

JULITA KORCZYŃSKA

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

ROLA CZYNNIKÓW NABITYCH W ONTOGENEZIE PREFERENCJI ŚRODOWISKOWYCH I POKARMOWYCH MRÓWEK

Zagadnienie, na ile zachowanie się mrówek jest w sposób sztywny zakodowane genetycznie, a w jakim stopniu zależy od indywidualnych doświadczeń danego osobnika, jest dyskutowane od ponad stu lat. Początkowo uważano, że owady, w tym również mrówki, reagują wyłącznie na zasadzie wrodzonych odruchów, a ich zachowanie jest ściśle stereotypowe (WILSON 1979). Późniejsze badania dowiodły jednak istotnej roli elementów nabytych w zachowaniu się tych owadów (HÖLDOBLER i WILSON 1990).

Procesy uczenia się zwierząt mogą być oparte na różnych mechanizmach. Habitacja (przywykanie) to proces stopniowego zmniejszania się i zaniku reakcji na często powtarzający się bodziec nie mający istotnego znaczenia dla zwierzęcia (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, KUPFERMANN 1991). Wpajanie (imprinting), zwane też czasem uczeniem się wybiórczym, jest to proces szybkiego uczenia się zwierząt, zachodzący jedynie w określonych okresach życia (tzw. okresach krytycznych) i nie wymagający wzmocnienia. Efekty wpajania są trwałe i prowadzą do preferowania obiektów o cechach wpojonych (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, KUPFERMANN 1991, GODZIŃSKA 1992). Warunkowanie polega na wytwarzaniu się reakcji (odruchów) warunkowych klasycznych lub instrumentalnych. W warunkowaniu klasycznym następuje skojarzenie obojętnego bodźca z bodźcem bezwarunkowym wywołującym określoną reakcję wrodzoną. W warunkowaniu instrumentalnym wzrasta prawdopodobieństwo pojawienia się zachowań, które prowadzą do osiągnięcia kontaktu z bodźcem atrakcyjnym lub też zapobiegają zadziałaniu albo przerywają działanie bodźca awersyjnego (zachowania te są nagradzane, czyli występuje tzw. wzmocnienie dodatnie). Spada natomiast prawdopodobieństwo wystąpienia zachowań, które nie prowadzą do uzyskania wzmocnienia dodatniego lub które prowadzą do kontaktu z bodźcami awersyjnymi (zachowania takie są karane, czyli występuje tak zwane wzmocnienie ujemne) (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, KUPFERMANN 1991, ZIELŃSKI 1991).

Owady społeczne, a zwłaszcza mrówki, są szczególnie interesującym obiektem badań procesów uczenia się. Liczne prace dowodzą, że u mrówek wczesne doświadczenia osobnika mają decydujące znaczenie dla kształtowania się jego interakcji ze środowiskiem i innymi osobnikami. Jak wykazano, mrówki z wielu

gatunków we wczesnym okresie życia nabywają preferencje do opieki nad potomstwem własnego gatunku (LE MOLI i PASSETTI 1978, ERRARD i współaut. 1992) oraz z własnej kolonii (ISINGRINI i współaut. 1985), zdolność rozpoznawania współtowarzyszek z gniazda (CARLIN i HÖLLDOBLER 1983, ERRARD 1986) i własnej królowej (BERTON i współaut. 1991). Stwierdzono również wpływ wczesnych doświadczeń społecznych na zdolność robotnic do opieki nad potomstwem (LE MOLI i MORI 1981, CHAMPALBERT i LACHAUD 1990) oraz ich późniejszą specjalizację w wykonywaniu różnych funkcji w kolonii (MCDONALD i TOPOFF 1985, CHAMPALBERT 1986). Dotychczas uzyskane dane sugerują, że u mrówek występują dwa podstawowe okresy, w których owady te są wrażliwe na stymulację zewnętrzną i podczas których zachodzą u nich procesy wpajania. Są to okres larwalny i stadium neoimaginalne — okres bezpośrednio po wykluciu się formy dorosłej (*imago*) z poczwarki (CAUBET i współaut. 1992).

PREFERENCJE WARUNKÓW OŚWIETLENIA

Już w zeszłym stuleciu stwierdzono, że mrówki mają tendencję do unikania światła. Przedłużona przymusowa ekspozycja na światło może jednak prowadzić u tych owadów do habituacji do przebywania na świetle (WHEELER 1911). Należy jednak pamiętać, że przyzwyczajenia do przebywania na świetle nie można utożsamiać z preferowaniem takich warunków oświetlenia. Próbę wyjaśnienia, czy i w jakim stopniu preferencje warunków oświetlenia zależą u mrówek od czynników nabytych podjęły ostatnio KORCZYŃSKA i GODZIŃSKA (1992, 1995).

Wstępne badania (KORCZYŃSKA i GODZIŃSKA 1992) przeprowadzono na *Formica polyctena*, pospolitej w Polsce mrówce z grupy *Formica rufa* (podrodzina *Formicinae*). Mrówki z grupy *F. rufa* mają w zasadzie aktywność dzienną, choć mogą opuszczać gniazdo także w nocy (ROSENGREN 1977a, b). Robotnice hodowano w laboratorium przez pierwszych sześć miesięcy życia imaginalnego w stałej ciemności (grupa 1) lub w naturalnym rytmie oświetlenia dziennego (grupa 2). Następnie mrówki przełożono do gniazd doświadczalnych, składających się z dwóch połączonych kanalikiem identycznych probówek, z których każda zawierała wodę i pokarm. Jedna połowa każdego gniazda została zaciemniona, druga była ekspozowana na naturalny rytm oświetlenia dziennego. Doświadczenie to wykazało, że mrówki z obu grup, niezależnie od wcześniejszych warunków oświetlenia, wyraźnie preferowały przebywanie w ciemności. Jednakże robotnice hodowane od chwili wyklucia się z poczwerek w naturalnym rytmie oświetlenia dziennego unikały światła w mniejszym stopniu niż robotnice hodowane w stałej ciemności.

Badania te kontynuowano następnie na afrykańskiej mrówce *Camponotus melanocnemis* (*Formicinae*) (KORCZYŃSKA, GODZIŃSKA 1995). W przeciwieństwie do *F. polyctena*, *C. melanocnemis* prowadzą ściśle nocny tryb życia, choć niektóre robotnice mogą być aktywne w dzień i pobierać wtedy słodkie wydzieliny owadów z rodziny *Membracidae*. Obserwowano też robotnice *C. melanocnemis* polujące na owady w pobliżu pułapek świetlnych (DEJEAN, informacja ustna). Fakty te świadczą o tym, że *C. melanocnemis* mogą w pewnych warunkach modyfikować swe preferencje warunków oświetlenia. W doświadczeniu KORCZYŃSKIEJ i GODZIŃSKIEJ (1995) młode królowe-założycielki *C. melanocnemis* umieszczono

w stałej ciemności. Po pojawieniu się pierwszych poczwerek utworzono dwie grupy eksperymentalne: kolonie należące do grupy pierwszej przebywały nadal w stałej ciemności, natomiast kolonie należące do grupy drugiej eksponowano na rytm 12:12 LD (12 godzin światła i 12 godzin ciemności). Robotnice wylęgające się stopniowo z poczwerek przebywały w takich warunkach przez pierwsze trzy do sześciu tygodni życia imaginalnego. Następnie wszystkie mrówki umieszczono na miesiąc w stałej ciemności. Oznakowane indywidualnie robotnice testowano w takich samych gniazdach, jak w pierwszym doświadczeniu.

