

ANDRZEJ WNUK^{1, 2}, EWA JOANNA GODZIŃSKA¹

¹*Pracownia Etologii*

Zakład Neurofizjologii

Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN

Pasteura 3, 02-093 Warszawa

²*Wydział Rolnictwa i Biologii*

Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego

Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa

e-mail: a.wnuk@nencki.gov.pl

e.godzinska@nencki.gov.pl

WPLYW IZOLACJI SPOŁECZNEJ NA FIZJOLOGIĘ I ZACHOWANIE SIĘ MRÓWEK

UWAGI WSTĘPNE

Wpływ izolacji społecznej na fizjologię i zachowanie się zwierząt społecznych od wielu lat stanowi ważny problem badawczy. Już WHEELER (1926, 1928) w swoich klasycznych książkach poświęconych biologii owadów społecznych kładł nacisk na fakt, że odseparowanie osobnika od innych członków grupy prowadzi do bardzo istotnych modyfikacji jego fizjologii i zachowania. Podkreślał też, że zwierzęta społeczne są niezdolne do przeżycia długotrwałej izolacji społecznej. Dalsze badania tych zagadnień w pełni potwierdziły słuszność tych spostrzeżeń. W r. 1944 GRASSÉ i CHAUVIN wprowadzili termin „efekt grupy” na określenie głębokich modyfikacji fizjologii zachodzących u zwierząt społecznych pod wpływem przebywania w grupie. Pierwotna definicja efektu grupy została następnie zmodyfikowana przez WILSONA (1979), który zaproponował, by terminem tym określać zmiany zachowania i fizjologii zachodzące pod wpływem sygnałów wysyłanych przez osobniki z tego samego gatunku i nieukierunkowanych w przestrzeni ani w czasie. Miało to na celu zakreślenie bardziej precyzyjnej granicy pomiędzy efek-

tem grupy a innymi formami komunikacji zwierząt.

W swoich późniejszych publikacjach GRASSÉ (1946, 1952) zaproponował też, by termin „efekt grupy” stosować jedynie na określenie skutków percepcji bodźców wysyłanych przez innych członków grupy, zaś skutki innych czynników oddziałujących na organizmy zwierząt w wyniku ich przebywania w grupie (na przykład, modyfikacji środowiska spowodowanych przez obecność innych przedstawicieli tego samego gatunku) określać jako tzw. „efekt masy”. Podobne rozróżnienie pomiędzy „interakcjami pomiędzy robotnicami” i „interakcjami pomiędzy robotnicą a gniazdem” wprowadził znacznie później również LENOIR (1979). Podczas gdy termin „efekt grupy” wychodzi już obecnie z użycia, termin „interakcje pomiędzy robotnicami” (ang. worker-worker interactions) jest nadal powszechnie używany we współczesnych pracach dotyczących wpływu kontekstu społecznego na rozwój, fizjologię i zachowanie się owadów (m. in. ROBINSON 1992, ROBINSON i współaut. 1997, BOULAY i LENOIR 2001, BOULAY i współaut. 2003, LEONCINI i współaut. 2004a).

WPLYW KONTEKSTU SPOŁECZNEGO NA FIZJOLOGIĘ I ZACHOWANIE SIĘ SPOŁECZNYCH BŁONKÓWEK

WPLYW KONTEKSTU SPOŁECZNEGO NA ROZWÓJ ONTOGENETYCZNY ROBOTNIC

Spółczenstwa mrówek charakteryzuje najwyższy stopień złożoności organizacji społecznej spotykany wśród owadów, tak zwany właściwie społeczny lub eusocjalny stopień organizacji. Mówimy o nim wtedy, gdy spełnione są jednocześnie trzy warunki: (1) rozrodczy podział pracy pomiędzy członkami kolonii, czyli sytuacja, w której tylko niektóre osobniki monopolizują dostęp do rozrodu, (2) współpraca w opiece nad potomstwem oraz (3) współpraca międzypokoleniowa, w której potomstwo pomaga rodzicom (WILSON 1979, GODZIŃSKA 1996).

W funkcjonowaniu społeczeństw mrówek oraz innych owadów społecznych ogromną rolę odgrywa kształtujący wpływ kontekstu społecznego na fizjologię i zachowanie poszczególnych osobników, a także na przebieg ich rozwoju ontogenetycznego (ROBINSON i współaut. 1997; GODZIŃSKA 2004, 2006). Zjawisko to można badać doświadczalnie między innymi przy użyciu metody tzw. inżynierii społecznej, czyli tworzenia sztucznych grup społecznych o pożądanej wielkości i składzie (ROBINSON i współaut. 1997; SZCZUKA i GODZIŃSKA 2000, 2004a, 2004b; GODZIŃSKA 2004). Badania z użyciem tej techniki rzuciły szczególnie interesujące światło na rolę kontekstu społecznego w kształtowaniu przebiegu ontogenezy robotnic społecznych błonkówek (pszczoł, os i mrówek). W społeczeństwach tych owadów robotnice z reguły zaczynają swoje dorosłe życie wykonując prace wewnątrz gniazda i pełniąc rolę opiekunek potomstwa i królowej, a dopiero w późniejszym wieku przechodzą do aktywności na zewnątrz gniazda i pełnienia funkcji zbieraczek (WILSON 1979; HÖLLDOBLER i WILSON 1990; ROBINSON 1992, 2002; GODZIŃSKA 2006). Przejście opiekunka-zbieraczka, określane też jako zmiana statusu behawioralnego robotnicy (GODZIŃSKA 2006), wiąże się z daleko idącymi modyfikacjami jej repertuaru behawioralnego, w znacznej mierze odzwierciedlającymi zmiany progów odpowiedzi stanowiących elementy złożonych wzorców zachowań (PAGE i MITCHELL 1990, ROBINSON 1992, PAGE i współaut. 1998, GODZIŃSKA 2006). Zmiana statusu behawioralnego robotnicy nie ogranicza się jednak wyłącznie do zmian zachowania, lecz obejmuje również

istotne modyfikacje innych elementów jej fenotypu, a w szczególności modyfikacje w zakresie neuroanatomii i neurochemii określonych struktur układu nerwowego, wzorca aktywności dobowej, stanu hormonalnego organizmu, metabolizmu, morfologii i funkcjonowania gruczołów wydzielania zewnętrznego, zawartości lipidów w ciele oraz ekspresji określonych genów (ROBINSON 2002, GODZIŃSKA 2006). Zależne od wieku długotrwałe specjalizacje behawioralne robotnic społecznych błonkówek stanowią jeden z najlepiej poznanych przykładów polifenizmu sekwencyjnego, czyli występowania serii odmiennych fenotypów podczas kolejnych etapów rozwoju ontogenetycznego osobnika (MICHENER 1961, FAHRBACH 1997).

Głębokie modyfikacje fenotypu, zachodzące podczas zmiany statusu behawioralnego robotnic społecznych błonkówek, są w znacznym stopniu wyrazem procesów rozwojowych mających charakter dojrzewania (DURST i współaut. 1994; FAHRBACH i współaut. 1998, 2003). Rozwój ontogenetyczny tych owadów może być jednak przyspieszony, opóźniony, a nawet odwrócony w wyniku zmian kontekstu społecznego (ROBINSON i współaut. 1992, 1997; ROBINSON 2002; GODZIŃSKA 2006). Tej tak zwanej rewersji behawioralnej towarzyszą głębokie zmiany fizjologiczne, a nawet morfologiczne, gdyż nie tylko repertuar zachowań, lecz nieomal wszystkie cechy fenotypu pszczoły charakterystyczne dla stadium zbieraczki wracają wtedy ponownie do stanu cechującego opiekunki. Co zadziwiające, obserwuje się wtedy nawet ponowne uaktywnienie się gruczołów produkujących wosk oraz gruczołów gardzielowych produkujących pokarm dla rozwijających się larw. Jedynie zmiany neuroanatomiczne oraz zmiany zawartości lipidów w ciele są nieodwracalne (RÖSCH 1930; ROBINSON i współaut. 1992; FAHRBACH i współaut. 1998, 2003; TOTH i ROBINSON 2005; GODZIŃSKA 2006). Warto też podkreślić, że rewersja rozwoju ontogenetycznego stanowi normalny element cyklu życiowego rodziny pszczoły. Po rójce, w której królowej towarzyszą wyłącznie zbieraczki, część z nich musi ponownie wrócić do pełnienia funkcji opiekunek, by nowo powstała rodzina mogła się normalnie rozwijać (ROBINSON i współaut. 1992, FAHRBACH 1997).

WPLYW KONTEKSTU SPOŁECZNEGO NA PRZEJŚCIOWE ZMIANY EKSPRESJI/SUPRESJI POSZCZEGÓLNYCH WZORCÓW ZACHOWAŃ

Kontekst społeczny może też wywierać decydujący wpływ na przejściowe odwracalne zmiany ekspresji (ujawniania się) i supresji (zaprzestania ujawniania się) poszczególnych wzorców behawioralnych. Szczególnie uderzający przykład tego zjawiska odkryto niedawno w wyniku cyklu doświadczeń przeprowadzonych niedawno w Pracowni Etologii Instytutu Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN w Warszawie (SZCZUKA i GODZIŃSKA 1997, 2000, 2004a, 2004b; GODZIŃSKA 2004, 2006). Dzięki zastosowaniu technik inżynierii społecznej wykazano, że u rudych mrówek leśnych z gatunku *Formica polyctena* pełna sekwencja zachowania łowieckiego zakończona zabranieniem ofiary do gniazda ulega ekspresji nie tylko w warunkach środowiska naturalnego, ale także w stosunkowo małych grupach robotnic hodowanych w laboratorium w izolacji od królowej i larw. Działo się tak jednak jedynie wtedy, jeżeli liczebność takiej grupy przekraczała graniczną wartość 30–40 osobników. W mniejszych grupach obserwowano jedynie niepełne sekwencje zachowania łowieckiego, zakończone na etapie kontaktu czułkowego z ofiarą, jej skubania, gryzienia bądź też transportu nie zakończonego zabranieniem ofiary do gniazda. Im mniejsza była grupa, tym mniej elementów sekwencji zachowania łowieckiego ulegało ekspresji u wchodzących w jej skład osobników. Wykazano też, że można w pełni przewidywalny i odwracalny sposób manipulować doświadczalnie ekspresją/supresją sekwencji zachowania łowieckiego poprzez manipulowanie wielkością grupy, na przykład poprzez rozszczepianie większej grupy na mniejsze podjednostki, zlewanie ze sobą małych grup robotnic lub stopniowe dokładanie osobników do niewielkich grup (SZCZUKA i GODZIŃSKA 1997, 2000, 2004a, 2004b; GODZIŃSKA 2004, 2006).

CZYNNIKI ODPOWIEDZIALNE ZA WPLYW KONTEKSTU SPOŁECZNEGO NA FIZJOLOGIĘ I ZACHOWANIE ROBOTNIC OWADÓW SPOŁECZNYCH

Sygnały chemiczne

Wciąż jeszcze nie do końca wiadomo, jakie czynniki leżą u podłoża wpływu wywieranego przez kontekst społeczny na fizjologię i zachowanie robotnic społecznych błonkówek. W dodatku każdy z takich efektów

może być regulowany przez wiele różnych czynników, zaś w przypadku różnych efektów czynniki te mogą być odmienne. W grę wchodzi tu zarówno bezpośrednie kontakty fizyczne pomiędzy osobnikami, jak i sygnały działające na odległość, a przede wszystkim sygnały chemiczne. Od dawna wiadomo już, że szczególnie ważną rolę w modulowaniu zachowania i fizjologii owadów społecznych odgrywają feromony, specyficzne związki chemiczne produkowane przez gruczoły wydzielania zewnętrznego (WILSON i BOSSERT 1963, HÖLLDOBLER i WILSON 1990, GODZIŃSKA 2000, KORCZYŃSKA i współaut. 2004). Dwie podstawowe klasy feromonów to feromony pierwszorzędowe (ang. primer pheromones) i feromony wyzwalające (ang. releaser pheromones). Feromony pierwszorzędowe indukują przede wszystkim głębokie modyfikacje stanu fizjologicznego odbiorcy i dopiero za ich pośrednictwem powodują pojawianie się modyfikacji behawioralnych. Efekty te są więc stosunkowo powolne. W przeciwieństwie do tego, feromony wyzwalające działają bardzo szybko, pełniąc rolę sygnałów w chemicznej komunikacji wewnątrzgatunkowej i wyzwalając, hamując lub modulując określone odpowiedzi behawioralne zgodnie z klasyczną zasadą „bodziec–reakcja” (WILSON i BOSSERT 1963, WILSON 1979, GODZIŃSKA 2000).

W przypadku wpływu kontekstu społecznego na rozwój ontogenetyczny robotnic pszczoły miodnej udało się już zidentyfikować kilka feromonów pierwszorzędowych uczestniczących w tym procesie, a nawet poznać niektóre drogi ich oddziaływania, łącznie z ich wpływem na stan hormonalny oraz na ekspresję niektórych genów (HUANG i współaut. 1998, PANKIW i współaut. 1998, LE CONTE i współaut. 2001, GROZINGER i współaut. 2003, LEONCINI i współaut. 2004b).

