

Socijalni parazitizam kod mrava

Poropat, Luka

Undergraduate thesis / Završni rad

2023

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:225065>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-15**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Luka Poropat

Socijalni parazitizam kod mrava

Završni rad

Zagreb, 2023.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Luka Poropat

Social parasitism in ants

Bachelor thesis

Zagreb, 2023.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa Znanosti o okolišu na Zoologijskom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom izv. prof. dr. sc. Marka Miliše.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Završni rad

Socijalni parazitizam kod mrava

Luka Poropat

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Socijalni parazitizam jedan je od najzastupljenijih međuodnosa u društvenim zajednicama mrava (Formicidae). U ovom obliku nametništva nametnici iskorištavaju društvenu strukturu i mehanizme zajednice domaćina za brigu o potomstvu i za pronalazak i prikupljanje hrane. Socijalni parazitizam može se podijeliti na četiri skupine međuodnosa: ksenobiozu, privremeno nametništvo, dulozu i inkvilinizam. Nametnici su, ovisno o skupini kojoj pripadaju, razvili morfološke i kemijske prilagodbe, poput kemijske mimikrije, kemijske kamuflaže i kemijske beznačajnosti. Zbog sve većeg zanimanja znanstvenika za socijalni parazitizam cilj ovog rada je navesti karakteristike svake od skupina socijalnog parazitizma, ali i opisati samu evoluciju socijalnog parazitizma u sklopu Emeryevog pravila te prilagodbe koje su razvili nametnici i domaćini.

Ključne riječi: ksenobioza, privremeno nametništvo, duloza, inkvilinizam, Emeryevo pravilo, kutikularni ugljikovodici

(18 stranica, 7 slika, 29 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: izv. prof. dr. sc. Marko Miliša

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Bachelor thesis

Social parasitism in ants

Luka Poropat

Rooseveltova trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

Social parasitism is one of the most represented interspecific relations in ant colonies. In this type of parasitism parasites exploit social structures and interactions of host colonies for brood care and foraging. Social parasitism can be divided into four groups: xenobiosis, temporary parasitism, dulosis and inquilinism. Parasites have, depending on the group they belong, developed morphological and chemical adaptations, like chemical mimicry, chemical camouflage and chemical insignificance. Because of the ever-growing interest in social parasitism, the goal of this review is to describe the characteristics of every group of social parasitism, but also to describe the evolution of social parasitism in reference to Emery's rule and the adaptations of parasites and hosts.

Keywords: xenobiosis, temporary parasitism, dulosis, inquilinism, Emery's rule, cuticular hydrocarbons

(18 pages, 7 figures, 29 references, original in: Croatian)

Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: Assoc. Prof. dr. sc. Marko Miliša

Sadržaj

1. Uvod.....	1
2. Socijalni parazitizam	2
3. Vrste socijalnog parazitizma.....	2
3.1. Ksenobioza	2
3.2. Privremeno nametništvo	3
3.3. Duloza.....	3
3.4. Inkvilinizam.....	5
4. Svojstva socijalnih parazita	5
4.1. Geografska raspodjela vrsta socijalnih parazita	5
4.2. Evolucija socijalnog parazitizma.....	6
4.3. Prilagodbe socijalnih parazita.....	7
4.3.1. Morfološke prilagodbe	7
4.3.2. Kemijske prilagodbe.....	8
4.4. Prilagodbe domaćina	9
5. Primjeri socijalnog parazitizma	10
5.1. Primjer nametništva vrste <i>Cephalotes specularis</i>	10
5.2. Primjer nametništva vrste <i>Polyrhachis loweryi</i>	11
5.3. Primjer nametništva vrste <i>Polyrhachis lamellidens</i>	12
5.4. Primjer nametništva vrste <i>Temnothorax pilagens</i>	13
5.5. Primjer nametništva vrste <i>Formica subintegra</i>	13
5.6. Primjer nametništva vrste <i>Acromyrmex charruanus</i>	13
5.7. Primjer nametništva vrste <i>Ectatomma parasiticum</i>	14
6. Zaključak	15
7. Literatura.....	15

1. Uvod

Društveni organizmi oduvijek su zanimali čovjeka. Od ptica u jatu, preko riba u plovama pa sve do zadruga malih beskralježnjaka poput pčela, čovjek ih je proučavao ne bi li njihove odnose nekako mogao primijeniti i u svojoj svakodnevici. Jedni od najbrojnijih zadržanih organizama, kako vrstama tako i brojem jedinki, su mravi (Formicidae), društveni organizmi s oko 15 000 do danas opisanih vrsta prisutnih na svim kontinentima izuzev Antarktike. Rasprostranjenost i brojnost mravima omogućava upravo njihova društvenost, s vrlo dobro definiranom raspodjelom rada između jedinki. U zadruzi sve jedinke teže istom cilju, očuvanju i napretku zadruge. Te zadruge sastoje se od muških jedinki, koje služe samo kako bi oplodile spolno zrele ženke, te od ženskih jedinki koje mogu biti spolno zrele i spolno zakržljale. Spolno zrele ženke nazivaju se kraljicama i njihova je uloga proizvodnja jaja. Spolno zakržljale ženke su radnici i svaki radnik ima određen zadatak. Neki brinu o kraljici, ličinkama i kukuljicama, drugi se bave održavanjem zadruge, dok neki imaju zadatak pronalaska i donošenja hrane.

Osim brojnih interakcija unutar same zadruge, zadruge mrava su i u neprestanoj interakciji s drugim vrstama organizama s kojima mogu biti u različitim simbiotskim odnosima. Najbrojnija skupina simbiotskih odnosa koja se javlja jest nametništvo pri kojemu nametnici mogu iskorištavati upravo tu strukturu zajednice. Ti nametnici mogu biti vrste iz drugih redova beskralježnjaka ili druge vrste unutar porodice mrava, što se naziva interspecijsko nametništvo, ili jedinke iste vrste koje pripadaju drugim populacijama, što je intraspecijsko nametništvo (Buschinger, 2009).