W eksperymencie tym uzyskano wyniki podobne, jak we wcześniejszym doświadczeniu z *F. polyctena*. Mrówki z obu grup eksperymentalnych przebywały częściej w zaciemnionej połowie gniazda, lecz robotnice eksponowane na światło we wczesnym okresie życia unikały światła w mniejszym stopniu, niż mrówki hodowane w stałej ciemności. Co ciekawe, różnice pomiędzy grupami ujawniły się dopiero po 10 dniach trwania testów. Dla wyjaśnienia tego efektu wysunięto hipotezę, że robotnice *C. melanocnemis* obawiają się eksplorowania nieznanego i oświetlonego terenu, jeśli nie jest on wysycony zapachem kolonii i to niezależnie od tego, czy miały już wcześniej kontakt ze światłem, czy też przebywały uprzednio wyłącznie w ciemności. W naszym doświadczeniu mrówki mogły jednak eksplorować obie części gniazda w nocy, gdyż wtedy w całym gnieździe panowała ciemność. Po dziesięciu dniach całe gniazdo prawdopodobnie było mrówkom znane i wysycone ich zapachem. Dopiero wtedy u robotnic eksponowanych na światło we wczesnym okresie życia imaginalnego mogła się ujawnić zwiększona gotowość do eksplorowania stref oświetlonych, gdyż nie była już hamowana przez tendencję do unikania stref nie wysyconych znanym zapachem. Późniejsze nie opublikowane doświadczenia Korczyńskiej i Godzińskiej potwierdziły w znacznym stopniu tę hipotezę. Jak się więc wydaje, gotowość do eksplorowania strefy oświetlonej nie zależy u *C. melanocnemis* wyłącznie od wcześniejszego doświadczenia robotnicy i od postrzeganych aktualnie bodźców świetlnych. Decydujący wpływ może na nią wywierać również percepcja bodźców chemicznych (najprawdopodobniej chodzi tu o zapach własny kolonii lub sygnały chemiczne używane przez mrówki do znakowania terytorium).

Późniejsze doświadczenia na robotnicach *C. melanocnemis* (Korczyńska i Godzińska, wyniki nie opublikowane) wskazują, że u robotnic eksponowanych na działanie światła w wieku nieco starszym (w drugim miesiącu życia imaginalnego) preferencje warunków oświetlenia nie ulegają modyfikacjom. Całość tych badań dowodzi, że warunki, w jakich robotnice *F. polyctena* i *C. melanocnemis* przebywają we wczesnym okresie życia imaginalnego nie są co prawda w stanie odwrócić ich naturalnej preferencji ciemności, lecz mogą ją istotnie osłabić.

WYBÓR MIEJSCA I MATERIAŁU DO BUDOWY GNIAZDA

Liczne gatunki mrówek budują gniazda na roślinach lub w ich wnętrzu (HÖLDOBLER i WILSON 1990). Powszechnie jest znany fakt, że ten sam gatunek mrówek może występować na kilku gatunkach roślin, przy czym na danym terenie jedna z tych roślin jest zwykle preferowana (DEJEAN i DJIETO 1990, DEJEAN i współaut. 1992). Nasuwa się więc pytanie, do jakiego stopnia preferen-

cje roślin gniazdowych wynikają z różnic w genotypach poszczególnych populacji mrówek, do jakiego zaś stopnia zależą od czynników nabytych.

W doświadczeniu JAISSONA (1980) robotnice *Camponotus vagus* i *Formica polyctena* (*Formicinae*) hodowano w laboratorium przez pierwsze 3–4 tygodnie życia imaginalnego w obecności gałązek tymianku (grupa eksperymentalna) lub w gniazdach bez tymianku (grupa kontrolna). Następnie mrówki przeniesiono do nowych gniazd, w których miały możliwość wyboru pomiędzy próbówką zawierającą gałązki tymianku i próbówką bez tej rośliny. Obecność tymianku była wyraźnie preferowana przez mrówki z grupy eksperymentalnej, natomiast awersyjna dla mrówek z grupy kontrolnej. JAISSON (1980) przeprowadził również podobny eksperyment na dojrzałych robotnicach *C. vagus* i *F. polyctena* pobranych z kolonii naturalnych. W teście wyboru ujawniły one preferencję próbówki nie zawierającej tymianku. Preferencja ta była jednak mniej silna niż w przypadku grupy kontrolnej w pierwszym eksperymencie. Zachowanie się robotnic przyzwyczajonych do obecności tymianku różniło się w zależności od wieku, w którym miały kontakty z tą rośliną. Młode mrówki wyhodowane w obecności tymianku wchodziły między jego gałązki, natomiast robotnice, które zetknęły się z tymiankiem dopiero w starszym wieku, unikały kontaktu z tą rośliną. Dojrzałe mrówki hodowane w obecności tymianku miały też wysoką śmiertelność, wydaje się więc, że wpływ tej rośliny był dla nich szkodliwy. Doświadczenia Jaissona wykazały więc, że nawet roślina będąca dla mrówek źródłem bodźców awersyjnych lub wręcz dla nich szkodliwa może stać się atrakcyjna dla tych owadów, jeśli we wczesnym okresie imaginalnym miały z nią kontakt umożliwiający im wpojenie jej cech. Wywołanie preferencji tymianku możliwe było jedynie u młodych robotnic; u starszych mrówek pochodzących z dojrzałych kolonii nastąpiło tylko nieznaczne zmniejszenie reakcji awersyjnej.

W analogicznym doświadczeniu GARCIA-PEREZ (1987) wywołał preferencję tymianku u mrówek z dwóch gatunków należących do dwóch różnych podrodzin: *Camponotus vagus* (podrodzina *Formicinae*) oraz *Crematogaster scutellaris* (podrodzina *Myrmicinae*). Jednakże u robotnic obu tych gatunków nie udało się wywołać preferencji cynamonu, rośliny nie występującej na terenach przez nie zamieszkiwanych. Wydaje się więc, że wpajanie cech rośliny związanej z miejscem gniazdowania zachodzi łatwiej, jeśli roślina ta jest obecna w naturalnym środowisku danego gatunku mrówek.

