

JANUSZ WOJTUSIAK

Uniwersytet Jagielloński
Muzeum Zoologiczne, Instytut Zoologii
Ingardena 6, 30-060 Kraków

ORGANIZACJA SOCJALNA MRÓWEK Z RODZAJU *OECOPHYLLA*

Mrówki spełniają wszystkie trzy kryteria eusocjalności, które zostały zaproponowane przez WILSONA (1971) dla określenia najwyższego poziomu rozwoju zachowania społecznego owadów. Według tego poglądu dany gatunek owada można nazwać eusocjalnym, jeśli pomiędzy żyjącymi wspólnie osobnikami istnieje reproduktywny podział pracy, co oznacza, że tylko niektóre osobniki są zdolne do składania zapłodnionych i zdolnych do rozwoju jaj, natomiast wszystkie inne pracują dla nich. Po drugie, osobniki tego samego gatunku współpracują ze sobą w opiece nad potomstwem, i po trzecie, przynajmniej dwa kolejne pokolenia muszą nakładać się na siebie w czasie, czyli że potomstwo żyje razem z rodzicami pomagając im w utrzymaniu całej kolonii.

Spośród wielu tysięcy znanych gatunków mrówek niewiele tak bardzo zwraca uwagę swym spektakularnym zachowaniem i niewiele osiągnęło tak wysoki poziom rozwoju zachowania społecznego, jak mrówki-tkaczki z rodzaju *Oecophylla*.

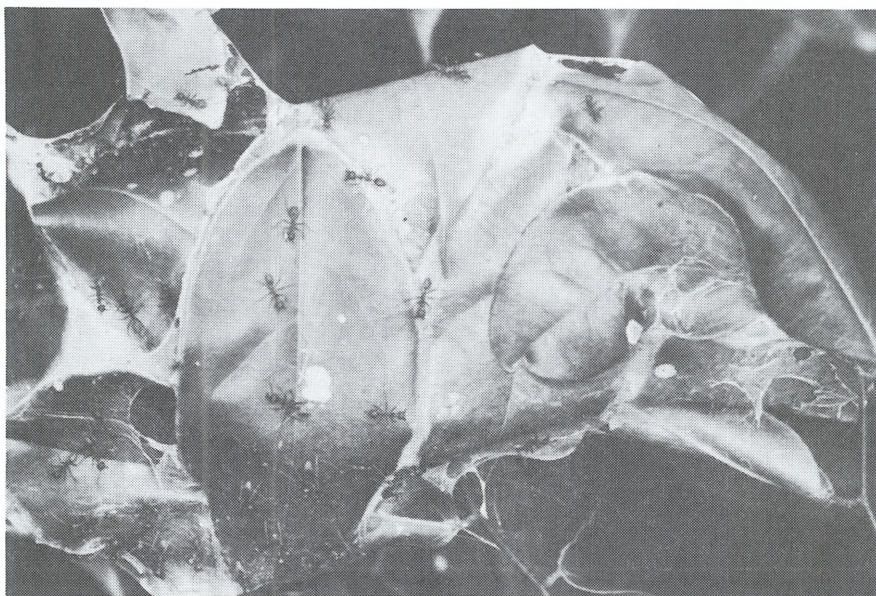
Pierwsze zachowane zapisy obserwacji zachowania się tych mrówek pochodzą od Josepha Banksa, który towarzyszył kapitanowi Cookowi w podróży do Australii na statku „Endeavour” w roku 1768. Banks był pierwszym, który opisał zachowanie się azjatyckiego gatunku mrówek-tkaczek (*Oecophylla smaragdina*) podczas budowy gniazda i zwrócił uwagę na istnienie ścisłej współpracy pomiędzy poszczególnymi osobnikami przy wykonywaniu tego zadania. Od tego czasu nasza wiedza na temat zachowania społecznego mrówek-tkaczek niewspółmiernie się wzbogaciła i dość dobrze znamy ich organizację społeczną oraz rozumiemy, jakim behawioralnym przystosowaniem zawdzięczają one swój ewolucyjny sukces.

Do rodzaju *Oecophylla* (podrodzina *Formicinae*) są zaliczane tylko dwa żyjące obecnie gatunki mrówek, z których jeden, *O. longinoda*, żyje w strefie tropikalnej Afryki, gdzie jest gatunkiem dominującym w strefie koron drzew lasu tropikalnego, natomiast drugi, *O. smaragdina*, żyje w lasach tropikalnych regionu orientального i australijskiego (HÖLLDOBLER i WILSON 1977).

GNIAZDO

Mrówki-tkaczki żyją w bardzo dużych koloniach składających się często z kilkudziesięciu tysięcy osobników. Ich gniazda są budowane z liści łączonych

ze sobą nitkami jedwabiu wytwarzanego przez larwy na końcach gałęzi w koronach drzew. Ściany gniazda może tworzyć tylko jeden zagięty w połowie liść, którego brzegi są połączone szwem wykonanym z gęsto przymocowanych nitek jedwabnych lub też mogą być zbudowane z wielu liści pozaginanych tak, że tworzą razem jeden sferyczny twór o średnicy kilkunastu centymetrów (HÖLLDOBLER i WILSON 1977). Wielkość pojedynczego gniazda i ilość liści, z których jest zbudowane, zależy przede wszystkim od gatunku drzewa, na którym mrówki zakładają swą kolonię. Regułą jest, że im mniejsze liście, tym więcej musi być ich połączonych razem, aby utworzyć ściany gniazda. Liczba gniazd w jednej kolonii jest różna i wynosi od kilku do kilkudziesięciu rozmieszczonych na jednym lub na kilku drzewach sąsiadujących ze sobą. Według badań VANDERPLANKA (1960), który prowadził długoletnie badania nad *O. longinoda* na Zanzibarze w Tanzanii wynika, że jedna kolonia tego gatunku może często liczyć kilkadziesiąt tysięcy osobników, a nierzadkie są kolonie składające się nawet z ponad pół miliona mrówek.



Fot. 1. Gniazdo mrówek *Oecophylla longinoda* może być zbudowane z wielu liści zagiętych w różny sposób i połączonych gęstą spoiną nitek jedwabnych.

Autor ten stwierdził, że miejsca do budowy gniazd są zwykle wybierane tak, aby ich nasłonecznienie, a co z tym jest związane, i temperatura były najkorzystniejsze dla rozwoju larw. W rejonie równika, gdy w miesiącach zimowych słońce oświetla bardziej południową część koron drzew, mrówki *O. longinoda* budują większość swych gniazd na gałęziach zwróconych w stronę południową. Natomiast gdy w miesiącach letnich słońce przesunie się na północną stronę nieba, wtedy budują większość gniazd na gałęziach zwróconych w stronę północną. Dokonywanie zmian w usytuowaniu gniazd w zależności od zmieniających się

