

EWA JOANNA GODZIŃSKA

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

TECHNIKI I TAKTYKI ŁOWIECKIE MRÓWEK

WPROWADZENIE

Zachowania łowieckie mrówek są szczególnie wdzięcznym przedmiotem analizy etologicznej przede wszystkim z uwagi na niezwykle różnorodność. Mrówki (*Formicidae*) to rodzina owadów należąca do rzędu błonkówek (*Hymenoptera*). Około 8 800 znanych gatunków współcześnie żyjących mrówek zalicza się do 297 rodzajów zgrupowanych w 11 podrodzinach. Ocenia się jednak, że ogólna liczba współcześnie żyjących gatunków mrówek może przekraczać dwadzieścia tysięcy (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Niektóre gatunki mrówek wtórnie utraciły zachowania łowieckie (np. mrówkom-grzybiarkom z rodzaju *Atta* i *Acromyrmex* całkowicie wystarcza spożywanie specjalnych ciałek wytwarzanych przez hodowane przez nie grzyby; HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Większość gatunków mrówek musi jednak polować (zachowanie łowieckie) lub wykorzystywać jako pokarm martwe zwierzęta (zachowanie nekrofagiczne) przede wszystkim po to, aby dostarczyć substancji białkowych rozwijającym się larwom (HASKINS i HASKINS 1950, LE MASNE 1953, HORN-MROZOWSKA 1976, BRIAN i ABBOTT 1977, HOWARD i TSCHINKEL 1981).

U różnych gatunków mrówek obserwuje się podczas poszukiwania ofiar, ich chwytania, zabijania i transportu do gniazda różne, często wysoce wyspecjalizowane, złożone wzorce zachowania; na ich określenie będę używać terminu „techniki łowieckie”. Szczególnie liczne prace poświęcili temu zagadnieniu DEJEAN i współpracownicy (DEJEAN 1980a, b, 1981, 1985a, b, c, d, 1986, 1987a, b, c, d, 1988b, c, d, e, 1990a, 1991b, DEJEAN i BASHINGWA 1985, DEJEAN i CORBARA 1990a, DEJEAN i SUZZONI 1991, DEJEAN i LACHAUD 1992, DEJEAN i współaut. 1989, 1990, 1991, 1994, LENOIR i DEJEAN 1994). Techniki łowieckie różnych gatunków mrówek omawiają też w swej monografii HÖLLDOBLER i WILSON (1990).

Bogactwo i różnorodność zachowań łowieckich mrówek wynika również z tego, że repertuar zachowań łowieckich, charakterystyczny dla każdego gatunku, obejmuje zazwyczaj liczne taktyki łowieckie, czyli wzorce zachowania łowieckiego, stanowiące dla mrówek alternatywne opcje i będące dla nich przedmiotem wyboru (DOMINEY 1984, GODZIŃSKA 1995). Dzięki temu mrówki są w stanie dostosowywać swoje zachowanie do zmiennych sytuacji, z którymi spotykają się

w środowisku (= elastyczność behawioralna; GORDON 1991). Alternatywne wzorce zachowania łowieckiego były badane u mrówek przede wszystkim przez DEJEANA i współpracowników (DEJEAN 1980b, 1981, 1985b, d, 1986, 1987a, b, c, d, 1988b, c, d, e, 1990a, 1991a, b, DEJEAN i BASHINGWA 1985, DEJEAN i CORBARA 1990a, b, DEJEAN i SUZZONI 1991, DEJEAN i LACHAUD 1992, DEJEAN i współaut. 1989, 1990, 1991, 1994, LENOIR i DEJEAN 1994); omawia je także GODZIŃSKA (1995).

Zmienność i różnorodność zachowań łowieckich mrówek z określonego gatunku wynika nie tylko z elastyczności, lecz także z plastyczności tych zachowań, czyli zdolności do ulegania długotrwałym modyfikacjom stanowiącym przede wszystkim skutki różnorodnych procesów uczenia się (LENOIR 1987). Plastyczność zachowań łowieckich u mrówek jest wciąż jeszcze stosunkowo słabo znana. Badali ją między innymi DEJEAN i współpracownicy (DEJEAN 1988a, DEJEAN i współaut. 1990) oraz GODZIŃSKA i współpracownicy (1994).

Zachowanie łowieckie mrówek składa się najczęściej z następujących elementów układających się w sekwencje: (1) poszukiwanie ofiary, (2) jej wykrycie, (3) lokalizacja, (4) zbliżenie się do niej, (5) kontakt czułkowy z potencjalną ofiarą, (6) atak, (7) opanowanie lub zabicie ofiary, (8a) pochwycenie ofiary w sposób umożliwiający jej transport lub (8b) pocięcie ofiary na mniejsze części i wreszcie (9) transport ofiary (lub jej części) do gniazda. Potencjalna ofiara może zostać porzucona na każdym z kolejnych wyżej wymienionych podstawowych etapów sekwencji zachowania łowieckiego (GODZIŃSKA, ujęcie własne oparte przede wszystkim na następujących pracach: AYRE 1968, DEJEAN 1980a, b, 1981, 1985b, c, d, 1986, 1987a, b, c, d, 1988a, c, d, e, 1990a, 1991b, DEJEAN i BASHINGWA 1985, DEJEAN i CORBARA 1990 a, b, DEJEAN i SUZZONI 1991, DEJEAN i LACHAUD 1992, DEJEAN i współaut. 1989, 1990, 1991, 1994, LENOIR i DEJEAN 1994, HÖLLDOBLER i WILSON 1990, TRANIELLO i BESHES 1991). Tylko stosunkowo nieliczne mrówki polują samotnie (HÖLLDOBLER i WILSON 1990); w zachowaniach łowieckich wielu gatunków mrówek niezwykle istotną rolę odgrywa komunikacja między współtowarzyszkami, oparta o sygnały o różnym charakterze (bodźce dotykowe, wibracyjne, wzrokowe oraz chemiczne). Szczególnie ważną rolę odgrywają w niej feromony (sygnały chemiczne uczestniczące w komunikacji pomiędzy osobnikami należącymi do tego samego gatunku) (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

TECHNIKI POSZUKIWANIA OFIAR I ATAKU

POSZUKIWANIE OFIAR

Najbardziej pierwotną pod względem ewolucyjnym techniką poszukiwania ofiar jest samotne wyruszanie robotnicy na wyprawy łowieckie. Całkowicie samotnie polują najprymitywniejsze ze współcześnie żyjących mrówek, *Nothomyrmecia macrops* (HÖLLDOBLER i TAYLOR 1983). Gatunek ten, określany też czasem jako mrówka-dinozaur, jest uznawany powszechnie za najbardziej prymitywny pod względem ewolucyjnego rozwoju; stworzono dla niego osobną podrodzinę *Nothomyrmecinae* (TAYLOR 1978). Mrówki te występują jedynie w Australii i z uwagi na niezwykle rzadkie występowanie objęte są ścisłą ochro-

na. *N. macrops* żyją w gniazdach ziemnych, lecz polują głównie na drzewach na niewielkie muchówki. Udają się na łowy wyłącznie w nocy i, co ciekawe, są bardziej aktywne w nocie zimnej (przy temperaturze $+5 - +10^{\circ}\text{C}$). Przepuszczalnie przy tak niskiej temperaturze polowanie jest ułatwione, gdyż ofiary *N. macrops* popadają w odrętwienie (HÖLLDOBLER i TAYLOR 1983).

Samotnie polują również mrówki z innej prymitywnej podrodziny australijskiej, *Myrmeciinae*. U mrówek tych nie zaobserwowano dotychczas żadnych form rekrutacji współtowarzyszek do źródeł pokarmu (HASKINS i HASKINS 1950, GRAY 1971, 1974, ROBERTSON 1971), mimo że posiadają one bardzo sprawne systemy rekrutacji współtowarzyszek do obrony gniazda, oparte na specyficznych reakcjach na liczne feromony alarmowe (ROBERTSON 1971). Całkowicie samotnie polują też niektóre mrówki należące do podrodzin stojących na wyższym szczeblu rozwoju ewolucyjnego, na przykład mrówki z gatunku *Polyrhachis laboriosa* należące do podrodziny *Formicinae* (DEJEAN i współaut. 1994).