DEJEAN (1990) badał czynniki decydujące o wyborze rośliny stanowiącej miejsce gniazdowania u mrówek z gatunku *Pachycondyla villosa* należącego do prymitywnej podrodziny *Ponerinae*. W rezerwacie Sian Ka'an w Meksyku mrówki te zakładają gniazda niemal wyłącznie w epifitach *Aechmea bracteata* z rodziny *Bromeliaceae*, a jedynie sporadycznie w martwych gałęziach lub w nadrzewnym storczyku *Schomburgkia tibicinilis*. Młode mrówki poddano testom, w których dokonywały wyboru pomiędzy próbówką pustą, próbówką zawierającą cząstkę *A. bracteata* oraz próbówką z cząstką *S. tibicinilis*. Robotnice pochodzące z gniazd naturalnych (w *A. bracteata*) preferowały próbówki zawierające cząstki tej rośliny. Robotnice wyhodowane w laboratorium bez kontaktu z jakąkolwiek rośliną wybierały równie często próbówki zawierające cząstki *A. bracteata*, próbówki zawierające cząstki *S. tibicinilis* oraz próbówki puste. Robotnice wyhodowane w obecności *S. tibicinilis* preferowały próbówki zawierające cząstki tej

rośliny. Robotnice *P. villosa* nie wykazują więc spontanicznej preferencji rośliny gniazdowej; przypuszczalnie wybór miejsca na gniazdo jest u nich uwarunkowany wpajaniem cech rośliny, z którą kontaktowały się we wczesnym okresie życia.

Dejean przetestował również skrzydlate królowe pochodzące z naturalnych gniazd w epificie *A. bracteata* oraz pobrane z takich gniazd w stadium poczwarki i następnie hodowane w laboratorium bądź bez kontaktu z jakąkolwiek rośliną, bądź w kontakcie z *S. tibicinilis*. Królowe pochodzące z gniazd naturalnych oraz hodowane od stadium poczwarki bez kontaktu z jakąkolwiek rośliną preferowały *A. bracteata*. Wyniki te sugerują więc, że albo *A. bracteata* jest spontanicznie atrakcyjna dla królowych *P. villosa* (możliwość stosunkowo mało prawdopodobna, jako że nie zaobserwowano takiego zjawiska u robotnic tego gatunku), albo też wpojenie cech *A. bracteata* zachodzi u królowych już w okresie larwalnym.

Królowe *P. villosa*, które życie larwalne spędziły w naturalnych gniazdach w kontakcie z *A. bracteata*, zaś pierwsze tygodnie życia imaginalnego spędziły w obecności *S. tibicinilis*, wybierały natomiast równie często *A. bracteata* i *S. tibicinilis*. Sugeruje to, że królowe *P. villosa* uczą się cech rośliny gniazdowej nie tylko w okresie larwalnym, lecz również w okresie neoimaginalnym.

Wydaje się więc, że preferencja rośliny gniazdowej jest u *P. villosa* nabywana podczas życia preimaginalnego i wzmacniana w okresie neoimaginalnym. W rezerwacie Sian Ka'an doprowadziło to u tych mrówek do wytworzenia się lokalnej tradycji gnieźdzenia się niemal wyłącznie w epificie *A. bracteata*.

DEJEAN i DJIÉTO (1990) badali czynniki decydujące o wyborze rośliny stanowiącej miejsce gniazdowania u afrykańskich mrówek-tkaczek z podrodziny *Formicinae*, *Oecophylla longinoda*. Robotnice tego gatunku budują gniazda z liści, które szcepiają przędzą wydzielaną przez ich larwy. Konstrukcja gniazda jest zawsze taka sama, lecz może zmieniać się gatunek zasiedlanej rośliny. Do doświadczenia użyto mrówek pobranych z gniazd znajdujących się na mango, pomarańczy słodkiej, palmie kokosowej i guawie. Grupy robotnic z potomstwem umieszczano na otwartej arenie, gdzie mogły znaleźć schronienie w tubach ze zwiniętych liści drzew. W każdym teście mrówki miały do wyboru tubę sporządzoną z liści rośliny, na której się wychowały i drugą tubę sporządzoną z liści jednej z pozostałych roślin. We wszystkich przypadkach robotnice częściej wybierały schronienie w tubach z liści drzewa, z którego pochodziły. Wynik ten wskazuje na znaczenie czynników nabytych w preferencjach rośliny gniazdowej.

Następnie, w celu sprawdzenia spontanicznej atrakcyjności tych roślin dla *O. longinoda*, takim samym testom poddano osobniki zasiedlające wcześniej *Cardia aurentica*, roślinę z rodziny *Boraginaceae*. Analiza statystyczna wyników wykazała, że dla tego gatunku mrówek najatrakcyjniejszą rośliną jest mango, a dalej kolejno: pomarańcza, guawa i palma kokosowa. Wybór rośliny gniazdowej nie zależy więc u *O. longinoda* wyłącznie od czynników nabytych: mają nań wpływ także spontaniczne preferencje wykazywane przez te mrówki.

Analogiczne doświadczenie przeprowadzili DEJEAN i współpracownicy (1992) na *Tetramorium aculeatum*, pospolitej w Afryce mrówce z podrodziny *Myrmicinae*. Mrówki te budują gniazda z miękkiego kartonu, umieszczając je pod jednym lub dwoma liśćmi w koronach drzew. W warunkach naturalnych zasiedlają wiele gatunków roślin. Badano robotnice pochodzące z gniazd zbudowanych na:

mango, pomarańczy słodkiej, kawie, drzewie kakaowym i guawie, a także królowe pochodzące z gniazd na mango (złapane w pułapki świetlne w czasie lotu godowego). We wszystkich przypadkach w teście wyboru mrówki wyraźnie preferowały schronienie w tubach z liści drzewa, z którego były pobrane.

Do zbadania spontanicznej atrakcyjności tych roślin użyto robotnic *T. aculeatum* pochodzących z gniazd na palmie olejowej. Otrzymane wyniki wskazują, że u *T. aculeatum* hierarchia atrakcyjności roślin jest odmienna niż u *O. longinoda*. Najatrakcyjniejszą rośliną jest guawa, a dalej kolejno: kawa, drzewo kakaowe, mango, pomarańcza słodka.

Całość badań nad czynnikami decydującymi o wyborze rośliny, na której kolonia mrówek zakłada gniazdo dowodzi, że wybór ten zależy od dwóch czynników. Jednym z nich jest wrodzona, spontaniczna atrakcyjność rośliny, charakterystyczna dla danego gatunku mrówek. Drugim czynnikiem jest wpojenie cech rośliny, zachodzące w okresie larwalnym lub/i neoimaginalnym, gdy młode mrówki nie wychodzą jeszcze z gniazda.

