

EWOLUCJA PASOŻYTNICTWA SPOŁECZNEGO U MRÓWEK

Michał Michlewicz (Poznań)

Termin „pasożytnictwo społeczne” został po raz pierwszy użyty przez szwajcarskiego entomologa Auguste Forela w 1898 roku (Forel 1898) w kontekście myrmekologii, czyli nauki zajmującej się mrówkami. Od tamtego czasu ta dziedzina nauki zaczęła się dynamicznie rozwijać. Obecnie w myrmekologii zagadnienie to, jeżeli brać pod uwagę liczbę publikacji, znajduje się na drugim miejscu i wyprzedzane jest jedynie przez badania dotyczące zależności między mrówkami a mszycami oraz innymi przedstawicielami Homoptera (Czechowski et al. 2012).

By właściwie zrozumieć mechanizmy ewolucyjne kształtujące to zjawisko, należy zdać sobie sprawę, że istnieje wiele typów pasożytnictwa, które wyróżnić można wśród mrówek. Pierwszy podział, jakiego można dokonać klasyfikując różne typy pasożytnictwa, to wyróżnienie gniazd złożonych i kolonii mieszanych. W pierwszym wypadku dwa lub więcej gatunków zajmuje wspólne miejsce gniazdowania, czasem mając wspólne korytarze, potomstwo przechowywane jest jednak oddzielnie. W przypadku kolonii mieszanych potomstwo przechowywane jest wspólnie w jednym miejscu, a opieka nad nim sprawowana jest przez oba (lub więcej) gatunki żyjące w gnieździe (Wasmann 1891).

Gniazda złożone mogą występować w wielu typach. Zakładane są na drodze plezobiozy, kleptobiozy, lestobiozy, parabiozy i ksenobiozy. Plezobioza jest najbardziej początkową formą związku różnych gatunków mrówek. Dwa gatunki gniazdują bardzo blisko siebie, jednak nie komunikują się ze sobą lub robią to tylko w nieznacznym stopniu. W razie przypadkowego połączenia się części gniazd może nastąpić kradzież potomstwa. Im bliższe pokrewieństwo łączy te dwa gatunki, tym są one mniej skłonne do tolerowania się nawzajem. Kolejny typ, kleptobioza, polega na tym, że mniejsze gatunki mrówek, które zakładają swoje gniazda w pobliżu gniazd większych gatunków, żywią się resztkami pozostawionymi przez gospodarza, lub obrabowują jego robotnice, które znoszą pokarm do gniazda. Z lestobiozą mamy do czynienia wówczas, gdy mały gatunek mrówek buduje swe gniazda w ścianach gniazd większych gatunków mrówek bądź termitów. Lestobionty w ten sposób zdobywają pokarm bezpośrednio z gniazda gospodarza.

Parabioza polega na tym, że dwa (lub więcej) gatunki żyją we wspólnym gnieździe, nierzadko korzystają ze wspólnych szlaków zapachowych, jednak potomstwo przechowywane jest oddzielnie. Ksenobiozę charakteryzuje występowanie w jednym gnieździe dwóch gatunków: mniejszego, żyjącego w ścianach gniazda oraz gatunku większego – gospodarza. Mniejszy gatunek swobodnie przemieszcza się po gnieździe gospodarza, często pobierając od niego pokarm na drodze trofalaksji. Potomstwo przechowywane jest jednak osobno.