Mrówki mogą też wyruszać na wyprawy łowieckie w grupach. Zbiorowe wyprawy łowieckie (rajdy) obserwuje się między innymi u licznych gatunków mrówek z prymitywnej podrodziny *Ponerinae* specjalizujących się w polowaniu na termyty (WILSON 1979). Rajdy tak zwanych mrówek koczujących z podrodzin *Dorylinae* i *Ecitoninae* to przemarsze całej olbrzymiej kolonii: kolonie mrówek z rodzaju *Dorylus* mogą liczyć ponad dwadzieścia milionów osobników (HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Rajd mrówek koczujących może przybierać różne formy; mrówki mogą tworzyć stosunkowo wąską kolumnę, lecz mogą również przeczesywać środowisko posuwając się naprzód bardzo szerokim frontem w formie wachlarza (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

U wielu gatunków mrówek łowczyni wyruszają na polowanie samotnie, lecz następnie przywołują do siebie (rekrutują) współtowarzyszki. Rekrutacja taka może mieć miejsce natychmiast po napotkaniu lub schwytaniu ofiary, gdy pomoc współtowarzyszek jest potrzebna do jej opanowania. Mrówka zwołuje wtedy najczęściej współtowarzyszki do ofiary nie oddalając się od niej; taki typ rekrutacji określa się jako tak zwaną rekrutację o krótkim zasięgu (short-range recruitment), gdyż pozwala ona jedynie na zwołanie mrówek, które już znajdują się w pobliżu. Gdy mrówka powraca do gniazda i z niego przywołuje współtowarzyszki, mówimy o tak zwanej rekrutacji o dalekim zasięgu (long-range recruitment). Taki typ rekrutacji jest stosowany zwykle wtedy, gdy mrówka wykryła bardzo liczne potencjalne ofiary, albo też wtedy, gdy mrówka już zabiła lub opanowała ofiarę, a pomoc współtowarzyszek jest potrzebna jedynie po to, aby spożyć ofiarę lub zabrać ją do gniazda (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, DEJEAN 1991a).

Wiele mrówek podczas wypraw łowieckich przemieszcza się nie po powierzchni ziemi, gdzie są narażone na ataki wrogów naturalnych, lecz w specjalnych tunelach. Takie tunele budują między innymi pospolite w Polsce mrówki *Lasius fuliginosus* (podrodzina *Formicinae*) (DOBRAŃSKA 1966). Afrykańskie mrówki z gatunku *Camponotus acvapimensis* (podrodzina *Formicinae*) również udają się na wyprawy łowieckie przemieszczając się w podziemnych tunelach lub w kanałach pozostałych po martwych korzeniach i wynurzają się na powierzchnię ziemi dopiero w bezpośrednim sąsiedztwie obszaru, który będą eksploatować (LÉVIEUX 1971). Strumień przemieszczających się mrówek koczujących z rodzaju

Dorylus jest często osłaniany przez „żywy tunel” utworzony przez rozwarłe ogromne żuwaczki ich większych współtowarzyszek, które ustawiają się na skraju kolumny podczas jej przemarszu (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Podczas wypraw łowieckich mrówki nie zawsze przemieszczają się w poszukiwaniu ofiary: mogą też polować z zasadzki. Polowanie z zasadzki jest typową techniką łowiecką niektórych gatunków mrówek należących do prymitywnych podrodzin *Myrmeciinae* (np. *Myrmecia desertorum* i *M. varians*; GRAY 1971, 1974) i *Ponerinae* (np. *Ectatomma tuberculatum*; DEJEAN i współaut. 1989, DEJEAN i LACHAUD 1992). Polujące robotnice *M. varians* mogą czekać nieruchomo na ofiarę nawet przez pół godziny (GRAY 1974), zaś *E. tuberculatum* nawet przez kilka godzin (DEJEAN i współaut. 1989, DEJEAN i LACHAUD 1992). Długotrwałe nieruchome oczekiwanie na ofiarę obserwuje się także u wielu gatunków mrówek z podrodziny *Myrmicinae* (DEJEAN 1985a, b, 1988d, HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Brazylijskie mrówki z gatunku *Azteca languinosa* (podrodzina *Dolichoderinae*) posługują się bardzo ciekawą techniką łowiecką — tak zwaną grupową zasadzką (MORAIS 1994). Grupy mrówek z tego gatunku kryją się na dolnej stronie dużego liścia tuż przy jego brzegu, tak że poza brzeg liścia wystają jedynie ich rozwarłe żuwaczki. Wylądowanie owada na środku liścia wyzwała jedynie nieznaczne ruchy czekających w zasadzce mrówek. Dopiero gdy owad przybliży się do brzegu liścia, wszystkie mrówki równocześnie ruszają do błyskawicznego ataku. Ofiara zostaje przeciągnięta na dolną stronę liścia i tam pocięta na części; znika więc natychmiast z oczu następnym potencjalnym ofiarom. Gdy jedne mrówki tną upolowaną ofiarę na części i transportują je do gniazda, inne ponownie zasiadają w zasadzce na następne ofiary.

Mrówki mogą też aktywnie przywabiać do siebie potencjalne ofiary. DEJEAN (1985a, c, d, 1988b) zebrał dane sugerujące, że mrówki z rodzaju *Smithistruma* (podrodzina *Myrmicinae*) specjalizujące się w polowaniu na skoczogonki, mogą przywabiać swoje ofiary za pomocą allomonów (= sygnałów chemicznych używanych w komunikacji pomiędzy osobnikami należącymi do różnych gatunków, przynoszących korzyść osobnikowi, który je emituje; HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Po zlokalizowaniu skoczogonka polująca robotnica nie rzuca się od razu w jego kierunku, lecz nieruchomieje oczekując na przybliżenie się skoczogonka (przywabianego przez jej allomony). Atak następuje dopiero wtedy, gdy ofiara znajduje się tuż przy mrówce. Co ciekawe, ta bardzo specyficzna technika łowiecka nie jest zachowaniem o charakterze wrodzonym; mrówki nabywają ją stopniowo i muszą się nauczyć, że takie zachowanie się jest opłacalne. Robotnice, które w początkowej fazie pełnienia w kolonii funkcji łowczyń stykały się nie ze skoczogonkami lecz z ofiarami, które nie reagowały na ich allomony, w późniejszym życiu nigdy nie stosują techniki łowieckiej zawierającej fazę znieruchomienia, nawet podczas polowania na skoczogonki (DEJEAN 1985c, 1988b).

Mrówki mogą również rabować ofiary zanoszone do gniazda przez mrówki należące do innych gatunków: nie poszukują wtedy potencjalnych ofiar, lecz powracających do gniazd zbieraczek innych gatunków mrówek. Klasyczny przykład takiego zachowania opisał HÖLLDOBLER (1986) u mrówek-miodziarek *Myrmecocystus mimicus* (podrodzina *Formicinae*) żyjących na pustyni w stanie New

Mexico, które regularnie rabują ofiary (głównie termity) powracającym do gniazd zbieraczkom mrówek-żniwiarek z rodzaju *Pogonomyrmex* (HÖLLDOBLER 1986).

