

EWA JOANNA GODZIŃSKA

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

ETOLOGIA OWADÓW SPOŁECZNYCH: FAKTY I KONTROWERSJE

OWADY PRZEDSPOŁECZNE I SPOŁECZNE

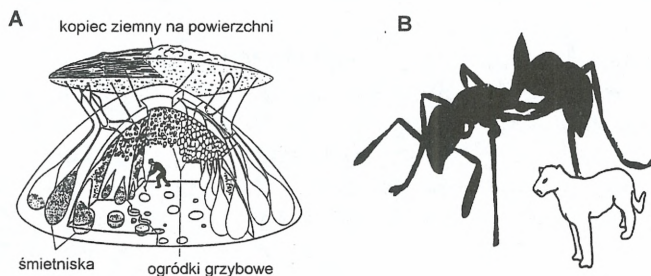
Nie istnieje prosta dichotomia „owady samotne” — „owady społeczne”: pomiędzy samotnym i społecznym trybem życia istnieje u owadów całe spektrum form przejściowych, tak zwane przedspołeczne poziomy organizacji. Zgodnie z ujęciem zaproponowanym przez MICHENERA (1969), i jak dotąd powszechnie przyjmowanym, wyróżnia się następujące stopnie rozwoju życia społecznego: owady podspołeczne (subsocal insects), owady gromadne (communal insects), owady niemal społeczne (quasisocial insects), owady półspołeczne (semisocial insects) oraz owady prawdziwie społeczne (eusocial insects).

Do owadów podspołecznych zaliczamy gatunki, w których osobniki dorosłe opiekują się potomstwem we wczesnych stadiach jego rozwoju. U owadów gromadnych członkowie tego samego pokolenia wraz z potomstwem zamieszkują wspólnie jedno gniazdo, ale nie współpracują w opiece nad potomstwem. U owadów niemal społecznych wspólne zamieszkiwanie gniazda przez członków jednego pokolenia łączy się natomiast z ich współpracą w opiece nad potomstwem. U owadów półspołecznych występuje ponadto tak zwany reprodukcyjny podział pracy: stopień płodności poszczególnych osobników jest zróżnicowany, a osobniki mniej płodne lub wręcz bezpłodne opiekują się potomstwem osobników bardziej płodnych. Najwyższy stopień rozwoju życia społecznego osiągnęły owady prawdziwie społeczne, które wyróżniają się łącznym występowaniem trzech cech: współpraca w opiece nad potomstwem, reprodukcyjny podział pracy oraz współpraca międzypokoleniowa, w ramach której potomstwo pomaga rodzicom (MICHENER 1969, WILSON 1979, SUDD i FRANKS 1987, ALEXANDER i współaut. 1991, CRESPI 1992).

W toku ewolucji prawdziwie społeczny poziom organizacji wytworzył się u owadów wielokrotnie w sposób wzajemnie niezależny; innymi słowy, owady prawdziwie społeczne są grupą polifiletyczną (ALEXANDER i współaut. 1991). Prawdziwie społeczny stopień rozwoju życia społecznego najwcześniej osiągnęły owady z rzędu bielców (*Isoptera*). Powstały wtedy termity. Istnieją argumenty przemawiające za tym, że same termity są grupą polifiletyczną, ale kwestia ta nie jest jeszcze ostatecznie rozstrzygnięta (ALEXANDER i współaut. 1991). W rze-

dzie błonkówek (*Hymenoptera*) prawdziwie społeczny poziom organizacji powstał najprawdopodobniej w sposób niezależny co najmniej dwunastokrotnie, dając początek mrówkom oraz różnym grupom społecznych os i pszczoł (ALEXANDER i współaut. 1991). Ostatnio poziom organizacji zbliżony do prawdziwie społecznego odkryto też u przedstawicieli dwóch dalszych rzędów owadów: pluskwiaków równoskrzydłych (*Homoptera*) oraz przylżeńców (*Thysanoptera*) (JAISSON 1993). W rzędzie *Homoptera* wysoce zaawansowane formy życia społecznego powstały w sposób wzajemnie niezależny najprawdopodobniej co najmniej czterokrotnie w czterech rodzajach mszyc o różnej ekologii (AOKI 1987, ITO 1989, JAISSON 1993, MORAN 1993).

Owady społeczne odniosły ogromny sukces ewolucyjny. W puszczy amazońskiej biomasa mrówek i termitów stanowi około 75% łącznej biomasy wszystkich organizmów żywych (por. też ryc. 1). Jak się ocenia, same tylko mrówki z podrodziny *Formicinae* wydzielają rocznie do atmosfery milion ton kwasu mrówkowego (HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Społeczeństwa owadów mogą osiągać ogromne rozmiary. Rekord pod tym względem ustanowiła kolonia mrówki *Formica yessensis* odkryta na wyspie Hokkaido w Japonii. Kolonia ta składała się z 306 milionów robotnic oraz z 1 miliona 80 tysięcy królowych i zajmowała system 45 tysięcy wzajemnie połączonych gniazd (HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Zadziwiająco duże rozmiary mogą też osiągać społeczeństwa mszyc; u mszyc z gatunku *Astegopteryx steracicola* znaleziono społeczeństwa liczące 100 tysięcy osobników (HAMILTON 1987).



Ryc. 1. Przykłady ilustrujące sukces ewolucyjny odniesiony przez owady społeczne.

A — dojrzałe gniazdo mrówki-grzybiarki z gatunku *Atta vollenweideri*. B — w ten symboliczny sposób zilustrowano fakt, że w puszczy amazońskiej łączna biomasa mrówek jest około czterokrotnie wyższa niż łączna biomasa wszystkich naziemnych kręgowców: płazów, gadów, ptaków i ssaków (wg HÖLLDOBLERA i WILSONA 1990, oraz JAISSONA 1993, zmienione).

ORGANIZACJA SPOŁECZEŃSTW OWADÓW: STOSUNKI POKREWIEŃSTWA

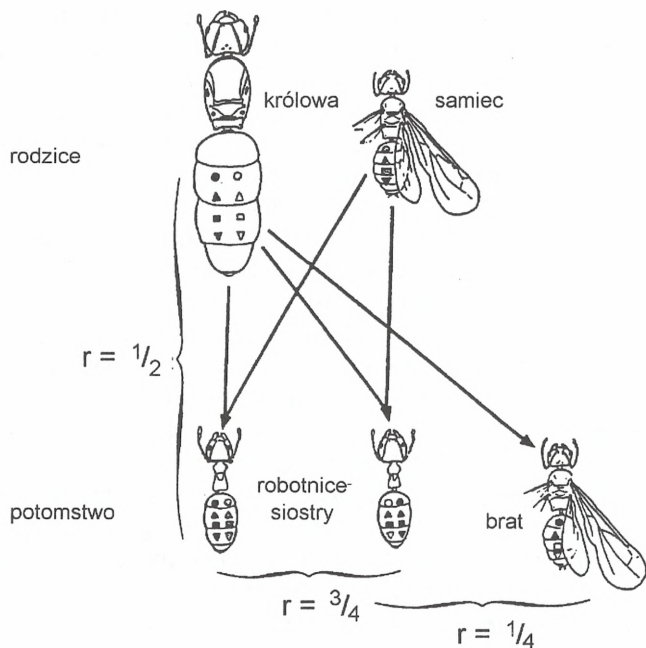
TEORIA HAMILTONA

Już ponad 30 lat temu, w roku 1964, brytyjski genetyk HAMILTON opublikował swą słynną genetyczną teorię zachowań altruistycznych, czyli zachowań, które przynoszą korzyść innym osobnikom wiążąc się jednocześnie ze stratą dla osobnika działającego. W teorii tej Hamilton zwrócił między innymi uwagę na fakt, że zachowania altruistyczne mogą być w istocie „genetycznym egoizmem”,

jeżeli korzystać z nich odnoszą bliscy krewni działającego osobnika. Zachowania takie mogą bowiem prowadzić do zwiększenia tak zwanego łącznego dostosowania tego osobnika, to znaczy jego łącznej zdolności do przekazania swych genów następnym pokoleniom bez względu na to, gdzie te geny są ulokowane: w nim samym czy też w osobnikach z nim spokrewnionych. Im bliższe pokrewieństwo pomiędzy osobnikami, w tym większym stopniu każdy z nich może zwiększyć swoje łączne dostosowanie poprzez przyczynianie się do przetrwania i sukcesu rozrodczego swoich krewnych. Bliskie pokrewieństwo pomiędzy osobnikami sprzyja więc zachowaniom altruistycznym, a więc również rozwojowi życia społecznego (HAMILTON 1964).

