

EWA JOANNA GODZIŃSKA, ANNA SZCZUKA, JULITA KORCZYŃSKA

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

ZACHOWANIA RATUNKOWE I OPIEKA SANITARNA U MRÓWEK

ZACHOWANIA AFILIACYJNE, PROSPOŁECZNE I ALTRUIZM

Zachowania afiliacyjne, czyli szerokie spektrum nieagresywnych (przyjaznych) interakcji społecznych, stanowią jeden z najważniejszych elementów społecznego trybu życia (POOLE 1985, JASSO DEL TORO i NEKARIS 2019). Ważną podkategorią zachowań afiliacyjnych są zachowania prospołeczne, czyli działania, z których korzyści odnosi inny osobnik lub osobniki (EISENBERG i MILLER 1987; BARTAL i współaut. 2011, 2014; DUNFIELD 2014; VASCONCELOS i współaut. 2012; HOLLIS i NOWBAHARI 2013b, 2022; MEYZA i współaut. 2017; SOSNOWSKI i BROSNAN 2019; KEYSERS i współaut. 2022). Zachowania takie określa się również jako przychodzenie z pomocą (ang. helping behaviour) (BSHARY i BERGMÜLLER 2008, BARTAL i współaut. 2016, UENO i współaut. 2019a, LANDABUR i współaut. 2020). Zbliżony, choć nieco węższy zakres ma pojęcie „altruizm”, którym określa się działania przynoszące korzyść ich beneficjentom, lecz dla samego altruisty wiążące się z ponoszeniem strat lub przynajmniej z ich ryzykiem (HAMILTON 1963, 1964a, b; GODZIŃSKA 2007; HOLLIS i NOWBAHARI 2013b; NOWBAHARI i współaut. 2016b; AKINS 2019). W ostatecznym rozrachunku zachowania altruistyczne powstają jednak w procesie ewolucji i następnie utrzymują się w populacjach dzięki temu, że bezpośrednie straty altruisty (łącznie z utratą życia) są z nadwyżką kompensowane przez odnoszone przez niego długoterminowe korzyści w zakresie tzw. dostosowania łącznego, czyli łącznego sukcesu w przekazywaniu swoich

genów kolejnym pokoleniom. Korzyści takie mogą być uzyskiwane różnymi drogami. W szczególności, akty altruizmu mogą podwyższać dostosowanie łączne altruisty poprzez przynoszenie korzyści jego krewnym będącym nosicielami takich samych genów (tzw. nepotyzm) oraz dzięki odwzajemnianiu uzyskanych przysług przez ich beneficjentów (tzw. altruizm odwzajemniony, altruizm oparty na wzajemności). Angażowanie się w ryzykowne akty altruizmu może też służyć jako sygnał wysokiej jakości altruisty i w związku z tym podwyższać jego atrakcyjność jako partnera do rozrodu, a co za tym idzie, również jego dostosowanie łączne (HAMILTON 1963, 1964a, b; TRIVERS 1971; ZAHAVI 1995; LEHMANN i KELLER 2006; GODZIŃSKA 2007; NOWBAHARI i współaut. 2016b).

ZACHOWANIA RATUNKOWE

Jedną z najbardziej interesujących podkategorii ryzykownych zachowań prospołecznych są zachowania ratunkowe (ang. rescue behaviour), czyli spieszenie z pomocą osobnikom znajdującym się w niebezpieczeństwie. Ścisłą definicję zachowań ratunkowych, którą z niewielkimi modyfikacjami przyjmuje się do dziś, zaproponowały NOWBAHARI i HOLLIS (2010). Definicja ta zawiera cztery kryteria, które muszą zostać spełnione, by można było uznać dane zachowanie za ratunkowe: (1) ofiara (osobnik potrzebujący pomocy) znajduje się w sytuacji, w której stoi w obliczu ryzyka poważnych fizycznych zagrożeń, o ile nie zostanie jej udzielona pomoc lub sama się nie uwolni; (2) osobnik angażujący się w zachowa-

