

EWA JOANNA GODZIŃSKA

*Pracownia Etologii, Zakład Neurofizjologii
Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN
ul. Pasteura 3, 02-093 Warszawa*

TAKTYKI ALTERNATYWNE W ZACHOWANIU SIĘ OWADÓW

WPROWADZENIE

Etologia jest dyscypliną naukową mającą za przedmiot analizę zachowania się ze szczególnym uwzględnieniem jego czynników sprawczych, ontogenezy, ewolucji i funkcji przystosowawczych. Do największych zasług etologii należy stworzenie systemu pojęć, który odegrał i do dziś odgrywa niezwykle istotną rolę w formułowaniu hipotez badawczych i w interpretacji danych doświadczalnych, dotyczących zachowania i jego uwarunkowań przyczynowych, i to zarówno bliższych (neurobiologicznych, ontogenetycznych), jak i dalszych (ewolucyjnych). Znaczenie etologii dla współczesnych badań zachowania się przedyskutowali między innymi THORPE (1979), GOULD (1982), HINDE (1982), GOULD i MARLER (1984) i ALCOCK (1993) zaś w literaturze polskiej — SADOWSKI i CHMURZYŃSKI (1989) oraz GODZIŃSKA (1991, 1992b).

Etologiczna teoria zachowania jest teorią żywą: ulega stale przekształceniom, rozwojowi i wzbogacaniu o nowe pojęcia. Należy do nich pojęcie taktyk alternatywnych. Począwszy od połowy lat siedemdziesiątych, badacze obyczajów zwierząt zaczęli szczególnie silnie podkreślać fakt, że wypełnianie ważnych funkcji biologicznych (takich jak wydanie potomstwa, zdobywanie pożywienia czy też nawigacja) jest zazwyczaj zapewniane w danym gatunku przez cały wachlarz behawioralnych podprogramów. Idea ta pojawiała się w etologii kilkakrotnie i za każdym razem proponowany był inny termin na określenie tego zjawiska. Tak więc, BATESON (1976) zaproponował termin „ekwifinalność” (equifinality) na określenie faktu, że w zachowaniu się zwierząt, a w szczególności w jego ontogenezie, ten sam stan docelowy może być osiągniany w sposób konwergentny różnymi drogami. Alternatywne formy zachowania uczestniczące w wypełnianiu tej samej funkcji były określane między innymi również jako „akcje” (actions; MAYNARD SMITH i PARKER 1976), „sposoby” (modes; OSTER i WILSON 1978), „zachowania alternatywne” (alternative behaviors; CADE 1980, AUSTAD 1984) oraz „wzajemnie wspomagające się podprogramy behawioralne” (mutually backup behavioural subroutines; GOULD 1982). Ostatecznie jednak, najszersze przyjęło się pojęcie „taktyki alternatywne” (alternative tactics; DOMINEY 1984, CARO i BATESON 1986). Stosowanie w sposób zamienny różnych taktyk

w odpowiedzi na zmieniające się warunki środowiska określane bywa też jako „elastyczność behawioralna” (behavioural flexibility, GORDON 1991).

Pojęcia „taktyki alternatywnej” nie należy mylić z pojęciem „strategii”, choć niekiedy, zwłaszcza we wcześniejszych pracach z zakresu ekologii behawioralnej, pojęcia te były używane zamiennie. Obecnie, zgodnie z powszechnie przyjmowanymi definicjami (DOMINEY 1984), „strategia” to genetycznie zaprogramowany zbiór reguł określających, które z alternatywnych wzorców zachowań, stanowiących zbiór określonych opcji, będą przez zwierzę stosowane — i z jakim prawdopodobieństwem — we wszystkich sytuacjach, w jakich znajdzie się ono w ciągu życia. Każdy osobnik może mieć więc tylko jedną strategię; różne strategie muszą reprezentować różnice w genotypie. Termin „taktyki alternatywne” jest używany natomiast na oznaczenie tych właśnie opcji behawioralnych, które stanowią w danej sytuacji przedmiot wyboru, w szczególności zaś, na określenie różnych metod, dzięki którym jest wypełniana określona ważna funkcja biologiczna (np. zdobycie pokarmu, wydanie potomstwa) (porównaj też MCFARLAND 1981, ALCOCK 1993).

Należy tu również dodać, że w języku angielskim pojęcie „alternatywne” jest zdefiniowane jednoznacznie jako „wymagające wyboru pomiędzy dwiema lub większą liczbą możliwości” (*Webster's Third New International Dictionary* 1986, pod red. P. G. GOVE). W języku polskim pojęcie to jest zdefiniowane natomiast jako „wymagające wyboru między dwiema wyłączającymi się możliwościami” (*Słownik języka polskiego*, Tom I: A-Ć, 1958, pod red. W. DOROSZEWSKIEGO). Ten sam *Słownik języka polskiego* podaje jednak jako przykład użycia tego terminu zdanie zaczynające się od słów „dziesięć projektów alternatywnych”. Wydaje się więc, że angielski termin „alternative tactics” można przełożyć na polski jako „taktyki alternatywne” z zachowaniem wszystkich jego odcieni znaczeniowych, a więc i tego, że w grę może wchodzić wybór pomiędzy większą niż dwie liczbą możliwości. W istocie, w przypadku alternatywnych taktyk behawioralnych zwierzę ma najczęściej do wyboru całą wachlarz możliwości opcji.

Pojęcie taktyk alternatywnych było pierwotnie stosowane w analizie zachowania się zwierząt przede wszystkim w pracach z dziedziny ekologii behawioralnej, dyscypliny naukowej powstałej stosunkowo niedawno na styku ekologii, etologii, teorii ewolucji, genetyki populacyjnej i teorii gier (KREBS i DAVIES 1984). Analizy te kładły nacisk przede wszystkim na dalsze (ewolucyjne) uwarunkowania przyczynowe obserwowanych zachowań oraz na ich aspekty genetyczne.

Taktyki alternatywne w zachowaniu się zwierząt są również przedmiotem badań etologicznych. Badania te skupiają się z kolei przede wszystkim na zagadnieniu bliższych (etologicznych i neurobiologicznych) uwarunkowań przyczynowych wyboru przez zwierzę określonej taktyki. Celem tych prac jest często identyfikacja bodźców zewnętrznych oraz czynników wewnętrznych sterujących przełączaniem się z jednej alternatywnej taktyki na inną, a także czynników decydujących o przebiegu ontogenezy taktyk alternatywnych (CARO i BATESON 1986).