Znajomość preferencji mrówek dotyczących wyboru roślin związanych z zakładaniem gniazda oraz stopnia, w jakim preferencje te mogą być modyfikowane, może mieć również znaczenie praktyczne. Cennych wskazówek w tym względzie dostarcza przebieg introdukcji *Formica lugubris*, budujących kopce mrówek z grupy *F. rufa* (PAVAN 1960). W celu zwalczania szkodnika drzew iglastych, korowódki *Thaumetopoea pityocampa*, *F. lugubris* pochodzące z Alp Lombardzkich przeniesiono w Apeniny Liguryjskie. Na wiosnę pobrano duże fragmenty kolonii z lasu modrzewiowo-jodłowego i przeniesiono (wraz z materiałem gniazdowym) do lasu sosnowego (sosna zwyczajna i sosna czarna). Ta pierwsza próba introdukcji *F. lugubris* zakończyła się niepowodzeniem. Co prawda, przez całe lato mrówki polowały intensywnie, ograniczając liczebność szkodnika, nie potrafiły jednakże zbudować z dostępnego im materiału (igieł sosnowych) gniazd odpowiednich do przetrwania zimy. Na jesieni mrówki rozproszyły się i zimą wyginęły. Drugą próbę introdukcji *F. lugubris* przeprowadzono w tym samym lesie, tym razem umieszczając znacznie większe fragmenty kolonii tego gatunku w pobliżu niewielkich skupisk modrzewia i jodły. Tym razem introdukcja była w pełni udana. Wieloletnie obserwacje zachowania się mrówek przeniesionych do Apenin pozwoliły również na zebranie interesujących informacji dotyczących trwałości preferencji materiału gniazdowego. Początkowo mrówki zupełnie nie wykorzystywały igieł sosnowych, lecz pokonywały nawet znaczne odległości, by przynieść igły modrzewia lub jodły. Po pewnym czasie niektóre kolonie zaczęły transportować igły sosnowe, ale porzucały je u podstawy kopca. Stopniowo jednak robotnice zaczęły wносить igły najpierw na boki, potem na wierzchołek kopca i wreszcie zaczęły wbudowywać nowy materiał w konstrukcję gniazda. Po upływie ośmiu lat stwierdzono istnienie na tym terenie trzech typów kopców *F. lugubris*, zbudowanych (1) głównie z igieł modrzewia, (2) głównie z igieł jodły, oraz (3) z igieł sosny zwyczajnej i sosny czarnej. Badania te dowiodły, że robotnice *F. lugubris* wykazują stosunkowo trwałe preferencje do wykorzystywania określonego, nie zawsze najłatwiej dostępnego materiału do budowy gniazda. Preferencje te mogą jednak ulec zmianie, być może na skutek stopniowego przyzwyczajania się mrówek do specyficznych cech nieznanego dotąd budulca (np. do jego zapachu). Nie wiemy, czy proces ten jest możliwy u dojrzałych

mrówek. Możliwe, że igły sosnowe zbierały tylko robotnice, które wykluły się już w nowych warunkach i nigdy wcześniej nie budowały gniazda. Przymuszczenie *F. lugubris* przeniesione do nowego środowiska musiały też nauczyć się manipulowania igłami sosny, które są znacznie dłuższe i cięższe od igieł jodły i modrzewia (PAVAN 1960). Jak to dowodzą prace DOBRZAŃSKIEGO (1970, 1971) oraz DOBRZAŃSKIEGO i DOBRZAŃSKIEJ (1982), tendencje do chwytania materiału budowlanego, transportowania go i układania na powierzchni kopca są u mrówek wrodzone. Młode robotnice uczą się jednak doboru budulca nadającego się do transportu, jego sprawnego noszenia i omijania przeszkód oraz wmontowywania go w konstrukcję kopca. Można więc przypuszczać, że utrzymywanie się preferencji igieł jodły i modrzewia u *F. lugubris* przeniesionych do lasu sosnowego mogło być spowodowane albo wpojeniem cech znanego im materiału, albo też nieumiejętnością manipulowania budulcem o większych rozmiarach, bądź też oba te czynniki odgrywały znaczącą rolę w tym zjawisku.

PREFERENCJE POKARMOWE

Mrówki potrafią wykorzystywać różne źródła pokarmu w zależności od zmieniającej się ich dostępności i obfitości. Zdolność zbieraczek do efektywnego odnajdywania, rozpoznawania oraz transportowania nie znanego im wcześniej pokarmu do gniazda została szczególnie dobrze udokumentowana u mrówek żniwiarek. Terminem „żniwiarki” określa się mrówki, które w swej diecie wykorzystują regularnie nasiona. W procesie ewolucji zdolność do wykorzystywania nasion jako źródła pokarmu wytworzyła się niezależnie w kilku podrodzinach mrówek (*Ponerinae*, *Myrmicinae* i *Formicinae*) (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Jak wykazał RISSING (1981), poszczególne robotnice pustynnych mrówek-żniwiarek *Pogonomyrmex rugosus* i *Messor (= Veromessor) pergandei* (*Myrmicinae*) specjalizują się w zbieraniu jednego, określonego gatunku nasion. Preferencje te mogą być różne u różnych robotnic; co ciekawe, nie ma prostej zależności pomiędzy preferencjami wykazywanymi przy wyborze nasion i wielkością robotnicy. Nabywanie specjalizacji zachodzi stosunkowo szybko i specjalizacja taka utrzymuje się co najmniej przez kilka dni. Robotnice *P. rugosus* i *M. pergandei* zwykle badają i odrzucają wiele nasion, zanim rozpoczną transport jednego z nich do gniazda. Czynniki decydujące o zaakceptowaniu nasiona przez mrówki nie są dokładnie znane, lecz w grę wchodzi tu prawdopodobnie ocena wielkości ziarna, jego twardości oraz poziomu związków toksycznych. Specjalizacja mrówek w zbieraniu wyłącznie nasion określonego typu ułatwia im szybkie i trafne identyfikowanie właściwych nasion. Specjalizacja taka zwiększa więc indywidualną wydajność poszczególnych robotnic, a w konsekwencji również efektywność zaopatrywania w pokarm całej kolonii.

JOHNSON (1991) oraz JOHNSON i współpracownicy (1994) badali reakcje *Pogonomyrmex rugosus* i *Messor pergandei* na nasiona nie znanego im gatunku trawy umieszczając skupiska ziaren trawy z odmiany Kentucky Blue Grass w odległości 5 metrów od wejścia do gniazda badanej kolonii. Zbieraczki obu gatunków mrówek szybko uczyły się zbierać nowe nasiona. Mrówki zwiększały też wydajność zbierania tych nasion poprzez skrócenie czasu poświęconego na inspekcję

każdego z nich i manipulowanie nim przed transportem oraz poprzez skrócenie odstępów czasowych pomiędzy kolejnymi powrotami do skupiska nasion (tzn. sumy czasu potrzebnego na powrót do gniazda, spędzonego w gnieździe i potrzebnego na powrót do skupiska nasion).

Mrówki stosowały też inne techniki zwiększania wydajności zbierania nasion, odmienne w przypadku każdego z badanych gatunków. Stosunkowo duże robotnice *P. rugosus* zwiększały stopniowo liczbę nasion przynoszonych jednorazowo do gniazda: już po pięciu dniach 91% osobników przynosiło za każdym razem więcej niż jedno ziarno. Natomiast mniejsze od nich zbieraczki *M. pergandei*, które mogły transportować tylko jedno ziarno jednocześnie zwiększały wydajność zbierania poprzez zmniejszanie liczby nasion odrzucanych po fazie inspekcji bez podjęcia prób transportu. Uczyły się też wybierać nasiona większe.