ATAK

Techniki ataku są u mrówek jeszcze bardziej różnorodne niż techniki poszukiwania ofiar. Najbardziej pierwotną pod względem ewolucyjnym techniką ataku jest pochwycenie ofiary żuwaczkami i użądlenie jej. W taki sposób atakowały przypuszczalnie swe ofiary samotne żądłówki, które były przodkami mrówek. Żłwione przez nie ofiary, sparaliżowane w wyniku użądlenia, stanowiły następnie źródło pokarmu dla rozwijających się larw (MALYSHEV 1968, MASCHWITZ i współaut. 1979). Zdolność do paraliżowania ofiar zachowała się wciąż jeszcze u wielu prymitywnych mrówek, na przykład u *Harpegnathus saltator* i *Leptogenys chinensis* z podrodziny *Ponerinae* (MASCHWITZ i współaut. 1979) oraz u *Myrmecia nigriceps* z podrodziny *Myrmeciinae* (Monnin, informacja ustna). MASCHWITZ i współautorzy (1979) przypuszczają, że u mrówek z gatunków bardziej zaawansowanych pod względem rozwoju ewolucyjnego utrata zdolności do paraliżowania ofiar mogła wynikać z rozwinięcia się u nich zdolności do gromadzenia rezerw pokarmu w tak zwanym żołądku społecznym (= wyspecjalizowanej części przewodu pokarmowego służącej jako magazyn płynnego pokarmu; HÖLLDOBLER i WILSON 1990) oraz zdolności do trofalaksji (= wymiany płynnego pokarmu pomiędzy członkami kolonii; HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Żądlenie nie jest stałym elementem ataku: żądłone są na ogół jedynie ofiary duże lub stawiające opór. Ofiary o niewielkich rozmiarach lub mało ruchliwe są z reguły po prostu chwywane i zanoszone do gniazda (ROBERTSON 1971, DEJEAN 1980a, b, 1981, 1985b, 1986, 1987a, b, c, d, 1988c, d, e, 1991b, DEJEAN i BASHINGWA 1985, DEJEAN i CORBARA 1990a, b, DEJEAN i SUZZONI 1991, DEJEAN i współaut. 1989).

U wielu mrówek żądło uległo wtórnie uwstecznieniu. U mrówek z podrodziny *Formicinae* rozwinęła się w zamian za to zdolność wyrzucania w określonym kierunku i na stosunkowo dużą odległość zawartości gruczołu jadowego, zawierającego przede wszystkim silnie stężony kwas mrówkowy (HERMANN 1983, HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

U wielu gatunków mrówek z różnych podrodzin wykształciły się w procesie ewolucji niezwykle wydłużone żuwaczki, które mogą się rozwierać pod bardzo szerokim kątem, a następnie zatrzasnąć się jak pułapka na ciele ofiary. W ten sposób obezwładniają swe ofiary między innymi mrówki z rodzajów *Odontomachus* (podrodzina *Ponerinae*; DEJEAN i BASHINGWA 1985), *Strumigenys* (podrodzina *Myrmicinae*; BROWN i WILSON 1959, DEJEAN 1985d, 1987a, HÖLLDOBLER i Wilson 1990) oraz *Myrmoteras* (podrodzina *Formicinae*; MOFFETT 1986a). Gigantyczne żuwaczki mrówek z rodzaju *Myrmoteras* mogą się rozwierać nawet pod kątem 280° (MOFFETT 1986a).

Wydłużone żuwaczki prymitywnych mrówek z gatunków *Mystrium camillae* i *Plectroctena minor* (podrodzina *Ponerinae*) również zatrzasną się gwałtownie podczas ataku, ale nie zamykają się na ciele ofiary, lecz obok niej. Końce zatrzasniwanych żuwaczek krzyżują się wtedy gwałtownie i jeden z nich uderza

ofiare, odrzucając ją i często ogłuszając. Robotnice *Plectroctena minor* polują w ten sposób przede wszystkim na wije (MOFFETT 1986b, DEJEAN i SUZZONI 1991).

TRANSPORT OFIARY (LUB JEJ CZĘŚCI) DO GNIAZDA

Ofiary zwierzęce nie zawsze są transportowane do gniazda: mrówki z rodzaju *Aphaenogaster* karmią swoje larwy przynosząc je do ofiary i umieszczając je wprost na jej ciele (BUSCHINGER 1973, GODZIŃSKA, obserwacje własne). Mrówki mogą też wykorzystywać ofiarę jako źródło pokarmu jeszcze przed zabranie jej do gniazda. Mrówki z rodzaju *Myrmoteras*, posiadające niezwykle wydłużone żuwaczki, na zmianę żują ofiarę żuwaczkami i wysysają uzyskaną w ten sposób płynną masę. Mrówki te mogą też zanurzać przednie odnóża w półpłynnej masie wypływającej z przeżutej ofiary i następnie wprowadzać je w kontakt z narządami gębowymi (MOFFETT 1986a). W laboratoryjnych doświadczeniach AYRE'A (1968) mrówki z gatunku *Crematogaster lineolata* (podrodzina *Myrmicinae*) nigdy nawet nie próbowały transportować ofiar do gniazda: zawsze wykorzystywały je jako źródło pożywienia tam, gdzie zostały zabite. W warunkach środowiska naturalnego istnieje jednak zawsze ryzyko przejęcia ofiary przez konkurentów (są nimi najczęściej inne mrówki). Zabranie ofiary do gniazda pozwala na znaczne zmniejszenie tego ryzyka (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, TRANIELLO i BESHES 1991).

Technika transportu ofiary do gniazda zależy w znacznym stopniu od tego, jaki jest stosunek wielkości polującej mrówki i jej ofiary. Bardzo duże afrykańskie mrówki *Pachycondyla soror* i *Pallothyreus tarsatus*, należące do prymitywnej podrodziny *Ponerinae*, mogą transportować jednocześnie kilka kolejno zabitych termitów (w przypadku *P. tarsatus* nawet do dziesięciu) (DEJEAN 1988c, 1991, HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Jeśli pozwala na to wielkość ofiary, jest ona transportowana do gniazda przez pojedynczą mrówkę. Udział wielu robotnic w transporcie może prowadzić do znacznego zmniejszenia wydajności transportu, gdyż mrówki mogą sobie wzajemnie przeszkadzać ciągnąc ofiarę każda w swoim kierunku (CHAUVIN 1950, AYRE 1968, SUDD 1963, 1965).

Mrówki mogą aktywnie unikać współtowarzyszek pragnących przyłączyć się do transportu. Robotnice pospolitej mrówki *Formica polyctena* mogą w tym celu stosować uniki przypominające „zwody” wykonywane przez piłkarzy (GODZIŃSKA i współaut. 1991), lub nawet przyjmować pozy grożące lub aktywnie odpędzać współtowarzyszki (CHAUVIN 1950, GODZIŃSKA i współaut. 1991).

Ofiary zbyt duże, by mogła je transportować pojedyncza robotnica, są cięte na mniejsze części lub transportowane w całości przez grupy robotnic. Grupowy transport całej ofiary do gniazda bez cięcia jej na części zmniejsza ryzyko jej przechwycenia przez konkurentów, gdyż ofiara znajduje się w gnieździe po znacznie krótszym czasie. Uważa się więc powszechnie, że jest to technika transportu bardziej zaawansowana pod względem ewolucyjnym niż dzielenie ofiary na mniejsze części jeszcze poza gniazdem i następnie indywidualny transport jej pociętych części (HÖLLDOBLER i współaut. 1978, HÖLLDOBLER i WILSON 1990, TRANIELLO i BESHES 1991). Grupowy transport całych ofiar do gniazda

nie jest jednak jedyną techniką umożliwiającą mrówkom skuteczną obronę ofiar przed konkurentami. Mrówki mogą też bronić swych ofiar wydzielając specjalne substancje odstraszające lub czynnie odpędzając konkurentów (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, DEJEAN, informacja ustna).

Zdolność do zbiorowego transportu całych ofiar wytworzyła się w procesie ewolucji w killku grupach gatunków mrówek o różnej ekologii (HÖLLDOBLER i współaut. 1978, HÖLLDOBLER i WILSON 1990, TRANIELLO i BESHES 1991). Pierwsza grupa obejmuje między innymi gatunki należące do rodzajów *Formica*, *Lasius* (podrodzina *Formicinae*) oraz *Aphaenogaster* (podrodzina *Myrmicinae*). Mrówki te z jednej strony nie mają dobrze rozwiniętych umiejętności cięcia ofiar na części, zaś z drugiej strony muszą niezwykle intensywnie współzawodniczyć o pokarm z innymi gatunkami mrówek. Grupowy transport całej ofiary do gniazda bez cięcia jej na części umożliwia im szybkie usunięcie jej z zasięgu innych mrówek, które mogłyby ją przechwycić.