Zbog značajne uloge koju nametništvo igra u evoluciji, proučavanje socijalnog parazitizma može doprinijeti našem razumijevanju interakcija i iskorištavanja vrlo kompleksnih društvenih odnosa kod živih bića. Zbog toga sam se odlučio za ovu temu kojom ću napraviti pregled dosadašnjih istraživanja o socijalnom parazitizmu kod mrava. Osvrnut ću se isključivo na interspecijsko nametništvo, opisujući samo odnose između različitih vrsta mrava i ne ulazeći u odnos drugih beskralježnjaka s mravima. U opisivanju vrsta interspecijskog socijalnog parazitizma koristit ću Buschingerovu podjelu na četiri vrste nametništva, te ću također opisati novije otkrivene prilagodbe koje su tijekom evolucije razvili socijalni paraziti i njihovi domaćini.

2. Socijalni parazitizam

Socijalni parazitizam (društveno nametništvo) je vrsta nametništva prisutna kod raznih vrsta kralježnjaka iz razreda ptica i sisavaca, ali i velikog broja zadružnih kukaca, posebice onih iz porodice mrava, no sama se definicija socijalnog parazitizma razlikuje između tih skupina. Kada se govori o socijalnom parazitizmu kod ptica i sisavaca prvenstveno se misli na parazitizam legla gdje nametnik iskorištava urođenu brigu za mlade od strane domaćina i time sebi umanjuje napor potreban za izgradnju gnijezda ili prehranu mladih, a za što je najpoznatiji primjer obične kukavice (*Cuculus canorus*) u ptica (Rabeling, 2020). Socijalni parazitizam kukaca znatno je kompliciraniji. Ovdje nametnici iskorištavaju socijalne strukture i mehanizme populacije domaćina za brigu o potomstvu, ali i radi pronalaska i prikupljanja hrane, obrane te radi izgradnje nastambi i uspostave novih zadruga (Buschinger, 2009).

3. Vrste socijalnog parazitizma

Buschinger (2009) je socijalni parazitizam kod mrava podijelio na četiri skupine: ksenobiozu, privremeno nametništvo, dulozu i inkvilinizam. Tu je podjelu temeljio na podjeli prema sastavu zadruge Hölldoblera i Wilsona (1990) koji su zadruge podijelili na „složene nastambe“ u kojima više različitih vrsta može zajedno živjeti u raznim međudnosima dok svaka vrsta brine za svoje potomstvo, te na „miješane zadruge“ kod kojih je jedna vrsta domaćinska i barem u jednom trenutku brine o potomstvu druge, nametničke vrste.

3.1. Ksenobioza

Ksenobioza je oblik socijalnog parazitizma u kojem nametnik od domaćina uzima hranu, što se naziva kleptoparazitizam, te se njime hrani ili ga koristi za zaštitu, dok su legla obje vrste odvojena pregradama ili se nalaze u zasebnim nastambama. Ksenobioza, za razliku od ostalih vrsta socijalnog parazitizma, spada pod zadruge složenih nastambi te je kod nje nametnik najmanje ovisan o domaćinu. Zbog toga se i pretpostavlja da se njenim proučavanjem može istraživati razvoj vrste od nenametničkog k nametničkom ponašanju (Buschinger, 2009).

3.2. Privremeno nametništvo

Privremeno nametništvo je vrsta socijalnog parazitizma kod kojeg nametnik iskorištava domaćina jedino prilikom formiranja zadruge, dok je nakon njenog formiranja nametnik sposoban samostalno održavati zadrugu. Mlade oplođene kraljice ulaze u zadrugu domaćina i uglavnom ubijaju domaćinsku kraljicu. Nakon uklanjanja domaćinske kraljice nametnička kraljica počinje lijegati jaja, o kojima se najprije brinu domaćinski radnici, a zatim se iz jaja razvijaju nametnički radnici koji polako istiskuju domaćinske. Kako domaćinski radnici izumiru, tako brigu o zadruzi preuzimaju nametnički radnici koji su sposobni obavljati sve poslove važne u održavanju zadruge. Pretpostavlja se kako je privremeno nametništvo najraširenija vrsta socijalnog parazitizma kod mrava, s oko 200 različitih vrsta, od čega trećina vrsta ima isto filogenetsko porijeklo, a nalaze se u rodu *Formica* (Buschinger, 2009; Rabeling, 2020; Gray i Rabeling, 2023).

3.3. Duloza

Jedna od najbolje proučenih vrsta socijalnog parazitizma, koju su već u 19. stoljeću počeli proučavati Pierre Huber i Charles Darwin, jest duloza. Dulotičke vrste nisu sposobne same brinuti o ličinkama i kukuljicama niti tražiti i sakupljati hranu, a kod većine vrsta jedinke se ne mogu niti samostalno hraniti. Zato se u održavanju zadruge koriste radnicima drugih vrsta koje otimaju prilikom brojnih pljačkaških napada (slika 1) (Buschinger, 2009; Rabeling, 2020).



Slika 1. Vrsta *Polyergus mexicanus* s ukradenom kukuljicom iz pljačkaškog napada (preuzeto iz Rabeling, 2020)

U početku svojeg razvoja dulotičke zadruga funkcioniraju kao i zadruga privremenih nametnika, tako da oplođena kraljica sama ulazi u zadrugu domaćina i ubija domaćinsku kraljicu, a zatim se domaćinski radnici nastavljaju brinuti o novoj kraljici i njenim ličinkama i kukuljicama. S vremenom, kao i u zadrugama privremenih nametnika, domaćinski radnici počinju izumirati, a kada se razvije dovoljan broj nametničkih radnika započinju novi pljačkaški napadi kako bi se nadomjestila radna snaga. Određene vrste iz roda *Polyergus* koriste i te pljačkaške napade za osnutak novih zadruga tako da se mlade oplođene kraljice infiltriraju u zadrugu domaćina i ubiju domaćinsku kraljicu tijekom samog napada (Stoldt i Foitzik, 2020).

Pljačkaški napadi nametnika mogu se kategorizirati kao mirni i agresivni, ovisno o načinu na koji napadači ulaze u zadrugu branitelja. Kod agresivnih napada dolazi do sukoba u kojem mogu poginuti i neki napadači, dok branitelji imaju šansu evakuirati jaja i ličinke, dok kod mirnih napada branitelji ne prepoznaju napadače kao strane jedinke te zbog toga ne dolazi do sukoba, a napadači osim ličinki i kukuljica uzimaju i odrasle jedinke koje odmah postaju radna snaga. Takva vrsta duloze u kojoj su nametnici sposobni integrirati i odrasle jedinke domaćina u svoju zadrugu naziva se euduloza (Kleeberg i Foitzik, 2016).

