

KAROLINA KUSZEWSKA

*Uniwersytet Jagielloński
Instytut Nauk o Środowisku,
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków
E-mail: k.kuszevska@uj.edu.pl*

STRATEGIE ROZRODCZE ROBOTNIC PSZCZOŁY MIODNEJ (*APIS MELLIFERA* L.)

WPROWADZENIE

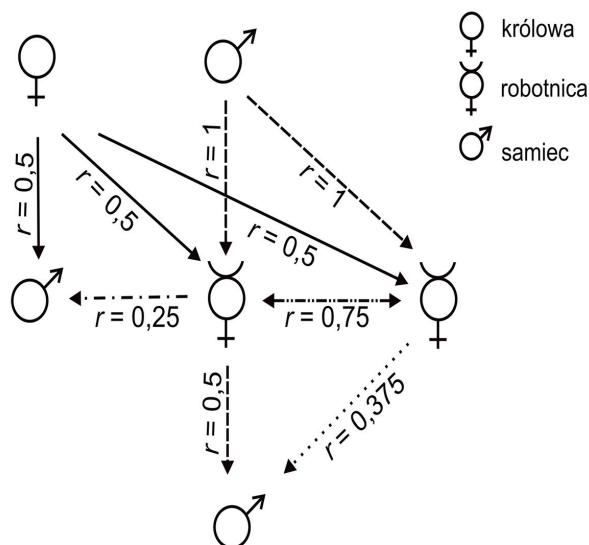
Układy eusocjalne, które występują między innymi u błonkówek (Hymenoptera: mrówki, osy, pszczoły) i termitów (Isoptera) stanowią najlepiej rozwinięte struktury społeczne wśród organizmów żywych (WILSON 1975). Zgodnie z powszechnie przyjętą definicją układy takie spełniają trzy podstawowe warunki: osobniki wchodzące w skład układu eusocjalnego (i) należą do przynajmniej dwóch pokoleń, (ii) opiekują się wspólnie potomstwem w jednym gnieździe, a co najważniejsze (iii) część osobników tworzących wspólną kolonię jest bezpłodna lub ma znacznie ograniczoną płodność (WILSON 1971). Zrozumienie ewolucji układów eusocjalnych, w których osobniki bezpłodne nie mogą przekazywać swoich genów, stało się jednym z ważniejszych zagadnień współczesnej biologii ewolucyjnej (WILSON 1979; WOYCIECHOWSKI 1997, 2009). Rozwiązanie tego zagadnienia zaproponował HAMILTON (1964), który w swojej teorii, nazwaną później teorią doboru krewniaczego (MAYNARD SMITH 1964), wyjaśnił zarówno powstawanie takich układów, tak jak i innych zachowań altruistycznych. W swojej teorii Hamilton zwrócił uwagę, że rozprzestrzenianie własnych genów może odbywać się nie tylko bezpośrednio, przez własne potomstwo, ale i pośrednio, przez potomstwo spokrewnionych osobników. W ewolucji układów socjalnych najważniejsza staje się zatem suma przekazanych genów, którą nazwano łącznym dostosowaniem (ang. inclusive fitness)

(HAMILTON 1964). Podstawą teorii Hamiltona jest nierówność:

$$c/b < r,$$

w której c to koszt altruisty, b zysk biorcy zachowania altruistycznego, natomiast r to współczynnik pokrewieństwa pomiędzy altruistą a biorcą, mierzony udziałem ich wspólnych genów pochodzących od wspólnego niedawnego przodka. Nierówność ta określa warunki, w których altruistyczne zachowania osobników mogą powstać na drodze doboru naturalnego. Innymi słowy, spełnienie tej nierówności powoduje, że dzięki zachowaniom altruistycznym osobnik może przekazać więcej posiadanych przez siebie genów do następnego pokolenia, niż gdyby nie zachował się altruistycznie.

Układy eusocjalne wyewoluowały wśród owadów niezależnie co najmniej 12 razy (CAMERON i MARDULYN 2001, BRADY i współaut. 2006, HINES i współaut. 2007, CARDINAL i współaut. 2010), z czego aż 9 razy u błonkówek (HUGHES i współaut. 2008, FISCHMAN i współaut. 2011), u których występuje haplodiploidalna determinacja płci. Oznacza to, że samce rozwijają się z niezapłodnionych jaj i są haploidalne, podczas gdy samice rozwijają się z jaj zapłodnionych i są diploidalne. Taki typ determinacji płci powoduje, że plemniki pochodzące od jednego samca są genetycznie identyczne (brak mejozy w spermatogenezie) i każda z jego córek otrzymuje taki sam zestaw genów. W konsekwencji u haplodiploidów pełne siostry są ze sobą bliżej spo-



Ryc. 1. Współczynniki pokrewieństwa (r) między osobnikami w rodzinie społecznych błonkówek w sytuacji kiedy królowa kopulowała tylko z jednym samcem (monoandria).

krewnione ($r = 0,75$) niż u diploidów ($r = 0,5$), a co ważniejsze, siostry błonkówek pochodzące od jednego ojca są ze sobą bardziej spokrewnione niż matka z córką ($r = 0,5$) (Ryc. 1). W takiej sytuacji zachowania altruistyczne względem sióstr mają większe szanse wyewoluować w układach haplodiploidalnych niż w diploidalnych (HAMILTON 1964, JOHNSTONE i współaut. 2012).

Innym ważnym efektem haplodiploidności jest inny stopień pokrewieństwa pomiędzy siostrami niż między siostrą a bratem. Współczynnik ten pomiędzy siostrami a ich braćmi, którzy niosą tylko połowę materiału genetycznego królowej i nie posiadają genów ojca, jest bardzo niski i wynosi 0,25. Takie wartości r powodują, że samice, nawet jeśli są robotnicami, powinny mieć większą skłonność do wychowywania własnych synów ($r = 0,5$), czy nawet potomstwa pełnych sióstr (ciotka z siostrzeńcem; $r = 0,75/2 = 0,375$) niż męskiego potomstwa swojej matki

(siostra z bratem; $r = 0,25$) (Ryc. 1) (WOYCIECHOWSKI 1985, 1997, 2009).

