

ADAM TOFILSKI

*Katedra Sadownictwa i Pszczelnictwa
Uniwersytet Rolniczy
29 Listopada 54, 31-425 Kraków
E-mail: rotofils@cyf-kr.edu.pl*

MECHANIZMY WSPÓLDZIAŁANIA I ROZWIĄZYWANIA KONFLIKTÓW U OWADÓW SPOŁECZNYCH

WSTĘP

Zachowania społeczne występują nie tylko u ludzi, ale także u niektórych owadów. Ważną cechą odróżniającą owady społeczne od owadów samotnych jest współdziałanie członków kolonii. Ze względu na formy tego współdziałania można wyróżnić owady: podspoleczne, gromadne, niemal społeczne, półspoleczne i właściwie społeczne (MICHENER 1969, GODZIŃSKA 1996). Owady właściwie społeczne (eusocialne), o najwyższym stopniu rozwoju życia społecznego, charakteryzują się rozrodczym podziałem pracy i współpracą przy opiece nad potomstwem, przy czym współpraca ta musi obejmować osobniki należące do co najmniej dwu pokoleń (MICHENER 1969). Podejmowane były próby innego definiowania eusocialności (CRESPI i YANEGA 1995, SHERMAN i współaut. 1995), jednak zmiany te nie zostały powszechnie zaakceptowane. Do typowych owadów właściwie społecznych zaliczamy pszczoły, osy, mrówki i termyty (WILSON 1971). Stosunkowo niedawno zachowania właściwie społeczne odkryto także u niektórych mszyc, przylżeńców i chrząszczy (CRESPI i CHOE 1997). Poza owadami, gatunki właściwie społeczne znane są także wśród krewetek (DUFFY 1996) i gołców (JARVIS 1981). Za gatunek właściwie społeczny uważany jest także czło-

wiek myślący (*Homo sapiens*) (FOSTER i RATNIEKS 2005). W powszechnym rozumieniu pszczoły i mrówki są przykładami zgodnego i harmonijnego współżycia, jednak bardziej wnikliwe obserwacje pokazują, że w ich społeczeństwach obecne są także konflikty (WENSELEERS i współaut. 2005b). Ewolucja zachowań związanych ze współdziałaniem i konfliktami tłumaczona jest między innymi przez teorię doboru krewniaczego (HAMILTON 1964, WOYCIECHOWSKI 1988). Teoria ta kładzie duży nacisk na pokrewieństwo pomiędzy osobnikami. Im pokrewieństwo większe, tym należy oczekiwać więcej współdziałania, a mniej konfliktów. Członkowie kolonii owadów społecznych są zwykle spokrewnieni, ponieważ stanowią potomstwo jednej lub kilku samic. Braku konfliktów można oczekiwać jedynie u nielicznych gatunków, gdzie pokrewieństwo w obrębie kolonii wynosi 100%. Taka sytuacja ma miejsce u społecznych mszyc, u których członkowie kolonii są klonami (STERN i FOSTER 1997). W większości przypadków robotnice nie są identyczne genetycznie i może dochodzić pomiędzy nimi do konfliktów. Analizując pokrewieństwo pomiędzy osobnikami można przewidzieć wiele sytuacji, kiedy konflikty powinny przeważać nad współdziałaniem.

WSPÓLDZIAŁANIE

Z definicji, współdziałanie obecne jest w każdej kolonii owadów właściwie społecz-

nych. Może ono przyjmować różnorodne formy. Z punktu widzenia ewolucji najważ-

niejszą formą współdziałania jest rozrodzony podział pracy, polegający na tym, że jeden lub kilka osobników (królowych) rozmnaża się, natomiast pozostałe osobniki (robotnice) wykonują inne czynności. Zachowania polegające na pomocy innym członkom kolonii kosztem własnego rozmnażania określane są czasem jako zachowania altruistyczne. Spektakularnym zachowaniem altruistycznym jest poświęcenie własnego życia w obronie kolonii, jak to ma miejsce u robotnic pszczoły miodnej, które giną po użądleniu (HERMANN 1984). W większości przypadków współdziałanie jest mniej spektakularne i ogranicza się do wspólnego wykonywania prac związanych ze zdobywaniem pokarmu, opieką nad potomstwem i budową gniazda.

