

EWA J. GODZIŃSKA

*Pracownia Etologii  
Zakład Neurofizjologii  
Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN  
Pasteura 3, 02-093 Warszawa  
E-mail: e.godzinska@nencki.gov.pl*

## OWADY SPOŁECZNE: MITY I FAKTY

### WPROWADZENIE

Owady społeczne już od wielu stuleci fascynują człowieka, a ich biologia i różnorodne formy życia społecznego są przedmiotem zarówno systematycznych badań naukowych, jak i najróżniejszych mniej lub bardziej uzasadnionych spekulacji i domysłów. Niektóre z tradycyjnych twierdzeń dotyczących biologii tych zwierząt nie znajdują już od dawna

uzasadnienia w obecnym stanie wiedzy, lecz mimo to funkcjonują jeszcze nadal w świadomości społecznej w charakterze utartych poglądów. Celem tego artykułu jest przedstawienie faktów doświadczalnych rzucających światło na niektóre z tych, pozornie tylko doskonale poznanych, zagadnień.

### BIOLOGIA ROZRODU SPOŁECZNYCH BŁONKÓWEK

#### ROZRODCZY PODZIAŁ PRACY

Monopolizacja dostępu do rozrodu przez niektóre tylko osobniki stanowi niezwykle charakterystyczną cechę organizacji społeczeństw owadów (WILSON 1979; HÖLLDOBLER i WILSON 1990, 1998; GODZIŃSKA 1996, 1999, 2006c). Stanowi też ważny element definicji najwyższego stopnia rozwoju życia społecznego, jakim jest poziom właściwie społeczny, czyli eusocjalny. O eusocjalnym poziomie organizacji mówimy bowiem wtedy, gdy spełnione są jednocześnie trzy warunki: (1) w kolonii występuje rozrodczy podział pracy, czyli sytuacja, w której tylko niektóre osobniki monopolizują dostęp do rozrodu, (2) członkowie kolonii współpracują w opiece nad potomstwem oraz (3) współpraca ta ma charakter międzypokoleniowy (potomstwo pomaga rodzicom) (MICHENER 1969, 1974; WILSON 1979; GODZIŃSKA 1996, 1999, 2006c).

W swej skrajnej formie monopolizacja rozrodu przez nielicznych członków kolonii

polega na tym, że funkcje rozrodcze pełni w kolonii tylko jeden osobnik, królowa (lub – w przypadku termitów – para osobników, król i królowa), zaś pozostałe osobniki są bezpłodne. Wciąż jeszcze stosunkowo często można spotkać się z poglądem, że taka właśnie sytuacja stanowi w społeczeństwach owadów regułę. W świetle naszej obecnej wiedzy o organizacji społeczeństw owadów i panujących w nich stosunkach pokrewieństwa stwierdzenie takie od dawna nie ma już jednak racji bytu (KELLER 1995; PAMILO i współaut. 1997; HUGHES 1998; GODZIŃSKA 1996, 1999, 2006c; ROSS 2001).

#### STOPIEŃ MONOPOLIZACJI ROZRODU W KOLONIACH OWADÓW SPOŁECZNYCH A GENETYCZNA TEORIA ALTRUIZMU

Założenie, że wszystkie osobniki współpracujące ze sobą w obrębie tego samego społeczeństwa są potomstwem jednej pary rodziców odegrało ważną rolę w genetycznej teorii ewolucji zachowań altruistycznych sformułowanej

przez brytyjskiego genetyka i teoretyka ewolucji HAMILTONA (1964). W teorii tej William D. Hamilton powiązał ewolucyjne powstawanie i utrzymywanie się zachowań altruistycznych (czyli zachowań, które przynoszą korzyść innym osobnikom, lecz wiążą się jednocześnie ze stratą dla altruisty) z dążnością do maksymalizacji tzw. łącznego dostosowania (czyli łącznej zdolności osobnika do przekazywania swoich genów przyszłym pokoleniom niezależnie od tego, gdzie geny te są umiejscowione: w jego własnym ciele, czy też w organizmach jego krewnych). Jednym z najciekawszych elementów teorii Hamiltona była próba powiązania ewolucji altruizmu z haplo-diploidalnym systemem rozrodu, występującym, między innymi, u owadów z rzędu błonkówek (Hymenoptera), wśród których bardzo często obserwuje się wysoce zaawansowane formy życia społecznego. Jak wiadomo, w tym systemie rozrodu samice rozwijają się z zapłodnionych jaj diploidalnych, zaś samce – z niezapłodnionych jaj haploidalnych (DZIERŻON 1845, WILSON 1979, COOK 1993, HERRMANN i współaut. 2005), choć dla ścisłości należy zaznaczyć, że istnieją także i samce diploidalne, lecz najczęściej są zabijane jeszcze we wczesnych stadiach rozwoju (WHITING i WHITING 1925; WOYKE 1963a, b, c; SANTOMAURO i współaut. 2004; HERRMAN i współaut. 2005). W wyniku haplo-diploidalnego systemu rozrodu szczególnie bliskie stosunki pokrewieństwa łączą pomiędzy sobą tzw. pełne siostry (czyli siostry będące potomstwem tej samej matki i tego samego ojca), gdyż wszystkie one otrzymują identyczny zestaw genów od swojego haploidalnego ojca. Dla pełnych sióstr średni współczynnik pokrewieństwa wynosi więc 0,75, podczas gdy dla relacji matka-córka wynosi on jedynie 0,5. Zachowania altruistyczne, z których korzyść odnosi pełna siostra, przyczyniają się więc do wzrostu łącznego dostosowania samicy w wyższym stopniu niż takie same zachowania wykonywane na korzyść własnej córki. Z tego właśnie względu HAMILTON (1964) uznał, że haplo-diploidalny typ rozrodu jest niezwykle ważną preadaptacją

do życia społecznego, gdyż dla bezpłodnych robotnic społecznych błonkówek działania na korzyść młodych królowych, będących ich pełnymi siostrami, przyczyniają się do wzrostu ich łącznego dostosowania w wyższym stopniu niż miałyby to miejsce, gdyby z tych działań odnosiły korzyść ich własne córki.

Należy jednak podkreślić, że wniosek ten jest słuszny jedynie przy założeniu, że współtowarzyszki z tej samej kolonii są rzeczywiście pełnymi siostrami, potomstwem tej samej matki i tego samego ojca. Badania rzeczywistych stosunków pokrewieństwa panujących w społeczeństwach owadów, przeprowadzane z użyciem technik molekularnych, ujawniły jednak, że warunek ten nie zawsze jest spełniony, a stopień spokrewnienia osobników współżyjących w obrębie tej samej kolonii może wykazywać ogromną różnorodność. Jak się okazało, współczynnik pokrewieństwa pomiędzy współtowarzyszkami z tej samej kolonii był zgodny z wartością przewidywaną dla pełnych sióstr jedynie w stosunkowo nielicznych przypadkach. Bardzo często współczynnik ten był natomiast zaskakująco niski, a nawet bliski zera (GADAGKAR 1985, 1991; HAMILTON 1987; PAMILLO i współaut. 1997; HUGHES 1998; GODZIŃSKA 1999, 2006c).