Wśród gatunków tworzących układy eusocjalne istnieje bardzo duża zmienność związana z możliwością reprodukcji robotnic. U niektórych mrówek z rodzajów *Solenopsis*, *Monomorium*, *Pheidole* czy *Tetramorium* robotnice są całkowicie sterylne i nie posiadają nawet jajników (WILSON 1971, OSTER i WILSON 1978), podczas gdy u niektórych gatunków osklecank z rodzaju *Polistes* robotnice są często zapłodnione i mogą składać w gnieździe jaja na równi z królową (WILSON 1971). Jednak u wielu eusocjalnych owadów robotnice, pomimo znacznie zredukowanego układu rozrodczego, mogą składać haploidalne jaja, z których rozwijają się samce (DZIERŻON 1850, BOURKE 1988). Takim gatunkiem jest pszczoła miodna (*Apis mellifera* L.), która jest najlepiej poznanym owadem eusocjalnym, ze względu na jej duże znaczenie gospodarcze w zapyłaniu upraw i produkcji miodu. U pszczoły funkcję reprodukcyjną pełni królowa zwana matką (w słownictwie polskim termin królowa stosowany jest do określenia płodnych samic u owadów socjalnych, natomiast w przypadku pszczoły miodnej dla określenia płodnej samicy używany jest termin matka; BIOLOGIA: ENCYKLOPEDIA MULTIMEDIALNA PWN 2012), natomiast robotnice wykonują w gnieździe wszystkie pozostałe zadania, tj. opiekują się matką i jej potomstwem, chronią gniazdo przed intruzami oraz zajmują się dostarczaniem pokarmu (WINSTON 1987). Jednakże w rodzinie pszczoły zdarzają się sytuacje, w których robotnice składają niezapłodnione jaja i inwestują we własne męskie potomstwo. Reprodukacja robotnic jest zależna od wielu czynników, do których należą między innymi: predyspozycje genetyczne oraz obecność w gnieździe składającej jaja matki i jej potomstwa. Natomiast z ewolucyjnego punktu widzenia na zastosowanie różnych strategii rozrodczych przez robotnice mają wpływ zmiany w pokrewieństwie pomiędzy osobnikami przebywającymi w jednym gnieździe.

REPRODUKCJA ROBOTNIC W RODZINIE Z MATKĄ

FEROMONY MATKI I PATROLUJĄCE ROBOTNICE

U pszczoły miodnej, w rodzinie w której znajduje się matka, rzadko dochodzi do reprodukcji robotnic i tylko 0,01–0,001% robotnic ma rozwinięte jajniki, co wskazuje na to, że składają one jaja (RATNIEKS 1993). Za-

przestanie reprodukcji przez robotnice związane jest między innymi z sygnałami chemicznymi wytwarzanymi przez matkę oraz znajdujące się w gnieździe larwy (WINSTON i SLESSOR 1998, WOYCIECHOWSKI 1988). Początkowo uważano, że wytwarzane przez matkę

feromony hamują bez wyjątku rozwój jajników u wszystkich robotnic (WILSON 1971). Jednak zaczęły pojawiać się sugestie, że feromony nie tyle sterują zachowaniem robotnic, co przekazują informację o obecności w gnieździe płodnej samicy (WOYCIECHOWSKI 1988, 1993; ZWEDEEN 2010). Do tej pory nie udało się rozstrzygnąć, które z wyjaśnień bardziej odpowiada rzeczywistości, niemniej jednak, bez względu na sposób działania, obecność matki i wytwarzane przez nią feromony skutecznie powstrzymują robotnice od składania własnych niezaplodnionych jaj.

Inny równie ważny mechanizm, który w ewolucji mógł doprowadzić do ograniczenia reprodukcji robotnic, związany jest ściśle z pokrewieństwem osobników wewnątrz gniazda. Pszczoła miodna jest jednym z eusocjalnych gatunków, u których występuje poliandria (WOYKE 1960, COLE 1983). Oznacza to, że matka pszczela w czasie swoich lotów godowych (tzw. weselnych) kojarzy się z wieloma, zazwyczaj kilkunastoma samcami (trutniami) (WOYKE 1960). Wielokrotna kopulacja matki zmniejsza drastycznie średnie pokrewieństwo pomiędzy robotnicami w jej przyszłym gnieździe (WOYCIECHOWSKI 1985, 1988). W przypadku, gdy matka kojarzy się z dwoma samcami, pokrewieństwo pomiędzy siostrami obniża się z 0,75 do 0,5, a każdy kolejny partner powoduje jego dalszą redukcję ($r \sim 0,28$, gdy matka kojarzyła się z kilkunastoma samcami i przy założeniu, że udział każdego z jej partnerów w zapładnianiu jaj jest taki sam). Właśnie ten spadek pokrewieństwa związany z poliandrią mógł być jednym z ważnych powodów, który tak pokierował ewolucją robotnic, że zaniechały one własnej reprodukcji (WOYCIECHOWSKI 1985, WOYCIECHOWSKI i ŁOMNICKI 1987). Jak przewiduje teoria doboru krewniaczego, robotnice odnoszą większe ewolucyjne korzyści inwestując w swoje własne męskie potomstwo ($r = 0,5$) niż wychowując własnych braci ($r = 0,25$), zarówno jeśli matka kojarzyła się z jednym, jak i z wieloma samcami. Rozpoczęcie reprodukcji przez robotnice wiąże się jednak z tym, że każda z nich oprócz synów będzie miała także mnóstwo siostrzeńców (synów innych robotnic). Kontynuując te rozważania można więc zaniechać „zyski” robotnicy w przekazywaniu genów pochodzących od synów, a rozpatrywać tylko te związane z wychowaniem siostrzeńców. W monoandrycznym gnieździe (gdy matka kojarzyła się z jednym samcem) robotnice są bardziej spokrewnione z siostrzeńca-

mi ($r = 0,325$) niż z braćmi ($r = 0,25$), sytuacja ta jednak się odwraca w poliandrycznym gnieździe, tam bowiem robotnice są bardziej spokrewnione z braćmi ($r = 0,25$) niż z siostrzeńcami ($r \sim 0,14$ gdy matka kojarzyła się z kilkunastoma trutniami). Taka sytuacja powoduje, że robotnice stoją na straży swojej sterility, patrolują gniazdo i niszczą niezaplodnione jaja, które zostały złożone przez inne robotnice. Zjawisko to, które można nazwać patrolowaniem robotnic (ang. worker policing) (WOYCIECHOWSKI i ŁOMNICKI 1987, RATNIEKS i VISSCHER 1989), jest bardzo częste wśród eusocjalnych owadów.

Niszczanie jaj przez patrolujące robotnice, jest możliwe tylko w przypadku, kiedy są one w stanie odróżnić jaja złożone przez matkę od jaj robotnic. Pojawiały się zatem sugestie, że matka znakuje składane przez siebie jaja feromonami pochodzącymi z gruczołu alkalicznego (Dufoura), znajdującego się w odwłoku. Niezaplodnione jaja pochodzące od robotnic znakowane przez eksperymentatorów wydzieliną tego gruczołu pochodzącą od matki były rzadziej niszczone niż jaja pochodzące z grupy kontrolnej (RATNIEKS 1995). Dodatkowo okazało się, że gruczoł alkaliczny matki jest większy i wytwarza inne substancje chemiczne niż gruczoł alkaliczny sterylnej robotnicy (WINSTON 1987, KATZAV-GOZANSKY i współaut. 1997). Późniejsze badania poddały w wątpliwość te sugestie, ponieważ ze względu na anatomiczną budowę i ułożenie gruczołu alkalicznego w odwłoku, nie ma możliwości, aby składane jajo zostało potraktowane wytwarzanymi przez ten gruczoł feromonami (MARTIN i współaut. 2005). Aktualnie uważa się, że gruczoł alkaliczny wytwarza substancje służące nie tyle do znakowania jaj, co do przekazania innym osobnikom w gnieździe informacji o możliwościach rozrodczych matki (KATZAV-GOZANSKY i współaut. 2002, MARTIN i współaut. 2005). Za taką interpretacją przemawia fakt, że feromony gruczołu alkalicznego wytwarzane przez robotnice, które podjęły się reprodukcji, tzw. „trutówki”, są bardzo podobne do tych wytwarzanych przez matkę (KATZAV-GOZANSKY i współaut. 2003). Podjęcie reprodukcji przez trutówki może być jednak dla nich bardzo kosztowną strategią, ponieważ nie tylko ich jaja są często niszczone przez patrolujące robotnice, ale także zagraża im agresywne zachowanie innych robotnic (VISSCHER i DUKAS 1995). Agresja skierowana przeciwko trutówkom zwiększa koszty reprodukcji robotnic, a efekt patrolujących robot-

