

ANNA SZCZUKA

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

## ELASTYCZNOŚĆ BEHAVIORALNA MRÓWEK

### WPROWADZENIE

Kolonie owadów społecznych składają się z osobników wysoce zróżnicowanych zarówno pod względem morfologii, jak i pod względem przejawianych zachowań. Dwa kluczowe pojęcia odnoszące się do tych zjawisk to kasta oraz polietyzm. Kasta to grupa osobników w danej kolonii, odmienna morfologicznie i wyspecjalizowana pod względem zachowania. U mrówek występują trzy kasty samic: królowa — wyspecjalizowana w reprodukcji, robotnica minor — samica nie biorąca udziału w reprodukcji i wykonująca wszystkie prace w kolonii i żołnierz (nazywany robotnicą major) — duża robotnica o powiększonej głowie i żuwaczkach wyspecjalizowana przede wszystkim do pełnienia funkcji obronnych w kolonii. U wielu gatunków występują formy pośrednie między kastami, lub jest tylko jedna kasta robotnic różniących się między sobą wielkością ciała, ale bez zmian w proporcjach poszczególnych ich części. Oddzielną kastę stanowią samce biorące zazwyczaj udział jedynie w reprodukcji (WILSON 1971). Polietyzm to podział pracy wśród członków kolonii. Podział pracy oparty na różnicach w zakresie wykonywanych funkcji pomiędzy robotnicami należącymi do różnych kast morfologicznych nazywamy polietyzmem kastowym. Ponadto ten sam osobnik w zależności od wieku może przechodzić kolejno przez etapy specjalizacji w wykonywaniu różnych funkcji i taki podział pracy jest nazywany polietyzmem wiekowym (WILSON 1971).

W normalnie funkcjonującej kolonii owadów społecznych repertuar zachowań każdego z osobników jest determinowany przez wiele czynników. Do najważniejszych z nich należą:

— Przynależność do kasty morfologicznej. Tak na przykład u mrówek z rodzaju *Pheidole* duże robotnice major, zwane żołnierzami, mają inny — dużo węższy — repertuar zachowań niż małe robotnice minor (WILSON 1984). Robotnice minor uczestniczą we wszystkich pracach związanych z opieką nad larwami, poczwarkami i wykluwającymi się młodymi robotnicami, karmią i czyszczą robotnice major, samce i królową, usuwają odpadki i martwe mrówki z wnętrza gniazda, wykonują prace budowlane, znoszą materiał do budowy gniazda a także zbierają i znoszą do gniazda pożywienie. Biorą też udział w obronie gniazda

i rozkruszaniu dużych ziaren, choć są tu dużo mniej efektywne niż robotnice major. Z kolei repertuar zachowań robotnic major jest ograniczony w zasadzie do obrony gniazda i rozdrabniania dużych ziaren. Sporadycznie pełnią rolę strażniczek lub biorą udział w transporcie pokarmu lub larw (WILSON 1984). U gatunków, u których nie ma wyraźnych kasty morfologicznych, poszczególne osobniki mogą jednak różnić się znacznie wielkością i robotnice o różnej wielkości mogą wykazywać nieco inne zachowania. Zależność funkcji pełnionej przez robotnicę od jej wielkości może być przy tym zupełnie różna w przypadku różnych gatunków mrówek. W kolonii *Formica sanguinea* duże robotnice pełnią głównie rolę opiekunek, natomiast mniejsze wykazują tendencję do pracy poza gniazdem (DOBRAŃSKA 1959). U gatunku *Solenopsis invicta* jest natomiast odwrotnie: mniejsze mrówki chętniej opiekują się potomstwem, większe zostają zbieraczkami, a największe polują (MIRENDA i VINSON 1981).

— Wiek osobnika. Najmłodsze robotnice zajmują się z reguły opieką nad potomstwem, w miarę upływu czasu przechodzą do innych prac wewnątrz gniazda, potem zajmują się pracami budowlanymi na zewnątrz gniazda, a później zostają zbieraczkami lub polują, a najstarsze osobniki pełnią rolę zwiadowczyń lub bronią granic terytorium kolonii. Te zmiany w zachowaniu są skorelowane z dojrzewaniem fizjologicznym osobnika (LENOIR i ATAYA 1983, HÖLDOBLER i WILSON 1990).

— Zmienność indywidualna, która decyduje o specjalizacji osobnika w ramach własnej kasty morfologicznej i wiekowej (DOBRAŃSCY 1966, WILSON 1971, LENOIR 1987). Zależy ona od bardzo różnorodnych czynników. Mają na nią wpływ cechy genetyczne osobnika (LENOIR 1987). Dużą rolę odgrywają również indywidualne wcześniejsze doświadczenia (LENOIR 1987).