Obecnie jest już całkowicie jasne, że haplo-diploidalny typ rozrodu nie jest ani warunkiem koniecznym, ani wystarczającym dla wytworzenia się w procesie ewolucji wysoko zaawansowanych form życia społecznego. Przemawia przeciwko temu między innymi to, że haplo-diploidalny system rozrodu cechuje wszystkie gatunki należące do rzędu błonkówek (Hymenoptera), a więc nie tylko gatunki społeczne, lecz także liczne gatunki prowadzące samotny tryb życia. Jest też spotykany u licznych gatunków samotnych należących do innych rzędów owadów. Należy też pamiętać, że najstarsze owady eusocjalne, termity, mają „normalny”, a nie haplo-diploidalny typ rozrodu (ANDERSSON 1984; ALEXANDER i współaut. 1991; GADAGKAR 1991; GODZIŃSKA 1996, 1999, 2006c).

## ŹRÓDŁA RÓŻNORODNOŚCI GENETYCZNEJ W KOLONIACH OWADÓW SPOŁECZNYCH

### POLIANDRIA I POLIGYNIA

#### Poliandria

Jednym z ważnych źródeł różnorodności genetycznej w koloniach owadów społecznych jest poliandria, czyli łączenie się jednej samicy z wieloma samcami. Poliandria wywiera

bardzo istotny wpływ na stosunki pokrewieństwa panujące w koloniach owadów społecznych posiadających haplo-diploidalny system rozrodu. W wyniku poliandrii królowej tylko niektóre spośród jej córek żyjących w obrębie tej samej kolonii są pełnymi siostrami, dla których średni współczynnik pokrewieństwa

wynosi 0,75. Dla samic pochodzących od tej samej matki, lecz od różnych ojców, średni współczynnik pokrewieństwa wynosi jedynie 0,25, a więc aż o połowę mniej niż w przypadku relacji matka-córka i trzykrotnie mniej niż w przypadku pełnych sióstr. Robotnice takie tworzą w kolonii odrębne linie ojcowskie, tak zwane podrodziny (WADE 1985; HAMILTON 1987; PAMILO i współaut. 1997; GODZIŃSKA 1996, 1999, 2006c; ROSS 2001).

Królowe społecznych błonkówek posiadają specjalny narząd, spermatekę, w której po kopulacji przechowują nasienie swoich partnerów. Liczbę partnerów, z którymi kopulowała królowa, można obecnie precyzyjnie ocenić stosując metody molekularne do analizy nasienia zgromadzonego przez nią w spermatece. W ten sposób stwierdzono, między innymi, że matki różnych gatunków i podgatunków pszczół miodnych z rodzaju *Apis* odbywają kopulacje z zaskakująco wysoką liczbą trutni: znaleziono dowody na to, że matka pszczela mogła mieć nawet powyżej czterdziestu partnerów (PAMILO i współaut. 1997; GODZIŃSKA 1999, 2006c).

Dotychczas przeprowadzone badania genetyczne wykazały, że nasienie różnych partnerów jest z reguły wykorzystywane przez królową w sposób równomierny, czego wyrazem jest to, że udział różnych linii ojcowskich w strukturze kolonii zazwyczaj nie zmienia się jako funkcja czasu (ROSS 2001). Jeden z najciekawszych wyjątków od tej reguły przyniosły badania zmierzające do ustalenia, jakie czynniki są odpowiedzialne za szybkie rozprzestrzenianie się na kontynencie amerykańskim genów jednego z podgatunków pszczoły miodnej, afrykańskiej pszczoły miodnej (*Apis mellifera scutellata*). Ten podgatunek, pochodzący z sawann wschodniej i południowej Afryki (ALSOPP i CREWE 1993), został sprowadzony na kontynent amerykański w 1956 r. przez wybitnego uczonego i pszczelarza Warwick Kerra, który miał nadzieję, że można z niego będzie wyhodować odmianę bardziej produktywną niż pszczoły pochodzenia europejskiego. W 1957 r. doszło jednak do nieprzewidzianego wypadku: przypadkowy przechodzień uwolnił z pasieki Kerra 26 matek afrykańskiej pszczoły miodnej wraz z małymi rojami. Pszczoły te natychmiast zaczęły się krzyżować z miejscowymi dzikimi pszczołami miodnymi pochodzenia europejskiego, określanymi angielskim skrótem EHB (ang. European honey bees), a następnie ich geny zaczęły bardzo szybko rozprzestrzeniać się na kontynencie amerykańskim. Powstałe

w wyniku tego krzyżowania hybrydy, określane jako tzw. „afrykanizowane” pszczoły miodne, w skrócie AHB (ang. Africanized honey bees), dotarły do Meksyku już w 1980 r., zaś począwszy od 1990 r. zaczęły opanowywać południowe Stany Zjednoczone (SCHNEIDER i współaut. 2006a, b; GODZIŃSKA 2006c).

Badania czynników, które zadecydowały o tak szybkiej ekspansji genów afrykańskiej pszczoły miodnej na kontynencie amerykańskim ujawniły, że jednym z nich jest wyższa jakość nasienia trutni odmiany afrykańskiej. Jeżeli matka należąca do odmiany europejskiej zostanie zapłodniona mieszaniną nasienia, zawierającą nasienie trutni z odmiany europejskiej i afrykańskiej zmieszane w stosunku 1:1, analiza cech jej potomstwa wykazuje, że to przede wszystkim nasienie samców afrykańskich zostało wykorzystane do produkcji potomstwa (i to czasem nawet w stosunku 9 :1!). Należy jednak podkreślić, że jest to tylko jeden z bardzo licznych czynników współodpowiedzialnych za spektakularny sukces genów tego podgatunku pszczoły w Nowym Świecie (DEGRANDI-HOFFMAN i współaut. 2004; SCHNEIDER i współaut. 2006a, 2006b; GODZIŃSKA 2006c).

### Poligynia

Tak zwana monogynia, czyli obecność w kolonii pojedynczej, aktywnej rozrodczo królowej całkowicie monopolizującej dostęp do rozrodu, występuje u owadów społecznych znacznie rzadziej niż to pierwotnie przypuszczano. Stosunkowo częstą sytuacją jest poligynia, czyli współwystępowanie w obrębie kolonii wielu królowych aktywnych pod względem rozrodczym (KELLER 1995; GODZIŃSKA 1996, 1999, 2006c; ROSS 2001). Podobnie jak poliandria, również i poligynia wywiera silny wpływ na stosunki pokrewieństwa i różnorodność genetyczną obserwowaną w obrębie kolonii owadów społecznych. W koloniach poligynicznych współżyją ze sobą robotnice będące potomstwem różnych królowych, innymi słowy, należące do różnych tzw. linii matczynych. Średni współczynnik pokrewieństwa pomiędzy robotnicami w poligynicznych koloniach społecznych błonkówek waha się od zera do 0,75 (wartość przewidziana dla pełnych sióstr) i zależy przede wszystkim od stopnia pokrewieństwa uczestniczących w rozrodzie królowych, który również może przyjmować szerokie spektrum wartości, od wysokich wartości charakterystycznych dla pełnych sióstr aż po całkowity brak pokrewieństwa (WADE 1985; PAMI-



LO i współaut. 1997; GODZIŃSKA 1996, 1999, 2006c; ROSS 2001).

Poligynia często współwystępuje łącznie z tzw. polidomią. Kolonia zamieszkująca pojedyncze gniazdo określana jest jako kolonia monodomiczna (= monokaliczna). Społeczeństwo owadów eusocjalnych może jednak również zamieszkiwać cały system połączonych ze sobą gniazd. Mówimy wtedy o tak zwanej kolonii polidomicznej (= polikalicznej) (HÖLDOBLER i WILSON 1990; PAMILO i współaut. 1997; GODZIŃSKA 1999, 2006c; RADCHENKO i współaut. 2004). Kolonie polidomiczne najczęściej są również poligyniczne, ale od tej reguły istnieją wyjątki. Na przykład ogromne kolonie polidomiczne afrykańskich mrówek-tekaczek (*Oecophylla longinoda*), składające się z systemów wielu setek nadrzewnych gniazd zajmujących często całą koronę drzewa lub nawet kilka sąsiadujących ze sobą drzew, są jednak zawsze monogyniczne (HÖLDOBLER i WILSON 1990, GODZIŃSKA 2006c).