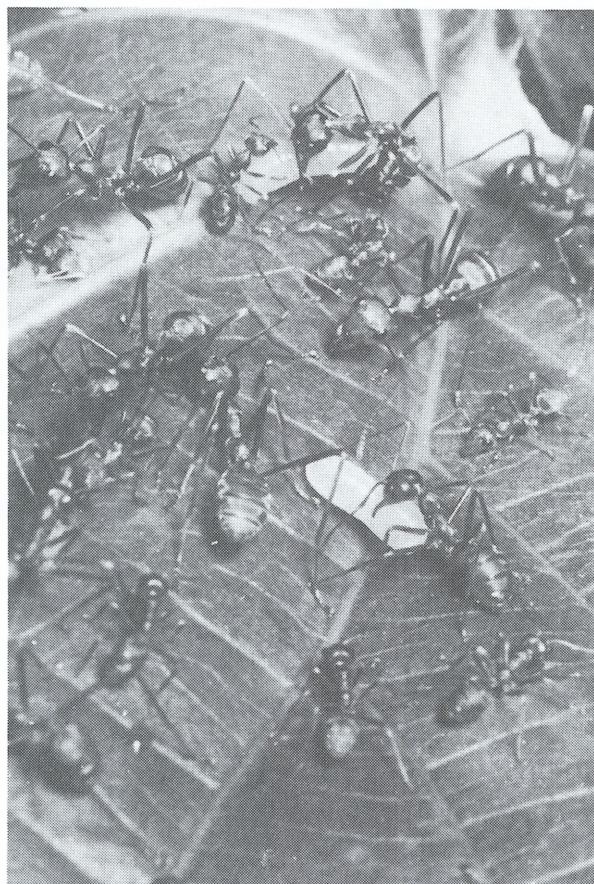
w ciągu sezonu warunków temperatury świadczy o zdolności tych mrówek do behawioralnej regulacji poziomu temperatury wewnątrz gniazd (VANDERPLANK 1960).



Fot. 2. Duża robotnica na zadaszaniu utkany z nitek jedwabnych, rozpiętym nad wejściem do gniazda.

KASTY

System kastowy kolonii tworzą przede wszystkim trzy grupy robotnic, które wszystkie są samicami. Do jednej należy królowa, do drugiej „duże” robotnice, a do trzeciej tak zwane „małe” robotnice. Natomiast samce praktycznie nie liczą się w życiu kolonii. Po opuszczeniu gniazda w locie godowym w poszukiwaniu młodych, niezapłodnionych samic giną wkrótce po kopulacji (HÖLLDOBLER i WILSON 1977). Duże robotnice, które mają około 6 milimetrów długości ciała, wykonują większość prac związanych z budową gniazd i zaopatrywaniem kolonii w pokarm. Pełnią one również funkcje obronne i reagują natychmiast na jakiegokolwiek zagrożenie z zewnątrz, atakując intruza ostrymi żuwaczkami z jednoczesnym uwolnieniem kwasu mrówkowego ze swych gruczołów jadowych. Duże robotnice tworzą też z własnych ciał coś w rodzaju żywej sieci wokół królowej oplatając ją ze wszystkich stron tak, że jest ona przez cały czas uniesiona w powietrzu i nie dotyka ciałem do ścian gniazda. Otaczając królową robotnice chronią ją w ten sposób przed ewentualnym atakiem wroga, a będąc cały czas blisko niej mogą ją odżywiać kroplami wydzieliny wytwarzanej w gruczołach ślinowych. Wydzielina tą karmi królową na zasadzie trofalaksji, czyli podają ją



Fot. 3. Duże robotnice przenoszą dorosłe larwy w bezpieczne miejsce z uszkodzonego gniazda. Obok widać małe robotnice.

bezpośrednio do otworu gębowego królowej z częstością mniej więcej raz na minutę. Od czasu do czasu któraś z robotnic tworzących opłot dookoła samicy znosi jajo zwane jajem troficznym. Jest ono niezdolne do rozwoju i służy jedynie jako wysokowartościowe źródło pokarmu dla królowej. Karmiona tak urozmaiconą dietą królowa jest bardzo płodna i potrafi składać do kilkuset jaj dziennie przez kilka lat (HÖLLDOBLER i WILSON 1977).

Odbieranie składanych przez królowę jaj i opieka nad nimi jest funkcją mniejszych robotnic. Robotnice te gromadzą jaja w określonych miejscach w gnieździe, a po wylęgnięciu się z nich młodych larw opiekują się nimi karmiąc je i czyszcząc. Natomiast kiedy larwy osiągną już maksymalne rozmiary ciała, do opieki włączają się również duże robotnice (WAY 1954).

Małych robotnic jest zdecydowanie mniej w kolonii niż robotnic dużych. Tak więc u mrówek *Oecophylla* stosunek liczbowy robotnic małych do dużych jest odwrotny niż u większości innych gatunków mrówek, u których regułą jest, że im mniejsze rozmiary ciała osobników danej kasty, tym liczniej są one reprezentowane w kolonii (HÖLLDOBLER i WILSON 1990)



Fot. 4. Duża robotnica karmi trofalaktycznie uskrzydłonego osobnika dorosłego.

Ten typ polimorfizmu, jaki rozwinął się w kolonii mrówek *Oecophylla* jest ewolucyjnie bardzo stary i nie spotykany u innych mrówek. Świadczą o tym wyniki badań nad kopalnym miocenijskim gatunkiem *O. leakeyi*, którego skamieniałe gniazdo zostało znalezione we wschodniej Afryce w Tanzanii. Już w miocenijskich koloniach *Oecophylla* stosunek liczbowy robotnic małych do dużych był taki sam, jak u dziś żyjących gatunków (WILSON i TAYLOR 1964).

TERYTORIUM

Mrówki *Oecophylla* przejawiają bardzo silny terytorializm. Przeprowadzone przez DEJEANA (1990) badania wykazały, że można u nich wyróżnić dwa rodzaje terytoriów. Jedno z nich obejmuje teren znajdujący się w bezpośrednim sąsiedztwie licznych gniazd, jakie każda kolonia buduje w koronie drzewa. Terytorium drugorzędowe zajmuje o wiele większy obszar, na którym mrówki polują i zbierają pokarm. Ten większy obszar rozciąga się zwykle w tych kierunkach, gdzie znajduje się najwięcej pokarmu i gdzie jest on najłatwiejszy do zdobycia. Terytorium to może również rozciągać się na naziemne tereny w pobliżu drzewa, na którym gnieźdzą się mrówki, czyli całość terytorium może mieć kształt sfery obejmującej sobą wycinek wszystkich stref roślinnych lasu tropikalnego, od koron drzew po ściółkę (HÖLDOBLER i LUMSDEN 1980). Interesującym jest fakt, że zdobycz, którą mrówki chwytają w pobliżu gniazd, składa się w większości z owadów uskrzydłych, natomiast zdobycz łapana na terenach znajdujących się dalej od gniazd, czyli w zewnętrznej części terytorium, składa się głównie z owadów chodzących. Zróżnicowanie to wynika z tego, że w koronach drzew

zawsze dominują owady dobrze latające, natomiast na ziemi owady chodzące i biegające.

Fakt, że kolonia *Oecophylla* składa się z wielu gniazd rozmieszczonych mniej więcej równomiernie w koronach kilku sąsiadujących ze sobą drzew ma wielkie znaczenie dla efektywności obrony całego terytorium. Trzeba pamiętać, że u tych gatunków mrówek, których gniazda są pojedyncze i znajdują się w środku terytorium, pilnowanie zajmowanego przez kolonię obszaru z jednego, centralnie położonego miejsca jest tym trudniejsze, im jest on większy. Oznacza to, że próby wtargnięcia obcych mrówek na zajmowany teren mogą często pozostać nie zauważone, szczególnie w peryferyjnych partiach terytorium. To z kolei oznacza utratę części zasobów pokarmowych, które są wtedy wykorzystane przez obcą kolonię. Tak więc utrzymywanie rozległego obszaru z jednego, centralnego miejsca jest bardzo trudne, gdyż po prostu obrońcy terytorium nie mogą być wszędzie na raz.