Taktyki alternatywne w zachowaniu się owadów były badane przede wszystkim w kontekście motywacyjnym zachowania rozrodczego w szerokim tego słowa znaczeniu (obejmującym także zachowania agonistyczne, terytorializm oraz opiekę nad potomstwem). Koncepcję taktyk alternatywnych zastosowano

między innymi w badaniach zachowania rozrodczego pszczoł z rodzaju *Centris* (ALCOCK i współaut. 1977, ALCOCK 1979), świerszczy (CADE 1979, 1980, 1981), wojsiłków (THORNHILL 1981), różnych gatunków chrząszczy (EBERHARD 1982, FORSEYTH i ALCOCK 1990) i ważek (WOLF i WALTZ 1994, FINCKE 1985, FORSEYTH i MONTGOMERIE 1987), pasikoników (GREENFIELD i SHELLY 1985, SHELLY i GREENFIELD 1985) i wreszcie os grzebaczowatych (BROCKMANN i DAWKINS 1979, BROCKMANN i współaut. 1979) oraz pasożytniczych os z rodziny męczelkowatych (*Braconidae*) (FIELD i KELLER 1993). Alternatywne formy zachowania opisano również w licznych pracach poświęconych orientacji i nawigacji owadów, w tym zwłaszcza w nawigacji pszczoły miodnej (GOULD 1982) oraz różnych gatunków mrówek (WEHNER 1992). W zachowaniu mrówek opisano również liczne alternatywne taktyki poszukiwania i zbiórki pokarmu, w tym zwłaszcza polowania i transportu ofiar (OSTER i WILSON 1978, BECKERS i współaut. 1989, TRANIELLO 1987, HÖLLDOBLER i WILSON 1990, SUNDSTRÖM 1993).

W latach 1986–1994, w Pracowni Etologii Instytutu Biologii Doświadczalnej im M. Nenckiego PAN w Warszawie przeprowadzono, we współpracy z innymi ośrodkami w kraju i za granicą, serię prac badawczych, których wyniki umożliwiły dalsze pogłębienie i rozszerzenie naszego stanu wiedzy na temat taktyk alternatywnych w zachowaniu się owadów. Prace te dostarczyły dalszych danych dotyczących taktyk stosowanych przez mrówki podczas atakowania i transportu ofiar. Badania te przyniosły równocześnie opis całego szeregu nowych zjawisk, takich na przykład, jak spontaniczne atakowanie stonki ziemniaczanej przez mrówki z rodzaju *Formica*, różne formy zachowania łowieckiego afrykańskich mrówek z bardzo słabo poznanego rodzaju *Polyrhachis*, oraz wykorzystywanie jako źródło pożywienia kręgowców (gadów, ptaków i ssaków) przez afrykańskie mrówki-tkaczki *Oecophylla longinoda*. Równoległe z badaniami nad taktykami stosowanymi przez mrówki z rodzaju *Formica* podczas polowania na osobniki dorosłe i larwy stonki ziemniaczanej badano również taktyki obrony przed atakiem mrówek stosowane przez ich ofiary. Ponadto, przeprowadzono badania nad taktykami stosowanymi przez mrówki-tkaczki w kontekście motywacyjnym naprawy gniazda oraz nad taktykami obserwowanymi u trzmieli w motywacyjnym kontekście zachowań altruistycznych oraz ucieczki z zamknięcia. Szczególnie te ostatnie prace miały charakter pionierski, stanowiąc pierwsze zastosowanie koncepcji taktyk alternatywnych w badaniach zachowania się owadów w sytuacji ucieczki.

TAKTYKI ATAKU I TRANSPORTU OFIAR OBSERWOWANE U MRÓWEK Z RODZAJU *FORMICA* POLUJĄCYCH NA STONKĘ ZIEMNIACZANĄ

Zachowanie łowieckie mrówek z grupy *Formica rufa* było przedmiotem licznych prac badawczych przede wszystkim z uwagi na to, że odgrywa ono ważną rolę w ochronie lasów przed szkodliwymi owadami (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, WAY i KHOO 1992). Badania te miały jednak przede wszystkim charakter stosowany: etologiczne mechanizmy zachowań łowieckich mrówek z tej grupy dalekie są jeszcze od całkowitego poznania.

W latach 1984–1985 przeprowadzono w terenie obserwacje, które wykazały, że mrówki z czterech gatunków z rodzaju *Formica* atakują spontanicznie stonkę ziemniaczaną (*Leptinotarsa decemlineata* Say) (GODZIŃSKA 1986, 1989b, GODZIŃSKA i współaut. 1990). Było to pierwsze doniesienie w literaturze światowej, opisujące regularne i masowe atakowanie stonki ziemniaczanej przez mrówki. W dalszej serii doświadczeń (GODZIŃSKA i współaut., 1990) zbadano również reakcję mrówek z gatunku *F. polyctena* i *F. rufa* na postaci dojrzałe oraz na larwy stonki ziemniaczanej uwalniane w pobliżu mrowisk. Badania te objęły również obserwacje dotyczące taktyk stosowanych przez robotnice tych gatunków podczas atakowania i transportu stonki ziemniaczanej.

Stwierdzono, że podczas polowania na stonkę mrówki te stosowały dwie taktyki ataku: atak indywidualny i atak grupowy. Z reguły, atak miał charakter indywidualny jedynie w fazie początkowej, zaś w fazie końcowej uczestniczyły w nim zazwyczaj liczne robotnice (często ponad dziesięć mrówek). Zaobserwowano również trzy taktyki transportu ofiar: (1) indywidualny transport całych ofiar, (2) grupowy transport całych ofiar, oraz (3) rozcinanie ofiar na części i następnie transport ich fragmentów. Najczęściej obserwowaną taktyką był grupowy transport całej ofiary przez stosunkowo liczne robotnice.

Techniki ataku i transportu zaobserwowane u mrówek z grupy *F. rufa*, polujących na stonkę ziemniaczaną, były już u tych mrówek znane z wcześniejszych badań nad ich zachowaniem łowieckim (CHAUVIN 1950, SUDD 1965, BÜTTNER 1973). Obecnie omawiane prace wykazały jednak również, że techniki te mogą być stosowane przez te mrówki jako alternatywne taktyki podczas polowania na ofiary z tego samego gatunku.

TAKTYKI ALTERNATYWNE W ZACHOWANIU ŁOWIECKIM AFRYKAŃSKICH MRÓWEK NADRZEWNYCH Z GATUNKU *POLYRHACHIS LABORIOSA* F. SMITH

W kolejnej pracy z cyklu poświęconego zachowaniu łowieckiemu mrówek z podrodziny *Formicinae* (DEJEAN i współaut. 1994) zbadano taktyki ataku i transportu stosowane przez afrykańskie nadrzewne mrówki z gatunku *Polyrhachis laboriosa*. Rodzaj *Polyrhachis* liczy około 700 gatunków i należy do największych rodzajów mrówek (BOLTON 1973, DOROW i MASCHWITZ 1990). Biologia i etologia mrówek z tego rodzaju jest zaskakująco słabo znana (DOROW i współaut. 1990). Wraz z pracą LENOIRA i DEJEANA (1994), poświęconą biologii królowych *P. laboriosa* i *P. militaris*, obecnie dyskutowana praca DEJEANA i współaut. (1994) stanowi pierwsze monograficzne opracowanie poświęcone opisowi i doświadczalnej analizie zachowania łowieckiego mrówek z tego rodzaju.