#### Alternatywne formy organizacji społecznej i superkolonie

Typ organizacji społecznej (monogynia/poligynia) oraz charakter gniazdowania (monodomia/polidomia) nie są u społecznych błonkówek cechą charakterystyczną dla gatunku. Struktury społeczne wielu gatunków wykazują silny polimorfizm, szczególnie dobrze opisany i przeanalizowany u wielu gatunków os i mrówek, a zwłaszcza u gatunków, które dokonały inwazji na uprzednio przez siebie niezamieszkiwane tereny (HÖLDOBLER i WILSON 1990; GODZIŃSKA 1999, 2003, 2005, 2006c). Jedną z najważniejszych form tego polimorfizmu jest występowanie w tym samym gatunku dwóch alternatywnych form organizacji społecznej: kolonii typu M (monogynicznych i monodomicznych) oraz kolonii typu P (poligynicznych i polidomicznych) (PAMILO i współaut. 1997; GODZIŃSKA 1999, 2006c). Skrajnym przypadkiem poligynii i polidomii jest tak zwana superkolonia, czyli ogromna federacja gniazd, w której zanika agresywność związana z obroną terytorium pojedynczego gniazda. Zarówno robotnice, jak i królowe mogą wtedy przemieszczać się pomiędzy wszystkimi gniazdami należącymi do tej samej superkolonii, a królowe po locie godowym nie rozpraszają się, lecz powracają do macierzystej superkolonii. Zjawisko to występuje u wielu mrówek z pospolitych rodzajów *Myrmica* i *Formica*, a także u wielu kosmopolitycznych gatunków znanych przede wszystkim z uwagi na

dokonanie spektakularnych inwazji, takich jak mrówka ogniowa (*Solenopsis invicta*), mrówka argentyńska (*Linepithema humile*), mrówka faraona (*Monomorium pharaonis*) oraz mała mrówka ogniowa, znana także jako mrówka elektryczna (*Wasmannia auropunctata*) (HIGASHI i YAMAUCHI 1979; HÖLDOBLER i WILSON 1990, 1998; GODZIŃSKA 1999, 2003, 2004, 2005, 2006a, c; GIRAUD i współaut. 2002; TSUTSUI i SUAREZ 2003).

Czasami termin „superkolonia” stosuje się wymiennie z terminem „populacja unikolonijna”, a zjawisko powstawania superkolonii określa się jako unikolonializm. Nie jest to jednak słuszne, gdyż w obrębie populacji może występować kilka konkurujących z sobą superkolonii. Zjawisko to opisano między innymi w populacji mrówki argentyńskiej (*Linepithema humile*), zawleczonej przez człowieka na europejskie wybrzeże Morza Śródziemnego. Opisano tam istnienie dwóch oddzielnych superkolonii. Olbrzymia tzw. superkolonia śródziemnomorska rozciąga się na przestrzeni około 6000 km od północnych Włoch przez śródziemnomorskie wybrzeże Francji i Hiszpanii aż po Portugalię i atlantyckie wybrzeże Hiszpanii. W samym jej środku znajduje się jednak druga, znacznie mniejsza superkolonia katalońska. Podczas gdy mrówki należące do tej samej superkolonii nie wykazują wzajemnej agresywności, mrówki pochodzące z różnych superkolonii zachowują się względem siebie w sposób bardzo agresywny (GIRAUD i współaut. 2002; GODZIŃSKA 2006a, c).

#### Zmiany organizacji społecznej towarzyszące inwazjom owadów

Inwazjom owadów społecznych na odległe tereny towarzyszą często głębokie zmiany form życia społecznego, polegające najczęściej na podwyższonej skłonności do pojawiania się poligynii oraz na przechodzeniu od niewielkich, terytorialnych kolonii do olbrzymich, liczebnych i rozległych terytorialnie superkolonii (ROSS i współaut. 1996; GODZIŃSKA 1999, 2003, 2005, 2006a, c; TSUTSUI i SUAREZ 2003). Doskonałym tego przykładem jest powstanie ogromnych superkolonii w przebiegu inwazji dwóch gatunków mrówek pochodzenia argentyńskiego: mrówki ogniowej (*Solenopsis invicta*), która dokonała inwazji na południowe tereny Stanów Zjednoczonych, oraz mrówki argentyńskiej (*Linepithema humile*), która stworzyła ogromne superkolonie na europejskim wybrzeżu Morza Śródziemnego, w Australii, a być może także

i w Kalifornii, choć w tym ostatnim przypadku sprawa istnienia superkolonii budzi pewne kontrowersje (ROSS i współaut. 1996; GODZIŃSKA 1999, 2003, 2004, 2005, 2006a, c; GIRAUD i współaut. 2002; TSUTSUI i SUAREZ 2003).

Bardzo interesujące modyfikacje organizacji społecznej, w znacznej mierze analogiczne do procesów występujących u mrówek, można również zaobserwować w przebiegu dalekosiężnych inwazji innych społecznych błonkówek, w tym zwłaszcza os. Należy tu wymienić w szczególności osę dachową (*Vespa germanica*), gatunek zamieszkujący pierwotnie Europę, Azję i północną Afrykę, a obecnie zawleczony również do Ameryki Północnej i Południowej, Afryki Południowej, Australii i Nowej Zelandii (SPRADBERY 1973; CROSLAND 1991; GOODISMAN i współaut. 2001a, b; GODZIŃSKA 2006c). W populacjach zamieszkujących rodzime tereny w stosunkowo chłodnych rejonach Europy i Azji osy z tego gatunku żyją w monogynicznych koloniach jednorocznych liczących co najwyżej kilka tysięcy osobników. Zimą przeżywiają jedynie młode zapłodnione królowe, które na wiosnę zakładają nowe kolonie (GREENE 1991, GOODISMAN i współaut. 2001b). W populacjach osy dachowej, zawleczonych na tereny o łagodniejszym klimacie, organizacja społeczna kolonii tego gatunku ulega jednak drastycznym zmianom. Szczególnie dobrze poznano te zjawiska na przykładzie inwazji osy dachowej na teren Australii i Nowej Zelandii. Gatunek ten pojawił się w Nowej Zelandii pod koniec II wojny światowej, do Tasmanii trafił w 1959 r., a w 15 lat później został zawleczony również na kontynent Australii. W przebiegu jego inwazji bardzo szybko zaobserwowano pojawianie się kolonii wieloletnich, osiągających gigantyczne rozmiary. Znajdowano nawet gniazda o długości 4-6 m i szerokości 2-4 m, zawierające do 180 plastrów wypełnionych potomstwem. Te olbrzymie, wieloletnie kolonie osy dachowej były poligyniczne: współżyły w nich liczne królowe, a młode królowe wyprodukowane przez kolonię po locie godowym były przez nią ponownie adoptowane. Formy płciowe produkowane były nie tylko późnym latem, lecz także zimą, a następnie na wiosnę kolonia przestawiała się znów na produkcję robotnic. Dzięki temu liczba robotnic w takiej kolonii potrafiła nawet znacznie przekroczyć liczbę 100 000 osobników. Analogiczne przejście od monogynii do poligynii i od kolonii jednorocznych do wieloletnich

zaobserwowano u osy dachowej także i na innych obszarach o ciepłym klimacie, na które zawleczono ten gatunek (SPRADBERY 1973, 1991; CROSLAND 1991; GREENE 1991; SPRADBERY i MAYWALD 1992; GOODISMAN i współaut. 2001a, b; GODZIŃSKA 2006c).