Grupowy transport ofiar występuje też u mrówek koczujących, u których samo poszukiwanie ofiar ma już charakter grupowy (rajdy). Grupy mrówek z gatunku *Eciton burchelli* wspólnie transportujące ofiary tworzą tak zwane zespoły (teams) o charakterystycznej strukturze. W skład każdego takiego zespołu wchodzi zazwyczaj jedna stosunkowo duża robotnica, tak zwana robotnica submajor, oraz zmienna liczba mniejszych robotnic. Bardzo rzadko spotyka się grupy nie zawierające robotnicy submajor lub też zawierające więcej niż jedną taką robotnicę (FRANKS 1986).

Zdolność do grupowego transportu ofiar jest też silnie rozwinięta u afrykańskich mrówek-tkaczek *Oecophylla longinoda* (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, WOJTUSIAK i współaut. 1995). Zagadnienie to jest szczegółowo omówione w następnym podrozdziale.

ALTERNATYWNE TAKTYKI ŁOWIECKIE

TAKTYKI ŁOWIECKIE MRÓWEK-TKACZEK *OECOPHYLLA LONGINODA*

Alternatywne taktyki łowieckie zostały szczególnie dobrze poznane u tropikalnych mrówek-tkaczek z rodzaju *Oecophylla*. Mrówki te budują swe nadrzewne gniazda z żywych liści spajanych pasmami przędzy wydzielanymi przez ich larwy. Podczas budowy gniazda mrówki z tego rodzaju chwytają larwy w żuwaczki i posługują się nimi jak czólenkami tkackimi; stąd pochodzi ich nazwa „tkaczki” (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Dojrzałe kolonie mrówek z rodzaju *Oecophylla* mogą osiągać bardzo duże rozmiary. Kolonia afrykańskich mrówek-tkaczek (*Oecophylla longinoda*) może liczyć do kilkuset tysięcy robotnic i zamieszkiwać system setek gniazd zajmujących całą koronę wielkiego drzewa lub nawet kilka drzew (HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Robotnice należące do takiej kolonii bezustannie patrolują zamieszkiwane przez nią drzewo, które stanowi tak zwane centralne terytorium tej kolonii (DEJEAN 1990a, b, 1991a). Gęstość robotnic *O. longinoda* patrolujących centralne terytorium dojrzałej kolonii tego gatunku jest bardzo wysoka: może nawet wynosić około sto osobników na metr kwadratowy. Każda z polujących robotnic

ma więc w pobliżu współtowarzyszek, które może w każdej chwili przywołać (DEJEAN 1990a).

Robotnice *O. longinoda* patrolujące centralne terytorium swej kolonii wykrywają potencjalne ofiary na drodze wzrokowej. Mrówki są w stanie śledzić ruchy latających owadów przybliżających się do drzewa i ocenić, w którym miejscu owad taki wylądował; podążają więc w jego kierunku jeszcze zanim to nastąpi (DEJEAN 1990). Ofiary są z reguły chwywane przez pojedyncze robotnice (DEJEAN 1990). *O. longinoda* chwytają swe ofiary przede wszystkim za wystające części ciała (odnóża, czułki, skrzydła). Dzięki przylgom na odnóżach, które są u tych mrówek szczególnie dobrze rozwinięte, pojedyncza robotnica *O. longinoda* może utrzymać w miejscu ofiarę wielokrotnie przewyższając ją rozmiarami (DEJEAN i współaut. 1991, WOJTUSIAK i współaut. 1995). Robotnica, która schwytała ofiarę zwołuje do niej następnie współtowarzyszeki uwalniając feromony obecne w gruczołach żuwaczkowych oraz w gruczole sternalnym mającym ujście w brzusznej części odwłoka (BRADSHAW i współaut. 1975, HÖLLDOBLER i WILSON 1978). Z chwilą przybycia współtowarzyszek atak indywidualny przechodzi w atak grupowy, w którym mrówki stosują technikę tak zwanego rozciągania („stretching”), chwytając za wystające części ciała ofiary i ciągnąc je z całej siły w przeciwną stronę (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, DEJEAN 1990a, 1991a, WOJTUSIAK i współaut. 1995). „Rozciąganie” jest wysoce wyspecjalizowaną formą ataku grupowego, opierająca się na skoordynowanych działaniach uczestniczących w nim robotnic. Co ciekawe, *O. longinoda* stosują tę formę ataku nawet wtedy, gdy ofiara mogłaby być pokonana przez pojedynczą robotnicę (DEJEAN 1990a).

Jeśli ofiara jest bardzo duża i grupa robotnic zwołanych do niej na drodze rekrutacji o krótkim zasięgu nie jest w stanie poradzić sobie z jej opanowaniem, kilka z nich wyrusza po dalszą pomoc do gniazda (rekrutacja o długim zasięgu) (WOJTUSIAK i współaut. 1995). *O. longinoda* stosują rekrutację o długim zasięgu (odkładając szlaki zapachowe) także wtedy, gdy chcą przywołać towarzyszek do bardzo licznych ofiar. Rekrutację taką zaobserwowano, na przykład, podczas przemarszu przez terytorium *O. longinoda* kolumny mrówek koczujących z rodzaju *Anomma* oraz w przypadku rójki termitów (DEJEAN 1991a).

Technika używana przez *O. longinoda* podczas polowania na mrówki koczujące jest bardzo podobna do techniki używanej podczas polowania w obrębie centralnego terytorium. Robotnice *O. longinoda* ustawiają się na obrzeżu kolumny marszowej tych mrówek i wyławiają z niej pojedyncze osobniki. Także i tym razem pochwycenie ofiary jest dziełem pojedynczej robotnicy, lecz jej opanowanie wymaga współdziałania kilku robotnic, stosujących przy tym technikę rozciągania (GOTWALD 1972).

O. longinoda polują także w obrębie tak zwanych terytoriów wtórnych — na ziemi u stóp drzew zajmowanych przez ich kolonię. Zagęszczenie robotnic w obrębie terytoriów wtórnych jest jednak znacznie niższe niż w obrębie terytoriów centralnych, a szczególnie spada w nocy. Stąd też potencjalne ofiary *O. longinoda* w znacznie większym stopniu unikają terytoriów centralnych tych mrówek niż ich terytoriów wtórnych (DEJEAN 1990a, b, 1991a).

W okresach szczególnie podwyższonego zapotrzebowania kolonii na białko zwierzęce — zwłaszcza w okresach produkcji form płciowych — mrówki z dużych

kolonii *O. longinoda* mogą wyruszać na zbiorowe wyprawy łowieckie, rajdy, tworząc typowe kolumny podobne do kolumn tworzonych przez mrówki koczujące (DEJEAN i współaut. 1991, WOJTUSIAK i współaut. 1995). Jak to wykazano doświadczalnie, skuteczność chwytania dużych owadów jest u *O. longinoda* najwyższa, gdy mrówki stosują tę właśnie taktykę łowiecką (WOJTUSIAK i współaut. 1995).

O. longinoda mogą również stosować różne taktyki transportu. Ostatnio, szczególnie spektakularne przypadki indywidualnego i grupowego transportu ofiar przez mrówki z tego gatunku opisali WOJTUSIAK i współpracownicy (1995). Opisano między innymi grupowy transport martwych kręgowców (ptaków, płazów, gadów i ssaków). *O. longinoda* są w stanie zaciągnąć tak duże ofiary do swoich nadrzecznych gniazd wspinając się z nimi po niemal pionowych pniach drzew i pokonując w trakcie transportu liczne przeszkody (np. pnącza rosnące na pniu). *O. longinoda* tylko w niewielkiej liczbie przypadków cięły swoje ofiary na części: w ogromnej większości przypadków ofiary tych mrówek były transportowane w całości. Zdolność *O. longinoda* do transportu tak dużych ofiar wpływa niewątpliwie w dużej mierze ze szczególnie silnie rozwiniętych zdolności do współpracy w wykonywaniu różnych zadań. Z drugiej strony jednak, w równie dużej mierze zdolność ta jest wynikiem przystosowania morfologicznego robotnic tego gatunku do nadrzecznego trybu życia, jakim są duże przyłgi na ich odnóżach. Dzięki obecności tych przyłg pojedyncza robotnica *O. longinoda* potrafi utrzymać zwisające z jej żuwaczek martwe pisklę ważące 7 gramów, a więc ofiarę wielokrotnie przewyższającą ją ciężarem (WOJTUSIAK i współaut. 1995).