nic zmniejsza dodatkowo ewolucyjne zyski, jakie płodne robotnice mogłyby teoretycznie osiągnąć.

PODZIAŁ PRACY A POTENCJAŁ ROZRODCZY ROBOTNIC

U pszczoły miodnej, podobnie jak u innych owadów eusocjalnych, robotnice wykonują w gnieździe różne zadania, m. in.: opiekują się matką i jej potomstwem, chronią gniazdo, zbierają pożywienie. Robotnice nie wykonują jednak tych czynności w sposób przypadkowy, okazuje się bowiem, że młodsze osobniki pracują zazwyczaj wewnątrz bezpiecznego gniazda, natomiast starsze podejmują się bardziej ryzykownej pracy zbieraczek. Taki podział pracy, który jest oparty na wykonywaniu różnych zadań przez robotnice będące w różnym wieku, nazywany jest polietyzmem wiekowym. Istnieje kilka hipotez, które wyjaśniają ewolucję polietyzmu wiekowego u eusocjalnych gatunków, w tym u pszczoły miodnej. Sugerowano, że taki podział pracy związany jest z możliwościami uczenia się robotnic, które wielokrotnie powtarzając dane zadanie stają się efektywniejszymi pracownikami. Wydaje się jednak, że wykonywanie różnych zadań przez osobniki będące w różnym wieku związane jest przede wszystkim z oczekiwanym dalszym trwaniem życia robotnic (oczekiwaną długością życia), czyli czasem jaki pozostał robotnicom w danym momencie życia do ich śmierci. Na oczekiwaną dalszą długość życia robotnic wpływa nie tylko wiek, ale także różnego rodzaju patogeny, z tego powodu robotnice chore lub okaleczone mają krótszą oczekiwaną długość życia niż zdrowe będące w tym samym wieku osobniki. Przedstawiona przez WOYCIECHOWSKIEGO i KOZŁOWSKIEGO (1998) hipoteza „podziału pracy przez podział ryzyka” (ang. *division of labor by division of risk*) zwraca uwagę na to, że bezpieczne prace związane z mniejszym ryzykiem śmierci powinny być wykonywane przez robotnice, które w danym momencie mają długą oczekiwaną długość życia, czyli przez młode i zdrowe osobniki. Natomiast robotnice mające w danym momencie krótką oczekiwaną długość życia (stare lub/i chore) powinny podejmować się bardziej niebezpiecznych zadań. Największą ewolucyjną korzyścią z takiej strategii jest przedłużenie średniej długości życia wszystkich robotnic w gnieździe, co z kolei przekłada się na dostosowanie całej rodziny (JEANNE 1986; TOFILSKI 2002, 2009). Hipoteza ta została potwier-

dzona eksperymentami, które wykonano na mrówkach (MOROŃ i współaut. 2008) i na pszczole miodnej (WOYCIECHOWSKI i MOROŃ 2009). W obu przypadkach osobniki, którym sztucznie skrócono oczekiwaną długość życia (chore lub okaleczone) rozpoczynały niebezpieczną pracę zbieraczek znacznie wcześniej w swoim życiu niż osobniki pochodzące z grup kontrolnych. Podział pracy jest jednak zjawiskiem bardzo plastycznym i może zdarzyć się sytuacja, w której robotnice wykonujące już pracę zbieraczek powracają do pracy opiekunek w gnieździe. Takie zjawisko nosi nazwę rewersji behawioralnej i może do niego dojść w przypadku, gdy w gnieździe zabraknie osobników opiekujących się larwami (ROBINSON 1992, ROBINSON i współaut. 1992, GODZIŃSKA 2006). Przeprowadzone niedawno badania pokazały, że do bezpiecznej pracy w gnieździe częściej powracają te zbieraczki, które mają długi oczekiwany czas życia, natomiast te osobniki, którym sztucznie skrócono życie dalej wykonują mniej bezpieczne prace na zewnątrz gniazda (KUSZEWSKA i WOYCIECHOWSKI 2013).

Podział pracy jest także związany z potencjałem reprodukcyjnym robotnic. Robotnice mające dłuższy oczekiwany czas trwania życia i pracujące wewnątrz bezpiecznego gniazda, jako opiekunki, mają większą szansę na aktywowanie swoich jajników niż starsze i/lub chore robotnice, pracujące na zewnątrz gniazda (BOURKE 1988). Dzieje się tak, ponieważ zarówno aktywacja jajników, jak i wytwarzanie pokarmu (mleczka pszczelego) przez opiekunki jest zależne od syntezy substancji zwanej witellogeniną. Witellogenina u większości zwierząt, zarówno bezkręgowych (w tym pszczoły miodnej) jak i kręgowych, bierze udział w tworzeniu substancji żółtkowej podczas oogenezy. Wytwarzanie witellogeniny przez opiekunki w procesie tworzenia mleczka pszczelego powoduje więc, że ich jajniki także są lepiej rozwinięte niż jajniki zbieraczek (NAKAOKA i współaut. 2008, WEGENER i współaut. 2009). Zależność ta okazuje się być tak silna, że nawet w czasie rewersji behawioralnej, wraz ze zwiększaniem się narządów wytwarzających mleczko pszczele (gruczoły gardzielowe) (AMDAM i współaut. 2005), jajniki robotnic także ulegają powiększeniu (KUSZEWSKA i WOYCIECHOWSKI 2013).

