

## Jak na sobě naši mravenci sociálně parazitují

**V souvislosti s parazitickými mravenci si většina lidí nejspíše vybaví mravence otrokáře (*Polyergus rufescens*), popularizovaného i v knížkách O. Sekory. Je největším sociálně parazitickým druhem mravence v České republice. Čtenářům Cesty k mravencům (Academia 1997) od E. O. Wilsona a B. Hölldoblera snad vytane na mysl extrémně modifikovaný *Teleutomyrmex schneideri*, kterému chybí kasta dělnic a jehož královny žijí přichyceny na tělech královen svých hostitelů z rodu *Tetramorium*. Mravenec *T. schneideri* u nás zatím nalezen nebyl. Přesto není *P. rufescens* ani zdaleka jediným v ČR žijícím sociálně parazitickým druhem. A i ti ostatní vedou život nanejdůležitější a nejzajímavější.**

Co vlastně otrokářům jejich způsob života přináší? Je to patrně především výhoda podstatného umělého růstu populace a s tím spojené „ekonomiky“ hnízda. Mravencům neparazitických druhů trvá často několik let, než je kolonie dostatečně silná na to, aby si mohla dovolit plynout energií na produkci pohlavních jedinců (sameček a samiček schopných založit novou kolonii). Otrokáři tento problém obcházejí získáváním pracovní síly odjinud a podíl jejich vlastních dělnic v kolonii bývá celkem zanedbatelný. Platí za to ale silnou degeneraci: dělnice tzv. obligátních otrokářů (plně závislých na dělnicích jiných druhů) neumějí postavit hnízdo, sehnat potravu, ba ani se postarat o vlastní larvy. Jejich jediným úkolem je zajišťovat přísun práce schopných dělnic zvenčí, na kterých jejich kolonie závisí.

**Typy sociálního parazitismu mravenců**  
Mezi mravenci můžeme rozlišit několik typů sociálního parazitismu. U našich druhů naprosto nejrozšířenějším je para-

zismus dočasný, kdy je hostitelských (pomocných) mravenců třeba pouze během zakládání nové kolonie. V tom případě vzniká mladá samička parazita do hnízda hostitelského druhu, zabije přítomnou královnu a je pak dělnicemi adoptována. Její potomstvo, které vychovávají hostitelské dělnice, je plně vyvinuté a soběstačné; v průběhu času se populace parazita zvětšuje, dělnic hostitele ubývá a smíšená kolonie přechází v čistou kolonii dočasně parazitického druhu.

Samičky otrokářských mravenců (termínů otrokářský a otrokář používám dále ve smyslu způsobu života, nemusí jít nutně o *P. rufescens*) zakládají hnízdo stejným způsobem jako dočasný sociální paraziti – samice se zmocňují hnízda hostitelského mravence, přičemž původní královnu zabijí. Na rozdíl od dočasných parazitů nejsou ale jejich dělnice schopné zabezpečit normální chod hnízda, podnikají proto nájezdy na okolní kolonie hostitele a odnášejí z nich larvy a kukly, které pak dochovávají. Tento typ parazitismu

se nazývá duloza. Otrokáři využívají toho, že pro mravence je domácí kolonie ta, ve které se vyvíjeli z kukly, chovají se tedy v kolonii otrokáře stejně nebo podobně jako v kolonii svého vlastního druhu (nepatří to však úplně vždy, viz dále).

Přechod mezi dočasným sociálním parazitismem a obligátním otrokářstvím můžeme nalézt u druhu *Formica* (podrodu *Raptiformica*) *sanguinea* (obr. 1). Dělnice tohoto mravence podnikají občasná nájezdy na kolonie jiných druhů z rodu *Formica*, a to podrodu *Serviformica*, a kromě zabitých obránců, které konzumují, z nich odnášejí i potomstvo, které opět zčásti požírají, zčásti dochovávají. Nájezdy jsou poměrně vzácné, podíl otroků v hnízdech *F. sanguinea* obvykle nepřesahuje 10 % všech dělnic a řada kolonií *F. sanguinea* je neprovádí vůbec. Dělnice *F. sanguinea* nejsou pro nájezdy nijak viditelně přizpůsobeny, jejich hlavní zbraň je silně vyvinutá jedová žláza a především výměšek uvolňovaný z Dufouroyvy žlázy (umístěné v zadečku), který působí paniku mezi napadenými mravenci.