Jak wykazali DEJEAN i współpracownicy (1994), zachowanie łowieckie *P. laboriosa* jest niezwykle elastyczne: mrówki te stosują cały wachlarz taktyk łowieckich, dostosowując swe zachowanie do właściwości atakowanych ofiar, takich jak wielkość, ruchliwość, możliwości obrony przed atakującą mrówką, występowanie pojedynczo lub w grupie.

Tak więc, podczas atakowania niewielkich ofiar niegroźnych dla atakującej mrówki atak następuje w sposób szybki i zdecydowany natychmiast po lokali-

zacji ofiary. Transport może nastąpić natychmiast po pochwyleniu ofiary, bez uprzedniego jej spryskania wydzieliną gruczołu jadowego.

Ofiary średniej wielkości, niegroźne dla atakującej mrówki, są atakowane w sposób podobny, z tym jednak, że po spryskaniu wydzieliną gruczołu jadowego i przed rozpoczęciem transportu każda ofiara jest wielokrotnie nagryzana.

Podczas atakowania bardzo dużych owadów, wielokrotnie przewyższających rozmiarami atakującą mrówkę, spryskiwanie ofiary wydzieliną gruczołu jadowego następuje zazwyczaj natychmiast po jej wykryciu, bez prób pochwylenia jej w żuwaczki. Następnie, mrówka najczęściej udaje się do gniazda i rekrutuje tam grupę towarzyszek, z którymi powraca do ofiary (oszołomionej już na skutek działania jadu), by pociąć ją na części, zanoszone następnie do gniazda przez indywidualne robotnice.

Podczas atakowania żołnierzy termitów z gatunku *Macrotermes bellicosus* Smeathman, wyposażonych w potężne żuwaczki i z uwagi na to bardzo niebezpiecznych dla atakującej mrówki, *P. laboriosa* stosują taktykę, którą można określić jako „atak z zachowaniem ostrożności”. Atakująca mrówka przybiera charakterystyczną „postawę ostrożności”, odrzucając w tył czułki, co zmniejsza szansę ich uszkodzenia przez termita, i trzymając stale żuwaczki szeroko rozwarłe w pełnej gotowości do natychmiastowego ataku. Zbliżanie się do ofiary i atak są powolne i ostrożne, z częstym wycofywaniem się i odwrotami.

Ucieczka ofiary wyzwala u atakującej robotnicy *P. laboriosa* kolejną alternatywną taktykę ataku, tak zwane „zachowanie się rezerwowe”. Locomocja mrówki ulega znacznemu przyspieszeniu, zwiększa się też częstość zmian kierunku biegu. Atak następuje natychmiast po ponownym wykryciu ofiary, bez poprzedzającego go zazwyczaj kontaktu czułkowego. Mrówka najpierw spryskuje ofiarę wydzieliną gruczołu jadowego i dopiero następnie chwyta ją, używając przy tym nie tylko żuwaczek, lecz także przednich nóg.

Szczególnie dużą zmienność wykazuje zachowanie łowieckie *P. laboriosa* obserwowane w odpowiedzi na napotkanie grupy termitów. W większości przypadków po zabiciu pierwszego termita mrówka zносиła go do gniazda, lecz przejście do fazy transportu mogło też zachodzić dopiero po kolejnym zabiciu kilku ofiar. Mrówka ta następnie powracała do pozostałych termitów albo sama, albo wraz z grupą współtowarzyszek. Odkładanie śladu zapachowego, pozwalającego na rekrutację dalszych współtowarzyszek, było fakultatywne.

Jak wynika z tych danych, *P. laboriosa* polują zawsze w sposób indywidualny. Taktyka ataku grupowego nie jest stosowana przez te mrówki nawet podczas polowania na owady wielokrotnie przewyższające je rozmiarami. *P. laboriosa* nie stosują też taktyki transportu grupowego. Niewielkie ofiary są transportowane w całości przez indywidualne robotnice. Duże ofiary są cięte na części, które są następnie również transportowane indywidualnie.

W omawianej pracy stwierdzono również, że w pełni dojrzałe społeczeństwa *P. laboriosa* są polikaliczne, to znaczy zamieszkują system kilku połączonych ze sobą gniazd. Jak to następnie wykazano, pełna sekwencja zachowania łowieckiego jest obserwowana jedynie u robotnic pochodzących z tych dojrzałych, polikalicznych kolonii. Ponadto, nawet w dużych koloniach *P. laboriosa* tylko niektóre zbieraczki pełnią rolę łowczyń. Dane te dowodzą więc, że samo wystę-

powanie zachowania łowieckiego jest już u *P. laboriosa* jedną z alternatywnych taktyk odpowiedzi na potencjalne ofiary.

TAKTYKI ATAKU I TRANSPORTU OFIAR U AFRYKAŃSKICH MRÓWEK-TKACZEK Z GATUNKU *OECOPHYLLA LONGINODA* LATREILLE

Afrykańskie mrówki-tkaczki *Oecophylla longinoda* zamieszkują nadrzewne gniazda, budowane z żywych liści łączonych w zamknięte komory za pomocą pasm przędzy wydzielanych przez ich larwy. Podczas budowy gniazda mrówki chwytają larwy w żuwaczki i posługują się nimi jak członkami tkackimi, stąd ich nazwa „tkaczki”. Dojrzałe kolonie *O. longinoda* są polikaliczne i mogą osiągać bardzo duże rozmiary (WAY 1954, HÖLLDOBLER 1979, HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Zachowanie tych mrówek podczas polowania i transportu ofiar było przedmiotem bardzo licznych prac (DEJEAN 1990a, b, DEJEAN 1991, WAY i KHOO 1992).

W wyniku terenowych obserwacji i doświadczeń przeprowadzonych przez WOJTUSIAKA i współpracowników (w druku), stwierdzono, że *O. longinoda* mogą wykorzystywać jako źródło pokarmu szczególnie duże ofiary zwierzęce, w tym także kręgowce: węże, jaszczurki, ptaki, gryznie i nietoperze. Wykorzystywanie kręgowców jako źródła pokarmu nie było jak dotąd u tych mrówek opisane. Owe szczególnie duże ofiary były najczęściej transportowane w całości przez bardzo liczne grupy robotnic. Zaobserwowano jednak również alternatywną taktykę transportu, polegającą na cięciu ofiary na części przed rozpoczęciem transportu, lub już w jego trakcie.

Stwierdzono również, że podczas transportu dużych ofiar do nadrzewnych gniazd kluczową rolę odgrywają przyłgi na odnóżach robotnic. Jak to mogliśmy zaobserwować i udokumentować serią zdjęć fotograficznych, dzięki obecności przyłg pojedyncza robotnica *O. longinoda* może utrzymać zwisające w dół ciało małego ptaszka. Przypadki zbiorowego i indywidualnego transportu dużych ofiar przez *O. longinoda* opisane przez WOJTUSIAKA i współautorów należą do najbardziej spektakularnych przykładów transportu dużych obiektów, jakie kiedykolwiek opisano u mrówek.