Słowa kluczowe: altruizm, mrówki, opieka sanitarna, zachowania prospołeczne, zachowania ratunkowe

Praca nad tą publikacją była finansowana z subwencji Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego dla Instytutu Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN.

nia ratunkowe (ratownik) podejmuje ryzyko znalezienia się w niebezpieczeństwie; (3) zachowania ratownika są dostosowane do okoliczności; (4) zachowania ratownika nie są dla niego inherentnie korzystne ani nagradzające. To ostatnie kryterium może jednak budzić wątpliwości, gdyż akty altruizmu często łączą się z aktywacją układu nagrody mózgu (GODZIŃSKA 2007). Definicje zachowań ratunkowych, w zasadniczych szczegółach identyczne z przytoczoną powyżej pierwotną wersją zaproponowaną przez NOWHAHARI i HOLLIS (2010), można też znaleźć w innych artykułach teoretycznych i przeglądowych poświęconych tym zagadnieniom (HOLLIS i NOWBAHARI 2013a, GODZIŃSKA i współaut. 2019, MILLER i TURZA 2021).

Jak widać, nie każde przybycie z pomocą na wezwanie osobnika, który znalazł się w niebezpiecznej sytuacji, jest zachowaniem ratunkowym. W szczególności, u owadów społecznych przywoływanie towarzyszek w przypadku zaistnienia niebezpiecznej sytuacji nie jest niczym niezwykłym i jest już od dawna udokumentowane (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, GODZIŃSKA 2000). Zjawisko to określa się terminem rekrutacja alarmowa (ang. alarm recruitment) i wiąże się z nim emitowanie różnorodnych sygnałów, przede wszystkim chemicznych, tak zwanych feromonów alarmowych. Mrówki używają też w rekrutacji alarmowej sygnałów o innej modalności, np. sygnałów vibracyjnych, a także sygnałów wielomodalnych, w których odbiorze uczestniczy więcej niż jeden zmysł, np. węch i dotyk (HÖLLDOBLER 1999, GODZIŃSKA 2000). Na przykład u mrówek gmachówek z rodzaju *Camponotus* na sygnał alarmowy składa się sygnał vibracyjny, wyemitowany jako konsekwencja bębnienia żuwaczkami i odwołkiem w ściany drewnianych galerii mrówczego gniazda, oraz sygnał chemiczny, znacznie wolniej się rozchodzący (HÖLLDOBLER 1999).

Rekrutacja alarmowa nie jest jednak równoznaczna z ekspresją zachowań ratunkowych. W szczególności, jeżeli mrówka przybywająca do miejsca, w którym toczy się walka z obcymi osobnikami, skupia się na atakowaniu nieprzyjaciół, a nie na udzielaniu pomocy konkretnej towarzyszkę lub towarzyszkom, nie można uznać jej działań za zachowania ratunkowe w ścisłym tego słowa znaczeniu. Trudności interpretacyjne stwarza nawet sytuacja, w której mrówki przybyłe na wezwanie atakują tylko mrówki z obcego gatunku, atakujące ich towarzyszkę, lecz zostawiają w spokoju inne osobniki z obcego gatunku krążące w pobliżu. Jak to podkreślali już wiele lat temu badacze, którym zawdzięczamy tę obserwację, Jan Wojciech Dobrzański i Janina Dobrzańska (DOBZAŃSKI i DOBZAŃSKA 1987), trudno powiedzieć, czym dokładnie są motywowane takie zachowania i w jakim stopniu

mamy tu do czynienia z udzielaniem pomocy zaatakowanej towarzyszkę, a w jakim stopniu jedynie z zachowaniami agresywnymi, wyzwalanymi przez bodźce emitowane przez mrówki z obcego gatunku i sygnalizujące ich agresywne nastawienie.