JOHNSON (1991) wykazał, że w trakcie zapoznawania się z nowym skupiskiem nasion robotnice *P. rugosus* i *M. pergandei* modyfikowały swoje zachowania poszukiwawcze. Początkowo mrówki wyruszające na wyprawę zbieracką poruszały się powoli, szukając nasion wzdłuż szlaku. Stopniowo zachowanie się zbieraczek stawało się coraz bardziej stereotypowe, mrówki szły szybko wprost do skupiska ziaren o znanej lokalizacji. W wyniku tego skracał się czas potrzebny na wyprawę, co również zwiększało wydajność zbierania nasion.

JOHNSON (1991) oraz JOHNSON i współpracownicy (1994) stwierdzili, że modyfikacje zachowania zbierackiego mrówek, wywołane przez podanie nowego gatunku nasion, nie były jednak trwałe. W różnych odstępach czasu (2–100 dni) po zaprzestaniu podawania nasion Kentucky Blue Grass mrówki z badanych kolonii przetestowano podając im te ziarna ponownie. Już po około 2–3 miesiącach mrówki z badanych kolonii reagowały na te ziarna w taki sam sposób, jak to czyniły mrówki z kolonii, które nigdy nie miały styczności z tym gatunkiem nasion. Co ciekawe, czas utrzymywania się nabytych modyfikacji zachowania zbierackiego u mrówek z badanych kolonii był jednak dłuższy niż maksymalna długość życia zbieraczek, oceniana jako około 50 dni w laboratoryjnych testach na przeżycie. Autorzy wysunęli więc hipotezę, zgodnie z którą zbieraczki *P. rugosus* i *M. pergandei* mogą zapoznawać się z właściwościami aktualnie dostępnych w środowisku nasion poprzez kontakty z nasionami magazynowanymi przez koloniję w komorach spichrzowych wewnątrz gniazda. Zgodnie z tą hipotezą, robotnice, które poddają te ziarna dalszej obróbce (koniecznej, by mogły one służyć jako pożywienie) zaznajamiają się przy tej okazji z ich cechami fizycznymi i chemicznymi. Wkrótce potem mrówki te zostają zbieraczkami i mogą wykorzystać zdobytą w gnieździe informację podczas własnych wypraw po pokarm. Moim zdaniem, hipoteza ta jednak powinna być traktowana z dużą ostrożnością, gdyż opiera się jedynie na dość niepewnych przesłankach, to znaczy na ocenie przeżywania robotnic *M. pergandei* i *P. rugosus* w testach laboratoryjnych. Przeżywalność ta wydaje się zaś zaskakująco krótka.

JOHNSON (1991) oraz JOHNSON i współpracownicy (1994) stwierdzili też, że tempo uczenia się rozpoznawania nowych nasion oraz zapamiętywania ich właściwości jest szybsze u *M. pergandei* niż u *P. rugosus*. Wynik ten można powiązać z odmiennymi zachowaniami zbierackimi obu gatunków. Szlaki *M. pergandei* zmieniają kierunek prawie codziennie, co powoduje, że zbieraczki mają do czynienia z wciąż zmieniającymi się cechami środowiska, takimi jak punkty

orientacyjne oraz lokalizacja, zagęszczenie i rozkład nasion. Dla *P. rugosus* te cechy środowiska zmieniają się rzadko: robotnice udające się na wyprawy po pokarm wykorzystują w zasadzie stałe szlaki główne. Gatunki mające do czynienia z wciąż zmieniającymi się cechami środowiska mają częsty kontakt z nowymi bodźcami, lecz nowe informacje wkrótce tracą wartość. Korzystne jest więc dla nich szybkie tempo nabywania informacji o środowisku i krótszy okres przechowywania takich informacji w pamięci (GOULD i MARLER 1984).

Porównywano również tempo uczenia się *P. rugosus* i *M. pergandei* w środowiskach różniących się ilością dostępnych rodzajów nasion. Zbieraczki obu gatunków uczyły się rozpoznawania nowych nasion tym wolniej, im bogatsze zamieszkiwały środowisko. Wynik ten jest zgodny z hipotezą, że szybkość uczenia się jest odwrotnie proporcjonalna do złożoności środowiska, gdyż liczba nowo nabywanych informacji przeładunku pamięć i ogranicza w związku z tym możliwość nabywania nowych informacji (LEWIS 1986).

GODZIŃSKA i współpracownicy (1996) badali modyfikacje zachowania zachodzące podczas zaznajamiania się z uprzednio nie znanymi obiektami u innej mrówki żniwiarki, *Messor sanctus* (*Myrmicinae*). Mrówki te w procesie ewolucji utraciły żądło, można jednak nadal zaobserwować u nich zachowanie przypominające żądlenie. Takie zachowanie pseudożądłace może być wywołane przez bardzo różnorodne obiekty zarówno jadalne, jak i niejadalne. Atrakcyjne obiekty jadalne wywołują więcej reakcji niż niejadalne, lecz częstość pseudożądlenia zależy głównie od tego, czy i w jakim stopniu dany obiekt jest mrówkom znany: maleje w miarę zapoznawania się robotnic z określoną kategorią obiektów. Częstość zachowań pseudożądłacych jest więc wskaźnikiem stopnia ogólnego wzbudzenia mrówek, wywołanego przez kontakt z nie znanym uprzednio obiektem.

W dalszych dwóch doświadczeniach zbadano reakcje *M. sanctus* na nowe gatunki nasion: ziarna słonecznika oraz ryżu. Stwierdzono, że kontakt z nie znanym uprzednio gatunkiem nasion także wyzwała u tych mrówek stan silnego wzbudzenia, charakteryzujący się dużą częstością zachowań pseudożądłacych.

Podczas zaznajamiania się robotnic *M. sanctus* z ziarnami słonecznika obserwowano przede wszystkim stopniowe zmniejszanie się częstości pseudożądlenia oraz wzrost tendencji do transportowania nasion bezpośrednio po ich uchwyceniu lub ugryzieniu. Po upływie kilku dni i po trzydniowej przerwie w testach zachowanie się mrówek zmieniło się jakościowo: robotnice reagowały na ziarno słonecznika szybkim podejściem, chwyceniem i transportem do gniazda. U mrówek nastąpiła więc skokowa zmiana zachowania, przełączyły się z zachowań stanowiących wyraz ogólnego wzbudzenia na stereotypowe zachowania zbierackie. W analogicznym doświadczeniu z ziarnami ryżu również zaobserwowano stopniowe zmniejszanie się częstości zachowań pseudożądłacych. W kolejnych testach obserwowano jednak spadek tendencji do badania ziaren (gryzienia i manipulowania): coraz częściej były one odrzucane zaraz po kontakcie czułkowym. Próby transportu ziaren ryżu były rzadkie i szybko zanikły całkowicie.