Ponieważ jednak kolonia mrówek *Oecophylla* zajmuje wiele gniazd rozmieszczonych równomiernie po całym, niekiedy bardzo rozległym terytorium, dlatego można powiedzieć, że mrówki są na nim jednocześnie wszędzie, a więc mogą równie dobrze kontrolować cały obszar. Koszt obrony takiego terytorium jest więc mniejszy i sprowadza się właściwie tylko do obrony jego granic, których każde naruszenie jest natychmiast zauważone a napastnik przepędzony lub zabity (HÖLDOBLER i LUMSDEN 1980).

Decentralizacja gniazda u mrówek-tkaczek jest przykładem bardzo zaawansowanego ewolucyjnie poziomu rozwoju zachowania społecznego. Mogąc kontrolować znacznie większe terytoria niż inne gatunki, mrówki *Oecophylla* mają dostęp do znacznie większych i obfitszych zasobów pokarmu, co oznacza lepsze przystosowanie do życia w ich naturalnym środowisku. Nic dziwnego, że ich kolonie dominują w środowisku wilgotnych lasów tropikalnych jako jeden z największych drapieżców.

KOMUNIKACJA

U mrówek *Oecophylla*, tak jak u wszystkich gatunków mrówek, integracja kolonii w jedną sprawnie funkcjonującą całość byłaby niemożliwa bez ustawicznej wymiany informacji między poszczególnymi osobnikami kolonii. Niezwykłą zdolność do wykonywania przez kolonię różnorodnych działań z udziałem dużej liczby robotnic mrówki *Oecophylla* zawdzięczają swemu systemowi porozumiewania się. Jest on najbardziej złożonym i najbardziej ewolucyjnie rozwiniętym systemem porozumiewania się, jaki do tej pory poznano u owadów społecznych, a jego podstawą są feromony, czyli związki chemiczne o skomplikowanej budowie cząsteczek.

FEROMONY

U *Oecophylla*, tak jak i u innych gatunków mrówek, można wyróżnić dwa podstawowe typy feromonów. Jedne z nich, zwane feromonami powierzchniowymi, są źródłem tak zwanego zapachu kolonii i znajdują się w mieszaninie wosków, które w postaci cienkiej warstwy pokrywają całe ciało każdej mrówki.

Służą one do rozpoznawania się osobników należących do tej samej kolonii (HÖLLDOBLER 1979).

Drugi rodzaj feromonów stanowią związki chemiczne, które służą jako środek przekazywania informacji pomiędzy poszczególnymi członkami kolonii. Są one wytwarzane u robotnic w specjalnych gruczołach. Po uwolnieniu na zewnątrz ciała przez jednego osobnika, feromon staje się chemicznym bodźcem wywołującym odpowiednie reakcje behawioralne innych osobników. Rodzaj tych reakcji i nasilenie zależy od rodzaju feromonu, jego stężenia, a także proporcji w jakiej są zmieszane ze sobą dwa lub kilka feromonów różnych typów (BRADSHAW i współaut. 1975).

Źródłem feromonów u mrówek *Oecophylla* są różne gruczoły rozmieszczone w różnych miejscach ciała. Gruczoły żuwaczkowe znajdują się w głowie, a ich ujście u nasady żuwaczek. Gruczoł Dufoura znajduje się w tylnej części odwłoka a jego wydzielina jest uwalniana z otworu leżącego koło ujścia przewodu gruczołu jadowego. Też w tylnej części odwłoka, tuż powyżej gruczołu Dufoura, znajduje się gruczoł rektalny. Natomiast pod gruczołem Dufoura jest usytuowany gruczoł sternalny. Dzięki wydzielanym feromonom pojedyncze osobniki mogą rekrutować, czyli inaczej „przywoływać” odpowiednią liczbę członków kolonii wszędzie tam, gdzie trzeba wykonać prace wymagające udziału większej liczby osobników i koordynacji działań związanych z eksploatacją zasobów środowiska.

U *Oecophylla* feromony mogą być wykorzystywane w określonych sytuacjach pojedynczo, czyli w danej chwili z jednego gruczołu może być wydzielany i uwalniany tylko jeden określony typ feromonu. Przykładem może być pojedynczo wydzielany z gruczołu żuwaczkowego nerol (BRADSHAW i współaut. 1975). Najczęściej jednak feromony są wykorzystywane w postaci mieszaniny kilku różnych związków chemicznych wytwarzanych w jednym lub kilku różnych gruczołach a później zmieszanych ze sobą w ściśle określonych proporcjach. Dzięki temu używając zaledwie kilku związków chemicznych mrówki *Oecophylla* mogą zakodować wiele różnych sygnałów, z których każdy niesie ściśle określoną informację i wywołuje określoną reakcję behawioralną (BRADSHAW i współaut. 1979). Stosunek ilościowy poszczególnych składników w danym typie mieszaniny jest inny w każdej kolonii *Oecophylla* (BRADSHAW 1981).

Mieszaniny feromonów mrówek charakteryzują się ważną cechą, a mianowicie mogą służyć do przekazywania różnych informacji na różną odległość. Na przykład, mieszanina feromonów gruczołu żuwaczkowego, uwolniona przez robotnicę *Oecophylla* w jednym miejscu, rozchodzi się na wszystkie strony i pokrywa pewien obszar w kształcie koła znajdujący się wokół źródła emisji. Obszar ten nazywa się przestrzenią aktywną, co oznacza że każda robotnica, która do niego wejdzie, reaguje na obecność feromonu zmianą zachowania. W rzeczywistości u *O. longinoda* kropla wydzieliny gruczołu żuwaczkowego nie wyznacza jednej aktywnej przestrzeni lecz cztery koncentrycznie leżące aktywne przestrzenie, każda o innej średnicy, odpowiadające czterem różnym feromonom, z których każdy wywołuje inną zmianę behawioralną. Widać to najlepiej w zachowaniu obronnym tych mrówek. Robotnica zaniepokojona lub zagrożona wydziela w gruczołach żuwaczkowych mieszaninę czterech różnych feromonów. Jednym z nich jest aldehyd heksanal, który rozchodzi się najdalej tworząc zewnętrzną strefę aktywnej przestrzeni. Pełni on funkcję sygnału ostrzegawczego

i u robotnic, które znalazły się w tej strefie, wywołuje reakcję zaniepokojenia. W następnej, położonej do wewnątrz strefie aktywnej przestrzeni, dominuje alkohol 1-heksanol, którego działanie polega na przywabianiu mrówek, a więc po dostaniu się w zasięg działania tego feromonu mrówka zmienia kierunek marszu i biegnie w kierunku centrum, gdzie wkracza kolejno do dwóch innych stref, w których dominują dwa inne feromony, 3-undekanon i aldehyd 2-butył-2-oktenal. Oba te feromony stymulują robotnice do natychmiastowego ataku, tak że po wejściu do tej przestrzeni rzucają się na każdy obcy obiekt i gryzą go żuwaczkami (BRADSHAW i współaut. 1975).