Organizacja pracy w grupie współpracujących owadów społecznych jest inna niż u ludzi, gdzie wspólne wykonywanie prac często oparte jest na centralnym sterowaniu. U ludzi kierownik decyduje, jakie prace należy wykonać, wydaje polecenia podległym mu pracownikom, a następnie kontroluje jakość wykonanej przez nich pracy. U owadów społecznych centralnego sterowania brakuje albo odgrywa ono niewielką rolę. Tylko w mało licznych koloniach królowa jest w stanie kontrolować robotnice i do pewnego stopnia wpływać na zmianę ich zachowania. Wprawdzie owady społeczne wymieniają między sobą informacje, za pomocą substancji chemicznych (BILLEN i MORGAN 1998), drgań podłoża (NASCIMENTO i współaut. 2005) i dotyku (GORDON i współaut. 1993), to jednak ich możliwości percepcji i przetwarzania informacji nie pozwalają na centralne sterowanie większą liczbą robotnic. Bezpośrednia komunikacja pomiędzy robotnicami nie zawsze jest konieczna. Skuteczne współdziałanie możliwe jest dzięki wykorzystaniu informacji dostępnych w najbliższym otoczeniu. Wykorzystując te informacje i zestaw prostych reguł każda ze współdziałających robotnic samodzielnie podejmuje decyzję jak się zachować. Taki sposób organizacji pracy nazywamy samoorganizacją. Termin ten początkowo używany był przez fizyków i chemików do opisu zjawisk zachodzących na poziomie mikroskopowym, prowadzących do powstania struktur makroskopowych (NICOLIS i PRIGOGINE 1977). W odniesieniu do owadów społecznych samoorganizacja dotyczy powstawania złożonych zachowań na drodze prostych interakcji pomiędzy członkami kolonii (BONABEAU i współaut. 1997).

SAMOORGANIZACJA

Przykładem mechanizmu regulacji współdziałania opartego na samoorganizacji jest pozbywanie się materiału uzyskanego w trakcie poszerzania podziemnego gniazda. Robotnice niektórych gatunków mrówek transportują drobiny gleby w żuwaczkach i pozostawiają je na stercie w niewielkiej odległości od wejścia do gniazda. Stwierdzono, że wybór miejsca, w którym robotnice pozostawiają transportowany materiał nie jest przypadkowy, ale podlega prostym regułom. U mrówek z rodzaju *Dorymyrmex* transportowany materiał składowany jest na stercie o kształcie krateru otaczającego wejście do gniazda (TOFILSKI i RATNIEKS 2005). Wewnętrzne zbocza krateru są mniej strome od zewnętrznych. Mrówki pozostawiają wykopany materiał na szczycie krateru lub na jego zewnętrznych zboczach w taki sposób, że pozostaje on w miejscu lub stacza się w kierunku przeciwnym do wejścia do gniazda. Wskazuje to, że niektóre gatunki mrówek potrafią oceniać nachylenie terenu i pozostawiają transportowany materiał tylko w miejscach płaskich lub w miejscach nachylonych w kierunku przeciwnym do wejścia do gniazda. W rezultacie sterta wydobytego materiału przyjmuje kształt symetrycznego krateru, który z czasem rozrasta się w taki sposób, że nie zagraża zasypaniem wejścia do gniazda. Co ciekawe, w przypadku usunięcia części krateru mrówki częściej pozostawiają transportowany materiał w miejscu, z którego został on usunięty, przez co odbudowują jego początkowy kształt. Taka strategia pozwala oszczędzić zarówno czas, jak i energię potrzebną na pozbycie się wykopanego materiału. W przypadku pozostawiania wykopanego materiału w losowo wybranych miejscach mogłoby powstać strome zbocze, z którego transportowany materiał staczałby się z powrotem do gniazda.

Aby potwierdzić, że mrówki są w stanie oceniać nachylenie zbocza i używać tej informacji w celu wyboru optymalnego miejsca do pozostawienia transportowanego materiału badano mrówki *Pheidole oxyops* (TOFILSKI i RATNIEKS 2008). Sterta, na której mrówki te składają wydobyty materiał nie ma kształtu krateru, jak u opisanego wcześniej gatunku, ale kształt wału. W trakcie eksperymentu na miejscu naturalnej sterty uformowano stertę eksperymentalną o regularnym kształcie i umieszczono ją na kawałku sklejk, który można było pochylać pod różnym kątem. Zmiana nachylenia sterty miała istotny wpływ na miejsce, w którym mrówki pozostawiały materiał.

stawały wydobyty materiał. Uzyskane wyniki potwierdzają, że mrówki są w stanie ocenić nachylenie zbocza i wykorzystują tę informację w celu składowania wydobytego materiału w taki sposób, aby nie zasypywał im wejścia do gniazda.

Sposób pozbywania się wydobytego z gniazda piasku pokazuje, że robotnice mogą współdziałać bez bezpośredniej komunikacji. Wystarczające jest, aby potrafiły oszacować nachylenie zbocza i na tej podstawie podejmowały decyzję, w którym miejscu pozostawić transportowany materiał. W wyniku takiego współdziałania robotnice mogą zbudować regularną stertę piasku, która nie zagraża zasypaniem wejścia do gniazda.

Innym przykładem samoorganizacji u owadów społecznych jest wymiana informacji za pomocą substancji chemicznych (feromonów) (DENEUBOURG i GOSS 1989). Niektóre mrówki po odkryciu nowego źródła pokarmu w drodze powrotnej do gniazd pozostawiają ślad z feromonów. Wykorzystując te wskazówki inne robotnice mogą odnaleźć to źródło pokarmu i w drodze powrotnej wzmocnić ślad własnymi feromonami. Kiedy obecne są dwa źródła pokarmu położone w różnej odległości od gniazda, ślad feromonów do bliżej położonego źródła pokarmu ulega wzmocnieniu szybciej, ponieważ w tym samym czasie pojedyncza robotnica może pokonać krótszą odległość większą liczbą razy. W tej sytuacji wystarczy podążać za silniejszym śladem zapachowym, aby dotrzeć do najbliższego źródła pokarmu (DENEUBOURG i GOSS 1989, BONABEAU i współaut. 1997). W ten prosty sposób mrówki mogą dokonywać wyboru optymalnych strategii w trakcie żerowania.

