

PL ISSN 0023-4249

Polskie Towarzystwo Przyrodników  
im. KOPERNIKA

# KOSMOS



**Tom 36**

WARSZAWA 1987

**Numer 1**

---

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE

JAN DOBRZAŃSKI

JANINA DOBRZAŃSKA

Instytut Biologii Doświadczalnej PAN im. Nenckiego  
Warszawa

## ROZWAŻANIA O ZESPOŁOWEJ DZIAŁALNOŚCI MRÓWEK. WSPÓŁPRACA CZY WSPÓLDZIAŁANIE?\*

Na podstawie samej tylko obserwacji działalności mrówek łatwo nasuwa się wniosek o zdolności tych zwierząt do współpracy. Któż bowiem nie widział i nie podziwiał, jak wspólnie budują gniazdo albo niosą ciężary? Wystarczy też popatrzeć na ich walkę: ujrzyć można nie tylko zespołowy atak na przeciwnika, ale także znoszenie z pola walki ranne towarzyszki do gniazda; na ten widok Latreille wykrzykuje: „Współczujące istoty! jakiej lekcji udzielacie ludziom” [30].

Trudno się też dziwić, że w czasach, gdy rzadko stosowano eksperyment do sprawdzenia danych uzyskanych przez obserwację, panował pogląd o doskonałości społeczeństwa mrówczego, najkrócej wyrażony słowami Mac Cooka: „Czy można zobaczyć idealną komunę społeczną, której obywatele wszyscy są doskonali? Można.” [33].

Jednakże coraz częściej stosowany już pod koniec XIX wieku eksperyment naukowy podważył te entuzjastyczne oceny. Za ojca takiego eksperymentu w dziedzinie myrmekologii uznać można Johna Lubbocka. Sprawdzał on między innymi, jak w rzeczywistości wygląda ta podziwiana opieka nad rannymi towarzyszkami i udzielanie sobie wzajemnej pomocy. Oprócz przypadkowych obserwacji nad losami rannych, zastosował Lubbock szereg metod doświadczalnych. Wywoływał omdlenie mrówek przez zatapianie ich w wodzie lub usypianie chloroformem. Omdlałe mrówki były wprowadzane z rzadka zanoszone przez współtowarzyszki do gniazda, jednakże znacznie częściej postępowały one tak wobec osobników obcych. Przysypywanie zdrowych mrówek piaskiem najczęściej nie wywoływało żadnej reakcji otoczenia. Gdy natomiast Lubbock umieszczał w gnieździe mrówki w przykrytych gazą pojemnikach, reakcja — wyraźnie agresywna — miała miejsce jedynie wówczas, gdy były to mrówki obce. Na własne przebywające w zamknięciu towarzyszki nie zwracano żadnej uwagi, chociaż zastosowana metoda umożliwiała im porozumiewanie się „przez kratę” [32].

---

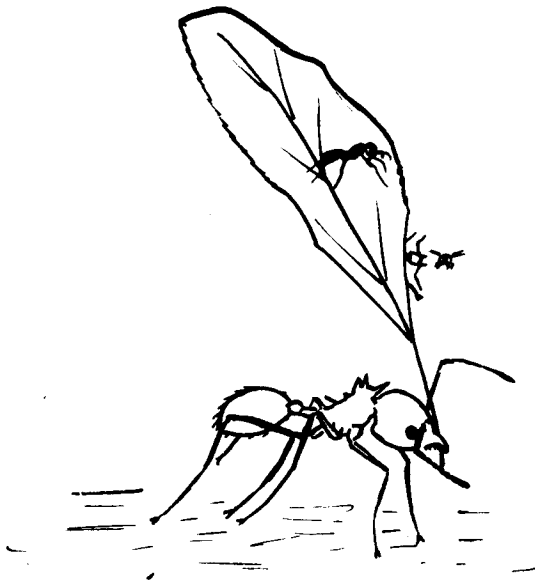
\* „Współdziałanie — działać, funkcjonować wspólnie z kim”... „Współpraca — praca wspólnie z kim, w porozumieniu z kim, pomoc”... (Mały słownik języka polskiego pod red. St. Skorupki, H. Auderskiej, Z. Łempickiej. PWN, Warszawa, 1968).

Tego rodzaju doświadczenia podważyły tezę o okazywaniu sobie przez mrówki wzajemnej pomocy. Coraz szersze stosowanie eksperymentu w badaniach nad przyrodą musiało przynieść rozczarowanie do naiwnych, częstokroć antropomorfizujących poglądów dotyczących zachowania się zwierząt. Skierowało to niektórych uczonych w stronę behawioryzmu — kierunku traktującego zwierzę jako pozbawioną czucia i wszelkich zdolności umysłowych maszynę, działającą wyłącznie na zasadzie prostych wrodzonych odruchów. W dziedzinie badań nad owadami społecznymi najskrajniejszym behawiorystą był Bethe. Jego zdaniem ruchy i popędy mrówek są równie mechaniczne, jak podążanie blaszanej kaczki za magnesem, a ich złożone oczy nie widzą, lecz działają na zasadzie fotorefleksu. Na przykład Bethe wyjaśniał, na jakiej zasadzie mrówki idą w kierunku od gniazda i następnie do niego powracają. Działać tu ma odruchowa reakcja na obciążenie lub na jego brak: robotnica niosąca ciężar przymusowo idzie w kierunku gniazda, gdy jest zaś pozbawiona ciężaru — musi podążać od gniazda [2]. Rozumowanie takie można by darować komuś, kto nigdy nie widział żywej mrówki — ale przecież Bethe sam przeprowadzał na nich liczne, niejednokrotnie wartościowe, doświadczenia! Obalenie jego rozumowania nie wymagało wiele trudu: Wasmann stwierdził krótko, że gdyby tak było, dla mrówek jednakowo fizyczną niemożliwością byłoby wyjście z gniazda np. ze śmieciami lub wykopaną ziemią, jak i powrót do niego bez obciążenia [53]. Dodajmy od siebie taki na przykład widok: wszystkie przebywające w gnieździe robotnice, nie trzymające niczego w żuwaczkach, hurmem wychodzą z gniazda i tak długo zmuszone są od niego się oddalać, póki nie chwycą jakiegokolwiek „balastu”. Oto jaskrawy przykład, do jakiego absurdu można się posunąć, trzymając się z uporem z góry przyjętego założenia.