Klasyczną, lecz wciąż jeszcze szeroko stosowaną metodą, pozwalającą na wstępne określenie, jakie czynniki odpowiedzialne są w konkretnym przypadku za wpływ kontekstu społecznego, jest metoda tzw. pojedynczej i podwójnej siatki. Poszczególne osobniki lub grupy osobników odizolowuje się od współtowarzyszek za pomocą podwójnej siatki, uniemożliwiającej im wszelkie formy bezpośrednich kontaktów społecznych i pozwalającej jedynie na przepływ lotnych feromonów, lub też za pomocą pojedynczej siatki, pozwalającej rozdzielonym osobnikom jedynie na pewne specyficzne formy kontaktów społecznych (na przykład na kontakty

czułkowe), blokującej jednak inne typy kontaktów (HUANG i współaut. 1998, SZCZUKA i GODZIŃSKA 2000, SLEDGE i współaut. 2001, KATZAV-GOZANSKY i współaut. 2004, LEONCINI i współaut. 2004a). Dzięki tej metodzie ustalono, między innymi, że stymulujący wpływ wielkości grupy na ekspresję/supresję pełnej sekwencji zachowania łowieckiego u robotnic mrówki ćmawej wymaga możliwości swobodnego kontaktowania się osobników i nie zachodzi ani wtedy, gdy kontakty między nimi są całkowicie wyeliminowane przez podwójną siatkę, ani nawet wtedy, gdy są ograniczone przez pojedynczą siatkę (SZCZUKA i GODZIŃSKA 2000).

Kontakty społeczne mrówek

Trofalaksja

Kontakty społeczne obserwowane w koloniach mrówek przybierają bardzo różne formy, począwszy od biernego ocierania się osobników aż po skomplikowane wzorce zachowań przyjaznych i agonistycznych (czyli związanych z okazywaniem agresji lub uległości podczas konfrontacji międzyosobniczych) (IMMELMAN i BEER 1989). Niezwykle ciekawą formą kontaktu społecznego jest tzw. trofalaksja, do niedawna definiowana jako wzajemna lub jednostronna wymiana płynnego pokarmu. Najbardziej typowa forma trofalaksji, tak zwana trofalaksja stomodealna (oralna), to wzajemny kontakt narządów gębowych dwóch lub większej liczby osobników, podczas którego mrówki przekazują sobie płynny pokarm, magazynowany przez nie w specjalnym rozszerzeniu przewodu pokarmowego, tzw. żołądka społecznym (wolu) (CYBULSKA i GODZIŃSKA 1999, CYBULSKA i współaut. 2000, KORCZYŃSKA i współaut. 2004).

Obecnie wiadomo już, że trofalaksja pełni nie tylko funkcje pokarmowe. W szczególności, okazało się, że zachowanie to może również pełnić funkcję zachowania agonistycznego. U wielu gatunków mrówek zaobserwowano, że robotnica zaatakowana przez innego osobnika może odpowiedzieć na atak oferowaniem wydzielonej z wola kropli płynnego pokarmu. Zazwyczaj napastniczka przyjmuje pokarm, co ma hamujący wpływ na jej agresywność. Mrówki mogą w ten sposób obronić się przed atakiem osobników należących do innych kolonii, a nawet do innego gatunku. Zjawisko to określa się terminem „trofalaktyczne uspokojenie” (ang. trophalactic appeasement) (CYBULSKA i GODZIŃSKA 1999, CYBULSKA i współaut. 2000, KORCZYŃSKA i współaut. 2004).

Trofalaksja odgrywa również kluczową rolę w wymianie związków chemicznych odpowiedzialnych za wzajemne rozpoznawanie się współtowarzyszek z tej samej kolonii. Szczególnie istotną rolę odgrywają w nim tak zwane węglowodory kutikularne, związki syntetyzowane w ciele tłuszczowym każdej dorosłej mrówki, a następnie przedostające się na powierzchnię jej ciała oraz do tak zwanych gruczołów zagardzielowych znajdujących się w jej głowie. Węglowodory kutikularne magazynowane w gruczołach zagardzielowych są następnie wymieniane i mieszane przede wszystkim właśnie podczas aktów trofalaksji. Następnie podczas czyszczenia ciała mrówka rozprawdza tę mieszaninę na całej jego powierzchni. W rezultacie na powierzchni jej ciała powstaje specyficzny wzorec bodźców chemicznych, określane jako „wiza kolonii”. Zawiera on zarówno węglowodory syntetyzowane przez danego osobnika, jak i te, które otrzymał od swoich współtowarzyszek w wyniku trofalaksji i w mniejszym stopniu także w wyniku innych kontaktów społecznych. Mrówki odróżniają współtowarzyszki ze swojej kolonii od osobników obcych przede wszystkim właśnie dzięki percepcji tego wysoce specyficznego wzorca węglowodorów kutikularnych i porównywaniu go ze wzorcem „wizy kolonii”, zakodowanym w ich mózgu w postaci odpowiedniej, stale uaktualnianej reprezentacji. Jeśli profil węglowodorów kutikularnych obecny na ciele innej mrówki w zbyt znacznym stopniu odbiega od aktualnej wizy kolonii, osobnik taki jest zazwyczaj atakowany (LACY i SHERMAN 1983, CYBULSKA i GODZIŃSKA 1999, CYBULSKA i współaut. 2000, KORCZYŃSKA i współaut. 2004, ERRARD i współaut. 2006).

Rozpoznawanie współtowarzyszek z tej samej kolonii w oparciu o percepcję profili węglowodorów kutikularnych obecnych na powierzchni ich ciała wymaga więc istnienia odpowiedniego wzorca nerwowego (ang. neural template), zapisanego w mózgu mrówki w postaci śladu pamięciowego, określanego też czasem jako tzw. reprezentacja społeczna (LENOIR i współaut. 1999, ERRARD i współaut. 2006). Reprezentacje takie wytwarzają się u mrówek już w bardzo wczesnym okresie życia. Jak to wykazali w eleganckich eksperymentach ISINGRINI i współaut. (1985) oraz CARLIN i SCHWARTZ (1989), robotnice mrówek z gatunków *Cataglyphis cursor* i *Camponotus floridanus* uczą się rozpoznawać potomstwo z własnej kolonii już podczas stadium larwalnego. Informacja ta ulega

następnie zachowaniu mimo tego, że podczas przeobrażenia cały układ nerwowy owada przechodzi dramatyczną reorganizację. Wzorce takie mogą być przechowywane w pamięci robotnic przez zadziwiająco długie czas. ERRARD (1994) badała długotrwałość takich śladów pamięciowych u robotnic mrówek z gatunków *Manica rubida* i *Formica selysi*, wychowanych w mieszanych grupach zawierających osobniki należące do obydwu tych gatunków, a następnie odseparowanych od mrówek z obcego gatunku. Mrówki takie jeszcze po upływie roku nie wykazywały zachowań agresywnych w stosunku do osobników z gatunku, z którym zostały wychowane, nawet jeśli osobniki te były im całkowicie nieznane. Odpowiednie wzorce nerwowe w ich mózgach, kodujące informację o zapachu tego gatunku, musiały więc przetrwać przez cały ten czas.

Należy jednak pamiętać, że zapach kolonii nie jest statyczny, ale zmienny w czasie, podobnie musi być więc z jego wzorcem. Procesy uczenia się uczestniczące w formowaniu się wzorców nie mogą więc być ograniczone w czasie jedynie do wczesnych faz rozwojowych, lecz muszą być kontynuowane również w dorosłym życiu mrówki. Robotnice muszą więc uczestniczyć w ciągłych i częstych kontaktach z innymi współtowarzyszkami nie tylko w celu stałej wymiany węglowodorów kutikularnych i uaktualniania profilu tych związków obecnego na powierzchni ich ciała, lecz również w celu stałej aktualizacji wzorca nerwowego stanowiącego reprezentację tego profilu, wspólnego dla całej kolonii. Z uwagi na dynamiczny charakter tego wzorca brak kontaktów społecznych może istotnie zakłócić mechanizm jego funkcjonowania i prowadzić do poważnych zaburzeń w procesach rozpoznawania współtowarzyszek i wrogów (LENOIR i współaut. 1999). Zasady te dotyczą również innych społecznych błonkówek. Jak niedawno stwierdzono, wzorce, używane przy rozpoznawaniu współtowarzyszek przez pszczoły miodne pełniące funkcję strażniczek przy wejściu do gniazda, ulegają niezwykle szybkim zmianom, które mogą powstać nawet w wyniku bardzo krótkiej ekspozycji na bodźce wyzwalające takie modyfikacje (BREED i współaut. 2004).

Inne kontakty społeczne uczestniczące w wymianie węglowodorów kutikularnych

Międzyosobniczy transfer węglowodorów kutikularnych zachodzi nie tylko podczas

trofalaksji, ale również za pośrednictwem wzajemnego lizania się współtowarzyszek z tej samej kolonii, określanego też jako wzajemne czyszczenie ciała (ang. allogrooming). Dzieje się tak w szczególności w przypadku gatunków mrówek nie uprawiających trofalaksji, do których zalicza się, między innymi, prymitywne mrówki z podrodziny Ponerinae oraz niektóre mrówki z podrodziny Myrmicinae, zamieszkujące suche środowiska, a w ich liczbie przede wszystkim mrówki z rodzaju *Aphaenogaster* oraz żniwiarki z rodzajów *Pogonomyrmex* i *Messor*.

Wymiana węglowodorów kutikularnych może też zachodzić podczas jeszcze innych form kontaktów fizycznych, takich jak transport młodych robotnic pomiędzy różnymi gniazdami z tej samej kolonii oraz bierne ocieranie się mrówek o siebie (CYBULSKA i GODZIŃSKA 1999; LENOIR i współaut. 1999, 2001a, 2001b; KORCZYŃSKA i współaut. 2004; WAGNER-ZIEMKA i współaut. 2006).

Kontakty czułkowe

Ważną kategorię kontaktów społecznych obserwowanych w koloniach mrówek stanowią tzw. kontakty czułkowe, podczas których współtowarzyszki obmacują się czułkami, na których znajdują się liczne wyspecjalizowane receptory (DUMPERT 1978, WILSON 1979, HÖLLDOBLER i WILSON 1990). To właśnie kontakty czułkowe umożliwiają mrówkom odróżnianie współtowarzyszek z tej samej kolonii od osobników obcych. Częstość kontaktów czułkowych z współtowarzyszkami pozwala też mrówkom na ocenę gęstości osobników na określonym obszarze, a nawet na ocenę liczby robotnic wykonujących określony typ pracy, na przykład wynoszenie odpadków na śmietnisko (GORDON i współaut. 1993, MESKALI i współaut. 1995, DAHBI i LENOIR 1998, GORDON i MEHDIABADI 1999).

Zachowania agonistyczne

Mrówki angażują się również w zachowania agonistyczne, mające często charakter zrytualizowany. Przejawy agresywności względem współtowarzyszek z tej samej kolonii mają najczęściej charakter walk o dominację i dostęp do rozrodu (HÖLLDOBLER i WILSON 1998). Jak już wspomniano, zachowania agresywne mogą być również wyzwalane przez rozbieżność pomiędzy profilem węglowodorów kutikularnych znajdującym się na ciele innego osobnika a aktualnym wzorcem

„wizy kolonii” (LACY i SHERMAN 1983, CYBULSKA i GODZIŃSKA 1999, CYBULSKA i współaut. 2000, KORCZYŃSKA i współaut. 2004, ERRARD i współaut. 2006). Mrówki sygnalizują sobie agresywne zamiary na różne sposoby. Groźenie może przybierać formę rozwierania żuwaczek bądź też podginania odwłoka, sygnalizującego gotowość do żądlenia (u gatunków posiadających żądło) bądź też pryskania kwasem mrówkowym (u mrówek z podrodziny Formicinae, których gruczoł jadowy zawiera stężony kwas mrówkowy). Mrówki mogą też przybierać tzw. pozy dominacji i pozy uległości. Mrówka sygnalizująca dominację stara się jak najbardziej podkreślić rozmiary swojego ciała, prostując odnóża na maksymalną wysokość i wyprostowując czułki. Mrówka przybierająca pozę uległości zachowuje się w całkowicie przeciwnym sposób: kuli ciało

i przypląszcza je do podłoża, składa też czułki i przyciska je do ciała.

Pozy dominacji i uległości mrówek są zaskakująco podobne do analogicznych poz obserwowanych u ssaków. Należy jednak pamiętać, że mrówki przyjmują takie pozy także i wewnątrz swoich gniazd, a więc w warunkach ciemności. Rozpoznawanie pozy przyjmowanej przez współtowarzyszkę odbywa się więc u tych owadów najprawdopodobniej za pośrednictwem bodźców dotykowych, a być może także bodźców chemicznych. Na przykład, rozwarcie żuwaczek wiąże się – przynajmniej u niektórych mrówek – z jednoczesnym uwolnieniem wydzieliny gruczołów żuwaczkowych (GODZIŃSKA 1996, HÖLDOBLER i WILSON 1998, KORCZYŃSKA i współaut. 2004).