POŚWIĘCENIE ŻYCIA

Ciekawą formą współdziałania owadów społecznych jest, jak to już wspomniano, poświęcenie życia przez członków kolonii. U błonkówek w niektórych przypadkach mogą pojawić się diploidalne trutnie, które są całkowicie sterylne (WOYKE 1963). W ich interesie jest produkcja substancji chemicznej, która informowałaby pozostałych członkach kolonii o ich sterylności i powodowała ich zjadanie (WOYKE 1967, MORITZ i SOUTHWICK 1992). Taka strategia trutni byłaby ewolucyjnie stabilna, ponieważ same i tak nie mają szans na pozostawienie potomstwa, a dodatkowo nie mogą one pomóc krewnym, ponieważ nie wykonują żadnych prac na rzecz kolonii. W takiej sytuacji w interesie larwy

diploidalnego trutnia jest, aby zasoby przeznaczone na jej wykarmienie zostały przeznaczone na wykarmienie larw jej krewnych. Substancja, dzięki której robotnice rozpoznają diploidalne trutnie nie została dotychczas rozpoznana (HERRMANN i współaut. 2005).

Do poświęcenia życia przez robotnie dochodzi najczęściej w czasie obrony kolonii. Robotnica pszczoły miodnej po użądleniu człowieka ginie, ponieważ jej żądło zaopatrzone jest w zadziory, które uniemożliwiają jego wyjęcie z ciała ofiary (HERMANN 1984). Natomiast u niektórych mrówek i termitów w trakcie obrony kolonii dochodzi do rezerwowania odwłoka, z którego wylewa się lepka substancja zaklejająca napastnika (MASCHWITZ i MASCHWITZ 1974). U mrówek *Forelius pusillus* robotnice poświęcają swoje życie w celu zabezpieczenia kolonii nawet wtedy, kiedy brak bezpośredniego zagrożenia takiego jak drapieżnik lub pasożyt (TOFILSKI i współaut. 2008). Mrówki te każdego wieczora zamykają od zewnątrz wejście do gniazda. W wyniku tego jedna lub kilka robotnic nie może powrócić do gniazda i ginie. Dotychczas nie wiadomo przed czym mrówki bronią swoje gniazdo zamykając jego wejście. Zagrożeniem mogą być osobniki tego samego gatunku, drapieżniki lub pasożyty. Nie wykluczone, że zamykanie gniazd zabezpiecza je przed zalaniem w przypadku gwałtownej ulewy. Aby zminimalizować koszty takiego rutynowego poświęcenia życia należy oczekiwać, że będzie ono wykonywane przez najstarsze lub chore osobniki (WOYCIECHOWSKI i KOZŁOWSKI 1998). Jednak dotychczas wiek robotnic zamykających wejście do gniazda nie jest znany.

POLIETYZM WIEKOWY

Ważnym elementem współdziałania robotnic jest podział pracy zależny od wieku (polietyzm wiekowy) (RIBBANDS 1953, SEELEY 1982). Polega on na specjalizowaniu się tego samego osobnika w różnych czynnościach w różnym wieku. U wielu gatunków owadów społecznych polietyzm wiekowy polega na tym, że młodsze robotnice wykonują prace wewnątrz gniazda (np. opiekują się potomstwem), natomiast starsze robotnice wykonują prace poza gniazdem (np. zdobywają pokarm) (SCHMID-HEMPEL i SCHMID-HEMPEL 1984). Mechanizmy regulujące podział pracy pozwalają na dostosowanie wykonywanych zadań do aktualnych potrzeb kolonii. Na przykład, manipulacja polegająca na pozbawieniu kolonii robotnic pracujących wewnątrz gniaz-

da powoduje, że robotnice pracujące poza gniazdem powracają do prac wykonywanych w młodszym wieku (LINDAUER 1961).

W celu wyjaśnienia ewolucji polietyzmu wiekowego zaproponowano kilka hipotez. Jedna z nich dotyczy oczekiwanej długości życia robotnic (JEANNE 1986; WOYCIECHOWSKI i KOZŁOWSKI 1998; TOFILSKI 2002, 2006). Według tego wyjaśnienia, prace związane z mniejszym ryzykiem śmierci powinny być wykonywane w młodszym wieku, a prace bardziej ryzykowne w starszym wieku. Taka kolejność prac pozwala na przedłużenie oczekiwanej długości życia robotnic. Dodatkowo należy oczekiwać, że robotnice chore

lub ranne, o krótszej oczekiwanej długości życia, powinny wykonywać bardziej ryzykowne prace w młodszym wieku niż robotnice zupełnie zdrowe (MOROŃ i współaut. 2008). Co ważne, nie jest konieczne, aby robotnice były w stanie oceniać oczekiwaną długość życia pozostałych członków kolonii. Wystarczające jest, aby robotnice były w stanie ocenić stan własnego zdrowia i porównać go z odziedziczonym wzorcem (Tofilski, dane nieopublikowane). Mechanizm percepcji przez robotnice stanu ich zdrowia nie jest dotychczas znany, ale dane eksperymentalne wskazują, że percepcja taka jest możliwa (MOROŃ i współaut. 2008).