Kolonie mieszane również występować mogą w kilku typach. Mogą być one zakładane na drodze czasowego pasożytnictwa społecznego, dulozji (niewolnictwa) oraz inkwilinizmu. Czasowe pasożytnictwo społeczne polega na wnikięciu świeżo zapłodnionej królowej intruza do gniazda gospodarza. Następnie dochodzi do zabicia królowej należącej do gatunku gospodarza (zabija ją królowa będąca intruzem lub robotnice ją faworyzujące). Królowa będąca intruzem rozpoczyna składanie własnych jaj, tak, że z czasem w kolonii znajdują się dwa gatunki robotnic, które współpracują ze sobą. Po wymarcu robotnic należących do gospodarza gniazdo staje się jednogatunkowe. Z dulozją, zwaną też niewolnictwem, mamy do czynienia, gdy dany gatunek mrówki organizuje tak zwane rajdy mające na celu zdobycie poczwerek innego gatunku. Po wykluciu się robotnic pracują one na rzecz kolonii, wykonując większość lub wszystkie prace w gnieździe. Dulozja może przybierać charakter fakultatywny lub obligatoryjny. W pierwszym wypadku gatunek organizujący rajdy jest w pełni przystosowany do wykonywania wszelkich czynności w gnieździe i poza nim, może sobie więc poradzić samodzielnie. W drugim wypadku mamy do czynienia z gatunkiem na tyle wyspecjalizowanym, że jest on zależny od niewolnic – nie jest w stanie sam zdobywać, czy wręcz pobierać pokarmu, opiekować się potomstwem i wykonywać innych prac na rzecz kolonii. Ostatnim sposobem, w jaki powstawać mogą kolonie mieszane jest inkwilinizm. Gatunek pasożyta jest w tym wypadku całkowicie uzależniony od gospodarza, a kasta robotnic niemal u niego nie występuje (lub pojawia się bardzo rzadko w zredukowanej formie). Skrajne stadium inkwilinizmu zaobserwować można u występującej w Alpach francuskich i szwajcarskich

mrówki z gatunku *Teleutomyrmex schneideri* KUTTER, 1950. Gatunek ten nie posiada kasty robotnic i pasożytuje na innej, pospolitej mrówce z gatunku *Tetramorium caespitum* (LINNAEUS, 1758). Gatunek pasożyta nie posiada własnej kasty robotnic. Królowa, w porównaniu do królowej gospodarza, jest niewielka – ma 2,5 milimetra długości (królowa *T. caespitum* (L.) mierzy około 8 mm). Większość czasu spędza ona na ciele królowej gospodarza, w czym pomaga jej wklęśła spodnia część odwłoka oraz proporcjonalnie duże przyłgi na odnóżach. Pasożyty są karmione przez robotnice gospodarza. *T. schneideri* KUTT. Jest bardzo płodnym gatunkiem. Potomstwo wychowują robotnice gospodarza (Hölldobler & Wilson 1990).

Ciekawym jest fakt, że najbardziej złożone formy pasożytnictwa społecznego występują u gatunków, które zasiedlają szerokości geograficzne o raczej chłodniejszym klimacie, zwłaszcza na półkuli północnej. Wpływ niskiej temperatury na możliwość dołączenia obcej królowej (zarówno z tego samego, jak i obcego, spokrewnionego gatunku) był badany doświadczalnie. Poprzez odpowiednie ochłodzenie kolonii jak i dodatkowej królowej (królowych) możliwe było połączenie, które nie udawało się w warunkach wyższej temperatury (Wilson 1971).

W 1909 roku włoski entomolog Carlo Emery sformułował jedną z ważniejszych, jeżeli nie najważniejszą, regułę dotyczącą pasożytnictwa społecznego u mrówek. Stwierdził on, że mrówki uprawiające dulożę, jak również pasożyty czasowe i stałe, wykazują ścisłe pokrewieństwo ze swoimi gospodarzami (Emery 1909). Reguła ta jest prawdziwa również w przypadku gatunków inkwilinistycznych (Wilson 1971). Badania filogenetyczne także ją potwierdzają – istotnie gatunki pasożytnicze okazały się blisko spokrewnione z gatunkami gospodarzy, co więcej, morfologicznie bardziej przypominają swoich gospodarzy, niż jakikolwiek inny gatunek (Hölldobler & Wilson 1990).

Jedną z pierwszych, konkretnych hipotez dotyczących ewolucji pasożytnictwa społecznego był model specjacji allopatrycznej. Zakładał on powstanie, na drodze izolacji geograficznej dwóch izolowanych populacji, które z czasem dały początek nowym gatunkom. Po zaniknięciu bariery geograficznej jeden z gatunków zaczął pasożytować na drugim. Hipoteza ta jest zgodna z regułą Emery’ego (Wilson 1971). Późniejsze dowody wskazywały także na możliwość powstania pasożytnictwa społecznego na drodze specjacji sympatrycznej (Hölldobler & Wilson 1990). Ciekawe zjawisko, jeżeli mowa o specjacji sympatrycznej, możemy obserwować u pospolitego

w Polsce gatunku *Myrmica rubra* (LINNAEUS, 1758).