Robotnice wykonują ogromnie dużo różnorodnych funkcji w zależności od gatunku mrówek i etapu rozwoju kolonii. Funkcje te można podzielić na dwie zasadnicze grupy: (1) prace wewnątrz gniazda, obejmujące przede wszystkim opiekę nad jajami, larwami, poczwarkami i królową, (2) prace na zewnątrz gniazda, obejmujące zachowania obronne i zbieranie pokarmu. Przejście robotnicy od wykonywania funkcji wewnątrz gniazda do prac poza gniazdem wiąże się z zasadniczą zmianą otoczenia i wymaga innych sposobów orientowania się w nim. Mrówki pełniące funkcje we wnętrzu gniazda pozostają w ciemności i orientują się głównie za pomocą dotyku i węchu. Podjęcie funkcji na zewnątrz gniazda wiąże się z przebywaniem na świetle i koniecznością orientacji na otwartej przestrzeni, również za pomocą wzroku. Taka zmiana funkcji jest związana też ze zmianami fizjologicznymi. Przystają funkcjonować gruczoły gardzielowe służące do karmienia larw, a rozwijają się gruczoły jadowe używane do obrony i gruczoły służące do znakowania szlaków (LENOIR 1987).

#### PLASTYCZNOŚĆ I ELASTYCZNOŚĆ BEHAVIORALNA

Kolonia mrówek funkcjonuje w zmiennych warunkach środowiska zewnętrznego. Ponadto wraz ze wzrostem i rozwojem kolonii zmieniają się też jej potrzeby. Dostosowywanie się do tych zmian wymaga zmienności w zachowaniu zarówno kolonii jako całości, jak i poszczególnych jej członków. Zmiany zachowania w

obrębie kolonii zachodzić mogą w dłuższym horyzoncie czasowym, na przykład z roku na rok lub z sezonu na sezon, ale również z dnia na dzień czy nawet z godziny na godzinę w odpowiedzi na zmiany środowiska zewnętrznego i społecznego (GORDON 1991). Źródłem tej zmienności jest plastyczność i elastyczność behawioralna. Plastyczne zmiany zachowania to modyfikacje zachodzące pod wpływem bodźca zewnętrznego, których efekt jest stały, a przynajmniej utrzymuje się przez dłuższy czas (LENOIR 1987). Na poziomie kolonii taką zmianą może być dostosowanie jej wielkości do ilości zasobów pokarmowych dostępnych w środowisku (NONACS i CALABI 1992, ROBINSON 1992), czy zmiany proporcji pomiędzy różnymi kastami robotnic (ROBINSON 1992, WILSON 1983, LENOIR 1987). Na poziomie pojedynczego osobnika jako zmiany plastyczne określa się na ogół modyfikacje zachowania powstałe pod wpływem uczenia się, wliczając w to również takie szczególne formy uczenia się, jak imprinting (nazywany też wpaianiem, czyli bardzo szybkie uczenie się określonych zachowań występujące tylko w niektórych okresach życia zwierzęcia, tak zwanych okresach krytycznych) i habituacja (stopniowe zmniejszanie się aż do całkowitego zaniku reakcji na powtarzający się bodziec) (FAGEN 1982). Także polietyzm wiekowy (ROBINSON 1992), czyli podział pracy zależny od wieku robotnic, zaliczyć można do zmian plastycznych, gdyż jest związany w dużym stopniu z osiągnięciem kolejnych etapów rozwoju fizjologicznego. Powstanie zmian plastycznych zazwyczaj wymaga dość długiego czasu potrzebnego na przykład do wychowania następnego pokolenia robotnic lub rozwoju, czy też uaktywnienia się określonych gruczołów (CAMMAERTS-TRICOT 1974, CAMMAERTS-TRICOT i VERHAEGHE 1974, McDONALD i TOPOFF 1988). Natomiast zmiany zachodzące w środowisku są często zbyt szybkie, aby zmiany plastyczne mogły za nimi nadążyć. Na gwałtowne zmiany środowiskowe lub też na daleko idące zmiany w strukturze społecznej kolonii, wymagające natychmiastowej reakcji, kolonia odpowiada więc elastycznymi zmianami zachowania poszczególnych robotnic. Zmiany te mogą pojawić się już po godzinie od momentu zadziałania bodźca (WILSON 1984) i są odwracalne, to znaczy zanikają po ustąpieniu bodźca, który je wywołał. Zmiany takie nakładają się na podział pracy występujący w kolonii w okresie, gdy funkcjonuje ona w sposób nie zakłócony gwałtownymi zmianami i modyfikują go, czasem bardzo istotnie (ROBINSON 1992, WILSON 1971, 1984, LENOIR 1987). Elastyczność behawioralna najczęściej jest określana angielskim terminem „flexibility” (WILSON 1971, FAGEN 1982, ROBINSON 1992). FAGEN (1982) zdefiniował elastyczność behawioralną (behavioral flexibility) jako „zdolność zwierzęcia, w obliczu nowej sytuacji, do zmiany zachowania lub — poprzez zmianę zachowania — do zmiany ekologii zwiększającej szanse pozostawienia żyjącego potomstwa lub bliskich krewnych”. W szczególności, większa elastyczność behawioralna umożliwia zwierzęciu szybsze przestawianie się z jednego alternatywnego sposobu zachowania się na inny. Wypełnianie każdej z ważnych funkcji biologicznych jest bowiem zazwyczaj zapewniane w danym gatunku przez kilka programów behawioralnych zwanych alternatywnymi sposobami zachowania się lub taktykami alternatywnymi (OSTER i WILSON 1978, FAGEN 1982, DOMINEY 1984, Caro i BATESON 1986, GODZIŃSKA 1995).

