalí otrokářští mravenci *Myrmoxenus ravouxi* a *Harpagoxenus sublaevis* v přepadeném mraveništi nejen královnu, ale i domácí dělnice napadají, a pokud neutečou, také zabíjejí, loupeživé dělnice mravence otrokářského (*P. rufescens*) se chovají jako gentlemanské zlodějky. Domácích dělnic z podrodu *Serviformica* si amazonky pokud možno nevšímají a případným nečetným útokům obránkyň se hbitě vyhýbají. Navíc je matou a odpuzují výměšky Dufourovoy žlázy, které působí na oběť jako propagandistický alomon (látka vylučovaná jedním druhem ovlivňující chování jiného druhu a prospěch z ní má vysílající; z chemického hlediska často jde o stejnou sloučeninu, kterou napadený druh používá ve vzájemné komunikaci jako populašný vzom). Jediným jejich zájmem je získat kuklu nebo velkou larvu a utíkat s kořistí zpět ke svému mraveništi (obr. 2). Jedině v případě nejvyšší nouze použijí svých srovnatelných kusadel uzpůsobených k boji, ale nikoli k práci, a jediným kousnutím bojechtivou obránkyň hnízda smrtelně poraní. Čím početnější totiž přepadené hnízdo po nájezdu zůstává, tím více kukel opět vyprodukuje a může být znovu zdrojem plodu při dalším přepadení. Není neobvyklé vykrást hnízdo bezprostředně dvakrát za sebou. Pozoroval jsem i případ, kdy v mraveništi současně loupily dvě výpravy otrokářů ze dvou různých hnízd, aniž by si navzájem překážely.

## Logistika otrokářských výprav

K výpravám dochází v době, kdy už jsou v mraveništi přítomny kukly, tedy koncem jara a v létě. Většinou jde o teplé dny, kdy obloha není zcela zatažena mraky. Domácí hnízdo napřed opouštějí průzkumnice (skauti), které se vydávají různými směry do krajiny a snaží se nalézt hnízdo pomocných mravenců. Někdy ho najdou překvapivě daleko, pozoroval jsem výpravu amazonek, která sledovala mírně se klikatící stopu do hnízda vzdáleného přímou čarou asi 120 m. Mravencům trvalo přesně 60 minut, než od svého hnízda doběhli k cíli. Cílové hnízdo bylo velmi nenápadné, nepatrný otvor v trávě poblíž okraje chodníku. Množství přibíhajících mravenců synchronizovaně pronikalo dovnitř. Po chvíli se loupeživé dělnice vynořovaly ven s kuklami v kusadlech a nastupovaly zpáteční hodinový běh opět po své původní stopě. Občas z hnízda vyběhla i domácí dělnice s kuklou nebo larvou a snažila se uprchnout do okolí. Velmi často domácí mravenci šplhali na stébla trav, protože tam byli v bezpečí. Při jiné příležitosti





2



3



4



5

1 Oranžově zbarvené dělnice mravence otrokářského (*Polyergus rufescens*) – amazonky – přinášejí uloupené kukly do domácího hnízda kolem tmavých pomocných (otročících) dělnic druhu *Formica rufibarbis*.

2 Dělnice mravence otrokářského mají srpovitá kusadla, která se hodí pouze k boji a loupení plodu, nemohou sloužit jako pracovní nástroj (ke stavbě a udržování hnízda, péči o plod a královnu apod.).

3 Královna mravence otrokářského s pomocnými hostitelskými dělnicemi mravence *F. gagates* ve formikáriu (zařízení k chovu mravenců)

4 Královna mravence travního (*F. pratensis*) s pomocnými dělnicemi *F. rufibarbis* – v tomto případě nejde o otrokářství, ale o závislé zakládání hnízda (fakultativní sociální parazitismus). Blíže v textu

5 Dělnice mravence otrokářského při hygieně – jediné činnosti, kterou kromě loupení kukel ovládá.

jsem dokonce viděl domácí královnu, jak přepadené hnízdo opustila. Po odchodu poslední otrokářské dělnice se domácí dělnice se zachráněným plodem postupně vrátí, což lze předpokládat i o uprchlé královně. Pokud sama nenajde cestu zpět, do hnízda ji zavedou dělnice (táhnou ji za kusadla).

Skauti pokládají stopu stopovacími feromony sekretu zadečkových žláz (pygidiální

žlázy), které si se sekretem nanášejí na chodidla při občasných zastaveních zvláštními pohyby, ne nepodobnými škvabvým křečím. Takto stopu zesilují i mravenci putující s výpravou. Stopa je tak silná, že se jí mravenci mohou řídit dokonce v případě nečekaného deště. Někdy však vede „do ztracena“ – viděl jsem už několik výprav, které minuly pomocná hnízda, protože je skaut také o kousek minul, a končily tam, kde žádné hnízdo nebylo, mravenci jen pobíhali v kruzích a pak se vydali zpět bez jakékoli kořisti. Jindy z domácího mraveniště vyšly až tři různé výpravy do různých směrů a všechny byly úspěšné.