W roku 1993 został opisany przez Bernharda Seiferta nowy inkwilinistyczny gatunek – *Myrmica microrubra* SEIFERT, 1993. Gatunek ten, według autora, był inkwilinistycznym pasożytem *M. rubra* (L.), który nie posiadał własnej kasty robotnic (Seifert 1993). Przed odkryciem Seiferta, gatunek ten był uważany za mikroginiczną formę *M. rubra* (L.). Późniejsze wnikliwe badania, obejmujące m.in. porównanie mitochondrialnego i jądrowego DNA, genotypowanie mikrosatelitarne i morfometria, wykazały, że nie zaszła tu specjacja i opisany przez Seiferta gatunek uznano za alternatywną formę rozrodczą *M. rubra* (L.) (Steiner et al. 2006).

Akurat w tym przypadku mikroginiczne królowe (oraz samce) nie zostały ostatecznie uznane za osobny gatunek, jednak fakt występowania alternatywnej formy rozmnażania z użyciem mikroginicznych królowych może świadczyć o tym, że możliwe jest w przyszłości zajście tutaj mechanizmów specjacji sympatrycznej, jeżeli tylko istniała będzie dalsza izolacja rozrodcza pomiędzy normalnymi, a karłowatymi formami płciowymi.

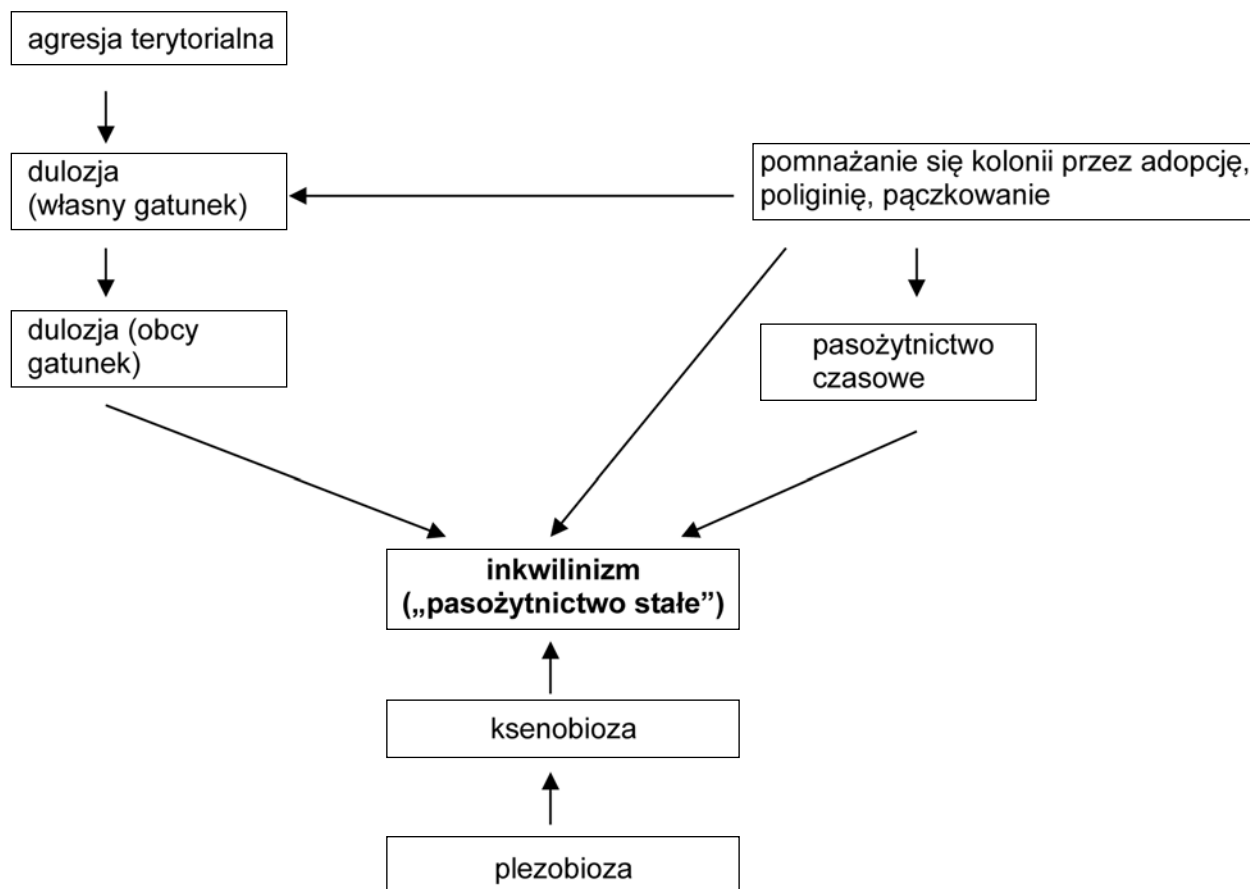
Ponadto Buschinger wyjaśnia prosty model pokazujący kolejną możliwość wystąpienia różnych form pasożytnictwa społecznego na drodze specjacji sympatrycznej. Wiele gatunków, w zależności od warunków, może tworzyć kolonie mono- lub poliginiczne. Jeżeli w przypadku kolonii poliginicznych zajdzie mutacja powodująca, na przykład, zróżnicowanie form płciowych kopulujących o konkretnych porach dnia lub w różnych warunkach atmosferycznych, nastąpić może ich izolacja rozrodcza, aż do powstania nowego gatunku, który zgodnie z regułą Emery’ego miałby szansę zostać pasożytem. Ponadto przez fakt, że poliginiczne kolonie chętniej akceptują nowe królowe (również innych gatunków), otwierają one swego rodzaju furtkę gatunkom pasożytniczym (Buschinger, 1986).