Szczególnie bliskie stosunki pokrewieństwa pomiędzy osobnikami wytwarzają się w wyniku rozrodu partenogenetycznego (rozrodu na drodze dzieworództwa) oraz tak zwanego haplo-diploidalnego systemu rozrodu. Stopień spokrewnienia osobników powstałych w wyniku rozrodu partenogenetycznego jest najwyższy z możliwych ($r = 1$), gdyż rozród taki prowadzi do powstawania klonów osobników identycznych pod względem genetycznym.

Haplo-diploidalny system rozrodu prowadzi również do powstawania szczególnie bliskich związków pokrewieństwa pomiędzy osobnikami (ryc. 2). W tym



Ryc. 2. Schematyczne przedstawienie współczynników pokrewieństwa pomiędzy parą rodziców i ich potomstwem przy haplo-diploidalnym systemie rozrodu; r = współczynnik pokrewieństwa (wg PASSERA 1984, zmienne).

systemie rozrodu samice rozwijają się z zapłodnionych jaj diploidalnych, zaś samce — z niezapłodnionych jaj haploidalnych. Szczególnie wysoki współczynnik pokrewieństwa ($r = 0,75$) łączy dwie samice będące pełnymi siostrami (potomstwem tej samej matki i tego samego ojca), gdyż otrzymują one identyczny zestaw genów od swego haploidalnego ojca. Dla relacji matka — córka współczynnik pokrewieństwa wynosi jedynie 0,5 (HAMILTON 1964, PASSERA 1984, SUDD i FRANKS 1987).

W pierwotnej wersji swej teorii HAMILTON (1964) poświęcił dzieworódtwu stosunkowo mało uwagi, uważając ten typ rozrodu za zjawisko marginalne i efemeryczne. Dużo uwagi poświęcił natomiast haplo-diploidalnemu systemowi rozrodu, kładąc silny nacisk na fakt, że jest on niezwykle ważną preadaptacją do życia społecznego.

CZY TEORIA HAMILTONA ZNAJDUJE POTWIERDZENIE W DANYCH EMPIRYCZNYCH?

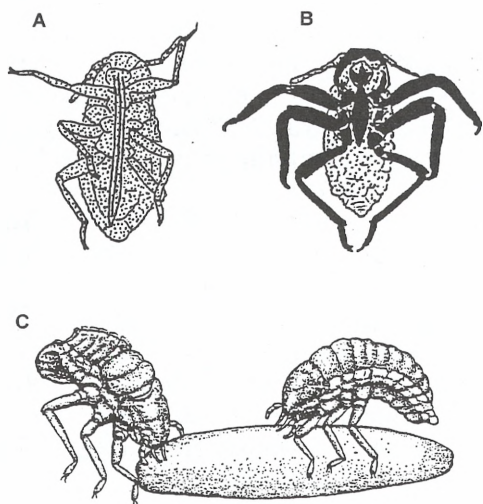
Istnieje wiele danych potwierdzających teorię Hamiltona (ALEXANDER i współaut. 1991, JAISSON 1993). Wielokrotne (aż kilkunastokrotne!) niezależne powstanie prawdziwie społecznego poziomu organizacji w obrębie rzędu błonkówek wydaje się mieć niewątpliwy związek z haplo-diploidalnym systemem rozrodu tych owadów. Ponadto ostatnio odkryto wysoce zaawansowane formy życia społecznego także u innych owadów o haplo-diploidalnym systemie rozrodu.

Ciekawy przykład zachowań społecznych opisano u haplo-diploidalnych tropikalnych chrząszczy z gatunku *Xyleborus volvulus* należących do rodziny kornikowatych (Scolytidae). Kolonie *X. volvulus* są zakładane przez dziewicze samice-założycielki. Po wydrążeniu w drewnie zaczątkowego korytarzyka samica taka składa na ściankach wydrążonego przez siebie korytarzyka zarodniki i grzybnie specjalnego grzyba, który następnie służy jako pożywienie rozwijającym się larwom. Następnie składa niezapłodnione jaja haploidalne. Z jaj tych rozwijają się samce, które następnie kopulują z własną matką. Po zapłodnieniu przez własnych synów samica-założycielka może już składać także zapłodnione jaja diploidalne, z których rozwijają się samice. Podobnie jak u społecznych błonkówek, w społeczeństwach *Xyleborus volvulus* samice są znacznie liczniejsze niż samce. Członkowie kolonii współpracują przy drażeniu nowych korytarzy oraz przy karmieniu larw. Zaobserwowano też, że niektóre samice pełnią funkcje strażniczek oraz czyścicieli. Biologia i zachowanie tych chrząszczy są jednak wciąż jeszcze niezwykle słabo poznane (JAISSON 1993).

Jeszcze bardziej zaawansowane formy życia społecznego wykryto u społecznych przyłżeńców (*Thysanoptera*). Są to również owady o haplo-diploidalnym systemie rozrodu. Podobnie jak u wielu społecznych błonkówek, społeczeństwa przyłżeńców z rodzaju *Oncothrips* są zakładane przez zapłodnioną, uskrzydloną samicę-założycielkę. Wytwarza się w nich następnie reprodukcyjny podział pracy oparty na morfologicznym zróżnicowaniu osobników. Osobniki wyposażone w długie skrzydła specjalizują się w rozrodzie. Inne osobniki, o mniejszych skrzydłach, lecz za to wyposażone w silnie rozwinięte i uzbrojone przednie odnóża specjalizują się w obronie grupy przed drapieżcami i pasożytami. Podobnie jak u społecznych błonkówek oraz u społecznych chrząszczy z rodzaju *Xyleborus* również w społeczeństwach przyłżeńców z rodzaju *Oncothrips* występuje przewaga samic. Spełnione jest też jedno z najważniejszych kryteriów właściwie społecznego poziomu organizacji: współpraca międzypokoleniowa, czyli współżycie w jednym gnieździe i współpraca królowej-założycielki z jej potomstwem. Wszystkie te cechy stawiają przyłżeńce w jednym rzędzie z najwyżej zaawansowanymi gatunkami owadów właściwie społecznych (CRESPI 1992, JAISSON 1993).

Teza Hamiltona, zgodnie z którą bliskie pokrewieństwo jest warunkiem szczególnie sprzyjającym powstaniu życia społecznego, znalazła również potwierdzenie