Doświadczenia te wykazały, że modyfikacje zachowania się robotnic *M. sanctus* w odpowiedzi na nie znane im gatunki nasion mogą prowadzić w dwóch kierunkach: akceptacji lub odrzucenia nowych nasion. Początkowo obserwuje się u mrówek głównie zachowania stanowiących wyraz ogólnego wzbudzenia. W

miarę zaznajamiania się z nowym gatunkiem nasion, robotnice uczą się ich szybkiej akceptacji lub odrzucania.

Modyfikacje zachowań u mrówek żniwiarek, opisane przez GODZIŃSKĄ i współautorów (1996), wykazują pewną analogię do wyników uzyskanych przez JOHNSONA (1991). W obu przypadkach zachowanie się mrówek staje się coraz bardziej stereotypowe. Można też zauważyć pewne podobieństwo pomiędzy uczeniem się nowych gatunków nasion przez *M. sanctus* i uczeniem się przez mrówki labiryntu. Jak wykazał SCHNEIRLA (1929, 1941, 1943) w fazie wstępnej uczenia się labiryntu robotnica przyzwyczaja się do nowej sytuacji i zmniejsza się stopień jej ogólnego wzbudzenia. W fazie drugiej, gdy zachowanie się mrówki nie jest już zdominowane przez reakcje na nowość, rozpoczyna się proces stopniowego uczenia się przez robotnicę struktury przestrzennej labiryntu. Podobnie u *M. sanctus* podczas pierwszych testów z ziarnami słonecznika obserwowano głównie zachowania stanowiące wyraz ogólnego wzbudzenia. Dopiero po kilku dniach robotnice reagowały na nowe nasiona szybkim, zdecydowanym podejściem i akceptacją. Wydaje się więc, że podobne mechanizmy uczenia się (obejmujące wstępny okres ogólnej habituacji do nowości) zachodzą u mrówek zarówno w sytuacjach nabywania preferencji pokarmowych, jak i uczenia się drogi w labiryncie.

BECKERS i współpracownicy (1994) badali u mrówek *Lasius niger* (*Formicidae*) wpływ czynników nabytych na preferencje zapachu pokarmu oraz przebywania w strefie przesyconej zapachem. Badano zarówno robotnice z młodych, rozwijających się kolonii, jak i dojrzałe robotnice w wieku powyżej sześciu miesięcy pochodzące z dojrzałej, dużej kolonii hodowanej w laboratorium. Grupy eksperymentalne otrzymywały roztwór cukru o zapachu anyżu; grupy kontrolne karmiono roztworem cukru. Młode kolonie w miesiąc po wykluciu się robotnic poddano trzymiesięcznej hibernacji. Połowa młodych kolonii eksperymentalnych otrzymywała cukier o zapachu anyżu w pierwszym miesiącu życia imaginalnego (przed hibernacją), a druga połowa w szóstym miesiącu życia (po hibernacji). Dojrzałe robotnice nie przechodziły hibernacji i otrzymywały nawoniony cukier w ciągu pięciu miesięcy od chwili rozpoczęcia doświadczenia.

W testach dotyczących preferencji zapachu pokarmu mrówki dokonywały wyboru pomiędzy roztworem cukru o zapachu anyżu i roztworem cukru bez tego zapachu. Młode robotnice, którym podawano pokarm o zapachu anyżu w pierwszym miesiącu po wykluciu się wykazywały preferencję pokarmu z anyżem zarówno bezpośrednio po hibernacji (w piątym miesiącu życia), jak i dwa miesiące później. Młode robotnice karmione cukrem z anyżem po hibernacji (w szóstym miesiącu życia) również preferowały pokarm o tym zapachu, choć słabiej niż poprzednia grupa. Natomiast starsze robotnice z dojrzałych kolonii, testowane po miesiącu podawania im cukru z zapachem anyżu, unikały pokarmu o tym zapachu. Młode robotnice z grup kontrolnych wykorzystywały w równym stopniu oba źródła pokarmu bezpośrednio po hibernacji, jednak po dalszych dwóch miesiącach wybierały roztwór cukru bez anyżu. Dojrzałe robotnice z grup kontrolnych ujawniły jeszcze wyraźniejszą awersję w stosunku do pokarmu z anyżem. Badania te wykazały, że u robotnic *L. niger* możliwe jest wywołanie preferencji pokarmu o zapachu spontanicznie dla nich awersyjnym oraz że zdolność uczenia się nowego zapachu pokarmu może zależeć u tych

mrówek od wielu czynników, takich jak wiek i stan fizjologiczny osobników oraz stadium rozwojowe kolonii, z której pochodzą. Zdolność uczenia się zapachu pokarmu zmniejsza się u *L. niger* wraz z wiekiem osobników i rozwojem kolonii, aż do zaniku w przypadku dojrzałych robotnic pochodzących z dojrzałych kolonii. Jak się wydaje, zdolność ta podlega równocześnie wahaniom sezonowym, związanym ze zmianami fizjologicznymi zachodzącymi u mrówek podczas hibernacji. Zjawisko to może mieć wpływ na strategie pokarmowe kolonii wczesną wiosną. Robotnica może wtedy eksploatować każde dostępne źródło pokarmu, lub — jeśli zachowała w pamięci wcześniejsze doświadczenia — preferować pokarmy o znanym już zapachu. Fakt, że efekty uczenia się utrzymują się po hibernacji, może ułatwić doświadczonym zbieraczkom odszukanie źródeł pokarmu wczesną wiosną i zwiększyć dla całej kolonii szanse przetrwania tego trudnego okresu.

BECKERS i współpracownicy (1994) badali również u robotnic *L. niger* tendencję do przebywania w strefie gniazda przesyconej zapachem anyżu. Młode robotnice karmione cukrem o zapachu anyżu w pierwszym miesiącu życia imaginalnego i testowane bezpośrednio po hibernacji ujawniły wyraźną skłonność do przebywania w pobliżu tego zapachu. Dla starszych robotnic pochodzących z dojrzałych kolonii zapach anyżu był obojętny po miesiącu podawania nawozonego pokarmu, lecz po dwóch miesiącach był już słabo preferowany. Natomiast młode mrówki z kolonii kontrolnych unikały przebywania w strefie przesyconej zapachem anyżu. Dla starszych robotnic z grup kontrolnych zapach ten był również awersyjny podczas dwóch pierwszych testów, a następnie obojętny. Wyniki te dowodzą, że robotnice *L. niger* spontanicznie unikają przebywania w strefach przesyconych zapachem anyżu. U mrówek może jednak wystąpić habituacja do tego zapachu, a nawet może on stać się dla nich atrakcyjny, zwłaszcza w przypadku robotnic młodych. Jednakże preferencja przebywania w strefie przesyconej danym zapachem nie jest jednoznaczna z preferencją pokarmu o tym zapachu: chociaż dojrzałe robotnice *L. niger* przyzwyczyły się do przebywania w strefie przesyconej zapachem anyżu, unikały jednak pokarmu o tym zapachu.