Badania wykazują, że najwyższy stopień pasożytnictwa społecznego, czyli inkwilinizm, mógł wyewoluować niezależnie postępując kilkoma różnymi drogami. Poniższy wykres (Hölldobler & Wilson 1990) przedstawia te drogi, następnie zostaną one szczegółowo omówione.

Rozwój pasożytnictwa czasowego nastąpił bezpośrednio ze sposobu zakładania gniazd na drodze pączkowania (ang. *budding* lub *hesmosis*). Występuje ono pospolicie u mrówek z podrodzaju *Formica sensu stricto* LINNAEUS, 1758 (*Formica* z grupy *rufa*), które tworzą poliginiczne kolonie (w Europie są to głównie *F. lugubris* ZETTERSTEDT, 1838;

F. polycтена FÖRSTER, 1850; *F. pratensis* RETZIUS, 1783). Po locie godowym królowa najczęściej wraca do macierzystego gniazda, następnie wraz z grupą robotnic zakładają nowe gniazdo. W części

szybko wykryta i zabita, jednak wiele takich prób kończy się powodzeniem (Hölldobler & Wilson 1990). Dalsze tendencje ewolucyjne, które można zauważyć, polegały na zmianie sposobu wdzierania się królowej



Ryc. 1. Drogi ewolucyjne, wskutek których powstał inkwilinizm (za Hölldobler & Wilson 1990).

przypadków zdarza się, że królowa nie jest w stanie w odpowiednim czasie trafić do gniazda własnego gatunku. Wówczas musi w celu założenia gniazda (czy wręcz by przeżyć) odnaleźć gniazdo pokrewnego gatunku z podrodzaju *Serviformica* FOREL, 1913 (*Formica* z grupy *fusca*). Królowa gospodarza zostaje zabita, intruz składa swoje jaja i z czasem, po wymarciu robotnic gospodarza, gniazdo staje się jednogatunkowe. U poliginicznych przedstawicielek podrodzaju *Formica sensu stricto* L., jest to wtórny, okazjonalny sposób zakładania kolonii – głównym nadal pozostaje podział już istniejących gniazd. Inaczej sytuacja ma się w przypadku gatunków z reguły monoginicznych, na przykład u blisko spokrewnionej *Formica rufa* LINNAEUS, 1761. Głównym sposobem zakładania kolonii jest w jej wypadku pasożytnictwo czasowe. U gatunku tego zaobserwować można jednak dość nieskomplikowany sposób jej przebiegu – królowa po zwykłym wtargnięciu do gniazda zabija prawowitą królową i przejmuje jej miejsce. W dużej liczbie przypadków zostaje ona