Starcie antropomorficznego i behawiorystycznego kierunku, jak każda rozbieżność poglądów w nauce, przyniosło twórczy plon w postaci nowych danych, uzyskiwanych przez zwolenników obu kierunków. Oddźwięki tej dyskusji sięgają lat czterdziestych naszego wieku. Lafleur jeszcze w 1942 roku polemizuje z Mac Cookiem, sam zresztą również stosując czysto antropomorficzną interpretację, dając przykład na „samolubstwo” mrówek. Miały o nim świadczyć przejawy agresji między pobranymi z jednego gniazda mrówki *Formica neocinerea*, przewożonymi przez autora w zamkniętym pojemniku [29]. Podobny fakt znacznie później zaobserwował Wiśniewski na gatunku *Lasius flavus*, oceniając to z kolei jako „nietypowe zachowanie” [56]. Przypadki te nie są bynajmniej przejawem samolubstwa, a „nietypowe” są jedynie warunki, jakie człowiek stwarza zwierzętom. Wydobywane przez eksperymentatora z rozkopanego gniazda i wrzucane do pojemnika mrówki znajdują się w stanie szczytowego pobudzenia. Objawia się ono w agresji, której przejawem jest wytryskiwanie obronnych substancji jadowych, służących do rażenia wroga. W normalnych warunkach jad ten raz przeciwnika, a jednocześnie zapach jego jest sygnałem alarmującym towarzyszkę i znakiem rozpoznawczym obiektu, który należy atakować. W opisaney powyżej „nietypowej” sytuacji opary jadu wytryskiwanego w zamkniętej przestrzeni przesłakują wszystkie przebywające tam owady, tłumiąc na nich delikatny zapach własnego gniazda, służący jako znak rozpoznawczy „swoich”. Nic dziwnego.

że w poszukiwaniu wroga, który zniszczył gniazdo, podniecone zapachem jadu uniemożliwiający wzajemne rozpoznanie się — mrówki rzucają się jedna na drugą. Osobiście natknęliśmy się na podobny fakt już na początku swej działalności myrmekologicznej, ale wniosek wyciągnęliśmy tylko jeden: że nie należy umieszczać mrówek, zwłaszcza należących do agresywnych gatunków, w ciasnym pojemniku.

**Pomoc wzajemna.** Wróćmy do wspomnianej już kwestii pomocy wzajemnej w sytuacji zagrożenia. Osobiście odnosimy się krytycznie do przytaczanych w piśmiennictwie przykładów, mających świadczyć o istnieniu pomocy wzajemnej wśród mrówek. Pod tym pojęciem rozumiemy bowiem dowolny indywidualny akt zachowania się, motywowany tendencją wspomżenia drugiego osobnika. W takim ujęciu nie zaliczamy tu wrodzonych działań społecznych, jak na przykład opisywana przez Schmidta i Gürscha [42] pomoc pielęgniarek przy wykluwaniu się młodych z poczwarek. Nie jest też pomocą wzajemną a jedynie zachowaniem instynktowym, gdy siedzące na liściach drobne robotnice *Atta cephalotes* odpędzają wrogów od swych współtowarzyszek, które liście te wraz z nimi niosą do gniazda (rys. 1) [16].



Rys. 1. Siedzące na liściach drobne robotnice *Atta cephalotes* odpędzają wrogów od swych współtowarzyszek

Karl Hölldobler pisze o odkopywaniu przez towarzyszkę zasypanej mrówki, gdy tylko minimalna jej część wystaje spod ziemi [26]. Jednakże zaraz potem autor nadmienia, że podobnie odkopywana zostaje także mrówka martwa. Nie musi to więc być przejawem pomocy, lecz prawdopodobnie poszukiwaniem żeru, kanibalizm jest bowiem u mrówek zjawiskiem pow-

szechnym [37]. Podobnie oceniamy przypadki zanoszenia do gniazda uspio-nych lub zatopionych mrówek w doświadczeniach Lubbocka. Fakt, że przyniesione osobniki mogą odzyskać w gnieździe przytomność, nie przeczy bynajmniej prawdopodobieństwu, że przyniesione zostały jako martwe w charakterze żeru.

O udzielaniu pomocy mogłyby świadczyć podane przez Markla [35] i Spanglera [46] fakty odkopywania strydulujących\* przysypanych mrówek u egzotycznych dla nas gatunków *Atta cephalotes* i *Pogonomyrmex occidentalis*. Zastanawiające jednak jest spostrzeżenie Helen Forrest [19], że robotnice często po odkopaniu owej strydulującej towarzyski — kopia nadal. Nie można więc wykluczyć, że u budujących w ziemi gatunków strydulacja jest wrodzonym sygnałem do kopania, a nie wzywaniem na pomoc. Przypominamy, że strydulacja nie jest dla mrówek — nie mających przecież organów słuchowych — sygnałem dźwiękowym lecz wstrząsowym i odbierana jest przez odnóża z podłoża. Dlatego jest ona ważnym środkiem porozumiewania się u kopiących i gnieźdzących się w ziemi gatunków.

Na marginesie, uważamy za całkiem prawdopodobne, że w ten sposób mrówki zwołują się i pobudzają do zespołowych prac budowlanych. Jeżeli Wilson [54] oraz Blum i Warter [3] stwierdzili, że reakcję kopania mogą wywoływać substancje zapachowe, to strydulacja wydaje się bardziej właściwa do wywoływania takiej reakcji, ponieważ wskazuje dokładnie miejsce działania. Kwestia ta niewątpliwie godna jest szczegółowych badań. Dobrzańska nie zdołała ustalić, jakie bodźce sprowadzają robotnice *Lasius fuliginosus* do pracy w ich wielometrowych tunelach, których przekopywanie wymaga długotrwałego gromadnego współdziałania. W świetle sygnalizowanego przez Forrest faktu, być może zastosowanie odpowiedniej aparatury do nasłuchu dałoby na to odpowiedź.