WILSON (1971) określa elastyczność behawioralną (behavioral flexibility) owadów społecznych jako „modyfikacje normalnego planu pracy osobnika opar-

tego na polietyzmie wiekowym i kastowym". Modyfikacje te obejmują bardzo szeroki zakres zmian, od przyspieszania czy hamowania normalnego rozwoju osobniczego i związanych z tym zmian tempa przejść do czynności wykonywanych przez kolejne stadia wiekowe, aż po powtórny rozwój nieczynnych już gruczołów obserwowany u pszczoły miodnej (FREE 1965, LENOIR 1987). Badania WILSONA (1984) nad modyfikacją podziału pracy u mrówek żniwiarek z rodzaju *Pheidole* posiadających wyraźne kasty morfologiczne wykazały, że elastyczność behawioralna może obejmować także, w przypadku drastycznych zmian struktury społecznej, okresowe poszerzenie repertuaru zachowań o czynności normalnie nie wykonywane przez robotnice z tej kasty w żadnym okresie życia. Taką zdolność do okresowego poszerzania lub zawężania repertuaru zachowań w zależności od potrzeb kolonii Wilson określił terminem „elasticity” podkreślając szybkość powstawania i odwracalność zmian zachodzących pod wpływem bodźców społecznych. LENOIR (1987) omawiając czynniki determinujące podział pracy w społeczeństwach owadów podkreśla, że mechanizmy regulacji społecznej, umożliwiające dostosowanie się kolonii do gwałtownych zmian, są w dużej mierze oparte na elastyczności behawioralnej poszczególnych robotnic. Elastyczność behawioralna jest jednak do pewnego stopnia ograniczana przez przynależność do kasty morfologicznej oraz przez zmiany plastyczne, na przykład zmiany fizjologiczne związane z wiekiem robotnicy. Z drugiej strony plastyczny rozwój osobnika pozostawia zawsze pewne możliwości zmian elastycznych i precyzyjne rozróżnienie pomiędzy tymi dwoma mechanizmami powstawania zmian zachowania nie zawsze jest możliwe. ROBINSON (1992) wskazuje również, że podział pracy w społeczeństwach owadów obok plastyczności wynikającej z polietyzmu wiekowego i kastowego i ze zmienności indywidualnej zachowuje duże możliwości modyfikacji dzięki elastyczności behawioralnej poszczególnych robotnic. Elastyczne zmiany zachowania robotnic umożliwiają znacznie szybszą reakcję kolonii na zmiany zachodzące w środowisku niż zmiany plastyczne i to właśnie skala elastyczności poszczególnych zachowań może być głównym czynnikiem determinującym organizację kolonii różnych gatunków owadów społecznych.

#### CZYNNIKI MODYFIKUJĄCE PODZIAŁ PRACY W KOLONIACH MRÓWEK

Podział pracy w kolonii mrówek może być w dużym stopniu modyfikowany przez zmiany w strukturze społecznej, na przykład przez gwałtowne zmniejszenie się liczby zbieraczek lub pojawienie się dużej liczby młodych robotnic (ROBINSON 1992). Również zmiany w środowisku, na przykład pojawienie się obfitego źródła pokarmu czy konieczność naprawy gniazda powodują szybkie, okresowe zmiany w podziale pracy osiąmane dzięki elastyczności behawioralnej robotnic (GORDON 1989). Elastyczne zmiany zachowania można też łatwo wywołać doświadczalnie wprowadzając odpowiednie zmiany w środowisku kolonii lub manipulując wielkością grupy, strukturą wiekową i proporcjonalnym udziałem różnych kast w badanej grupie robotnic (ROBINSON 1992). Najprostszą reakcją kolonii na takie zmiany jest zwiększenie liczby pracujących robotnic, osiąmane przez uruchomienie rezerw. W normalnie funkcjonującej kolonii duża część robotnic przez większość czasu jest nieaktywna. Są to przeważnie młode