Opisano również taktyki stosowane przez *O. longinoda* podczas chwytania dużych owadów. Zazwyczaj są one chwytane i przytrzymywane przez pojedyncze robotnice *O. longinoda*. Sukces ataku zależy przede wszystkim od tego, czy mrówka zdoła utrzymać ofiarę do chwili przybycia dalszych współtowarzystek. Także i tu kluczową rolę odgrywają przyłgi na odnóżach mrówki. Z chwilą przybycia współtowarzystek atak indywidualny przechodzi w atak grupowy, w którym mrówki stosują technikę „rozciągania” (stretching), chwytając za wystające części ciała ofiary (odnóża, czułki) i ciągnąc je z całej siły w przeciwstawne strony. Jest to wysoce wyspecjalizowana forma ataku grupowego, opierająca się na skoordynowanych działaniach uczestniczących w nim robotnic (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, DEJEAN 1990a, b).

O. longinoda polują najczęściej podczas patrolowania swoich terytoriów na zamieszkiwanych przez nie drzewach oraz na ziemi u stóp tych drzew (DEJEAN 1990a, b). Czasami jednak, mrówki te polują także na sposób mrówek nomadycznych, wyruszając w zorganizowanych kolumnach na łowieckie rajdy (LEDOUX

1950, DEJEAN i współaut. 1991). Jak to stwierdzili WOJTUSIAK i współpracownicy, skuteczność chwytania dużych owadów przez *O. longinoda* jest najwyższa, gdy stosują one taktykę polowania na sposób mrówek nomadnych.

Stwierdzono również, że podobnie jak w opisanym powyżej przypadku *P. laboriosa*, również i u *O. longinoda* zachowanie łowieckie jest tylko jedną z możliwych taktyk odpowiedzi na potencjalne ofiary i zaczyna pojawiać się dopiero wtedy, gdy kolonia tych mrówek osiąga pewną wielkość. Ponadto, nie tylko samo występowanie zachowania łowieckiego, lecz także jego charakter (zainteresowanie określonymi kategoriami ofiar, stosowanie określonych taktyk łowieckich) zależy w przypadku *O. longinoda* od wielkości kolonii. Zarówno zaciąganie do gniazd bardzo dużych ofiar, jak i polowanie na sposób mrówek nomadnych było obserwowane wyłącznie w bardzo dużych, polikalicznych koloniach *O. longinoda*, i to jedynie w okresach, gdy produkowane w nich były formy płciowe.

TAKTYKI ALTERNATYWNE W ZACHOWANIU OBRONNYM STONKI ZIEMNIACZANEJ

Jak już wspomniano, podczas terenowych badań nad atakowaniem stonki ziemniaczanej przez mrówki z rodzaju *Formica* (GODZIŃSKA 1986, GODZIŃSKA i współaut. 1990) obserwowano nie tylko zachowanie łowieckie mrówek, lecz również zachowanie obronne atakowanych przez nie stoniek.

Stonka ziemniaczana jest owadem wyposażonym w szczególnie wyrafinowany system obrony chemicznej przed naturalnymi wrogami. Zarówno postaci dojrzałe, jak i larwy stonki ziemniaczanej bronią się przed napastnikami przede wszystkim poprzez uwalnianie różnych wydzielin obronnych (DEROE i PASTEELS 1977, DALOZE i współaut. 1986, PASTEELS, inf. ustna). Jak to obecnie wykazano (GODZIŃSKA 1986, GODZIŃSKA i współaut. 1990) uwalnianie wydzielin obronnych nie jest jednak jedyną taktyką obrony stosowaną przez te owady w sytuacji ataku przez mrówki. Stonki stosują również aktywną obronę behawioralną, polegającą na mocnym chwytaniu wszystkimi odnóżami gałązek lub ździebeł traw. Zaatakowane stonki starają się również wspiać jak najwyżej na rośliny.

Wykazano ponadto, że uwalnianie wydzielin obronnych jest taktyką obrony całkowicie nieskuteczną przeciwko atakowi przez mrówki z grupy *F. rufa*. Zarówno postaci dojrzałe, jak i larwy stonki były atakowane przez te mrówki nawet wtedy, gdy ciała ich były pokryte niemal całkowicie mieszaniną wydzielin obronnych. Wyniki te stoją w całkowitej sprzeczności z wcześniejszymi danymi DEROE i PASTEELSA (1977) oraz DALOZE i współpracowników (1986), którzy wykazali, że wydzielin obronne stonki ziemniaczanej działają odstraszająco na mrówki z gatunku *Myrmica laevinodis* Nyl. oraz są dla nich toksyczne. Dane Godzińskiej i współpracowników dowodzą więc, że obrona chemiczna, skuteczna przeciwko pewnemu określonemu gatunkowi mrówek, może być całkowicie nieskuteczna przeciwko innemu ich gatunkowi. Jak to podkreślili ostatnio WAY i KHOO (1992), badania te otworzyły więc kwestię ewolucji specyficznych mechanizmów obrony przed atakiem ze strony mrówek.

Badania Godzińskiej i współpracowników wykazały zarazem, że taktyka obrony, polegająca na wspinaniu się wysoko na rośliny, jest niezwykle skuteczna przeciwko atakowi mrówek z gatunku *F. rufa*. Stonki, którym udało się wspiąć wysoko na rośliny otaczające mrowisko *F. rufa* nie były tam w ogóle atakowane:

TAKTYKI ALTERNATYWNE ODPOWIEDZI NA USZKODZENIE GNIAZDA U MRÓWEK *OECOPHYLLA LONGINODA*

Jak już wspomniano, afrykańskie mrówki-tkaczki z gatunku *O. longinoda* są znane przede wszystkim z uwagi na niezwykle zachowania budowlane (HÖLLDOBLER i WILSON 1983, 1990).

W wyniku badań doświadczalnych przeprowadzonych w terenie w Nigerii przez WOJTUSIAKA i GODZIŃSKĄ (1993) wykazano, że repertuar zachowań obserwowanych u *O. longinoda* w odpowiedzi na sztucznie dokonane uszkodzenie gniazda obejmuje co najmniej trzy alternatywne taktyki: szybkie podjęcie działań naprawczych, opóźnione podjęcie działań naprawczych i porzucenie gniazda. Stwierdzono również, że wybór pomiędzy tymi taktykami zależy głównie od dwóch grup czynników: z jednej strony, od wielkości uszkodzenia gniazda, z drugiej strony, od pory roku i pory dnia.

Jak stwierdzono, najczęściej stosowaną przez te mrówki taktyką odpowiedzi na sztucznie dokonane uszkodzenie gniazda jest szybkie podjęcie działań naprawczych. Opóźnione podjęcie działań naprawczych jest typową odpowiedzią na niewielkie uszkodzenia gniazda wykonane w południe w czasie pory suchej. Duże uszkodzenia gniazda wykonane w czasie pory suchej prowadzą z reguły do porzucenia gniazda przez mrówki, zwłaszcza jeżeli są wykonane w ciągu dnia.