Ze swej strony poszukiwaliśmy drogą eksperymentalną na różnych gatunkach przejawów zachowań, które można by było uznać za formę pomocy wzajemnej. W tym celu unieruchamialiśmy robotnice w miejscach o dużym nasileniu ruchu ich współtowarzyszek z gniazda. Wypróbowaliśmy rozmaite metody unieruchamiania: przysypywanie piaskiem, przywiązywanie „na łańcuchu” za pomocą opasującego mrówkę drucika, zamykanie w klatce, unieruchamianie magnesem mrówki, opasanej żelaznym drucikiem (ostatni pomysł poddany nam przez K. Zielińskiego). W doświadczeniach tych mrówka nie ponosiła szkody, ale samo unieruchomienie jest dla każdego zwierzęcia silnym bodźcem negatywnym. Wiąże się ono zawsze z poczuciem zagrożenia i mrówka napewno — jeżeli tylko jest w stanie — będzie nadawała sygnały alarmujące o swej groźnej sytuacji. Tego typu doświadczenia przeprowadziliśmy na gatunkach *Formica truncicola*, *F. rufa*, *F. exsecta*, *Lasius fuliginosus*. Licząc się z możliwością, że na uczęszczanej drodze mogą się poruszać silnie zaangażowane w konkretną pracę robotnice, nie skłonne do jej

\* Strydulacja — dźwięki wydawane przez pocieranie o siebie pewnych wyspecjalizowanych części ciała.

przerywania, prowadziliśmy doświadczenia w różnych miejscach, w których mogą przebywać osobniki bojowe a także przebywające beczynn timer — na przykład na granicach terytorium (własne nie opublikowane obserwacje). We wszystkich tych doświadczeniach otrzymaliśmy, podobnie jak Lubbock, wyniki negatywne. Uwięzione mrówki mogły się szarpać godzinami, nie wywołując zwrócenia na siebie uwagi licznych, przechodzących towarzyszek. Wprawdzie niektóre zatrzymywały się koło nich, obmacywały je, krzyżowały z nimi czułki — lecz następnie odchodziły nie podejmując żadnych prób uwolnienia uwięzionej (własne dane nie opublikowane). W niektórych doświadczeniach, jak np. z magne sem, wystarczyłoby podjęcie próby zanie sienia jej do gniazda z zastosowaniem normalnego chwytu przy wzajemnym transporcie — i słaby magnes ustąpiłby wobec siły mięśni i przyczepności odnóży mrówki.

Tak więc zarówno na podstawie własnych badań, jak i danych piśmiennictwa, nie zdołaliśmy znaleźć faktów, które bez zastrzeżeń dowodziłyby udzielania indywidualnej pomocy zagrożonej towarzysce.

Należy jednak wziąć pod uwagę, że pomoc taka może być niekorzystna a nawet szkodliwa z punktu widzenia interesów mrówczego społeczeństwa. W naturze przypadki unieruchomienia są przeważnie ograniczone do sytuacji, gdy mrówka została schwyta na przez silniejszego wroga. Pomoc udzielana przez pojedynczą mrówkę może się i dla niej skończyć tragicznie, a szansa skuteczności tej pomocy jest minimalna.

Inaczej sprawa przedstawia się w walce. Z naszego punktu widzenia nie ulega wątpliwości, że wspólny atak na wroga jest taktyką dogodną i przynoszącą korzyści. A że wojny są wśród mrówek zjawiskiem równie powszechnym, jak u ludzi, zdawało by się, że w tej dziedzinie najłatwiej o objawy skoordynowanego działania przeciw wrogowi. Jednakże obserwacje wskazują, że bardzo rzadko — i tylko u pewnych gatunków — widzi się przychodzenie z pomocą zaatakowanej podczas walk towarzysce. Karl Hölldobler opisuje, że w wojnie między *Camponotus ligniperda* i *Formica pratensis* nie było jakichkolwiek objawów pomocy dla współmieszkańców borykających się z przemocą wroga; przybywające na miejsce walki rezerwy rzucały się na innych przeciwników, nie zwracając uwagi na uwikłane w walkę towarzyski. Autor wypowiada tezę, że brak wzajemnej pomocy w walce może być słuszny z punktu widzenia społecznych interesów, ponieważ nawet lekko ranna mrówka nie ma szans przeżycia [26].

Rozpatrzmy teraz mniej liczne przypadki, gdy mrówki napastują przeciwnika całą grupą. Oto dwie mrówki *Myrmica schenki* zostały zaatakowane, każda osobno, przez kilka drobnych ale bardzo bojowych mrówek *Tetramorium caespitum*. Przebywające w pobliżu robotnice *Myrmica* atakują napastników, nie reagując jednocześnie na inne, spokojnie chodzące dookoła *Tetramorium* (własne nie opublikowane obserwacje). Mamy więc wreszcie okazywanie pomocy zaatakowanym towarzyskom! Niestety, i tu pozostaje niepewność. Są bowiem liczne dowody na to, że mrówka poruszająca się wśród obcych nie wywołuje na ogół agresji gdy zachowuje się spokojnie, ale gdy przybierze postawę agresywną natychmiast zostaje zaatakowana.

W opisanym przykładzie robotnice *Myrmica* mogą więc atakować napastujące osobniki *Tetramorium* z powodu ich bojowej postawy, a nie dla obrony swoich napadniętych towarzyszek. Nie mamy więc znowu pewności, jaka motywacja kierowała działaniem bojowym przystępujących do walki robotnic *Myrmica*.

Jeżeli dodamy, że są gatunki, które z zasady napastują przeciwnika zbiorowo — jak wspomiany *Tetramorium caespitum* (rys. 2, wg. Forela), a także *Formica exsecta*, *F. rufibarbis* — to właśnie z powodu tej zasady powstają znowu wątpliwości, czy nie jest to zachowanie wrodzone.... Problem staje się coraz trudniejszy i zmuszeni jesteśmy pozostawić bez odpowiedzi pytanie, czy mrówki w walce przychodzą sobie z indywidualną pomocą. Możemy jedynie twierdzić, że w podobnych wypadkach występuje działanie zespołowe, ale może ono być wywołane agresywną postawą, wydzielaniem pobudzających feromonów i — conajmniej u niektórych gatunków — strydulacją, jednym słowem licznymi wrodzonymi bodźcami służącymi jako sygnały wzywające rezerwy do walki. Wiąże się z tym spostrzeżenie Forela, który stwierdził, że odwaga mrówek maleje z oddalaniem od gniazda [18]. Hölldobler odwrócił rozumowanie w ten sposób, że odwaga pojedynczej robotnicy wzrasta przez efekt grupowy [26]. W naturze widzi się często, że mrówka należąca do gatunku w zasadzie bardzo bojowego i agresywnego, zachowuje się potulnie i szybko rejteruje, gdy znajdzie się samotnie wśród przedstawicieli słabszego nawet gatunku.