w późniejszym odkryciu, że wysoce zaawansowane formy życia społecznego powstały także u owadów rozmnażających się partenogenetycznie — u mszyc. Okazało się, że dzieworództwo nie jest wcale taką „ślepą uliczką ewolucyjną”, jak to uważał Hamilton, i że owadom, które wybrały tę drogę ewolucyjną, może wystarczyć czasu na wytworzenie się społecznego poziomu organizacji. Jak już wspomniano, u mszyc życie społeczne wytworzyło się w toku ewolucji najprawdopodobniej aż czterokrotnie (AOKI 1987, ITO 1989, JAISSON 1993, MORAN 1993). Społeczeństwa mszyc są zakładane przez samice-założycielki. Następnie w wyniku rozrodu partenogenetycznego samica taka (określana też jako fundatrix) daje początek licznym pokoleniom córek. U mszyc żyjących w warunkach klimatu umiarkowanego na jesieni pojawiają się samice i samce, pomiędzy którymi dochodzi do kopulacji. Jaja złożone przez zapłodnione samice są w stanie przetrwać zimę, zaś na wiosnę rozwijają się z nich kolejne samice-założycielki (JAISSON 1993). Larwy mszyc pozostają w pobliżu matki tworząc wraz z nią szybko rozwijające się kolonie stanowiące klony osobników identycznych pod względem genetycznym. W społeczeństwach tych występuje podział pracy. Niektóre larwy przechodzą kolejne wylinki i przekształcają się ostatecznie w osobniki płodne. Część larw specjalizuje się jednak w obronie kolonii przed naturalnymi wrogami i pasożytami; określa się je terminem żołnierze lub obrońcy. U niektórych gatunków mszyc larwy te są całkowicie bezpłodne (nie przechodzą dalszych wylinek) i posiadają liczne przystosowania morfologiczne ułatwiające im obronę kolonii (AOKI 1987, ITO 1989, JAISSON 1993, MORAN 1993). Tak na przykład żołnierze mszyc z gatunku *Colophina clematis* posiadają silne odnóża zaopatrzone w mocne pazurki oraz aparat gębowy w formie sztyletu (ryc. 3A, B). Żołnierze mszyc z gatunku *Astegopteryx styracicola* są nawet w stanie uszkodzić skórę człowieka. U mszyc z gatunku *Ceratovacuna lanigera* żołnierze posiadają na głowie parę twardych wyrostków zwanych rogami, którymi mogą przebić przeciwnika. Żołnierze *C. lanigera* niszczą w ten sposób również jaja owadów, których larwy są wrogami naturalnymi mszyc (ryc. 3 C). W obronie kolonii *C. lanigera* ważną rolę odgrywa porozumiewanie się chemiczne pomiędzy żołnie-



Ryc. 3. Żołnierze społecznych mszyc.

A — normalna larwa mszycy z gatunku *Colophina clematis*. B — żołnierz tego gatunku. W porównaniu z larwą normalną, żołnierz ma mocniejsze odnóża (zwłaszcza dwie pierwsze pary) i twardszy oskórek; jego narządy gębowe mają formę sztyletu, krótszego i ostrzejszego niż u normalnej larwy. C — para żołnierzy mszycy z gatunku *Ceratovacuna lanigera* wyposażonych w twarde wyrostki zwane rogami, którymi przebijają jajo drapieżnej muchówki — jednego z wrogów naturalnych mszyc (wg JAISSONA 1993, zmienione).

rzami. Atakujący żołnierz pozostawia na ciele ofiary substancje chemiczne pełniące rolę feromonów alarmowych, zwabiające do niej innych żołnierzy (JAISSON 1993).

ARGUMENTY PRZEMAWIAJĄCE PRZECIWKO SŁUSZNOŚCI TEORII HAMILTONA

Liczne—zwłaszcza ostatnio—odkrycia wysoko zaawansowanych form życia społecznego u owadów posiadających haplo-diploidalny system rozrodu lub też rozmnażających się na drodze partenogenezy są ważkimi argumentami na korzyść teorii Hamiltona. Mimo to teoria ta przeżywa obecnie duże trudności, co niedawno przyznał nawet jej twórca (HAMILTON 1987). W świecie owadów nie istnieje bowiem bynajmniej ścisła korelacja pomiędzy występowaniem systemu rozrodu stwarzającego szczególnie wysoki stopień podobieństwa genetycznego pomiędzy osobnikami (partenogeneza, haplo-diploidalny system rozrodu) a występowaniem społecznego poziomu organizacji.

Z jednej strony, nie należy zapominać, że haplo-diploidalny system rozrodu jest cechą wszystkich owadów z rzędu błonkówek, a nie tylko błonkówek społecznych. Ponadto ten system rozrodu posiada też wiele innych gatunków owadów samotnych, należących do wielu innych rzędów (ANDERSSON 1984, SUDD i FRANKS 1987, ALEXANDER i współaut. 1991). Haplo-diploidalny system rozrodu wcale nie musi więc prowadzić do rozwoju życia społecznego. Z drugiej strony, najstarsze owady prawdziwie społeczne, termyty, mają „normalny” (nie haplo-diploidalny) typ rozrodu. Istnienie termitów stanowiło od początku wyzwanie dla teorii Hamiltona; próbowano to w różny sposób obejść, ale najczęściej wymagało to spiętrzających się spekulacji (m.in. ALEXANDER i współaut. 1991). Jak to podsumowali ALEXANDER i współautorzy (1991), haplo-diploidalny typ rozrodu nie był więc u owadów ani warunkiem koniecznym ani też warunkiem wystarczającym dla wytworzenia się społecznego poziomu organizacji.

Inną grupę faktów sprzecznych z teorią Hamiltona odkryto w wyniku badań biochemicznych, które pozwoliły na ustalenie rzeczywistego stopnia pokrewieństwa pomiędzy osobnikami występującego w społeczeństwach owadów. Badania te, wiążące się przede wszystkim z analizą allozymów, wykazały, że bardzo często współczynnik ten jest zaskakująco niski. Może on wynosić nawet jedynie rzędu 0,1–0,2, a więc o wiele mniej niż 0,75 (wartość charakteryzująca pokrewieństwo pomiędzy parą sióstr będących potomstwem tej samej pary rodziców przy rozrodzie haplo-diploidalnym), a nawet dużo mniej niż 0,5 (wartość charakteryzująca pokrewieństwo pomiędzy siostrami przy normalnym typie rozrodu) (GADAGKAR 1985, HAMILTON 1987, SUDD i FRANKS 1987).

Jak to jest możliwe? Należy pamiętać, że haplo-diploidalny system rozrodu prowadzi do szczególnie wysokiego stopnia spokrewnienia pomiędzy siostrami jedynie wtedy, gdy są one potomstwem tej samej pary rodziców. Tymczasem w społeczeństwach owadów królowe często kopulują z wieloma samcami (SUDD i FRANKS 1987, HAMILTON 1987). Ponadto u wielu gatunków owadów społecznych w obrębie jednego społeczeństwa współwystępować może wiele królowych; zjawisko to jest określane jako poliginia. Przypominam tu rekordowy przykład kolonii mrówki *Formica yessensis* znalezionej na wyspie Hokkaido, w której współżyło ponad milion królowych (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

O tym, że pokrewieństwo pomiędzy osobnikami nie jest warunkiem koniecznym dla wzajemnych zachowań altruistycznych świadczy również istnienie w świecie owadów społeczeństw mieszanych składających się z osobników należących do różnych gatunków. W warunkach naturalnych społeczeństwa takie powstają najczęściej na skutek pasożytnictwa społecznego. Na przykład, u niektórych gatunków trzmieli królowa-założycielka może dokonać tak zwanej „uzurpacji”; wkroczyć do już istniejącego społeczeństwa innego gatunku i zabić jego królową. Pozostawia jednak przy życiu jej potomstwo, które pomoże jej następnie w wychowaniu własnego potomstwa (ALFORD 1975, WILSON 1979, HÖLLDOBLER i WILSON 1990). U niektórych gatunków pasożytnictwo społeczne przybrało nawet skrajną formę tak zwanego pasożytnictwa obowiązkowego; owady takie nie są już zdolne do przeżycia bez udziału osobników z innego gatunku — niewolnic (ALFORD 1975, WILSON 1979, HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Mieszane społeczeństwa wielogatunkowe można również wytwarzać sztucznie, i to zarówno w terenie, jak i w laboratorium. Stanowią one doskonały model do badań nad organizacją społeczną owadów, w szczególności nad podziałem pracy oraz nad mechanizmami rozpoznawania współtowarzyszek (ERRARD 1986, JAISSEON 1987).

Jak to podkreśla JAISSEON (1987), u owadów społecznych nie ma bezpośredniego związku pomiędzy genetycznym pokrewieństwem i więziami społecznymi łączącymi osobniki. Jak to stwierdzono doświadczalnie dla wielu gatunków społecznych błonkówek, więzi takie wytwarzają się w znacznym stopniu jako skutek indywidualnego doświadczenia. Kluczową rolę w wytwarzaniu tych więzi odgrywają czynniki działające we wczesnym okresie życia: tuż po wykluciu się osobnika z poczwarki lub nawet jeszcze w stadium larwalnym (JAISSEON 1987, HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Wymowa wszystkich tych faktów sprawiła, że sam Hamilton przyznał w roku 1987, że „haplo-diploidalny system rozrodu nie był najbardziej krytycznym spośród czynników odpowiedzialnych za ewolucję życia społecznego w obrębie rzędu błonkówek”.