TAKTYKI STOSOWANE PRZEZ MRÓWKI PODCZAS POŁOWANIA NA OFIARY DYSPONUJĄCE ŚRODKAMI OBRONY PRZED WROGAMI NATURALNYMI

Potencjalne ofiary mrówek mogą dysponować środkami biernej i czynnej obrony przeciwko wrogom naturalnym. Bierną obronę przed atakiem wrogów naturalnych mogą zapewniać między innymi ostre i gęste szczecinki, uniemożliwiające pochwycenie ofiary (AYRE i HITCHON 1968). Wiele owadów broni się też przed atakiem ze strony mrówek wydzielając rozmaite wydzieliny obronne. Szczególnie dobrze rozwinięte mechanizmy obrony przed mrówkami posiadają termity: owady te mogą wydzielać rozmaite wydzieliny obronne, a żołnierze termitów są ponadto często wyposażeni w potężne żuwaczki (HONDA 1983, MILL 1983, DEJEAN 1988a, HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Szczególnie silnie rozwinięte mechanizmy obrony chemicznej przed naturalnymi wrogami rozwinęły się też w procesie ewolucji u chrząszczy z rodziny stonkowatych (*Chrysomelidae*). Zaatakowane osobniki dojrzałe stonki ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata*) wydzielają aż cztery rodzaje wydzielin obronnych: wydzieliny specjalnych gruczołów obronnych rozmieszczonych głównie na przedpleczu i na pokrywach, krople hemolimfy, przeżuty pokarm oraz odchody (DEROE i PASTEELS 1977). Wydzieliny gruczołów obronnych oraz hemolimfa stonki ziemniaczanej działają odstraszająco na mrówki z rodzaju *Myrmica* i są dla nich toksyczne (DEROE i PASTEELS 1977, DALOZE i współaut. 1986). Uwalnianie wydzielin obronnych nie chroni jednak zupełnie stonki ziemniaczanej przed atakami mrówek z rodzaju *Formica*. Mrówki te mogą atakować stonkę masowo, atakując bez wahania także i te osobniki, których ciała są niemal całkowicie

pokryte mieszaniną wydzielin obronnych (GODZIŃSKA 1986, 1989, GODZIŃSKA i współaut. 1990). Badania te dowiodły, że obrona chemiczna wysoce skuteczna przeciwko pewnej określonej grupie mrówek może być całkowicie nieskuteczna przeciwko mrówkom z innej grupy.

Mrówki najczęściej uczą się unikania ofiar dysponujących skuteczną obroną chemiczną. Mrówki z afrykańskiego gatunku *Odontomachus troglodytes* (podrodzina *Ponerinae*) mogą się nauczyć unikania larw nie zidentyfikowanego afrykańskiego gatunku chrząszczy z rodziny *Chrysomelidae* w następstwie pojedynczego kontaktu czułkowego z wydzielinami gruczołów obronnych lub z hemolimfą tych larw. Robotnice *O. troglodytes* były w stanie rozpoznać taką larwę nawet po upływie miesiąca od kontaktu z nią, i to na odległość, bez konieczności dotknięcia jej czułkami (DEJEAN 1988a).

GODZIŃSKA i współpracownicy (1994) opisali podobnie szybkie uczenie się unikania ofiar dysponujących obroną chemiczną — osobników dojrzałych kowala, *Pyrrhocoris apterus* (*Heteroptera*) — u prymitywnych australijskich mrówek z gatunku *Myrmecia nigriceps*. *M. nigriceps* rozpoznawały kowala jednak dopiero w wyniku kontaktu czułkowego. Należy jednak pamiętać, że mrówki nie widzą czerwieni i jaskrawe czerwono-czarne wzorce na ciele *P. apterus* są dla nich niedostrzegalne. Obserwacje GODZIŃSKIEJ i współpracowników (1994) sugerują też, że *M. nigriceps* mogą się uczyć unikania owadów dysponujących obroną chemiczną nie tylko w wyniku kontaktów z nimi mających miejsce na zewnątrz gniazda podczas ataku, ale również w gnieździe, w wyniku kontaktów z owadami przyniesionymi tam przez współtowarzyszki.

Mrówki mogą również stosować specjalne techniki ataku zapewniające im większe bezpieczeństwo podczas atakowania ofiar dysponujących możliwościami czynnej obrony. Liczne gatunki mrówek polują na termyty. Szczególnie niebezpieczna może być dla mrówki próba pochycenia żołnierza, gdyż jego potężne żuwaczki mogą z łatwością uszkodzić jej czułki lub odnóża. U wielu gatunków mrówek obserwuje się więc podczas polowania na żołnierzy termitów przyjmowanie tak zwanej „postawy ostrożności”: atakująca mrówka odrzuca wstecz czułki i odnóża, starając się utrzymać je poza zasięgiem żuwaczek termita. Takie „postawy ostrożności” opisano między innymi u mrówek z gatunku *Paltothyreus tarsatus*, *Megaponera foetens*, *Pachycondyla villosa* i *Pachycondyla soror* z podrodziny *Ponerinae* (DEJEAN 1988c, 1991b, DEJEAN i CORBARA 1990a, b, DEJEAN i współaut. 1990) oraz u *Polyrhachis laboriosa* z podrodziny *Formicinae* (DEJEAN i współaut. 1994).

Jak wykazali DEJEAN i współpracownicy (1990), mrówki z gatunku *Pachycondyla villosa* muszą się nauczyć przyjmowania „postawy ostrożności” podczas atakowania żołnierzy termitów. Uczenie się przyjmowania „postawy ostrożności” badano u robotnic, które dopiero od kilku dni pełniły w kolonii funkcję łowczyń. Było ono bardzo szybkie: jeden kontakt z aktywnym żołnierzem wystarczał, aby mrówka przyjmowała „postawę ostrożności” podczas wszystkich następnych kontaktów z tym typem potencjalnych ofiar. Żołnierz musiał jednak aktywnie zaatakować mrówkę (DEJEAN i współaut. 1990).

Afrykańskie mrówki z gatunku *Megaponera foetens* (podrodzina *Ponerinae*) specjalizujące się w polowaniu na termyty stosują jeszcze bardziej skuteczną technikę unieszkodliwiania żołnierzy termitów z gatunku *Macrotermes bellico-*

sus. Mrówka przyjmuje „postawę ostrożności” z odrzuconymi wstecz czułkami i odnóżami i jednocześnie wysuwa w stronę termita koniec podgiętego ku przodowi odwłoka. Gdy żołnierz próbuje pochwycić odwłok mrówki, ta żądli go w okolicy narządów gębowych. Użądlenie takie błyskawicznie unieszkodliwia żołnierza: w przeciagu czterech sekund jest on całkowicie sparaliżowany (DEJEAN i CORBARA 1990a).

Mrówki z podrodziny *Formicinae* mogą skutecznie atakować ofiary stanowiące dla nich potencjalne zagrożenie (dysponujące obroną chemiczną lub możliwościami czynnej obrony) bez konieczności zbliżania się do nich dzięki zdolności do wyrzucania na dużą odległość zawartości gruczołu jadowego. Dzięki tej zdolności afrykańskie mrówki nadrzewne z gatunku *Polyrhachis laboriosa* są w stanie upolować w pojedynkę ofiary znacznie przewyższające je rozmiarami, a także ofiary z innych względów potencjalnie dla nich niebezpieczne, na przykład, żołnierzy termitów (DEJEAN i współaut. 1994).

Bezpieczne atakowanie potencjalnie niebezpiecznych ofiar umożliwia również technika zbiorowego „rozciągania” stosowana przez mrówki-tkaczki *O. longinoda*, gdyż ofiary atakowane w ten sposób nie mogą osiągnąć atakujących je mrówek (GOTWALD 1972).