W całym systemie komunikacji u mrówek *Oecophylla* można wyróżnić aż pięć różnych typów przekazywania informacji, z których każdy jest wykorzystywany przy wykonywaniu przez robotnice zupełnie innych zadań (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Pierwszy typ komunikacji służy do przekazywania informacji o nowo odkrytym źródle pokarmu i kierowania do niego innych członków kolonii. Odbyna się to za pomocą ścieżek zapachowych, które są wyznaczane poprzez rozsmarowywanie wydzieliny gruczołurektalnego przez robotnice-zwiadowczynie, w połączeniu z sygnalizacją dotykową uruchamianą w momencie napotkania innych robotnic. Sygnalizacja ta polega na wykonywaniu ruchów głowy w górę i w dół, uderzaniu czułkami innych robotnic napotykanych po drodze do gniazda i dotykaniu ich żuwaczkami.

Drugi typ komunikacji jest wykorzystywany przez robotnice podczas rekonasansowych wypadów na nowe tereny leżące poza granicami dotychczas zajmowanego terytorium. Chodząc po nowym terenie robotnica-zwiadowczynie rozsmarowuje po podłożu wydzielinę swego gruczołurektalnego znacząc w ten sposób ślad zapachowy, który stanowi rodzaj znakowanej ścieżki, po której następnie mogą podążać inne mrówki i dołączać do zwiadowczynie. Ten sposób komunikacji jest uzupełniany przez sygnalizowanie dotykiem, czyli odpowiednie ruchy czułkami i potrząsaniem całego ciała do przodu i do tyłu.

Trzeci rodzaj rekrutacji występuje podczas przemieszczania się kolonii na nowe miejsce, natomiast czwarty i piąty służy do rekrutacji większej liczby osobników dla obrony zajmowanego terytorium przed innymi gatunkami mrówek. Stwierdzono, że wieloskładnikowa wydzielina gruczołów żuwaczkowych u *Oecophylla* wywołuje całą gradację reakcji w miarę tego, jak duża jest odległość robotnic od miejsca, gdzie znalazły się obce mrówki (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

Związki chemiczne wchodzące w skład ścieżek zapachowych mrówek *Oecophylla* są bardzo trwałe. Raz założony ślad długo zachowuje swoje właściwości zapachowe i może służyć do orientacji nawet po upływie dziewięciu miesięcy. O jego trwałości można się przekonać, jeśli mocno przetrzeć świeżo założony ślad gąbką nasączoną wodą. Okazuje się, że jeszcze po trzech godzinach mrówki mogą wyczuć resztki zapachu i podążać wzdłuż śladu (BEUGNON i DEJEAN 1992).

Oprócz przekazywania sygnałów chemicznych mrówki stosują również inne sposoby komunikacji, które polegają na przekazywaniu sygnałów dotykiem, czyli obejmowaniu się czułkami i odnóżami oraz na uderzaniu odnóżami lub odwłokiem o podłoże wywołując w ten sposób jego wibrację. Pewne sygnały mogą być także przekazywane wizualnie, przede wszystkim sygnały zaniepokojenia polegające na wykonywaniu szybkich, trzęsących ruchów całym ciałem przy stanie w miejscu,

jak to się dzieje podczas rekrutacji współtowarzyszy w kolonii przez mrówki-zwiadowczynie, które w ten sposób zwracają na siebie ich uwagę i zachęcają do pójścia po świeżo założonej ścieżce zapachowej do miejsca, w którym został znaleziony na przykład obfity pokarm (BRADSHAW i współaut. 1975).

WSPÓŁPRACA

Jedną z najbardziej charakterystycznych cech behawioralnych, jakimi charakteryzują się mrówki *Oecophylla* a której zawdzięczają tak wysoki poziom rozwoju zachowania socjalnego, jest niezwykle silnie rozwinięta współpraca pomiędzy poszczególnymi osobnikami tej samej kolonii. Widoczna jest ona szczególnie podczas wykonywania takich prac, jak budowa i naprawa gniazda, obrona terytorium, polowanie na żywą zdobycz lub przenoszenie do gniazd większych ilości pokarmu w postaci pokawałkowanych ciał różnych martwych zwierząt (HÖLLDOBLER i WILSON 1990). W każdym z tych przypadków można obserwować nieco inne wzorce zachowania, przy czym najściślejsza i najbardziej skomplikowana współpraca ma miejsce zawsze podczas budowy gniazda.

WSPÓŁPRACA PRZY BUDOWIE GNIAZDA

Mrówki *Oecophylla* są znane ze swego niezwykle i spektakularnego zachowania podczas budowy gniazda, które zostało po raz pierwszy szczegółowo opisane przez DOFLEINA (1905). Później było ono przedmiotem szczegółowych obserwacji i analizowane w szeregu opracowaniach (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, WOJTUSIAK 1992, WOJTUSIAK i GODZIŃSKA 1993). Poszczególne etapy tego zachowania przedstawiają się następująco:

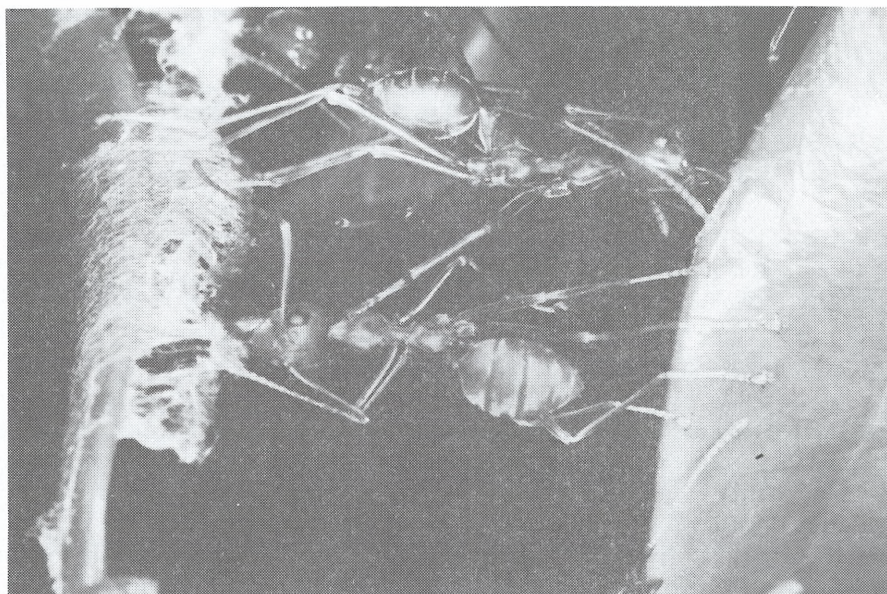
Robotnice rozpoczynają poszukiwania odpowiedniego miejsca do budowy gniazda badając różne gałązki w obrębie zajmowanego przez kolonię terytorium. Polega to na chwytaniu żuwaczkami brzegów liści i próbowaniu, które liście dają się wyginać. Jeśli mrówka znajdzie miejsce, w którym liść się poddaje i częściowo zagina, wówczas nie przestaje ciągnąć i pozostaje na miejscu dotąd, dopóki nie dołączą do niej inne robotnice, które teraz połączonymi siłami zaginają blaszkę liścia, aż odstęp między brzegami nie będzie większy od kilku do kilkunastu milimetrów. Jeśli trzeba przyciągnąć brzegi liścia znajdujące się daleko od siebie, wówczas mrówki tworzą ze swych ciał żywe łańcuchy, w których pierwsza trzyma mocno żuwaczkami jeden brzeg liścia, następna chwytą ją za przewężenie ciała między tułowiem a odwłokiem, zwane trzonkiem (*petiolus*), tą z kolei chwytą tak samo trzecia mrówka i tak dalej, aż ostatnia w łańcuchu mrówka mocuje się drugą i trzecią parą odnóży do przeciwnego brzegu liścia. Bardzo mocny zaczep odnóży tej mrówki umożliwiają przyłgi znajdujące się na tylnych nogach, dzięki którym nogi mogą dobrze przywrzeć do gładkiej powierzchni liścia. Stwierdzono, że takie żywe łańcuchy mogą składać się nawet z kilku mrówek. Zaginanie liścia odbywa się poprzez skracanie łańcuchów. Mrówki znajdujące się w środku łańcucha kolejno przesuwają się do tyłu po plecach znajdujących się za nimi robotnic, cały czas ciągnąc za te, które mają przed sobą. W ten sposób oba brzegi liścia coraz bardziej się do siebie zbliżają, aż w końcu zostają spięte tylko przez jeden rząd mrówek stojących obok siebie w szeregu.