Dulotičke vrste, ovisno o razini ovisnosti o domaćinu, mogu se podijeliti na obligatne i fakultativne nametnike. Fakultativne dulotičke vrste u nedostatku domaćina mogu same tražiti hranu, brinuti o nastambi i prehranjivati ličinke, odnosno mogu se vratiti nenametničkom načinu življenja. S druge strane obligatne dulotičke vrste izgubile su sposobnost samostalnog života te im se, ukoliko nema dovoljno domaćinskih radnika, počinje smanjivati brojnost populacije. Primjetna je i razlika u sastavu zadruga i vrsti napada između ove dvije vrste duloze. Kod fakultativne duloze napadi nametnika najčešće spadaju u skupinu agresivnih napada i za posljedicu imaju velik broj mrtvih jedinki na obje strane, a samim time su i u zadrugama fakultativno dulotičkih vrsta znatno manje zastupljene domaćinske jedinke. Kako obligatne dulotičke vrste ne mogu preživjeti bez domaćina, njihove zadruga se velikim dijelom sastoje upravo od domaćinskih jedinki, a njihovi napadi, kako bi se povećala efikasnost uzimanja radne snage, spadaju pod mirne napade s malo žrtava i velikom integracijom domaćina (Hunter i Mathis, 2020).

3.4. Inkvilinizam

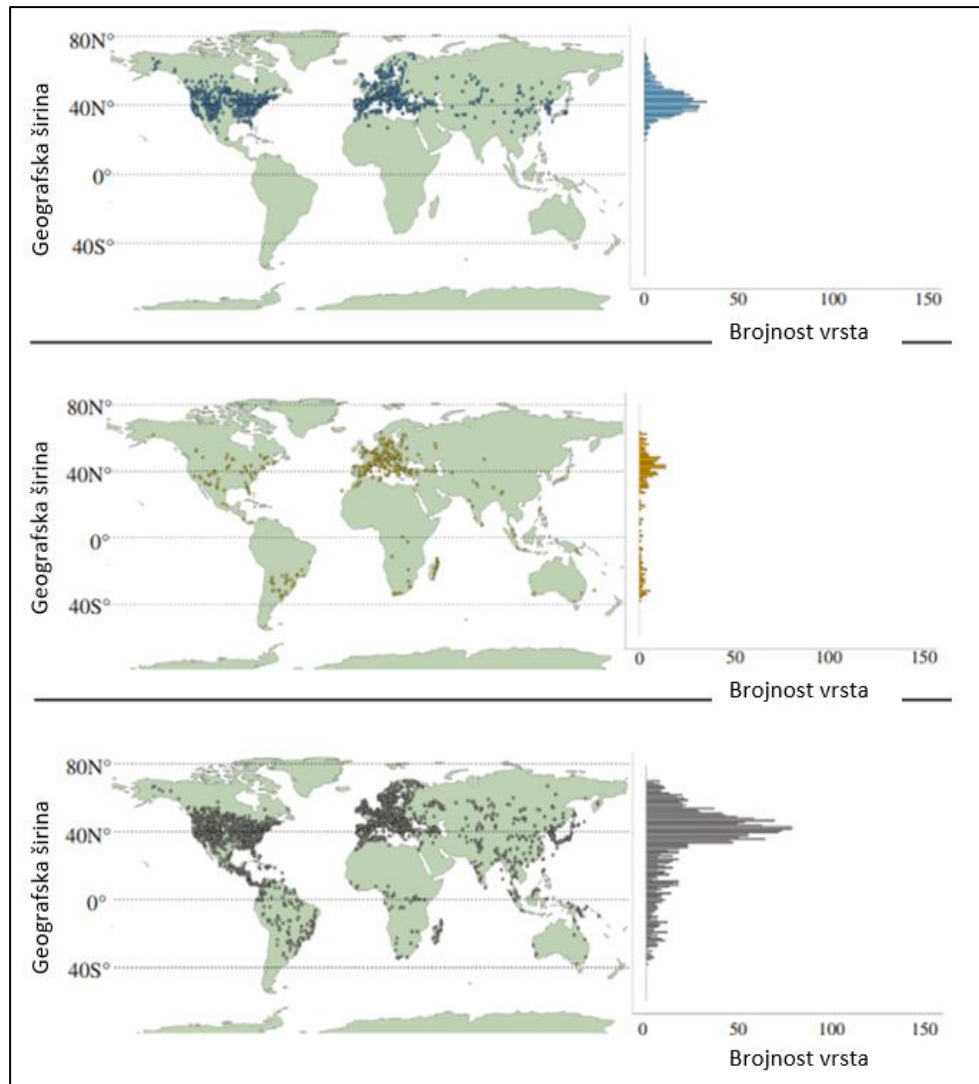
Inkvilinizam je najodvedenija vrsta socijalnog parazitizma koja se evolucijski razvila i do 40 puta u 25 različitih rodova. Inkviliničke vrste obligatni su nametnici koji u svim fazama života ovise o domaćinskoj vrsti, odnosno izgubili su sposobnost traženja hrane, brige o potomstvu i održavanja zadruge. Za razliku od privremeno nametničkih i dulotičkih kraljica, kraljice inkviliničkih vrsta prilikom ulaska u zadrugu domaćina ne ubijaju domaćinsku kraljicu već žive s njom i trajno iskorištavaju nove domaćinske radnike. Domaćinski radnici brinu o nametničkoj kraljici i njenom potomstvu jednako kao i o domaćinskoj kraljici te zbog toga nametničkoj kraljici nije potrebno proizvoditi vlastite nametničke radnike, već sav napor može ulagati u proizvodnju spolnih jedinki (Buschinger, 2009; Rabeling, 2020).

Nemogućnost proizvodnje radničkih jedinki, ili proizvodnja vrlo malog broja nametničkih radnika, jedna je od osnovnih prilagodbi svih inkviliničkih vrsta koje se zajedno nazivaju inkvilinički sindrom. Smatra se da je inkvilinički sindrom posljedica takvog načina života, a prilagodbe mogu biti i morfološke, poput smanjenja veličine tijela nametnika, redukcije usnih organa i stanjivanja kutikule (Rabeling, 2020).