WPLYW IZOLACJI SPOŁECZNEJ NA PRZEŻYWALNOŚĆ MRÓWEK

Ogólnie przyjęty potoczny pogląd głosi, że robotnice mrówek nie są zdolne do przeżycia w warunkach izolacji społecznej. I rzeczywiście, liczne badania doświadczalne potwierdziły, że izolacja społeczna wywiera z reguły silny wpływ negatywny na przeżywalność robotnic mrówek (GRASSÉ i CHAUVIN 1944, LEDOUX 1967, NORTH 1987, FRANKS i PARTRIDGE 1994, BOULAY i współaut. 1999b). Zjawisko szybkiego wymierania robotnic mrówek w warunkach izolacji społecznej opisali po raz pierwszy GRASSÉ i CHAUVIN (1944) u mrówek z gatunków *Formica rufa* i *Leptothorax tuberosus*. Robotnice tych gatunków, schwytane w terenie i następnie umieszczone w warunkach izolacji społecznej, wymierały niezwykle szybko, mimo zapewnienia im dostępu do pokarmu. Około 50% mrówek wymarło już po 5 dniach izolacji. Podobne dane uzyskano później także dla innych gatunków mrówek. I tak, LEDOUX (1967) stwierdził, że choć robotnice mrówki *Aphaenogaster senilis* stosunkowo dobrze znoszą izolację społeczną, ich przeżywalność jest niższa, jeśli są przetrzymywane pojedynczo niż wtedy, gdy przetrzymuje się je w grupie składającej się z większej liczby osobników. Z kolei, NORTH (1987) wykazał, że robotnice rudej mrówki leśnej *Formica rufa* przeżywają dłużej w warunkach deprywacji pokarmowej, jeśli przetrzymuje się je w dwójkach niż wtedy, gdy przetrzymuje się je pojedynczo, a jeszcze dłużej jeśli przetrzymuje się je w grupach skła-

dających się z 4-8 osobników. Jeden z najbardziej dramatycznych przykładów wpływu izolacji społecznej na przeżywalność mrówek znaleziono u amerykańskich mrówek koczujących z gatunku *Eciton burchelli*: po oddzieleniu od swoich współtowarzyszek robotnice tego gatunku przeżywały jedynie kilka godzin (FRANKS i PARTRIDGE 1994).

Wpływ izolacji społecznej oraz deprywacji pokarmowej na przeżywalność mrówek przeanalizowali szczegółowo BOULAY wraz ze współpracownikami (1999b) na przykładzie robotnic mrówki gmachówki *Camponotus fellah*. We wstępnych testach zbadano przeżywalność zbieraczek tego gatunku schwytanych w terenie około dwa tygodnie wcześniej i przetrzymywanych następnie pojedynczo w warunkach deprywacji społecznej i pokarmowej, lecz z nieograniczonym dostępem do wody. Wynik tego pilotowego doświadczenia był podobny do tego, jaki uzyskali wcześniej GRASSÉ i CHAUVIN (1944): 46% odosobnionych owadów wymarło już po 3 dniach izolacji. Gdy jednak izolacji społecznej poddano młode, 2-3 tygodniowe robotnice *C. fellah* urodzone w hodowlach laboratoryjnych, wynik doświadczenia był odmienny. Tym razem, średnia przeżywalność mrówek umieszczonych pojedynczo w warunkach deprywacji pokarmowej wynosiła około 27 dni, zaś w warunkach dostępu do pokarmu była jeszcze wyższa i wynosiła około 59 dni. Jak więc widać, wpływ izolacji społecznej na

przeżywalność robotnic mrówek może w bardzo silnym stopniu zależeć od ich statusu behawioralnego: młode robotnice urodzone w laboratorium i pełniące jeszcze funkcje opiekunek potomstwa znosiły izolację społeczną o wiele lepiej niż mrówki pobrane w terenie, pełniące już funkcję zbieraczek. Należy pamiętać, że u owadów społecznych zmiana statusu behawioralnego, jest z reguły związana ze znacznym zmniejszeniem zawartości substancji odżywczych magazynowanych w ciele (PORTER i JORGENSEN 1981, HÖLLDOBLER 1984, O'DONNELL i JEANNE 1995, BLANCHARD i współaut. 2000, TOTH i ROBINSON 2005, TOTH i współaut. 2005). Niższa przeżywalność mrówek schwytanych w terenie mogła więc mieć związek z niższą zawartością substancji odżywczych w ich ciele. Za prawdziwością tego przypuszczenia przemawia fakt, że w odróżnieniu od zbieraczek pobranych w terenie, wszystkie młode robotnice *C. fellah* urodzone w laboratorium miały rozdęte odwłoki, co świadczy o tym, że magazynowały w nich rezerwy pokarmowe. U gmachówek takie rozdęcie odwłoka jest najczęściej związane albo z gromadzeniem płynnego pokarmu w specjalnym rozszerzeniu przewodu pokarmowego, tak zwanym żołądku społecznym, albo z rozrostem ciała tłuszczowego, tak zwaną adipogastrią, albo też z obydwoma tymi czynnikami (EMERY 1898, WILSON 1974, HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Wiadomo zaś, że przeżywalność robotnic mrówek wzrasta, jeśli ich ciała zawierają duże ilości składników odżywczych, lub też jeśli przetrzymuje się je razem z osobnikami specjalizującymi się w magazynowaniu pokarmu (PORTER i TSCHINKEL 1985, LACHAUD i współaut. 1992).

Doświadczenia BOULAYA i współpracowników (1999b) wykazały jednoznacznie, że dostępność pokarmu w niezwykle ważny sposób wpływa na przeżywalność robotnic mrówek w warunkach izolacji społecznej: młode robotnice *C. fellah* przeżywały istotnie dłużej, jeśli podczas izolacji społecznej miały dostęp do pokarmu. Doświadczenia te wykazały jednak również, że izolacja społeczna wywiera silny wpływ negatywny na przeżywalność mrówek nawet wtedy, gdy nie jest połączona z deprywacją pokarmową. Dowiodły tego porównania przeżywalności mrówek przetrzymywanych pojedynczo i w dwójkach w warunkach deprywacji pokarmowej oraz dostępu do pokarmu. Co ciekawe, w warunkach deprywacji pokarmowej obecność drugiej mrówki nie wywierała istotnego wpływu na średni czas przeżycia izolowanych robotnic

C. fellah. Jednak w warunkach dostępu do pokarmu osobniki przetrzymywane pojedynczo przeżywały średnio o około 20% krócej niż mrówki przetrzymywane wraz z współtowarzyszką. Dane te dowodzą, że stresogenne skutki izolacji społecznej robotnic mrówek nie mogą być utożsamiane wyłącznie ze skutkami deprywacji pokarmowej. Potwierdzają także w pełni wcześniejsze dane dowodzące że efekt grupy może wystąpić u mrówek już wtedy, gdy grupa składa się jedynie z dwóch osobników (CHEN 1937a, b; GRASSÉ i CHAUVIN 1944; GRASSÉ 1946; NORTH 1987; KORCZYŃSKA 2001).

Stresogeny charakter izolacji społecznej potwierdziło też kolejne doświadczenie BOULAYA i współpracowników (1999b), w którym młode robotnice *C. fellah* przetrzymywano przez trzy dni bądź pojedynczo, bądź też w grupach składających się z 10 robotnic, a następnie sprawdzono, czy miało to istotny wpływ na masę ich ciała. U robotnic przetrzymywanych w warunkach dostępu do pokarmu nie zaobserwowano istotnych zmian masy ciała, niezależnie od tego, czy były one przetrzymywane pojedynczo, czy też w grupach. Zmian takich nie zaobserwowano również u mrówek przetrzymywanych w warunkach deprywacji pokarmowej w grupach składających się z 10 osobników. Natomiast u mrówek przetrzymywanych w warunkach deprywacji pokarmowej pojedynczo zaobserwowano istotną utratę masy ciała (około 15%). Wyniki te potwierdzają, że izolacja społeczna jest dla mrówek silnym fizjologicznym czynnikiem stresogennym, który może skracać czas życia i indukować spadek masy ciała.

Z drugiej strony jednak należy podkreślić, że istnieje też szereg doniesień dowodzących, że mrówki z różnych gatunków mogą dobrze znosić nawet stosunkowo długie okresy izolacji społecznej. Jak stwierdził LEDOUX (1967), robotnice mrówki *Aphaenogaster senilis* przetrzymywane w warunkach izolacji społecznej z reguły przeżywały przez wiele tygodni, choć długość ich życia była zredukowana w porównaniu z przeżywalnością robotnic przetrzymywanych w grupach. Robotnice tego gatunku przetrzymywane pojedynczo lepiej znosiły też wysokie temperatury niż osobniki przetrzymywane w grupie. W przypadku odporności na zimno sytuacja przedstawiała się jednak odwrotnie.

Wyniki dowodzące, że mrówki mogą stosunkowo długo przeżywać w warunkach izolacji społecznej uzyskano także w bada-

niach przeprowadzonych w Pracowni Etnologii Instytutu Nenckiego. W ramach badań nad długowiecznością robotnic mrówek w warunkach laboratoryjnych obserwowano, między innymi, grupy robotnic prymitywnej mrówki *Ectatomma tuberculatum* (podrodzina Ponerinae) oraz mrówki gmachówki *Camponotus ligniperda* aż do chwili śmierci ostatniej robotnicy. W obydwu przypadkach ostatni osobnik z wymierającej grupy żył samotnie jeszcze przez kilka miesięcy, choć poziom jego aktywności ogólnej był znacznie obniżony (GODZIŃSKA i współaut. 1999). Także w niedawno opublikowanych badaniach KORCZYŃSKIEJ i współaut. (2005), w których robotnice mrówki gmachówki koniczek (*Camponotus herculeanus*) przetrzymywano w warunkach izolacji społecznej przez okres 5 lub 20 dni, śmiertelność odizolowanych osobników była bardzo niska. Jedynie po kilka spośród kilkuset odizolowanych mrówek nie przeżyło do końca obydwu tych okresów izolacji.

Ostatnio, Wnuk i Godzińska (nieopublikowane obserwacje własne) porównali też przeżywalność robotnic rudej mrówki leśnej *Formica polyctena* pobranych z dwóch różnych stref sztucznego gniazda laboratoryjnego. W gnieździe tym od kilku miesięcy nie było już królowej ani potomstwa, nie można więc było stwierdzić, czy jakieś robotnice znajdują się jeszcze w fazie rozwojowej opieki nad potomstwem. Można było porównać jedynie przeżywalność robotnic pobranych z wnętrza gniazda, z próbek pełniących rolę jego komór, oraz osobników schwytanych na wybiegu gniazda, pełniących ewidentnie funkcję zbieraczek. Jak się następnie okazało, w warunkach izolacji społecznej przebiegającej z dostępem do pokarmu węglowodanowego robotnice pobrane z wnętrza gniazda przeżywały istotnie dłużej niż robotnice pobrane z wybiegu. Co zaskakujące, obydwie klasy izolowanych robotnic wymierały wolniej niż ich współtowarzyszki pozostawione w stosunkowo dużym gnieździe macierzystym. Wynik ten dowodzi, że izolacja społeczna nie zawsze stanowi dla mrówek sytuację

o charakterze jednoznacznie stresogennym w porównaniu z przebywaniem w większej grupie robotnic.

Interesujące wyniki przyniosło też inne doświadczenie wykonane niedawno w naszej pracowni, w którym materiał badawczy stanowiły mrówki z naturalnej kolonii mieszczonej składającej się z amazoнок (*Polyergus rufescens*), gatunku, w którym występuje obligatoryjne pasożytnictwo społeczne, oraz z ich niewolnic, robotnic pierwomrówki łagodnej (*Formica fusca*). Wstępną fazę tego doświadczenia stanowiła kilkudniowa izolacja społeczna robotnic obydwu tych współżyjących ze sobą gatunków w warunkach dostępu do pokarmu. Podczas gdy robotnice pierwomrówki łagodnej bez problemu przeżyły izolację społeczną (po trzech dniach wymarły jedynie dwie spośród 232 izolowanych robotnic tego gatunku), to amazonki odpowiedziały na nią dramatyczną śmiertelnością. Już po dwóch dniach izolacji wymarło 49 spośród 300 robotnic tego gatunku (16,3%), a po trzech dniach izolacji liczba ta jeszcze wzrosła i w sumie wymarły 84 amazonki, czyli 28% całej izolowanej grupy. Nasunęło się więc pytanie, czy tak wysoka śmiertelność pojawiła się w odpowiedzi na izolację społeczną jako taką (czyli na brak kontaktów z jakimikolwiek współtowarzyszkami), czy też w odpowiedzi na pozbawienie amazoнок kontaktów z niewolnicami, od których są w wysokim stopniu zależne. W kolejnym doświadczeniu mrówki z tej kolonii poddano więc izolacji bądź pojedynczo, bądź z współtowarzyszką z tego samego lub z innego gatunku. Także i tym razem amazonki przetrzymywane pojedynczo odpowiedziały na izolację szybkim wymieraniem. Natomiast wśród amazoнок przetrzymywanych w towarzystwie robotnic pierwomrówki łagodnej śmiertelność była bardzo niska. Co najciekawsze, obecność drugiej amazonki również redukowała śmiertelność tych mrówek, choć efekt ten był istotny jedynie przez pierwsze 2–3 dni izolacji społecznej (Korczyńska, Szczuka, Kieruzel i Godzińska, nieopublikowane obserwacje własne).