do gniazda gospodarza. Taki właśnie „kolejny stopień” zauważyć można u mrówek z podrodzaju *Coptoformica* MÜLLER, 1923 (*Formica* z grupy *exsecta*). Królowe należące do tego podrodzaju są mniejsze i mniej błyszczące niż przedstawicielki *Formica s. str.* L. oraz w kontakcie z robotnicami potencjalnego gospodarza (z podrodzaju *Serviformica* FOR.) zachowują się mniej agresywnie – często wręcz nieruchomieją i pozwalają się przenieść do gniazda (Wilson 1971).

Dalsze różnice zaobserwować można u spokrewnionego z *Formica* L. rodzaju *Lasius* FABRICIUS, 1804. Przedstawiciele kilku podrodzajów (*Austrolasius* FABER, 1967; *Chthonolasius* RUZSKY, 1912; *Dendrolasius* RUZSKY, 1912) cechują się obligatoryjnym pasożytnictwem czasowym na gatunkach z podrodzaju *Lasius sensu stricto* FABRICIUS, 1804 (*Lasius* z grupy *niger*) (Wilson 1955). Królowe te wykazują także bardziej skomplikowany sposób przedostania się do gniazda gospodarza. Często najpierw zabijają jedną robotnicę, a następnie trzymając ją w żuwaczkach

starają się przedostać do gniazda gospodarza. Przejście od czasowego pasożytnictwa do inkwilinizmu nastąpiło u niewielu gatunków. Jednym z nich jest żyjąca w północnych i centralnych Stanach Zjednoczonych *Formica talbotae* WILSON, 1976 pasożytująca na gatunkach z grupy *F. microgyna* (Wilson 1976).

Kolejną drogą, na skutek której powstało pasożytnictwo stałe, jest rozwój dulozji. Autorem pierwszego wytłumaczenia sposobu, w jaki dulozja powstała u mrówek był Darwin. Tłumaczył on, że gatunki obecnie uprawiające niewolnictwo zaczynały od napadów na inne gniazda w celu zdobycia poczwarek jako pokarmu. Z poczwarek, które nie zostały zjedzone, wykluwały się robotnice, które dołączały do kolonii. Zwiększenie ilości robotnic wpływało korzystnie na rozwój kolonii, więc strategia ta, poprzez dobór naturalny, została utrwalona (Darwin 1859). Pomimo kilku nieuzasadnionych głosów sprzeciwu, predykcje Darwina znalazły potwierdzenie w późniejszych badaniach. Okazało się, że faktycznie dulozja wyewoluowała z terytorialnych ataków i rabowania potomstwa, któremu w wyjątkowych wypadkach udawało się przeżyć. Z początku miało to miejsce w obrębie tego samego gatunku, następnie także pomiędzy różnymi, blisko ze sobą spokrewnionymi gatunkami (Hölldobler & Wilson 1990). Dulozja może być praktykowana zarówno fakultatywnie, jak i obligatoryjnie. Zarówno w jednym, jak i w drugim wypadku rabowane są gatunki blisko spokrewnione, najczęściej charakteryzujące się łagodnym usposobieniem. Blisko spokrewnione, lecz agresywne gatunki napadane są rzadziej. Dobrym przykładem gatunku uprawiającego dulozję fakultatywną jest, pospolita również w Polsce, *Formica sanguinea* LATREILLE, 1798. Jest ona jedynym przedstawicielem swojego podrodzaju (*Raptiformica* FOREL, 1917) w Europie, a ofiarami jej rajdów najczęściej padają mrówki z podrodzaju *Serviformica* FOR. W warunkach naturalnych kolonie mieszane spotyka się często, jednak rzadko występuje w nich więcej niż jeden gatunek poza *F. sanguinea* LATR. W warunkach laboratoryjnych natomiast *F. sanguinea* LATR. chętnie akceptuje poczwarki większej ilości gatunków. W ten sposób można otrzymać kolonię składającą się nawet z sześciu gatunków, a zapewne jeszcze większej ich liczby (Michlewicz 2012, obserwacja niepublikowana). Dalsza specjalizacja polegała na jak największym przystosowaniu się do przeprowadzania skutecznych rajdów w celu rabowania poczwarek. Występujący w Ameryce Północnej gatunek z podrodzaju *Raptiformica* FOREL, 1917 – *F. subintegra* WHEELER, 1908 posiadając nadzwyczajnie powiększony gruczoł Dufoura. Z jego pomocą rozpylają one na atakowaną kolonię