4. Svojstva socijalnih parazita

4.1. Geografska raspodjela vrsta socijalnih parazita

Najveći udio vrsta prepoznatih kao socijalni paraziti upravo je iz porodice mrava, s 401 otkrivenom vrstom od 492 poznate vrste socijalnih parazita u redu opnokrilaca (Hymenoptera). Sama geografska raspodjela tih vrsta mrava u suprotnosti je s gradijentom biološke raznolikosti po geografskoj širini. Naime, prema tom gradijentu najveća bioraznolikost vrsta prisutna je u tropskim područjima, dok se pomicanjem prema polovima bioraznolikost smanjuje. Kod vrsta mrava koje su opisane kao socijalni paraziti taj gradijent je obrnut, odnosno odmicanjem od ekvatora povećava se broj vrsta, posebice na sjevernoj hemisferi (slika 2). Taj fenomen još se naziva i Kutter–Wilsonov paradoks te ga se može objasniti kao posljedicu drugačijih klimatskih i ekoloških uvjeta koji potiču razvoj nametništva, ali i kao rezultat nedovoljne istraženosti tropskih područja i tamo prisutnih vrsta (Rabeling i sur., 2019; Gray i Rabeling, 2022).



Slika 2. Raspodjela opisanih vrsta socijalnih parazita; plavo – dulotičke vrste (vrste koje koriste stranu radnu snagu); narančasto – inkviliničke vrste (vrste koje žive u zadruzi s domaćinom kojemu prepuštaju svu brigu o zadruzi i potomstvu); sivo – vrste privremeni nametnici (vrste koje iskorištavaju domaćina samo prilikom formiranja nove zadruge) (preuzeto i prilagođeno iz Gray i Rabeling, 2023)

4.2. Evolucija socijalnog parazitizma

Zbog pojavljivanja socijalnog parazitizma kod vrsta iz različitih potporodica mrava smatra se kako se socijalni parazitizam kod mrava razvio i do 61 put tijekom evolucije. U objašnjavanju razvoja socijalnog parazitizma često se koristi Emeryevo pravilo prema kojem su nametnik i domaćin ili sestričke ili vrlo bliske vrste (Emery, 1909; Rabeling, 2014; Degueudre i sur., 2020).

Emeryevo pravilo u užem smislu nastanak nametničkih vrsta najbolje objašnjava simpatrijskom specijacijom, odnosno nametnička vrsta razvila se direktno iz domaćinske vrste, a to se pravilo najbolje dokazuje kod inkviliničkih vrsta. S druge strane, Emeryevo

pravilo u širem smislu nastanak nametničke vrste objašnjava alopatrijskom specijacijom, a nametnik i domaćin ne moraju nužno biti sestrinske vrste, ali vrlo često pripadaju istom plemenu ili potporodici, a tim se pravilom najčešće može objasniti razvoj privremenog parazitizma i duloze (Rabeling, 2014). Za razliku od ostalih vrsta socijalnog parazitizma, razvoj ksenobiotskog odnosa ne može se objasniti niti jednom vrstom Emeryevog pravila jer su nametnik i domaćin najčešće vrlo daleke i slabo povezane vrste (Huang i Dornhaus, 2008).

4.3. Prilagodbe socijalnih parazita

Iako su se razvile više puta zasebno, sve vrste socijalnih parazita koje pripadaju istom tipu nametništva imaju slične prilagodbe koje im omogućuju da se lakše uklope u domaćinske zadruge ili, u slučaju duloze, kako bi jednostavnije provele pljačkaške napade. Te prilagodbe se mogu podijeliti na morfološke i kemijske (Rabeling, 2020).

4.3.1. Morfološke prilagodbe

Morfološke prilagodbe prvenstveno su značajne za dulotičke vrste prilikom njihove invazije na zadruge drugih vrsta, poput povećanog tijela i glave te velikih, čvrstih i oštih čeljusti, kakve se mogu vidjeti kod radnika iz roda *Polyergus* (slika 3) (Rabeling, 2020). Kod nekih drugih vrsta, poput ksenobiotske vrste *Cephalotes specularis*, morfološke im prilagodbe pomažu u infiltraciji u zadrugu domaćina tako što se izgledom i načinom ponašanja prilagođavaju domaćinskoj vrsti (Powell i sur., 2014).



Slika 3. Vrsta *Polyergus montivagus* s čeljustima prilagođenim za probijanje trupa i glave žrtve (preuzeto iz Deslippe, 2010)

4.3.2. Kemijske prilagodbe

Kemijske prilagodbe puno su značajnije od morfoloških i omogućuju nametničkim vrstama gotovo neometan ulazak u zadrugu domaćina. Sve kemijske prilagodbe socijalnih parazita prvenstveno se temelje na promjenama u sastavu njihovih kutikularnih ugljikovodika te u sastavu feromona, kemijskih spojeva koji služe u komunikaciji između jedinki iste vrste, i alomona, spojeva koji služe u komunikaciji između jedinki različitih vrsta. Kutikularni ugljikovodici su spojevi koji se nalaze na kutikuli svake jedinke i svojstveni su svakoj zadrugi te omogućuju međusobno prepoznavanje jedinki unutar iste zadruge. Socijalni paraziti razvili su mogućnost proizvodnje kemijskog zapisa kutikule ili preuzimanja tog zapisa od domaćina čime sprječavaju svoje prepoznavanje i protjerivanje (Lenoir i sur., 1997).

Razlikujemo tri vrste kemijskih prilagodbi: kemijsku kamuflažu, kemijsku mimikriju i kemijsku beznačajnost. Kemijska kamuflaža vrsta je kemijske prilagodbe pri kojoj nametnik od domaćina preuzima kemijski zapis (de la Mora i sur., 2019). Kemijska kamuflaža može biti pasivna pri čemu nametnik kemijski zapis dobiva slučajnim kontaktom s jedinkama domaćina ili s materijalom unutar nastambe. Puno je učestalija aktivna kemijska kamuflaža pri kojoj se kemijski zapis dobiva aktivno, (Lenoir i sur., 2001) trofalaksijom, odnosno izmjenom tekućine između dvije jedinke prilikom čega, osim izmjene hranjivih tvari, dolazi i do izmjene feromona (LeBoeuf, 2020). Kemijska mimikrija također je vrlo raširen način kemijske prilagodbe nametnika kod koje nametnik sam sintetizira feromone slične feromonima domaćina. Kemijska beznačajnost vrsta je prilagodbe kod koje nametnici uopće ne proizvode kutikularne ugljikovodike, odnosno imaju slab kemijski profil čime nisu zanimljivi domaćinskim radnicima koji se ne obaziru na njih. Kemijska beznačajnost najčešće se javlja kod kraljica koje se moraju infiltrirati u zadrugu domaćina, a zatim mogu kemijskom kamuflažom preuzeti feromone od domaćinske kraljice, poput vrste *Acromyrmex insinuator* kod koje kraljica nema značajan kemijski profil, a feromone preuzima od žive domaćinske kraljice *Acromyrmex echinator* (de la Mora i sur., 2019).