WCZESNE BADANIA ZACHOWAŃ RATUNKOWYCH MRÓWEK

Jak się wydaje, zachowania ratunkowe zwierząt zostały po raz pierwszy opisane właśnie u mrówek. Już prawie dwieście lat temu angielski przyrodnik Thomas Belt zrelacjonował ratowanie uwięzionej towarzyski przez mrówki legionistki z gatunku *Eciton hamatum*, obserwowane przez niego w Nikaragui. BELT (1874) uwięził mrówkę z tego gatunku pod małym kamyczkiem, a następnie obserwował działania podejmowane przez jej towarzyski aż do chwili jej uwolnienia. W repertuarze tych zachowań znalazło się gryzienie kamyczka, próby jego przesunięcia i ciągnięcie za odnóża ofiary.

Dalsze doniesienia dokumentujące u mrówek przychodzenie na ratunek towarzyszkom, które znalazły się w niebezpiecznej sytuacji, również dotyczyły przede wszystkim zachowań ujawniających się w odpowiedzi na sygnały emitowane przez osobniki zmagające się z ograniczeniami możliwości swobodnego poruszania się, w tym zwłaszcza przez mrówki uwięzione wskutek zasypania (LAFLEUR 1940; HÖLLDOBLER 1959; FORREST 1963; MARKL 1965, 1967, 1973; SPANGLER 1968). W pracach tych autorzy nie skupiali się jednak na interpretacji tych zachowań jako podkategorii zachowań prospołecznych lub altruistycznych, lecz na identyfikacji sygnałów wyzwalających określone zachowania ratownicze. Badania te ujawniły m.in., że niektóre związki chemiczne, obecne w gruczołach wydzielania zewnętrznego różnych gatunków mrówek, indukują u osobników z tego samego gatunku zarówno stan zaalarmowania, jak i zachowania kopiące. Zjawisko to zostało szeroko udokumentowane u mrówek z kilku podrodzin, w tym z podrodziny Myrmicinae (mrówki żniwiarki z rodzaju *Pogonomyrmex*; WILSON 1958, MCGURK i współaut. 1966), Dolichoderinae (*Conomyrma pyramica*; BLUM i WARTER 1966) i Ponerinae (rodzaj *Leptogenys*; MASCHWITZ i MÜHLENBERG 1975). Stwierdzono też, że u mrówek grzybiarek z rodzajów *Atta* i *Acromyrmex* (podrodzina Myrmicinae) zachowania kopiące mogą być wyzwalane przez sygnały vibracyjne emitowane przez zasypane osobniki (MARKL 1965, 1967, 1973), zaś u mrówek żniwiarek z gatunku *Pogonomyrmex occidentalis* mogą się też ujawniać w odpowiedzi na bliżej niezidentyfikowane bodźce emitowane nie tylko przez zasypane

żywe robotnice, lecz również przez fragmenty ich ciał, larwy i poczwarki (SPANGLER 1968). FORREST (1963) stwierdziła też, że mrówki z kilku gatunków z podrodziny Formicinae odkopują nie tylko towarzyszek, lecz także zasypane osobniki z innych gatunków, ale po ich odkopaniu zachowują się wobec nich w sposób agresywny. Wreszcie, HANGARTNER (1969) uzyskał w laboratoryjnym doświadczeniu dane wskazujące na to, że gryzienie kartonowych przeszkód oddzielających robotnice *Solenopsis geminata* (podrodzina Myrmicinae) od uwieczonych osobników z tej samej kolonii (robotnic, form płciowych, a nawet potomstwa) może być stymulowane przez dwutlenek węgla wydzielany zarówno przez żywe mrówki, jak i przez ich rozkładające się ciała. Nie jest jednak jasne, dlaczego autor tej pracy uporczywie określał w niej gryzienie kartonu za pomocą żuwaczek jako „kopanie”.