Większość mrówek należy do sprawnych i skutecznych drapieżników polujących na owady i inne drobne bezkręgowce. Wiadomo jednak, że mrówki unikają niektórych potencjalnych ofiar, jak na przykład termitów z rodzaju *Nasutitermes* (COLLINS i PRESTWICH 1983). Owady te posiadają dobrze rozwinięty system obrony chemicznej, w sytuacji zagrożenia wydzielają specjalne płyny odstraszające, a nawet toksyczne dla mrówek (MILL 1983).

DEJEAN (1988) badał reakcje robotnic *Odontomachus troglodytes* (Ponerinae) na larwy afrykańskich stonkowatych (*Chrysomelidae*) z nie zidentyfikowanego gatunku wyposażone w systemy obrony chemicznej przeciwko naturalnym wrogom. Podczas pierwszego kontaktu z nie znaną im wcześniej ofiarą mrówki dotykały ofiarę czułkami. Jeżeli w trakcie kontaktu czułkowego larwa uwolniła substancję obronną, robotnica cofała się natychmiast. W przeciwnym wypadku mrówka atakowała, lecz gdy jej czułki, żuwaczki lub przednie nogi weszły w kontakt z hemolimfą ofiary, wywoływało to zawsze natychmiastową ucieczkę mrówki. W obu przypadkach robotnice dokładnie czyściły części ciała, którymi dotknęły wydzieliny obronnej larwy. Larwy takie uwalniano następnie na wybie-

gu gniazda badanej kolonii przez pięć kolejnych dni po pierwszym kontakcie mrówek z tymi owadami. Ani jedna larwa nie została zaatakowana; zwykle robotnice odchodziły zaraz po jej zlokalizowaniu, a w kilku przypadkach obserwowano gwałtowną ucieczkę. Nieliczne mrówki, które wykonały kontakt czułkowy z larwą, natychmiast wycofywały czułki, szybko się cofały, a następnie długo czyściły. W ten sam sposób reagowały robotnice, które skonfrontowano z taką larwą dopiero w 28 dni po pierwszym spotkaniu.

Robotnice *O. troglodytes* uczą się więc w jednej próbie unikania kontaktu z potencjalną ofiarą wyposażoną w system obrony chemicznej, a także potrafią rozpoznać ją po stosunkowo długim czasie. Co ciekawe, w większości przypadków mrówki te rozpoznawały larwę z gatunku używanego w tych testach z pewnej odległości, nawet bez konieczności kontaktu czułkowego.

Kontakt z niebezpieczną ofiarą nie zawsze jednak prowadzi do jej unikania w przyszłości: mrówki mogą również dostosowywać swoje zachowanie łowieckie do typu ofiary, na którą polują. DEJEAN i współpracownicy (1990) zaobserwowali, że robotnice *Pachycondyla villosa* (Ponerinae) mogą się nauczyć atakować żołnierzy termitów z rodziny *Rhinotermitidae* posiadających potężne żuwaczki przyjmując pewną szczególną pozycję, tak zwaną „postawę ostrożności”. Podczas chwytania i żądlenia żołnierza robotnice odrzucają do tyłu czułki i unoszą nogi. Te same mrówki polując na robotnika termita dotykają go czułkami, a podczas chwytania często opierają się nogami o ofiarę.

UWAGI KOŃCOWE

Powyższy przegląd prac dowodzi, że zachowanie się mrówek jest wypadkową elementów dziedzicznych oraz nabytych w trakcie rozwoju osobniczego. Zdolność tych owadów do modyfikacji zachowania pod wpływem doświadczeń osobniczych została już szeroko udokumentowana, a dalsze badania dostarczają wciąż nowych jej przykładów. Modyfikacje preferencji środowiskowych i pokarmowych mrówek mogą stanowić dogodny model procesów uczenia się zwierząt.

Pragnę podziękować dr hab. E. J. Godzińskiej za cenne i krytyczne uwagi oraz pomoc w redagowaniu tej pracy. Dziękuję również mgr A. Szczuce za wiele inspirujących i pomocnych dyskusji.

THE ROLE OF ACQUIRED FACTORS IN THE ONTOGENESIS OF ENVIRONMENTAL AND FOOD PREFERENCES IN THE ANTS

Summary

Behaviour of ants is the result of interactions of innate and acquired components. Learning processes are an important factor influencing the ontogenesis of habitat and food preferences in these insects. This paper provides a review of the following learning phenomena in various ant species:

- reduction of spontaneous preference for darkness as an effect of illumination conditions experienced during the early period of imaginal life in *Formica polyctena* and *Camponotus melanocnemis* (Formicinae);
- effect of imprinting of the host plant on the choice of the nesting site in *Camponotus vagus*, *Formica polyctena*, *Oecophylla longinoda* (Formicinae), *Crematogaster scutellaris*, *Tetramorium aculeatum* (Myrmicinae) and *Pachycondyla villosa* (Ponerinae);

- acquisition of a preference for new nest material in *Formica lugubris* (Formicinae);
- learning how to recognize a new variety of seeds and learning processes leading to the increase in the foraging efficiency in the harvester ants *Pogonomyrmex rugosus*, *Messor pergandei* and *Messor sanctus* (Myrmicinae);
- development of preferences towards previously aversive food in *Lasius niger* (Formicinae);
- acquisition of ability to avoid of potential prey equipped with a chemical defence system in *Odontomachus troglodytes* (Ponerinae);
- acquisition of special hunting tactics for exploiting potentially dangerous prey in *Pachycondyla villosa* (Ponerinae).