Všichni ostatní naši otrokářští mravenci patří mezi obligátní, tj. jsou přímo závislí na stálém přísunu dělnic pomocných mravenců. Přestože dělnice otrokářů bývají silně vyzbrojeny (např. jejich kusadla bývají hladká a ostrá, takže jsou vhodná k boji, ale obtížně použitelná, mají-li sloužit jako nástroj, zatímco kusadla neparazitických mravenců jsou tupá a ozubená – obr. 2), boje v napadeném hnízdě jsou spíše vzácností. Na rozdíl od *F. sanguinea*, který napadené mravence zabíjí, aby se jimi živil, nemají obligátní otrokáři na boji s dělnicemi napadené kolonie žádný zájem. Útočníci uvolňují feromony, které obvykle obránce zmatou, k organizované obraně hnízda proto většinou nedojde a domácí dělnice se pouze snaží uprchnout s částí larev a kukel.

U dalších druhů postoupila degenerace dělnic ještě dále. Tento typ sociálního parazitismu se často označuje jako inkvilinní. Toto dělení je ovšem poněkud zavádějící, protože hranice mezi otrokáři a inkvilinními parazity není ostrá. U inkvilinních parazitů chybí kasta funkčních dělnic – buď se dělnice nevyvíjejí vůbec, nebo jen v omezené míře a jsou morfologicky i chováním degenerované a pro kolonii bezvýznamné. Místo produkce nefunkčních a zbytečných dělnic dává samice přednost plození velkého množství pohlavních jedinců. Svou přítomností tyto paraziti obvykle nijak neovlivňují přítomnost královny hostitele (není zabita), v některých případech ale samice parazita může ovlivňovat její plodnost (viz dále).

### Dočasný paraziti

Tímto způsobem zakládají své kolonie oba naše takřka neprozkoumané druhy rodu *Bothriomyrmex* (hostitelem jsou zástupci rodu *Tapinoma*) a mnoho druhů *Formica* a *Lasius*, přesněji řečeno v rodu *Formica* všechny druhy podrodů *Formica* s. str. (sensu stricto – v užším pojetí, kam patří např. známý mravenec lesní – *F. rufa*) a *Coptoformica*. Jejich hostitelem jsou



1

1 Dělnice fakultativně otrokářského mravence *Formica sanguinea*

mravenci z podrodu *Serviformica*. U rodu *Lasius* se takto chovají všechny druhy podrodů *Chtonolasius* a *Austrolasius*, což jsou nenápadní, často podzemní mravenci, kteří své kolonie zakládají přes hostitele z podrodu *Lasius* s. str. (např. velmi hojný mravenec obecný – *L. niger*). Dočasně parazitický je i středně velký mravenec černošedý (*Lasius fuliginosus*) z podrodu *Dendrolasius* vytvářející nápadné proudy dělnic na stromech a mezi nimi. Jeho hostitelem jsou druhy podrodů *Lasius* s. str. a *Chtonolasius* (v tom případě jde o sociální hyperparazitismus). Z uvedeného přehledu taxonů je zřejmé, že dočasný parazitismus není mezi našimi mravenci žádnou výjimkou – s pomocí jiných mravenců zakládá své kolonie plná pětina v ČR žijících druhů.