Co ciekawe, mimo tak wielu doniesień dokumentujących angażowanie się mrówek w zachowania ratunkowe, niektórzy badacze tych owadów przez długi czas podkreślali, że mrówki okazują zaskakującą obojętność wobec towarzyszek, znajdujących się w sytuacji, w której należałoby się spodziewać ze strony ich towarzyszek okazywania im zainteresowania i pomocy. W szczególności, zoopsycholog brytyjski, baron Avebury John Lubbock, nie zaobserwował, by mrówki okazywały pomoc uśpionym przez niego towarzyszkom. Jedynie w nielicznych przypadkach robotnice uśpione w wyniku podtapiania w wodzie lub ekspozycji na chloroform były zanoszone przez towarzyszki do gniazda, gdzie powracały do normalnej aktywności. Mrówki badane przez LUBBOCKA (1884) najczęściej nie interesowały się też towarzyszkami umieszczonymi w ich gnieździe w pojemnikach przykrytych gazą, choć osobniki obce uwieczone w takich samych pojemnikach wyzwały u nich zachowania agresywne. Nie reagowały też na towarzyszki zasypane piaskiem.

Ponad sto lat później DOBRZAŃSKI i DOBRZAŃSKA (1987), światowej sławy polscy myrmekolodzy z Instytutu Biologii Doświadczałnej im. M. Nenckiego PAN, również opisali, jak przez wiele lat bezskutecznie usiłowali indukować zachowania ratunkowe u robotnic mrówek z różnych gatunków z podrodziny Formicinae: mrówki pniakowej (*Formica truncorum*, wtedy określanej jako *Formica truncicola*), mrówki rudnicy (*Formica rufa*), ozdobnicy większej (*Formica exsecta*) i kartoniarki czarnej (*Lasius fuliginosus*). W tym celu, podczas doświadczeń prowadzonych w terenie, umieszczali unieruchomione robotnice tych gatunków w miejscach, w których panowało duże nasilenie ruchu ich towarzyszek. Stosowali też różne sposoby unieruchamiania mrówek, w tym przysypy-

wanie piaskiem, zamykanie w małych klateczkach, trzymanie na uwięzi z cienkiego drutu, a nawet unieruchamianie osobników opasywanych żelaznymi drucikami za pomocą małych magnesików. We wszystkich tych doświadczeniach nie odnotowano ujawniania się zachowań ratunkowych u towarzyszek uwieczonych mrówek przechodzących w ich pobliżu, mimo że ofiary czasami szarpały się przez wiele godzin. Odpowiedzi towarzyszek na uwieczoną mrówkę ograniczały się w najlepszym razie do kontaktów czułkowych z jej czułkami.

ZACHOWANIA RATUNKOWE MRÓWEK UJAWNIAJĄCE SIĘ W ODPOWIEDZI NA OSOBNIKI ZAATAKOWANE PRZEZ LARWY MRÓWKOLWA

Mimo negatywnych wyników uzyskiwanych przez niektórych badaczy, obserwacje i doświadczenia dokumentujące zachowania ratunkowe mrówek były jednak kontynuowane. Tematyka ta zyskała popularność zwłaszcza po tym, gdy termin „zachowania ratunkowe” znalazł się w tytule publikacji, w której trójka polskich badaczy, Wojciech Czechowski, Ewa Joanna Godzińska i Marek Kozłowski (CZECHOWSKI i wpółaut. 2002), zrelacjonowała wyniki badań dokumentujących występowanie tych zachowań u robotnic z trzech gatunków mrówek z rodzaju *Formica*: zbójnicy krwistej (*Formica sanguinea*), pierwomrówki łagodnej (*Formica fusca*) i pierwomrówki żwirowej (*Formica cinerea*), które przychodziły na ratunek towarzyszkom zaatakowanym przez drapieżne larwy mrówkolwa (*Myrmeleon formicarius*). Larwy mrówkolwa chwytają swoje ofiary budując w piasku lejkowate dołki-pułapki. Gdy jakiś owad wpadnie do takiego lejka, larwa mrówkolwa bombarduje go piaskiem, by utrudnić mu wydostanie się z pułapki, a następnie chwytą go swoimi potężnymi żuwaczkami i wciąga jeszcze głębiej, pod powierzchnię piasku na dnie dołka. Tam wysysa zawartość jego ciała rozpuszczoną przez wstrzyknięte mu enzymy trawienne, a następnie wyrzuca nie strawione resztki poza obręb pułapki (HOLLIS i wpółaut. 2015, HOLLIS 2017). Jak wykazali CZECHOWSKI i wpółaut. (2002), towarzyszki zaatakowanej mrówki mogą jednak przyjść jej na ratunek. Takie akcje ratunkowe obejmują przede wszystkim kopanie piasku w pobliżu ofiary, ciągnięcie jej za odnóża i czułki, a także próby atakowania drapieżnika. W pracy tej odnotowano również interesującą zależność zachowań robotnic pierwomrówki łagodnej (*Formica fusca*) od kontekstu społecznego, a mianowicie od składu gatunkowego kolonii, w której przebiegał ich rozwój począwszy od stadium poczwarki. Jeden z gatunków badanych w tej pracy, zbójnica krwista (*Formica*