WPLYW IZOLACJI SPOŁECZNEJ NA AKTYWNOŚĆ ROBOTNIC I NA ZUŻYCIE TLENU

Izolacja społeczna może wpływać na aktywność robotnic mrówek i na zużycie przez nie tlenu w bardzo różny sposób. Często pod jej wpływem mrówki stają się mniej ak-

tywne. Jak już wspomniano, zjawisko takie zaobserwowano, między innymi, u ostatnich robotnic, które pozostały przy życiu podczas wymierania większej grupy obserwowanej

w warunkach laboratoryjnych (GODZIŃSKA i współaut. 1999). Podobne wyniki uzyskano również w innym doświadczeniu przeprowadzonym w naszej Pracowni (KORCZYŃSKA 2001), w którym badano zachowanie robotnic afrykańskiej mrówki gmachówki *Camponotus melanocnemis*, hodowanych w tzw. gniazdach podwójnych, umożliwiających im wybór pomiędzy przebywaniem w warunkach ekspozycji na światło bądź też w ciemności. Jak się okazało, mrówki przebywające w takim gnieździe pojedynczo wykazywały niezwykle niski poziom aktywności w porównaniu z osobnikami przetrzymanymi w grupach składających się z dwóch lub z większej liczby osobników. W rezultacie, wyniki uzyskane dla tych osobników tak dalece odbiegały od pozostałych danych, że zdecydowano, by nie brać ich pod uwagę w ogólnej analizie wyników tego doświadczenia. Co ciekawe, nawet obecność jednej tylko współtowarzyszki wystarczała już, by podnieść poziom aktywności izolowanych mrówek.

Izolacja społeczna może też wpływać na wzorzec aktywności dobowej poszczególnych osobników. COLE (1991) stwierdziła, że u izolowanych robotnic mrówki *Leptothorax allardycei* zanikają charakterystyczne szybkie, periodyczne zmiany w poziomie aktywności, jakie obserwuje się w większych grupach i w całych koloniach tego gatunku. Zdaniem tej badaczki, efekt ten wynika z tego, że w warunkach przebywania w grupie robotnice tego gatunku pobudzają się wzajemnie do aktywności, zaś w warunkach izolacji społecznej te pobudzające interakcje międzyosobnicze nie są obecne. W doświadczeniach NORTHA (1987, 1993) okołodobowy rytm aktywności lokomotorycznej utrzymywał się

jednak właśnie u izolowanych robotnic rudej mrówki leśnej *Formica rufa*, zaś zanikał u robotnic przetrzymywanych w grupach składających się z większej liczby osobników. Wyraźny okołodobowy rytm zużycia tlenu zaobserwowano również u izolowanych robotnic mrówki gmachówki *Camponotus rufipes* (TAKAHASHI-DEL-BIANCO i współaut. 1992). Działo się tak jednak jedynie wtedy, gdy mrówki przetrzymywane były w stałej ciemności (DD). W warunkach ekspozycji na działanie stałego oświetlenia (LL), znanego z tego, że wywiera hamujący wpływ na aktywność mrówek (m. in. ROSENGREN 1977) rytm taki nie był obserwowany.

Liczne badania wykazały też, że izolacja społeczna może silnie podwyższać zużycie tlenu przez robotnice mrówek. GALLÉ (1978) opisał taki efekt u robotnic mrówki gmachówki *Camponotus vagus* oraz u robotnic różnych gatunków z rodzaju *Formica*, zaś MARTIN (1991) opisał podobne zjawiska u mrówki *Leptothorax unifasciatus*. Niektóre doświadczenia dały jednak wyniki odmienne. I tak, BRIAN (1973) nie znalazł istotnych różnic w zużyciu tlenu robotnic z gatunku *Myrmica rubra* przetrzymywanych pojedynczo i w grupach złożonych z 10 osobników. Należy jednak zaznaczyć, że jego doświadczenie trwało jedynie 5 godzin. TOROSSIAN (1977) stwierdził z kolei, że zużycie tlenu przez robotnice mrówki *Dolichoderus quadripunctatus* wzrastało w odpowiedzi na izolację społeczną, lecz jedynie wtedy, jeśli mrówki były badane podczas okresu hibernacji. Gdy doświadczenie takie przeprowadzano w okresie letnim, w którym mrówki te były w pełni aktywne, uzyskiwano całkowicie przeciwny wynik.

WPŁYW IZOLACJI SPOŁECZNEJ NA TEMPO AKTYWACJI JAJNIKÓW I FIZJOLOGIĘ ROZRODU MRÓWEK

Izolacja społeczna, zwłaszcza zastosowana w młodym wieku, wywiera niezwykle istotny wpływ na przebieg ontogenezy mrówek. Pod jej wpływem fizjologiczny i behawioralny rozwój robotnic mrówek może ulec znacznemu spowolnieniu. Zjawisko to opisano zarówno u pospolitych rudych mrówek leśnych z gatunku *Formica polyctena* (OTTO 1958), jak i u prymitywnych mrówek z gatunku *Ectatomma tuberculatum*, należącego do podrodziny Ponerinae (CHAMPALBERT 1986, CHAMPALBERT

i LACHAUD 1990, FÉNERON i BILLEN 1996). Dotyczy to w szczególności fazy poprzedzającej aktywację jajników, która pod wpływem izolacji społecznej ulega wydłużeniu.

Stwierdzono też, że izolacja społeczna wywiera ujemny wpływ na liczbę jaj składanych przez robotnice mrówek z gatunku *Leptothorax nylanderii* (PLATEAUX i SAINT-PIERRE 1982, SALZEMANN 1986, SALZEMANN i PLATEAUX 1988).

WPLYW IZOLACJI SPOŁECZNEJ NA ONTOGENEZĘ ZACHOWAŃ SPOŁECZNYCH MRÓWEK

Izolacja społeczna we wczesnym okresie stadium postaci dojrzałej, tuż po wykluciu się mrówki z poczwarki, wpływa w bardzo istotny sposób na ontogenezę zachowań społecznych mrówek. Jak stwierdził LENOIR (1979), u pospolitych mrówek z gatunku *Lasius niger* (hurtnica pospolita) całkowita izolacja społeczna robotnicy od chwili wyklucia z poczwarki poważnie zmniejsza jej zdolność do integracji społecznej. Mrówki takie stają się niesłyszalne agresywne i utworzenie z nich grupy staje się niezwykle trudne. Przejściowa izolacja społeczna dorosłej robotnicy tego gatunku nie pociąga jednak za sobą aż tak poważnych skutków.

Podobne wyniki uzyskała również LE ROUX (1980) w doświadczeniu, którym robotnice mrówek z gatunków *Myrmica laevinodis* (wścieklica zwyczajna) i *Myrmica ruginodis* (wścieklica podobna) poddawano izolacji społecznej przez okres 1 lub 2 miesiące, zaczynając się albo począwszy od stadium poczwarki, albo też dopiero w wieku 8 dni od chwili osiągnięcia stadium postaci dojrzałej. Jak się okazało, robotnice wścieklicy zwyczajnej, które spędziły pierwszych osiem dni w swojej kolonii macierzystej, były w pełni akceptowane przez współtowarzyszki nawet po 2 miesiącach izolacji społecznej. Natomiast robotnice poddane izolacji społecznej począwszy od stadium poczwarki były często odrzucane przez kolonię macierzystą, zwłaszcza jeżeli izolacja trwała 2 miesiące. Podobne wyniki uzyskano dla wścieklicy podobnej, z tym, że mrówki z tego gatunku odrzucały robotnice odizolowane w stadium poczwarki niezależnie od czasu trwania izolacji społecznej (1 lub 2 miesiące), natomiast ponowna readopcja robotnic odizolowanych już w wieku 8 dni była znacznie częstsza, lecz nie aż tak powszechna, jak to miało miejsce w przypadku wścieklicy zwyczajnej.

Wpływ izolacji społecznej we wczesnym okresie życia na późniejsze zachowanie ro-

botnic zbadano również na przykładzie mrówek gmachówek z gatunków *Camponotus vagus* i *C. floridanus* (MOREL 1983, MOREL i BLUM 1988). Także i tym razem okazało się, że pozbawienie robotnicy kontaktów z współtowarzyszkami podczas pierwszych kilku godzin po wykluciu się z poczwarki bardzo poważnie zaburzało zarówno jej późniejszą zdolność do rozpoznawania współtowarzyszek, jak i sposób, w który ona sama była przez nie traktowana.

Podobny wynik uzyskano również w doświadczeniu, w którym izolowano od chwili wyklucia z poczwarki młode robotnice rudych mrówek leśnych z gatunku *Formica lugubris*. Mrówki takie zachowywały się w sposób agresywny nie tylko w stosunku do robotnic z innego gatunku rudych mrówek leśnych (*Formica rufa*), co jest u tego gatunku zjawiskiem normalnym, lecz również w stosunku do osobników z własnego gatunku (LE MOLI i MORI 1984).

Skutki izolacji społecznej mającej miejsce we wczesnym okresie życia przeanalizowano też u mrówek z gatunku *Ectatomma tuberculatum*, należącego do prymitywnej podrodziny Ponerinae. W szczególności, stwierdzono, że jeśli dziesięciodniowa izolacja nastąpiła pomiędzy 0 i 10, 4 i 14, lub 8 i 18 dniem od chwili wyklucia się z poczwarki, jej skutkiem było jedynie spowolnienie rozwoju behawioralnego. Natomiast jeśli miała ona miejsce pomiędzy 2 i 12 dniem od chwili wyklucia się z poczwarki, konsekwencje jej były znacznie poważniejsze i polegały na istotnych zaburzeniach opieki nad potomstwem. Jak ustalono, w ciągu 4 pierwszych dni po wykluciu się z poczwarki występuje u mrówek z tego gatunku tzw. faza wrażliwa, podczas której robotnica nie może być pozbawiona kontaktów społecznych, jeśli w przyszłości mają się u niej rozwinąć normalne zachowania opiekuńcze (CHAMPALBERT 1986, CHAMPALBERT i LACHAUD 1990).

METODY BADANIA WPLYWU PRZEJŚCIOWEJ IZOLACJI SPOŁECZNEJ NA ZACHOWANIA SPOŁECZNE MRÓWEK

W badaniach wpływu przejściowej izolacji społecznej na zachowania społeczne mrówek stosuje się kilka nieco odmiennych metod badawczych. W niektórych pracach

doświadczalnych badających to zagadnienie robotnice poddane izolacji społecznej łączono z współtowarzyszkami pochodzącymi z kolonii macierzystej, a następnie ob-

serwowano zachowanie i wzajemne reakcje obydwu tych klas robotnic. Mrówki takie łączono ze sobą na terenie neutralnym (BOULAY i współaut. 2003, KATZAV-GOZANSKY i współaut. 2004), albo też osobniki poddane uprzednio izolacji wprowadzano bezpośrednio do gniazda macierzystego (BOULAY i współaut. 2000a, 2004).

Najważniejszą metodą stosowaną szeroko w badaniach wpływu izolacji społecznej na zachowania społeczne mrówek jest tak zwany test spotkania dwójki osobników po okresie izolacji społecznej. Podczas okresu izolacji społecznej mrówki przetrzymywane są pojedynczo w probówkach zaopatrzonych w wodę w postaci rezerwuaru wypełniającego zasklepiiony koniec próbówki i utrzymywanego na właściwym miejscu przez ściśle zwinięty tampon z waty. Drugi, otwarty koniec próbówki zabezpiecza się przy pomocy korka z nieco luźniej zwiniętej suchej waty. Jeśli izolacja społeczna nie

jest połączona z deprivacją pokarmową, we wnętrzu próbówki umieszcza się też pokarm węglowodanowy (zwykle jest to miód zmieszany z tartym jabłkiem i z piaskiem dodanym po to, by mieszanina była mniej lepka). Tuż przed rozpoczęciem testu spotkania z dwóch probówek usuwa się pokarm i watę zatykającą ich wyloty, a następnie łączy się ze sobą ich otwarte końce i obserwuje lub filmuje zachowanie obydwu osobników (BOULAY i współaut. 1999a, 1999b, 2000b; BOULAY i LENOIR 2001; CYBULSKA i GODZIŃSKA 1999; CYBULSKA i współaut. 2000; GODZIŃSKA 2004, 2006; KATZAV-GOZANSKY i współaut. 2004; KORCZYŃSKA i współaut. 2005; WAGNER-ZIEMKA i współaut. 2006). Przed rozpoczęciem testu spotkania mrówki mogą również zostać poddane dodatkowym zabiegom, na przykład otrzymać zastrzyki doodwłokowe substancji aktywnych (BOULAY i współaut. 2000b, KORCZYŃSKA i współaut. 2005).

TROFALAKSJA INDUKOWANA PRZEZ SPOŁECZNĄ IZOLACJĘ

DEFINICJA I WARUNKI WYSTĘPOWANIA

Jednym z najbardziej spektakularnych behawioralnych skutków izolacji społecznej u mrówek jest zjawisko tak zwanej trofalaksji indukowanej przez społeczną izolację (ang. isolation-induced trophallaxis), opisane stosunkowo niedawno u robotnic kilku gatunków mrówek-gmachówek z rodzaju *Camponotus* (BOULAY i współaut. 1999a, b, 2000a, b, 2003, 2004; BOULAY i LENOIR 2001; CYBULSKA i współaut. 2000; KATZAV-GOZANSKY i współaut. 2004; KORCZYŃSKA i współaut. 2005; GODZIŃSKA 2004, 2006). Polega ono na podwyższonej gotowości do angażowania się w kontakty trofalaktyczne z współtowarzyszkami w porównaniu do poziomu tych kontaktów obserwowanego u mrówek, które nie zostały poddane izolacji społecznej. Zjawisko to obserwuje się również wtedy, gdy izolacja społeczna nie była połączona z deprivacją pokarmową. Warunki izolacji społecznej połączonej z dostępem do pokarmu stanowią więc doskonałe narzędzie do badań nad mechanizmami leżącymi u podstaw zachowań trofalaktycznych pełniących funkcje inne niż pokarmowa (CYBULSKA i GODZIŃSKA 1999; GODZIŃSKA 2004, 2006).