robotnice, które przez pewien czas brały udział w opiece nad potomstwem, i w razie potrzeby mogą jeszcze wrócić do pełnienia tej funkcji, a są już na tyle zaawansowane w rozwoju osobniczym, że mogą podejmować również prace na zewnątrz gniazda (LENOIR 1987). W doświadczeniach przeprowadzanych na mrówkach żniwiarkach *Pogonomyrmex barbatus* (GORDON 1988, 1989) wywoływano konieczność natychmiastowego uporządkowania otoczenia wejścia do gniazda barykadując je drobnymi patyczkami. W tych pracach porządkowych brały udział robotnice nie obserwowane poprzednio przy innych zajęciach. Nie obserwowano ich również później przy wykonywaniu innych czynności. Wskazuje to na to, że pochodziły one z puli robotnic rezerwowych i zostały przywołane przez współtowarzyszki do wykonania prac porządkowych, po czym wróciły do stanu nieaktywności. Uaktywnienie robotnic z puli rezerwowej często zachodzi równoległe ze wzmoczeniem intensywności pracy robotnic wykonujących już określoną funkcję w ramach normalnego podziału pracy w kolonii. Tak na przykład usunięcie 90% zbieraczek z kolonii mrówki grzybiarki *Atta cephalotes* nie wpłynęło na tempo przynoszenia do gniazda pociętych liści. Do pracy przystąpiły wtedy mniej doświadczone w cięciu liści robotnice z puli rezerwowej, uzupełniając liczbę zbieraczek do zwykłej liczebności, a jednocześnie pozostawione 10% doświadczonych zbieraczek wzmogło intensywność pracy pięciokrotnie (WILSON 1983).

Zmiany wprowadzone w środowisku dotyczące bezpośrednio tylko robotnic wykonujących określone zadanie pośrednio wpływają również na tempo pracy i liczbę robotnic wykonujących inne zadania. Konieczność zwiększenia liczby mrówek wykonujących jakiegoś zadania może spowodować przerzucanie się do tej pracy części robotnic należących do tej samej kasty morfologicznej i wiekowej, ale wykonujących dotąd inne zadania. U mrówek żniwiarek *Pogonomyrmex barbatus* takie zmiany zachodzą łatwiej w młodych koloniach, gdzie specjalizacja robotnic nie jest jeszcze wyraźna i część robotnic bierze udział na przemian w wykonywaniu dwóch różnych zadań. W koloniach starszych robotnice wyraźnie specjalizują się w wykonywaniu prac jednego typu (GORDON 1989).

Zmiana wykonywanego zadania nie jest dowolna: robotnice specjalizujące się w jednej z prac mają tendencję do przerzucania się tylko do niektórych z pozostałych zadań. Na przykład robotnice *Pogonomyrmex barbatus* specjalizujące się w budowie i naprawie gniazda, patrolujące okolice gniazda oraz zajmujące się usuwaniem odpadów, w razie odkrycia przez kolonię obfitego źródła pokarmu mogą czasowo pełnić rolę zbieraczek. Odwrotna zmiana funkcji nie jest jednak możliwa (GORDON 1989). Podobne zjawiska zaobserwowano również u młodszych robotnic pracujących wewnątrz gniazda. Na przykład robotnice *Formica sanguinea* sprawujące różne formy opieki nad larwami, poczwarkami i wykluwającymi się młodymi robotnicami mogą w razie potrzeby pełnić swoje funkcje wymiennie, ale robotnice karmiące larwy i opiekunki poczwarek wykazują większy stopień przywiązania do swojej funkcji niż inne robotnice pracujące wewnątrz gniazda (DOBRZAŃSKA 1959).

Przerzucenie się części robotnic do wykonywania innego zadania może mieć dla kolonii daleko idące konsekwencje. W laboratoryjnym doświadczeniu NONACSA i CALABIEGO (1992) zbieraczki z kolonii mrówek *Camponotus floridanus* pod wpływem eksperymentalnych częstych spotkań z obcymi robotnicami tego sa-

meo gatunku ograniczały zbieranie pokarmu na rzecz innych działań, głównie patrolowania terenu i pilnowania wejść do gniazda. W niektórych z badanych kolonii podjęły nawet prace wewnątrz gniazda lub przeszły do stanu nieaktywnego. Te zmiany zachowania ograniczyły liczbę spotkań zbieraczek z ewentualnymi przeciwnikami, a więc zminimalizowały ewentualne straty. Zmniejszenie liczby zbieranego pokarmu spowodowało ponadto konieczność ograniczenia ilości potomstwa przez kanibalizm młodszych larw, lub zmniejszenie jego biomasy przez wychowywanie mniejszych osobników. Elastyczne zmiany behawioralne poszczególnych robotnic doprowadziły więc również do przystosowawczego zahamowania wzrostu kolonii w odpowiedzi na ryzyko drapieżnictwa i konkurencję z innymi mrówkami z tego samego gatunku. Zmiany te dostosowały tempo rozwoju kolonii do aktualnych warunków środowiska i zminimalizowały straty ponoszone przez kolonię (NONACS i CALABI 1992).