ANARCHISTYCZNE ROBOTNICE

Pomimo wspomnianych mechanizmów, które hamują rozwój jajników u robotnic

znajdujących się w rodzinie z matką, zdarzają się sytuacje, w których znaczny udział trutni pochodzi od robotnic. Ze względu na swoje zachowanie takie robotnice nazwano anarchistkami (MONTAGUE i OLDROYD 1998). W naturze rodziny, w których pojawiają się anarchistki występują jednak bardzo rzadko i są najprawdopodobniej eliminowane przez dobór (MONTAGUE i OLDROYD 1998). Poprzez selekcję udało się jednak wychować takie linie pszczoł (OLDROYD i współaut. 1994), wśród których 10 do 40% robotnic ma rozwinięte jajniki i składa trutowe jaja bez względu na obecność matki (OLDROYD i współaut. 1999, BARRON i OLDROYD 2001). Aktywacja jajników u anarchistek związana jest z zakłóceniami w chemicznym systemie komunikacji pomiędzy robotnicami oraz ich matką i znajdującymi się w gnieździe larwami (tzw. czerwem) (BEEKMAN i OLDROYD 2008). Wykonane badania, do których użyto larw i robotnic pochodzących zarówno z dzikich jak i sztucznie selekcyjowanych rodzin z anarchistkami pokazały, że anarchistki słabiej odczytują przesyłane przez larwy informacje chemiczne, w obecności których robotnice na ogół zachowują się jak sterylne osobniki (JAY 1972). Okazało się także, że sygnał chemiczny produkowany przez larwy pochodzące z wyselekcjonowanych rodzin z anarchistkami, w mniejszym stopniu hamuje rozwój jajników u robotnic niż sygnał produkowany przez larwy pochodzące od dzikich linii (OLDROYD i współaut. 2001). Natomiast na rozwój jajników u anarchistek nie ma wpływu feromon produkowany przez matkę, bez względu na to, z jakiej rodziny ona pochodzi (HOOVER i współaut. 2005a, b). Sukces reprodukcyjny anarchistek wynika także z tego, że ich jaja zwykle nie są rozpoznawane przez patrolujące robotnice (OLDROYD i RATNIEKS 2000). Pojawiły się więc sugestie, że anarchistki są w stanie naśladować wytwarzaną przez królową substancję do znakowania jaj (BARRON i współaut. 2001, BEEKMAN i OLDROYD 2003). Szczegółowa analiza chemiczna wykazała jednak, że estry znajdujące się na powierzchni jaj składanych przez anarchistki różnią się od tych występujących na jajach złożonych zarówno przez matkę, ale też od tych z jaj robotnic pochodzących z dzikich linii. Uznano więc, że wytwarzane przez anarchistki estry są najprawdopodobniej tylko skuteczną podróbką wysyłanego przez matkę sygnału (MARTIN i współaut. 2004).

Rodziny, w których znajdują się anarchistki, w naturalnych warunkach pojawiają się

bardzo rzadko i prawdopodobnie są szybko eliminowane przez dobór naturalny. Sprawa jest o tyle interesująca, że do tej pory nie udało się jednoznacznie określić, jakie koszty ponosi rodzina, w której znajdują się anarchistki (BEEKMAN i OLDROYD 2008). Okazało się, że anarchistki wykonują wszystkie zadania w gnieździe łącznie z przynoszeniem pokarmu, chociaż robią to w nieco wolniejszym tempie niż bezpłodne robotnice (DAMPNEY i współaut. 2004). Rodzina z anarchistkami nie ponosi także kosztów związanych z nadprodukcją trutni, ponieważ ich liczba jest na takim samym poziomie, co w innych rodzinach (OLDROYD i współaut. 1994, MONTAGUE i OLDROYD 1998). BEEKMAN i OLDROYD (2008) sugerują dwa mechanizmy zabezpieczające przed rozprzestrzenianiem się „anarchii”. Po pierwsze uważają oni, że anarchistyczny genotyp potrzebuje przynajmniej dwóch niezależnych i rzadkich mutacji, co już na wstępie ogranicza rozpowszechnienie się takiego zachowania. Po drugie okazało się, że jaja składane przez matki pochodzące z rodzin, w których znajdują się anarchistki, są znacznie częściej usuwane przez robotnice, niż jaja matek z dzikich linii (BEEKMAN i współaut. 2007). Częstsze niszczenie składanych przez matkę jaj, szczególnie tych, z których mają wykluczyć się robotnice, bardzo osłabia rodzinę oraz zmniejsza jej szansę na przeżycie.

TELITOKIA I PASOŻYTNICTWO SPOŁECZNE - PSZCZOŁA POŁUDNIOWOAFRYKAŃSKA

Kolejny przykład, w którym robotnice są w stanie rozmnażać się w obecności matki, można odnaleźć u południowoafrykańskiego podgatunku pszczoły miodnej (*A. m. capensis*). W tym przypadku robotnice są w stanie produkować na drodze partenogenezy niezaplodnione diploidalne jaja, z których wykluwają się diploidalne samice. Taki typ rozmnażania nazywany jest telitokią (ANDERSON 1963), przy której diploidalne niezaplodnione jajo powstaje na skutek zlania się dwóch haploidalnych produktów mejozy (VERMA i RUTTNER 1983). Rozmnażanie robotnic na drodze telitokii ma wpływ na strukturę pokrewieństwa wśród osobników w kolonii, gdyż żeńskie potomstwo robotnic jest spokrewnione ze swoją matką-robotnicą oraz swoimi siostrami praktycznie w 100% ($r = 1$). Niewielkie różnice w genotypach siostr mogą wynikać z crossing-over w procesie mejozy (BARRON i współaut. 2001). Dodatkowo żeńskie potomstwo robotnic jest spokrewnione z matką-królową współczyn-

nikami $r = 0,5$, a z innymi robotnicami $r \sim 0,28$ (gdy królowa kopulowała z kilkunastoma samcami), czyli w takim samym stopniu jak córki poliandrycznej matki-królowej. Zyski robotnicy z jej telitokicznej reprodukcji mogą być natomiast bardzo wysokie, szczególnie jeśli któraś z jej córek zostanie wychowana na przyszłą matkę (BEEKMAN i OLDROYD 2008). W związku z tym można oczekiwać, że reprodukcja robotnic na drodze telitokii będzie łatwiej tolerowana niż w przypadku, gdy robotnice składają trutowe jaja. Przeprowadzone badania wydają się potwierdzać powyższe oczekiwania bowiem u pszczoły południowoafrykańskiej rzadko dochodzi do niszczenia telitokicznych jaj przez patrolujące robotnice (MORITZ i współaut. 1999, MARTIN i współaut. 2002). Dodatkowo na ograniczenie zjawiska patrolujących robotnic u pszczół południowoafrykańskich ma wpływ także to, że ich jaja są znakowane substancją podobną do tej wytwarzanej przez matkę (CALIS i współaut. 2003). Ograniczony efekt patrolujących robotnic spowodował, że u pszczół południowoafrykańskich, nawet w rodzinie z matką, około 10% robotnic ma rozwinięte jajniki i składa jaja (BEEKMAN i współaut. 2009). Oznacza to, że płodnych robotnic jest w ich gniazdach znacznie więcej niż u innych podgatunków pszczoły miodnej (0,01–0,001%) (RATNIEKS 1993).