Osim kemijskih prilagodbi koje sprečavaju prepoznavanje, nametnici su razvili i sposobnost proizvodnje alomona koji sprečavaju agresivno ponašanje domaćina. Ti spojevi se mogu podijeliti na propagandne alomone koji zbunjuju žrtvu i privlače druge napadače, alomone umirivanja koji smanjuju agresivni odgovor domaćina te odbijajuće alomone koji sprečavaju približavanje domaćinskih jedinki napadačima. Alomone su najbolje razvile dulotičke vrste koje ih najčešće koriste prilikom napada na domaćinsku zadrugu, poput

jedinki vrste *Formica sanguina* koje koriste propagandne alomone ili jedinke vrste *Polyergus rufescens* koje ispuštaju alomone umirivanja (Lenoir i sur., 2001).

4.4. Prilagodbe domaćina

Selektivni pritisak uvjetovao je, kako razvoj raznih prethodno spomenutih nametničkih obilježja, tako i razvoj obrambenih mehanizama domaćina. U tom zajedničkom evolucijskom nadmetanju domaćini su razvili razne načine obrane: izbjegavanje kontakta s nametnikom, sprečavanje napada nametnika, otkrivanje infiltriranih nametnika, razvijanje tolerancije na nametnike te uklanjanje nametnika (Grüter i sur., 2018).

Najbolji način zaštite od socijalnih parazita je naseljavanje područja gdje oni nisu prisutni, iako je to vrlo teško izvedivo. Ako su nametničke jedinke uočene u okolini nastambe, neke zadruge, poput zadruga vrste *Atta cephalotes* mogu zatvoriti ulaze u nastambe zemljom ili organskim ostacima (Powell i Clark, 2004), dok druge vrste, poput nekih vrsta iz roda mrava kornjača (*Cephalotes*) ulaze u nastambu zatvaraju vlastitim tijelom (Grüter i sur., 2018). Kako bi uopće uspjeli prepoznati da se radi o nametničkim jedinkama, domaćinske vrste ovise o prethodno spomenutim kutikularnim ugljikovodicima. Kako su nametnici razvijali učinkovitiju kemijsku mimikriju i kemijsku kamuflažu, tako su i domaćini bili primorani razviti preciznije prepoznavanje kemijskih tragova zadruga. Vrsta *Temnothorax longispinosus* je primjerice razvila bolje prepoznavanje u razdoblju u kojem su uobičajeno zabilježeni napadi nametničkih vrsta ili ukoliko se već susrela s određenom vrstom, što joj omogućava povećanu agresiju pri prvom kontaktu s nametnikom (Jongepier i Foitzik, 2015). Nakon otkrivanja nametnika u zadruzi, neke domaćinske vrste, posebice one s radnicima manjih veličina poput vrsta *Atta colombica* i *Temnothorax curvispinosus* razvile su koordiniranu obranu tijekom koje više manjih domaćinskih jedinki napada uglavnom veću jedinku nametnika (slika 4) (Powell i Clark, 2004), dok su se neke vrste, poput *Pheidole desertorum* i *Pheidole hyatti*, prilagodile brzom i vrlo efikasnoj evakuaciji nastambe (Droual, 1983; Grüter i sur., 2018).



Slika 4. Napad više domaćinskih jedinki *Temnothorax curvispinosus* (smeđe jedinke) na veću nametničku jedinku *Temnothorax americanus* (crna jedinka) (preuzeto iz Grüter i sur., 2018)

Ako ipak dođe do osvajanja zadruga od strane nametnika, neke domaćinske zadruga sposobne su započinjati „pobune“. Prilikom tih pobuna domaćinski radnici prepoznaju i uništavaju nametničke ličinke i kukuljice čime smanjuju rast nametničke populacije i sprečavaju njihovo širenje na susjedne zadruga (Achenbach i sur., 2010; Grüter i sur., 2018). Osim uništavanja nametničkih ličinki i kukuljica od strane odraslih domaćinskih jedinki, Pulliainen i suradnici (2019) su dokazali kako i neke ličinke domaćinskih vrsta, poput vrste *Formica fusca*, prepoznaju nametnička jaja te se njima hrane čime također značajno doprinose smanjenju brojnosti nametnika.

5. Primjeri socijalnog parazitizma

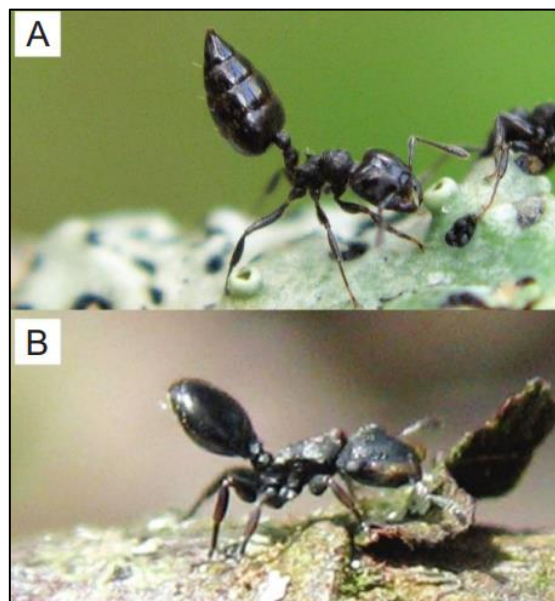
Zbog velike raznolikosti vrsta koje su opisane kao socijalni parazit te raznolikosti njihovih prilagodbi, u nastavku su navedeni primjeri koji dobro opisuju svaku od skupina socijalnog parazitizma. U tim primjerima su obuhvaćene prethodno opisane morfološke i kemijske prilagodbe te su prikazane razlike između različitih nametničkih vrsta u istoj skupini socijalnog parazitizma.