Kolega V. Vohralík jednou sledoval nepočtenou výpravu první generace amazonek (tyto dělnice jsou menší a tmavší), která se snažila vyloupit hnízdo mravence *Lasius emarginatus*, což je druh naprosto nevhodný již svými malými tělesnými rozměry. Do hnízda se jim však proniknout nepodařilo, a tak byl výsledek nulový.

Otrokářské výpravy amazonek většinou probíhají mezi 16. a 17. hodinou, v případě vysoké teploty i později (až do 18,30 hod.). S koncem sezony bývají výpravy mnohdy neúspěšné, protože všechna blízka hnízda pomocných mravenců již byla vyloupena.

V případě výše zmíněných otrokářů rodů *Myrmoxenus* a *Harpagoxenus* se před vyhlédnutým hnízdem nejprve všichni účastníci loupežné výpravy shromáždí tak, že jeho objevitelky přivádějí další (a ty zase další) dělnice tandemovým během

(přiváděná dělnice je v tykadlovém kontaktu se zadečkem přivádějící dělnice), dokud není počet obléhajících mravenců dostatečný pro přepadení hnízda. Délka trasy výprav těchto malých loupeživých mravenců nepřesahuje několik metrů a počet uloupených larev a kukel jde spíše jen do desítek. Kukly samců jsou v hnízdě zkonzumovány a kukly samiček se nechají vylíhnout. Pokud se vylíhnou královny, ukousnutím křídel jsou degradovány na dělnice. Hnízda obětí však bývají trvale oslabena nebo zničena, takže toto destruktivní chování nakonec poškozuje i samotné otrokáře. Naproti tomu výpravy otrokářů rodu *Polyergus* mohou mířit do značných vzdáleností a vhodné hnízdo dokáže objevit i jediný úspěšný skaut, po jehož stopě se pak vydají hromadně a rychle všechny útočící amazonky. Počet uloupených kukel ze všech hnízd, v nichž nejsou zabíjeni domácí mravenci, může dosáhnout až několika desítek tisíc za rok.

#### Anexe hnízd otročících mravenců

Co však činí loupeživé výpravy mravenců *P. rufescens* jedinečnými, je jejich využití jako prostředku k usazení vlastní mladé královny v hnízdě pomocných mravenců (závislé zakládání). Jak taková akce probíhá, může dokumentovat následující série pozorování.

Zhruba od poloviny července se začínají ve vchodech hnízd objevovat okřídlení jedinci mravence otrokářského (neoplozené



samičky – potenciální nové královny a mladí samečci), kterým zpočátku dělnice pomocných mravenců dovolují jen několikaminutové pobyty mimo hnízdo. Pokud okřídlení jedinci sami nelezou zpět, dělnice je k tomu po chvíli donutí. V určitou dobu však začnou individuálně odlétat samečci. Po čase počínají vylézat ven i samičky a šplhají na stébla trav, odkud se snaží vzlétnout, což se jim občas povede. Obvykle se tak děje kolem poledne. Daří se to zejména na svažitéch stráních, na rovném terénu tyto pokusy často končí jen jako metrové či kratší skoky.

Dne 29. července 2009 jsem pozoroval hnízdo amazonek, v jehož okolí se pohybovalo několik dělnic pomocných mravenců druhu *F. rufibarbis* (obr. 1). V 16,15 hod. se začaly ve vchodové štěrbině objevovat první okřídlené samičky mravence otrokářského, které střídavě vylézaly a zalézaly do hnízda. Několika z nich se podařilo vyšplhat na stéblo trávy a vzlétnout. Po několika minutách se vchodem hruly ven početné dělnice amazonek a pobíhaly kolem. Za 10 minut nabral zdánlivý chaos určitý směr a mravenci se vydali na cestu v koloně dlouhé v konečné fázi asi 10 m. K tomuto proudu se přidávaly okřídlené samičky, z nichž některé se pokoušely vzlétnout a pak se zase zařazovaly do kolony. Přitom se snažily vyhýbat dělnicím, které po nich občas chňapaly. Asi tak 10 m od hnízda jsem zaregistroval první bezkřídlé (tedy čerstvě oplozené) královny, z nichž některé utíkaly do stran a jiné se vracely proti proudu dělnic (vždy se jim snažily vyhnout). V místě nově přepadeného hnízda (vzdáleného zhruba 30 m) seděl na stéble přímo nad vchodem sameček mravence otrokářského. Samečci určitě seděli i jinde podél cesty, soudě podle počtu bezkřídlých sameček sledujících výpravu. B. Seifert (2007) uvádí, že se k samičkám slétávají vedeni sexuální feromonem, který samičky vylučují z kusadlových žláz. Okřídlené samičky, kterým se nepodařilo spářit, se vracely s výpravou zpět a pomocné dělnice je bez problémů vpouštěly do mateřského hnízda.