Omawiając możliwości reprodukcyjne robotnic pszczoły południowoafrykańskiej nale-

ży wspomnieć o tym, że ten podgatunek jest pasożytem społecznym innego afrykańskiego podgatunku pszczoły środkowoafrykańskiej (*A. m. scutellata*) (BEEKMAN i OLDROYD 2008). W naturze oba podgatunki nie miały szansy się spotkać, ponieważ ich zasięgi się nie pokrywały. Sytuacja zmieniła się jednak radykalnie w momencie, gdy rodziny pszczoły południowoafrykańskiej zostały przeniesione przez pszczelarzy na tereny zajęte przez rodziny pszczół środkowoafrykańskich. Okazało się bowiem, że pojawienie się pszczoły południowoafrykańskiej powoduje spadek liczebności rodzin pszczoły środkowoafrykańskiej. Robotnice pszczoły południowoafrykańskiej potrafią wnikać do gniazd pszczoły środkowoafrykańskiej, po czym nie wykonują żadnych prac na rzecz nowej rodziny, natomiast bardzo sprawnie aktywują swoje jajniki i zaczynają składać diploidalne jaja. Co więcej, patrolujące robotnice pszczoły środkowoafrykańskiej nie są w stanie rozpoznać jaj złożonych przez robotnice południowoafrykańskie, ponieważ jaja te są oznaczone substancjami chemicznymi, które są podobne do tych wytwarzanych przez matkę (mimikra chemiczna) (CALIS i współaut. 2003). W związku z tym, robotnice pszczoły środkowoafrykańskiej wychowują kolejne pokolenie „leniwych” robotnic pszczoły południowoafrykańskiej, co w konsekwencji doprowadza do dezorganizacji rodziny i jej śmierci.

REPRODUKCJA ROBOTNIC W OSIEROCONEJ RODZINIE

Oprócz omówionych wcześniej anarchitek i pszczoły południowoafrykańskiej, u większości podgatunków pszczoły miodnej robotnice w obecności matki wstrzymują się od własnej reprodukcji ze względu na sprawnie działające patrolujące robotnice, które i tak zniszczyłyby ich jaja. Sytuacja ta zmienia się jednak radykalnie w momencie, gdy rodzina pszczela zostanie osierocona i gdy robotnice nie mają już szansy na wychowanie nowej matki. W kilkanaście dni po osieroceniu patrolujące robotnice zaprzestają swej działalności i 5–24% z nich zaczyna rozwijać jajniki i składać niezapłodnione trutowe jaja (MILLER i RATNIEKS 2001). Jednak nie wszystkie robotnice mają równe szanse na rozwinięcie swoich jajników i inwestowanie we własną reprodukcję. Okazuje się, że robotnice, które posiadają jajniki zbudowane z większej liczby rureczek jajnikowych (owarioli)

mają większą szansę na aktywację swoich narządów rozrodczych niż ich gorzej wyposażone siostry (MAKERT i współaut. 2006). Większe szanse na aktywację jajników mają także robotnice młode oraz takie, które zarówno w okresie larwalnym, jak i w dorosłym życiu otrzymywały bogaty w białko pokarm (HOVER i współaut. 2006).

W naturalnych warunkach do osierocenia kolonii najczęściej dochodzi po rójce, która jest jedyną naturalną formą podziału kolonii. W czasie rójki stara matka wraz z częścią robotnic opuszcza gniazdo (tzw. macierzak) i zakłada nowe gniazdo w nowym miejscu. W chwilowo pozbawionym dorosłej matki macierzaku pozostaje natomiast druga część robotnic, która sprawuje opiekę nad larwami i poczwarkami, z których powstaną zarówno robotnice, jak i przyszłe młode matki. Kilka dni po wylocie rójki w macierzaku pojawia

się pierwsza niezapłodniona młoda matka. Jeśli zdecyduje się ona na pozostanie w gnieździe, zabija wszystkie inne rozwijające się matki-siostry. Następnie, młoda matka zaledwie w ciągu kilku dni, odbywa kilka lotów weselnych (godowych), w czasie których kojarzy się z kilkunastoma trutniami (WOYKE 1960, WINSTON 1987). Lot weselny jest jednym z najbardziej niebezpiecznych momentów w życiu matki. Drapieżniki, niesprzyjająca pogoda czy inne losowe przypadki sprawiają, że ginie wtedy 14–35% młodych

matek (KRAUS i współaut. 2004, SCHLÜNS i współaut. 2004). Osierocona w ten sposób rodzina nie ma już szansy na wychowanie kolejnej matki. Pojawienie się w takiej sytuacji reprodukujących się robotnic (trutówki), które inwestują w swoje męskie potomstwo, jest jedyną i ostatnią szansą na przekazanie własnych genów. Im więcej pojawi się trutni, tym większa jest szansa, że któryś z nich zapłodni pochodzącą z innej rodziny młodą matkę i przekaże geny następnemu pokoleniu.

RÓJKA I REBELIANCKIE ROBOTNICE

Rójka jest także przyczyną konfliktu, który pojawia się w rodzinach pszczoły miodnej. Konflikt ten, mimo że łatwy do przewidzenia na gruncie teorii doboru krewniaczego, długo nie był zauważany. Bezpośrednią przyczyną tego konfliktu jest opuszczenie rodziny przez starą matkę. Stara matka wychodzi z rojem, czyli z częścią robotnic, swoich córek. W jej macierzystym gnieździe (macierzak) pozostaje druga część robotnic, a także jaja, larwy i poczwarki, które są chwilowo osierocone, do czasu pojawienia się nowej matki. Zmiana matki po rójce wiąże się ze zmianami w pokrewieństwie pomiędzy członkami pszczołej rodziny. Dzieje się tak, ponieważ młoda matka, która kilka dni po rójce pojawia się w gnieździe, jest siostrą robotnic. Kiedy nowa matka zacznie składać jaja (czwóć), jej potomstwo, przynajmniej na początku, będzie musiało być wychowywane przez robotnice-ciotki, córki starej matki. Innymi słowy robotnice będą wychowywać swoje siostrzenice i siostrzeńców, a nie jak dawniej siostry i braci. Łatwo obliczyć, że robotnice są o połowę mniej spokrewnione ze swoimi siostrzenicami i siostrzeńcami ($r \sim 0,14$, gdy królowa-matka kojarzyła się z kilkunastoma samcami), niż były spokrewnione z siostrami ($r \sim 0,28$). Jeśli dobór krewniaczy odgrywał istotną rolę w utrwalaniu strategii zachowań owadów społecznych, należy oczekiwać, że córki starej-matki nie będą się angażować w wychowywanie potomstwa matki-siostry tak mocno, jak to robiły wcześniej w stosunku do potomstwa matki-matki. Zmiana zachowania będzie możliwa tylko wtedy, jeśli informacja o zmianie matki w rodzinie pszczołej dotrze do robotnic. Można oczekiwać, że percepcja takiej informacji odniesie największy skutek, jeśli dotrze ona do rozwijających się robotnic, jeszcze na etapie larwy. Na tym

etapie robotnice mogłyby bowiem zainwestować dostarczane im zasoby w rozwój tych narządów, które w przyszłości będą umożliwiać im własną reprodukcję. Jednocześnie powinny ograniczyć rozwój tych narządów, które umożliwiają im sprawne wychowywanie innych larw (gruczoły gardzielowe).