5.1. Primjer nametništva vrste *Cephalotes specularis*

Vrsta mrava kornjača *Cephalotes specularis* nametnik je na vrsti *Crematogaster ampla* i dobar je primjer ksenobioze, odnosno kleptoparazitizma. Naime, mravi vrste *C. ampla* izrazito su agresivni i teritorijalni, te su zbog toga vrlo uspješni u kompeticiji za hranu, protjerujući ili ubijajući jedinke drugih vrsta. Zato su mravi vrste *C. specularis* razvili

nekoliko morfoloških i kemijskih prilagodbi koje im pomažu da se neopaženo kreću kroz brojne mreže putova domaćina i omogućuju im siguran prolaz do hrane (Powell i sur., 2014).

Mravi *C. specularis* prilagodili su se da svojim izgledom i ponašanjem nalikuju na vrstu *C. ampla* (slika 5). Kada se nalaze u zadrugama domaćina, jedinke *C. specularis* prilagođavaju brzinu kretanja, crni zadak drže dignutim u zrak te izbjegavaju direktni kontakt s domaćinskom vrstom zbog slabije razvijene kemijske mimikrije, odnosno nedovoljne podudarnosti kutikularnih ugljikovodika. Powell i suradnici (2014) dokazali su da prilikom kontakta nametnika s domaćinom, *C. ampla* primjećuje uljeza te ga pokušava uloviti i ukloniti. Zanimljiva je i prilagodba ponašanja prilikom traženja hrane koja još nije točno objašnjena, pri kojoj u zadrugama mravi *C. specularis* bolje prate puteve s feromonima *C. ampla* nego puteve kojima su prethodno prošle jedinke vlastite vrste.



Slika 5. A – mrav vrste *Crematogaster ampla* s podignutim zatkom prilikom traženja hrane; B – nametnik vrste *Cephalotes specularis* koji mimikrijom oponaša domaćinsku vrstu *C. ampla* (preuzeto iz Powell i sur., 2014)

5.2. Primjer nametništva vrste *Polyrhachis loweryi*

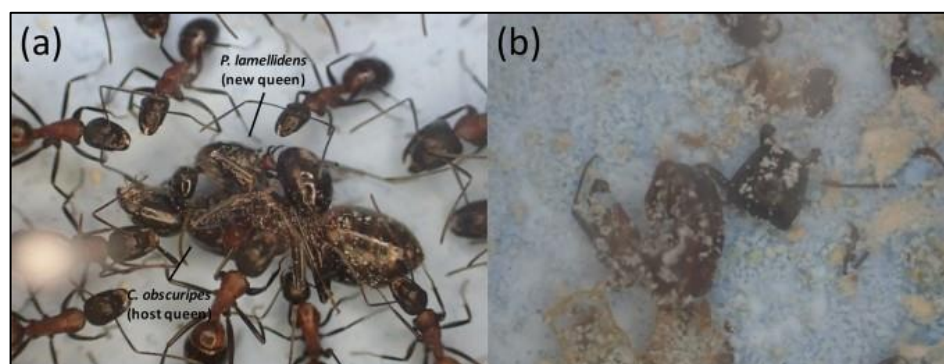
Mravi vrste *Polyrhachis loweryi*, prisutni na području Australije, ksenobiotički su nametnici na mravima *Rhytidoponera* sp. Oni obitavaju u nastambama domaćina, ali u zasebno izgrađenim prostorima gdje se i razvijaju ličinke i kukuljice, te iskorištavaju njihove izvore hrane. U istraživanjima Maschwitz i suradnika (2003) gotovo da i nije bilo napada domaćina na mrave *P. loweryi* zbog čega se smatra kako su nametnici uspjeli razviti vrlo

dobru kemijsku mimikriju. Štoviše, prilikom kontakta između nametnika i domaćina, jedinke *P. loweryi* bi povlačile, gurale i lizale jedinke *Rhytidoponera*, posebice oko usta, što bi rezultiralo i upijanjem medene vode koju su domaćinski radnici prenosili.

Maschwitz i suradnici (2003) su također pokusima preseljenja nametničke zadruge dokazali da populacija *P. loweryi* ne može preživjeti bez svojeg domaćina. U razdoblju od mjesec dana nakon preseljenja zabilježili su smanjenje broja radnika, ali i potpuni nestanak jaja i prestanak razvoja ličinki, dok su ponovnim povezivanjem nametnika sa zadrugom domaćina nakon mjesec dana ponovno pronađena jaja, ličinke i kukuljice nametničke vrste *P. loweryi*.

5.3. Primjer nametništva vrste *Polyrhachis lamellidens*

Nametnička vrsta *Polyrhachis lamellidens* privremeni je nametnik na vrstama *Camponotus japonicus* i *Camponotus obscuripes*, što je utvrđeno pronalaskom zadruga koje su sadržavale nametničku kraljicu, nametničke radnike i njihove ličinke te domaćinske radnike, ali bez prisutnosti domaćinske kraljice (Iwai i sur. 2021). U laboratorijskim uvjetima Iwai i suradnici (2021) su dokazali i tolerantnost domaćinskih radnika prema nametničkim jedinkama te agresivno ponašanje nametničke kraljice prema domaćinskoj kraljici kada bi domaćinska kraljica bila unesena u zadrugu (slika 6). Ovaj primjer nametništva potvrđuje Emeryevo pravilo u širem smislu jer sve tri vrste pripadaju istoj potporodici, morfološki su slične te imaju gotovo jednak sastav kutikularnih ugljikovodika.