Fot. 5. Przyciąganie do siebie dwóch liści wymaga udziału i współpracy wielu osobników.



Fot. 6. Kolejno zawijane i mocowane ze sobą liście nanerczu zachodniego (*Anacardium occidentale*) utworzą małe gniazdo.



Fot. 7. Dwie duże robotnice usiłujące przyciągnąć do siebie brzegi dwóch liści podczas naprawy uszkodzonego gniazda.



Fot. 8. Ściąganie rozwartej szczeliny powstałej po uszkodzeniu gniazda. Mrówki trzymają jeden brzeg liścia żuwaczkami, a do drugiego liścia mocują się za pomocą przyłg znajdujących się na drugiej i trzeciej parze odnóży.

Obserwując to zachowanie można się przekonać, jak wiele skomplikowanych manewrów muszą wykonać mrówki, aby utworzyć z własnych ciał łańcuchy dla zagięcia lub przyciągnięcia liści do siebie. Zdolność do wykonywania tak skomplikowanych zespołowych działań wykształciła się tylko u mrówek *Oecophylla* i jest unikalna wśród wszystkich innych owadów społecznych (HÖLLDOBLER i WILSON 1990).

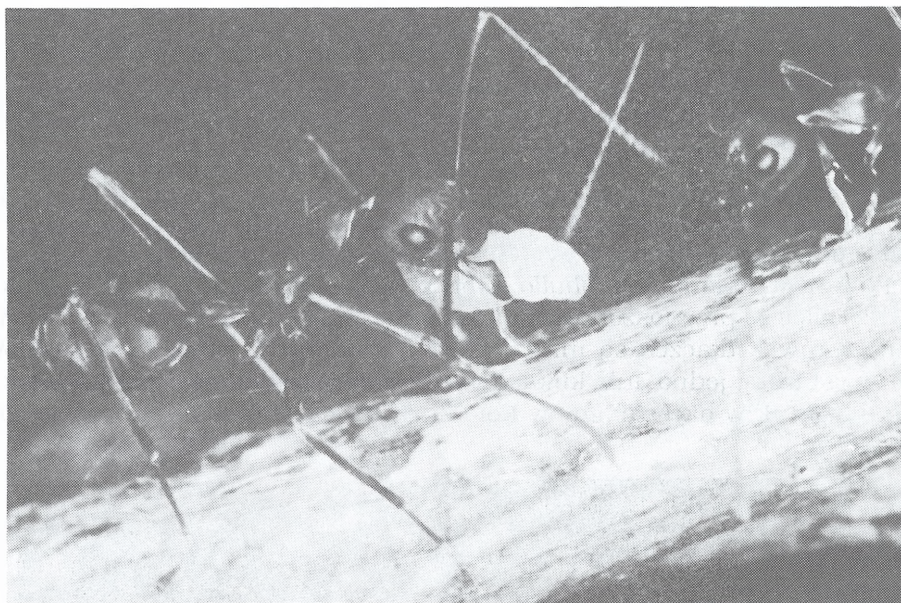
Po zbliżeniu liści do siebie inna grupa robotnic przynosi z gniazd larwy i wykorzystuje je do łączenia ze sobą brzegów liści za pomocą nici jedwabnych, wytwarzanych w gruczołach przednich larw. Larwy wybierane do wytwarzania nici są duże, z dobrze rozwiniętymi gruczołami przednimi, ale nie największe. Maksymalny rozmiar larw, które mogą być wykorzystywane do przedzenia, jest ograniczony bowiem szerokością uchwytu żuwaczek robotnic. Tylko duże robotnice zajmują się wyszukiwaniem larw odpowiedniej wielkości i przynoszą je do miejsca budowy gniazda. Małe robotnice nie biorą w tym udziału. Jednak niektórzy autorzy, jak HEMMINGSEN (1973), zauważyli, że małe robotnice też mogą uczestniczyć w procesie przedzenia, lecz ich działania są trudne do zaobserwowania, gdyż działają od środka gniazda, umacniając szwy założone wcześniej przez duże robotnice.

U larw przynoszonych do przedzenia można zauważyć wyraźne zmiany w zachowaniu, które najwyraźniej są związane z przygotowywaniem się ich do przedzenia nici. Zamiast wykonywania nieskoordynowanych, przypadkowych ruchów przednią częścią ciała we wszystkich kierunkach, tak jak to wykonują larwy wszystkich innych gatunków mrówek, larwy *Oecophylla* w momencie pochwycenia i przenoszenia przez duże robotnice przyjmują charakterystyczną pozycję ciała. Przednią część ciała wyginają w dół a tylną nieznacznie do góry, przez co ich ciało oglądane z boku wykazuje wyraźne wygięcie w kształcie litery S. W tej pozycji larwa pozostaje już przez cały czas przedzenia. Wygięcie ciała umożliwia najlepszy kontakt kądziółek przednich z podłożem i pewne mocowanie nici jedwabnej do łączonych brzegów liści. Ciekawym szczegółem jest sposób trzymania larwy przez robotnice. Obejmuje ją ona żuwaczkami w odległości jednej trzeciej lub jednej czwartej długości ciała licząc od głowy. Szczegóły samego procesu spajania brzegów liści zostały poznane dopiero niedawno dzięki badaniom HÖLLDOBLERA i WILSONA (1990), przede wszystkim dzięki zdjęciom wykonanym za pomocą kamer filmowych. Okazało się, że przebieg tego zjawiska jest o wiele bardziej skomplikowany, niż to wydawało się wcześniej a pełna sekwencja ruchów przedstawia się następująco:

Gdy trzymająca larwę robotnica przybliży się do brzegu liścia, najpierw przeciąga po nim przez około 0.2 sekundy końcowymi członami czułków. Następnie przykładą głowę larwy do liścia i przytrzymuje ją w tej pozycji przez 1 sekundę. Jednocześnie uderza larwę po głowie około dziesięciu razy końcami swych czułków, którymi porusza z bardzo dużą szybkością. W tym momencie larwa wydziela kroplę płynnego jedwabiu, który przykleja się do powierzchni liścia. Teraz robotnica podnosi czułki do góry i przenosi larwę do drugiego brzegu liścia, przez co kropla płynnego jedwabiu wyciąga się w nitkę. W czasie przenoszenia larwa nie jest już uderzana czułkami, natomiast po zbliżeniu jej do drugiego brzegu wszystkie czynności powtarzane są prawie identycznie. Różnica leży w tym, że czas przytrzymywania głowy larwy przy drugim brzegu liścia jest

znacznie krótszy i wynosi pół sekundy, a czułki robotnicy uderzają ją w głowę tylko około pięciu razy. Wszystkie ruchy w opisanym powyżej schemacie przędzenia są stereotypowymi wzorcami zachowania, jak również i sekwencja w jakiej po sobie następują.