Przeprowadzone niedawno badania potwierdziły taki scenariusz. Okazało się, że wszystkie robotnice wychowywane nawet w czasowo osieroconej rodzinie inwestują dostarczone im zasoby w rozwój cech umożliwiających im w przyszłości znacznie efektywniejsze składanie własnych jaj. Ze względu na wybór bardziej samolubnej strategii życiowej i przeciwstawianie się ogólnie przyjętym zasadom funkcjonowania robotnic w rodzinie pszczołej, osobniki te nazwano „rebeliantkami” (WOYCIECHOWSKI i KUSZEWSKA 2012). Rebeliantki już od pierwszego dnia swojego dorosłego życia mają jajniki zbudowane z większej liczby rureczek jajnikowych niż robotnice, które wychowywały się w obecności matki. Wiadomo jednocześnie, że od liczby rureczek jajnikowych uzależniony jest potencjał rozrodczy nie tylko u pszczoły miodnej (MAKERT i współaut. 2006), ale także u niespołecznych owadów (TU i TATAR 2003). Co więcej, okazało się, że rebeliantki mają mniejsze gruczoły gardzielowe, produkujące pokarm dla larw i matki (mleczko pszczołe) (DESEYN i BILLEN 2005). Oznacza to, że rebeliantki są gorzej przygotowane do pełnienia funkcji opiekunek niż inne robotnice wychowane w obecności własnej matki.

Można by przypuszczać, że inwestycja w zwiększony potencjał rozrodczy na etapie larwalnym nie przyniesie spodziewanych korzyści rebeliantkom, jeśli nowa matka byłaby w stanie skutecznie hamować aktywację ich jajników. Okazało się jednak, że u większości

rebeliantek jajniki są dobrze rozwinięte bez względu na to, czy w dorosłym życiu przebywają w gnieździe z matką, czy bez matki (WOYCIECHOWSKI i KUSZEWSKA 2012). W związku z tym można przypuszczać, że rebeliantki lepiej przekazują swoje geny zarówno w przypadku, gdy młoda królowa powróci do gniazda ze swych lotów weselnych i roz-

pocznie czerwienie, jak też w przypadku, gdy straci życie i osieroci rodzinę. Konflikt pomiędzy rebeliantkami a innymi robotnicami nie jest jednak długotrwały, ponieważ tak jak inne robotnice, rebeliantki nie odznaczają się długim życiem, a wraz z ich śmiercią konflikt wygasa.

PODSUMOWANIE

Owady socjalne, do których należy pszczoła miodna, podawane są często jako przykład idealnego społeczeństwa, w którym część osobników zaprzestaje reprodukcji i poświęca się wykonując prace na rzecz swego gniazda. Przyglądając się jednak dokładniej biologii tych owadów można dostrzec, że sprawa jest znacznie bardziej skomplikowana. Odkrywa się fakty, które pozwalają twierdzić, że robotnice powstrzymują się od własnej reprodukcji wtedy, gdy takie zachowanie pozwala im przekazać więcej genów do następnego pokolenia niż gdyby inwestowały we własny rozród. Jednak gdy pojawia się groźba, że altruistyczne postępowanie może zmniejszyć ich łączne dostosowanie, zmieniają swoje strategie i stają się bardziej samolubne. Są także przykłady na to, że robotnice zaprzestają lokować dostępne zasoby

we własne potomstwo także wtedy, gdy taka inwestycja może zostać zniweczona, np. za sprawą patrolujących robotnic. Można jednak przypuszczać, że w odpowiednich warunkach każda ze strategii rozrodczych zwiększa dostosowanie robotnic. W innym przypadku strategię tę zostałyby bardzo szybko wyeliminowane przez dobór.

PODZIĘKOWANIA

Autorka dziękuje Joannie Kajzer, Dawidowi Moroniowi i Michałowi Woyciechowskiemu, za cenne uwagi i sugestie. Artykuł powstał w ramach projektów badawczych NN 304 059340 finansowanych ze środków Narodowego Centrum Nauki oraz DS/BiNoZ/INOŚ/761/10-12 finansowanych ze środków Uniwersytetu Jagiellońskiego.

STRATEGIE ROZRODCZE ROBOTNIC PSZCZOŁY MIODNEJ (*APIS MELLIFERA* L.)

Streszczenie

Pszczoła miodna (*Apis mellifera*) należy do owadów eusocjalnych, wśród których występuje reprodukcyjny podział pracy. Funkcję reprodukcyjną w rodzinie pszczelej pełni matka, natomiast robotnice zazwyczaj zaprzestają produkcji własnego potomstwa i wykonują wszystkie inne prace w gnieździe. Robotnice nie są jednak całkowicie sterylne i w szczególnych przypadkach mogą składać niezapłodnione jaja, z których wylęgają się prawie wyłącznie samce. W tym artykule został przedstawiony współczesny stan wiedzy na temat ewolucji różnych strategii rozrodczych u robotnic pszczoły miodnej. Opisano tutaj strategie reprodukcyjne robotnic znajdujących się w

rodzinie z matką. Zwrócono tu uwagę zarówno na zachowania rozrodcze, które są typowe dla większości dzikich podgatunków pszczoły miodnej, jak i na te, które związane są z rzadkimi mutacjami. Rozpatrywano także przypadki robotnic przebywających w osieroconej rodzinie, w której nie ma już szans na wychowanie nowej matki. Całość dopełnia omówienie najnowszych odkryć związanych ze strategiami rozrodczymi u robotnic, które jako larwy wychowywały się w kolonii pozbawionej matki, co w naturalnych warunkach zdarza się zawsze w czasie rójki będącej jedynym naturalnym sposobem podziału rodziny.

THE REPRODUCTIVE STRATEGIES OF HONEYBEE WORKERS (*APIS MELLIFERA* L.)

Summary

Honey bee (*Apis mellifera*) belongs to eusocial insects, which are characterized by reproductive division of labor. In a well-functioning honey bee colony, reproduction is performed by a queen while workers perform all other tasks. Also, the

workers are not completely sterile and there are situations when they can lay unfertilized eggs from which almost exclusively males (drones) hatch. This paper describes the contemporary state of knowledge on the evolution of different

reproductive strategies in worker honey bee.

Reproductive strategies of workers, which stay in a queenright colony is described. It is shown that the reproductive behavior of workers, both in the wild subspecies honeybee as well as in those, which are characterized by rare mutations. Also, the repro-

ductive potential of workers in queenless colonies where workers have no chance to rear a new queen is demonstrated. All this is supplemented by a description of the latest finding concerning the reproductive strategies of honeybee workers.