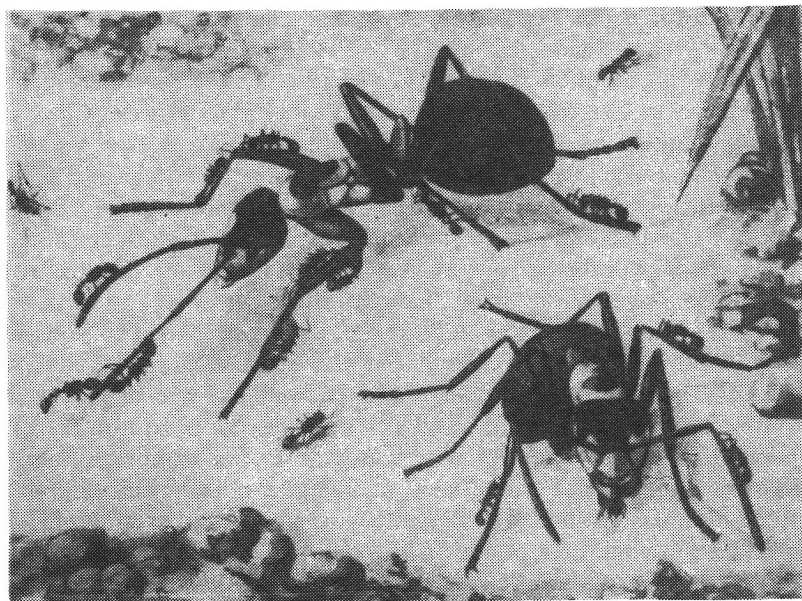
Należy tu dodać, że we własnym gnieździe prawie wszystkie gatunki stają się bojowe, ale to należy już do odmiennej dziedziny zachowań społecznych.

**Czy istnieje u mrówek współpraca?** Podstawowym czynnikiem behawioralnym w życiu społecznym, od którego zależy istnienie społeczeństwa jako takiego, jest działanie zespołowe. Na pierwszy rzut oka wydaje się, że niewątpliwym jego przykładem jest wspomniany na wstępie obraz grupowego noszenia ciężaru przez mrówki. A jednak dłuższa obserwacja często ujawnia, szczególnie gdy owa grupa znajdzie się w bezpośredniej bliskości gniazda, że każda mrówka ciągnie zdobycz w innym kierunku, ku „swojemu” otworowi wejściowemu. I właśnie wówczas, gdy niesiony ciężar znajduje się już prawie u celu, ujawniają się rozbieżności wewnątrz zgodnego dotąd zespołu i wychodzi na jaw, że każda robotnica ciągnęła ładunek na własną rękę czy też raczej „na własną żuwaczkę”.

Wielu wybitnych nawet badaczy, jak Janet [27], Cornetz [11], Forel [18], Grassé [21], Rabaud [40] wyciągało z podobnych faktów wnioski, że poszczególne owady społeczne zachowuje się tak, jakby był sam. Janet i Forel uważali wręcz, że zachowanie robotnicy nie różni się niczym od zachowania samicy-założycielki, która samodzielnie zakłada nowe gniazdo i wychowuje pierwsze pokolenie. Cornetz, a następnie Rabaud przecinali na pół ciągniętą przez dwie mrówki zdobycz i obie połowy wędrowały w różne strony. Autorzy uznali to za dowód braku wszelkich społecznych odruchów. Zoopsycholog rosyjski Wagner twierdził, że u mrówek nie istnieje współpraca, a jedynie zależna działalność poszczególnych osobników, a także

że działalność ich jest produktywna zaledwie w 25% [52]. Autor nie podaje, skąd się wzięła ta dziwnie dokładna liczba.

Jednakże już Karawajew zasygnalizował wpływ liczebności członków społeczeństwa na jego losy [28], a Grassé i Chauvin [25] oraz Chauvin [5] zbadali to ilościowo stwierdzając, że dla każdego gatunku owadów społecznych istnieje pewne minimum robotnic, poniżej którego zaprzestają one wszelkich prac, co prowadzi do zguby rodziny. Schneirla wskazał na wzajemną zależność członków społeczeństwa wyrażającą się w pobudzaniu



Rys. 2. Dwie mrówki *Myrmica schenki* zaatakowane przez drobne, bojowe mrówki *Tetramorium caespitosum* (wg. Forela)

lub zmniejszaniu ich aktywności zależnie od różnych etapów życia rodziny [45]. Badając zachowanie termitów Grassé stwierdził, że istnieje pomiędzy nimi więź, przyciąganie wzajemne w oparciu o różne bodźce zmysłowe [22]. Chauvin rozróżnił pojęcie efektu grupy od wzajemnego przyciągania (interattraction). Podczas gdy pierwsze z tych pojęć jest zjawiskiem fizjologicznym to wzajemne przyciąganie jest pojęciem behavioralnym [4].

Na tle różnicy zdań powstało znów wiele dalszych prac eksperymentalnych dotyczących wpływu zespołu mrówek na wyniki pracy. Ale i te badania nie przyniosły wyraźnej odpowiedzi z powodu sprzecznych danych uzyskanych przez różnych autorów.

Stäger mierzył różnice w czasie przenoszenia zdobyczy przez samotną mrówkę oraz przez zespół kilku mrówek i stwierdził, że praca „zespołowa” dawała przeciętnie ... 4-krotny wzrost czasu niezbędnego na przebycie tej samej drogi przez pojedynczą mrówkę z podobnym ciężarem. Robotnice



przeszkadzały sobie wzajemnie, co autor określił lapidarnie: „wiele głów — wiele pomysłów” [47]. Również Margarite Meudec sądzi, że „każda robotnica pracuje na własny rachunek” [36].

Jednakże inni badacze otrzymali odmienne wyniki. Chauvin powtórzył doświadczenia Stägera na tym samym gatunku *F. rufa* i otrzymał odmienne wyniki. Stwierdził on mianowicie, że 4 robotnice z ładunkiem osiągają cel szybciej, aniżeli dwie. Mierzył dynamometrem wysiłek, wkładany przez mrówki w ciągnięcie dużej zdobyczy i stwierdził, że w grupie robotnice ciągną gwałtowniej, aniżeli każda osobno [5]. Także i w późniejszych swych pracach Chauvin wykazywał u *F. rufa* dodatni wpływ pracy zespołowej na jej wyniki [6, 7, 8]. To samo stwierdził Sudd na gatunkach *Pheidole crassinoda* i *Formica lugubris* [50, 51].