Stwierdzono również, że działania naprawcze mogą być podejmowane przez *O. longinoda* zarówno w ciągu nocy, jak i w ciągu dnia, jednakże gotowość do ich podejmowania jest wyższa w ciągu nocy.

Prace te stanowią pierwszą ścisłą analizę doświadczalną czynników decydujących o wyborze taktyki odpowiedzi na uszkodzenie gniazda u mrówek z rodzaju *Oecophylla*.

TAKTYKI ALTERNATYWNE W ZACHOWANIU ALTRUISTYCZNYM ROBOTNIC TRZMIELI (*BOMBUS PASCUORUM SCOPOLI*)

W początku lat sześćdziesiątych HAMILTON (1963, 1964) przedstawił swą słynną hipotezę proponującą wyjaśnienie ewolucji zachowań altruistycznych w oparciu o zasadę tak zwaną doboru krewniaczego. Hipoteza ta przewiduje, między innymi, że zachowania altruistyczne oraz współpraca między osobnikami powinny być obserwowane częściej podczas interakcji pomiędzy osobnikami spokrewnionymi niż pomiędzy osobnikami niespokrewnionymi. Ponad dwadzieścia lat później, HAMILTON (1987) wyraził jednak pogląd, że wysoki stopień pokrewieństwa pomiędzy członkami społeczeństwa nie był najważniejszym czynnikiem ewolucji zachowań altruistycznych owadów społecznych. Naczelną zasadą w ewolucji zachowań altruistycznych wydaje się być raczej zasada tak zwanego altruizmu odwzajemnianego (TRIVERS 1971). Zdaniem Hamiltona, prze-

mawia za tym przede wszystkim rosnąca liczba przykładów na to, że wysoki stopień kooperacji może występować również w koloniach owadów społecznych, składających się z osobników stosunkowo słabo spokrewnionych. Przemawia za tym również stale rosnąca liczba doniesień na temat tolerancji i kooperacji międzygatunkowej wśród owadów społecznych.

Zjawisko tolerancji i kooperacji międzykolonijnej i międzygatunkowej może występować również u trzmieli. Jak to ostatnio wykazano (GODZIŃSKA 1989), robotnice trzmieli z gatunku *Bombus pascuorum* mogą wykonywać zachowania altruistyczne (pełnienie roli zbieraczki lub opiekunki potomstwa) nie tylko na rzecz swojej kolonii macierzystej, lecz także na rzecz innych kolonii należących do tego samego gatunku, a nawet na rzecz kolonii należących do innych gatunków. Trzmielie te mogą również stosować taktykę polegającą na pracy na zmianę, raz dla kolonii macierzystej i drugi raz dla kolonii obcej. Podobne zjawiska są znane od dawna u pszczoły miodnej (*Apis mellifera* L.) (FREE 1958, FREE i SPENCER-BOOTH 1961), ograniczają się jednak do przemieszczania się zbieraczek pomiędzy różnymi koloniami z tego samego gatunku.

Jedną z kilku hipotez, jakie zaproponowano jako możliwe wyjaśnienie opisanych powyżej obserwacji, była hipoteza „integracji ponadspołecznej”, zaproponowana po raz pierwszy przez JAISSONA (1985) dla wyjaśnienia ewolucji ogromnych, liczących setki milionów osobników konfederacji społeczeństw, występujących w niektórych gatunkach mrówek. GODZIŃSKA (1989) rozszerzyła tę hipotezę, postulując istnienie więzi potencjalnego altruizmu odwzajemnianego pomiędzy koloniami z różnych gatunków należących do tego samego zespołu. Obecnie, hipoteza postulująca istnienie takich więzi znajduje na swe poparcie dalsze argumenty. Najnowsze prace CZECHOWSKIEGO (1993a, 1993b, 1994) oraz PISARSKIEGO i CZECHOWSKIEGO (1994) dowodzą, że mrówki z grupy *F. rufa* mogą adoptować niespokrewnione z nimi królowe, i to nawet królowe z innego gatunku tej grupy. Skłonność do dokonywania takich adopcji jest szczególnie silnie wyrażona przez kolonie osierocone.

TAKTYKI ALTERNATYWNE STOSOWANE PRZEZ ROBOTNICE TRZMIELI W SYTUACJI UCIECZKI Z ZAMKNIĘCIA

Robotnice latających żądłówek (os, pszczoł i trzmieli) reagują na ograniczenie swobody ruchów wytrwałymi próbami wydostania się na wolność (ucieczki). Podstawową taktyką ucieczki z zamknięcia jest u tych owadów zachowanie się fotopozytywne (podążanie ku światłu) (GODZIŃSKA 1983). Owady te mogą jednak próbować również usunąć przeszkodę zagrażającą im drodze. VERLAINE (1927) opisał takie zachowania u os z gatunku *Paravespula germanica* L, badanych przez niego w labiryncie wykonanym z kartonu: badane przez niego osobniki przegryzały ścianki labiryntu zamiast uczyć się jego prawidłowego przebiegania. Zachowanie się fotopozytywne oraz próby usunięcia przeszkody zagrażającej drodze ucieczki mogą być więc uznane za alternatywne taktyki ucieczki z zamknięcia.

Zachowanie się trzmieli z dwóch gatunków — *Bombus pascuorum* Scopoli i *B. terrestris* L. — w sytuacji wyboru pomiędzy tymi taktykami ucieczki było

przedmiotem prac doświadczalnych GODZIŃSKIEJ (1988) oraz GODZIŃSKIEJ i KORCZYŃSKIEJ (1992a), a także dalszych nieopublikowanych jeszcze badań Godzińskiej (w rewizji). Robotnica schwytana w terenie podczas żerowania była umieszczana w probówce zatkniętej dwucentymetrową warstwą lekko wilgotnego piasku lub zamkniętej za pomocą papierowej membrany. Drugi, zasklepiony koniec próbki był zawsze skierowany ku źródłu światła (Słońcu).

Badania te wykazały, że zachowanie się robotnic *B. pascuorum* i *B. terrestris* podczas prób ucieczki z zamknięcia wykazuje szereg istotnych różnic. Dotyczą one zarówno zachowań związanych z usuwaniem przeszkód (kopanie/gryzienie), jak i gotowości do wykazywania zachowania fotopozytywnego. Stwierdzono również, że różnice te są skorelowane z różnicami w ekologii gniazdowania tych gatunków. Zachowanie się trzmieli z gatunku *B. terrestris*, gnieźdzących się zazwyczaj pod ziemią, charakteryzuje zarówno wysoka gotowość zarówno do wykazywania zachowania kopiącego/gryzącego, jak i do podążania ku światłu. Zdolność do szybkiego usuwania przeszkody, zamykającej drogę ucieczki obserwowana u trzmieli z tego gatunku, jest najprawdopodobniej przystosowaniem do życia w podziemnych gniazdach. Wysoka gotowość do podążania ku światłu jest również przystosowawcza w warunkach gniazdowania pod ziemią, gdyż światło sygnalizuje otwartą przestrzeń. U trzmieli z gatunku *B. pascuorum*, gnieźdzących się zwykle na powierzchni ziemi, zachowanie się fotopozytywne nie odgrywa istotnej roli podczas prób wydostania się z zamknięcia w probówce, zaś gotowość do wykazywania zachowania kopiącego/gryzącego jest niższa niż u *B. terrestris*.