TAKTYKI ŁOWIECKIE A STAN MOTYWACYJNY MRÓWKI

Stosowanie określonych taktyk ataku zależy nie tylko od cech ofiary, ale również od stanu motywacyjnego mrówki. U wielu gatunków mrówek ucieczka ofiary powoduje silne wzbudzenie, a ono z kolei prowadzi u polującej robotnicy do przełączania się na taktykę łowiecką określaną terminem „zachowanie rezerwowe” (reserve behaviour). Mrówka porusza się wtedy znacznie szybciej i zwiększa się jej skłonność do zmiany kierunku ruchu. U mrówek posiadających żądla zwiększa się gotowość do natychmiastowego żądlenia. U nie posiadających żądla mrówek z podrodziny *Formicinae* ucieczka ofiary wyzwała natomiast z reguły natychmiastowe wyrzucenie zawartości gruczołu jadowego, co znacznie zwiększa prawdopodobieństwo ponownego schwytania ofiary, gdyż może ona zostać osiągnięta przez jad i poważnie osłabiona przez jego działanie (DEJEAN 1988d, DEJEAN i współaut. 1994).

„Zachowanie rezerwowe” opisano u licznych mrówek należących do różnych podrodzin. W podrodzinie *Myrmicinae* występuje ono u *Serrastruma serrula* (DEJEAN 1980b, 1981, 1987b, c, d, 1988e) i u mrówek z rodzajów *Smithistruma* (DEJEAN 1985b, c, 1988b) oraz *Strumigenys* (DEJEAN 1985d, 1986). W podrodzinie *Formicinae* opisano je u afrykańskich gatunków *Camponotus maculatus* (DEJEAN 1988d), *Oecophylla longinoda* (DEJEAN 1990a) i *Polyrhachis laboriosa* (LENOIR i DEJEAN 1994, DEJEAN i współaut. 1994). Zaobserwowano je też u mrówek z gatunku *Pachycondyla villosa* należącego do prymitywnej podrodziny *Ponerinae* (DEJEAN i CORBARA 1990b).

Pobudzenie prowadzące do zwiększonej gotowości do żądlenia nie zawsze ma związek z ucieczką ofiary: może być spowodowane również przez wygłodzenie kolonii. Gotowość do żądlenia jest też wyższa w pobliżu gniazda (DEJEAN 1987b, c). Silnie pobudzone mrówki mogą żądlić nawet obiekty nieożywione, na przykład kawałki mięsa rybiego (LACHAUD, informacja ustna cytowana przez DEJEANA,

1987c) lub głowy karaczanów (HÖLDOBLER i WILSON 1990). Mrówki-żniwiarki z rodzaju *Messor* wtórnie utraciły całkowicie żądło. Nadal jednak można u nich zaobserwować wzorzec zachowania żądłacego, tak zwane „zachowanie pseudo-żądłace”. Zachowanie to pojawia się przede wszystkim wtedy, gdy mrówki te są silnie wzbudzone, na przykład w wyniku kontaktu z obiektami uprzednio im nie znanymi (GODZIŃSKA i współaut. 1996).

AGRESJA WEWNĄTRZGATUNKOWA A ZACHOWANIA ŁOWIECKIE U MRÓWEK

Jednym z pierwszych badaczy zachowania zwierząt podkreślających fundamentalny charakter różnicy pomiędzy agresją łowczą i agresją wewnątrzgatunkową był KONRAD LORENZ (1972). Dalsze badania nad tym zagadnieniem całkowicie potwierdziły ten pogląd i wykazały, że wzorce zachowań łowieckich i przejawów agresywności wewnątrzgatunkowej (określanej też jako agresja afektywna) są z reguły całkowicie odmienne. Odmienne jest też neurobiologiczne podłoże agresji łowczej i agresji afektywnej (BANDLER 1988, ZAGRODZKA 1991, 1993).

U niektórych gatunków mrówek (np. u pospolitych w Europie mrówek *Formica polycтена* oraz u mrówek-tkaczek z rodzaju *Oecophylla*) obserwuje się jednak identyczne wzorce zachowań podczas zachowania łowieckiego i podczas walk z innymi mrówkami z tego samego gatunku. U tych mrówek ofiary wojen prowadzonych przez sąsiednie kolonie należące do tego samego gatunku są, podobnie jak inne ofiary zwierzęce, transportowane do gniazda i wykorzystywane jako źródło pokarmu (DEBRUYN i MABELIS 1972, MABELIS 1979, 1984, DRIESSEN i współaut. 1984, HÖLDOBLER 1979, 1983, HÖLDOBLER i WILSON 1990, DEJEAN 1990a, b, 1991a).

Identyczność wzorców zachowania łowieckiego i przejawów agresywności wewnątrzgatunkowej obserwowana u niektórych gatunków mrówek wynika najprawdopodobniej z wtórnej zmiany funkcji pełnionej przez określone wzorce zachowań, i co za tym idzie, ze zmiany bodźców, które je wyzwalają. U mrówek z rodzaju *Oecophylla* technika „rozciągania” powstała w procesie ewolucji najprawdopodobniej jako zachowanie związane z obroną terytorium przed innymi mrówkami, a dopiero wtórnie stała się techniką łowiecką. Wskazuje na to fakt, że u innych afrykańskich mrówek nadrzewnych z tej samej podrodziny *Formicinae*, *Polyrhachis laboriosa*, technika „rozciągania” jest stosowana wyłącznie podczas obrony terytorium przed intruzami z innych kolonii. Mrówki te nigdy nie stosują tej techniki ataku podczas polowania (DEJEAN, informacja ustna, GODZIŃSKA, nie opublikowane badania własne).

Wtórne zatarcie różnicy pomiędzy agresją łowczą i agresją wewnątrzgatunkową nie jest więc bynajmniej obserwowane u wszystkich mrówek. U *Myrmecia gulosa* (podrodzina *Myrmecinae*), *Ectatomma tuberculatum* i *Odontomachus troglodytes* (podrodzina *Ponerinae*) oraz *Smithistruma truncatidens* (podrodzina *Myrmicinae*) opisano zabijanie ofiar przez robotnice pełniące funkcję strażniczek terytorium lub wejścia do gniazda. Strażniczki atakowały w identyczny sposób wszystkich intruzów niezależnie od ich przynależności gatunkowej. W społeczeństwach tych mrówek robotnice specjalizujące się w funkcji łowczyń stosują

jednak techniki łowieckie oparte o zupełnie inne wzorce zachowania niż techniki ataku stosowane podczas obrony gniazda lub terytorium (ROBERTSON 1971, DEJEAN 1985c, DEJEAN i LACHAUD 1991, 1992, DEJEAN i współaut. 1989).

HUNTING TECHNIQUES AND TACTICS IN THE ANTS

Summary

This paper provides a review of literature data and of the author's own experimental data on hunting techniques and tactics in the ants. Hunting techniques are defined as complex behavioural patterns employed by the ants during hunting and transport of prey to the nest. Hunting tactics are alternative behavioural patterns employed by the ants of the same species in various situations.

The paper describes:

- various techniques of prey searching employed by the ants: solitary hunting, group predation, solitary and group ambush techniques, the use of tunnels during hunting trips, hunting techniques based on the use of allomones attracting prey, prey robbing;
- various techniques of attack: biting, stinging, venom spraying, trap-jaw predation and snapping;
- various techniques of transport: feeding on the prey without transporting it to the nest, transport of multiple prey items, individual transport of prey, dissection of prey followed by individual transport of its pieces, and group transport of whole prey items;
- various alternative tactics of prey searching, attack, and transport employed by the African weaver ants (*Oecophylla longinoda*);
- tactics employed by the ants when attacking insects equipped with chemical defence systems or otherwise potentially dangerous ("postures of prudence");
- tactics used by the ants excited by the escape of the prey ("reserve behaviour");
- relationship between predation and intra-specific aggression in the ants, especially in *Formica polyctena* and *Oecophylla longinoda*.