KONFLIKTY

Na podstawie teorii doboru krewniaczego można przewidzieć, że w większości kolonii owadów społecznych występować będą konflikty. Dotyczą one najczęściej liczby i płci potomków pozostawionych przez różnych członków kolonii. W wyniku konfliktów często dochodzi do monopolizacji rozmnażania przez jednego lub kilku członków kolonii (GODZIŃSKA 2007). Na podstawie modeli matematycznych można przewidzieć, że dla większości osobników wychowywanych na robotnice korzystniej byłoby, gdyby zostały królowymi (WENSELEERS i współaut. 2003). U większości owadów społecznych królowe są większe od robotnic i ostateczny wynik ich ontogenetycznego rozwoju zależy od pokarmu, który otrzymuje larwa. Osobniki otrzymujące mniejsze ilości pokarmu lub pokarm gorszej jakości nie są w stanie rozwinąć się w pełnowartościowe królowe, przez co zmuszone są do rozwoju w robotnice. U nielicznych gatunków pszczół bezładowych (*Meliponini*) królowe są takich samych rozmiarów jak robotnice. U tych gatunków duża proporcja samic rozwija się w królowe, pomimo że większość młodych królowych zabijana jest przez robotnice zaraz po wygryzieniu (WENSELEERS i współaut. 2004).

W koloniach społecznych błonkówek dochodzi też do konfliktu pomiędzy królową a robotnicami o proporcję płci (TRIVERS i HARE 1976, PAMILO 1991). Konflikt ten jest związany z haplo-diploidalnym sposobem determinacji płci u błonkówek, gdzie samice rozwijają się z jaj zapłodnionych, a samce z jaj niezapłodnionych. W takiej sytuacji robotnice są bardziej spokrewnione z siostrami niż z braćmi i jest dla nich korzystniej, by wię-

cej zasobów przeznaczyć na produkcję samic kosztem mniejszej liczby samców. Natomiast królowa jest tak samo spokrewniona z synami i z córkami, dlatego preferuje przeznaczanie na samice tyle samo zasobów, co na samce.

Stwierdzono, że u większości owadów społecznych proporcja płci jest zachwiana na korzyść samic (BOURKE i FRANKS 1995). Wpływ pokrewieństwa pomiędzy członkami kolonii na proporcje płci potwierdzono u mrówek *Formica truncorum*, gdzie kolonie z królowymi unasiennionymi przez wielu samców produkują więcej samców (SUNDSTROM 1994). Sugeruje to, że robotnice mają wpływ na proporcję płci.

Konflikty u owadów społecznych można łatwo wytłumaczyć na podstawie teorii doboru krewniaczego. Jednak w niektórych przypadkach konflikty przewidywane na podstawie tej teorii nie potwierdziły się. Skoro współdziałanie i konflikty zależą od pokrewieństwa należałoby oczekiwać, że robotnice będą w stanie ocenić stopień pokrewieństwa z innymi członkami kolonii i pomagać będą raczej bliższemu krewniakom kosztem dalszych krewnych. Robotnice niektórych gatunków mrówek są w stanie indywidualnie rozpoznawać osobniki tego samego lub innego gatunku (NOWBAHARI 2007, FOUBERT i NOWBAHARI 2008), a także rozpoznawać osobniki o charakterystycznym genotypie (KELLER i ROSS 1998). Jednak tylko w nielicznych przypadkach stwierdzono, aby w warunkach naturalnych robotnice preferowały osobniki spokrewnionych kosztem osobników niespokrewnionych (VISSCHER 1998). W większości przypadków nie potwierdzono rozpoznawa-

nia pokrewieństwa (WOYCIECHOWSKI i RADWAN 1988, WOYCIECHOWSKI 1990, TARPY i współaut. 2004). Najprawdopodobniej rozpoznawanie pokrewieństwa jest na tyle złożonym zadaniem, że mogłoby prowadzić do kosztownych błędów.