Druhý den jsem měl možnost na stejné lokalitě znovu pozorovat výpravu a tentokrát i páření. Samečci seděli asi 15 m od hnízda na stéblech uschlé trávy a na větvích stromu téměř se dotýkajících terénu. Slétávali na zem a pářili se s přibíhajícími samičkami. Páření jedné samičky s více samečkami jsem nezaznamenal. Ihned po kopulaci samičky odlamovaly křídla a odbíhaly různými směry. Já sám jsem



průnik bezkřídlé samičky do přepadeného hnízda neviděl, ale v literatuře se uvádí, že samička amazonek využívá zmatku v přepadeném hnízdě, vniká do něj a usmrcuje původní královnu. Pomocnými dělnicemi je přijata jen první samička (má možnost napařfémovat se vůni původní královny). Později vniklé parazitické královny již nejsou úspěšné a dělnice je usmrtí (Grasso a kol. 2004).

Dne 15. srpna téhož roku jsem opět na stejné lokalitě zachytil další výpravu mravence otrokářského, v níž běžela jedna okřídlená samička. Znovu jsem pozoroval několik neúspěšných pokusů vzlétnout, i snahu dělnic jejího druhu ji chytit. Zhruba 10 m od hnízda vylezla na suchý list ze stromu a setrvala na něm takřka bez pohybu asi pět minut s rozevřenými kusadly – zřejmě vypouštěla sexuální feromon. Ten však podráždil kolem běžící dělnici pomocných mravenců, která na královnu zaútočila. Samička unikla a zalezla do suché trávy, kde se náhle vynořil sameček a začal se s ní pářit. Znovu na ně ovšem narazila pomocná dělnice a donutila královnu popoběhnout a táhnout za sebou samečka ležícího na zádech. Asi po 10 sekundách se sameček odpojil a odlétl a královna se dala do běhu směrem, kterým se pohybovala výprava otrokářských dělnic. Občas se zastavila a snažila se odlomit křídla, což se jí podařilo jen na jedné polovině těla. Záhy jsem ji však v trávě ztratil z dohledu.

Co říci závěrem? Založení hnízda je pro mravence *M. ravouxi* a *H. sublaevis* (ale i jiné závisle zakládající druhy) záležitostí

6 Příklad tzv. mravenčí xenobiózy – malý druh mravence *Formicoxenus nitidulus* („host“) hnízdí na temeni kup lesních mravenců rodu *Formica*. Svým hostitelům nevykrádá plod, pouze v nich žebra potravu, nebo jim ji krade od úst, když se velcí mravenci vzájemně krmí.

7 Další příklad závislého zakládání kolonie – královna druhu *Lasius umbratus* s vlastními (žlutými) dělnicemi a s hostitelskými (černými) dělnicemi mravence obecného (*L. niger*)

8 Královna druhu *Myrmica hirsuta*, příklad inkvilinie – permanentního sociálního parazitismu. Královny pronikají do hnízd pomocných mravenců *M. sabuleti*, ale domácí královnu nezabíjejí, jen feromony brzdí produkci pohlavní generace hostitele ve prospěch dělnic. Kasta dělnic parazita je velmi redukována, často se nerodí vůbec. Snímky V. Suralové

samotných královen. Královny mravence otrokářského (*P. rufescens*) mohou ale využívat pomoci dělnic svého druhu, které propagandistickým alomonem narušují obranyschopnost přepadeného hnízda a umožňují tak královně jeho převzetí. Jak zakládají hnízdo samičky odlétnouví do krajiny, je sporné, má se za to, že se také připojují k otrokářským výpravám, vedeným z jiných hnízd. Oplozené královny se pohybují v terénu značnou rychlostí a jsou-li něčím poplašené, rychlost pohybu ještě zvyšují. Pozoroval jsem při pokusech v umělých mraveništích, že touto zběsilou rychlostí dokáží vyprovokovat k útoku i novorozené dělnice pomocných mravenců, které jinak nejsou pro svou nezralost schopny rozeznat cizí od domácího a na cizí otrokářskou královnu, která by byla v klidu, by nezaútočily.

Klasická literatura (např. Wasmann 1890 nebo i Seifert 2007) uvádí také možnost, že královny mravence otrokářského založí hnízdo po sólovém vniknutí do pomocné kolonie. U mnoha jiných druhů tomu tak díky feromonům Dufourový zadečkové žlázy skutečně je. Zda to platí i u *P. rufescens*, se snad ukáže časem. Já jsem však žádné takové úspěšné sólové proniknutí do hnízda v přírodě neviděl a pokusy ve formikáriích tomu příliš nenasvědčují.

Citovanou literaturu najdete na webové stránce Živý.