LITERATURA

- AYRE G. L., 1968. Comparative studies on the behaviour of three species of ants (Hymenoptera: Formicidae). I. Prey finding, capture, and transport. Can. Entomol. 100, 165-172.
- AYRE G. L., HITCHON D. E., 1968. The predation of tent caterpillars, *Malacosoma americana* (Lepidoptera: Lasiocampidae) by ants (Hymenoptera: Formicidae). Can. Ent. 100, 823-826.
- BANDLER R. J., 1988. Brain mechanisms of aggression as revealed by electrical and chemical stimulation: suggestion of a central role for the midbrain periaqueductal grey region. [W:] *Progress in psychobiology and physiological psychology*, EPSTEIN A., MORRISON A. R. (red.), Academic Press, New York, 13, 67-154.
- BRADSHAW J. W. S., BAKER R., HOWSE P. E., 1975. Multicomponent alarm pheromones of the weaver ant. Nature 258, 230-231.
- BRIAN M. V., ABBOTT A., 1977. The control of food flow in a society of the ant *Myrmica rubra* L. Anim. Behav. 25, 1047-1055.
- BROWN W. L., WILSON E. O., 1959. The evolution of the dacetine ants. Q. Rev. Biol. 34, 278-294.
- BUSCHINGER A., 1973. Transport und Ansetzen von Larven an Beutestücke bei der Ameise *Aphaenogaster subterranea* (Latr.) (Hym., Formicidae). Zool. Anz. 189, 169-179.
- CHAUVIN R., 1950. Le transport des proies chez les fourmis. Y-a-t-il entr'aide? Behaviour 2, 275-303.
- DALOZE D., BRAEKMAN J. C., PASTEELS J. M., 1986. A toxic dipeptide from the defense glands of the Colorado Beetle. Science 233, 221-223.
- DE BRUYN G. J., MABELIS A. A., 1972. Predation and aggression as possible regulatory mechanisms in *Formica*. Ekol. Pol. 20, 93-101.
- DEJEAN A., 1980a. Le comportement de la prédation de *Serrastruma serrula* Santschi (Formicidae, Myrmicinae). I. Capacité de détection des ouvrières, analyse des phases comportementales. Ann. Sci. Nat. Zool. Paris, 13 série, 2, 131-143.
- DEJEAN A., 1980b. Le comportement de la prédation de *Serrastruma serrula* Santschi (Formicidae, Myrmicinae). II. Analyse séquentielle. Ann. Sci. Nat. Zool. Paris, 13 série, 2, 145-150.

- DEJEAN A., 1981. A behavioural study of predation by *Serrastruma serrula* Santschi (Formicidae, Myrmicinae). [W:] *Social insects in the tropics*. Vol. 2. JAISSON P. (red.). Presse de l'Université Paris Nord, Paris. 75-81.
- DEJEAN A., 1985a. Etude éco-éthologique de la prédation chez les fourmis du genre *Smithistruma* (Formicidae - Myrmicinae - Dacetini). II. Attraction des proies principales (Collemboles). *Ins. Soc.* 32, 158-172.
- DEJEAN A., 1985b. Etude éco-éthologique de la prédation chez les fourmis du genre *Smithistruma* (Formicidae - Myrmicinae - Dacetini). III. La capture des proies chez *S. emarginata*. *Ins. Soc.* 32, 241-256.
- DEJEAN A., 1985c. Etude éco-éthologique de la prédation chez les fourmis du genre *Smithistruma* (Formicidae - Myrmicinae - Dacetini). IV. Le polyéthisme chez *S. truncatidens*. *Ins. Soc.* 32, 389-402.
- DEJEAN A., 1985d. Microevolution du comportement de capture des proies chez les dacetines de la sous-tribu des *Strumigenii*. *A. Coll. Ins. Soc.* 2, 239-247.
- DEJEAN A., 1986. Etude du comportement de prédation dans le genre *Strumigenys* (Formicidae - Myrmicinae). *Ins. Soc.* 33, 388-405.
- DEJEAN A., 1987a. New cases of archaic foundation of societies in Myrmicinae (Formicidae): study of prey capture by queens of Dacetini. *Ins. Soc.* 34, 211-221.
- DEJEAN A., 1987b. Effect of starvation on the predatory behavior of *Serrastruma serrula* workers (Formicidae - Myrmicinae). *Sociobiology* 13, 119-132.
- DEJEAN A., 1987c. Behavioral plasticity of hunting workers of *Serrastruma serrula* (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae) presented with different arthropods. *Sociobiology* 13, 191-208.
- DEJEAN A., 1987d. Effect of prey size on predatory behavior of *Serrastruma serrula* (Hymenoptera: Formicidae, Myrmicinae). *Sociobiology* 13, 297-306.
- DEJEAN A., 1988a. Memory effect on predatory behaviour of *Odontomachus troglodytes* (Formicidae - Ponerinae). *Behaviour* 107, 131-137.
- DEJEAN A., 1988b. Determination of the hunting strategy in the genus *Smithistruma* (Formicidae-Myrmicinae) by the kind of prey. *Behav. Proc.* 16, 111-125.
- DEJEAN A., 1988c. La prédation chez *Pallothyreus tarsatus* (Formicidae - Ponerinae). *Actes Coll. Insectes Soc.* 4, 156-164.
- DEJEAN A., 1988d. Prey capture by *Camponotus maculatus* F. (Formicidae-Formicinae). *Biol. Behav.* 13, 97-115.
- DEJEAN A., 1988e. Failure as an effective stimulus of a reserve behavior which allows the capture of alternative prey by *Serrastruma serrula* workers (Formicidae, Myrmicinae). *Sociobiology* 14, 325-339.
- DEJEAN A., 1990a. Prey capture strategy of the African weaver ant. [W:] *Applied myrmecology. A world perspective*. VANDER MEER R. K., JAFFE K., CEDENO A. (red.), Boulder, Colorado, Westview Press, 472-481.
- DEJEAN A., 1990b. Circadian rhythm of *Oecophylla longinoda* in relation to territoriality and predatory behaviour. *Physiol. Entomol.* 15, 393-403.
- DEJEAN A., 1991a. Adaptation d'*Oecophylla longinoda* (Formicidae-Formicinae) aux variations spatio-temporelles de la densité de proies. *Entomophaga* 36, 29-54.
- DEJEAN A., 1991b. Le comportement prédateur de *Pachycondyla soror*. *Entomol. Exp. Appl.* 58, 123-135.
- DEJEAN A., BASHINGWA E. P., 1985. La prédation chez *Odontomachus troglodytes* Santschi (Formicidae-Ponerinae). *Ins. Soc.* 32, 23-42.
- DEJEAN A., CORBARA B., 1990a. La capture des termites par *Megaponera foetens* (Formicidae, Ponerinae). *A. Coll. Ins. Soc.* 6, 157-164.
- DEJEAN A., CORBARA B., 1990b. Predatory behavior of a neotropical arboricolous ant: *Pachycondyla villosa* (Formicidae: Ponerinae). *Sociobiology* 17, 271-286.
- DEJEAN A., LACHAUD J.-P., 1991. Polyethism in the ponerine ant *Odontomachus troglodytes*: interaction of age and interindividual variability. *Sociobiology* 18, 177-196.
- DEJEAN A., LACHAUD J. - P., 1992. Growth-related changes in predation behavior in incipient colonies of the ponerine ant *Ectatomma tuberculatum* (Olivier). *Ins. Soc.* 39, 129-143.
- DEJEAN A., SUZZONI J. P., 1991. La prédation chez *Plectroctena minor* (Formicidae-Ponerinae). *A. Coll. Ins. Soc.* 7, 137-144.
- 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., LACHAUD J., - P., FRESNEAU D., 1989. *Mise en place de comportement de prédation au cours de la fondation de la société chez Ectatomma tuberculatum* (Hymenoptera, Formicidae, Ponerinae). A. Coll. Ins. Soc. 5, 215-223.
- DEJEAN A., LENOIR A., GODZIŃSKA E. J., 1994. The hunting behaviour of *Polyrhachis laboriosa*, a non-dominant arboreal ant of the African equatorial forest (Hymenoptera: Formicidae, Formicinae). Sociobiology, 293-313.
- DEJEAN A., NKONGMENECK B., CORBARA B., DJIETO LONDON C., 1991. Impact des fourmis arboricoles sur une pullulation d'*Achaea catocaloides* (Lepidoptera, Noctuidae) dans des plantations de cacaoyers du Cameroun et étude de leurs Homopteres associés. A. Oecol. 12, 471-488.
- DEROE C., PASTEELS J. M., 1977. Defensive mechanisms against predation in the Colorado Beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Arch. Biol. 88, 289-304.
- DOBZRZANSKA J., 1966. The control of territory by *Lasius fuliginosus* Latr. Acta Biol. Exper. (Warsaw) 26, 193-213.
- DOMINEY W. J., 1984. Alternative mating tactics and evolutionary stable strategies. Am. Zool. 385-396.
- DRIESSEN G. J. J., VAN RAALTE A. T., DE BRUYN G. J., 1984. Cannibalism in the red wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). Oecologia 63, 13-22.
- FRANKS N. R., 1986. Teams in social insects: group retrieval of prey by army ants (*Eciton burchellii*, Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 18: 425-429.
- GODZIŃSKA E. J., 1986. Ant predation on Colorado Beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Z. angew. ent. 102, 1-10.
- GODZIŃSKA E. J., 1989. New records of predation of the ant *Formica polyctena* Först. on adults of Colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Pol. Pismo. Entomol. 58, 831-833.
- GODZIŃSKA E. J., 1995. Taktyki alternatywne w zachowaniu się owadów. Kosmos 44, 11-24.
- GODZIŃSKA E. J., JAISSE P., LENOIR A., 1994. Responses to novel insect prey in the myrmecine ant *Myrmecia nigricipes* Mayr. [W:] Les insectes sociaux. LENOIR A., ARNOLD G., LEPAGE M. (red.). Publications Université Paris-Nord. Paris, 431.
- GODZIŃSKA E. J., KIERUZEL M., KORCZYŃSKA J., 1990. Predation of ants of the genus *Formica* L. (Hymenoptera, Formicidae) on Colorado Beetles, *Leptinotarsa decemlineata* Say (Coleoptera, Chrysomelidae). Memor. Zool. 44, 47-53.
- GODZIŃSKA E. J., KIERUZEL M., LENOIR A., 1991. A field study of inter-individual interactions during hunting and transport of prey in the ant *Formica polyctena* Först. 1 European Congress Social Insects. Leuven, 19-22 August 1991. Abstracts: p. 55.
- GODZIŃSKA E. J., 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.
- GORDON D. M., 1991. Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. Am. Nat. 138, 379-411.
- GOTWALD W. H. JR., 1972. *Oecophylla longinoda*, an ant predator of *Anomma* driver ants (Hymenoptera: Formicidae). Psyche 79, 348-356.
- GRAY B., 1971. Notes on the field behaviour of two ant species *Myrmecia desertorum* Wheeler and *Myrmecia dispar* (Clark) (Hymenoptera: Formicidae). Ins. Soc. 18, 81-94.
- GRAY B., 1974. Nest structure and populations of *Myrmecia* (Hymenoptera: Formicidae) with observations on the capture of prey. Ins. Soc. 21, 107-120.
- HASKINS C. P., HASKINS E. F., 1950. Notes on the biology and social behavior of the archaic ponerine ants of the genera *Myrmecia* and *Promyrmecia*. Ann. Ent. Soc. Am. 43, 461-491.
- HERMANN H. R., 1983. Directional trajectory manipulation and venom dispersal in formicine ants (Hymenoptera, Formicidae). Sociobiology 8, 105-117.
- HÖLDOBLER B., 1979. Territories of the African weaver ant (*Oecophylla longinoda* Latreille). A field study. Z. Tierpsychol. 51, 201-213.
- HÖLDOBLER B., TAYLOR R. W., 1983. A behavioral study of the primitive ant *Nothomyrmecia macrops* Clark. Ins. Soc. 30, 384-401.
- HÖLDOBLER B., 1983. Territorial behaviour in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*). Biotropica, 15, 241-250.
- HÖLDOBLER B., 1986. Food robbing in ants, a form of interference competition. Oecologia 69, 12-15.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1978. The multiple recruitment systems of the African weaver ant *Oecophylla longinoda* (Latreille) (Hymenoptera: Formicidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 3, 19-60.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1990. The ants. Springer Verlag, Berlin, 732 str.