NISZCZENIE JAJ ZŁOŻONYCH PRZEZ ROBOTNICE

Przykładem prostego mechanizmu rozwiązywania konfliktów u owadów społecznych jest zjadanie jaj złożonych przez robotnice. U pszczoł, os i mrówek robotnice mogą składać niezaplodnione jaja, z których rozwijają się samce. Jednak w obecności królowej tylko nieliczne robotnice składają jaja (BOURKE 1988). Skłonność robotnic do współdziałania i powstrzymywania się od rozmnażania zależy od liczby partnerów, z którymi królowa odbyła kopulację (WOYCIECHOWSKI i ŁOMNICKI 1987, WOYCIECHOWSKI 1989). Jeśli królowa odbyła kopulację z kilkoma partnerami, robotnice bardziej spokrewnione są z braćmi niż z siostrzeńcami (WOYCIECHOWSKI 1988, 1989). W takiej sytuacji należy oczekiwać, że robotnice będą niszczyć jaja złożone przez inne robotnice. Zjawisko zjadania jaj przez robotnice opisano już u pszczoł (RATNIEKS i VISSCHER 1989), mrówek (D'ETTORRE i współaut. 2006) i os (WENSELEERS i współaut. 2005a). Kiedy królowa odbyła kopulację tylko z jednym samcem, robotnice bardziej spokrewnione są z siostrzeńcami niż z braćmi i nie powinny niszczyć jaj złożonych przez inne robotnice. Znane są jednak gatunki, u których pomimo pojedynczej kopulacji królowej jaja robotnic niszczone są przez inne robotnice. Przykładem takiego gatunku jest osa leśna (*Dolichovespula sylvestris*) (WENSELEERS i współaut. 2005b). W tym przypadku większość jaj jest niszczona przez robotnice, które składają własne jaja, bowiem bardziej spokrewnione są ze swymi synami niż z siostrzeńcami. Niszczanie jaj złożonych przez innych członków kolonii jest bardzo prostym i skutecznym mechanizmem pozwalającym na rozwiązanie konfliktu bez walki. U niektórych gatunków zjadaniu jaj towarzyszą zachowania agresywne skierowane w kierunku robotnic składających jaja, ale agresja ta jest w dużej mierze zrytualizowana i zwykle nie doprowadziła do uszkodzeń ciała (WENSELEERS i współaut. 2005b). Unikanie walki jest szczególnie ważne w przypadku królowej, której zranienie prowadziłoby do obniżenia dostosowania wszystkich spokrewnionych z nią członków kolonii. U owadów społecznych przypadki agresji pomiędzy członkami

kolonii prowadzące do uszkodzeń ciała lub śmierci są stosunkowo rzadkie, ale występują u niektórych gatunków. Na przykład, u os i trzmieli robotnice czasem zabijają królową w końcowym stadium rozwoju kolonii, dzięki czemu mają większą szansę na produkcję samców (BOURKE 1994).

WALKI MATEK PSZCZOŁY MIODNEJ

U pszczoły miodnej (*Apis mellifera*) dochodzi do walk pomiędzy młodymi królowymi zwanymi matkami pszczelimi (GILLEY 2001, TOFILSKI i CZEKOŃSKA 2004). Zwykle w rodzinie pszczelej jest tylko jedna matka. Tylko w czasie wychowywania młodych matek, przez stosunkowo krótki czas, może być ich więcej. Do sytuacji takiej dochodzi między innymi w czasie wychowywania tzw. matek ratunkowych. W wypadku śmierci matki pszczelej robotnice wybierają kilkadziesiąt larw, wcześniej przeznaczonych na wychowanie robotnic, i wychowują z nich młode matki. Jednak tylko jedna z matek może przejąć rodzinę pszczelą, co prowadzi do konfliktu pomiędzy nimi. Zwycięska matka uśmierca rywalki przy pomocy żądła. Znacznie łatwiej jest pokonać rywalkę przed jej wygryzieniem z woskowej komórki, w której jest wychowywana (mатеcznika), ponieważ matka przed wygryzieniem jest bezbronna. Dlatego matka stara się jak najszybciej opuścić matecznik, a następnie próbuje odnaleźć pozostałe matki i uśmiercić je jeszcze w matecznikach. Kiedy dwie matki opuściły matecznik walka jest bardziej wyrównana i sprawniejsza matka ma większe szanse na zwycięstwo (GILLEY i TARPY 2005). W opisanej sytuacji, obok konfliktu pomiędzy matkami, pojawia się konflikt pomiędzy robotnicami a matkami. Z punktu widzenia robotnic ważne jest, aby rodzina pszczelej przejęta została przez matkę o najwyższej jakości. Tymczasem matki, które najwcześniej wygryzają się z mateczników, pochodzą z najstarszych larw i ich jakość jest najniższa. Dlatego w interesie robotnic jest doprowadzenie do licznych walk, w wyniku których zwycięży najsprawniejsza, a nie najstarsza matka. Młoda matka zaraz po wygryzieniu z matecznika jest w stanie szybko odnaleźć mateczniki swoich młodszych siostrzy rywalki i zniszczyć je (CARON i GREVE 1979). Młode matki są w stanie nawet ocenić wiek matek w matecznikach i rozpoczynają ich niszczenie od najstarszej (HARANO i OBARA 2004). W ten sposób unikają walki i ryzyka, że starsza matka wygryzie się w czasie niszczenia matecznika młodszej matki. W ekspery-