#### UDZIAŁ ROBOTNIC W ROZRODZIE I RÓŻNE FORMY PARTENOGENEZY

##### Udział robotnic w rozrodzie

Stosunki pokrewieństwa panujące w koloniach owadów społecznych są kształtowane również przez udział, jaki w rozrodzie mają robotnice, które bynajmniej nie są całkowicie bezpłodne, jak to się jeszcze czasami podaje. Już od dawna wiadomo, że u wielu gatunków os, na przykład u os klecanek z rodzaju *Polistes*, wszystkie samice mogą potencjalnie stać się osobnikami pełniącymi funkcję rozrodczą (WILSON 1979; PAMILO i współaut. 1997; GODZIŃSKA 1996, 1999, 2006c). W przypadku wielu gatunków mrówek i pszczoł, robotnice posiadają spermateki i mogą być zapłodnione przez samce, a następnie produkować nie tylko haploidalne samce, lecz także diploidalne samice rozwijające się z jaj zapłodnionych (PEETERS i CREWE 1984; HÖLLDOBLER i WILSON 1990; 1998; RICHARDS i współaut. 1995; GODZIŃSKA 1996, 1999, 2006c). Na przykład, w koloniach mrówek z gatunku *Harpegnathus saltator*, należącego do prymitywnej podrodziny Ponerinae, występują zarówno królowe, jak i posiadające spermateki robotnice, tzw. gamergaty, które mogą kopulować i kopulują z samcami. Udział królowej i gamergat w rozrodzie zależy od fazy rozwojowej kolonii. W świeżo założonych koloniach rozród jest zmonopolizowany przez królową, w starszych koloniach w rozrodzie uczestniczy zarówno królowa, jak i gamergaty, zaś w najstarszych koloniach za rozród są odpowiedzialne już tylko same gamergaty (PEETERS i HÖLLDOBLER 1995, HÖLLDOBLER i WILSON 1998, PEETERS i współaut. 2000).

##### Partenogeneza: arrhenotokia

U wielu owadów społecznych także i zwykłe robotnice, nieposiadające spermateki, mogą brać udział w rozrodzie produkując na drodze partenogenezy niezapłodnione haploidalne jaja, z których rozwijają się samce. Taki typ rozrodu nosi nazwę arrhenotokia. Jak się okazuje, składanie takich jaj przez robotnice może występować nie tylko w społeczeństwach osieroconych, ale także w koloniach posiadających królowe. Zjawisko to znane

jest u pszczoł, trzmieli oraz różnych mrówek i może osiągać całkiem poważne rozmiary, odgrywając ważną rolę w kształtowaniu składu genetycznego produkowanych przez kolonię samców (FREE 1955; BOURKE 1988; RATNIEKS 1988, 1993; RATNIEKS i VISSCHER 1989; HÖLLDOBLER i WILSON 1990, 1998; GODZIŃSKA 1996, 1999, 2006c).

Polscy teoretycy ewolucji, Michał Wojciechowski i Adam ŁOMNICKI, w klasycznym, szeroko cytowanym artykule, już w 1987 r. przewidzieli istnienie ścisłego związku pomiędzy produkcją samców przez robotnice na drodze arrhenotokii a poliandrią królowej (a nawet wręcz liczbą partnerów, z którymi kopulowała!). Zgodnie z ich przewidywaniami, jeśli robotnice współżyjące ze sobą w jednej kolonii są pełnymi siostrami, bardziej opłaca im się inwestowanie w opiekę nad siostrzeńcami (samcami rozwijającymi się z niezapłodnionych jaj złożonych przez inne robotnice będące ich pełnymi siostrami) niż nad własnymi braćmi, gdyż to właśnie z synami swoich pełnych siostr są bliżej spokrewnione. Średni współczynnik pokrewieństwa dla relacji robotnica-syn jej pełnej siostry wynosi w takich warunkach 0,375, podczas gdy dla relacji robotnica-jej brat wynosi zaledwie 0,25. Jednak jeżeli królowa miała więcej niż dwóch partnerów, sytuacja odwraca się i robotnikom bardziej opłaca się inwestowanie w opiekę nad własnymi braćmi niż nad siostrzeńcami. W ich interesie jest wtedy niszczenie haploidalnych jaj składanych przez inne robotnice, co rzeczywiście jest obserwowane w koloniach owadów społecznych. Jak więc widać, na ostateczne stosunki pokrewieństwa panujące w koloniach owadów społecznych istotny wpływ wywiera nie tylko to, które osobniki składają jaja, ale także to, które z tych jaj unikają zniszczenia, a to z kolei zależy od specyficznych zachowań zarówno królowych, jak i robotnic (WOJCIECHOWSKI i ŁOMNICKI 1987; PAMILO i współaut. 1997; RATNIEKS 1988, 1993; RATNIEKS i VISSCHER 1989; GODZIŃSKA 1999, 2006c).

#### Partenogeneza: telitokia

Królowe i robotnice niektórych gatunków owadów społecznych mogą również produkować na drodze partenogenezy jaja diploidalne, z których rozwijają się samice, które następnie stają się bądź robotnicami, bądź nowymi królowymi. Ten typ rozrodu, znany jest jako telitokia i jest możliwy dzięki temu, że podczas wytwarzania komórek jajowych haploidalne produkty mejozy łączą

się ponownie w jajo diploidalne. Telitokia występuje u wielu gatunków mrówek należących do różnych podrodzin, spotyka się ją także u pszczoły miodnej i u niektórych termitów (WILSON 1979; HÖLLDOBLER i WILSON 1990; GODZIŃSKA 1996, 1999, 2006c; MATSURA i współaut. 2004; FOURNIER i współaut. 2005; OHKAWARA i współaut. 2006).

Telitokia odgrywa szczególnie ważną rolę w rozrodzie pszczoł z podgatunku *Apis mellifera capensis* (pszczoła południowoafrykańska). Między innymi, w osieroconych rodzinach pszczoł z tego podgatunku niektóre robotnice mogą się przekształcić w tzw. pseudokrólowe, wykazujące cały szereg cech charakteryzujących matki pszczele, a odróżniających je od zwykłych robotnic. Pseudokrólowe wydzielają, między innymi, feromony charakterystyczne dla matek, podobnie jak matka otaczają się tak zwanym orszakiem towarzyszącym im stale robotnic, a także są w stanie wywierać hamujący wpływ na płodność innych robotnic. Przede wszystkim jednak pseudokrólowe różnią się od zwyczajnych robotnic zdolnością do telitokii, czyli składania jaj diploidalnych, z których następnie przychodzą na świat samice: robotnice, a nawet nowe matki (VERMA i RUTTNER 1983; MORRITZ 1986; MORITZ i współaut. 1996; HEPBURN i CREWE 1991; GODZIŃSKA 1999, 2006c; LATTORFF i współaut. 2005).