sanguinea), znany jest między innymi z uprawiania tak zwanego fakultatywnego pasożytnictwa społecznego. Mrówki te mogą żyć samodzielnie, ale mogą również tworzyć kolonie mieszane, w których żyją wspólnie z niewolnicami należącymi do innego gatunku, a najczęściej z robotnicami pierwomrówki łagodnej, porywanymi z macierzystych gniazd, gdy znajdują się jeszcze w stadium poczwarki. Dalszy rozwój takich niewolnic przebiega już więc w środowisku społecznym kolonii mieszanej (CZECHOWSKI i współaut. 2002). CZECHOWSKI i współaut. (2002) badali m.in. taką właśnie kolonię mieszaną zbójnicy krwistej i pierwomrówki łagodnej. Jak się okazało, w akcjach ratowniczych na rzecz towarzyszek zaatakowanych przez larwy mrówkolwa uczestniczyły robotnice z obydwu gatunków współżyjących ze sobą w tej kolonii, ale ratowane były wyłącznie robotnice zbójnicy krwistej. Nawet robotnica pierwomrówki łagodnej, która uczestniczyła w akcji ratowniczej na rzecz robotnicy zbójnicy krwistej, nie była następnie ratowana przez towarzyszkę, gdy sama potrzebowała pomocy. Nie ruszyły na jej ratunek ani robotnice zbójnicy krwistej z tej samej mieszanej kolonii, ani też towarzyszkę z własnego gatunku pełniące w tej kolonii funkcję niewolnic. Nie zaobserwowano też, by robotnice z jednogatunkowych kolonii pierwomrówki łagodnej ratowały swoje towarzyszkę zaatakowaną przez larwy mrówkolwa. W świetle tych wyników nasuwał się więc wniosek, że w przypadku pierwomrówki łagodnej ekspresja zachowań ratunkowych, ujawniających się w odpowiedzi na zaatakowanie towarzyszkę przez larwę mrówkolwa, pojawia się jedynie u robotnic zniewolonych przez zbójnicę krwistą i w dodatku jedynie wtedy, gdy ofiarą jest robotnica zbójnicy krwistej. Innymi słowy, ekspresja zachowań ratunkowych pojawia się u robotnic pierwomrówki łagodnej jedynie w warunkach tzw. allospecyficznego kontekstu społecznego, czyli wtedy, gdy robotnice te współżyją z innym gatunkiem mrówek (CZECHOWSKI i współaut. 2002, GODZIŃSKA 2004). Taki wniosek wydawał się tym bardziej prawdopodobny, że modyfikacje zachowań robotnic pierwomrówki łagodnej zniewolonych przez mrówki uprawiające pasożytnictwo społeczne były już odnotowywane w piśmiennictwie myrmekologicznym i obejmowały między innymi podwyższoną agresywność poza gniazdem (DOBRZAŃSKI i DOBRZAŃSKA 1960, DOBRZAŃSKA 1976).