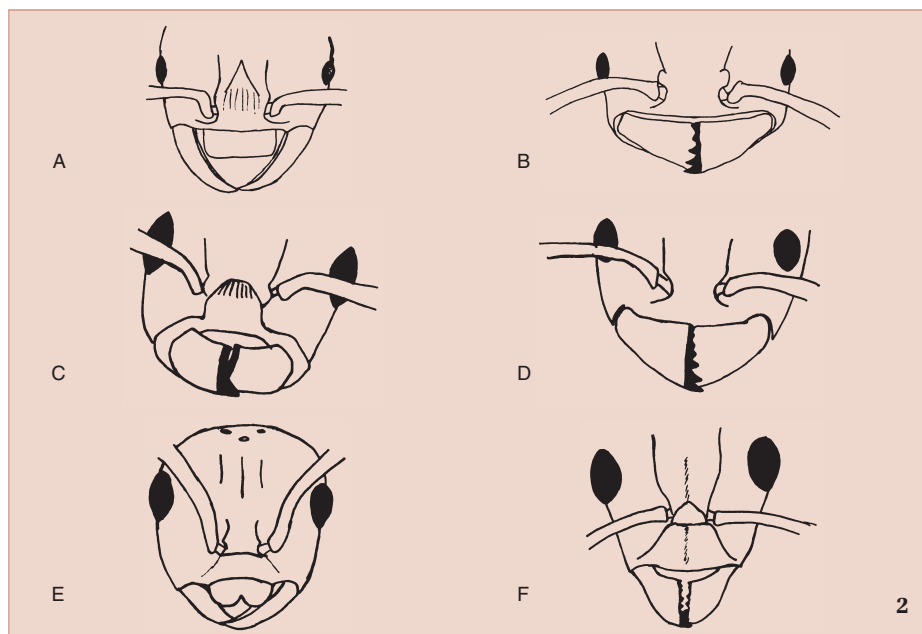
### Obligátní otrokáři

V ČR patří mezi obligátní otrokářské druhy mravenců *Harpagoxenus sublaevis*, *Myrmoxenus ravouxi* a již zmíněný mravenec otrokář (*P. rufescens*).

Mravenec *H. sublaevis* parazituje u rodu *Leptothorax*. Oplozená samička vnikne do hnízda, zabije nebo vyžene domácí královnu a dělnice a čeká, až se z kukel vylíhnou nové dělnice hostitele, které se o ni a její potomstvo dále starají. Kusadla tohoto mravence jsou nůžkovitá a *H. sublaevis* s nimi snadno odštíhuje v případě potřeby tělní přívěsky nepřítelů (končetiny, zadeček aj.). Nájezd tohoto mravence vypadá následovně: zvěd, který zjistí kolonii pomocných mravenců, se vrátí do hnízda a pomocí chemických a mechanických signálů vyburcuje nějakou další dělnici a vede ji k cíli. Tam se obě dělnice oddělí, běží zpátky a každá přivede další dělnici – tento poněkud těžkopádný způsob přivádění družek se nazývá tandemový běh a vyskytuje se i u jiných mravenců, např. právě u příbuzného rodu *Leptothorax*. To se opakuje, až je jedinců dost k provedení nájezdu. Sekret, který při útoku dělnice *H. sublaevis* vylučují z Dufourových žláz a kterým se snaží potřísnit dělnice napadeného hnízda, způsobuje, že tyto se pustí do boje mezi sebou. Brání-li se některá proti útočníkům, je zabita. Jako ostatní otrokáři odnášejí pak útočníci z dobytého hnízda plod, který dochovávají. Operační rádius nájezdů *H. sublaevis* je asi 3 m v okolí hnízda.

*Myrmoxenus ravouxi* napadá kolonie mravence rodu *Temnothorax*. Samička vniká do hnízda hostitele a zabíjí domácí královnu. Hlavní zbraní dělnic tohoto druhu je silný jed a žihadlo, jehož bodnutím do úst nebo zadečku zabíjí protivníky. Nájezd na kolonii pomocných mravenců začíná hned po jejím zjištění zvědy. Za vedoucím zvědem a po jeho pachové stopě se okamžitě vydává několik málo desítek dělnic. K boji opět většinou nedochází, případní obránci jsou rychle zabiti bodnutím. Z dobyté kolonie útočníci odnášejí kukly a velké larvy. Maximální vzdálenost, na kterou *M. ravouxi* podniká nájezdy na kolonie pomocných mravenců, se pohybuje kolem 3 m.