Skąd taka niezgodność wyników? Na podstawie nowoczesnej wiedzy etologicznej można doszukać się szeregu jej przyczyn. Przede wszystkim odgrywa rolę miejsce eksperymentu i warunki w jakich się on odbywał. Jeżeli ciężar niesiony jest z dużej odległości, to przez większość odbywanej drogi zakłócenia będą raczej minimalne, ponieważ obowiązuje wspólna tendencja do podążania w kierunku gniazda. Wyrazi się to szczególnie jaskrawo jeżeli obserwacja dokonywana jest na drodze mrówczej: żadna robotnica z ciężarem nie zboczy z drogi na manowce, a więc zgodność będzie całkowita. W pobliżu gniazda zaczną się ujawniać różnice, ponieważ poszczególne robotnice dążą do różnych wejść. Jeżeli cała droga była krótka, to zakłócenia bardziej się odbijają na czasie jej przebycia. Gdy natomiast ciężar niesiony był sprawnie z daleka i dopiero na ostatnim etapie w pobliżu gniazda wystąpiły pomiędzy tragarzami nieporozumienia, nie wywrze to większego wpływu na cały czas przebiegu. Dużą rolę odgrywają też etologiczne różnice gatunkowe. U gatunków, u których występuje podział terenu i stałe drogi, robotnice poruszają się sprawnie wspólną trasą. U gatunków nie posiadających wytyczonych dróg każda mrówka korzysta z własnej indywidualnie wypracowanej trasy i przy współdziałaniu występują zakłócenia. Niemniejszy wpływ wywiera podział pracy: doświadczona furażerka lub robotnica budowlana niesie ciężar sprawnie i dobrze zna kierunek. Przy braku podziału pracy robotnice, przerzucające się zależnie od aktualnej potrzeby z jednej czynności do drugiej, biorą ciężar nieudolnie, chaotycznie, nie potrafią ani znaleźć najlepszej drogi ani spowodować, aby niesiony ciężar posuwał się w odpowiednim kierunku, co wymaga dużych nabywanych przez doświadczenie umiejętności [15]. Efekt działania zależy wreszcie może od pory roku i od ilości pożywienia, ponieważ na wiosnę oraz w trudnej sytuacji pokarmowej w teren wyrusza wiele młodych, niedoświadczonych robotnic.

Gdy wiemy już, co może wpływać na niezgodność wyników, spróbujmy rozważyć, czy rzeczywiście, jak sądzili Forel, Grassé i inni badacze, każdy owad społeczny zachowuje się tak, jakby był sam? Czy słusznie uważał Sudd za brak we współdziałaniu fakt, że każda robotnica działa po swojemu, nieco odmiennie od innych? [51].

Zanim spóbjemy dać na te pytania odpowiedź, opiszemy pewien nasz bardzo prosty eksperyment. Na kopcu *Formica* tworzyliśmy dodatkowy

„szczyt”, usypując z boku kopczyk z mrówczego budulca. Na takie zakłócenie ich budowy robotnice reagowały w rozmaity sposób. Jedne kontynuowały pierwotny plan budowy, znosząc budulec z naszego kopczyka na „swój” dawny szczyt. Inne „uznały” nowy konkurencyjny szczyt i zaczęły nań znosić swój budulec. W konsekwencji normalna struktura kopca została nieco zniekształcona, powstał jakby wydłużony szczyt o nieprawidłowym kształcie — ale kopiec zachował swą użyteczność, pozostał nieprzemakalną kopułą, która była nadal konsekwentnie rozbudowywana.

Uważamy, że jest to dobra ilustracja działalności społecznej mrówek. Osobisty temperament oraz indywidualne doświadczenie przyczyniają się do tego, że każdy osobnik może nieco odmiennie reagować na dany bodziec i działać nieco inaczej [12]. Jednakże wrodzone napędy powodują, że poszczególne osobniki działają w granicach potrzeb społecznych danego gatunku i suma tych działań stwarza dla danej rodziny niezbędne warunki egzystencji.

W tym właśnie sensie Gould [20] mógł widzieć decydującą rolę instynktu społecznego w tym, że czyny społeczeństwa owadów są inteligentniejsze od czynów poszczególnych jednostek, co po prawie dwóch wiekach uznał za słuszne Forel [17]. Według Zacharowa [57] uwarunkowanie społeczne w działalności mrówek wyraża się właśnie tym, że każda z nich stale wykonuje prace, pozbawione sensu dla poszczególnego osobnika. Sens uzyskują te prace jedynie dzięki zbiorowości. Odmienność działań każdej robotnicy nie świadczyłaby więc bynajmniej, jak sądzi Sudd [51], o braku współdziałania lecz odwrotnie — o jego istnieniu. Właśnie u zwierząt niespołecznych każda czynność wymaga precyzyjnego i konsekwentnego wykonania, ponieważ nikt za nich pracy nie uzupełni i nie dokończy. Odmienność działań poszczególnych mrówek jest zjawiskiem czysto społecznym, biologicznie sensownym jedynie w warunkach działalności zespołowej i podziału pracy. Warunki te zarówno umożliwiają jak i wymagają indywidualnego zróżnicowania psychiki i temperamentu, a co za tym idzie odmiennego reagowania na bodźce. Aby jednakże działalność owych zróżnicowanych osobników była prawdziwie zespołowa, aby osiągnęła konieczne dla istnienia rodziny efekty, niezbędne są mechanizmy umożliwiające „osobnikom z inicjatywą pobudzania innych do określonej działalności” [26]. Krócej mówiąc konieczne są mechanizmy stymulacji społecznej.

Schneirla badając zdolności uczenia się różnych zwierząt w labiryncie zaskoczony był miernymi wynikami mrówek [43, 44]. Chauvin odkrył przyczynę tego w tym, że Schneirla zlekceważył wpływ stymulacji społecznej, przeprowadzając przez labirynt pojedyncze mrówki. Znacznie lepsze wyniki uzyskał Chauvin, umieszczając je w labiryncie grupami [6, 7, 8]. Jest znamienne, że Schneirla, który jako jeden z pierwszych podkreślał wagę więzi społecznych, nie zdołał jeszcze wyciągnąć z tego wniosków do zastosowania w metodyce swych badań.

„Osobników z inicjatywą” ujawniano zarówno przy pracy w postaci „liderów” Chen [9], „akwizatorów” Zacharowa [58], jak w walce — jako „ośrodki pobudzające” Marikowskiego [34] czy też „aktywiści” Dobrzańskich [13]. Lenoir i Ataya stwierdzili, że u *Lasius niger* jest takich „hiperaktyw-

nych” osobników w różnych grupach czynnościowych od 4 do 25% [31].