Trzeba tu zauważyć, że czułki robotnicy służą tu z jednej strony do orientacji dotykowej, podobnie jak czułki robotnic pszczoły miodnej, które wykorzystują je do oceny grubości woskowych ścian budowanych komórek w plastrach, z drugiej zaś strony są środkiem porozumiewania się z larwą najprawdopodobniej stymulując ją do wydzielenia kropli płynnego jedwabiu w najwłaściwszym momencie.



Fot. 9. Duża robotnica przenosi larwę do miejsca, gdzie muszą być połączone ze sobą dwa brzegi liści. Larwa podczas tej operacji wygina swe ciało na kształt litery „S”, pochylając przednią część ciała ku dołowi.

Przedstawiony w skrócie proces spajania liści pokazuje, że behawioralne przystosowania do współpracy z innymi osobnikami wykształciły się również u larw. Podczas gdy u innych gatunków mrówek należących do podrodziny *Formicinae* przędzenie jedwabiu przez larwy jest ograniczone tylko do budowy kokonów poczwarkowych, u *Oecophylla* przędza jest wytwarzana na potrzeby całej kolonii, czyli do budowy gniazd. Odzwierciedla się to wyraźnie w morfologicznych przystosowaniach aparatu przędnego larw, a przede wszystkim w budowie otworów, przez które jest wydzielany płynny jedwab. U tych gatunków *Formicinae*, które nie są tak wysoko ewolucyjnie rozwinięte jak *Oecophylla*, z przodu głowy występuje zawsze para brodawek przędných, każda z własnym otworkiem na końcu. Natomiast u larw *Oecophylla* występuje jeden otwór przędný, który ma kształt szczeliny powstałej z połączenia się obu bocznych otworów w jeden duży otwór centralny. Dzięki temu wytwarzana nitka jedwabna jest o wiele grubsza i znacznie wytrzymalsza na zerwanie, niż nici jedwabne

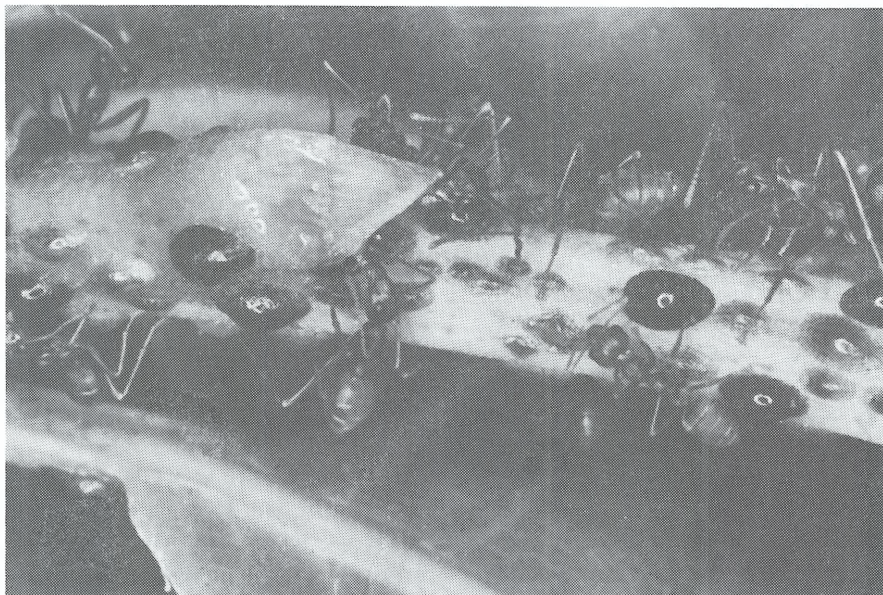
u innych gatunków *Formicinae* wykorzystywane tylko do przedzenia kokonów (HÖLLDOBLER i WILSON 1983).

Trzeba tu jeszcze dodać, że larwy samców mają również rozwinięte gruczoły przedne, i tak samo jak larwy samic są wykorzystywane do łączenia ze sobą liści podczas budowy gniazda. Larwy samców mają więc swój własny aktywny wkład pracy na rzecz całej kolonii, czym różnią się od larw samców większości innych gatunków mrówek, które całą produkcję gruczołów jedwabnych zużywają do budowy własnych kokonów poczwarkowych.

Mrówki *Oecophylla* zachowują się podczas naprawy uszkodzeń gniazd podobnie, jak podczas budowy nowego gniazda. Podczas naprawy mogą stosować kilka taktyk w zależności od stopnia uszkodzenia gniazda i temperatury powietrza na zewnątrz. W krańcowych przypadkach, gdy zniszczenie jest bardzo duże, mogą nawet opuścić gniazdo nie naprawiając go (WOJTUSIAK i GODZIŃSKA 1993).

WSPÓŁPRACA W TRANSPORCIE ZDOBYCZY

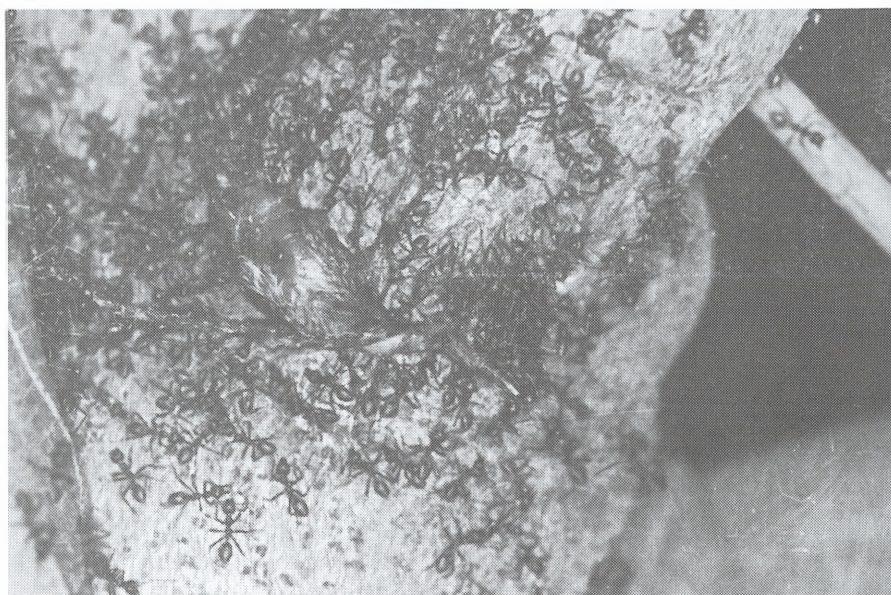
Mrówki *Oecophylla* są bardzo drapieżne i bezustannie patrolują swoje terytorium w poszukiwaniu zdobyczy. Ich ofiarami są wszystkie obce mrówki, w tym osobniki innych kolonii *Oecophylla*, które naruszyły granice terytorium, a które zabite po walce są przenoszone do gniazd jako pokarm. Przede wszystkim jednak ofiarami mrówek-tkaczek są inne owady i ich larwy. Do transportu zdobyczy zwykle wystarcza jedna lub kilka mrówek, które wspólnie przeciągają ją do gniazda. Jednak w okresie, gdy w kolonii rozwijają się osobniki dorosłe, zapo-



Fot. 10. Dodatkowego pokarmu w postaci słodkiej wydzieliny dostarczają mrówkom liczne czerwce należące do pluskwiaków równoskrzydłych (*Homoptera*), które robotnice cały czas pilnują, broniąc przed drapieżcami.