ciecz, która ma na celu zdezorientowanie i rozproszenie robotnic, a tym samym łatwiejsze pobranie poczwarek. Gatunki nie wykonujące rajdów posiadają ten gruczoł o normalnych rozmiarach (Regnier & Wilson 1971). Jeszcze większe wyspecjalizowanie cechuje filogenetycznie pochodzący od *Formica* L., rodzaj *Polyergus* LATREILLE, 1804. Wszystkie gatunki z tego rodzaju charakteryzuje praktykowanie obligatoryjnej dulozji. Ich sierpowate żuwaczki wprawdzie znakomicie sprawdzają się podczas rajdów (szybkie i sprawne zabijanie czy obezwładnianie stawiających opór robotnic oraz przenoszenie poczwarek), jednak zupełnie nie nadają się do opieki nad potomstwem, budowy gniazda, czy wręcz pobierania pokarmu. Są one więc zupełnie zależne od gatunku, którego poczwarki wykradną. Rajdy mrówek z rodzaju *Polyergus* LATR. są o wiele bardziej zorganizowane niż przedstawicielek podrodzaju *Raptiformica* FOREL, 1917 (Wilson 1971). Wyraźne przejście od niewolnictwa do inkwilinizmu można zaobserwować, gdy zwróci się uwagę na europejski gatunek – *Strongylognathus testaceus* (SCHENCK, 1852). Pasożytuje on na pospolitym gatunku, *Tetramorium caespitum* (L.), którego królowa pozostaje przy życiu. Robotnice pasożyta, ze względu na sierpowate żuwaczki, nie są w stanie wykonywać żadnych prac w gnieździe, są więc w pełni zależne od gospodarza. Co ciekawe, robotnice pasożyta w tym wypadku nie uczestniczą w rajdach (w odróżnieniu od starszego ewolucyjnie, spokrewnionego z nimi gatunku – *S. alpinus* WHEELER, 1909). Najprawdopodobniej więc *S. testaceus* (SCHENCK) znajduje się w stadium dążącym do całkowitej utraty robotnic, czyli pełnego inkwilinizmu. Świadczy o tym również fakt, że robotnice pasożyta występują w gnieździe w zdecydowanej mniejszości – w odróżnieniu od robotnic gospodarza oraz form płciowych pasożyta (przed lotem godowym) (Hölldobler & Wilson 1990).

Jeszcze jedna droga do pełnego pasożytnictwa wiedzie przez ksenobiozę. Przykładem na to może być mrówka z gatunku *Formicoxenus provancheri* (EMERY, 1895). Żyje ona zazwyczaj w pobliżu lub wręcz w ścianach gniazd swoich gospodarzy – *Myrmica incompleta* PROVANCHER, 1881. Korytarze pasożyta są na tyle wąskie, że gospodarz nie jest w stanie się nimi poruszać. Sam pasożyt natomiast bez przeszkód porusza się po gnieździe gospodarza pobierając pokarm na drodze trofalaksji. Związek między tymi gatunkami jest nieobligatoryjny, *F. provancheri* (EMERY) jest w stanie samodzielnie przeżyć (Hölldobler & Wilson 1990).