Doświadczenia te nie pozwalają na razie na ustalenie, w jakim stopniu różnice behawioralne, zaobserwowane pomiędzy *B. pascuorum* i *B. terrestris* mają charakter zaprogramowany genetycznie, w jakim zaś wynikają z czynników nabytych. Badane w nich osobniki były odławiane w terenie; robotnice *B. terrestris* mogły więc mieć pewne doświadczenie w usuwaniu przeszkód zatykających drogę wyjścia, nabyte podczas oczyszczania tunelu prowadzącego do ich gniazda. Jak to zaś wykazały późniejsze, nieopublikowane doświadczenia GODZIŃSKIEJ i współpracowników, uczenie się odgrywa bardzo istotną rolę w optymalizacji zachowań trzmieli w sytuacji ucieczki z zamknięcia.

Prace te stanowią pierwsze zastosowanie koncepcji taktyk alternatywnych do analizy zachowania się owadów w sytuacji ucieczki. Zastosowano w nich nową, oryginalną metodykę. Dopiero niedawno alternatywne formy zachowania, obserwowane w kontekście motywacyjnym ucieczki, zostały opisane również u karalucha amerykańskiego (*Periplaneta americana*) (WATSON i RITZMANN 1994).

KONCEPCJE TEORETYCZNE DOTYCZĄCE ZNACZENIA SZYBKOŚCI PRZEŁĄCZANIA SIĘ POMIĘDZY ALTERNATYWNYMI TAKTYKAMI DLA OPTYMALIZACJI ZACHOWANIA SIĘ OWADÓW

W artykule teoretyczno-przeglądowym GODZIŃSKA (1987) przedstawiła argumenty na rzecz hipotezy, zgodnie z którą szybkość, z jaką następuje przełączanie się pomiędzy alternatywnymi zachowaniami wyzwalanymi w danej sytuacji, może mieć kluczowe znaczenie dla optymalizacji zachowania się zwierzęcia.

Szybkie tempo przełączania się z jednej aktywności na inną może być korzystne w sytuacjach nieznanego zwierzęciu, gdyż może przyspieszyć odnalezienie właściwej taktyki, która pozwoli mu na optymalne rozwiązanie stojącego przed nim zadania. Zarazem jednak, często określone zachowanie może wypełniać swą funkcję jedynie wtedy, gdy jest wykonywane z dostateczną uporczywością. Na poparcie tej tezy Godzińska przytoczyła między innymi przykłady z własnych badań nad zachowaniem się trzmieli w sytuacji ucieczki z zamknięcia. W czasie tych doświadczeń osobniki, u których przełączanie się pomiędzy alternatywnymi taktykami ucieczki (podażanie ku światłu *versus* kopanie/gryzienie) zachodziło ze zbyt dużą częstością nie były w stanie rozwiązać stawianego im zadania i wydostać się na wolność. Podobnie, badania J. J. Dobrzańskich nad uczeniem się manipulacyjnym u mrówek z rodzaju *Formica* sugerują, że wytrwałość wykazywana przez młode mrówki podczas pierwszych prób podnoszenia stosunkowo ciężkich przedmiotów ma istotne znaczenie w procesie uczenia się właściwych technik chwytania i transportu takich przedmiotów, a w dalszej konsekwencji odgrywa ważną rolę w ich zachowaniach budowlanych. Mrówki z gatunku *Formica cinerea* Mayr, które wykazują znacznie mniejszą uporczywość podczas prób podnoszenia cięższych patyczków niż mrówki z grupy *F. rufa*, nie są w stanie zbudować trwałego kopca, gdyż znoszą nań zbyt lekki materiał (DOBZAŃSKI 1971, DOBZAŃSKI i DOBZAŃSKA 1982).

ALTERNATIVE TACTICS IN INSECT BEHAVIOR

Summary

The term "alternative tactics" is used to denote alternative behavioural options open to an animal in a given choice situation. The research on alternative tactics was carried out from the perspective of behavioural ecology, focusing mostly on their ultimate (evolutionary) causal factors, and from the perspective of ethology, focusing mostly on their proximate causal factors. In particular, stress was laid on the ontogeny of alternative tactics, and on environmental cues which control short-term changes in behaviour (switching between various tactics).

In insect behaviour, alternative tactics were studied mainly in the context of reproduction (including agonistic behaviour, territory defence and brood care), orientation and navigation, and foraging. In particular, much is already known about foraging and hunting tactics of ants.

During the last ten years, alternative forms of insect behaviour were extensively studied in the Laboratory of Ethology of the Nencki Institute of Experimental Biology (Warsaw). "Alternative tactics" were discovered in the hunting behaviour of several species of formicine ants, in the defense behaviour of adults and larvae of the Colorado beetle, in the nest-repairing behaviour of the African weaver ants, and, lastly, in the altruistic and escape behaviour of the bumblebees. The research led also to several hypotheses and questions which are also briefly discussed in the present review.

LITERATURA

- ALCOCK J., 1979. *The evolution of intraspecific diversity in male reproductive strategies in some bees and wasps*. [W:] *Sexual selection and reproductive competition in insects*. M. S. BLUM, N. A. BLUM [red.], New York, Academic Press, 381-402.
- ALCOCK J., 1993. *Animal behaviour: an evolutionary approach*. 3rd ed. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates. 532 str.
- ALCOCK J., JONES C. E., BUCHMANN S. L., 1977. *Male mating strategies in the bee *Centris pallida**. J. Kansas Entomol. Soc. 52, 623-632.
- AUSTAD S. N., 1984. *A classification of alternative reproductive behaviors and methods for field-testing ESS models*. Am. Zool. 24, 309-319.