W tym miejscu należy się ustosunkować do stwierdzenia Wilsona [55], że wyniki Chen zostały podważone przez doświadczenia Sakagami i Hayashidy [41]. Naszym zdaniem badania tych dwóch autorów nie znajdują się w żadnej relacji do wniosków Chen. Autorka ta bowiem w badaniach nad gatunkiem *Camponotus japonicus* wykazała, że wśród budujących robotnic występują osobniki (liderzy), które pierwsze przystępują do pracy, pracują intensywniej i owocniej. Inne robotnice, nazywane przez autorkę „followers” (naśladowcy), są przez liderów pobudzane do zwiększania tempa pracy. Chen zbadała również, że metabolizm liderów jest szybszy, aniżeli „naśladowców”. Celem badań Sakagami i Hayashidy nie było powtarzanie ani sprawdzanie badań Chen, lecz stwierdzenie, czy i jaki udział w pracach mają robotnice gatunków społeczno-pasożytniczych, posiadających niewolnice [13, 14]. Autorzy ci dali na to pytanie przekonującą odpowiedź, że żołnierze rodzaju *Polyergus* nie biorą żadnego udziału w pracach, natomiast robotnice *Formica sanguinea*, który jest gatunkiem nie obowiązkowo społeczno-pasożytniczym, mają udział w pracach, jednakże znacznie mniejszy, aniżeli ich niewolnice. Do tych badań autorzy nie mieli potrzeby indywidualnego znakowania osobników, ponieważ chodziło im jedynie o relacje gatunkowe. Przenosząc nieznanne sobie osobniki do różnych zespołów nie mogli więc nic powiedzieć ani o ich indywidualnym charakterze, ani o wzajemnym oddziaływaniu na siebie — co było głównym tematem Chen. Jednakże gdyby nawet ściśle powtarzanie metodyki Chen nie dawało podobnych wyników, nie przeczyłoby to jeszcze jej wnioskom, póki badania dotyczą gatunków, u których ma miejsce podział pracy, a więc nie każda robotnica podejmie się badanej akurat funkcji. Najważniejsze jednak zastrzeżenie metodyczne polega na tym, że przypadkowy dobór robotnic pobieranych do doświadczenia nie zapewnia obecności wśród nich owych aktywniejszych osobników (liderów), którzy mają wpływać na zwiększanie wysiłku bierniejszych towarzyszek-naśladowców. Dlatego jesteśmy zdania, że wyniki Chen można by było podważyć jedynie stawiając konkretne zarzuty jej metodyce, która naszym zdaniem jest poprawna.

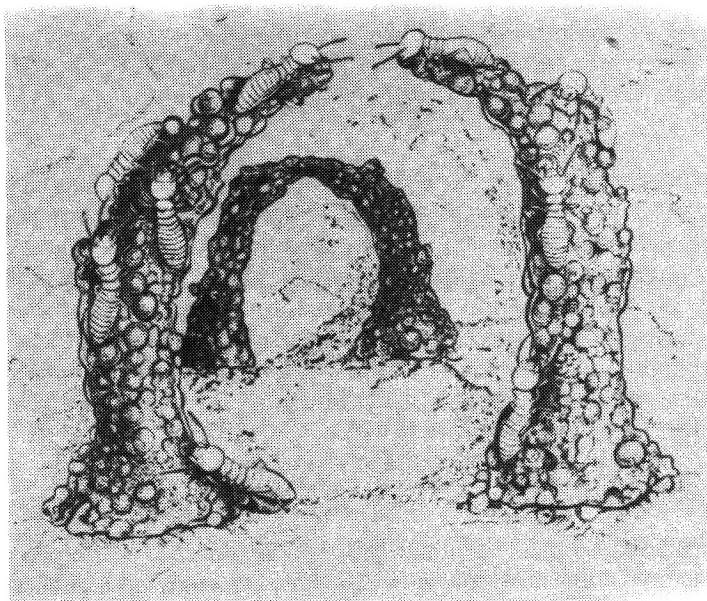
Należy dodać, że Wilson, odnosząc się krytycznie do konkretnych wyników Chen, uznaje istnienie „osobników z inicjatywą”, których w ślad za Combes [10] oraz Sakagami i Hayashidą, nazywa — naszym zdaniem niezbyt szczęśliwie — elitą.

Możemy więc śmiało powtórzyć, że osobniki takie wykazywano już niejednokrotnie w różnych okolicznościach i u różnych gatunków. Nierównie trudniejszym zadaniem jest ujawnienie, a prawie niewykonalnym ściśle udowodnienie, mechanizmów owego „pobudzania innych do określonej działalności”, czyli mechanizmów stymulacji społecznej. Jedną z form takiego pobudzania ujawnił Stäger, opisując rekrutację większej liczby robotnic *Formica pratensis* do transportowania zdobyczy. Stwierdził on, że robotnica, która znajduje większe źródło pokarmu, biega w podnieceniu dookoła. Podniecenie to udziela się napotykanym przypadkowo towarzyszkom, pobudzając je do podobnego biegania, co zwiększa szanse znalezienia przez nie znajdującego się w pobliżu źródła pokarmu. Podobne naśladowanie

spostrzeżonych wzrokowo czynności, wykonywanych przez inne osobniki, autor nazwał „kinopsis” (gr. „widzę i powtarzam”) [48].

Jest to więc współdziałanie dokonujące się na zasadzie wzajemnego pobudzania do podobnego działania. Psychologowie nazywają takie zjawisko „torowaniem społecznym”. Według definicji Allporta jest to „wzrost reakcji, wywołany jedynie widzeniem lub słyszeniem innych osobników wykonujących ten sam ruch” [1].

Badając działalność budowlaną termitów, Grassé odkrył formę stymulacji społecznej nie mieszczącą się w pojęciu torowania społecznego, czy też naśladownictwa. Formę tę autor nazwał „stigmergią” (gr. „zachęcać do pracy”) [23, 24]. Oznacza to przystępowanie do działania robotnicy, która za pośrednictwem zmysłu dotyku (a może także i węchu) otrzymuje informację o stadium, do jakiego zostało poprzednio doprowadzone przez inne osobniki dane przedsięwzięcie. Mamy tu więc do czynienia nie z prostym pobudzaniem do podobnego działania, nie z naśladownictwem, lecz z konkretnym bodźcem do kontynuowania ściśle określonego etapu działalności. Jak dalece może być ta działalność złożona, widać na rysunku (rys. 3, wg. Grasségo).



Rys. 3. Budowa dwóch łuków przez termity (wg. Grassé)

Budowane przez dwie osobne grupy termitów filary mają się połączyć u szczytu, tworząc łuk.