mencie, w którym znany był wiek wszystkich młodych matek, stwierdzono, że w każdej z badanych rodzin pszczelich najstarsza matka nie uśmierciła wszystkich swoich konkurentek w matecznikach i zarówno młodsze, jak i starsze matki opuściły mateczniki (TOFILSKI i CZEKOŃSKA 2004). Można na tej podstawie wnioskować, że robotnice obroniły dużą część młodych matek w matecznikach, przez co doprowadziły do licznych walk, w wyniku których najsilniejsza matka miała szansę zwyciężyć. Opisany mechanizm pokazuje, że robotnice pszczoły miodnej, będące w konflik-

cie z matkami, manipulują nimi tak, aby same między sobą dokonały eliminacji najmniej sprawnych matek. Taki sposób selekcji matek jest korzystny, ponieważ walki pomiędzy królowymi pszczoły miodnej najczęściej nie prowadzą do uszkodzeń ciała, tak jak u mrówek *Leptothorax gredleri* walczących przy pomocy żuwaczek (HEINZE i LIPSKI 1990). Tylko w wyjątkowych okolicznościach, kiedy młoda matka walczy ze starą matką, może dojść do uszkodzeń ciała (Dzierzon 1898 za BROŻEK i współaut. 1978).

PODSUMOWANIE

Jest wiele przykładów współdziałania i rozwiązywanie konfliktów w społeczeństwach owadów. Różnorodność tych zachowań jest bardzo duża. Z jednej strony, robotnice mrówek *Forelius pusillus* rutynowo poświęcają swoje życie w obronie kolonii (TOFILSKI i współaut. 2008), a z drugiej strony, królowe pszczoły miodnej walczą ze sobą na śmierć i życie (TOFILSKI i CZEKOŃSKA 2004). Wspólnymi cechami tych zachowań jest ich prostota i brak centralnego sterowania. U owadów, ze względu na stosunkowo prosty układ nerwowy, możliwości percepcji, zapamiętywania i przetwarzania informacji są ograniczone. W takiej sytuacji skomplikowane mechanizmy kontroli zachowań oparte o centralne sterowanie przez jednego osobnika mogłyby prowadzić do kosztownych błędów.

Znacznie bardziej skuteczna jest organizacja pracy polegająca na tym, że wszyscy członkowie kolonii wykonują swoje prace jedynie na podstawie informacji w ich najbliższym otoczeniu, bez centralnego nadzoru. Ostateczny efekt jest wynikiem wielokrotnie powtarzanych prostych czynności. Taki sposób organizacji pracy zapewnia większą odporność na błędy. Nawet jeśli część z wielokrotnie powtarzanych czynności wykonana została nieprawidłowo mechanizm pozostaje skuteczny, jedynie jego efektywność jest mniejsza. Mechanizmy regulacji używane przez owady społeczne są na tyle skuteczne i odporne na błędy, że stanowią inspirację do ulepszania algorytmów komputerowych (BONABEAU i współaut. 2000).

MECHANISMS OF COOPERATION AND CONFLICT RESOLUTION IN SOCIAL INSECTS

Summary

There are many diverse examples of conflicts and cooperation in social insects. On one hand honeybee queens fight to death in order to inherit a colony; on the other hand workers of *Forelius pusillus* ants preemptively sacrifice their lives to protect their colony. The common feature of those behaviors is their simplicity and lack of central control. Nervous system of insects is relatively uncomplicated and their ability to perceive, remember and analyze information is limited. In those circumstances com-

plicated mechanisms based on central control by single individual could lead to costly errors. A work organization where all colony members repeatedly perform simple tasks using only local information is much more efficient. This kind of work organization is more error proof. Even if some of the repeatedly performed tasks are carried out incorrectly the mechanism remains effective and only its efficiency is lower.

LITERATURA

- BILLEN J., MORGAN E. D., 1998. *Pheromone communication in social insects: sources and secretions*. [W:] *Pheromone Communication in Social Insects: Ants, Wasps, Bees and Termites*. VANDER MEER R. K., BREED M. D., ESPELIE K. E., WINSTON M. L. (red.). Westview Press, Boulder, 3-33.
- BONABEAU E., THERAULAZ G., DENEUBOURG J. L., ARON S., CAMAZINE S., 1997. *Self-organization in social insects*. TREE 12, 188-193.
- BONABEAU E., DORIGO M., THERAULAZ G., 2000. *Inspiration for optimization from social insect behaviour*. Nature 406, 39-42.