Zmiana zakresu pełnionych funkcji od opieki nad potomstwem do prac na zewnątrz gniazda wiąże się zazwyczaj nie tylko ze zmianami behawioralnymi, ale i ze zmianami fizjologicznymi związanymi z wiekiem. Następuje wtedy degeneracja jajników i gruczołów gardzieliowych, których wydzieliną karmione są larwy, twardej powłoka ciała i rozwijają się gruczoły jadowe, które są lepiej rozwinięte u robotnic pełniących funkcje obronne i zbieraczek. Zwiększa się także wrażliwość na feromony alarmowe i feromony szlaków zapachowych i zmienia skład wydzieliny niektórych gruczołów (CAMMAERTS-TRICOT 1974, CAMMAERTS-TRICOT i VERHAEGHE 1974, McDONALD i TOPOFF 1985, LENOIR 1987). Tempo tych zmian dostosowujących zachowanie i możliwości fizjologiczne poszczególnych osobników do potrzeb kolonii może być bardzo różne. W młodej, rozwijającej się kolonii mrówek *Ectatomma tuberculatum* (LACHAUD i FRESNEAU 1987) rozwój osobniczy robotnic pełniących rolę pierwszych zbieraczek przebiegał znacznie szybciej, niż obserwowano to później w dojrzałej kolonii. Tempo rozwoju młodych robotnic może też zostać przyspieszone przez stratę dużej liczby zbieraczek, czy pojawienie się dużej liczby młodych robotnic lub larw, co zwiększa potrzeby pokarmowe kolonii (OSTER i WILSON 1978, ROBINSON 1992). Natomiast obecność wystarczającej liczby zbieraczek zaspokajających zapotrzebowanie kolonii na pokarm hamuje rozwój młodych robotnic i prowadzi u nich do przejścia w stan nieaktywności i zasilenia puli robotnic rezerwowych lub do przedłużonego pełnienia funkcji opiekunek i innych prac wewnątrz gniazda (McDONALD i TOPOFF 1985, ROBINSON 1992). Głębokie zaburzenia struktury społecznej kolonii mrówek mogą również spowodować przyspieszenie lub spowolnienie tych zmian funkcji, a nawet powrót niektórych osobników do etapów już wcześniej przebytych w rozwoju osobniczym. Odbudowywanie struktury społecznej kolonii przez dostosowanie zachowania poszczególnych robotnic do nowej sytuacji nosi nazwę regulacji społecznej i jest osiągane dzięki elastyczności behawioralnej robotnic (GRASSE 1946, LENOIR 1987, LACHAUD i FRESNEAU 1987). Tak na przykład u mrówek z gatunku *Pheidole pallidula* eksperymentalne usunięcie dojrzałych robotnic major (żołnierzy) pełniących funkcje obronne z kolonii mającej kontakt z intruzami obcego gatunku powoduje znaczne skrócenie czasu potrzebnego do wykształcenia się zachowań obronnych u młodych żołnierzy. Intensywna stymulacja czułkowa przez robotnice minor skłania młode, świeżo wyklute robotnice major do wcześniejszego wychodzenia z gniazda i ataków na intruza.

Robotnice te zaczynają pełnić funkcje obronne już w wieku 7 dni, a nie w wieku ponad 17 dni, jak to ma miejsce w kolonii funkcjonującej bez zakłóceń (AARAB i JAISSON 1992). Regulacja społeczna jest też w stanie zrekompensować znacznie dalej idące zaburzenia w strukturze społecznej kolonii. LACHAUD i FRESNEAU (1987) rozdzielili niewielką kolonię mrówek z gatunku *Neoponera apicalis* na dwie części, z których jedna zawierała tylko robotnice opiekujące się potomstwem, a druga jedynie zbieraczki i robotnice nieaktywne. W ciągu 10 dni trwania doświadczenia w każdej z tych części pojawiły się grupy robotnic wypełniające funkcje brakujących towarzyszek. Nowy podział pracy był stabilny przez okres separacji grup, ale po ponownym ich połączeniu robotnice powróciły do funkcji wykonywanych pierwotnie, to jest przed rozdzielaniem. Dane te dowodzą, że w grupie robotnic wypełniających pierwotnie podobny zakres funkcji może się w krótkim czasie odtworzyć normalna struktura podziału pracy oraz że kompensacyjne zmiany zachowania robotnic, pojawiające się w odpowiedzi na drastyczne zaburzenia normalnej struktury kolonii, mają charakter elastyczny i mogą być w pełni odwracalne. Równie sprawnie odbywa się odtwarzanie pełnego podziału pracy w eksperymentalnie stworzonych koloniach składających się z robotnic w tym samym wieku (LENOIR 1979). W doświadczalnych koloniach mrówek z gatunku *Tapinoma erraticum* złożonych wyłącznie z młodych robotnic pojawiają się zbieraczki liczące zaledwie 10–15, a czasem nawet 4–5 dni, podczas gdy w pełnej kolonii robotnice w tym wieku opiekują się potomstwem, a zbieraczkami zostają w wieku 30–40 dni. Z kolei w koloniach złożonych wyłącznie z robotnic w wieku powyżej 30 dni pewna część robotnic dotąd pełniących rolę zbieraczek przejmuje opiekę nad potomstwem. Młode zbieraczki i stare opiekunki nie wypełniają jednak swoich funkcji tak dobrze, jak mrówki wykonujące te zadania w ramach normalnego, zgodnego z wiekiem podziału obowiązków. Młode zbieraczki są mniej efektywne, a larwy pod opieką starych robotnic wykazują zwiększoną śmiertelność, niemniej elastyczność behawioralna umożliwia kolonii przetrwanie do czasu odbudowania normalnej struktury demograficznej (LENOIR 1979).