Jakie inne czynniki odegrały więc rolę w powstaniu życia społecznego u owadów? Po pierwsze, nie należy zapominać, że zachowania altruistyczne mogą prowadzić do zwiększenia łącznego dostosowania nie tylko poprzez działania, z których korzyść odnoszą krewni — nosiciele tych samych genów. Zachowania takie mogą być opłacalne również wtedy, gdy jest stosowana zasada „współpracy na zasadzie wzajemności” (cooperation by reciprocation; TRIVERS 1971).

ALEXANDER i współautorzy (1991) podkreślają też rolę żądła w ewolucji życia społecznego u owadów z rzędu błonkówek, proponując zarazem interesujące wyjaśnienie, dlaczego w społeczeństwach termitów są robotnikami zarówno samce, jak i samice, zaś w społeczeństwach błonkówek są nimi wyłącznie samice. Teoria Hamiltona tłumaczyła to faktem, że stopień wzajemnego spokrewnienia jest znacznie wyższy w przypadku pełnych sióstr ($r = 0,75$) niż w przypadku haploidalnych pełnych braci ($r = 0,5$) lub w przypadku relacji brat-siostra (gdzie r wynosi jedynie $0,25$). ALEXANDER i współautorzy (1991) podkreślają natomiast, że jedynie samice posiadają żądła. Żądło powstało w ewolucji w wyniku przekształcenia pokładełka, które pierwotnie służyło do składania jaj; narząd ten posiadają więc tylko samice. U samotnych żądłówek wykazujących opiekę nad potomstwem żądło jest używane przede wszystkim do paraliżowania ofiar,

stanowiących następnie zapas pożywienia dla rozwijających się larw; może być jednak używane także w obronie gniazda. Wyposażone w żądła samice mogą więc bronić kolonii przed wrogami znacznie skuteczniej niż pozbawione żądeł samce.

DOŚTĘP DO ROZRODU

REPRODUKTYWNY PODZIAŁ PRACY W SPOŁECZEŃSTWACH OWADÓW

Tradycyjny pogląd, zgodnie z którym społeczeństwo owadów to rodzina, w której funkcje rozrodcze pełni jedna królowa, zaś robotnice są całkowicie bezpłodne, jest w chwili obecnej niczym nieuzasadnionym uproszczeniem. Po pierwsze, społeczeństwa owadów mogą stanowić mniej lub bardziej zintegrowany system rodzin z wieloma królowymi. Zachodzi tu więc pytanie, czy wszystkie zapłodnione samice o morfologicznych cechach królowych rzeczywiście uczestniczą w rozrodzie, a jeśli tak — to czy uczestniczą w nim w równym stopniu i od czego zależy ich dostęp do rozrodu (SUDD i FRANKS 1987, HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Po drugie, nie jest ściśle stwierdzenie, że robotnice są bezpłodne. U wielu gatunków os, na przykład u os klecanek z rodzaju *Polistes*, wszystkie samice mogą potencjalnie stać się osobnikami pełniącymi w społeczeństwie funkcję rozrodczą (WILSON 1979). U wielu gatunków prymitywnych mrówek nie tylko królowe lecz również robotnice mają spermateki, czyli narządy, w których po kopulacji jest przechowywane nasienie. Robotnice te, określane nazwą „gamergata”, mogą więc być zapłodnione przez samce, a następnie składać normalne, zapłodnione jaja i zupełnie tak samo jak królowe produkować zarówno haploidalne samce, jak i diploidalne samice (PEETERS i CREWE, 1984, HÖLLDOBLER i WILSON 1990, ITO i HIGASHI 1991, PEETERS i współaut. 1991, PEETERS i TSUJI 1993). Gamergaty i królowe mogą występować w tej samej kolonii, co stwierdzono na przykład u mrówki *Pachycondyla tridentata* (SOMMER i HÖLLDOBLER 1992). Ponadto robotnice mogą produkować jaja diploidalne, z których rozwijają się samice (robotnice lub królowe) także i w przypadku niektórych gatunków mrówek bardziej zaawansowanych pod względem ewolucyjnym, u których robotnice utraciły już spermatekę. Jaja diploidalne są wtedy produkowane na drodze partenogenezy przez tak zwaną apomiksję (wytwarzanie komórek jajowych bez mejozy). Ten typ rozrodu zwany jest thelitokią. Zjawisko thelitokii pojawiło się w ewolucji mrówek co najmniej dwukrotnie w sposób niezależny, gdyż odnajdujemy je w dwóch różnych podrodzinach mrówek: *Formicinae* i *Myrmicinae*. W obydwu przypadkach nie chodzi o doniesienia anegdotyczne, ale o zjawisko udowodnione dzięki rygorystycznie przeprowadzonym badaniom laboratoryjnym. W podrodzinie *Formicinae* występowanie rozrodu na drodze thelitokii udowodnili CAGNIANT (1979) oraz LENOIR i CAGNIANT (1986) u mrówki *Cataglyphis cursor*, niezmiernie pospolitej w regionie śródziemnomorskim. W podrodzinie *Myrmicinae* występowanie thelitokii opisali japońscy badacze, ITOW i współpracownicy (1984) oraz TSUJI i ITO (1986), u mrówki *Pristomyrmex pugnax*. Mrówka ta rozmnaża się prawie wyłącznie na drodze partenogenezy; samce pojawiają się niezwykle rzadko. Nie do pominięcia jest wreszcie udział w rozrodzie robotnic produkujących haploidalne jaja, z których rozwijają się samce. Jak się okazuje, składanie jaj przez robotnice występuje nie tylko w społeczeństwach osieroconych, ale także w koloniach posiadających

królowe. Nie jest to też zjawisko marginalne. Od dawna jest ono znane u trzmieli (FREE 1955, VAN HONK i współaut. 1981, van DER BLOM 1986, VAN DOORN i HERINGA 1986) i u różnych mrówek (SMEETON 1981, OLIVEIRA i HÖLLDOBLER 1990).

JAKIE CZYNNIKI DECYDUJĄ U OWADÓW SPOŁECZNYCH O DOSTĘPIE DANEGO OSOBNIKA DO ROZRODU?

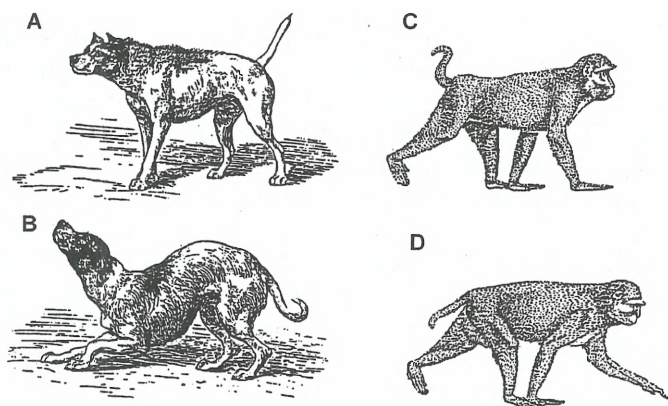
W ostatnich latach pojawia się rosnąca liczba prac dowodzących, że także i u owadów społecznych, podobnie jak u wielu innych gatunków zwierząt, o dostępie do rozrodu decydować może pozycja osobnika w hierarchii społecznej (m.in. COLE 1981, FRANKS i SCOVELL 1983, HÖLLDOBLER i CARLIN 1985, BOURKE 1988, HEINZE 1990, HEINZE i LIPSKI 1990, HEINZE i SMITH 1990, OLIVEIRA i HÖLLDOBLER 1990, 1991, ITO i HIGASHI 1991, MEDEIROS i współaut. 1992, HEINZE i współaut. 1992, PEETERS i TSUJI 1993, HIGASHI i współaut. 1994).