Slika 6. a – napad nametničke kraljice *Polyrhachis lamellidens* na domaćinsku kraljicu *Camponotus obscuripes*; b – ostaci domaćinske kraljice *C. obscuripes* nakon borbe s nametničkom kraljicom (preuzeto iz Iwai i sur., 2021)

5.4. Primjer nametništva vrste *Temnothorax pilagens*

Temnothorax pilagens sjevernoamerička je nametnička vrsta mrava koja živi u dulozi s vrstama *Temnothorax longispinosus* i *Temnothorax ambiguus* i ona je dobar primjer mirnog pljačkaškog pohoda i euduloze jer u većini njihovih napada ne dolazi do sukoba. Kleeberg i Foitzik (2016) su utvrdili vrlo visoku kemijsku podudarnost između *T. pilagens* i njegovih domaćina za koju su pretpostavili da je posljedica kemijske kamuflaže zbog razlike kutikularnih ugljikovodika kod populacija koje napadaju zadruga *T. longispinosus* i onih koje napadaju zadruga *T. ambiguus*. Također su uočili da se prije i za vrijeme napada jedinke *T. pilagens* dotjeruju što je u skladu s teorijom o prevladavanju kemijske kamuflaže nad kemijskom mimikrijom.

5.5. Primjer nametništva vrste *Formica subintegra*

Nametnička vrsta *Formica subintegra* dulotička je vrsta koja iskorištava srodne vrste iz roda *Formica* i primjer je obligatnog dulotičkog nametništva. Ta je vrsta prvotno svrstana u obligatne nametnike zbog nemogućnosti pronalaska njihovih zadruga bez prisutnosti domaćinskih jedinki, velikog udjela tih jedinki u nametničkoj zadruzi te određenih morfoloških i kemijskih prilagodbi, poput hipertrofirane Dufourove žlijezde ključne u izlučivanju alomona (Savolainen i Deslippe, 1996). Kasnije su Hunter i Mathis (2020) istraživanjem potvrdili tu pretpostavku i dokazali da se radi o ranoj fazi obligatne duloze, odnosno primitivnom obligatnom nametništvu, zbog sposobnosti radnika *F. subintegra* da se prehranjuju tekućom hranom, te zbog neefikasnog načina održavanja gnijezda i kopanja tunela ukoliko u zadruzi ne bi bili prisutni i domaćinski radnici.

5.6. Primjer nametništva vrste *Acromyrmex charruanus*

Acromyrmex charruanus inkvilinička je južnoamerička vrsta opisana 2015. godine u zadrugama domaćinske vrste *Acromyrmex heyeri*. Smatra se kako je ona mlada i primitivna inkvilinička vrsta zbog slabije izraženog inkviliničkog sindroma. Naime, od spomenutih obilježja inkviliničkog sindroma kod nje su prisutni samo nedostatak radničke kaste i smanjenje veličine tijela kraljice (slika 7) i spolnih jedinki, dok nisu zabilježeni redukcija usnog aparata i spolnih organa koji su prisutni u odvedenijim inkviliničkim vrstama (Rabeling i sur., 2015).



Slika 7. Redukcija tijela nametničke kraljice *Acromyrmex charruanus* (lijevo) u usporedbi s domaćinskom kraljicom *Acromyrmex heyeri* (desno) (preuzeto iz Rabeling i sur., 2015)

Prilikom opisivanja vrste, Rabeling i suradnici (2015) uočili su da se sezone parenja nametnika *A. charruanus* i domaćina *A. heyeri* odvijaju u suprotnim dijelovima godine, što je u suprotnosti s uobičajenim poklapanjem životnih ciklusa nametnika i domaćina, a to su objasnili manjom kompeticijom nametničkih spolnih jedinki u periodu kada nisu prisutne domaćinske spolne jedinice. Uvidjeli su i da su nakon razmnožavanja nametnika zadruga ostajale prazne te su pretpostavili kako se *A. charruanus* razmnožava semelparički, odnosno samo jednom u životu proizvodeći velik broj potomaka i potpuno iskorištavajući resurse zadruga što dovodi do i do samog nestanka zadruga. Druga pretpostavka za objašnjenje ovog fenomena napuštenih gnijezda bila je da cijele zadruga *A. heyeri* migriraju na nova područja, moguće kao posljedica nametništva ili radi potrage za hranom, što je i zabilježeno kod nekih zadruga *A. heyeri* kod kojih nisu zabilježene nametničke jedinice.

5.7. Primjer nametništva vrste *Ectatomma parasiticum*

Vrsta *Ectatomma parasiticum* rijetka je inkvilinička vrsta s područja Meksika koja je zabilježena kao nametnik na zadrugama vrste *Ectatomma tuberculatum*. Te su dvije vrste sestrinske, čime je zadovoljeno Emeryevo pravilo u užem smislu, te je genetičkom analizom utvrđeno da su se razdvojile relativno nedavno, a sama vrsta *E. parasiticum* ima neke od elemenata inkviliničkog sindroma, poput smanjenja veličine tijela i vrlo male proizvodnje nametničke radničke kaste (Hora i sur., 2008; Fénéron i sur., 2013). Iako su to bliske, sestrinske vrste Fénéron i suradnici (2013) uvidjeli su kako nametničke kraljice ipak nemaju ni dobro razvijenu kemijsku mimikriju niti kemijsku kamuflažu. U istraživanju koje su proveli dokazali su kako su domaćinski radnici bili privučeni nametničkim kraljicama zbog

njihovog drugačijeg kemijskog izražaja te bi ih ponekad i napadali, što je posljedica različitog sastava kutikularnih ugljikovodika.

6. Zaključak

U ovom pregledu opisana je dosadašnja razina istraživanja na području socijalnog parazitizma kod porodice mrava te je vidljivo da postoji još dosta nepoznanica koje treba odgonetnuti kako bi u potpunosti razumjeli ne samo socijalni parazitizam već i funkcioniranje društvene zajednice kod mrava. Daljnje proučavanje i opisivanje novih vrsta socijalnih parazita ključno je u razumijevanju ovog kompleksnog načina života te boljeg razumijevanja kemijske komunikacije koja je temelj združnog života. Također, novootkrivene vrste mogle bi dati odgovore na dosad neobjašnjive fenomene, poput Kutter-Wilsonovog paradoksa, ali i doprinijeti našem poznavanju evolucije i simbioze.

7. Literatura

Buschinger, A. (2009): Social parasitism among ants: A review (Hymenoptera: Formicidae). – *Myrmecological News*. 12: 219–235.

de la Mora, A., Sankovitz, M., Purcell, J. (2020): Ants (Hymenoptera: Formicidae) as host and intruder: Recent advances and future directions in the study of exploitative strategies. – *Myrmecological News*. 30: 53-71.