- BECKERS R., GOSS S., DENEUBOURG J. L., PASTEELS, J. M., 1989. Colony size, communication and ant foraging strategy. *Psyche* 96, 239-256.
- BATESON P. P. G., 1976. *Rules and reciprocity in behavioural development*. [W:] *Growing points in ethology*. BATESON P. P. G., HINDE R. A. [red.], Cambridge, Cambridge University Press, 401-421.
- BOLTON B., 1973. *The ant genus Polyrhachis F. SMITH in the Ethiopian region (Hymenoptera: Formicidae)*. Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Entomol. 28, 285-369.
- BROCKMANN H. J., DAWKINS R., 1979. Joint nesting in a digger wasp as an evolutionary stable preadaptation to social life. *Behaviour* 71, 203-245.
- BROCKMANN H. J., GRAFEN A., DAWKINS R., 1979. Evolutionary stable nesting strategy in the digger wasps. *J. theor. biol.* 77, 473-496.
- BÜTTNER K., 1973. *Untersuchungen über den Einfluss des Beutetieres auf den Erbeutungsvorgang bei der Waldameise, Formica polyctena Foerster (Hymen., Formicidae)*. Z. ang. ent. 74, 117-196.
- CADE W., 1979. *The evolution of alternative male reproductive strategies in field crickets*. [W:] *Sexual selection and reproductive competition in insects*. M. S. BLUM, N. A. BLUM [red.], New York, Academic Press, 343-379.
- CADE W., 1980. Alternative male reproductive behaviors. *Fla. Entomol.* 63, 30-45.
- CADE W., 1981. Alternative male strategies: genetic differences in crickets. *Science* 212, 563-564.
- CARO T. M., BATESON P., 1986. Organization and ontogeny of alternative tactics. *Anim. Behav.* 34, 1483-1499.
- CHAUVIN R., 1950. *Le transport des proies chez les fourmis. Y-a-t-il entr'aide?* *Behaviour* 2, 275-303.
- CZECHOWSKI W., 1993a. Replacement of species in red wood ant colonies (Hymenoptera, Formicidae). *Ann. Zool.* 44, 17-26.
- CZECHOWSKI W., 1993b. Mixed colonies of red wood ants. *Ann. Zool.* 44: 28-41.
- CZECHOWSKI W., 1994. Queen recruitment in an orphaned colony of *Formica polyctena* Först. *Ann. Zool.* 45: 47-49.
- DALOZE D., BRAEKMAN J. C., PASTEELS J. M., 1986. A toxic dipeptide from the defense glands of the Colorado Beetle. *Science* 233, 211-223.
- DEJEAN A. 1990a. Circadian rhythm of *Oecophylla longinoda* in relation to territoriality and predatory behaviour. *Physiol. Entomol.* 15, 393-403.
- DEJEAN A. 1990b. Prey capture of the African Weaver Ant. [W:] *Applied myrmecology. A world perspective*. VANDERMEER R. K., JAFFE K. and CEDENO A. [red.], Boulder, Colorado, Westview Press, 472-481.
- DEJEAN A., 1991. *Adaptation d'Oecophylla longinoda (Formicidae-Formicinae) aux variations spatio-temporelles de la densité de proies*. *Entomophaga* 36, 29-54.
- DEJEAN A., LENOIR A., GODZIŃSKA, E. J., 1994. The hunting behaviour of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae). *Sociobiology* 23, 293-313.
- DEROE C., PASTEELS J. M., 1977. Defensive mechanism against predation in the Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Arch. Biol.* 88, 289-304.
- DOBRAŃSKI J., 1971. Manipulatory learning in ants. *Acta Neurobiol. Exp.* 31, 111-140.
- DOBRAŃSKI J. and DOBRAŃSKA J. 1982. Are the ants capable to learn the nest-building activity atypical to the species? (A study of *Formica cinerea* Mayr). *Acta Neurobiol. Exp.* 42, 369-378.
- DOMINEY W. J., 1984. Alternative mating tactics and evolutionarily stable strategies. *Am. Zool.* 24, 385-396.
- DOROSZEWSKI W. [red.], 1958. *Słownik Języka Polskiego*. Tom pierwszy: A-Ć. Warszawa, Państwowe Wydawnictwo Wiedza Powszechna, 1206 str.
- DOROW W. H. O., MASCHWITZ U. 1990. The Arachne-group of *Polyrhachis* (Formicidae, Formicinae): weaver ants cultivating Homoptera on bamboo. *Ins. Soc.* 37, 73-89.
- DOROW W. H. O., MASCHWITZ U., RAPP S., 1990. Behavioural ecology of *Polyrhachis (Myrmopla) muelleri* Forel 1893 (Formicidae-Formicinae), a weaver ant with mimetic larvae and an unusual nesting behaviour. *Trop. Zool.* 3, 181-190.
- EBERHARD W. G., 1982. Beetle horn dimorphism: making the best of a bad lot. *Am. Nat.* 119, 420-426.
- FIELD S. A., KELLER M. A., 1993. Alternative mating tactics and female mimicry as post-copulatory mate-guarding behaviour in the parasitic wasp *Cotesia rubecula*. *Anim. Behav.* 46, 1183-1189.
- FINCKE O. M., 1985. Alternative mate-finding tactics in a non-territorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). *Anim. Behav.* 33, 1124-1137.
- FORSYTH A., ALCOCK J., 1990. Female mimicry and resource defense polygyny by males of a tropical rove beetle, *Leistotrophus versicolor* (Coleoptera: Staphylinidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26, 325-330.