Nie wszystkim zapewne wiadomo, że zjawisko hierarchii społecznej (porządku dominacji) u zwierząt zostało odkryte właśnie dzięki badaniom zachowania się owadów społecznych, a mianowicie trzmieli. Opisał je już w roku 1802 szwajcarski przyrodnik PIERRE HUBER. Co godne podkreślenia, ten wybitny przyrodnik był niewidomy i mógł prowadzić swe badania jedynie dzięki pomocy służącego. Odkrycie Hubera uległo jednak na wiele lat zapomnieniu i dopiero w sto kilkadziesiąt lat później SCHJELDERUP-EBBE (1922) odkrył ponownie zjawisko hierarchii społecznej w swych badaniach nad drobiem. Hierarchie społeczne opisano potem u wielu innych owadów społecznych, zwłaszcza os klecane (Polistes) i mrówek (WILSON 1979).

Jak tworzą się porządki dominacji w społeczeństwach owadów? Dużą choć nie wyłączną rolę odgrywa tu agresja pomiędzy osobnikami. Przyjmuje ona często formy rytualizowane, to znaczy ogranicza się do wymiany sygnałów lub też walk przypominających rytuały, nie prowadzących do poważnego uszkodzenia ciała przeciwnika (HÖLLDOBLER i CARLIN 1985, HÖLLDOBLER i WILSON 1990, HEINZE i SMITH 1990, ITO i HIGASHI 1991, MEDEIROS i współaut. 1992, SOMMER i HÖLLDOBLER 1992). Jak powszechnie wiadomo, w świecie zwierząt osobniki dominujące i podporządkowane przyjmują często określone postawy sygnalizujące ich status w grupie oraz związaną z nim gotowość do ataku bądź też do podporządkowania się (ryc. 4). Podobne postawy przyjmują także owady społeczne (ryc. 5). Zwraca uwagę uderzające podobieństwo postaw dominujących i submisywnych obserwowanych u owadów społecznych i u kręgowców (HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Postawa dominująca wiąże się w obu przypadkach z wyprostowaniem odnóży na maksymalną wysokość, osobnik robi wrażenie większego niż jest w rzeczywistości. Postawa submisywna wiąże się natomiast z kuleniem ciała i przyplaszczaniem się do podłoża, a więc z pozornym zmniejszaniem rozmiarów ciała (ryc. 4, 5). Podobieństwo postaw dominujących i submisywnych obserwowanych u owadów społecznych i u kręgowców stanowi piękny przykład zachowań analogicznych, powstałych niezależnie wskutek ewolucji konwergentnej.

Agresja wewnątrzkolonijna owadów społecznych może przyjmować także formy bardziej gwałtowne (HEINZE i LIPSKI 1990, OLIVEIRA i HÖLLDOBLER 1990, 1991, MEDEIROS i współaut. 1992). Niektóre z nich przedstawia rycina 6.

Escalacja zachowań agresywnych może prowadzić nawet do śmierci niektórych osobników. Tak na przykład u trzmieli ziemnych (*Bombus terrestris*) robotnice ubiegające się o dostęp do rozrodu tworzą zwartą grupę określaną jako „elita” (VAN HONK i HOGEWEG 1981, VAN DOORN i HERINGA 1986). Robotnice należące do elity mogą wspólnie tak długo uporczywie nękać królową, aż doprowadza to do jej śmierci bądź też do opuszczenia przez nią gniazda. Bardzo szybko po tym wydarzeniu w łonie elity wyłania się jeden osobnik — tak zwana „fałszywa królowa” — który zajmuje w hierarchii pozycję tak wysoką, jaką dawniej miała królowa. Osobniki należące do elity uzyskują możliwość składania jaj, z których wylęgają się samce. Następuje to także w koloniach posiadających królowe, ale wtedy królowa zjada większość z tych jaj. Osobniki tworzące elitę są też w stanie skutecznie zablokować dostęp do niej innym osobnikom. Robotnice, które wykluły się z poczwarki później niż trzy dni od chwili, gdy członkinie elity zaczęły składać jaja, nie mają już szans na wejście w jej skład (VAN DOORN i HERINGA 1986).

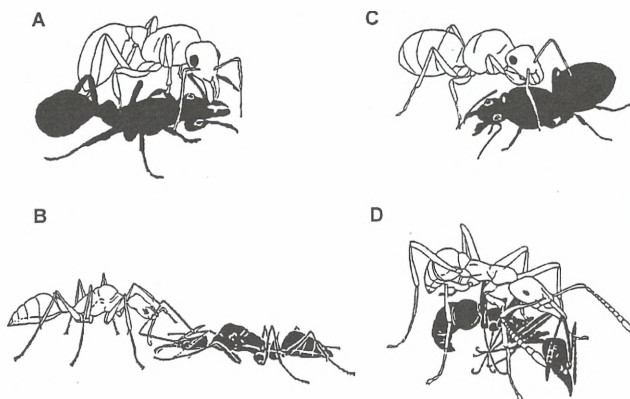


Ryc. 4. Postawa dominująca i submisywna u ssaków.

A — postawa sygnalizująca agresywność u psa; B — postawa submisywna psa; C — postawa, jaką przyjmuje w czasie lokomocji dominujący samiec rezusa; D — postawa, jaką w tych samych warunkach przyjmuje samiec rezusa nisko stojący w hierarchii grupy (wg WILSONA 1975, zmienione).

Osobniki ubiegające się o dostęp do rozrodu unikają na ogół pełnienia w kolonii zadań nie związanych bezpośrednio z szansami uzyskania dostępu do rozrodu. U mrówek z rodzaju *Harpagoxenus*, będącego obowiązkowym pasożytem innych mrówek, osobniki ubiegające się o dostęp do rozrodu unikają udziału w rajdach mających na celu zdobycie niewolnic oraz w wyprawach zbierackich (FRANKS i SCOVELL 1983, BOURKE 1988).

U tropikalnych os kleanek z rodzaju *Ropalidia* osobniki ubiegające się o dostęp do rozrodu wyróżniają się szczególnie wysokim stopniem nieaktywności, do tego stopnia, że grupa ta została określona jako „siedzące” (sitters) (GADAGKAR i JOSHI 1984). U trzmieli ziemnych w skład elity wchodzi robotnice szczególnie aktywne, ale ich aktywność ogranicza się niemal wyłącznie do kontaktów z królową i innymi osobnikami należącymi do elity (VAN HONK i HOGEWEG 1981, VAN DOORN i HERINGA 1986). Trzmiele ziemne unikają pełnienia funkcji zbieraczki (VAN HONK i współaut. 1981). Przejście osobnika do wykonywania tej funkcji wiąże się automatycznie z utratą przynależności do elity (VAN DOORN i HERINGA 1986).



Ryc. 5. Postawa dominująca i submisywna u mrówek. Osobniki dominujące oznaczone są kolorem białym, zaś osobniki przyjmujące postawę submisywną — kolorem czarnym.

A — Para królowych z gatunku *Nothomyrmecia macrops* (podrodzina *Nothomyrmecinae*), najprymitywniejszego z obecnie żyjących gatunków mrówek; B — para królowych z innego prymitywnego gatunku mrówek — *Odontomachus chelifer* (podrodzina *Ponerinae*); C — para królowych-założycielek z gatunku *Myrmecocystus navajo* należącego do stosunkowo zaawansowanej pod względem rozwoju ewolucyjnego podrodziny *Formicinae*; D — para robotnic z gatunku *Pachycondyla apicalis* (prymitywna podrodzina *Ponerinae*). Uwagę zwracają uderzające podobieństwa pomiędzy postawami dominującymi i submisywnymi przyjmowanymi przez mrówki stojące na różnych szczeblach rozwoju ewolucyjnego, a także liczne analogie pomiędzy postawami dominującymi i submisywnymi mrówek i ssaków (por. ryc. 4 i 5). Dalsze objaśnienia w tekście (wg HÖLLDOBLERA i TAYLORA 1983, HÖLLDOBLERA i WILSONA 1990, MEDEIROS i współaut. 1992 oraz OLIVEIRY i HÖLLDOBLERA 1990, zmienione).