Až do vzdálenosti několika desítek metrů podniká nájezdy na kolonie mravenců podrodu *Serviformica* náš největší, nejznámější a nejlépe prozkoumaný mrave-



nec otrokář – *P. rufescens*. Také založení jeho kolonie začíná invazí mladé samičky do hnízda hostitelských mravenců a zabitím jejich královny. Někdy se mladá samička účastní nájezdu a usazuje se i s částí dělnic v čerstvě dobyté kolonii hostitele. Nájezd na kolonii pomocných mravenců opět vedou zvědové, kteří ji objevili. Rovněž dělnice *P. rufescens* používají během útoku výměšky Dufourových žláz, které odpuzují a matou dělnice napadených mravenců. Příležitostní obránci jsou likvidováni prokousnutím těla, k čemuž slouží útočníkům hladká, ostrá a šavlovitě zahnutá kusadla. Z hnízda opět odnášejí velké larvy a kukly.

Vžitá je představa, že dělnice pomocných mravenců z naloupených kukel a larv se v hnízdě otrokáře chovají „jako doma“, ale není tomu tak. Velmi zajímavá pozorování publikoval nedávno W. Czechowski (2005, 2006): dělnice mravence otročičího (*Formica fusca*, obr. 3) z kolonie mravence otrokáře (*P. rufescens*) často unikaly a vytvářely malá satelitní hnízda v okolí. Dělnice *P. rufescens* na tato hnízda podnikaly pravidelné nájezdy, při kterých ale neodnášely kukly (hnízda je kvůli nepřítomnosti královny neobsahovala), ale samotné uprchlé dělnice *F. fus-*

2 Kresby hlav některých sociálně parazitických mravenců (vlevo) a jejich hostitelů (vpravo). Pověšimněte si rozdíly mezi hladkými, pouze jako zbraň používanými kusadly parazitů a dobře ozubenými, k práci vhodnými kusadly jejich hostitelů. *Strongylognathus testaceus* (A), specializovaný otrokář žijící v koloniích rodu *Tetramorium* (B); *Harpagoxenus sublaevis* (C) podniká nájezdy na kolonie rodu *Leptothorax* (D); náš nejznámější otrokář *Polyergus rufescens* (E) a jeho obvyklý hostitel *Formica fusca* (F). Orig. P. Pech

3 Královna mravence *Formica fusca* – častá oběť sociálního parazitismu

4 Mravenec *Formicoxenus nitidulus* žije v kupovitých hnízdech mravenců rodu *Formica*. Snímky P. Krásenského

ca a přemísťovaly je zpět do své kolonie. Nebyla-li satelitní hnízda bývalých otroků napadána otrokáři, mohla adoptovat mladou samičku vlastního druhu a stát se čistými a plnohodnotnými koloniemi. Czechowski popisuje případ, kdy satelitní hnízdo uprchlíků bylo vybudováno tak, že mezi ním a kolonií *P. rufescens* ležela potravní cesta velkému mravenci *F. polyctena*, prostupná pro neteritoriální a podřízené dělnice *F. fusca*, ale nepřekonatel-





4

ná pro *P. rufescens*. Z kolonie otrokáře prchaly dělnice otroků za cestu *F. polyctena* takřka v zástupu. Idyla jejich nové kolonie skončila příštího roku, kdy se cesta *F. polyctena* přemístila jinam.