#### Niezwykły system rozrodczy mrówki elektrycznej

Telitokia odgrywa też ważną rolę w niezwykłym systemie rozrodczym, jaki odkryto niedawno u mrówki elektrycznej (*Wasmanina auropunctata*). Ta niewielka mrówka, należąca do podrodziny Myrmicinae, określana również czasami jako mała mrówka ogniowa, wywodzi się z puszczy Ameryki Południowej. Obecnie jednak w wyniku działalności człowieka gatunek ten został zawleczony do wielu części świata bardzo odległych od terenów jego pierwotnego występowania i, podobnie jak się to obserwuje w przypadku innych inwazyjnych gatunków mrówek, tworzy tam spektakularne superkolonie (Le BRETON i współaut. 2004, ERRARD i współaut. 2005, GODZIŃSKA 2006c).

Jak się okazało, jedynie robotnice mrówki elektrycznej produkowane są z zapłodnionych jaj diploidalnych i posiadają w swym genotypie geny pochodzące zarówno od matki, jak i od ojca. Królowe produkowane przez kolonię są pod względem genetycznym identyczne ze swoimi matkami, a więc muszą



powstawać wyłącznie na drodze rozrodu partenogenetycznego (telitokii). Z kolei samce są pod względem genetycznym identyczne z nasieniem zgromadzonym w spermatakach królowych. Nie mogą więc być, tak jak to jest regułą w przypadku społecznych błonkówek, synami królowych powstałymi na drodze arrhenotokii z jaj niezapłodnionych. Jedynym możliwym wytłumaczeniem tego faktu jest przyjęcie, że samce rozwijają się z jaj zapłodnionych, z których następnie w jakiś nieznan jeszcze sposób zostają wyeliminowane geny matczyne (FOURNIER i współaut. 2005, QUELLER 2005, GODZIŃSKA 2006c).

Ten niezwykły system rozrodczy ma niezwykle daleko sięgające konsekwencje, gdyż w jego wyniku samce i samice mrówki elektrycznej stanowią właściwie dwa osobne gatunki, pomiędzy którymi nie występuje wymiana genów. Geny pochodzące zarówno od samców, jak i od samic współwystępują jedynie w organizmach robotnic, które są bezpłodne i pod względem ewolucyjnym stanowią ślepy zaułek. W jednym z artykułów popularyzujących wyniki tych badań można więc znaleźć żartobliwe stwierdzenie, że w przypadku mrówki elektrycznej całkiem uzasadnione jest stwierdzenie, że „samce są z Marsa, zaś samice z Wenus” (stanowi to aluzję do serii popularnych poradników wyjaśniających w taki właśnie metaforyczny sposób różnice pomiędzy sposobem myślenia mężczyzn i kobiet) (QUELLER 2005).

Jak to niedawno wykazano, mrówka elektryczna nie jest jedynym gatunkiem, u którego występuje taki właśnie osobliwy system rozrodczy. Wykryto go niedawno również u japońskiego gatunku *Vollenhovia emeryi*, podobnie jak mrówka elektryczna należącego do podrodziny Myrmicinae (OKHAWARA i współaut. 2006).

#### UZURPACJA

##### Przejmowanie kolonii przez obce królowe

Na stopień pokrewieństwa osobników współżyjących ze sobą w koloniach owadów społecznych wpływa też w bardzo istotny sposób zjawisko wymiany osobników uczestniczących w rozrodzie (GODZIŃSKA 1996, 2006c). Zachodzi ono na przykład wtedy, gdy o dostępie do rozrodu decyduje pozycja zajmowana w hierarchii dominacji i gdy walkę o dominację wygrywa osobnik dotychczas podporządkowany (COLE 1982, HÖLLDOBLER i WILSON 1998, ROSS 2001, GODZIŃSKA 2006c). Inną sytuacją, w której obserwujemy to zja-

wisko, jest osierocenie kolonii po śmierci dotychczasowej królowej. W niektórych przypadkach kolonia może wtedy nawet adoptować nową królową należącą do innego gatunku i zamienić się w naturalną kolonię mieszaną, w której współżyją ze sobą osobniki należące do różnych gatunków. Zjawisko takie udokumentowali, między innymi, polscy myrmekolodzy Bohdan PISARSKI i Wojciech CZECHOWSKI u rudych mrówek leśnych z rodzaju *Formica* (PISARSKI i CZECHOWSKI 1994, CZECHOWSKI 1996).

Wymiana osobników uczestniczących w rozrodzie może mieć też charakter tak zwanej uzurpacji kolonii. Kolonia posiadająca jeszcze swoją własną królową może zostać przejęta przez nową królową przybyłą z zewnątrz, która uśmierca dotychczasową królową i wykorzystuje następnie osieroczone robotnice do pomocy w wychowaniu swojego własnego potomstwa. Zjawisko to już od bardzo dawna znane jest u pszczoł i u trzmieli, u których uzurpacja taka może mieć charakter zarówno wewnątrzgatunkowy, jak i międzygatunkowy (ALFORD 1975; WILSON 1979; HÖLLDOBLER i WILSON 1990; GODZIŃSKA 1996, 2006c; ROSS 2001; SCHNEIDER i współaut. 2006b).

Uzurpacja odgrywa ważną rolę w rozprzestrzenianiu się genów afrykańskiej pszczoły miodnej w Nowym Świecie. Roje afrykańskich pszczoł miodnych dokonują często uzurpacji gniazd zajmowanych przez rodziny pochodzenia europejskiego i zastępują lokalną matkę przez swoją własną. Zjawisko to bywa niezwykle nasilone. Jak się ocenia, w południowej Arizonie rocznie około 20–30% rodzin pszczelich zostaje przejętych przez niewielkie roje pszczoły afrykańskiej, powstałe czy to w wyniku podziału kolonii, czy też w wyniku porzucenia dotychczasowego gniazda i udania się na poszukiwanie innego, bardziej dogodnego (SCHNEIDER i współaut. 2004, 2006b; GODZIŃSKA 2006c).

Wymiana osobników uczestniczących w rozrodzie ma miejsce również wtedy, gdy królowa gromadząca w swej spermatace nasienie pochodzące od wielu partnerów przerzuca się na wykorzystywanie nasienia pochodzącego od innego samca (ROSS 2001, GODZIŃSKA 2006c).

##### Dryfowanie robotnic i arrhenotokia u trzmieli

Nie tylko królowe mogą dokonywać uzurpacji obcej kolonii, zjawisko to obserwuje się również u robotnic. Interesujące światło na

to zagadnienie rzuciły obserwacje tzw. dryfowania zbieraczek trzmieli do obcych kolonii tego samego lub nawet obcego gatunku. Już kilkanaście lat temu GODZIŃSKA (1989, 1995) opisała i przeanalizowała kilka przypadków takiego zjawiska u robotnic trzmiela rudego (*Bombus pascuorum*). W jednym z tych przypadków robotnica trzmiela rudego, pełniąc we własnej kolonii funkcję zbieraczki, przeniosła się do osieroconej kolonii trzmiela ziemnego (*Bombus terrestris*) i podjęła tam funkcję opiekunki potomstwa. Było to o tyle zaskakujące, że doszło tu do tzw. rewersji behawioralnej, czyli odwrócenia biegu rozwoju ontogenetycznego i powrotu zbieraczki do funkcji opiekunki potomstwa (LENOIR 1979; ROBINSON i współaut. 1992, 1997; ROBINSON 2002; GODZIŃSKA 2006b).