FUNKCJE TROFALAKSJI INDUKOWANEJ PRZEZ IZOLACJĘ SPOŁECZNĄ

Ujednolicanie wizy kolonii

Badania mające na celu ustalenie, jakie funkcje pełni trofalaksja indukowana przez społeczną izolację poszły w kilku głównych kierunkach. Najważniejszy nurt badawczy zogniskował się na roli, jaką zachowanie to pełni w ujednolicaniu wzorców węglowodorów kutikularnych po okresie społecznej izolacji. Liczne doświadczenia z użyciem mrówek gmachówek z gatunku *C. fellah* potwierdziły słuszność hipotezy, że przedłużająca się izolacja społeczna prowadzi do istotnych zmian profilu węglowodorów kutikularnych obecnych na powierzchni ciała osobnika (BOULAY i współaut. 2000a, 2003, 2004; KATZAV-GOZANSKY i współaut. 2004). Analogiczne zjawisko zaobserwowano również u mrówek z nieuprawiającego trofalaksji gatunku *Aphaenogaster senilis* (LENOIR i współaut. 2001a). Wykazano też, że zmiany wzorców węglowodorów kutikularnych powstające pod wpływem izolacji społecznej nasilają się wraz z upływem czasu i że zachowanie się mrówek podczas spotkań z współtowarzyszkami po okresie izolacji społecznej wykazuje silną

korelację z nasileniem tych zmian (BOULAY i współaut. 2000a, 2003, 2004; LENOIR i współaut. 2001a; KATZAV-GOZANSKY i współaut. 2004). Robotnice poddane stosunkowo krótkiej izolacji społecznej, nieprowadzącej jeszcze do powstania istotnych zmian tych wzorców, podczas spotkań pomiędzy sobą oraz z współtowarzyszkami z kolonii macierzystej zachowują się w sposób przyjazny. Zachowanie mrówek z gatunków uprawiających trofalaksję charakteryzuje podwyższony poziom kontaktów trofalaktycznych (BOULAY i współaut. 1999a, 1999b, 2000a, 2000b, 2004; CYBULSKA i współaut. 2000; KATZAV-GOZANSKY i współaut. 2004; KORCZYŃSKA i współaut. 2005), zaś mrówki z nieuprawiającego trofalaksji gatunku *A. senilis* wykazują podwyższony poziom wzajemnego czyszczenia ciała (LENOIR i współaut. 2001a, WAGNER-ZIEMKA i współaut. 2006). W przeciwieństwie do tego mrówki łączone z współtowarzyszkami po dłuższym okresie izolacji społecznej, prowadzącym już do powstawania istotnych zmian profilu węglowodorów kutikularnych, reagują na swoją obecność przejawami agresji. To przełączanie się z zachowań przyjaznych na agresywne nie ma charakteru skokowego i następuje w sposób stopniowy jako funkcja długości czasu izolacji społecznej (BOULAY i współaut. 2000a, 2003, 2004; LENOIR i współaut. 2001a; KATZAV-GOZANSKY i współaut. 2004).

Nie można jednak stwierdzić w sposób jednoznaczny, że przedłużona izolacja społeczna wywiera wyłącznie stymulujący wpływ na agresywność mrówek. W interesującym doświadczeniu BOULAY i LENOIR (2001) odizolowali na okres 20 dni dorosłe, czterotygodniowe robotnice mrówki gmachówki *C. fellah*, a następnie zbadali ich zachowanie w testach agresji, w których skonfrontowano je z robotnicami z tego samego gatunku, lecz z innej kolonii, oraz z robotnicami innego gatunku gmachówek, *C. vagus*. Jak się okazało, podczas gdy normalne robotnice w tym wieku są równie agresywnie względem mrówek z innych kolonii tego samego gatunku, jak wobec mrówek z innego gatunku, mrówki badane po 20 dniach społecznej izolacji wykazywały agresywność jedynie wobec mrówek z innego gatunku, zaś poziom ich agresywności względem mrówek z innych kolonii własnego gatunku obniżył się do tego stopnia, że zaczęły nawet angażować się z nimi w kontakty trofalaktyczne. Ponieważ spadek agresywności wywołany przez izolację społeczną dotyczył wyłącznie agresji skierowanej

ku robotnicom z własnego gatunku, nie mogło tu chodzić o hamujący efekt deprywacji społecznej na ogólną agresywność, wynikający z braku kontaktów społecznych, które, jak wiadomo, modulują i często silnie stymulują agresywne zachowania mrówek. Bardziej prawdopodobne wyjaśnienie uzyskanych wyników stanowi przyjęcie, że długotrwała izolacja społeczna zaburzyła u mrówek zdolność rozpoznawania i identyfikacji współtowarzyszek i wrogów. Doświadczenie to w niezwykle przekonujący sposób ilustruje, jak ważne są ciągłe kontakty społeczne dla dobrego i precyzyjnego funkcjonowania mechanizmów nerwowych leżących u podłoża tej zdolności.

Należy też podkreślić, że zjawisko przełączania się z zachowań przyjaznych na agresywne występujące w odpowiedzi na szczególnie długi czas trwania izolacji społecznej nie zostało, jak dotąd, nigdy jeszcze zaobserwowane w badaniach prowadzonych w naszej pracowni. Nawet w doświadczeniu, w którym badano zachowanie robotnic gmachówki koniczek (*C. herculeanus*), podczas testów spotkania dwójki robotnic po okresie społecznej izolacji trwającym 20 dni, nie zaobserwowano żadnych, nawet najmniejszych przejawów agresywności pomiędzy osobnikami (KORCZYŃSKA i współaut. 2005). Mogło to jednak mieć związek z faktem, że osobniki badane w tym doświadczeniu pochodziły z kolonii pozbawionej królowej. Stymulujący wpływ królowej na agresywność robotnic, w tym zwłaszcza na ich agresywne reakcje względem osobników obcych, jest doskonale udokumentowany w literaturze, także tej najnowszej (HÖLDOBLER 1962, BENOIS 1972, SKIBIŃSKA 1982, BOULAY i współaut. 2003, VANDER MEER i współaut. 2005).

Silne potwierdzenie hipotezy, że trofalaksja indukowana przez społeczną izolację rzeczywiście wiąże się z międzyosobniczym przepływem węglowodorów kutikularnych przyniosły doświadczenia z użyciem robotnic *C. fellah*, w których zastosowano technikę radioaktywnego znakowania prekursorów węglowodorów kutikularnych (BOULAY i współaut. 2000b, LENOIR i współaut. 2001b). W podobny sposób wykazano też, że mrówki z gatunku *Aphaenogaster senilis* przekazują sobie wzajemnie węglowodory kutikularne poprzez wzajemne czyszczenie ciała (LENOIR 2001b), zaś u mrówek z prymitywnego gatunku *Pachycondyla apicalis* międzyosobniczy przepływ węglowodorów kutikularnych odbywa się głównie za pośred-

nictwem biernego ocierania się o siebie (SOROKER i współaut. 2003). BOULAY i współpracownicy (2004) wykazali też, że robotnice *C. fellah* poddane społecznej izolacji przez okres 20 dni i następnie wprowadzone do gniazda macierzystego są intensywnie atakowane przez robotnice pełniące w nim funkcję strażniczek. Jeśli jednak przez okres 5 dni poprzedzających ich ponowne wprowadzenie do kolonii umożliwi się izolowanym mrówkom kontakty trofalaktyczne i kontakty polegające na wzajemnym lizaniu powierzchni ciała z młodymi mrówkami z tej kolonii, profile węglowodorów kutikularnych izolowanych mrówek upodabniają się ponownie do profilu kolonii macierzystej do tego stopnia, że po wprowadzeniu do niej mrówki takie nie wywołują już agresywnych odpowiedzi ze strony strażniczek (BOULAY i współaut. 2000a, 2003, 2004; LENOIR i współaut. 2001a; KATZAV-GOZANSKY i współaut. 2004).

Trofalaktyczne uspokojenie i sygnalizowanie uległości

BOULAY i współpracownicy (1999b), opisując po raz pierwszy zjawisko trofalaksji indukowanej przez społeczną izolację, postawili przypuszczenie, że kontakty te mogą, między innymi, pełnić funkcję trofalaktycznego uspokojenia, hamując zachowania agresywne wyzwalane u mrówek w odpowiedzi na modyfikacje wzorców węglowodorów kutikularnych, jakie mogły się wytworzyć w wyniku społecznej izolacji. Dane doświadczalne rzucające interesujące światło na to zagadnienie uzyskano w doświadczeniu naszego zespołu, w którym zbadano wpływ izolacji społecznej (trwającej 24, 48 lub 72 godzin) na zachowanie robotnic afrykańskiej mrówki gmachówki *Camponotus acvapimensis* podczas testów spotkania dwójki robotnic (CYBULSKA i współaut. 2000). Jak się okazało, izolacja społeczna spowodowała u tych mrówek istotny wzrost częstości i sumarycznego czasu trwania kontaktów trofalaktycznych, połączony z jednoczesnym istotnym spadkiem częstości przyjmowania przez nie póz uległości. Jednym z możliwych wyjaśnień tego zjawiska jest przyjęcie, że te dwa efekty społecznej izolacji łączy zależność przyczynowo-skutkowa. Jeśli trofalaksja i pozy uległości stanowią dwie alternatywne taktyki sygnalizowania przez te mrówki uległości, wzrost poziomu trofalaksji mógł pociągnąć za sobą spadek częstości przyjmowania póz uległości.

Jak już wspomniano, dalsze prace nad wpływem izolacji społecznej na zachowania

społeczne mrówek wykazały jednak, że rosnąca rozbieżność profili węglowodorów kutikularnych powstająca pod wpływem przedłużającego się czasu trwania izolacji społecznej w pewnym momencie doprowadza do tego, że mrówki przełączają się z zachowań przyjaznych na zachowania agresywne. Zachowania trofalaktyczne, wykonywane z malejącą częstością, nie są już wtedy w stanie ani doprowadzić do ponownego ujednoczenia wzorców węglowodorów kutikularnych, ani do zapobieżenia agresji (BOULAY i współaut. 2000a, 2003, 2004; LENOIR i współaut. 2001a; KATZAV-GOZANSKY i współaut. 2004).

Czy u mrówek istnieje zjawisko społecznej nagrody?

Test spotkania dwójki robotnic po okresie izolacji społecznej posłużył też jako ważny model badawczy w doświadczeniach mających na celu rzucenie światła na neurobiologiczne podłoże więzi społecznych u mrówek. Badania takie już od kilku lat prowadzone są lat w Pracowni Etologii Instytutu Nenckiego. W szczególności, zainteresowało nas, czy w tworzeniu się i utrzymywaniu więzi społecznych istniejących w koloniach mrówek uczestniczy zjawisko tzw. społecznej nagrody, czyli uaktywnianie się pod wpływem interakcji społecznych tzw. układu nagrody mózgu, czyli układu ośrodków i szlaków nerwowych odpowiedzialnych za rozpoznawanie bodźców i stanów korzystnych dla organizmu oraz za odczuwanie przyjemności i rozkoszy. Zjawisko społecznej nagrody było, jak dotąd, badane jedynie u kręgowców (D'AMATO i PAVONE 1993, PANKSEPP i współaut. 1997, MOLES i współaut. 2004, FERRIS i współaut. 2005).

Bezpośrednią inspirację dla naszych badań nad możliwą rolą trofalaksji w zjawisku społecznej nagrody u mrówek stanowiły rozważania francuskiego myrmekologa FORELA (1928) oraz belgijskiego pisarza i filozofa MAETERLINCKA (1930), którzy wyrazili przypuszczenie, że kontaktom trofalaktycznym pomiędzy współtowarzyszkami w koloniach mrówek towarzyszą efekty hedoniczne. Podczas gdy Forel dopatrywał się w owych efektach jedynie uczucia przyjemności o charakterze takim, jaki towarzyszy spożywaniu pokarmu, Maeterlinck posunął się w swych domysłach jeszcze dalej i uznał, że mogą one mieć charakter orgazmiczny, porównywalny do rozkoszy seksualnej. Jest to interesująca idea, szczególnie dziś, gdy wiemy już, że u niektórych kręgowców zachowania seksualne odgrywają ważną rolę nie tylko w rozrodzie, ale także

w wytwarzaniu się silnych więzi międzyosobniczych i społecznych (PRYOR i NORRIS 1991, DE WAAL 1995, BAGEMIHLE 1999). Jak na razie, tak daleko sięgające spekulacje nie mogą jeszcze zostać poddane bezpośredniej, rygorystycznej weryfikacji doświadczalnej. Mogliśmy już jednak podjąć próbę doświadczalnego rzucenia światła na kwestię, czy podczas trofalaksji zachodzi uaktywnianie się układu nagrody w mózgu mrówek.