Późniejsze badania zespołu Pracowni Etnologii Instytutu Nenckiego PAN wykazały jednak, że w nieco innej sytuacji doświadczalnej robotnice pierwomrówki łagodnej żyjące w jednogatunkowych koloniach mogą angażować się w zachowania ratunkowe i są ratowane przez swoje towarzyszkę. Dzieje się tak wtedy, gdy

podczas testów badających te zachowania nie jest konieczna konfrontacja z niebezpiecznym drapieżnikiem, a ofiara jest jedynie częściowo unieruchomiona w tzw. sztucznym sidle. Przyjście na ratunek towarzyszkę niesie więc ze sobą znacznie mniejsze ryzyko dla potencjalnych ratowniczek (MAZURKIEWICZ i współaut. 2017).

Badania zachowań ratunkowych mrówek przychodzących z pomocą towarzyszkom atakowanym przez larwy mrówkolwa kontynuowali inni badacze. TAYLOR i współaut. (2013) badali w ten sposób zachowania ratunkowe robotnic północnoamerykańskiej mrówki *Tetramorium* sp. E, maleńkiej inwazyjnej mrówki z podrodziny Myrmicinae blisko spokrewnionej z naszą rodzimą murawką darniowcem (*Tetramorium caespitum*). Podczas zastosowanych przez nich laboratoryjnych testów pojedyncza potencjalna ratowniczkę była konfrontowana z pojedynczą towarzyszką z tej samej kolonii, zaatakowaną przez larwę mrówkolwa. Podobnie jak w przypadku obserwacji CZECHOWSKIEGO i współaut. (2002), także i tym razem ratowniczkę nie tylko próbowały uwolnić towarzyszkę, lecz również aktywnie atakowały napastnika. Zaobserwowano też sytuację, w której badana mrówka uratowała towarzyszkę schwytaną przez mrówkolwa, ale prawie natychmiast potem sama stała się jego ofiarą. Wtedy uratowana mrówka ruszyła z kolei na pomoc swojej wybawczyni. Ta obserwacja dowodzi, że zachowania ratunkowe mogą być błyskawicznie odwzajemniane. Bardzo kontrowersyjnym elementem tej procedury było jednak to, że tuż przed testem eksperymentatorzy redukowali możliwości ruchowe ofiary pocierając ją w palcach, zaś po zakończeniu testu obie uczestniczące w nim mrówki pozostawały w zasięgu larwy mrówkolwa i ostatecznie stawały się jego łupem.

Testy z udziałem jednej ofiary i jednej potencjalnej ratowniczkę były następnie stosowane w większości dalszych badań, których przedmiotem były zachowania ratunkowe mrówek podejmowane w obronie towarzyszek zaatakowanych przez larwy mrówkolwa (GODZIŃSKA i współaut. 2019). Zastosowano je m.in. w celu zbadania, jaki wpływ na zachowania ratunkowe mrówek wywiera oczekiwana dalsza długość trwania życia zarówno ofiar (MILER 2016), jak i potencjalnych ratowniczek (MILER i współaut. 2017a). W obydwu pracach badano robotnice pierwomrówki żwirowej (*Formica cinerea*) atakowane przez larwy mrówkolwa z gatunku *Myrmeleon bore*, zaś w celu skrócenia oczekiwanej dalszej długości trwania życia badanych mrówek ekspozowano je wcześniej na wysokie stężenie dwutlenku węgla.

Procedura polegająca na konfrontacji jednej larwy mrówkolwa, jednej ofiary i jednej potencjalnej ratowniczkę została następnie zastoso-

wana również w doświadczeniu MILERA i współaut. (2017b), w którym porównano zachowania mrówek z sześciu gatunków pochodzących ze strefy umiarkowanej (Polska) i tropikalnej (Borneo), ujawniające się podczas dwóch typów testów behawioralnych, w tym podczas testu z użyciem larw mrówkolwa. Badano w tej pracy dwa rodzime gatunki z podrodziny Formicinae, pierwomrówkę żwirową (*Formica cinerea*) i mrówkę ćmawą (*Formica polyctena*), oraz jeden rodzimy gatunek z podrodziny Myrmicinae, wścieklicę podobną (*Myrmica ruginodis*). Natomiast mrówki tropikalne były reprezentowane przez dwa gatunki z podrodziny Formicinae, *Camponotus korthalsiae* i *Anoplolepis gracilis*, oraz gatunek *Iridomyrmex anceps* z podrodziny Dolichoderinae. W testach z użyciem larw mrówkolwa odnotowano jednak występowanie zachowań ratunkowych jedynie u dwóch polskich gatunków z podrodziny Formicinae.