Współczesne badania potwierdziły występowanie podobnych zachowań u trzmieli z gatunków *B. terrestris*, *B. impatiens* i *B. occidentalis*, choć opisano w nich jedynie dryfowanie zbieraczek do innych kolonii własnego gatunku (BIRMINGHAM i WINSTON 2004, BIRMINGHAM i współaut. 2004, LOPEZ-VAAMONDE i współaut. 2004). Stwierdzono, że dryfujące robotnice miały w swoich jajnikach większą liczbę dojrzałych jaj niż robotnice z kolonii, które je przyjmowały, co wskazywało na to, że dryfowanie robotnic ma związek z uzyskaniem dostępu do rozrodu, a nie jedynie z ich dezorientacją lub z rabowaniem pokarmu (BIRMINGHAM i współaut. 2004). Przy użyciu metod genetycznych wykazano też, że dryfujące zbieraczki rzeczywiście składają w swojej nowej kolonii jaja, z których rozwijają się samce (LOPEZ-VAAMONDE i współaut. 2004).

#### Dryfowanie robotnic i telitokia u robotnic pszczoły południowoafrykańskiej

Podczas gdy w Nowym Świecie działalność człowieka przyczyniła się do rozprzestrzenienia się genów pszczoły afrykańskiej (*Apis mellifera scutellata*), w rodzimej Afryce stało się wręcz przeciwnie. Począwszy od 1990 r., pszczelarze z Republiki Południowej Afryki zaczęli przenosić na północ, gdzie dotychczas hodowano jedynie pszczołę afrykańską, rodziny innego podgatunku pszczoły miodnej, pszczoły południowoafrykańskiej (*Apis mellifera capensis*). Podgatunek ten był już od dawna znany ze zdolności robotnic do rozrodu partenogenetycznego na drodze telitokii (HEPBURN i CREWE 1991; MORITZ i współaut. 1996; GODZIŃSKA 1999, 2006c; LATTORF i współaut. 2005). Zetknięcie się tych dwóch podgatunków, uprzednio rozdzielonych prze-

strzenie, pociągnęło za sobą niesłychanie dramatyczne skutki (ALSOPP i CREWE 1993). Po przeniesieniu rodzin pszczoły południowoafrykańskiej na obszary zamieszkałe przez pszczołę afrykańską, robotnice tego podgatunku zaczęły wnikać do gniazd rodzimego podgatunku, a gdy się już tam znalazły, zaczynały składać jaja diploidalne i produkować w ten sposób nowe robotnice. Już po krótkim czasie zjawisko to uzyskało takie nasilenie, że można było mówić o uzurpacji kolonii *A. mellifera scutellata* przez robotnice *A. mellifera capensis* (ALSOPP i CREWE 1993, MARTIN i współaut. 2002, NEUMANN i HEPBURN 2002, NEUMANN i MORITZ 2002). Było to możliwe dzięki temu, że obecność matki podgatunku afrykańskiego nie hamuje w wystarczającym stopniu aktywności jajników robotnic pszczoły południowoafrykańskiej. U robotnic *A. mellifera capensis* umieszczonych tuż po wykluciu się z poczwarki w kolonii *A. mellifera scutellata* aktywację jajników (pojawienie się w nich dojrzałych jaj) obserwuje się już po sześciu dniach, choć u robotnic *A. mellifera scutellata* zjawisko to nie występuje nawet po 40 dniach (MARTIN i współaut. 2002). Drugim ważnym czynnikiem, który zabezpiecza normalnie funkcjonującą rodzinę pszczelą przed dominacją rozrodczą robotnic jest zjawisko niszczenia jaj złożonych przez robotnice przez inne robotnice z tej samej kolonii (WOYCIECHOWSKI i ŁOMNICKI 1987; RATNIEKS 1988, 1993; RATNIEKS i VISCHER 1989). Jak się jednak okazało, jaja robotnic pszczoły południowoafrykańskiej nie są niszczone przez robotnice pszczoły afrykańskiej, być może z uwagi na to, że związki chemiczne znajdujące się na ich powierzchni przypominają związki pozostawiane na jajach składanych przez królową (zjawisko tzw. chemicznej mimikry) (MARTIN i współaut. 2002).

Przejmowanie kolonii pszczoły afrykańskiej przez robotnice pszczoły południowoafrykańskiej pociągnęło za sobą dramatyczne skutki na poziomie całej populacji tego podgatunku. Problem polegał bowiem nie tylko na tym, że w przejmowanych koloniach dochodziło do wykorzystywania pracy robotnic na rzecz osobników z innego podgatunku, ale po krótkim czasie cała kolonia nieuchronnie ponosiła śmierć. Działo się tak dlatego, że potomstwo robotnic pszczoły południowoafrykańskiej nie wykazywało skłonności do podejmowania funkcji zbieraczki pokarmu. Gdy w kolonii zwiększała się nadmiernie liczba takich „leniwych” robotnic, zaczynała ona źle funkcjonować i w końcu ginęła. Je-



dyną szansą na przetrwanie i przekazanie swoich genów stawało się wtedy dla robotnic pszczoły południowoafrykańskiej opuszczenie ginącej kolonii i przeniesienie się do następnej kolonii pszczoły afrykańskiej. Dzięki temu mogły przeżyć i przez krótki czas, zanim i ta kolonia zginęła, korzystać z pracy jej robotnic, by na drodze telitokii przekazywać swoje geny kolejnym pasożytniczym robotnikom z własnego podgatunku. Skutki usurpacji kolonii pszczoły afrykańskiej przez robot-

nice pszczoły południowoafrykańskiej można więc obrazowo porównać do skutków działania wysoce zjadliwego patogenu wywołującego zakaźną chorobę. Proces ten był też w pewnym stopniu analogiczny do choroby nowotworowej, gdyż w obydwu przypadkach samopowielające się podjednostki układu wymykają się spod kontroli normalnych mechanizmów regulacyjnych i mnożąc się nadmiernie doprowadzają w końcu do zagłady całego układu (MARTIN i współaut. 2002).

#### UWAGI KOŃCOWE

Jak widać z powyższego krótkiego przeglądu, systemy rozrodcze oraz typy organizacji społecznej odnajdywane w koloniach owadów społecznych wykazują zadziwiającą złożoność i różnorodność, daleko wykraczającą poza nasze utarte wyobrażenia na ten temat.

Są też jeszcze dalekie od ostatecznego poznania. Badania tych zagadnień co roku owocują nowymi odkryciami i opisem wciąż nowych i coraz bardziej fascynujących zjawisk, a często także koniecznością rewizji naszych dotychczasowych poglądów na ich temat.

#### SOCIAL INSECTS: MYTHS AND FACTS

##### Summary

This paper provides a review of experimental data devoted to some aspects of social organization and reproductive biology of social insects, with a particular stress laid on phenomena encountered among social Hymenoptera. The following questions are discussed in detail: queen polyandry and its consequences, polygyny and polydomy, alternative social systems, supercolonies and unicolonialism, modi-

fications of social organization taking place in the course of social insect invasions, worker reproduction (sexual reproduction and two modes of parthenogenetic reproduction: arrhenotoky and thelytoky), clonal reproduction, and replacement of reproductives arising as a result of colony usurpation by alien homo- and allospecific queens and workers.