- BOURKE A. F. G., 1988. *Worker reproduction in the higher eusocial Hymenoptera*. Q. Rev. Biol. 63, 291-311.
- BOURKE A. F. G., 1994. *Worker matricide in social bees and wasps*. J. theor. Biol. 167, 283-292.
- BOURKE A. F. G., FRANKS N. R., 1995. *Social evolution in ants*. Princeton University Press, Princeton.
- BROŹEK L., GŁADYSZ A., MAZAK S., 1978. *Jan Dzierżon studium monograficzne*. Instytut Śląski, Opole.
- CARON D. M., GREVE C. W., 1979. *Destruction of queen cells placed in queenright *Apis mellifera* colonies*. Ann. Entomol. Soc. Am. 72, 405-407.
- CRESPI B. J., YANEGA D., 1995. *The definition of eusociality*. Behav. Ecol. 6, 109-115.
- CRESPI B. J., CHOE J. C., 1997. *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge.
- DENEUBOURG J. L., GOSS S., 1989. *Collective patterns and decision making*. Etho. Ecol. Evol. 1, 295-311.
- D'ETTORRE P., TOFILSKI A., HEINZE J., RATNIEKS F. L. W., 2006. *Non-transferable signals on ant queen eggs*. Naturwissenschaften 93, 136-140.
- DUFFY J. E., 1996. *Eusociality in a coral-reef shrimp*. Nature 381, 512-514.
- FOSTER K. R., RATNIEKS F. L. W., 2005. *A new eusocial vertebrate?* TREE 20, 363-364.
- FOUBERT E., NOWBAHARI E., 2008. *Memory span for heterospecific individuals' odors in an ant, *Cataglyphis cursor**. Learn. Behav. 36, 319-26.
- GILLEY D. C., 2001. *The behavior of honey bees (*Apis mellifera ligustica*) during queen duels*. Ethology 107, 601-622.
- GILLEY D. C., TARPY D. R., 2005. *Three mechanisms of queen elimination in swarming honey bee colonies*. Apidologie 36, 461-474.
- GODZIŃSKA E., 2007. *Owady społeczne: mity i fakty*. Kosmos 56, 371-381.
- GODZIŃSKA E., 1996. *Etologia owadów społecznych: fakty i kontrowersje*. Kosmos 45, 163-178.
- GORDON D. M., PAUL R. E., THORPE K., 1993. *What is the function of encounter patterns in ant colonies?* Anim. Behav. 45, 1083-1100.
- HAMILTON W. D., 1964. *The genetical evolution of social behaviour. I*. J. Theor. Biol. 7, 1-16.
- HARANO K., OBARA Y., 2004. *Virgin queens selectively destroy fully matured queen cells in the honeybee *Apis mellifera* L.* Insect. Soc. 51, 253-258.
- HEINZE J., LIPSKI N., 1990. *Fighting and usurpation in colonies-of the palaeartic ant *Leptothorax grederi**. Naturwissenschaften 77, 493-495.
- HERMANN H. R., 1984. *Elaboration and reduction of the venom apparatus in aculeate Hymenoptera*. [W:] *Defensive mechanisms in social insects*. HERMANN H. R. (red.). Praeger, New York, 201-238.
- HERRMANN M., TRENZCEK T., FAHRENHORST H., ENGELS W., 2005. *Characters that differ between diploid and haploid honey bee (*Apis mellifera*) drones*. GMR 4, 624-641.
- JARVIS J. U. M., 1981. *Eusociality in a mammal: Cooperative breeding in naked mole-rat colonies*. Science 212, 571-573.
- JEANNE R. L., 1986. *The evolution of the organization of work in social insects*. Monitore Zool. Ital. (N.S.) 20, 119-133.
- KELLER L., ROSS K. G. 1998. *Selfish genes: a green beard in the red fire ant*. Nature 397, 573-575.
- LINDAUER M., 1961. *Communication among social bees*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- MASCHWITZ U., MASCHWITZ E., 1974. *Platzende Arbeiterinnen: eine neue Art der Feindabwehr bei sozialen Hautfluglern*. Oecologia 14, 289-294.
- MICHENER C. D. 1969. *Comparative social behavior of bees*. Annu. Rev. Entomol. 14, 299-342.
- MORITZ R. F. A., SOUTHWICK E. E., 1992. *Bees as a superorganism, an evolutionary reality*. Springer, Berlin.
- MOROŃ D., WITEK M., WOYCIECHOWSKI M., 2008. *Division of labour among workers with different life expectancy in the ant *Myrmica scabrinodis**. Anim. Behav. 75, 345-350.
- NASCIMENTO F. S., HRNCIR M., TOFILSKI A., ZUCCHI R., 2005. *Scraping sounds produced by a social wasp (*Asteloea ujhelyii*, Hymenoptera: Vespidae)*. Ethology 111, 1116-1125.
- NICOLIS G., PRIGOGINE I., 1977. *Self-organization in non-equilibrium systems*. Wiley, New York.
- NOWBAHARI E. 2007. *Learning of colonial odor in the ant *Cataglyphis niger* (Hymenoptera, Formicidae)*. Learn. Behav. 35, 87-94.
- PAMILO P., 1991. *Evolution of colony characteristic in social insects. I. Sex allocation*. Am. Nat. 137, 84-107.
- RATNIEKS F. L. W., VISSCHER P. K., 1989. *Worker policing in the honeybee*. Nature 342, 796-797.
- RIBBANDS C. R., 1953. *The behaviour and social life of honeybees*. Bee Research Association, Londyn.
- SCHMID-HEMPEL P., SCHMID-HEMPEL R., 1984. *Life duration and turnover of foragers in the ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae)*. Insect. Soc. 31, 345-360.
- SEELEY T. D., 1982. *Adaptive significance of the age polyethism schedule in honeybee colonies*. Behav. Ecol. Sociobiol. 11, 287-293.
- SHERMAN P. W., LACEY E. A., REEVE H. K., KELLER L., 1995. *The eusociality continuum*. Behav. Ecol. 6, 102-108.
- STERN D. L., FOSTER W. A., 1997. *The evolution of sociality in aphids: a clone's-eye view*. [W:] *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. CHOE J. C., CRESPI B. J. (red.). Cambridge University Press, Cambridge, 150-165.
- SUNDSTROM L., 1994. *Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants*. Nature 367, 266-268.
- TARPY D. R., GILLEY D. C., SEELEY T. D., 2004. *Levels of selection in a social insect: a review of conflict and cooperation during honey bee (*Apis mellifera*) queen replacement*. Behav. Ecol. Sociobiol. 55, 513-523.
- TOFILSKI A., 2002. *Influence of age polyethism on longevity of workers in social insects*. Behav. Ecol. Sociobiol. 51, 234-237.
- TOFILSKI A., 2006. *Influence of caste polyethism on longevity of workers in social insect colonies*. J. Theor. Biol. 238, 527-531.
- TOFILSKI A., CZEKOŃSKA K., 2004. *Emergency queen rearing in honeybee colonies with brood of known age*. Apidologie 35, 275-282.
- TOFILSKI A., RATNIEKS F. L. W., 2005. *Sand pile formation in *Dorymyrmex* ants*. J. Insect Behav. 18, 505-512.
- TOFILSKI A., RATNIEKS F. L. W., 2008. *Simple rules based on pile slope are used in the self organization of sand pile formation by *Pheidole oxyops* ants*. Insect. Soc. 55, 37-42.
- TOFILSKI A., COUVILLON M. J., EIVSON S. E. F., HELANTERÄ H., ROBINSON E. J. H., RATNIEKS F. L. W., 2008. *Pre-emptive defensive self-sacrifice by ant workers*. Am. Nat. 172, E239-E243.
- TRIVERS R. L., HARE H., 1976. *Haplodiploidy and the evolution of the social insects*. Science 191, 249-263.
- VISSCHER P. K., 1998. *Colony integration and reproductive conflict in honey bees*. Apidologie 29, 23-45.
- WENSELEERS T., RATNIEKS F. L., BILLEN J., 2003. *Caste fate conflict in swarm-founding social Hymenoptera: an inclusive fitness analysis*. J. Evol. Biol. 16, 647-658.