Zachodzi jednak pytanie, czy u bezkręgowców w ogóle można mówić o istnieniu układu nagrody? Pierwsze dane doświadczalne przemawiające na korzyść tej hipotezy uzyskano dzięki badaniom nad neurobiologicznym podłożem zjawisk wzmocnienia dodatniego i nagrody występujących podczas szybkiego uczenia się węchowego u robotnic pszczoły miodnej. Na wstępie stwierdzono, że pszczoła bardzo szybko uczy się wysuwać języczek w odpowiedzi na określony zapach, jeśli prezentacja takiego bodźca węchowego połączona jest z dostarczeniem jej nagrody pokarmowej w postaci kropli roztworu sacharozy. Następnie wykazano, że szybkie uczenie się węchowe zachodzi również wtedy, jeśli nagroda pokarmowa zostanie zastąpiona przez elektryczną stymulację specyficznego neuronu VUMmx1, którego ciało znajduje się w zwoju podprzelykowym. Taki sam efekt można osiągnąć także i wtedy, jeśli wykona się lokalną mikroiniekcję neuroprzekaznika oktopaminy, aminy biogennej, która u owadów stanowi funkcjonalny odpowiednik noradrenaliny, wprost do niektórych obszarów mózgu unerwianych przez ten neuron, a mianowicie do płatów czułkowych (struktury odgrywającej główną rolę w przetwarzaniu informacji węchowej napływającej z receptorów znajdujących się na czułkach), oraz ciała grzybkowatego (części mózgu pełniącej ważną rolę w procesach uczenia się, pamięci oraz integracji bodźców o różnej modalności) (MENZEL 1999, MÜLLER 2002).

Dalsze interesujące dowody na istnienie układu nagrody u bezkręgowców przyniosło odkrycie, że zjawisko uwrażliwienia się na kokainę, znane dotychczas jedynie u kręgowców, występuje również u muszki owocowej (*Drosophila melanogaster*). Obecnie *Drosophila* jest już nawet jednym z modelowych gatunków w badaniach poświęconych neurochemicznemu, molekularnemu i genetycznemu mechanizmowi uzależnień od substancji psychoaktywnych. Innymi zwierzętami bezkręgowymi używanymi

w badaniach tego zagadnienia są wyplawki oraz skorupiaki, raki z gatunku *Orconectes rusticus* (PANKSEPP i HUBER 2004).

Badania naszego zespołu mające na celu rzucenie światła na neurobiologiczne podłoże więzi społecznych u mrówek oraz ustalenie, czy kontakty trofalaktyczne mrówek mogą mieć związek ze zjawiskiem społecznej nagrody rozpoczęła seria doświadczeń przeprowadzonych we współpracy z zespołem prof. A. Lenoira z Uniwersytetu im. F. Rabelais w Tours (Francja) oraz prof. A. Hefetza z Uniwersytetu w Tel Awiwie (Izrael). Jak już wspomniano, w początkowej fazie tych badań stwierdzono, że podczas spotkania dwóch współtowarzyszek z tej samej kolonii po okresie izolacji społecznej obserwuje się podwyższony poziom kontaktów trofalaktycznych, czyli zjawisko określone przez nas jako trofalaksja indukowana przez społeczną izolację (BOULAY i współaut. 1999a, b, 2000b; CYBULSKA i współaut. 2000). Wykazano następnie, że poziom kontaktów trofalaktycznych obserwowanych podczas testu spotkania można w istotny sposób obniżyć poprzez podanie mrówkom oktopaminy w postaci zastrzyku doodwłokowego (BOULAY i współaut. 1999a, 2000b; KORCZYŃSKA i współaut. 2005). Jako że oktopamina odgrywa istotną rolę w zjawisku wzmocnienia dodatniego/nagrody w uczeniu się asocjacyjnym pszczoły miodnej, jedno z możliwych wyjaśnień hamującego wpływu oktopaminy na trofalaksję indukowaną przez społeczną izolację może więc stanowić hipoteza postulująca, że podanie tego związku stanowi substytut nagradzających efektów towarzyszących trofalaksji. Co zaskakujące, podanie serotoniny nie wywarło istotnego wpływu na zachowania trofalaktyczne badanych mrówek, choć oktopamina i serotonina często wywierają przeciwstawne efekty na zachowanie się i fizjologię owadów (LINN i ROELOFS 1986, ERBER i współaut. 1993, PRIBBENOW i ERBER 1996).

Dalsze badania naszego zespołu dotyczące związku trofalaksji indukowanej przez społeczną izolację z aktywnością układu nagrody miały za punkt wyjścia niedawne zaskakujące odkrycie, że w zjawisku uwrażliwienia na kokainę u muszki owocowej (*Drosophila melanogaster*), którego odkrycie stanowiło jedną z najważniejszych przesłanek wskazujących na istnienie u owadów układu nagrody, szczególnie istotną rolę odgrywa nie oktopamina, lecz jej

metaboliczny prekursor tyramina (MCC-LUNG i HIRSH 1999). Okazało się też, że w zjawisku tym ważną rolę odgrywa również uwrażliwienie receptorów dopaminy, aminy biogennej odgrywającej zasadniczą rolę w funkcjonowaniu układu nagrody kręgowców (ANDRETIC i współaut. 1999). W jednej z najnowszych prac naszego zespołu (KORCZYŃSKA i współaut. 2005) porównano więc wpływ oktopaminy, tyraminy i dopaminy, podanych w postaci zastrzyków do jamy odwłoka, na zachowanie się robotnic mrówek z gatunku *Camponotus herculeanus*, podczas testu spotkania z współtowarzyszką po okresie izolacji społecznej wynoszącym 5 lub 20 dni. Szczególnie ważne było ustalenie, czy tyramina będzie hamować trofalaksję indukowaną przez społeczną izolację w sposób jeszcze silniejszy niż oktopamina. Wynik taki wskazywałby bowiem na istnienie wspólnego neurobiologicznego podłoża dla procesów uczestniczących w zjawisku uwrażliwienia na kokainę u muszki owocowej oraz w zjawisku trofalaksji indukowanej przez społeczną izolację u mrówek.

Jak się jednak okazało, w przeprowadzonym przez nas doświadczeniu jedynie oktopamina wywierała istotny wpływ na zachowania społeczne mrówek podczas testów spotkania, a w szczególności redukowała poziom trofalaksji (KORCZYŃSKA i współaut. 2005), potwierdzając w pełni wyniki wcześniejszych badań tego zagadnienia (BOULAY i współaut. 1999a, 2000b). Zarówno oktopamina, jak i tyramina wpływały istotnie na niektóre inne przejawy aktywności mrówek, między innymi, na pielęgnację ciała oraz na niektóre typy interakcji z elementami środowiska fizycznego. Efekty tych dwóch amin nigdy nie były antagonistyczne. Podanie dopaminy nie wywarło istotnego wpływu na żaden element zachowania się mrówek obserwowanego w czasie testów spotkania. Wynik ten przemawia przeciwko hipotezie postulującej istnienie wspólnego neurobiologicznego podłoża dla procesów uczestniczących w zjawisku trofalaksji indukowanej przez społeczną izolację u mrówek oraz w zjawisku uwrażliwienia się na kokainę opisanym u muszki owocowej. Nie wyklucza to jednak całkowicie, że kontaktem trofalaktycznym mrówek towarzyszy zjawisko społecznej nagrody, gdyż oktopamina również odgrywa ważną rolę w zjawiskach wzmocnienia dodatniego i nagrody u owadów (MENZEL 1999, MÜLLER 2002).

Alternatywna hipoteza wyjaśniająca wpływ oktopaminy na zachowania społeczne mrówek: modulowanie percepcji feromonów

W pracach, które zainicjowały badania wpływu oktopaminy na zachowania społeczne mrówek BOULAY i współpracownicy (1999b, 2000b) zaproponowali hipotezę, zgodnie z którą izolacja społeczna powoduje spadek poziomu oktopaminy w mózgu izolowanych robotnic, a to z kolei indukuje u nich zachowania trofalaktyczne. Wstępne badania prawdziwości tej hipotezy przy użyciu metody wysokoprężnej chromatografii cieczowej (HPLC) nie wykazały jednak istnienia istotnego wpływu izolacji społecznej (5 dni) na poziom oktopaminy w mózgu robotnic mrówki *C. fellah*. Jak przyznał sam autor, ten wstępny wynik mógł mieć jednak związek z ogromną zmiennością uzyskanych danych, maskującą możliwe efekty izolacji społecznej (BOULAY 1999).

Ostatnio hipoteza BOULAYA i współpracowników (2000b) zyskała nieoczekiwane potwierdzenie w najnowszych danych wykazujących, że masywny spadek poziomu oktopaminy w mózgu robotnic mrówki ogniowej (*Solenopsis invicta*) może zostać indukowany poprzez odizolowanie ich od królowej. Nie jest nawet w tym celu potrzebna całkowita izolacja społeczna. Skutki izolacji od królowej można następnie wyeliminować poprzez doustne podanie mrówkom oktopaminy w pokarmie (VANDER MEER i współaut. 2005).

Już kilka lat temu wykazano, że podanie agonistów oktopaminy wywiera hamujący wpływ na agresywność robotnic pszczoły miodnej wobec współtowarzyszek, pobudzając jednocześnie ich agresywność wobec osobników obcych. Aby wyjaśnić to zjawisko, postawiono hipotezę, że oktopamina moduluje odpowiedź pszczoł na odpowiednie bodźce węchowe (ROBINSON i współaut. 1999). Obecnie rosnąca liczba prac dowodzi, że oktopamina podwyższa zdolność owadów do reagowania na feromony poprzez obniżanie progu odpowiedzi i podwyższanie czułości specyficznych neuronów, choć nie wywiera takiego efektu na neurony reagujące na zwykłe związki zapachowe (POPHOF 2000, 2002; GROSMAITRE i współaut. 2001). Najnowsze wyniki Vander Meera i współpracowników rzucają więc szczególnie istotne światło na rolę oktopaminy w sterowaniu zachowaniami społecznymi mrówek. Jak się wydaje, mechanizm tego zjawiska jest nastę-

pujący: pierwszorzędowy feromon produkowany przez królową oddziałuje na robotnice podwyższając u nich poziom oktopaminy, co z kolei podwyższa wrażliwość ich percepcji węchowej na subtelne zmiany we wzorcach sygnałów chemicznych odpowiedzialnych za rozpoznawanie się współtowarzyszek (VAN-

DER MEER i współaut. 2005). Hipoteza ta wyjaśnia więc udział oktopaminy w sterowaniu zachowaniami społecznymi mrówek w odmienny sposób, niż hipoteza postulująca udział tego związku w funkcjonowaniu układu nagrody w ich mózgu. Obydwie te hipotezy nie stoją jednak ze sobą w sprzeczności.

WPLYW IZOLACJI SPOŁECZNEJ NA INNE ZACHOWANIA SPOŁECZNE MRÓWEK

Izolacja społeczna wpływa w istotny sposób nie tylko na poziom trofalaksji oraz na zachowania agonistyczne mrówek, ale także na inne formy kontaktów społecznych pomiędzy tymi owadami.

W omawianym już doświadczeniu CYBULSKIEJ i współpracowniczek (2000) stwierdzono, że izolacja społeczna (24, 48 i 72 godzin) wywierała hamujący wpływ na poziom kontaktów czułkowych u robotnic mrówki gmachówki *C. acvapimensis*. Efekt ten mógł być powiązany przyczynowo z równoczesnym wzrostem poziomu kontaktów trofalaktycznych, jaki również zaobserwowano w tym doświadczeniu. Być może kontakty trofalaktyczne i kontakty czułkowe służą jako dwie alternatywne drogi zbierania informacji o innym osobniku.

Sporym zaskoczeniem dla badaczy behawioralnych skutków izolacji społecznej było stwierdzenie, że nie wywiera ona silnego stymulującego wpływu na allogrooming, czyli na kontakty społeczne polegające na czyszczeniu (lizaniu) ciała współtowarzyszki (BOLULAY i współaut. 1999b, CYBULSKA i współaut. 2000). Silny stymulujący wpływ izolacji społecznej na to zachowanie wykryto jedynie u mrówek z gatunku *Aphaenogaster senilis*, które nie uprawiają trofalaksji i w przypadku których wymiana węglowodorów kutikularnych zachodzi właśnie podczas wzajemnego czyszczenia się (LENOIR i współaut. 2001a).

W najnowszej publikacji naszego zespołu przeanalizowano szczegółowo zachowanie robotnic z tego gatunku podczas testów spotkania przeprowadzonych po 3 dniach izolacji społecznej. Badane mrówki pochodziły z 2 kolonii pobranych w Hiszpanii na dwóch stanowiskach odległych od siebie o około 40 km, Bellaterra i Canet de Mar. Kontakty społeczne obserwowane podczas testów obejmowały głównie różne formy wzajemnego czyszczenia się oraz kontaktów czułkowych z drugim osobnikiem. Czyszczenie ciała towarzyszkii było jednak obserwowane znacznie rzadziej niż się spodziewano: w przypadku mrówek z kolonii pochodzącej ze stanowiska Bellaterra zachowanie to zaobserwowano jedynie podczas połowy testów. Zaskakująco częste i intensywne było natomiast lizanie ścianek próbówki, w której przeprowadzany był test, zwłaszcza w przypadku testów z mrówkami z kolonii z Bellaterra. W wyniku tych badań uzyskano pierwszy szczegółowy opis pełnego repertuaru zachowań wykonywanych przez mrówki z gatunku nieuprawiającego trofalaksji podczas testów spotkania dwójki robotnic po okresie izolacji społecznej. Zaobserwowano też zaskakująco dużą liczbę różnic w zachowaniu się mrówek z obu badanych kolonii (WAGNER-ZIEMKA i współaut. 2006).