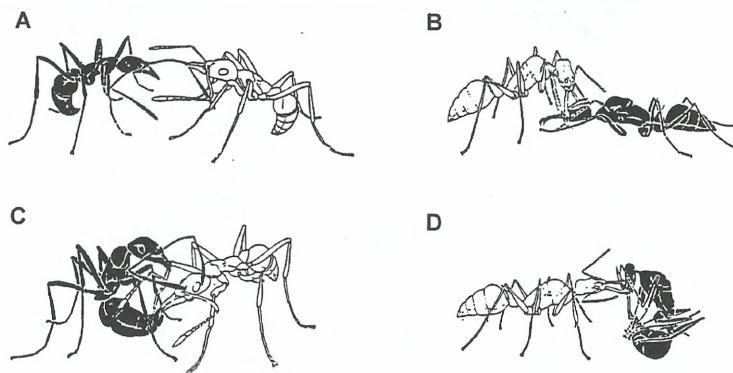
PRACA NA RZECZ KOLONII

INNE ZNACZENIE POJĘCIA „ELITA”

Należy tu wspomnieć, że pojęcie „elity” jest używane w etologii owadów społecznych nie tylko na określenie zwartej grupy osobników zajmujących szczyt hierarchii społecznej. Używane jest także w sensie całkowicie odmiennym; określa się nim bowiem również osobniki najbardziej aktywne w wykonywaniu pewnej określonej czynności (PLOWRIGHT i PLOWRIGHT 1988, HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Badania nad tym zagadnieniem zapoczątkowała w roku 1937 badaczka chińska SHISHAN CHEN. Badała ona mianowicie zachowanie kopiące mrówek z gatunku *Camponotus japonicus aterrimus*. Badania te wykazały, że niektóre mrówki po umieszczeniu w naczyniach wypełnionych ziemią zaczynają kopać o wiele wcześniej i następnie kopią w sposób wydajniejszy niż inne osobniki. Obecność tych „przywódczyń” (leaders) zwiększa także wydajność pracy u innych mrówek, „naśladowczyń” (followers). Chen stwierdziła również, że różnicom w zachowaniu pomiędzy „przywódczyniami” i „naśladowczyniami” odpowiadały również różnice w fizjologii; „przywódczynie” charakteryzują się wyższym poziomem metabolizmu, o czym świadczy ich większa wrażliwość na głodzenie, wysuszenie i zatrucie chloroformem i oparami eteru (CHEN 1937a, b).

Istnienie takich „elit” składających się z osobników szczególnie wydajnie pełniących określoną funkcję zostało następnie opisane u wielu innych owadów społecz-

nych. Liczne przykłady istnienia w społeczeństwach owadów osobników szczególnie aktywnych w pełnieniu określonej funkcji podają DOBRZAŃSKI i DOBRZAŃSKA (1986), PLOWRIGHT i PLOWRIGHT (1988) oraz HÖLLDOBLER i WILSON (1990).



Ryc. 6. Przejawy agresji skierowanej przeciwko członkom własnej kolonii u mrówek z dwóch gatunków należących do prymitywnej podrodziny *Ponerinae*: *Pachycondyla apicalis* i *Odontomachus chelifer*.

A — dominująca robotnica *P. apicalis* ciągnie za czulek robotnicy podporządkowanej; B — dominująca królowa *O. chelifer* ciągnie za głowę królowej podporządkowanej; C — dominująca robotnica *P. apicalis* wyciąga jajo z odwłoka robotnicy podporządkowanej, aby je następnie zjeść; D — dominująca królowa *O. chelifer* unosi w górę królową podporządkowaną, która sygnalizuje skrajne podporządkowanie przyjmując skuloną postawę poczwarki (wg MEDEIROS i współaut. 1992 oraz OLIVEIRY i HÖLLDOBLERA 1990, zmienione)

ROLA OSOBNIKÓW STARYCH W SPOŁECZEŃSTWACH OWADÓW

Funkcja pełniona przez osobnika w kolonii owadów społecznych zależy przede wszystkim od dwóch czynników: od jego budowy morfologicznej i od jego wieku. Zależność funkcji pełnionej w społeczeństwie od wieku osobnika określa się jako polietyzm czasowy (WILSON 1979, LENOIR 1987, HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Doskonały przykład współdziałania tych dwóch czynników w determinowaniu funkcji pełnionej przez robotnice dostarczyły badania tropikalnych mrówek-tkaczek z rodzaju *Oecophylla*, szeroko rozpowszechnionych w lasach tropikalnych Starego Świata (HÖLLDOBLER i WILSON 1977, 1990, HÖLLDOBLER 1983). Kolonie tych mrówek mogą osiągać imponujące rozmiary; każda z nich może liczyć do kilkuset tysięcy robotnic zajmujących system setek gniazd rozmieszczonych w koronie wielkiego drzewa lub grupy drzew. Każde takie społeczeństwo ma tylko jedną królową. Robotnice tkaczek tworzą dwie subkasty morfologiczne: większe z nich są określane jako robotnice major, mniejsze — jako robotnice minor. Funkcja pełniona przez robotnicę w społeczeństwie zależy zarówno od jej wielkości, jak i od jej wieku (HÖLLDOBLER i WILSON 1977, 1990). Młode robotnice minor zajmują się głównie opieką nad jajami i małymi larwami. Młode robotnice major uczestniczą w opiece nad większymi larwami, a ponadto wypełniają wiele innych funkcji, do których należy między innymi opieka nad królową i karmienie jej jajami troficznymi, zachowania budowlane oraz żerowanie. W miarę starzenia się robotnice przemieszczają się w kolonii w kierunku odśrodkowym. Najstarsze

robotnice minor żyją na obrzeżach kolonii w tak zwanych „stajniach” — gniazdach zbudowanych dla udzielenia schronienia mszycom, których wydzieliny stanowią jedno z głównych źródeł pokarmu mrówek-tkaczek. Główną funkcją starych robotnic minor jest opieka nad tymi mszycami i ich „dojenie” (pobieranie bogatych w cukry wydzielin). Wydzieliny mszyc są następnie transportowane ku centrum kolonii drogą wymiany płynnego pokarmu pomiędzy osobnikami. Stare robotnice major zostają natomiast głównymi strażniczkami terytorium kolonii i głównymi uczestniczkami wojen terytorialnych prowadzonych z sąsiednimi społeczeństwami mrówek-tkaczek. Jak to określili żartobliwie HÖLLDOBLER i WILSON (1990), „podstawowa różnica pomiędzy mrówkami i ludźmi polega na tym, że my wysyłamy na wojnę swoich młodych mężczyzn, zaś mrówki wysyłają na wojnę swoje starsze panie (old ladies)”.

Badania podziału pracy u mrówek-tkaczek (HÖLLDOBLER 1983, HÖLLDOBLER i WILSON 1990) wykazały, że osobniki stare, pobrane z obrzeży kolonii miały złą kondycję fizyczną. Wielu mrówkom brakowało części odnóży i czulek. Ich ciała zawierały też znacznie mniej tłuszczu niż ciała osobników młodszych.

Podobne prawidłowości odnaleziono też u innych gatunków mrówek. PORTER i JORGENSEN (1981) poświęcili wiele uwagi osobnikom starym w społeczeństwach amerykańskiej mrówki-żniwiarki z gatunku *Pogonomyrmex owyheeii*. Również i w tym gatunku stan fizyczny starszych osobników nie jest dobry: można je rozpoznać po niezwykle startych krawędziach żuwaczek. U najstarszych osobników żuwaczki mogą być tak starte, że mrówka traci w ogóle zdolność pochwylenia małego obiektu. Zużycie żuwaczek może również powodować znaczne obniżenie zdolności do rozpoznawania obiektów. Właśnie z tym wiąże Porter i Jorgensen fakt, że dużo materiału znoszonego przez żniwiarki do mrowiska to bezużyteczne śmieci. Sucha masa ciała robotnic znacznie maleje, gdy przechodzą do pełnienia funkcji zbieraczek: spadek jej wynosi nawet około 40%. PORTER i JORGENSEN (1981) uważają więc, że w społeczeństwach *P. owyheeii* starsze osobniki — zbieraczki — są „kastą spisaną na straty” (disposable caste). Dzięki zmniejszeniu zawartości lipidów i obniżeniu masy ciała zbieraczek śmierć tych osobników jest dla kolonii mniejszą stratą niż śmierć osobników młodych. Pozwala to również na zastąpienie robotnic o uszkodzonych lub zużytych ciałach przez młodsze następczynie.