- WENSELEERS T., HART A. G., RATNIEKS F. L. W., QUEZADA-EUÁN J. J. G., 2004. *Queen execution and caste conflict in the stingless bee Melipona beecheii*. *Ethology* 110, 725-736.
- WENSELEERS T., BADCOCK N. S., ERVEN K., TOFILSKI A., NASCIMENTO F. S., HART A. G., BURKE T. A., ARCHER M. E., RATNIEKS F. L. W., 2005a. *A test of worker policing theory in an advanced eusocial wasp, Vespula rufa*. *Evolution* 59, 1306-1314.
- WENSELEERS T., TOFILSKI A., RATNIEKS F. L. W., 2005b. *Queen and worker policing in the tree wasp Dolichovespula sylvestris*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58, 80-86.
- WILSON E. O., 1971. *The insect societies*. Harvard University Press, Cambridge.
- WOYCIECHOWSKI M., 1988. *Spółczeństwa błonkówek - altruistyczne czy egoistyczne osobniki*. *Kosmos* 37, 81-89.
- WOYCIECHOWSKI M., 1989. *Ewolucja zachowań społecznych błonkówek*. *Kosmos* 38, 429-452.
- WOYCIECHOWSKI M., 1990. *Do honey bee, Apis mellifera L., workers favour sibling eggs and larvae in queen rearing*. *Anim. Behav.* 39, 1220-1222.
- WOYCIECHOWSKI M., ŁOMNICKI A., 1987. *Multiple mating of queens and the sterility of workers among eusocial Hymenoptera*. *J. Theor. Biol.* 128, 317-327.
- WOYCIECHOWSKI M., RADWAN J., 1988. *Produkcja i wymiana matek a rozpoznawanie pokrewieństwa u pszczoły miodnej (Apis mellifera)*. *Pszczel. Zesz. Nauk.* 32, 35-42.
- WOYCIECHOWSKI M., KOZŁOWSKI J., 1998. *Division of labor by division of risk according to worker life expectancy in the honey bee (Apis mellifera L.)*. *Apidologie* 29, 191-205.
- WOYKE J., 1963. *Rearing and viability of diploid drone larvae*. *J. Apic. Res.* 2, 77-84.
- WOYKE J., 1967. *Diploid drone substance - cannibalism substance*. 21st Int. Beekeep. Congr. Apimondia, Maryland.