- HÖLDOBLER B., STANTON R. C., MARKL H., 1978. Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomesor* (Formicidae, Hymenoptera). I. Chemical signals. Behav. Ecol. Sociobiol. 4, 163–181.
- HONDA, K., 1983. Defensive potential of components of the larval osmeterial secretion of papilionid butterflies against ants. Physiol. Entomol. 8, 173–179.
- HORN-MROZOWSKA E., 1976. Energy budget elements of an experimental nest of *Formica pratensis* Retzius 1783 (Hymenoptera, Formicidae). Pol. Ecol. Stud. 2, 55–98.
- HOWARD D.F., TSCHINKEL W. R., 1981. The flow of food in colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*: a multifactorial study. Physiol. Entomol. 6, 297–306.
- LE MASNE G., 1953. Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les fourmis. Ann. Sci. Nat. Zool. Biol. Anim., 11 Série, 15, 1–56.
- LENOIR A., 1987. Factors determining polyethism in social insects. [W:] From individual to collective behaviour in social insects. PASTEELS J. M., DENEUBOURG J. L. (red.) Birkhauser, Basel, Boston, Experientia (Suppl.) 54, 219–240.
- LENOIR A., DEJEAN A., 1994. Semi-claustral colony foundation in the formicine ants of the genus *Polyrhachis* (Hymenoptera: Formicidae). Ins. Soc. 41, 225–234.
- LEVIEUX J., 1971. Mise en évidence de la structure des nids et de l'implantation des zones de chasse de deux espèces de *Camponotus* à l'aide de radio-isotopes. Ins. Soc. 18, 29–48.
- LORENZ K., 1972. Tak zwane zło. PIW, Warszawa, 355 str.
- MABELIS A., 1979. Wood ant wars. The relationship between aggression and predation in the red wood ant (*Formica polyctena* Först.). N. J. Zool. 29, 451–620.
- MABELIS A., 1984. Aggression in wood ants (*Formica polyctena* Foerst., Hymenoptera, Formicidae). Aggress. Beh. 10, 47–53.
- MALYSHEV S. I., 1968. Genesis of the Hymenoptera and the phases of their evolution. London, Methuen, 319 str.
- MASCHWITZ U., HAHN M., SCHÖNEGGE P., 1979. Paralysis of prey in ponerine ants. Naturwissenschaften 66, 213–214.
- MILL A. E., 1983. Behavioural and toxic effects of termite defensive secretions on ants. Physiol. Entomol. 8, 413–418.
- MOFFETT M. W., 1986a. Trap-jaw predation and other observations on two species of *Myrmoteras* (Hymenoptera: Formicidae). Ins. soc. 33, 85–99.
- MOFFETT M. W., 1986b. Mandibles that snap: notes on the ant *Mystrium camillae* Emery. Biotropica 18, 361–362.
- MORAIS H. C., 1994. Coordinated group ambush: a new predatory behavior in *Azteca* ants (*Dolichoderinae*). Ins. Soc. 41, 339–342.
- ROBERTSON P. L., 1971. Pheromones involved in aggressive behaviour in the ant, *Myrmecia gulosa*. J. Insect. Physiol. 17, 691–715.
- SUDD J. H., 1963. How insects work in groups. Discovery 24, 15–19.
- SUDD J. H., 1965. The transport of prey by ants. Behaviour 25, 234–271.
- TAYLOR R. W., 1978. *Nothomyrmecia macrops*: a living-fossil ant rediscovered. Science 201, 979–985.
- TRANIELLO J. F. A., BESHES S. N., 1991. Maximization of foraging efficiency and resource defense by group retrieval in the ant *Formica schaufussi*. Behav. Ecol. Sociobiol. 29, 283–289.
- WILSON E. O., 1979. Społeczeństwo owadów. Warszawa, PWN, 684 str.
- WOJTUSIAK J., GODZIŃSKA E. J., DEJEAN A., 1995. Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, *Oecophylla longinoda* (Latreille 1802). Trop. Zool. 8, 309–318.
- ZAGRODZKA J., 1991. Zachowanie łowcze i agresja u kotów - analiza mechanizmów ośrodkowych. Kosmos 40, 209–224.
- ZAGRODZKA J., 1993. Neuroanatomiczne podłoże agresji. Kosmos 42, 1993, 647–658.