Z drugiej strony jednak, wielu badaczy podkreśla, że osobniki stare nie we wszystkich gatunkach owadów społecznych mogą być uważane za „kastę spisaną na straty”. O'DONNEL i JEANNE (informacja ustna) podkreślają, że pełnienie zadań szczególnie ryzykownych, takich jak funkcja zbieraczki lub strażniczki terytorium, nie u wszystkich gatunków owadów społecznych wykazuje korelację z wiekiem osobnika. U licznych gatunków obserwuje się daleko idącą elastyczność behawioralną, pozwalającą robotnicom na liczne odwracalne zmiany funkcji w czasie życia osobniczego. O'DONNEL i JEANNE przewidują, że u takich gatunków zawartość lipidów w ciele robotnic nie będzie zależała od wieku osobnika w tak znacznym stopniu jak u gatunków, u których występuje silny polityzm czasowy. ROSENGREN i FORTELIUS (1986) oraz ROSENGREN i SUNDSTRÖM (1987) przedstawiają przekonujące argumenty na poparcie tezy, że najstarsze zbieraczki — tak zwani weterani — są szczególnie cennymi członkami społeczeństw mrówek z grupy *Formica rufa*, gdyż to właśnie w ich pamięci jest

zmagazynowana informacja o środowisku, umożliwiająca optymalne jego wykorzystanie. Rola weteranów — starych doświadczonych zbieraczek, które przeżyły zimę — jest szczególnie ważna na wiosnę, gdyż najprawdopodobniej to one właśnie służą jako przewodniczki młodym mrówkom zwanym nowicjuszkami, prowadząc je ku stałym źródłom pokarmu, których położenie poznały w minionym sezonie. Dzięki temu mogą się u tych mrówek utrzymywać tak zwane topograficzne tradycje, czyli skłonność do poszukiwania pożywienia w tych samych, stałych punktach środowiska. Jak to podkreślają ROSENGREN i FORTELIUS (1986), weterani nie magazynują co prawda w swoich ciałach lipidów, lecz magazynują w swych mózgach niemniej cenną dla kolonii informację o położeniu źródeł pokarmu.

Podobne stanowisko zajmują SCHMID-HEMPEL i SCHMID-HEMPEL (1984), którzy stwierdzili, że wydajność zbieraczek pustynnej mrówki *Cataglyphis bicolor* rośnie wraz z wiekiem. Starsze zbieraczki są więc szczególnie cenne dla kolonii z uwagi na większą wydajność żerowania, a także dlatego, że w ich przypadku najmniejsze jest ryzyko ataku drapieżnika. Doświadczone zbieraczki udają się bowiem na najdłuższe wyprawy, a ryzyko ataku jest największe w pobliżu gniazda, gdyż tam właśnie koncentrują swoje ataki wrogowie naturalni *C. bicolor*.

Zwiększanie wydajności żerowania wraz z wiekiem obserwuje się też u latających żądłówek: trzmieli (HEINRICH 1976, LAVERTY 1980), pszczoł miodnych (DUKAS i VISSCHER, 1994) oraz os (*Polybia occidentalis*) (O'DONNELL i JEANNE, 1992).

ETHOLOGY OF SOCIAL INSECTS: FACTS AND CONTROVERSIES

Summary

The present paper deals with the following problems: various grades of presocial and social behaviour among the insects; Hamilton's genetic theory of altruistic and social behaviour; new data supporting Hamilton's theory, in particular, the discovery of highly advanced forms of social life among haplo-diploid beetles and thrips and parthenogenetic aphids; arguments against the theory of Hamilton, in particular, surprisingly low genetic relatedness between individuals found in numerous colonies of social insects; role of sting in the evolution of social *Hymenoptera*; various kinds of reproductive females in social insects (queens, gamergates and egg-laying workers, including workers able to produce diploid eggs by means of thelytoky); factors determining the access to reproduction in insect societies, in particular, the role of intra-colony aggression and of dominance hierarchies; double meaning of the term "elite", used to denote either a group of highly ranking workers fighting for the access to reproduction, or workers performing a particular task in a particularly active and efficient manner; different views concerning the role of aged workers in insect societies: "disposable caste" versus "veterans".

LITERATURA

- ALEXANDER R. D., NOONAN K. M., CRESPI B. J., 1991. *The evolution of eusociality*. [W:] SHERMAN P. W., JARVIS J. U. M., ALEXANDER R. D. (red.) *The biology of the naked mole-rat*. Princeton University Press, Princeton, 3-44.
- ALFORD D. V., 1975. *Bumblebees*. Davis-Poynter, London, 352 str.
- ANDERSSON, M., 1984. *The evolution of eusociality*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15, 165-189.
- AOKI S., 1987. *Evolution of sterile soldiers in aphids*. [W:] ITO Y., BROWN J.L., KIKKAWA J. (red.) *Animal societies: theories and facts*. Tokyo, Japan Sci. Soc. Press, 53-65.
- BLOM, J. VAN DER, 1986. *Reproductive dominance within colonies of Bombus terrestris* (L.). Behaviour 97, 37-49.
- BOURKE A. F. G., 1988. *Dominance orders, worker reproduction, and queen-worker conflict in the slave-making ant Harpagoxenus sublaevis*. Behav. Ecol. Sociobiol. 23, 323-333.

- CAGNIANT H., 1973. Apparition d'ouvrières à partir d'oeufs pondus par des ouvrières chez la fourmi *Cataglyphis cursor* (Fonscolombe) (Hymenopteres, Formicidae). C. R. Acad. Sci. Paris, D, 227, 2197-2198.
- CAGNIANT H., 1979. La parthénogénèse thélytoque et arrhénotoque chez la fourmi *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (Hymenoptera, Formicidae): étude des oeufs pondus par les reines et les ouvrières: morphologie, devenir, influence sur le déterminisme de la caste reine. Ins. soc. 29, 175-188.
- CHEN S. C., 1937a. Social modification of the activity of ants in nest-building. Physiol. Zool. 10, 420-436.
- CHEN S. C., 1937b. The leaders and followers among the ants in nest-building. Physiol. Zool. 10, 437-455.
- COLE B. J., 1981. Dominance hierarchies in *Leptothorax* ants. Science 212, 83-84.
- CRESPI B. J., 1992. Eusociality in Australian gall thrips. Nature, 359, 724-726.
- DOBRAŃSKA J., DOBRAŃSKI J., 1986. Społeczność mrówcze a rozwój indywidualności robotnic. Kosmos 4, 577-589.
- DOORN A., VAN HERINGA J., 1986. The ontogeny of a dominance hierarchy in colonies of the bumblebee *Bombus terrestris* (Hymenoptera, Apidae). Ins. Soc. 33, 3-25.
- DUKAS R., VISSCHER P. K., 1994. Lifetime learning by foraging honey bees. Anim. Behav. 48, 1007-1012.
- ERRARD C., 1986. Artificial mixed colonies: a model for the investigation of colony odour in ants. [W:] PASSERA L., LACHAUD J.-P. (red.) *The individual and society*. Privat, Toulouse, 55-66.
- FRANKS N. R., SCOVELL E., 1983. Dominance and reproductive success among slave-making worker ants. Nature 304, 724-725.
- FREE J. B., 1955. The behaviour of egg-laying workers of bumblebee colonies. Brit. J. Anim. Behav. 3, 147-153.
- GADAGKAR R., 1985. Kin recognition in social insects and other animals — a review of recent findings and a consideration of their relevance for the theory of kin selection. Proc. Indian Acad. Sci. (Anim. Sci.) 94, 587-621.
- GADAGKAR R., JOSHI N. V., 1984. Social organisation in the Indian wasp *Ropalidia cyathiformis* (Fab.) (Hymenoptera: Vespidae). Z. Tierpsychol. 64, 15-32.
- HAMILTON W. D., 1964. The genetical evolution of social behaviour. J. Theor. Biol. 7, 1-52.
- HAMILTON W. D., 1987. Kinship, recognition, disease and intelligence: constraints of social evolution. [W:] ITO Y., BROWN J. L., KIKKAWA J. (red.) *Animal societies: theories and facts*. Tokyo, Japan Sci. Soc. Press, 81-102.
- HEINRICH B., 1976. Foraging specialization of individual bumblebees. Ecol. Monogr. 46, 105-128.
- HEINZE J., 1990. Dominance behavior among ant females. Naturwissenschaften 77, 41-43.
- HEINZE J., LIPSKI N., 1990. Fighting and usurpation in colonies of the palaearctic ant *Leptothorax gredleri*. Naturwissenschaften 77, 493-495.
- HEINZE J., SMITH T. A., 1990. Dominance and fertility in a functionally monogynous ant. Behav. Ecol. Sociobiol. 27, 1-10.
- HEINZE J., LIPSKI N., HÖLDOBLER B., 1992. Reproductive competition in colonies of the ant *Leptothorax gredleri*. Ethology 90, 265-278.
- HIGASHI S., FUMINORI I., SUGIURA N., OHKAWARA K., 1994. Workers age regulates the linear dominance hierarchy in the queenless ponerine ant, *Pachycondyla sublaevis* (Hymenoptera: Formicidae). Anim. Behav. 47, 179-184.
- HONK C. G. J. VAN, RÖSELER P.-F., VELTHUIS. H. W., HOOGVEEN J. C., 1981. Factors influencing the egg laying of workers in a captive *Bombus terrestris* colony. Behav. Ecol. Sociobiol. 9, 9-14.
- HONK C. G. J. VAN, HOGEWEG. P., 1981. The ontogeny of the social structure in a captive *Bombus terrestris* colony. Behav. Ecol. Sociobiol. 9, 111-119.
- HÖLDOBLER B., CARLIN N. F., 1985. Colony founding, queen dominance and oligogyny in the Australian meat ant *Iridomyrmex purpureus*. Behav. Wcol. Sociobiol., 18, 45-58.
- HÖLDOBLER B., 1983. Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*). Biotropica 15, 241-250.
- HÖLDOBLER B., TAYLOR R. W., 1983. A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark. Ins. Soc. 30, 384-401.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1977. Weaver ants. Sci. Am. 237, 14-154.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1990. *The ants*. Springer Verlag, Berlin, 732 str.
- HUBER P., 1802. Observations on several species of the genus *Apis*, known by the name of Humble-bees, and called *Bombinatrices* by Linnaeus. Trans. Linnaean Soc. Lond. 6: 214-298.
- ITO, Y., 1989. The evolutionary biology of sterile soldiers in aphids. T. Ecol. Evol. Biol. 4, 69-73.