W sytuacji zagrażającej istnieniu kolonii elastyczność behawioralna umożliwia niektórym robotnicom nawet podjęcie zadań które nie wchodzą w zakres zadań wykonywanych przez ich kastę. Mrówki żniwiarki z rodzaju *Pheidole* mają wyraźnie wyodrębnione kasty robotnic minor i major (żołnierzy). W dojrzałej kolonii stosunek liczbowy robotnic minor do major waha się w zależności od gatunku od 3:1 do 20:1. Robotnice minor mają bardzo szeroki repertuar zachowań: wykonują wszystkie czynności związane z opieką nad potomstwem, budową i naprawą gniazda i zbieraniem pożywienia. Robotnice major mają wąski repertuar zachowań, u niektórych gatunków ograniczony jedynie do zachowań związanych z obroną gniazda, u innych obejmujący również udział w zbieraniu pokarmu. Nie obejmuje on jednak opieki nad potomstwem, a zwłaszcza karmienia larw (WILSON 1984). Eksperymentalne zmniejszenie liczby robotnic minor tak, że stosunek ilościowy robotnic minor do major spada poniżej 1:1, powoduje rozszerzenie repertuaru zachowań robotnic major do niemal pełnego repertuaru zachowań robotnic minor. Robotnice major już po godzinie od usunięcia robotnic minor podejmują opiekę nad potomstwem i zwiększają ogólne tempo aktywności 8–12 razy. Umożliwia to utrzymanie aktywności kolonii złożonej głównie z robotnic major na poziomie 75–85% aktywności kolonii

o normalnym składzie. Powrót do normalnych proporcji między robotnicami major i minor powoduje ponowne zawężenie repertuaru zachowań żołnierzy do wąskiej specjalizacji charakterystycznej dla tej kasty. Ogromna elastyczność behawioralna umożliwia robotnikom major niektórych gatunków z rodzaju *Pheidole* wypełnianie wszystkich funkcji istotnych dla przetrwania kolonii. Elastyczność ta charakteryzuje jedynie zachowanie robotnic major. Robotnice minor nie zmieniają swojego repertuaru zachowań i tempa aktywności ani w odpowiedzi na zmiany proporcji robotnic minor do major, ani nawet w odpowiedzi na całkowite usunięcie robotnic major (WILSON 1984).

Zakres elastycznych zmian behawioralnych jest więc różny w przypadku różnych gatunków mrówek, a nawet w przypadku różnych kast wiekowych i morfologicznych w obrębie tego samego gatunku. Zwłaszcza u zbieraczek niektórych gatunków mrówek elastyczność behawioralna jest ograniczona, co wiąże się prawdopodobnie z ograniczoną możliwością reaktywacji nieczynnych gruczołów (LENOIR 1987).

Mechanizmy stanowiące podłoże elastyczności behawioralnej u mrówek nie są jak dotąd dokładnie znane. Badania WILSONA (1984) wykazały, że nowe elementy w repertuarze zachowań robotnic major u mrówek z rodzaju *Pheidole* pojawiają się już w godzinę po spadku stosunku liczbowego robotnic major do minor poniżej wartości progowej 1:1. Szybkość tej zmiany jest zbyt duża, by mogła być spowodowana uczeniem się lub zmianami hormonalnymi. Świadczy to o tym, że odpowiednie programy behawioralne stanowiące podłoże tych zachowań znajdują się w centralnym układzie nerwowym tych mrówek w formie utajonej, czekając na bodziec, który umożliwi ekspresję kodowanych przez nie zachowań. Do uruchomienia danego programu są często niezbędne odpowiednie zmiany plastyczne, takie jak odpowiednie zmiany fizjologiczne, indywidualne doświadczenie, uczenie się, czy wystawienie na działanie konkretnego bodźca w okresie krytycznym. Przykładowo, u młodych robotnic mrówki *Ectatomma tuberculatum* normalne zachowania opieki nad potomstwem ujawniają się jedynie wtedy, gdy mrówki te miały nieprzerwane kontakty społeczne z larwami przez 4 dni, w ciągu pierwszych ośmiu dni po wykluciu się z poczwarki (CHAMPALBERT i LACHAUD 1990). Tak więc zmiany plastyczne rozszerzają wachlarz taktyk alternatywnych i zwiększają potencjalną różnorodność zachowań, a elastyczność behawioralna umożliwia stosowanie różnych taktyk zależnie od warunków, co zwiększa efektywność reakcji na zmiany w środowisku.