Należy dodać, że hipoteza Grasségo jest krytykowana jako nadmiernie uproszczona. Na przykład Stuart [49] uzupełnił listę czynników pobudzających termity do budowy o takie bodźce, jak powiew powietrza przez wylom w ścianie termitiery oraz spadek przez ten wylom wilgotności, która wewnątrz termitiery utrzymywana jest na poziomie ok. 96% [38]. Ten sam autor

odkrył też rolę bodźca węchowego przy koordynacji działalności termitów. Ze swej strony uważamy, że każda hipoteza dotycząca motywacji działania zwierząt jest z konieczności uproszczona i zawsze mogą być odkryte nowe czynniki. Jednakże Grassé wysuwa bardzo ważny — jeżeli nie najważniejszy — element motywacji, prowadzący do współdziałania budowniczych w dziedzinie struktury architektonicznej budowli.

Jeżeli kinopsis, czy też torowanie społeczne, jest formą współdziałania, polegającą na indywidualnym naśladownictwie działania innych osobników, to w przypadku stigmergii rzecz się ma inaczej. Przystępujący do pracy osobnik może się wcale nie stykać ze swymi poprzednikami, więcej — mogą oni być wręcz nieobecni. Może też on postępować odmiennie od innych jeżeli wymaga tego kolejny etap działalności. Na przytoczonym na rysunku przykładzie, nowym etapem może być odchylenie filaru w bok lub łączenie dwóch filarów na szczycie.

Zdawać by się mogło, że jest to zjawisko czysto społeczne. A przecież podobne zjawisko stwierdziła Petruszewiczowa u pajaków, przedstawiając im niedokończoną przez innego osobnika z tegoż gatunku, pajęczynę. Eksperymentalne zwierzę kontynuowało budowę od miejsca, w którym została ona przerwana przez poprzednika [39]. U badanych pajaków, które nie mają nic wspólnego ze społecznym trybem życia, występowała więc również stigmergia.

Tym niemniej twierdzimy, że w odróżnieniu od pajaków stigmergia u owadów społecznych jest przejawem współdziałania, ponieważ jest **obowiązująca** i ponieważ **w założeniu** prace ich są niewykonalne przez samotnego osobnika. I jeżeli przyjmiemy taką definicję współdziałania, jako obowiązujące dołączanie się innych, aktualnie lub poprzednio działających, osobników do działania — lub do jego skutków — to okaże się, że współdziałaniem są wszelkie działania owadów społecznych. Wszystkie bowiem prace związane z opieką nad gniazdem i jego mieszkańcami są wykonywane zbiorowo. Współdziałanie jest więc podstawą życia społecznego opartą na **wrodzonej tendencji** do wykonywania określonych prac, koniecznych dla egzystencji owego społeczeństwa.

W odróżnieniu od tak rozumianego współdziałania, współpraca lub też pomoc wzajemna, zdefiniowana powyżej jako **dowolny** akt zachowania się, motywowany tendencją indywidualnego wspomżenia drugiego osobnika, wymaga wglądu w sytuację oraz indywidualnej plastyczności zachowania się angażującego się osobnika. W takim rozumieniu, współpracy nie zdołaliśmy u mrówek ani stwierdzić na podstawie własnych doświadczeń, ani znaleźć nie budzących wątpliwości przykładów w piśmiennictwie. Stąd wnioskujemy, że życie społeczne mrówek opiera się na bardzo szeroko pojętym współdziałaniu. Popęd do działania na korzyść rodziny jest zbudowany genetycznie, konkretne umiejętności są natomiast nabywane indywidualnie w drodze uczenia się. Osiągany poziom tych umiejętności zależy od osobistych zdolności i temperamentu poszczególnego osobnika mrówczego [15].

## LITERATURA

1. Allport F. H. — *Social psychology*. Houghton Mifflin Co, Boston 1924. (cyt. wg. Wilson 1979).
2. Bethe A. — *Dürfen wir den Ameisen und Bienen psych. Qualitäten zuschreiben?* Arch. Ges. Physiol. 70: 1-88, 1898.
3. Blum M. S., Warter S. L. — *Chemical releasers of social behaviour. VII. The isolation of 2-heptanone from Conomyrma pyramica*. Ann. Entomol. Soc. Amer. 59: 774-780, 1966.
4. Chauvin R. — *L'effect du groupe et la régulation de l'activité chez les fourmis du genre Leptothorax. Étude au moyen du microactographe optique. I. La fourmillère en hibernation*. Bull. Biol. 78: 197-205, 1944.
5. Chauvin R. — *Le transport des proies chez les fourmies*. Behaviour 11: 249-256, 1950.
6. Chauvin R. — *Le comportement de construction chez Formica rufa*. Insect Soc. 5: 273-286, 1958.
7. Chauvin R. — *La construction du dome chez Formica rufa (III)*. Insect Soc. 6: 307-311, 1959.
8. Chauvin R. — *L'importance du comportement explorateur en psychologie animale*. J. Psychol. Norm. Pathol. 57: 59-75, 1960.
9. Chen S. C. — *The leaders and followers among ants in nest building*. Psych. Zool. 10: 437-455, 1937.
10. Combes M. — *Existence probable d'une élite non différenciée d'aspect, constituant les véritables ouvrières chez les Formica*. C. R. Acad. Sci. 204: 1674-1675, 1937.
11. Cornetz V. — *Transport des fourmis d'un lieu dans un autre*. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord, 1913.
12. Dobrzańska J. — *Partition on foraging grounds and modes of conveying information among ants*. Acta Biol. Exper. 18: 55-67, 1958.
13. Dobrzańska J., Dobrzański J. — *Quelques nouvelles remarques sur l'éthologie de Polyergus rufescens Latr.* Insect Soc. 7: 1-8, 1960.
14. Dobrzański J. — *Genesis of social parasitism among ants*. Acta Biol. Exper. 25: 159-171, 1965.
15. Dobrzański J. — *Reakcje wrodzone i nabyte w zachowaniu się budowlanym mrówek*. Rozprawa habilitacyjna. Kosmos A, 19: 395-414, 1970.
16. Eibl-Eibesfeldt I., Eibl-Eibesfeldt E. — *Das Parasitenabwehren der Minima-Arbeiterinnen der Blattschneider-Ameise (Atta cephalotes)*. Z. Tierpsychol. 24: 278-281, 1967.
17. Forel A. — *Les fourmis de la Suisse*. La Chaux-de-Fonds, ed. 2, 1920.
18. Forel A. — *Le monde social des fourmis du globe. Tome 4: Alliances et guerres. Parabiose, lestobiose, esclavagisme*. Genève, 1923.
19. Forrest H. — *The digging out of trapped or buried ants by other workers*. Amer. Zool. 2; 1962.
20. Gould W. — *An account of English ants*. A. Millar, London, 1747.
21. Grassé P.-P. — *Comment la fourmi fileuse Oecophylla smaragdina Fab. trouve-t-elle sa nourriture?* Bull. Soc. Entomol. Fr. 10: 151-153, 1934.
22. Grassé P.-P. — *L'essaimage des termites: Essai d'analyse causale d'un complexe instinctif*. Bull. Biol. Fr. Belg. 76: 347-382, 1942.
23. Grassé P.-P. — *La reconstruction du nid et les coordinations interindividuelles chez Bellisocitermes natalensis et Cubitermes sp. La théorie de la stigmergie: Essai d'interprétation du comportement des termites constructeurs*. Insect Soc. 6: 41-83, 1959.
24. Grassé P.-P. — *Nouvelles expériences sur le termite de Müller (Macrotermes mülleri) et considérations sur la théorie de la stigmergie*. Insect Soc. 14: 73-102, 1967.
25. Grassé P.-P., Chauvin R. — *L'effect de grupe et la survie de neutres dans les sociétés d'insectes*. Rev. Sci. 82: 461-464, 1944.