- ITO F., HIGASHI S., 1991. *A linear dominance hierarchy regulating reproduction and polyethism of the queenless ant Pachycondyla sublaevis*. *Naturwissenschaften* 78, 80–82.
- ITOW T., KOBAYASHI K., KUBOTA M., OGATA H., IMAI T., CROZIER R. H., 1984. *The reproductive cycle of the queenless ant Pristomyrmex pungens*. *Ins. Soc.* 31, 87–102.
- JAISSON P., 1987. *The construction of fellowship between nestmates in social Hymenoptera*. *Experientia Suppl.* 54, 313–327.
- JAISSON P., 1993. *La fourmi et le sociobiologiste*. Editions Odile Jacob, Paris, 315 str.
- LAVERTY T. M., 1980. *Bumble bee foraging: floral complexity and learning*. *Can. J. Zool.* 58, 1324–1335.
- LENOIR A., 1987. Factors determining polyethism in social insects. *Experientia Suppl.* 54, 219–240.
- LENOIR A., CAGNIANT H., 1986. *Role of worker thelytoky in colonies of the ant Cataglyphis cursor (Hymenoptera, Formicidae)*. *Entomol. General.* 11, 153–157.
- MEDeiros F. N. S., LOPES L. E., MOUTINHO P. R. S., OLIVEIRA P. S., HÖLLDOBLER B., 1992. *Functional polygyny, agonistic interactions and reproductive dominance in the neotropical ant Odontomachus chelifer (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae)*. *Ethology* 91, 134–146.
- MICHENER C. D., 1969. *Comparative social behavior of bees*. *Ann. Rev. Ent.* 14, 299–342.
- MORAN N. A., 1993. *Defenders in the North American aphid Pemphigus obesinymphae*. *Ins. Soc.* 40, 391–402.
- O'DONNELL S., JEANNE R., 1992. *Forager success increases with experience in Polybia occidentalis (Hymenoptera: Vespidae)*. *Ins. Soc.* 39, 451–454.
- O'DONNELL S., JEANNE R. (nie opublikowany maszynopis — informacja ustna). *Lipid content changes with task performance in workers of an advanced eusocial wasp: implications for the evolution of age polyethism*.
- OLIVEIRA P. S., HÖLLDOBLER B., 1990. *Dominance orders in the ponerine ant Pachycondyla apicalis (Hymenoptera, Formicidae)*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27, 385–393.
- OLIVEIRA P. S., HÖLLDOBLER B., 1991. *Agonistic interactions and reproductive dominance in Pachycondyla obscuricornis (Hymenoptera: Formicidae)*. *Psyche* 98, 215–225.
- PASSERA L., 1984. *L'organisation sociale des fourmis*. Privat, Toulouse, 360 str.
- PEETERS C. P., CREWE R. M., 1984. *Insemination controls the reproduction division of labour in a ponerine ant*. *Naturwissenschaften* 71, 50–51.
- PEETERS C., HIGASHI S., ITO F. 1991. *Reproduction in ponerine ants without queens: monogyny and exceptionally small colonies in the Australian Pachycondyla sublaevis*. *Ethol. Ecol. Evol.* 3, 145–152.
- PEETERS C., TSUJI K., 1993. *Reproductive conflict among ant workers in Diacamma sp. from Japan: dominance and oviposition in the absence of the gamergate*. *Ins. Soc.* 40, 119–136.
- PLOWRIGHT R. C., PLOWRIGHT C. M. S., 1988. *Elitism in social insects: a positive feedback model*. [W:] *Interindividual behavioral variability in social insects*. JEANNE R. L. (red.). Westview Press, Boulder & London, 419–431.
- PORTER S. D., JORGENSEN C. D., 1981. *Foragers of the harvester ant, Pogonomyrmex owyheei: a disposable caste?* *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9, 257–260.
- ROSENGREN R., FORTELIUS W., 1986. *Ortstreue in foraging ants of the Formica rufa group — hierarchy of orienting cues and long-term memory*. *Ins. Soc.* 33, 306–337.
- ROSENGREN R., SUNDSTRÖM L., 1987. *The foraging system of a red wood ant colony (Formica s. str.) - collecting and defending food through an extended phenotype*. *Experientia Suppl.* 54, 117–137.
- SCHJELDERUP-EBBE T., 1922. *Beiträge zur sozialpsychologie des Haushuhns*. *Z. Tierpsychol.* 88, 225–252.
- SCHMID-HEMPEL P., SCHMID-HEMPEL R., 1984. *Life duration and turnover of foragers in the ant Cataglyphis bicolor (Hymenoptera, Formicidae)*. *Ins. Soc.* 31, 345–360.
- SMEETON L., 1981. *The source of males in Myrmica rubra*. *Ins. Soc.* 28, 263–278.
- SOMMER K., HÖLLDOBLER B., 1992. *Coexistence and dominance among queens and mated workers in the ant Pachycondyla tridentata*. *Naturwissenschaften* 79, 470–472.
- SUDD J. H., FRANKS N. R., 1987. *The behavioural ecology of ants*. Blackie, Glasgow and London, 206 str.
- TRIVERS R. L., 1971. *The evolution of reciprocal altruism*. *Q. Rev. Biol.* 46, 37–57.
- TSUJI K., ITO Y., 1986. *Territoriality in a queenless ant, Pristomyrmex pungens (Hymenoptera: Myrmicinae)*. *Appl. Ent. Zool.* 21, 377–381.
- WILSON E. O., 1975. *Sociobiology. The new synthesis*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts and London, England, 697 str.
- WILSON E. O., 1979. *Spółczeństwa owadów*. PWN, Warszawa, 684 str.