Neurobiologiczne podłoże elastyczności behawioralnej jest znacznie lepiej poznane u pszczoły miodnej. Badania ROBINSONA (1987) nad podziałem pracy w kolonii pszczoły miodnej wykazują, że przejście robotnicy do roli zbieraczki jest związane ze wzrostem poziomu hormonu juvenilnego. Zmiany poziomu hormonu juvenilnego zachodzą zarówno wtedy, gdy przejście to odbywa się w normalnie funkcjonującej kolonii (a więc gdy robotnica osiąga odpowiedni wiek), jak i wtedy, gdy objęcie roli zbieraczki zostaje przyspieszone wskutek regulacji społecznej, na przykład po usunięciu z kolonii starszych robotnic pełniących rolę zbieraczek. Zarówno zmiany zachowania uznane za plastyczne, związane z wiekiem robotnicy, jak i szybkie zmiany spowodowane regulacją społeczną i uznawane za elastyczne mają to samo podłoże — zmianę poziomu hormonu juvenilnego.



U robotnicy pszczoły miodnej zmiana funkcji z opiekunki spędzającej cały czas w ciemności wewnątrz ula na zbieraczkę posiadającą zdolność nawigowania na otwartej przestrzeni i orientowania się w dużej mierze za pomocą bodźców wzrokowych wiąże się również ze zmianami strukturalnymi mózgu (WITHERS i współaut. 1993). Zmiany te dotyczą budowy wewnętrznej ciała grzybkowatego — struktury związanej z analizą i integracją odbieranych bodźców i z uczeniem się. Nie wiadomo jeszcze, czy hormon juvenilny ma bezpośredni wpływ na te zmiany. Wielkość ciała grzybkowatego opiekunek i zbieraczek nie różni się, ale w miarę dojrzewania pszczoły w jego obrębie zmniejsza się objętość zajmowana przez ciała tak zwanych komórek Kenyona, a zwiększa objętość neuropilu, czyli wypustek nerwowych stanowiących podłoże połączeń synaptycznych. Diagonalna zmiana zachowania wiąże się więc tu ze zmianami neuroanatomicznymi, a więc plastycznymi. Takie same zmiany zachodzą jednak również w mózgu pszczoły, której rozwój osobniczy został eksperymentalnie przyśpieszony. W doświadczalnej kolonii złożonej wyłącznie z bardzo młodych pszczoł robotnice w tym samym wieku odtworzyły normalny podział pracy w kolonii, to znaczy różnicowały się pod względem zachowania na opiekunki i zbieraczki. U robotnic tych stwierdzono różnice w budowie ciała grzybkowatego charakterystyczne dla wykonywanych funkcji: objętość zajmowana przez ciała komórek Kenyona była znacznie mniejsza u zbieraczek niż u opiekunek, natomiast objętość neuropilu była większa u zbieraczek. Wyniki tych badań jeszcze bardziej zacierają i tak nie zawsze wyraźny podział na plastyczność i elastyczność behawioralną. Wskazują jednak na ogromne możliwości owadów społecznych w precyzyjnym dostosowaniu swojego zachowania, fizjologii, a nawet neuroanatomii do aktualnych potrzeb kolonii i wymogów środowiska zewnętrznego.

## BEHAVIOURAL FLEXIBILITY IN THE ANTS

### Summary

Behavioural flexibility refers to the capacity of an individual to respond to rapid changes in the environment or in the colony conditions by fast, reversible changes in behaviour. In contrast, behavioural plasticity includes more or less irreversible changes in behaviour such as the effects of learning (including habituation and imprinting), or physiological changes associated with maturation. In the social insects both behavioural plasticity and flexibility are studied mainly in relation to division of labour in an undisturbed colony. Experimental changes in the external or social environment of the colony produce flexible changes in behaviour adjusting the behaviour of individual workers to the actual needs of the colony. These changes range from those in the proportion of individuals working, through increased activity levels within the normal caste repertoire, and task switching within the normal caste repertoire, to accelerated, retarded, or reversed behavioural development. Flexible changes may also involve expansion of the behavioural repertoire of individual workers to include tasks not found within the scope of their normal caste repertoire. Neurobiological mechanisms underlying behavioural flexibility in the ants are still very little known. However, recent research on behavioural development in honeybees discovered changes in juvenile hormone levels and in the internal structure of the mushroom bodies associated with the transition from the role of a nurse to that of a forager.

### LITERATURA

AARAB A., JAISSON P., 1992. *How to become a good ant-soldier: the effect of solicitation by minors on the development of aggressive behavior in soldiers.* Anim. Behav. 44, 593–595.