Degueldre, F., Mardulyn, P., Kuhn, A., Pinel, A., Karaman, C., Lebas, C., Schifani, E., Bračko, G., Wagner, H. C., Kiran, K., Borowiec, L., Passera, L., Abril, S., Espadaler, X., Aron, S. (2020): Evolutionary history of inquiline social parasitism in *Plagiolepis* ants. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 155:107016.

Deslippe, R. (2010): Social Parasitism in Ants. *Nature Education Knowledge*. 3(10): 27.

Droual, R. (1983): The organization of nest evacuation in *Pheidole desertorum* Wheeler and *P. hyatti* Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 12(3): 203–208.

Emery, C. (1909): Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. – *Biologisches Centralblatt*. 29: 352-362.

- Fénéron, R., Poteaux, C., Boilève, M., Valenzuela, J., Savarit, F. (2013): Discrimination of the social parasite *Ectatomma parasiticum* by its host sibling species (*E. tuberculatum*). – *Psyche: a journal of entomology*. 2013.
- Gray, K. W., Rabeling, C. (2023): Global biogeography of ant social parasites: Exploring patterns and mechanisms of an inverse latitudinal diversity gradient. – *Journal of Biogeography*. 50: 316–329.
- Grüter, C., Jongepier, E., Foitzik, S. (2018): Insect societies fight back: the evolution of defensive traits against social parasites. – *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 373: 20170200.
- Hölldobler, B., Wilson, E. O. (1990): *The ants*. – The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge, MA. 732.
- Hora, R., Blatrix, R., Fresneau, D., Fénéron, R. (2009): Social interactions between an inquiline ant, *Ectatomma parasiticum*, and its host, *Ectatomma tuberculatum* (Formicidae, Ectatomminae). *Journal of Ethology*. 27: 285-288.
- Huang, M. H., Dornhaus, A. (2008): A meta-analysis of ant social parasitism: host characteristics of different parasitism types and a test of Emery's rule. – *Ecological Entomology*. 33: 589-596.
- Hunter, A. N., Mathis, A. (2020): Behavior in Transition: Recovery of Behavior by an Obligate Parasitic Ant (*Formica subintegra*) Following Host Removal. *Journal of Insect Behavior*. 33: 48–58.
- Iwai, H., Kurihara, Y., Kono, N., Tomita, M., Arakawa, K. (2021): The evidence of temporary social parasitism by *Polyrhachis lamellidens* (Hymenoptera, Formicidae) in a *Camponotus obscuripes* colony (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*. 68: 375–382.
- Jongepier, E., Foitzik, S. (2016): Ant recognition cue diversity is higher in the presence of slavemaker ants. – *Behavioral Ecology*. 27: 304-311.
- Kleeberg, I., Foitzik, S. (2016): The placid slavemaker: avoiding detection and conflict as an alternative, peaceful raiding strategy. – *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 70: 27-39.
- LeBoeuf, A. C. (2020): Trophallaxis. U: Starr, C.K. (ur.): *Encyclopedia of social insects*. Springer International Publishing. str. 972-976.

- Lenoir, A., Malosse, C., Yamaoka, R. (1997): Chemical mimicry between parasitic ants of the genus *Formicoxenus* and their host *Myrmica* (Hymenoptera, Formicidae). – *Biochemical Systematics and Ecology*. 25: 379-389.
- Lenoir, A., d’Ettorre, P., Errard, C., Hefetz, A. (2001): Chemical ecology and social parasitism in ants. – *Annual Review of Entomology*. 46: 573-599.
- Maschwitz, U., Go, C., Dorow, W. H. O., Buschinger, A., Kohout, R. J. (2003): *Polyrhachis loweryi* (Formicinae): a guest ant parasitizing *Rhytidoponera* sp. (Ponerinae) in Queensland, Australia. – *Insectes Sociaux*. 50: 69-76.
- Powell, S., Clark, E. (2004): Combat between large derived societies: A subterranean army ant established as a predator of mature leaf-cutting ant colonies. *Insectes Sociaux*. 51(4): 342–351.
- Powell, S., Del-Claro, K., Feitosa, R. M., Brandão, C. R. F. (2014): Mimicry and eavesdropping enable a new form of social parasitism in ants. – *The American Naturalist*. 184: 500-509.
- Pulliainen, U., Helanterä, H., Sundström, L., Schultner, E. (2019) The possible role of ant larvae in the defence against social parasites. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 286: 20182867.
- Rabeling, C. (2020): Social parasitism. U: Starr, C. K. (ur.) *Encyclopedia of social insects*. Springer International Publishing. str. 836-858.
- Rabeling, C., Schultz, T.R., Pierce, N.E., Bacci, M. (2014): A social parasite evolved reproductive isolation from its fungus-growing ant host in sympatry. – *Current Biology*. 24: 2047-2052.
- Rabeling, C., Schultz, T.R., Bacci, M., Bollazzi, M. (2015): *Acromyrmex charruanus*: a new inquiline social parasite species of leaf-cutting ants. – *Insectes Sociaux*. 62: 335-349.
- Rabeling, C., Messer, S., Lacau, S., Nascimento, I.C., Bacci, M., Delabie, J.H.C. (2019): *Acromyrmex fowleri*: a new inquiline social parasite species of leaf-cutting ants from South America, with a discussion of social parasite biogeography in the Neotropical region. – *Insectes Sociaux*. 66: 435-451.

Savolainen, R., Deslippe, R. J. (1996): Facultative and obligate slavery in formicine ants: frequency of slavery, and proportion and size of slaves. – *Biological Journal of the Linnean Society*. 57: 47-58.

Stoldt, M., Foitzik, S. (2020): Slave-Making in Ants (Dulosis). U: Starr, C.

K. (ur.) *Encyclopedia of social insects*. Springer International Publishing. str. 807-814.

8. Životopis

Moje ime je Luka Poropat. Rođen sam 1. rujna 1998. godine u Zagrebu. Nakon završene Osnovne škole Jurja Dobrile Rovinj, 2013. godine upisujem prirodoslovno-matematičku gimnaziju u Rovinju koju završavam 2017. godine. 2020. godine upisujem prijediplomski studij Znanosti o okolišu na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu u Zagrebu koji završavam 2023. godine sa završnim radom „Socijalni parazitizam kod mrava“ pod mentorstvom izv. prof. dr. sc. Marka Miliše.