#### LITERATURA

- ALEXANDER R. D., NOONAN K. M., CRESPI B. J., 1991. *The evolution of eusociality*. [W:] *The biology of the naked mole-rat*. SHERMAN P. W., JARVIS J. U. M., ALEXANDER R. D. (red.) Princeton University Press, Princeton, 3-44.
- ALFORD D. V., 1975. *Bumblebees*. Davis-Poynter, London.
- ALLSOPP M. H., CREWE R. M., 1993. *The cape honeybee as a Trojan horse rather than the hordes of Genghis Khan*. Am. Bee J. 133, 121-123.
- ANDERSSON M., 1984. *The evolution of eusociality*. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15, 165-189.
- BIRMINGHAM A. L., WINSTON M. L., 2004. *Orientation and drifting behaviour of bumblebees (Hymenoptera: Apidae) in commercial tomato greenhouses*. Can. J. Zool. 82, 52-59.
- BIRMINGHAM A. L., HOOVER S. E., WINSTON M. L., YDENBERG R. C., 2004. *Drifting bumble bee (Hymenoptera: Apidae) workers in commercial greenhouses may be social parasites*. Can. J. Zool. 82, 1843-1853.
- BOURKE A. F. G., 1988. *Worker reproduction in the higher eusocial Hymenoptera*. Q. Rev. Biol. 63, 291-311.
- COLE B. J., 1982. *Dominance hierarchies in Leptothorax ants*. Science 212, 83-84.
- COOK J., 1993. *Sex determination in Hymenoptera: a review of models and evidence*. Heredity 71, 421-435.
- CROSLAND M. W., 1991. *The spread of the social wasp, Vespula germanica, in Australia*. N. Z. J. Zool. 18, 375-388.
- CZECHOWSKI W., 1996. *Colonies of hybrids and mixed colonies; interspecific nest takeover in wood ants (Hymenoptera, Formicidae)*. Memor. Zool. 50, 1-116.
- DEGRANDI-HOFFMAN G., TARPY D. R., SCHNEIDER S. S., 2004. *Details, details: How sperm use might influence the Africanization process*. Am. Bee J. 144, 453-455.
- DZIERZON J., 1845. *Gutachten über die von Herrn Direktor Stöhr im ersten und zweiten Kapitel des General-Gutachtens aufgestellten Fragen*. Eichstädter Bienenzeitung 1, 109-113, 119-121.
- ERRARD C., DELABIE J., HEFETZ A., JOURDAN H., JAISON P., 2005. *Intercontinental chemical variation in the invasive ant Wasmannia auropunctata (Roger) (Hymenoptera Formicidae): a key to the invasive success of a tramp species*. Naturwissenschaften 92, 319-323.
- FOURNIER D., ESTOUP A., ORIVEL J., FOUCAUD J., JOURDAN H., LE BRETON J., KELLER L., 2005. *Clonal*

- reproduction by males and females in the little fire ant. *Nature* 435, 1230-1234.
- FREE J. B., 1955. *The behaviour of egg-laying workers of bumblebee colonies*. *Brit. J. Anim. Behav.* 3, 147-153.
- GADAGKAR R., 1985. *Kin recognition in social insects and other animals - a review of recent findings and a consideration of their relevance for the theory of kin selection*. *Proc. Indian Acad. Sci* 94, 587-621.
- GADAGKAR R., 1991. *On testing the role of genetic asymmetries created by haplodiploidy in the evolution of eusociality in the Hymenoptera*. *J. Genet.* 70, 1-31.
- GIRAUD T., PEDERSEN J. S., KELLER L., 2002. *Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe*. *Proc. Natl. Acad. Sci USA* 99, 6075-6079.
- GODZIŃSKA E. J., 1989. *Extra-colony altruism in the bumblebees: misbehaviour or adaptation?* *A. Coll. Ins. Soc.* 5, 161-167.
- GODZIŃSKA E. J., 1995. *Taktyki alternatywne w zachowaniu się owadów*. *Kosmos* 44, 11-24.
- GODZIŃSKA E. J., 1996. *Etologia owadów społecznych: fakty i kontrowersje*. *Kosmos* 45, 163-178.
- GODZIŃSKA E. J., 1999. *Socjobiologia molekularna: narodziny nowej dyscypliny naukowej*. *Psychologia - Etologia - Genetyka* 0, 33-65.
- GODZIŃSKA E. J., 2003. *Wojny mrówek*. *Wiedza i Życie* 8, 36-41.
- GODZIŃSKA E. J., 2004. *Earth: planet of the ants*. *Academia. The Magazine of the Polish Academy of Sciences* 3, 10-13.
- GODZIŃSKA E. J., 2005. *Ukwiaty, mrówki i ludzie: biologiczne korzenie agresji i przemocy*. [W:] *Psychospołeczne i neurofizjologiczne aspekty agresji*. ZAGRODZKA J., KOWALECZKO-SZURMOWSKA M. (red.) Wydawnictwo Instytutu Psychologii PAN, Warszawa, 131-147.
- GODZIŃSKA E. J., 2006a. *Jak to robią mrówki*. *Charaktery* 1, 48-49.
- GODZIŃSKA E. J., 2006b. *Definicja i cele poznawcze neurosocjologii*. *Kosmos* 55, 137-148.
- GODZIŃSKA E. J., 2006c. *Duży i mali Ziemiańskie: działalność człowieka a ewolucja życia społecznego owadów*. [W:] *Problemy środowiska i jego ochrona. Część 14*. NAKONIECZNY M., MIGUŁA P. (red.) Centrum Studiów nad Człowiekiem i Środowiskiem UŚ, ZUP Graf, Chorzów, 7-40.
- GOODISMAN M. A. D., MATTHEWS R. W., CROZIER R. H., 2001a. *Hierarchical genetic structure of the introduced wasp *Vespula germanica* in Australia*. *Mol. Ecol.* 10, 1423-1432.
- GOODISMAN M. A. D., MATTHEWS R. W., SPRADBERY J. P., CAREW M. E., CROZIER R. H., 2001b. *Reproduction and recruitment in perennial colonies of the introduced wasp *Vespula germanica**. *J. Heredity* 92, 346-349.
- GREENE A., 1991. *Dolichovespula and Vespula*. [W:] *The social biology of wasps*. ROSS K. G., MATTHEWS R. W. (red.), Comstock, Ithaca, N. Y., 263-305.
- HAMILTON W. D., 1964. *The genetical evolution of social behaviour*. *J. Theor. Biol.* 7, 1-52.
- HAMILTON W. D., 1987. *Kinship, recognition, disease and intelligence: constraints of social evolution*. [W:] *Animal societies: theories and facts*. ITO Y., BROWN J. L., KIKKAWA J. (red.) Japan Scientific Society Press, Tokyo, 81-102.
- HEPBURN H. R., CREWE R. M., 1991. *Portrait of the Cape honeybee, *Apis mellifera capensis**. *Apidologie* 22, 567-580.
- HERRMANN M., TRENZCEK T., FAHRENHORST H., ENGELS W., 2005. *Characters that differ between diploid and haploid honey bee (*Apis mellifera*) drones*. *Genet. Mol. Res.* 4, 624-641.
- HIGASHI S., YAMAUCHI K., 1979. *Influence of a super-colonial ant *Formica (Formica) yessensis* Forel on the distribution of other ants in Ishikari coast*. *Jap. J. Ecol.* 29, 257-264.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1990. *The ants*. Springer Verlag, Berlin.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1998. *Podróż w krainę mrówek*. Prószyński i S-ka, Warszawa.
- HUGHES C., 1998. *Integrating molecular techniques with field methods in studies of social behavior: a revolution results*. *Ecology* 79, 383-399.
- KELLER L., 1995. *Social life: the paradox of multiple-queen colonies*. *TREE* 10, 355-360.
- LATTORFF H. M. G., MORITZ R. F. A., FUCHS S., 2005. *A single locus determines thelytokous parthenogenesis of laying honeybee workers (*Apis mellifera capensis*)*. *Heredity* 94, 533-537.
- LE BRETON J., DELABIE J., CHAZEAU J., DÉJEAN A., JOURDAN H., 2004. *Experimental evidence of large-scale uncoloniality in the tramp ant *Wasmanina auropunctata* (Roger)*. *J. Insect Behav.* 17, 263-271.
- LENOIR A., 1979a. *Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger**. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 113, 79-314.
- LOPEZ-VAAMONDE C., KONING J. W., BROWN R. M., JORDAN W. C., BOURKE A. F. G., 2004. *Social parasitism by male-producing reproductive workers in a eusocial insect*. *Nature* 430, 557-560.
- 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.
- MATSUURA K., FUJIMOTO M., GOKA K., 2004. *Sexual and asexual colony foundation and the mechanism of facultative parthenogenesis in the termite *Reticulitermes speratus* (Isoptera, Rhinotermitidae)*. *Insectes Soc.* 51, 325-332.
- MICHENER C. D., 1969. *Comparative social behavior of bees*. *Annu. Rev. Entomol.* 14, 299-342.
- MICHENER C. D., 1974. *The social behavior of the bees. A comparative study*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- MORITZ R. F. A., 1986. *Two parthenogenetical strategies of laying workers in populations of the honeybee*. *Entomol. Gen.* 11, 159-164.
- MORITZ R. F. A., KRYGER P., ALLSOPP M. H., 1996. *Competition for royalty in bees*. *Nature* 384, 31.
- NEUMANN P., HEPBURN H. R., 2002. *Behavioural basis for social parasitism of Cape honeybees (*Apis mellifera capensis* Esch.)*. *Apidologie* 33, 165-192.
- NEUMANN P., MORITZ R. F. A., 2002. *The Cape honeybee phenomenon: the evolution of a social parasite in real time?* *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52, 271-281.
- OHKAWARA K., NAKAYAMA M., SATOH A., TRINDL A., HEINZE J., 2006. *Clonal reproduction and genetic caste differences in a queen-polymorphic ant, *Vollenhovia emeryi**. *Biol. Lett.* 2, 359-363.
- PAMILO P., GERTSCH P., THORÉN P., SEPPÄ P., 1997. *Molecular population genetics of social insects*. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28, 1-25.
- PEETERS C., CREWE R. M., 1984. *Insemination controls the reproduction division of labour in a ponerine ant*. *Naturwissenschaften* 71, 50-51.
- PEETERS C., HÖLDOBLER B., 1995. *Reproductive cooperation between queens and their mated workers: the complex life history of an ant with a valuable nest*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 92, 10977-10979.
- PEETERS C., LIEBIG J., HÖLDOBLER B., 2000. *Sexual reproduction by both queens and workers in the ponerine ant *Harpegnathos saltator**. *Insectes Soc.* 47, 325-332.