26. Hölldobler K. — *Über die Ameise als Einzelwesen und über die Beutung dieser Individualität für den Ameisenstaat als Individuum höherer Ordnung*. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 32: 357-373, 1959.
27. Janet C. — *Les fourmis*. Soc. Zool. Fr. 1896.
28. Karawajew W. O. — *O nabludenjach nad murawiami w. iskusstwiennych gnezdach iz gipsa*. Russh. Entomol. Obozr. 3-4: 94-98, 174-176, 1903.
29. Laffleur L. J. — *Anti-social behavior among ants*. J. Comp. Psych. 33: 33-39, 1942.
30. Latreille P. A. — *Histoire naturelle des fourmis*. Barraois Libraire, Paris, 1802.
31. Lenoir A., Ataya H. — *Polyéthisme et répartition des niveaux d'activité chez la fourmi Lasius niger L.* Z. Tierpsychol. 63: 213-232, 1983.
32. Lubbock J. — *Murawji, pczoły i osy. Nabludenja nad nrawami obszczetelnych pereponczatokryłych*. Moskwa, 1898.
33. Mac Cook H. C. — *Ant communities and how they are governed*. New York, London, 1909.
34. Marikowskij P. J. — *Powiedenje kak faktor ewolucji obszczetwiennoj zizni murawiew*. Dokł. Sowieszczanja po obszczim woprosam biologii, poswiaszczonnogo 100-letju darwinizma. Tomsk, 1959.
35. Markl H. — *Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen. I. Die biologische Bedeutung der Stridulation*. Z. Vergl. Physiol. 57: 299-330, 1967.
36. Meudec M. — *La comportement d'émigration chez la fourmi Tapinoma erraticum. Un exemple de régulation sociale*. Bull. Biol. Fr. Belg. 113: 321-375, 1979.
37. Niezabitowski L. E. — *Spostrzeżenia nad zbieraniem zabitych u Formica rufa L.* Pol. Zimo Ent. 12: 139-142, 1933.
38. Noirot Ch. — *The nests of termites*. W: *Biology of termites*, Vol. II, Krishna K. and Weesner F. M. (red.), Academic Press, New York-London, 1970.
39. Petruszewiczowa E. — *Obserwacje budowania sieci przez pająka krzyżaka (Aranea diadema)*. Pr. Tow. Przyjaciół Nauki w Wilnie, 1938.
40. Rabaud E. — *L'interaction des individus dans les sociétés animales*. Bull. Biol. Fr. Belg. 78: 370-373, 1944.
41. Sakagami S. F., Hayashida K. — *Work efficiency in heterospecific ant groups composed of hosts and their labour parasites*. Anim. Behav. 10: 96-104, 1962.
42. Schmidt G. H., Gürsch E. — *Analyse der Spinnbewegungen der Larve von Formica pratensis Retz.* Z. Tierpsychol. 28: 19-32, 1971.
43. Schneirla T. C. — *Learning and orientation in ants*. Comp. Psychol. Monographs 6: 1-143, 1929.
44. Schneirla T. C. — *Motivation and efficiency in ant learning*. J. Comp. Psychol. 15: 243-266, 1933.
45. Schneirla T. C. — *The problem of organization in ant learning*. Psych. Bull. 35: 639, 1938.
46. Spangler H. G. — *Stimuli releasing digging behavior in the western harvester ant*. J. Kansas Entomol. Soc. 41, 1968.
47. Stäger R. — *Über die näheren Umstände beim Heimschaffen der Beute durch die Waldameisen*. Entomol. Z. 38, 1924/1925.
48. Stäger R. — *Über das Mitteilungsvermögen der Waldameise beim Auffinden und Transport eines Beutestückes*. Z. Wissenschaft Insektenbiol. 26: 125-137, 1931.
49. Stuart A. M. — *Social behavior and communication*. W: *Biology of termites*. K. Krishna, F. M. Weesner (red.), vol. I, 193-232, 1969.
50. Sudd J. H. — *The transport of prey by an ant, Pheidola crassinoda Em.* Behaviour 16: 295-308, 1960.
51. Sudd J. H. — *An introduction to the behavior of ants*. Arnold, London, 1967.
52. Wagner W. — *Srawnitelnaja psihologija. I. Biologiczeskije osnovanija srawnitelnoj psihologii*. Petersburg, 1913.
53. Wasmann E. — *Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen*. E. Schweizerbart, Stuttgart, 1909.

54. Wilson E. O. — *A chemical releaser of alarm and digging behavior in the ant Pogonomyrmex badius (Latreille)*. Psyche 65: 41-51, 1958.
55. Wilson E. O. — *Spoleczeństwa owadów*. PWN, Warszawa, 1979.
56. Wiśniewski J. — *Nietypowe zachowanie się robotnic Lasius flavus (Fabr.) w sytuacji stresowej*. Przegl. Zool. 26: 177, 1982.
57. Zacharow A. A. — *Wzaimodejstwie raboczych osobej w semie murawiew*. W: *Ekologiczeskije i ewolucjonnyje aspekty powiedjenja żywotnych*. Nauka, Moskwa, 126-135, 1974.
58. Zacharow A. A. — *Ewolucja socjalnego obraza ziżni u marawiew*. Zool. Zhurn. 54: 861-872, 1975.

Jan Dobrzański, Janina Dobrzańska — *About the joint action by ants: collaboration or participation?* . . . . .