LITERATURA

- BECKERS R., LACHAUD J. P., FRESNEAU D., 1994. *The influence of olfactory conditioning on food preference in the ant Lasius niger (L.)*. Ethol. Ecol. Evol. 6, 159–167.
- BERTON F., LENOIR A., NOWBAHARI E., BARREAU S., 1991. *Ontogeny of queen attraction to workers in the ant Cataglyphis cursor (Hymenoptera: Formicidae)*. Ins. Soc. 38, 293–305.
- CARLIN N. F., HÖLDOBLER B., 1983. *Nestmate and kin recognition in interspecific mixed colonies of ants*. Science 222, 1027–1029.
- CAUBET Y., JAISSON P., LENOIR A., 1992. *Preimaginal induction of adult behaviour in insects*. Q. J. Exp. Psychol. 44B, 165–178.
- CHAMPALBERT A., 1986. *Individual ontogenesis of social behaviour in Ectatomma tuberculatum (Ponerinae) ants*. [W:] *The individual and society*. PASSERA L., LACHAUD J. P. (red.), Privat, Toulouse, 127–137.
- CHAMPALBERT A., LACHAUD J. P., 1990. *Existence of a sensitive period during the ontogenesis of social behaviour in a primitive ant*. Anim. Behav. 39, 850–859.
- COLLINS M. S., PRESTWICH G. D., 1983. *Defense in Nasutitermes octopilis Banks (Isoptera, Termitidae): Comparative effectiveness of soldier secretion*. Ins. Soc. 30, 70–81.
- DEJEAN A., 1988. *Memory effect on predatory behaviour of Odontomachus troglodytes (Formicidae - Ponerinae)*. Behaviour 107, 131–137.
- DEJEAN A., 1990. *Influence de l'environnement pré-imaginal et précoce dans le choix du site de nidification de Pachycondyla (= Neoponera) villosa (Fabr.) (Formicidae, Ponerinae)*. Behav. Proc. 21, 107–125.
- DEJEAN A., DJIÉTO C., 1990. *The choice of the nesting site by Oecophylla longinoda: roles of imprinting and selective attraction to plants*. Proc. 11th Int. Congr. IUSSI, India, 84–85.
- DEJEAN A., CORBARA B., OLIVA-RIVERA J., 1990. *Mise en évidence d'une forme d'apprentissage dans le comportement de capture des proies chez Pachycondyla (= Neoponera) villosa (Formicidae, Ponerinae)*. Behaviour 115, 175–187.
- DEJEAN A., DJIÉTO C., NGNOKAM S., 1992. *Les relations plantes-fourmis: nouvel aperçu*. M. Soc. Belg. Ent. 35, 563–567.
- DOBRAŃSKI J., 1970. *Reakcje wrodzone i nabyte w zachowaniu się budowlanym mrówek*. Kosmos A, 4 (105), 395–414.
- DOBRAŃSKI J., 1971. *Manipulatory learning in ants*. Acta Neurobiol. Exp. 31, 111–140.
- DOBRAŃSKI J., 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.
- ERRARD C., 1986. *Artificial mixed colonies: A model for the investigation of colony odour in ants*. [W:] *The individual and society*. PASSERA L., LACHAUD J.-P. (red.), Toulouse, Privat, 55–66.
- ERRARD C., LENOIR A., FRANCOEUR A., 1992. *Effects of early experience on interactions between the parasite ant Formicoxenus provancheri and its host Myrmica incompleta (Hymenoptera: Formicidae)*. Anim. Behav. 43, 787–794.
- GARCIA-PEREZ J. A., 1987. *Ant - plant relationships. Environmental induction by early experience in two species of ants: Camponotus vagus (Formicinae) and Crematogaster scutellaris (Myrmicinae)*. Fol. Entomol. Mex. 71, 55–65.
- GODZIŃSKA E. J., 1992. *Neuroetologiczne mechanizmy uczenia się i pamięci*. Problemy 11, 9–14.
- GODZIŃSKA J. E., SZCZUKA A., KORCZYŃSKA J., 1996. *Pseudostinging behaviour of the harvester ant Messor sanctus Forel as a response to novelty*. [W:] *Comparative psychology of invertebrates: The field and laboratory study of insect behavior*. GREENBERG G., TOBACH E. (red.), New York, Garland Press, Inc., 245–276.

- GOULD J.L., MARLER P., 1984. *Ethology and the natural history of learning*. [W:] *The biology of learning*. MARLER P., TERRACE H. S. (red.), Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, Springer-Verlag, 47-74.
- HÖLDOBLER B., WILSON E.O. 1990. *The ants*. Berlin, Springer Verlag, 732 str.
- ISINGRINI M., LENOIR A., JAISSON P., 1985. *Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in the ant *Cataglyphis cursor**. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82, 8545-8547.
- JAISSON P., 1980. *Environmental preference induced experimentally in ants (Hymenoptera: Formicidae)*. Nature 286, 388-389.
- JOHNSON R. A., 1991. *Learning, memory, and foraging efficiency in two species of desert seed-harvester ants*. Ecology 72, 1408-1419.
- JOHNSON R. A., RISSING S. W., KILLEEN P.R., 1994. *Differential learning and memory by co-occurring ant species*. Ins. Soc. 41, 165-177.
- KORCZYŃSKA J., GODZIŃSKA E. J., 1992. *The role of acquired factors in determining illumination preferences in the wood ant *Formica polyctena* Först.* I International Congress of the Polish Neuroscience Society. Abstracts. Acta Neurobiol. Exp. 52, 186.
- KORCZYŃSKA J., GODZIŃSKA E. J., 1995. *Effect of early illumination conditions on illumination preferences in the ant*. Acta Neurobiol. Exp. 55, 222.
- KUPFFERMANN I. 1991. *Learning and memory*. [W:] *Principles of neural science*. 3d edition. KANDEL E. R., SCHWARTZ J. H., JESSEL T. M. (red.), New York, Elsevier, 997-1008.
- LE MOLI F., MORI A., 1981. *Social interactions between adult and naive young red wood ant-workers*. Pubbl. Inst. Entomol. Univ. Pavia, 2-13.
- LE MOLI F., PASSETTI M., 1978. *Olfactory learning phenomena and cocoon nursing behaviour in the ant *Formica rufa* L.* Boll. Zool. 45, 389-397.
- LEWIS A. C., 1986. *Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae**. Science 232, 863-865.
- MCDONALD P., TOPOFF H., 1985. *Social regulation of behavioral development in the ant *Novomessor albisetosus* (Mayr)*. Journal of Comparative Psychology 99, 3-14.
- MILL A. E., 1983. *Behavioural and toxic effects of termite defensive secretions on ants*. Physiol. Entomol. 8, 413-418.
- PAVAN M., 1960. *Les transplantations de *Formica lugubris* sur les Appennins de la Province de Pavie*. Collana Verde. Minist. Agric. Forest. Roma 7, 161-169.
- RISSING S. W., 1981. *Foraging specializations of individual seed-harvester ants*. Behav. Ecol. Sociobiol. 9, 149-152.
- ROSENGREN R., 1977a. *Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). I. Age polyethism and topographic traditions*. A. Zool. Fenn. 149, 1-30.
- ROSENGREN R., 1977b. *Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). II. Nocturnal orientation and diel periodicity*. A. Zool. Fenn. 150, 1-30.
- SADOWSKI B., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. *Biologiczne mechanizmy zachowania*. Warszawa, PWN, 614 str.
- SCHNEIRLA T. C., 1929. *Learning and orientation in ants*. Comp. Psychol. Mon. 6 (4).
- SCHNEIRLA T. C., 1941. *Studies on the nature of ant learning: I. The characteristics of a distinctive initial period of generalized learning*. J. Comp. Psychol. 32, 41-82.
- SCHNEIRLA T. C., 1943. *The nature of ant learning: II. The intermediate stage of segmental maze adjustment*. J. Comp. Psychol. 35, 149-176.
- WHEELER M., 1911. *Ants. Their structure, development and behavior*. New York, Columbia University Press, 663 str.
- WILSON E. O., 1979. *Spółczesnictwa owadów*. Warszawa, PWN, 684 str.
- ZIELIŃSKI K., 1991. *Warunkowanie*. [W:] *Mechanizmy uczenia się i pamięci*. VIII Szkoła Zimowa Instytutu Farmakologii PAN, Mogilany 1991. Kossut M. (red.), Warszawa, IBD PAN, 78-86.