Kolejny szczebel na drabinie ewolucyjnej osiągnęła, występująca również w Polsce, mrówka z gatunku

Formicoxenus nitidulus (NYLANDER, 1846). Jej ogólny tryb życia podobny jest do poprzedniego gatunku, ten jednak występuje obligatoryjnie w gniazdach gospodarza. Pasożytuje głównie na tworzących kopce, mrówkach z rodzaju *Formica* L., ale także, sporadycznie, na innych. *F. nitidulus* (NYL.) również praktykuje pożywanie się przez trofalaksję, robi to jednak znacznie rzadziej niż *F. provancheri* (EMERY) (Wilson 1971).

Ewolucyjne przejście do inkwilinizmu od ksenobiozy nie jest tak wyraźne, jak w poprzednich przypadkach, tym niemniej wczesne jego stadium można zaobserwować u mrówek z rodzaju *Kyidris* BROWN, 1949, pasożytujących na rodzaju *Strumigenys* SMITH, 1860. O tym, że mamy tu już do czynienia z inkwilinizmem świadczy kilka dowodów: jest to związek obligatoryjny (nie znaleziono samodzielnych kolonii pasożyta, podczas, gdy kolonie gospodarza występują samodzielnie), robotnice pasożyta nie wykazywały dużego zaangażowania w pracę na rzecz gniazda (budowa korytarzy i komór, zdobywanie pokarmu, opieka nad potomstwem), obserwowano trofalaksję we wszystkich możliwych kombinacjach, oprócz tej, gdy pasożyt przekazywał pokarm gospodarzowi oraz robotnice wykazywały redukcję w budowie ciała w stosunku do gatunków nie cechujących się pasożytniczym trybem życia (Wilson & Brown 1956).

Bez względu na to, na której drodze ewolucyjnej wystąpił u danego gatunku (czy grupy gatunków) inkwilinizm, cechuje się on pewnymi swoistymi cechami. Występować one mogą w różnych kombinacjach i w różnym stopniu nasilenia, w zależności od stopnia zaawansowania pasożytnictwa u danego gatunku. Są to:

- brak kasty robotnic,
- pomiędzy królową a typową robotnicą może występować szereg form pośrednich,
- występuje skłonność do poliginii,
- zmniejszenie rozmiarów ciała (zwłaszcza form płciowych),
- bardziej krępa budowa ciała (zwłaszcza u samców),
- ograniczenie lotów godowych (kopulacja wewnątrz gniazda gospodarzy),
- ograniczone geograficznie występowanie pasożyta (powód powyżej),
- zredukowane użytkowanie skrzydeł lub zupełny zanik skrzydeł,
- redukcja części aparatu gębowego, często zanik możliwości samodzielnego odżywiania się,
- redukcja ilości członów czułków,
- zwężenie potylicznej części głowy u królowych,
- redukcja ośrodkowego układu nerwowego,
- *petiolus* (u gatunków go posiadających także *postpetiolus*) rozszerzony,
- obecność wyrostka na zapomostku,
- jeżeli filogenetyczny przodek posiadał kolce propodealne, to gatunek pasożyta najczęściej posiada je krótsze i grubsze,
- redukcja urzeźbienia oskórka,
- zmniejszenie pigmentacji,
- redukcja gruczołów wydzielania zewnętrznego
- wydzielanie przez królowe pasożyta substancji atrakcyjnych dla robotnic gospodarza.

Podsumowując, u gatunków prezentujących najwyższy stopień pasożytnictwa społecznego, czyli inkwilinizm, zauważyć można ogólną redukcję cech umożliwiających niezależne życie. Tym samym uzależniają się one w zupełności od gospodarza, jednakże dzięki temu istnieje możliwość włożenia większej ilości energii w rozmnażanie – produkcję form płciowych.

Podziękowania

Na zakończenie pragnę dodać, że powyższy tekst pisany był na zaliczenie przedmiotu Ewolucjonizm, na kierunku Biologia, realizowanego na Uniwersytecie Przyrodniczym w Poznaniu oraz prowadzonego przez prof. dr hab. Piotra Tryjanowskiego.

Piśmiennictwo u autora.



Ryc. Mrówka *Myrmica rubra*. Źródło: Profile view of ant *Myrmica rubra* specimen casent0010684. ©AntWeb.org / CC-BY-SA-3.0.