Je třeba zdůraznit, že zakládání hnízda přes pomocného mravence je spojeno se značným rizikem, a to i v případě obligátních otrokářů. Mnohdy bývá samička sociálně parazitického druhu proniknůvší do hnízda zabita domácími dělnicemi. Přestože se před nimi snaží maskovat (např. zabije osamělou dělnici hostitelského mravence a otírá se o ni, aby „načichla“ správným pachem) a bývá dobře vyzbrojena k boji, často je odhalena a přemožena.

### Inkvilinní paraziti

V ČR bylo zaznamenáno několik druhů inkvilinních parazitů. *Strongylognathus testaceus* parazituje v koloniích hojného mravence drnového (*Tetramorium caespitum*). Královna *S. testaceus* feromonálně ovlivňuje vývoj larev hostitele ve prospěch kasty dělnic a brání vzniku pohlavních jedinců. V hnízdech tohoto mravence se vyskytuje malý počet nefunkčních dělnic parazitického druhu. Mají hladká a šavlovitě zahnutá kusadla jako královna a stejná, jaká se vyskytují u otrokářů. A rovněž jako otrokáři i *S. testaceus* podniká – i když velmi vzácně – nájezdy na okolní kolonie *T. caespitum* a loupi z nich kukly, ze kterých odchovává nové otroky. Právě rod *Strongylognathus* je přechodem mezi pravým otrokářským a inkvilinním typem sociálního parazitismu. Vzhledem k tomu, že jeho samice nezabíjejí královnu hostitele, je dělnic pomocných mravenců stále dostatek a potřeba loupeživých nájezdů na okolní hnízda se vytrácí. V důsledku toho ztrácí smysl existence kasty dělnic parazitického druhu, které jsou neschopné péče o potomstvo, lovu či stavby hnízda a tato kasta mizí. Dělnice *S. testaceus* v napadeném hnízdě obvykle netvoří ani 1 % počtu všech dělnic. Málo známá je biologie příbuzného druhu *S. kratichvili*, který se vyskytoval např. na hadcové stepi u Mohelna a v ČR je již patrně vyhynulý. Podle nepřímých indicií by mohl být na rozdíl od svého příbuzného

ještě pravým otrokářem spíše než inkvilinním parazitem.

Dělnice se vzácně vyskytují i u mravence *Myrmica hirsuta*, který parazituje u *M. sabuleti*. Také u tohoto druhu přítomnost parazita ovlivňuje plodnost královny hostitele, tentokrát zpomalováním vývoje jeho larev. O biologii příbuzného druhu *M. karavajevi* se mnoho neví. Vyvíjí se u něho pouze pohlavní kasta.

Kasta dělnic zcela chybí i u mravence bachratého (*Anergates atratulus*), který je vázán na kolonie *Tetramorium caespitum* a *T. impurum*. Bývá ale přijímán pouze do osířelých kolonií (tj. bez královny), a protože dělnice hostitele nejsou nijak doplňovány, musí za krátkou dobu, než hostitelská kolonie vymře – cca v průběhu 2–3 let vyprodukovat velké množství potomstva. V důsledku velké reprodukční aktivity samičce mravence bachratého výrazně zduří zadeček (tzv. fyzogastrie).

### Evoluční souvislosti

K vývoji sociálního parazitismu mravenců může dojít několika odlišnými cestami. Otrokářství patrně vychází z čistě potravních a konkurenčních vztahů, neboť mnoho druhů mravenců zejména při nedostatku jiné potravy loví a požírá mravence jiné. Z cizích kukel, které nejsou dostatečně rychle zkonzumovány, se pak mohou vyvinout dělnice loveného druhu. Takový přechod mezi lovcem a otrokářem představuje *F. sanguinea*. Sociální parazitismus inkvilinního typu se může vyvinout z otrokářství, jak demonstrovuje rod *Strongylognathus*. Ale např. parazitické druhy rodu *Myrmica* vznikly nepochybně na otrokářství nezávisle. Evoluce jejich parazitismu je patrně spojena s polygynií (tj. větším počtem kladoucích samic v kolonii), u rodu *Myrmica* velmi častou, kdy se některé samice snaží o svůj maximální reprodukční úspěch na úkor ostatních (reprodukční úspěch u mravenců musíme ovšem poměřovat počtem pohlavního potomstva, především samic, dělnice pro pokračování druhu nehrají podstatnou roli). Důležitým faktorem ve vývoji parazita je miniaturizace: nejen u rodu *Myrmica* se vyskytuje tzv. queen effect (efekt královny), kdy přítomnost plodné královny