LITERATURA

- ANDERSON R. H., 1963. *The laying worker in the Cape honeybee, Apis mellifera capensis*. J. Apic. Res. 2, 85-92.
- AMDAM G. V., AASE A. L. T. O., SEEHUUS S. C., FONDRK M. K., NORBERG K., HARTFELDER K., 2005. *Social reversal of immunosenescence in honey bee workers*. Exp. Gerontol. 40, 939-947.
- BARRON A. B., OLDROYD B. P., 2001. *Social regulation of ovary activation in 'anarchistic' honeybees (Apis mellifera)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 49, 214-219.
- BARRON A. B., OLDROYD B. P., RATNIEKS F. L. W., 2001. *Worker reproduction in honey-bees (Apis) and the anarchic syndrome: a review*. Behav. Ecol. Sociobiol. 50, 199-208.
- BEEKMAN M., OLDROYD B. P., 2003. *Effects of cross-feeding anarchistic and wildtype honeybees: Anarchistic workers are not queen-like*. Naturwissenschaften 90, 189-192.
- BEEKMAN M., MARTIN S. J., DRIJFHOUT F., OLDROYD B. P., 2007. *Higher removal rate of eggs laid by anarchistic queens: a cost of anarchy?* Behav. Ecol. Sociobiol. 61, 1847-1853.
- BEEKMAN M., OLDROYD B. P., 2008. *When workers disunite: intraspecific parasitism by eusocial bees*. Annu. Rev. Entomol. 5, 319-337.
- BEEKMAN M., ALLSOPP M. H., JORDAN L. A., LIM J., OLDROYD B. P., 2009. *A quantitative study of worker reproduction in queenright colonies of the Cape honey bee, Apis mellifera capensis*. Mol. Ecol. 18, 2722-2727.
- BIOLOGIA: ENCYKLOPEDIA MULTIMEDIALNA PWN [ONLINE] 2012. Dostępny: <http://encyklopedia.pwn.pl/haslo/3964205/pszczela-matka.html>.
- BOURKE A. F. G., 1988. *Worker reproduction in the higher eusocial Hymenoptera*. Q. Rev. Biol. 63, 291-311.
- BRADY S. G., SIPES S., PEARSON A., DANFORTH B. N., 2006. *Recent and simultaneous origins of eusociality in halictid bees*. Proc. Roy. Soc. Lond. B Biol. 273, 1643-1649.
- CALIS J. N. M., BOOT W. J., ALLSOPP M. H., 2003. *Capensis honeybees: crucial steps leading to social parasitism*. Proc. Exp. Appl. Entomol. NEV. 14, 39-43.
- CAMERON S. A., MARDULYN, P., 2001. *Multiple molecular data sets suggest independent origins of highly eusocial behavior in bees (Hymenoptera: Apinae)*. Syst. Biol. 50, 194-214.
- CARDINAL S., STRAKA J., DANFORTH B. N., 2010. *Comprehensive phylogeny of apid bees reveals the evolutionary origins and antiquity of cleptoparasitism*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 107, 16207-16211.
- COLE B. J., 1983. *Multiple mating and the evolution of social behavior in the hymenoptera*. Behav. Ecol. Sociobiol. 12, 191-201.
- DAMPNEY J. R., BARRON A. B., OLDROYD B. P., 2004. *Measuring the cost of worker reproduction in honeybees: work tempo in an 'anarchic' line*. Apidologie 35, 83-88.
- DESEYN J., BILLEN J., 2005. *Age-dependent morphology and ultrastructure of the hypopharyngeal gland of Apis mellifera workers (Hymenoptera, Apidae)*. Apidologie 36, 49-57.
- DZIERŻON J. 1850. *Nowe udoskonalone pszczelnictwo księdza plebana Dzierżona*. Nowe Piekary: Drukiem Teodora Heneczka.
- FISCHMAN B. J., WOODARD S. H., ROBINSON G. E., 2011. *Molecular evolutionary analyses of insect societies*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 108, 10847-10854.
- GODZIŃSKA E. J., 2006. *Definicja i cele poznawcze neurosocjologii*. Kosmos 55, 137-148.
- HAMILTON W. D., 1964. *The genetical evolution of social behaviour I-II*. J. Theor. Biol. 7, 1-52.
- HINES H., HUNT J., O'CONNOR T., GILLESPIE J. J., CAMERON S. A., 2007. *Multigene phylogeny reveals eusociality evolved twice in vespid wasps*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 104, 3295-3299.
- HOOVER S. E. R., OLDROYD B. P., WOSSLER T. C., WINSTON M. L., 2005a. *Anarchistic queen honey bees have normal queen mandibular pheromones*. Insectes Soc. 52, 6-10.
- HOOVER S. E. R., WINSTON M. L., OLDROYD B. P., 2005b. *Retinue attraction and ovary activation: responses of wild type and anarchistic honey bees (Apis mellifera) to queen pheromones*. Behav. Ecol. Sociobiol. 59, 278-284.
- HOOVER S. E. R., HIGO H. A., WINSTON M. L., 2006. *Worker honey bee ovary development: seasonal variation and the influence of larval and adult nutrition*. J. Comp. Physiol. B. Biochem. Syst. Environ. Physiol. 176, 55-63.
- HUGHES W. O. H., OLDROYD B. P., BEEKMAN M., RATNIEKS F. L. W., 2008. *Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality*. Science 320, 1213-1216.
- JAY S. C. 1972. *Ovary development of worker honeybees when separated from worker brood by various methods*. Can. J. Zool. 50, 661-664.
- JEANNE R.L., 1986. *The evolution of the organization of work in social insects*. Mon. Zool. Ital. NS. 20, 119-133.
- JOHNSTONE R. A., CANT A., FIELD J. 2012. *Sex-biased dispersal, haplodiploidy and the evolution of helping in social insects*. Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 279, 787-793.
- KATZAV-GOZANSKY T., SOROKER V., HEFETZ A., 1997. *Plasticity of caste-specific Dufour's gland secretion in the honey bee (Apis mellifera L.)*. Naturwissenschaften 241, 238-241.
- KATZAV-GOZANSKY T., SOROKER V., HEFETZ A., 2002. *Evolution of worker sterility in honey bees: egg-laying workers express queen-like secretion in Dufour's gland*. Behav. Ecol. Sociobiol. 51, 588-589.
- KATZAV-GOZANSKY T., SOROKER V., FRANCKE W., HEFEZ A. 2003. *Honeybee egg-laying workers mimic a queen signal*. Insect. Soc. 50, 20-23.
- KRAUS F. B., NEUMANN P., PRAAGH VAN J., MORITZ R. F. A., 2004. *Sperm limitation and the evolution of extreme polyandry in honeybees (Apis mellifera L.)*. Behav. Ecol. Sociobiol. 55, 494-501.
- KUSZEWSKA K., WOYCIECHOWSKI M., 2013. *Reversion in honey bee, Apis mellifera L. workers with different life expectancies*. Animal Behav. 85, 247-253.