Fot. 11. Obezwładnianie dużej zdobyczy polega na rozciągnięciu jej na podłożu i unieruchomieniu. Po odcięciu wszystkich odnóży, unieruchomiona ofiara jest cięta na kawałki, które są przenoszone do gniazda jako pokarm (fot. A. Dejean; wg WOJTUSIAK i współaut. 1995, zmienione).



Fot. 12. Zespołowe ciągnięcie padliny pisklęcia ptaka po pniu drzewa pionowo do góry.



Fot. 13. Łupem mrówek *Oecophylla* padają różne owady niejednokrotnie przewyższające je swymi rozmiarami, tak jak ten pluskwiak różnoskrzydły.



Fot. 14. Za chwilę transportowana martwa mrówka innego gatunku zostanie wciągnięta do otworu wejściowego gniazda.

trzebowanie na pokarm jest szczególnie duże. Wtedy można często obserwować polowanie na większe ofiary i współdziałanie w ich transporcie do gniazda. Dużymi ofiarami mrówek *Oecophylla* najczęściej padają różne bezkręgowce, w szczególności pająki a także owady i ich larwy, które w przeważającej liczbie należą do rzędów *Odonata*, *Orthoptera* (*Tettigonidae* i *Acrididae*), *Mantodea*, *Neuroptera* i *Lepidoptera*. Rzadziej zdarza się, aby pokarmem mrówek tkaczy były kręgowce. Są to znalezione martwe ciała ptaków, żab, węży, gryzoni i nietoperzy. Tak duża zdobycz jest czasami cięta na mniejsze kawałki i dopiero potem transportowana do gniazd. Z reguły jednak kręgowce były transportowane przez mrówki w całości (WOJTUSIAK i współaut. 1995). Z dotychczasowych obserwacji wynika, że mrówki *Oecophylla* wykazują dużą elastyczność zachowania związanego z polowaniem i pozyskiwaniem zdobyczy. Gdy kolonia jest mała a rozwijające się larwy są jeszcze młode, zapotrzebowanie kolonii na pokarm nie jest duże i mrówki zadowolają się zbieraniem różnych drobnych, martwych owadów. Natomiast gdy kolonia jest bardzo duża a rozwój osobników płciowych zaawansowany zapotrzebowanie na pokarm bogaty w białko jest bardzo duże. Wtedy mrówki zaczynają aktywnie polować na żywe ofiary w obrębie całego swego terytorium wykorzystując wszelkie znalezione źródła pokarmu, w tym ciała dużych, martwych kręgowców (WOJTUSIAK i współaut. 1995).

WSPÓŁPRACA W OBRONIE TERYTORIUM

Obrona kolonii przed wrogami jest u mrówek *Oecophylla* zadaniem dużych robotnic. Stwierdzono, że tymi robotnicami, które jako pierwsze wiążą się w walce, są najstarsze wiekiem robotnice. W kolonii zajmują one zawsze gniazda znajdujące się w peryferyjnych partiach terytorium i dlatego też jako pierwsze reagują na pojawienie się intruzów (HÖLLDOBLER 1983). Mają one zdecydowanie mniej ciała tłuszczowego w ciele, jak również silnie zredukowane jajniki. Kiedy osiągną odpowiedni wiek, przemieszczają się do gniazd położonych najdalej od centrum kolonii, gdzie pozostają już do końca swego życia. W ten sposób pierwsze w obronie kolonii stają najstarsze wiekiem osobniki, a dopiero później dołączają do nich młodsze, a więc te osobniki, które mają dla kolonii największą wartość są wykorzystywane w walce najpóźniej.

Wrogami mrówek *Oecophylla* są przede wszystkim inne, sąsiednie kolonie tego samego gatunku a także inne gatunki mrówek, które współzawodniczą z nimi w pozyskiwaniu zasobów pokarmowych środowiska. Stwierdzono jednakże, że nie na wszystkie gatunki obcych mrówek reakcja *Oecophylla* jest jednakowa. Mrówki z pewnych gatunków są atakowane i łapane tylko od czasu do czasu przez pojedyncze robotnice. Natomiast gdy terytorium naruszają osobniki innej kolonii *Oecophylla* wtedy reakcja jest nieporównanie gwałtowniejsza i do tego miejsca natychmiast kieruje się bardzo wiele robotnic (HÖLLDOBLER i LUMSDEN 1980). Podobnie dzieje się, gdy terytorium zostanie naruszone przez inne gatunki zwłaszcza tych mrówek, które są głównymi konkurentami *Oecophylla* w tym samym środowisku. Według VANDERPLANKA (1960) należą do nich takie gatunki, jak *Pheidole megacephala*, *P. punctulata*, *Anoplolepis longinoda* i niektóre mrówki z rodzaju *Crematogaster* oraz mrówki nomadne z rodzaju *Dorylus*.

Zachowanie agresywne skierowane przeciwko osobnikom innych kolonii najlepiej widać, gdy osobnik poszukujący pokarmu natknie się gdzieś na swym terytorium na mrówkę z innej kolonii. Wykonuje wtedy całą serię charakterystycznych ruchów w ściśle określonej kolejności. Najpierw oba osobniki unoszą się wysoko na nogach i obchodzą nawzajem w kółko, co z daleka wygląda, jakby tańczyły. Potem ruszają na siebie starając się nawzajem uchwycić żuwaczkami za różne wystające części ciała. Gdy którejs z nich się to uda, wtedy stara się ciągnąć przeciwniczkę do tyłu. W tym czasie inne osobniki tej samej kolonii, jeśli znajdują się w pobliżu, wspólnie chwytają wroga za odnóża i rozciągają je na wszystkie strony rozkrzyżowując ciało obcej mrówki tak, że ta nie może się ruszać. Niektóre mrówki nie rzucają się od razu na wroga, lecz biegną w kierunku gniazda rozsmarowując za sobą wydzielinę gruczołurektalnego, tworzącą na ich drodze ślad zapachowy. Gdy tylko napotkają po drodze inne mrówki, rozpoczynają wykonywanie „trzęsących” ruchów całym ciałem podnosząc się i opuszczając na nogach. Jest to rodzaj zrytualizowanego tańca, przypominającego ruchy wykonywane we wczesnym stadium walki, kiedy mrówki okrążają się nawzajem przed pochwyceniem żuwaczkami. W odpowiedzi na te ruchy inne robotnice reagują szybkim biegiem wzdłuż założonej ścieżki zapachowej do miejsca, gdzie toczy się walka. Szybkość z jaką pojawiają się jest duża i często już po 30 minutach od rozpoczęcia alarmu przez jedną robotnicę do miejsca zagrożenia zbiega się nawet ponad 100 osobników, które pomagają w pełnym unieruchomieniu wroga a następnie odcinają mu żuwaczkami poszczególne odnóża i zabijają go (HÖLLDOBLER 1986).