v hnízdě brzdí vývoj velkých larev, ze kterých se vyvíjejí plodné samičky. Tomuto problému se sociální parazit vyhýbá tím, že jeho samičky jsou malé a vyvíjejí se z larev stejné velikosti jako dělnice hostitele. U některých neparazitických druhů rodu *Myrmica* je vznik takových malých královen dosti častý, dá se říci, že v těchto případech probíhá evoluce sociálního parazitismu přímo před našima očima. Další důvod pro zmenšení velikosti těla může být ten, že velké tělo se zásobou energie není při parazitickém zakládání kolonie potřeba. Je proto lepší vychovat více malých samic, a tím zvýšit pravděpodobnost nalezení hostitele, než málo velkých.

V souvislosti se sociálně parazitickými mravenci se musíme zmínit ještě o dvou našich druzích, přestože podle přísných měřítek mezi obligátní parazity nepatří. Malý mravenec druhu *Formicoxenus nitidulus* (obr. 4) žije v hnízdech mravenců rodu *Formica*. Hnízda tohoto mravence, jichž může být v jednom hostitelském mraveništi až několik desítek, jsou od chodeb hostitele oddělená a vzhledem k jejich vnitřní organizaci a péči o larvy plně soběstačná. Mimo hnízda rodu *Formica* se *F. nitidulus* vyskytuje jen velmi vzácně a patrně pouze sezonně. Jeho dělnice jsou svými hostiteli tolerovány, do jisté míry dokáží komunikovat s hostitelským mravencem (např. sledují jeho pachové stopy) a přizpůsobují se u dělnic hostitele – žebrají u nich nebo kradou potravu při jejich vzájemném krmení.

*Formicoxenus nitidulus* hostitelskou kolonii prakticky nepoškozuje. Opak je pravdou v případě jiného trpaslíka, který se občas vyskytuje v hnízdech větších mravenců – *Solenopsis fugax*. Na rozdíl od *F. nitidulus* není na hostitelských mravencích závislý a může se vyskytovat i mimo jejich hnízda; v takových případech se žíví jako většina ostatních mravenců hmyzem a medovicí mšic. V hnízdech hostitelských mravenců ale loupi a požírá jejich potomstvo. Hnízdo velkých mravenců je protkáno sítí chodbiček *S. fugax*, z nichž některé vedou do komor s potomstvem hostitele, které dělnice *S. fugax* navštěvují a v nichž loupi potravu. Ve svých malých chodbičkách jsou pro mnohem větší dělnice hostitele nedostupné a během pobytu v komorách s jeho plodem kolem sebe rozšiřují výměšek jedové žlázy, který dělnice hostitele většinou odpudí.

Počátky tohoto způsobu života můžeme vidět u některých malých volně žijících druhů, např. z rodu *Leptothorax*, které si svá hnízda často budují v těsném sousedství jiných větších mravenců, neboť jim vyhovuje klimatizované prostředí jejich mohutných hnízd (o energetice mravenišť také Živa 2000, 5: 222–223). Kolem dělnic těchto velikánů pobíhají malíci mravenci bez povšimnutí.

Soužití více druhů mravenců v těsné blízkosti můžeme v přírodě pozorovat poměrně často. Obvykle ho umožňují velké rozdíly ve velikosti těla a dominanci. Naprostá většina těchto sousedství je ale víceméně náhodná (jejich příčinou bývá nejčastěji nedostatek míst vhodných pro stavbu hnízda) a podle našich současných znalostí nemá se sociálním parazitismem nic společného.