- FORSYTH A., MONTGOMERIE R. D., 1987. *Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly Calopteryx maculata: sneaking by older males.* Behav. Ecol. Sociobiol. 21, 73-81.
- FREE J. B., 1958. *The drifting of honeybees.* J. Agric. Sci. 51, 294-306.
- FREE J. B., SPENCER-BOOTH Y., 1961. *Further experiments on the drifting of honey-bees.* J. Agric. Sci. 57, 153-158.
- GODZIŃSKA E. J., 1983. *Strategie przeszukiwania środowiska przez trzmiele rude, Bombus pascuorum Scopoli (Hymenoptera: Apidae) w sytuacji żerowania i ucieczki.* Praca doktorska. Warszawa, str. 204.
- GODZIŃSKA E. J., 1986. *Ant predation on Colorado Beetle (Leptinotarsa decemlineata Say).* Z. angew. ent. 102, 1-10.
- GODZIŃSKA E. J., 1987. *Programming of behavioural sequences: evolutionary aspects.* [W:] LEONOVICHOVA V., NOVÁK V. J. A. [red.] *Behaviour as one of the main factors of evolution.* Praha, Czechoslovak Academy of Sciences, 157-172.
- GODZIŃSKA E. J., 1988. *Digging as tactic of escape in two bumblebee species with different nesting ecology: Bombus terrestris L. and B. pascuorum Scopoli.* Acta Neurobiol. Exp. 48, 251-258.
- GODZIŃSKA E. J., 1989a. *Extra-colony altruism in the bumblebees: misbehaviour or adaptation?* A. Coll. Ins. Soc. 5, 161-167.
- GODZIŃSKA E. J., 1989b. *New records of predation of the ant Formica polyctena Först. on adults of Colorado beetle (Leptinotarsa decemlineata Say) in Poland.* Pol. Pismo Entomol. 58, 831-833.
- GODZIŃSKA E. J., KIERUZEL M., KORCZYŃSKA J., 1990. *Predation of ants of the genus Formica L. (Hymenoptera, Formicidae) on Colorado Beetles, Leptinotarsa decemlineata Say (Coleoptera, Chrysomelidae).* Memor. Zool. 44, 47-53.
- GODZIŃSKA E. J., 1991. *Neuroetologiczne modele uczenia się.* [W:] *Mechanizmy uczenia się i pamięci. VIII Szkoła Zimowa Instytutu Farmakologii PAN, Mogilany 1991.* KOSSUT M. [red.], Warszawa, IBD PAN, 67-77.
- GODZIŃSKA E. J., KORCZYŃSKA J., 1992a. *Biting behaviour as a tactic of escape in two bumblebee species with different nesting habits, Bombus terrestris L. and B. pascuorum Scopoli (Hymenoptera: Apidae).* Acta Neurobiol. Exp. 52, 135-141.
- GODZIŃSKA E. J., 1992b. *Neuroetologiczne mechanizmy uczenia się i pamięci.* Problemy N 11, 9-14.
- GORDON D. M., 1991. *Behavioural flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants.* Amer. Nat. 138, 379-411.
- GOULD J. L., 1982. *Ethology: the mechanisms and evolution of behaviour.* New York: Nortons, 1982, str. 544.
- GOULD J. L., MARLER P., 1984. *Ethology and the natural history of learning.* [W:] *The biology of learning.* Dahlem Konferenzen 1984. MARLER P., TERRACE H. S. [red.], Berlin, Springer-Verlag, 47-74.
- GOVE P. G. [red.], 1986. *Webster's Third New International Dictionary.* Vol. 1. A to C. Chicago, Merriam-Webster Inc., str. 1016.
- GREENFIELD M. D., SHELLY T. E., 1985. *Alternative mating strategies in a desert grasshopper: evidence of density-dependence.* Anim. Behav. 33, 1192-1210.
- HAMILTON W.D., 1963. *The evolution of altruistic behaviour.* Am. Nat. 97, 354-356.
- HAMILTON W.D., 1964. *The evolution of social behaviour.* J. Theor. Biol. 7, 1-52.
- HAMILTON W. D., 1987. *Kinship, recognition, disease, and intelligence: constraints of social evolution.* [W:] *Animal societies: theories and facts.* ITŌ Y., BROWN J. L., KIKKAWA J. [red.], Tokyo, Japan Sci. Soc. Press, 81-102.
- HINDE R. A., 1982. *Ethology. Its nature and relations with other sciences.* New York, Oxford University Press, 320 str.
- HÖLDOBLER B., 1979. *Territories of the African weaver ant (Oecophylla longinoda [Latreille]). A field study.* Z. Tierpsychol. 51, 201-213.
- HÖLDOBLER B., WILSON E.O., 1978. *The multiple recruitment systems of the African weaver ant Oecophylla longinoda (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae).* Behav. Ecol. Sociobiol. 3, 19-60.
- HÖLDOBLER B., WILSON E.O., 1990. *The ants.* Berlin, Springer Verlag, 732 str.
- JAISSON P., 1985. *Social behavior.* [W:] *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology.* KERKUT G. A., GILBERT L. I. [red.], Oxford, Pergamon Press, 673-694.
- KREBS J.R., DAVIES N.B., [red.], 1984. *Behavioural ecology. An evolutionary approach.* 2nd ed. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 493 str.
- LEDoux A., 1950. *Recherches sur la biologie de la fourmi fileuse (Oecophylla longinoda Latr.).* Ann. Sci. Nat. 11 série, 12, 313-461.
- LENOIR A., DEJEAN A., 1994. *Semi-claustral colony foundation in the formicine ants of the genus Polyrhachis (Hymenoptera: Formicidae).* Ins. Soc. 41, 225-234.

- MAYNARD SMITH J., PARKER G. A. 1976. *The logic of asymmetric contests*. Anim. Behav. 24, 159-175.
- McFARLAND D., 1981. *The Oxford Companion to Animal Behaviour*. Oxford, Oxford University Press, 619 str.
- OSTER G., WILSON E.O., 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton, Princeton Univ. Press, 352 str.
- PISARSKI B., CZECHOWSKI W., 1994. *Ways to reproductive success of wood ant queens*. Memor. Zool. 48, 181-186.
- SADOWSKI B., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. *Biologiczne mechanizmy zachowania*. Warszawa, PWN, 613 str.
- SHELLEY T. E., GREENFIELD M. D. 1985., *Alternative mating strategies in a desert grasshopper: a transitional analysis*. Anim. Behav. 33, 1211-1222.
- SUDD J. H., 1965. *The transport of prey by ants*. Behaviour 25, 234-271.
- SUNDSTRÖM L., 1993. *Foraging responses of Formica truncorum (Hymenoptera; Formicidae); exploiting stable vs spatially and temporally variable resources*. Ins. Soc. 40, 147-161.
- THORNHILL R., 1981. *Panorpa (Mecoptera: Panorpidae) scorpionflies; systems for understanding resource-defense polygyny and alternative male reproductive efforts*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 12, 355-386.
- THORPE W. H., 1979. *The origins and rise of ethology*. London, Heinemann Educational Books, 174 str.
- TRANIELLO J. F. A., 1987. *Social and individual responses to environmental factors in ants.[W:] From individual to collective behaviour in social insects*. PASTEELS J. M., DENEUBOURG J. L. [Red.], Basel, Birkhäuser, 63-80.
- TRIVERS R. L., 1971. *The evolution of reciprocal altruism*. Q. Rev. Biol. 46, 35-57.
- VERLAINE L., 1925. *L'instinct et l'intelligence chez les hymenopteres. V. La traversée d'un labyrinthe par des guepes et des bourdons (Vespa germanica Linn., V. crabro Linn., Bombus terrestris Linn., et B. sylvarum Linn.)*. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 56, 33-98.
- WATSON J.T., RITZMANN R.E., 1994. *The escape response versus the quiescent response of the American cockroach: behavioural choice mediated by physiological state*. Anim. Behav. 48: 476-478.
- WAY M. J., 1954. *Studies of the life history and ecology of the ant Oecophylla longinoda Latreille*. Bull. Ent. Res. 45, 93-112.
- WAY M. J., KHOO K. C., 1992. *Role of ants in pest management*. Annu. Rev. Entomol. 37, 479-503.
- WEHNER R., 1992. *Arthropods. W: Animal homing*. PAPI F. [red.], London, Chapman and Hall, 1992, 45-143.
- WELLENSTEIN G., 1954. *Die Insektenjagd der Roten Waldameise (Formica rufa L.)*. Z. angew. ent. 36, 185-217.
- WOJTUSIAK J., GODZIŃSKA E. J., 1993. *Factors influencing the responses to nest damage in the African weaver ant, Oecophylla longinoda Latreille*. Acta Neurobiol. Exp. 53, 401-408.
- WOJTUSIAK J., GODZIŃSKA E. J., DEJEAN A. [w druku]. *Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, Oecophylla longinoda Latreille*. Trop. Zool. [w druku].
- WOLF L. L., WALTZ E. C., 1994. *Dominions and site-fixed aggressive behavior in breeding male Leucorrhinia intacta (Odonata: Libellulidae)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 14, 107-115.