- MAKERT G. R., PAXTON R. J., HARTFELDER K., 2006. *Ovariole number – a predictor of differential reproductive success among worker subfamilies in queenless honeybee (Apis mellifera L.) colonies.* Behav. Ecol. Sociobiol. 60, 815–825.
- MARTIN S. J., BEEKMAN M., WOSSLER T. C., RATNIEKS F. L. W., 2002. *Parasitic Cape honeybee workers, Apis mellifera capensis, evade policing.* Nature 415, 163–165.
- MARTIN S. J., CHĂLINE N., OLDROYD B. P., JONES G. R., RATNIEKS F. L. W., 2004. *Egg marking pheromones of anarchistic worker honeybees (Apis mellifera).* Behav. Ecol. 15, 839–844.
- MARTIN S. J., DILS V., BILLEN J., 2005. *Morphology of the Dufour gland within the honey bee sting gland complex.* Apidologie 36, 543–546.
- MAYNARD SMITH M., 1964. *Kin selection and group selection.* Nature 201, 1145–1147.
- MILLER D. G., RATNIEKS F. L. W., 2001. *The timing of worker reproduction and breakdown of policing behaviour in queenless Honey bee (Apis Mellifera L.) societies.* Insect. Soc. 48, 178–184.
- MONTAGUE C. E., OLDROYD B. P., 1998. *The evolution of worker sterility in honey bees: an investigation into a behavioural mutant causing failure of worker policing.* Evolution 52, 1408–1415.
- MORITZ R. F. A., KRYGER P., ALLSOPP M. H., 1999. *Lack of worker policing in the Cape honeybee (Apis mellifera capensis).* Behaviour 136, 1079–1092.
- 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.
- NAKAOKA T., TAKEUCHI H., KUBO T., 2008. *Laying workers in queenless honeybee (Apis mellifera L.) colonies have physiological states similar to that of nurse bees but opposite that of foragers.* J. Insect. Physiol. 54, 806–812.
- OLDROYD B. P., RATNIEKS F. L. W., 2000. *Anarchistic honey bee workers evade worker policing by laying eggs that have low removal rates.* Behav. Ecol. Sociobiol. 47, 268–273.
- OLDROYD B. P., SMOLENSKI A. J., CORNUET J.-M., CROZLER R. H., 1994. *Anarchy in the beehive.* Nature 371, 749.
- OLDROYD B. P., HALLING L., RINDERER T. E., 1999. *Development and behaviour of anarchistic honey bees.* Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. 266, 1875–1878.
- OLDROYD B. P., WOSSLER T. C., RATNIEKS F. L. W., 2001. *Regulation of ovary activation in worker honey-bees (Apis mellifera): Larval signal production and adult response thresholds differ between anarchistic and wild-type bees.* Behav. Ecol. Sociobiol. 50, 366–377.
- OSTER G. F., WILSON E. O., 1978. *Caste and ecology in the social insects.* Princeton: Princeton University Press.
- RATNIEKS F. L. W., 1993. *Egg-laying, egg-removal, and ovary development by workers in queen-right honey-bee colonies.* Behav. Ecol. Sociobiol. 32, 191–198.
- RATNIEKS F. L. W., 1995. *Evidence for a queen-produced egg-marking pheromone and its use in worker policing in the honey bee.* J. Api. Res. 34, 31–37.
- RATNIEKS F. L. W., VISSCHER P. K., 1989. *Worker policing in the honeybee.* Nature 342, 796–797.
- ROBINSON G. E., 1992. *Regulation of division of labor in insect societies.* Annu. Rev. Entomol. 37, 637–665.
- ROBINSON G. E., PAGE R. E. JR., STRAMBI C., STRAMBI A., 1992. *Colony integration in honey bees: Mechanism of behavioural reversion.* Ethology 90, 336–348.
- SCHLÜNS H., KOENIGER G., KOENIGER N., MORITZ R. F. A., 2004. *Sperm utilization pattern in the honeybee (Apis mellifera).* Behav. Ecol. Sociobiol. 56, 458–463.
- TOFILSKI A., 2002. *Influence of age polyethism on longevity of workers in social insects.* Behav. Ecol. Sociobiol. 51, 234–237.
- TOFILSKI A., 2009. *Shorter-lived workers start foraging earlier.* Insectes Soc. 56, 359–366.
- TU M. P., TATAR M., 2003. *Juvenile diet restriction and the aging and reproduction of adult Drosophila melanogaster.* Aging Cell 2, 327–333.
- VERMA L. R., RUTTNER F., 1983. *Cytological analysis of the thelytokous parthenogenesis in the Cape honeybee (Apis mellifera capensis Escholtz).* Apidologie 14, 41–37.
- VISSCHER P. K., DUKAS R., 1995. *Honey bees recognize development of nestmates' ovaries.* Anim. Behav. 49, 542–544.
- WEGENER J., HUANG Z. Y., LORENZ M. W., BIENEFELD K., 2009. *Regulation of hypopharyngeal gland activity and oogenesis in honey bee (Apis mellifera) workers.* J. Insect. Physiol. 55, 716–725.
- WILSON E. O., 1971. *Insect societies.* Cambridge: MA: Harvard University Press.
- WILSON E. O., 1975. *Sociobiology: the new synthesis.* Cambridge: MA: Harvard University Press.
- WILSON E. O., 1979. *The evolution of caste systems in social insects.* Proc. Am. Philos. Soc. 123, 204–210.
- WINSTON M. L., 1987. *The biology of the honey bee.* Cambridge: Massachusetts: Harvard University Press.
- WINSTON M. L., SLESSOR K. N., 1998. *Honey bee primer pheromones and colony organization: gaps in our knowledge.* Apidologie 29, 81–95.
- WOYCIECHOWSKI M., 1985. *Socjobiologia, ewolucja altruizmu a pszczelarstwo.* Przeg. Zool. 29, 269–292.
- WOYCIECHOWSKI M., 1988. *Spółczesności błonkówek – altruistyczne czy egoistyczne osobniki.* Kosmos 37, 81–89.
- WOYCIECHOWSKI M., 1993. *Sterylicacja robotnic – konieczność czy wybór III.* Pszcz. Zesz. Nauk. 44, 6–7.
- WOYCIECHOWSKI M., 1997. *Ewolucja układów eusocjalnych – głównie u haplodiploidów.* Wiad. Ekol. 53, 293–307.
- WOYCIECHOWSKI M., 2009. *Dobór krewniaczy a ewolucja owadów eusocjalnych.* Kosmos 58, 347–355.
- WOYCIECHOWSKI M., KOZŁOWSKI J., 1998. *Division of labour by division of risk according to worker life expectancy in the honey bee (Apis mellifera L.).* Apidologie 29, 191–205.
- WOYCIECHOWSKI M., KUSZEWSKA K., 2012. *Swarming generates rebel workers in honeybee.* Curr. Biol. 22, 707–711.
- 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., MOROŃ D., 2009. *Life expectancy and onset of foraging in the honeybee (Apis mellifera).* Insectes Soc. 56, 193–201.
- WOYKE J., 1960. *Natural and artificial insemination of queen honey bees.* Pszcz. Zesz. Nauk. 4, 183–273.
- ZWEDEN J. S. V., 2010. *The evolution of honest queen pheromones in insect societies.* Commun. Integr. Biol. 3, 50–52.