THE EFFECT OF SOCIAL ISOLATION ON ANT PHYSIOLOGY AND BEHAVIOUR

Summary

This paper provides a review of classical and recent studies dealing with the effects of social isolation on ant physiology and behaviour, including the newest findings obtained by our team from Laboratory of Ethology of the Nencki Institute of Experimental Biology in Warsaw. We first discuss several theoretical notions used in the research dealing with that question, such as group effect, mass effect, worker-worker interactions and social context. Then

we describe the effects of social context on behavioural ontogeny of workers of social Hymenoptera and on the expression/suppression of single behaviour patterns. We also describe some methods of identification of exact factors underlying these effects and the mode of action of primer and releaser pheromones. We provide a detailed description of various types of social contacts encountered in ant colonies, including trophallaxis, allogrooming, anten-

nal contacts, nestmate transport, passive body friction and various forms of agonistic behaviour. We then discuss in detail various effects of social isolation on ant survivorship, general activity level, activity rhythms, oxygen consumption, ontogeny and physiology of ovarian functioning, and ontogeny of social behaviour. Our discussion of the effects of social isolation on ant social behaviour is focused on the functions fulfilled by the so called trophallaxis induced by social isolation. In particular, we discuss the role of that phenomenon in the homogeniza-

tion of cuticular hydrocarbon profiles involved in nestmate recognition and its possible link with the hypothetical phenomenon of social reward. We also describe the results of experiments investigating the effect of octopamine and other biogenic amines on behaviour of ants during dyadic nestmate reunion tests carried out after a period of social isolation. We also describe the effects of social isolation on social behaviour of ants belonging to the species that do not engage in trophallaxis.

LITERATURA

- ANDRETIĆ R., CHANEY S., HIRSH J., 1999. *Requirement of circadian genes for cocaine sensitization in Drosophila*. Science 285, 1066-1068.
- BAGEMIHLE B., 1999. *Biological exuberance. Animal homosexuality and natural diversity*. St Martin's Press, New York.
- BENOIS A., 1972. *Étude expérimentale de la fusion entre groupes chez la fourmi Camponotus vagus Scop., mettant en évidence la fermeture de la société*. C. R. Acad. Sci. Paris 274, 3564-3567.
- BLANCHARD C. B., ORLEDGE G. M., REYNOLDS S. E., FRANKS N. R., 2000. *Division of labour and seasonality in the ant Leptothorax albipennis: worker corpulence and its influence on behaviour*. Anim. Behav. 59, 723-738.
- BOULAY R., LENOIR A., 2001. *Social isolation of mature workers affects nestmate recognition in the ant Camponotus fellah*. Behav. Processes 55, 67-73.
- BOULAY R., AUGER J., GODZIŃSKA E. J., LENOIR A., 1999a. *Influence de l'octopamine sur le comportement trophallactique de la fourmi Camponotus fellah (Hymenoptera, Formicidae)*. A. Coll. Insect. Soc. 12, 127-130.
- BOULAY R., QUAGEBEUR M., GODZIŃSKA E. J., LENOIR A., 1999b. *Social isolation in ants: evidence of its impact on survivorship and behavior in Camponotus fellah (Hymenoptera, Formicidae)*. Sociobiology 33, 11-134.
- BOULAY R., HEFETZ A., SOROKER V., LENOIR A., 2000a. *Camponotus fellah colony integration: worker individuality necessitates frequent hydrocarbon exchanges*. Anim. Behav. 59, 1127-1133.
- BOULAY R., SOROKER V., GODZIŃSKA E. J., HEFETZ A., LENOIR A., 2000b. *Octopamine reverses the isolation-induced increase in trophallaxis in the carpenter ant Camponotus fellah*. J. Exp. Biol. 203, 513-520.
- BOULAY R., KATZAV-GOZANSKY T., VANDER MEER R. K., HEFETZ A., 2003. *Colony insularity through queen control on worker social motivation in ants*. Proc. Roy. Soc. London B 270, 971-977.
- BOULAY R., KATZAV-GOZANSKY T., HEFETZ A., LENOIR A., 2004. *Odour convergence and tolerance between nestmates through trophallaxis and grooming in the ant Camponotus fellah (Della Torre)*. Insect. Soc. 51, 55-61.
- BREED M. D., DIAZ P. H., LUCERO K. D., 2004. *Olfactory information processing in honeybee, Apis mellifera, nestmate recognition*. Anim. Behav. 68, 921-928.
- BRIAN M. V., 1973. *Feeding and growth in the ant Myrmica*. J. Anim. Ecol. 42, 37-53.
- CARLIN N. F., SCHWARTZ P. H., 1989. *Pre-imaginal experience and nestmate brood recognition in the carpenter ant Camponotus floridanus*. Anim. Behav. 38, 89-95.
- CHAMPALBERT A., 1986. *Individual ontogenesis of social behavior in Ectatomma tuberculatum (Ponerinae) ants*. [W:] *The individual and the society*. PASSERA L., LACHAUD J.-P. (red.) Privat, Toulouse, 127-137.
- CHAMPALBERT A., LACHAUD J.-P., 1990. *Existence of a sensitive period during the ontogenesis of social behaviour in a primitive ant*. Anim. Behav. 39, 850-859.
- CHEN S. C., 1937a. *Social modification of the activity of ants in nest-building*. Physiol. Zool. 10, 420-436.
- CHEN S. C., 1937b. *The leaders and followers among the ants in nest-building*. Physiol. Zool. 10, 437-455.
- COLE B. J., 1991. *Short-term activity cycles in ants: generation of periodicity by worker interaction*. Amer. Nat. 137, 244-258.
- CYBULSKA A., GODZIŃSKA E. J., 1999. *Trofalaksja: stara termin, nowe pytania*. Wszechświat 100, 4-6.
- CYBULSKA A., GODZIŃSKA E. J., WAGNER-ZIEMKA A., 2000. *Behaviour of dyads of ants reunited after social deprivation*. Biol. Bull. (Poznań) 37, 119-127.
- DAHBI A., LENOIR A., 1998. *Nest separation and the dynamics of the Gestalt odor in the polydomous ant Cataglyphis iberica (Hymenoptera, Formicidae)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 42, 349-355.
- D'AMATO F. R., PAVONE F., 1993. *Endogenous opioids: a proximate reward mechanism for kin selection?* Behav. Neural Biol. 60, 79-83.
- DE WAAL, F. B. M., 1995. *Bonobo: sex and society*. Sci. Am. N 3, 82-88.
- DUMPERT K. 1978. *The social biology of ants*. Pitman, Boston.
- DURST C., EICHMÜLLER S., MENZEL R., 1994. *Development and experience lead to increased volume of subcompartments of the honeybee mushroom body*. Behav. Neural Biol. 62, 259-263.
- EMERY C., 1898. *Über fettleibige Ameisenarbeiterinnen und ihre vermutliche Bedeutung*. Öfersigt af Finska Vetenskapssocietetens Förhandlingar 20, 127-130.
- ERBER J., KLOPPENBURG P., SCHEIDLER A., 1993. *Neuromodulation by serotonin and octopamine in the honeybee: behaviour, neuroanatomy and electrophysiology*. Experientia 49, 1073-1083.
- ERRARD C., 1994. *Long-term memory involved in nestmate recognition in ants*. Anim. Behav. 62, 165-171.
- ERRARD C., HEFETZ A., JAISSON P., 2006. *Social discrimination tuning in ants: template formation and chemical similarity*. Behav. Ecol. Sociobiol. 59, 353-363.
- FAHRBACH S. E., 1997. *Regulation of age polyethism in bees and wasps by juvenile hormone*. Adv. Study Behav. 26, 285-316.

- FAHRBACH S. E., MOORE D., CAPALDI E. A., FARRIS S. M., ROBINSON G. E., 1998. *Experience-expectant plasticity in the mushroom bodies of the honeybee*. *Learn. Mem.* 5, 115-123.
- FAHRBACH S. E., FARRIS S. M., SULLIVAN J. P., ROBINSON G. E., 2003. *Limits on volume changes in the mushroom bodies of the honey bee brain*. *J. Neurobiol.* 57, 141-151.
- FÉNERON R., BILLEN J., 1996. *Ovarian cycle in *Ecatomma tuberculatum* workers (Formicidae, Ponerinae)*. *Invertebr. Repr. Dev.* 29, 79-85.
- FERRIS C. F., KULKARNI P., SULLIVAN J. M. Jr., HARDER J. A., MESSENGER T. L., FEBO M., 2005. *Pup suckling is more rewarding than cocaine: evidence from functional magnetic resonance imaging and three-dimensional computational analysis*. *J. Neurosci.* 25, 149-156.
- FOREL A., 1928. *The social worlds of the ants compared with that of man*. Pitman, London.
- FRANKS N. R., PARTRIDGE L. W., 1994. *Lanchester's theory of combat, self-organization, and the evolution of army ants and cellular societies*. [W:] *Behavioral mechanisms in evolutionary ecology*. REAL L. A. (red.). University of Chicago Press, Chicago, 390-408.
- GALLÉ L. Jr., 1978. *Respiration as one of the manifestations of the group effect in ants*. *Acta Biol. Szeged* 24, 11-114.
- GODZIŃSKA E. J., 1996. *Etologia owadów społecznych: fakty i kontrowersje*. *Kosmos* 45, 163-178.
- GODZIŃSKA E. J., 2000. *Ant communication: complexity and diversity*. *Biol. Bull. (Poznań)* 37, 113-118.
- GODZIŃSKA E. J., 2004. *Earth, planet of the ants*. *Academia. The Magazine of the Polish Academy of Sciences* 3, 10-13.
- GODZIŃSKA E. J., 2006. *Definicja i cele poznawcze neurosocjologii*. *Kosmos* 55, 137-148.
- GODZIŃSKA E. J., SZCZUKA A., KORCZYŃSKA J., 1999. *Maximum longevity of workers of three ant species under laboratory conditions (Hymenoptera: Formicidae)*. *Pol. Pismo Entomol.* 68, 47-55.
- GORDON D. M., MEHDIABADI N. J., 1999. *Encounter rate and task allocation in harvester ants*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 45, 370-377.
- GORDON D. M., PAUL R. E., THORPE K., 1993. *What is the function of encounter patterns in ant colonies?* *Anim. Behav.* 45, 1083-1100.
- GRASSÉ P.-P., 1946. *Sociétés animales et effet de groupe*. *Experientia* 2, 77-82.
- GRASSÉ P.-P., 1952. *L'effet de groupe chez les insectes*. *Bull. Ins. Soc.* 1, 32-43.
- GRASSÉ P.-P., CHAUVIN R., 1944. *L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'insectes*. *Rev. Scient.* 82, 261-264.
- GROSMAITRE X., MARION-POLL F., RENOUE M., 2001. *Biogenic amines modulate olfactory receptor neurons firing activity in *Mamestra brassicae**. *Chem. Senses* 26, 653-661.
- GROZINGER C. M., SHARABASH N. M., WHITFIELD C. W., ROBINSON G. E., 2003. *Pheromone-mediated gene expression in the honey bee brain*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 25, 14519-14525.
- HÖLDOBLER B., 1962. *Zur Frage der Oligogynie bei *Camponotus ligniperda* Latr. und *Camponotus herculeanus* L. (Hymenoptera, Formicidae)*. *Z. Angew. Ent.* 49, 337-352.
- HÖLDOBLER B., 1984. *Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*)*. *Biotropica* 15, 241-250.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1998. *Podróż w krainę mrówek*. Prószyński i S-ka, Warszawa.
- HUANG Z.-Y., PLETTNER E., ROBINSON G. E., 1998. *Effects of social environment and worker mandibular glands on endocrine-mediated behavioral development in honey bees*. *J. Comp. Physiol. A* 183, 143-152.
- IMMELMAN K., BEER C. 1989. *A dictionary of ethology*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- ISINGRINI M., LENOIR A., JAISSON P., 1985. *Preimaginal learning as a basis of colony-brood recognition in ant *Cataglyphis cursor**. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82, 8545-8547.
- KATZAV-GOZANSKY T., BOULAY R., VANDER MEER R., HEFETZ A., 2004. *In-nest environment modulates nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah**. *Naturwissenschaften* 91, 186-190.
- KORCZYŃSKA J., 2001. *Czynniki wpływające na preferencje warunków osuwielenia u mrówek*. Praca doktorska. Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN, Warszawa.
- KORCZYŃSKA J., SZCZUKA A., KIERUZEL M., MAJCZYŃSKI H., KHVOROSTOVA N., GODZIŃSKA E. J., 2005. *Effects of the biogenic amines, dopamine, tyramine and octopamine on the behavior of carpenter ant workers [*Camponotus herculeanus* (Hymenoptera: Formicidae)] during nestmate reunion tests carried out after a period of social isolation*. *Sociobiology* 45, 409-447.
- KORCZYŃSKA J., GODZIŃSKA E. J., KIERUZEL M., 2004. *Systemy porozumiewania się mrówek*. *Wszechświat* 105, 87-90.
- LACHAUD J.-P., PASSERA L., GRIMAL A., DETRAIN C., BEUGNON G., 1992. *Lipid storage by major workers and starvation resistance in the ant *Pheidole pallidula* (Hymenoptera, Formicidae)*. [W:] *Biology and evolution of social insects*. BILLEN J. (red.). Leuven University Press, Leuven, 153-160.
- LACY R. C., SHERMAN P. W., 1983. *Kin recognition by phenotype matching*. *Am. Nat.* 121, 489-512.
- LE CONTE Y., MOHAMMEDI A., ROBINSON G. E., 2001. *Primer effects of a brood pheromone on honeybee behavioural development*. *Proc. R. Soc. London B*, 268, 1-6.
- LE MOLI F., MORI A., 1984. *The effect of early experience on the development of "aggressive" behaviour in *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera: Formicidae)*. *Z. Tierpsychol.* 65, 241-249.
- LEDoux A., 1967. *Action de la température sur l'activité d'*Aphaenogaster senilis* (testaceo-pilosa) Mayr. (Hym. Formicoidea)*. *Insect. Soc.* 14, 131-155.
- LENOIR A., 1979. *Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger**. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 113, 79-314.
- LENOIR A., FRESNEAU D., ERRARD C., HEFETZ A., 1999. *Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept*. [W:] *Information processing in social insects*. DETRAIN C., DENEUBOURG J.-L., PASTEELS J. M. (red.). Birkhäuser, Basel, 219-237.
- LENOIR A., CUISSET B., HEFETZ A., 2001a. *Effects of social isolation on hydrocarbon patterns and nestmate recognition in the ant *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera, Formicidae)*. *Insectes Soc.* 48, 101-109.
- LENOIR A., HEFETZ A., SIMON, T., SOROKER, V., 2001b. *Comparative dynamics of gestalt odour formation in two ant species *Camponotus fellah* and *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera: Formicidae)*. *Physiol. Entomol.* 26, 275-283.
- LEONCINI I., CRAUSER D., ROBINSON G. E., LE CONTE Y., 2004a. *Worker-worker inhibition of honey bee behavioural development independent of queen and brood*. *Ins. Soc.* 51, 392-394.
- LEONCINI I., LE CONTE Y., COSTAGLIOLA G., PLETTNER E., TOTH A. L., WANG M., HUANG Z., BÉCARD J.-M., CRAUSER D., SLESSOR K. N., ROBINSON G. E., 2004b. *Regulation of behavioral maturation by*