WSPÓŁPRACA PODCZAS ZMIANY MIEJSCA POBYTU KOLONII

Bardzo wiele można dowiedzieć się o współdziałaniu poszczególnych osobników kolonii u *Oecophylla* obserwując zachowanie mrówek podczas zmiany miejsca i przenoszenia się do nowego gniazda, czyli emigracji. Podczas przenoszenia się całej kolonii na nowe miejsce najlepiej widać jak złożony jest system porozumiewania się mrówek i jak dobrze jest zorganizowana współpraca różnych osobników w czasie emigracji. Zjawisko emigracji kolonii zostało już dość dobrze poznane u szeregu gatunków mrówek i w jego przebiegu można dostrzec u różnych gatunków wiele podobieństw, ale także i różnic gatunkowo specyficznych. U *Oecophylla longinoda* zjawisko emigracji jest bardzo złożonym procesem (HÖLLDOBLER i WILSON 1978) i najłatwiej obserwować je w warunkach laboratoryjnych, ustawiając drzewka w doniczkach w pobliżu miejsca, gdzie położono niedawno ścięte gałązki ze znajdującymi się na nich gniazdami tej mrówki zebranymi w terenie. W takich warunkach emigracja zaczyna się już po upływie kilku minut. Gdy badające okolice robotnice natrafiają na nowe drzewko, wracają natychmiast do gniazda znacząc przebytą drogę feromonem ze swych gruczołów zapachowych i poruszając intensywnie czułkami informują w ten sposób inne osobniki o znalezionym miejscu. Kiedy liczba mrówek na liściach nowego drzewka jest już odpowiednia, wtedy zaczynają przyciągać do siebie sąsiednie liście i spajać je przedzą jedwabną z pomocą trzymanyh w żuwaczkach larw w sposób opisany już powyżej. Gdy tylko nowe gniazdo jest gotowe, mrówki rozpoczynają przenoszenie całej kolonii, co odbywa się w ściśle określonym porządku. Naj-

pierw przenoszone są larwy wytwarzające przędzę, gdyż z ich pomocą robotnice mogą połączyć razem liście budowanych w nowym miejscu gniazd. Następnie są przenoszone starsze larwy i poczwarki, dopiero potem mniejsze robotnice, a na końcu pozostałe duże robotnice. Interesujący jest sposób, w jaki robotnice przenoszą inne robotnice. Mrówka, która musi zostać przeniesiona, jest chwytana za petiolus albo za głowę i niesiona, będąc zawinięta wokół ciała niosącej ją mrówki.

Ten krótki przegląd organizacji socjalnej kolonii mrówek-tkaczek pozwala nam uświadomić sobie, jak wysoki poziom rozwoju zachowania społecznego osiągnęły te mrówki i lepiej zrozumieć, czemu zawdzięczają swój niewątpliwý ewolucyjny sukces.

ORGANIZATION OF SOCIAL BEHAVIOUR IN WEAVER ANTS (*OECOPHYLLA*)

Summary

Weaver ants of the genus *Oecophylla* are among those eusocial insects which have evolved the highest level of social organization of their colonies. Weaver ants are well known for their spectacular behaviour of cooperative communal silk nest building: they employ their larvae as shuttles to weave the silk over the leaf seams. Their communication system is evolutionarily probably the most advanced one of those known in the social insects. *Oecophylla* ants have at least five different recruitment systems in which different kinds of pheromones, together with tactile signals, are used for communication between colony members. Weaver ants also exhibit very strong territorial behaviour and dominate large areas in the rain forest canopies. These evolutionary advances have permitted them to dominate in the tropical rain forest canopies and to achieve exceptionally effective control of their environment. The social organization of weaver ants makes them the most successful social insects of the Old World tropics.

LITERATURA

- BEUGNON G., DEJEAN A., 1992. *Adaptive properties of the chemical trail system of the African weaver ant Oecophylla longinoda* Latreille (Hymenoptera, Formicidae, Formicinae). *Ins. Soc.* 39, 341–346.
- BRADSHAW J. W. S., 1981. *The physicochemical transmission of two components of a multiple chemical signal in the African weaver ant (Oecophylla longinoda)*. *Anim. Behav.* 29, 2, 581–585.
- BRADSHAW J. W. S., BAKER R., HOWSE P. E., 1975. *Multicomponent alarm pheromones of the weaver ant*. *Nature*, 258, 230–231.
- BRADSHAW J. W. S., BAKER R., HOWSE P. E., 1979. *Multicomponent alarm pheromones in the mandibular glands of major workers of the African weaver ant, Oecophylla longinoda*. *Physiol. Entomol.* 4, 15–25.
- DEJEAN A., 1990. *Circadian rhythm of Oecophylla longinoda in relation to territoriality and predatory behaviour*. *Physiol. Entom.* 15, 393–403.
- DOFLEIN F., 1905. *Beobachtungen an den Weberameisen (Oecophylla smaragdina)*. *Biol. Zbl.* 25, 15, 497–507.
- HEMMINGSSEN A. M., 1973. *Nocturnal weaving on nest surface and division of labour in weaver ants (Oecophylla smaragdina Fabricius, 1775)*. *Vidensk. Medd Dansk Naturh. Foren.* 136, 49–56.
- HÖLLDOBLER B., 1979. *Territories of the African weaver ant (Oecophylla longinoda (Latreille): a field study*. *Z. Tierpsychol.* 51, 201–213.
- HÖLLDOBLER B., 1983. *Territorial behavior of the green tree ant (Oecophylla smaragdina)*. *Biotropica* 15, 241–250.
- HÖLLDOBLER B., 1986. *Konkurrenzverhalten und Territorialität in Ameisenpopulationen*. [W:] T. EISNER, B. HÖLLDOBLER, M. LINDAUER (red.), *Chemische Ökologie, Territorialität, Gegenseitige Verständigung (Information processing in animals, vol. 3)*, Gustav Fischer Verlag, New York, str. 25–70.
- HÖLLDOBLER B., LUMSDEN C. J., 1980. *Territorial strategies in ants*. *Science* 210, 732–739.

- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1977. *Weaver Ants*. Sci. Am. 237, 146–152.
- 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., 1983. *The evolution of communal nest weaving in ants*. Am. Sci. 71, 490–499.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1990. *The Ants*. The Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, 733 str.
- VANDERPLANK F. L., 1960. *The bionomics and the ecology of the red tree ant Oecophylla sp. and its relationship to the coconut bug Pseudotheraptus wayi Brown (Coreidae)*. J. Anim. Ecol. 29, 15–33.
- WAY M. J., 1954. *Studies on the life history and ecology of the ant Oecophylla longinoda (Latreille)*. Bull. Ent. Res. 45, 93–112.
- WILSON E. O., TAYLOR R. W., 1964. *A fossil ant colony: new evidence of social antiquity*. Psyche 71, 93–103.
- WILSON E. O., 1971. *The insect societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 684 str.
- WOJTUSIAK J., 1992. *Mrówki-tkacze*. Wiedza i Życie 11, 65–69.
- WOJTUSIAK J., GODZIŃSKA E. J., 1993. *Factors influencing the responses to nest damage in the African weaver ant (Oecophylla longinoda (Latreille))*. Acta Neurobiol. Exp. 53, 401–408.
- WOJTUSIAK J., GODZIŃSKA E. J., DEJEAN A., 1995. *Capture and retrieval of very large prey by workers of the African weaver ant, Oecophylla longinoda (Latreille)*. Trop. Zool. 8, 309–318.