- PISARSKI B., CZECHOWSKI W., 1994. *Ways to reproductive success of wood ant queens*. *Memor. Zool.* 48, 181-186.
- QUELLER D. C., 2005. *Males from Mars*. *Nature* 435, 1167-1168.
- RADCHENKO A., CZECHOWSKA W., CZECHOWSKI W., 2004. *Mrówki - Formicoidea. Klucze do oznaczania owadów Polski. Część 24. Błonkówki - Hymenoptera. Zeszyt 63*. Polskie Towarzystwo Entomologiczne, Toruń.
- RATNIEKS F. L., 1988. *Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera*. *Am. Nat.* 132, 217-296.
- RATNIEKS F. L., 1993. *Egg-laying, egg-removal, and ovary development by workers in queenright honey bee colonies*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 32, 191-198.
- RATNIEKS F. L., VISSCHER P. K., 1989. *Worker policing in the honey bee*. *Nature* 342, 796-797.
- RICHARDS M. H., PACKER L., SEGER J., 1995. *Unexpected patterns of parentage and relatedness in a primitively eusocial bee*. *Nature* 373, 239-241.
- ROBINSON G. E., 2002. *Genomics and integrative analyses of division of labor in honeybee colonies*. *Am. Nat. (Suppl.)* 160, 160-171.
- ROBINSON G. E., FAHRBACH S. E., WINSTON M. L., 1997. *Insect societies and the molecular biology of social behavior*. *BioEssays* 19, 1099-1108.
- ROBINSON G. E., PAGE R. E. JR, STRAMBI C., STRAMBI A., 1992. *Colony integration in honey bees: mechanisms of behavioral reversion*. *Ethology* 90, 336-348.
- ROSS K. G., 2001. *Molecular ecology of social behaviour: analyses of breeding systems and genetic structure*. *Mol. Ecol.* 30, 265-284.
- ROSS K. G., VARGO E. L., KELLER L., 1996. *Social evolution in a new environment: the case of introduced fire ants*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 93, 3021-3025.
- SANTOMAURO G., OLDHAM N. J., BOLAND W., ENGELS W., 2004. *Cannibalism of diploid drone larvae in the honeybee (*Apis mellifera*) is released by odd pattern of cuticular substances*. *J. Apic. Res.* 43, 69-74.
- SCHNEIDER S. S., DEEBY T., GILLEY D. C., DE GRANDI-HOFFMAN G., 2004. *Seasonal nest usurpation of European colonies by African swarms in Arizona, U.S.A.* *Insectes Soc.* 51, 359-364.
- SCHNEIDER S. S., DE GRANDI-HOFFMAN G., SMITH D., TARPY D., 2006a. *The African honey bee. I. A case study of a biological invasion*. *Bee Culture* 134, 21-24.
- SCHNEIDER S. S., DE GRANDI-HOFFMAN G., SMITH D., TARPY D., 2006b. *The African honey bee. II: The displacement of European honey bees by African Bees in the New World*. *Bee Culture* 134, 25-28.
- SPRADBERY J. P., 1973. *Wasps: an account of the biology and natural history of solitary and social wasps*. Sidgwick and Jackson, London.
- SPRADBERY J. P., 1991. *Evolution of queen number and queen control*. [W]: *The social biology of wasps*. ROSS, K. G., MATTHEWS, R. W. (red.), Comstock, Ithaca, N. Y., 336-388.
- SPRADBERY J. P., MAYWALD G. H., 1992. *The distribution of the European or German wasp, *Vespula germanica* (F.) (Hymenoptera: Vespidae) in Australia: past, present and future*. *Austr. J. Zool.* 40, 495-510.
- TSUTSUI N. D., SUAREZ A. V., 2003. *The colony structure and population biology of invasive ants*. *Conserv. Biol.* 17, 48-58.
- VERMA S., RUTTNER F., 1983. *Cytological analysis of the thelytokous parthenogenesis in the Cape honeybee (*Apis mellifera capensis* Escholtz)*. *Apidologie* 14, 41-57.
- WADE M. J., 1985. *The influence of multiple insemination and multiple foundresses on social evolution*. *J. Theor. Biol.* 112, 109-121.
- WHITING P. W., WHITING A. R., 1925. *Diploid males from fertilized eggs in Hymenoptera*. *Science* 62, 437-438.
- WILSON E. O., 1979. *Spółczeństwa owadów*. PWN, Warszawa.
- WOYKE J., 1963a. *Drone larvae from fertilised eggs of the honeybee*. *J. Apic. Res.* 2, 19-24.
- WOYKE J., 1963b. *What happens to diploid drone larvae in a honeybee colony?* *J. Apic. Res.* 2, 73-75.
- WOYKE J., 1963c. *Drones from fertilized eggs and the biology of sex determination in the honeybee*. *Bull. Acad. Polon. Sci. Cl.* 11, 251-254.
- WOYCIECHOWSKI M., ŁOMNICKI A., 1987. *Multiple mating and the sterility of workers among eusocial Hymenoptera*. *J. Theor. Biol.* 128, 317-327.