- a primer pheromone produced by adult worker honey bees. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 101, 17559-17564.
- LE ROUX A.-M., 1980. Possibilités de réintégration dans leur groupe d'origine d'individus ayant subi une période d'isolement ou un changement de milieu social (*Myrmica laevinodis* Nyl. et *Myrmica ruginodis* Nyl.). Biol. Ecol. Méd. 7, 203-204.
- LINN C. E., ROELOFS W. L., 1986. Modulatory effects of octopamine and serotonin on male sensitivity and periodicity of response to sex pheromone in the cabbage looper moth, *Trichoplusia ni*. Arch. Insect Bioch. Physiol. 3, 161-171.
- MAETERLINCK M., 1930. *The life of the ant*. Cassel & Co, London.
- MARTIN P. J., 1991. Respiration of the ant *Leptothorax unifasciatus* (Hymenoptera, Formicidae) at individual and society level. J. Insect Physiol. 37, 311-318.
- MCCLUNG C., HIRSH J., 1999. The trace amine tyramine is essential for sensitization to cocaine in *Drosophila*. Curr. Biol. 9, 853-860.
- MENZEL R., 1999. Memory dynamics in the honeybee. J. Comp. Physiol. A 185, 323-340.
- MESKALI M., BONAVITA-COUGOURDAN A., PROVOST E., BAGNERES A., DUSTICIER G., CLÉMENT J.-L., 1995. Mechanism underlying cuticular hydrocarbon homogeneity in the ant *Camponotus vagus* (Scop.) (Hymenoptera: Formicidae): role of post-pharyngeal glands. J. Chem. Ecol. 21, 1127-1148.
- MICHENER C. D., 1961. Social polymorphism in the Hymenoptera. Symp. R. Ent. Soc. Lond. 1, 43-56.
- MOLES A., KIEFFER B. L., D'AMATO F. R. D., 2004. Deficit in attachment behavior in mice lacking the μ -opioid receptor gene. Science 304, 1983-1986.
- MOREL L., 1983. Relation entre comportement agressif et privation sociale précoce chez les jeunes immatures de la fourmi *Camponotus vagus*. C. R. Acad. Sci. Paris 296, 449-452.
- MOREL L., BLUM M. S., 1988. Nestmate recognition in *Camponotus floridanus* callow worker ants. Anim. Behav. 36, 718-725.
- MÜLLER U., 2002. Learning in honeybees: from molecules to behaviour. Zoology 105, 313-320.
- NORTH R. D., 1987. Circadian rhythm of locomotor activity in individual workers of the wood ant *Formica rufa*. Physiol. Entomol. 12, 445-454.
- NORTH R. D., 1993. Entrainment of the circadian rhythm of locomotor activity in wood ants by temperature. Anim. Behav. 45, 393-397.
- O'DONNELL S., JEANNE R. L., 1995. Worker lipid stores decrease with outside-nest task performance in wasps: implications for the evolution of age polyethism. Experientia 51, 749-752.
- OTTO D., 1958. Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufo-pratensis* minor Gössw. und ihre verhaltensphysiologischen Grundlagen: ein Beitrag zur Biologie der Roten Waldameise. Wiss. Abh. Dtsch. Akad. Landwirt. 30, 1-169.
- PAGE R. E., MITCHELL S. D., 1990. Self organization and adaptation in insect societies. Phil. Soc. Am. 2, 289-298.
- PAGE R. E., ERBER J., FONDRK K. M., 1998. The effect of genotype on response thresholds to sucrose and foraging behavior of honey bees (*Apis mellifera* L.). J. Comp. Physiol. A 182, 489-500.
- PANKIW T., HUANG Z.-Y., WINSTON M. L., ROBINSON G. E., 1998. Queen mandibular gland pheromone influences worker honey bee (*Apis mellifera* L.) foraging ontogeny and juvenile hormone titers. J. Insect Physiol. 44, 685-692.
- PANKSEPP J., HUBER R., 2004. Ethological analyses of crayfish behavior: a new invertebrate system for measuring the rewarding properties of psychostimulants. Beh. Brain Res. 153, 171-180.
- PANKSEPP J., NELSON E., BEKKEDAL M., 1997. Brain systems for the mediation of social separation-distress and social reward - Evolutionary antecedents and neuropeptide intermediaries. Ann. N. Y. Acad. Sci. 807, 78-100.
- PLATEAUX L., SAINT-PIERRE A., 1982. L'effet de groupe sur la reproduction des ouvrières de fourmis *Leptothorax nylanderi* (Foerster) en l'absence de reine et de larves. Coll. Intern. U.I.E.I.S. Section française, Barcelona, 1982, 137-146.
- POPHOF B., 2000. Octopamine modulates the sensitivity of silkworm pheromone receptor neurons. J. Comp. Physiol. A 186, 307-313.
- POPHOF B., 2002. Octopamine enhances moth olfactory responses to pheromones, but not those to general odorants. J. Comp. Physiol. A 188, 659-662.
- PORTER S. D., JORGENSEN C. D., 1981. Foragers of the harvester ant, *Pogonomyrmex owyheei*: a disposable caste? Behav. Ecol. Sociobiol. 9, 247-256.
- PORTER S. D., TSCHINKEL W. R., 1985. Fire ant polymorphism: the ergonomics of brood production. Behav. Ecol. Sociobiol. 16, 323-336.
- PRIBBENOW B., ERBER J., 1996. Modulation of antennal scanning in the honeybee by sucrose stimuli, serotonin, and octopamine: behavior and electrophysiology. Neurobiol. Learn. Mem. 66, 109-120.
- PRYOR K., NORRIS K. S., 1991. *Dolphin societies: discoveries and puzzles*. University of California Press, Berkeley.
- ROBINSON G. E., 1992. Regulation of division of labor in insect societies. Annu. Rev. Entomol. 37, 637-665.
- ROBINSON G. E., 2002. Genomics and integrative analyses of division of labor in honeybee colonies. Am. Nat. 160 (Suppl.), 160-171.
- ROBINSON G. E., PAGE R. E. JR, STRAMBI C., STRAMBI A., 1992. Colony integration in honey bees: mechanisms of behavioral reversion. Ethology 90, 336-348.
- ROBINSON G. E., FAHRBACH S. E., WINSTON M. L., 1997. Insect societies and the molecular biology of social behavior. BioEssays 19, 1099-1108.
- ROBINSON G. E., HEUSER L. M., LECONTE Y., LENQUETTE F., HOLLINGWORTH R. M., 1999. Neurochemicals aid bee nestmate recognition. Nature 399, 534-535.
- ROSENGREN R., 1977. Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). II. Nocturnal orientation and diel periodicity. Acta Zool. Fenn. 150, 1-30.
- RÖSCH G. A., 1930. Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat. II. Die Tätigkeiten der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. Z. Vergl. Physiol. 12, 1-71.
- SALZEMANN A., 1986. Etude expérimentale de l'effet de groupe sur la ponte de l'ouvrière de fourmi *Leptothorax nylanderi*: influence des ouvrières en fin de cycle de ponte. C. R. Acad. Sci. Paris, 302, 383-385.
- SALZEMANN A., PLATEAUX L., 1988. Sur le mécanisme de l'effet de groupe stimulant la ponte des ouvrières de la fourmi *Leptothorax nylanderi*. Ann. Sci. Nat. Zool. 9, 37-43.
- SKIBIŃSKA E., 1982. L'étude du phénomène de la monogynie et de la polygynie chez *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. Memor. Zool. 38, 67-111.
- SLEDGE M. F., PEETERS C., CREWE R. M., 2001. Reproductive division of labour without dominance interactions in the queenless ponerine ant *Pachycondyla* (= *Ophthalmopone*) *berthoudi*. Insect. Soc. 48, 67-73.
- SROKOKER V., LUCAS C., SIMON T., FRESNEAU D., DURAND J.-L., HEFETZ A., 2003. Hydrocarbon distribution

- and colony odour homogenization in *Pachycondyla apicalis*. Insect. Soc. 50, 212-217.
- SZCZUKA A., GODZIŃSKA E. J., 1997. *The effect of past and present group size on responses to prey in the ant Formica polyctena Först.* A. Neurobiol. Exp. 57, 135-150.
- SZCZUKA A., GODZIŃSKA E. J., 2000. *Group size: an important factor controlling the expression of predatory behaviour in workers of the wood ant Formica polyctena Först.* Biol. Bull. (Poznań) 37, 139-152.
- SZCZUKA A., GODZIŃSKA E. J., 2004a. *The role of group size in the control of expression of predatory behavior in workers of the red wood ant Formica polyctena (Hymenoptera: Formicidae).* Sociobiology 43, 295-325.
- SZCZUKA A., GODZIŃSKA E. J., 2004b. *The effect of gradual increase of group size on the expression of predatory behavior in workers of the red wood ant Formica polyctena (Hymenoptera: Formicidae).* Sociobiology 43, 327-349.
- TAKAHASHI-DEL-BIANCO M., BENEDITO-SILVA A. A., HEBLING M. J. A., MARQUES N., MARQUES M. D., 1992. *Circadian oscillatory pattern of oxygen uptake in individual workers of the ant Camponotus rufipes.* Physiol. Entomol. 17, 377-383.
- TOROSSIAN C., 1977. *Etude microrespirométrique des variations saisonnières de la consommation d'oxygène des ouvrières de la fourmi Dolichoderus quadripunctatus.* C. R. Soc. Biol. 172, 181-185.
- TOTH A. L., ROBINSON G. E., 2005. *Worker nutrition and division of labour in honeybees.* Anim. Behav. 69, 427-435.
- TOTH A. L., KANTAROVICH S., MEISEL A. F., ROBINSON G. E., 2005. *Nutritional status influences socially regulated foraging ontogeny in honey bees.* J. Exp. Biol. 208, 4641-4649.
- VANDER MEER R., PRESTON C., HEFETZ A., 2005. *Aggression, primer pheromone and biogenic amines.* Imported Fire Ants Conference Proceedings (abstract) (opublikowany pod adresem http://www.ars.usda.gov/research/publications/publications.htm?SEQ_NO_115=162738&pf=1).
- WAGNER-ZIEMKA A., SZCZUKA A., KORCZYŃSKA J., KIERUZEL M., GODZIŃSKA E. J., 2006. *Behavior of ant-workers of Aphaenogaster senilis (Hymenoptera: Formicidae) during dyadic nestmate reunion tests carried out after a period of social isolation.* Sociobiology 48, 281-308.
- WHEELER W. M., 1926. *Les sociétés d'insectes, leur origine, leur évolution.* Doin, Paris.
- WHEELER W. M., 1928. *The social insects: their origin and evolution.* Kegan Paul, Trench, Trubner and Co., London.
- WILSON E. O., 1974. *The soldier of the ant, Camponotus (Colobopsis) fraxinicola as a trophic caste.* Psyche 81, 182-188.
- WILSON E. O., 1979. *Spoleczeństwa owadów.* PWN, Warszawa.
- WILSON E. O., BOSSERT W. H., 1963. *Chemical communication among animals.* Rec. Progr. Hormone Res. 19, 673-716.