- CAMMAERTS-TRICOT M. C., 1974. *Production and perception of attractive pheromones by differently aged workers of Myrmica rubra (Hymenoptera: Formicidae)*. *Ins. Soc.* 21, 235-248.
- CAMMAERTS-TRICOT M. C., VERHAEGHE J. C. 1974. *Ontogenesis of trail pheromone production and trail following behaviour in the workers of Myrmica rubra L. (Formicidae)*. *Ins. Soc.* 21, 275-282.
- CARO T. M., BATESON P. 1986. *Organization and ontogeny of alternative tactics*. *Anim. Behav.* 34, 1483-1499.
- 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.
- DOBZANŃSKI J. J., 1966. *Zmienność indywidualna w zachowaniu się mrówek*. *Przegl. Psychol.* 11, 130-140.
- DOBZANŃSKA J., 1959. *Studies on the division of labour in ants genus Formica*. *Acta Biol. Exp.* 19, 57-81;
- DOMINEY W. J., 1984. *Alternative mating tactics and evolutionarily stable strategies*. *Am. Zool.* 24, 385-396.
- FAGEN R., 1982. *Evolutionary issues in development of behavioural flexibility*. [W:] *Perspectives in ethology*. Vol. 5. *Ontogeny*. BATESON P. P. G., KLOPFER P. M. (red.), London, Plenum Press, 365-383.
- FREE J. B., 1965. *The allocation of duties among worker honeybees*. *Symp. Zool.Soc. London* 14, 39-59.
- GODZIŃSKA J. E., 1995. *Taktyki alternatywne w zachowaniu się owadów*. *Kosmos* 44, 11-24.
- GORDON D. M., 1988. *The group context in role switching in harvester ants*. [W:] *Interindividual behavioural variability in social insects*. JEANNE R.L. (red.), Westview Press, Boulder & London, 53-59.
- GORDON D. M., 1989. *Dynamics of task switching in harvester ants*. *Anim. Behav.* 38, 194-204.
- GORDON D. M., 1991. *Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants*. *Amer. Nat.* 138, 379-411.
- GRASSE P. P., 1946. *Sociétés animales et effet de grupe*. *Experientia* 2, 77-82.
- HÖLDOBLER B., WILSON E.O. 1990. *The ants*. Berlin, Springer Verlag, 732 str.
- LACHAUD J. P., FRESNEAU D. 1987. *Social regulation in ponerine ants*. *Experientia (Suppl.)* 54, 197-217.
- LENOIR A., 1979. *Feeding behaviour in young societies of the ant Tapinoma erraticum L.: trophallaxis and polyethism*. *Ins. Soc.* 26, 19-37;
- LENOIR A., ATAYA H., 1983. *Polyethisme et repartition des niveaux d'activité chez la fourmi Lasius niger L.* *Z. Tierpsychol.* 63, 213-232.
- LENOIR A., 1987. *Factors determining polyethism in social insects*. [W:] *From individual to collective behavior in social insects*. PASTEELS J. M., DENEUBOURG J. L. (red.), Birkhauser, Basel. Boston. *Experientia (Suppl.)* 54, 219-240.
- MCDONALD P., TOPOFF H., 1985. *Social regulation of behavioral development in the ant Novomessor albisetosus (Mayr)*. *J. Comp. Psych.* 99, 3-14.
- MCDONALD P., TOPOFF H., 1988. *Biological correlates of behavioral development in the ant, Novomessor albisetosus (Mayr)*. *Behav. Neuroscience* 102, 986-991.
- MIRENDA J.T., VINSON B., 1981. *Division of labour and specification of castes in the red imported fire ant Solenopsis invicta Buren*. *Anim. Behav.* 29, 410-420.
- NONACS P., CALABI P., 1992. *Competition and predation risk: their perception alone affects ant colony growth*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 249, 95-99.
- OSTER G., WILSON E. O., 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton, Princeton Univ. Press, 352 str;
- ROBINSON G. E., 1987. *Regulation of honey bee age polyethism by juvenile hormone*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20, 329-338.
- ROBINSON G. E., 1992. *Regulation of division of labor in insect societies*. *Rev. Entomol.* 37, 637-665.
- WILSON E. O., 1971. *The insect societies*. Cambridge, MA: Belknap/Harvard Univ. Press. 548 str.
- WILSON E. O., 1983. *Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera:Formicidae: Atta)*. III. *Ergonomic resiliency in foraging by A. cephalotes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14, 55-60.
- WILSON E. O., 1983. *Caste and division of labor in leaf-cutter ants (Hymenoptera: Formicidae: Atta)*. IV. *Colony ontogeny of A. cephalotes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 14, 55-60.
- WILSON E. O., 1984. *The relation between caste ratios and division of labor in the genus Pheidole (Hymenoptera: Formicidae)*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 16, 89-98.
- WITHERS G. S., FAHRBACH S. E., ROBINSON G. E., 1993. *Selective neuroanatomical plasticity and division of labour in the honeybee*. *Nature* 364, 238-240.