Nieco odmienną procedurę zastosowali w swoich laboratoryjnych testach TURZA i współaut. (2020), którzy konfrontowali z larwą mrówkolwa (*Myrmeleon bore* lub *Euroleon nostras*) sześć robotnic pierwomrówki żwirowej. Jedna z nich stawiała się ofiarą drapieżnika, a pięć pozostałych odgrywało rolę potencjalnych ratowniczek. W doświadczeniu tym zachowania ratunkowe zaobserwowano jednak jedynie w przypadku nieco ponad połowy (58%) testów, podczas których doszło do schwytania mrówki przez larwę mrówkolwa i w ani jednym przypadku działania te nie były skuteczne.

TESTY BEHAVIORALNE Z UŻYCIEM SZTUCZNEGO SIDŁA

Badania zachowań ratunkowych mrówek nabrały tempa szczególnie od chwili, kiedy podjęły je dwie ściśle ze sobą współpracujące badaczki, Elize Nowbahari (Francja) i Karen L. Hollis (USA). W pierwszej wspólnej pracy poświęconej temu zagadnieniu NOWBAHARI i współaut. (2009) zrelacjonowali wyniki kilku laboratoryjnych doświadczeń z udziałem mrówek z gatunku *Cataglyphis piliscapa*, który do niedawna nosił nazwę *Cataglyphis cursor*. Jako metodę badania zachowań ratunkowych mrówek zastosowano w nich test behawioralny z użyciem tzw. sztucznego sidła. Tuż przed testem ofiara była częściowo unieruchamiana poprzez przywiązanie do krążka z bibuły filtracyjnej za pomocą pętli przechodzącej w poprzek przewężenia pomiędzy tułowiem i odwłokiem. Krążek wraz z przywiązaną do niego mrówką był następnie umieszczany na arenie doświadczalnej i przysypywany piaskiem. Zakładano, że dzięki zastosowaniu bibuły filtracyjnej związki chemiczne wydzielane przez ofiarę, w tym również sygnały chemiczne stanowiące

jej „wołanie o pomoc” (ang. call for help), będą wchłaniane przez krążek, do którego ofiara została przywiązana i pozostaną w jej pobliżu. Sztuczne sidło w znacznym stopniu imituje sytuację schwytania mrówki przez drapieżnika, ale jeszcze bardziej przypomina sytuację uwięzienia w glebie lub w gmatwaniu części roślin, co również może wiązać się dla owadów z dużym zagrożeniem. Publikacja NOWBAHARI i współaut. (2009) udokumentowała wiele istotnych faktów dotyczących uwarunkowań przyczynowych zachowań ratunkowych mrówek. Testy pilotowe wykazały, że robotnice *Cataglyphis piliscapa* angażowały się w zachowania ratunkowe jedynie wtedy, gdy ofiara uwięziona w sztucznym sidle była konfrontowana z grupą kilku potencjalnych ratowniczek. W związku z tym, zarówno w doświadczeniach wchodzących w skład omawianej pracy, jak i w wielu dalszych badaniach zachowań ratunkowych różnych mrówek ujawniających się podczas testów z użyciem sztucznego sidła, ofiarę konfrontowano z grupą pięciu potencjalnych ratowniczek (NOWBAHARI i współaut. 2012, 2016a, 2022; SYMONOWICZ i współaut. 2015; CICHON 2017; DUHOO i współaut. 2017; KURASZKIEWICZ 2017; MAZURKIEWICZ i współaut. 2017; ANDRAS i współaut. 2020; TURZA i MILER 2022), a w jednym przypadku nawet z grupą dziesięciu potencjalnych ratowniczek (SANTOS JUNIOR i współaut. 2021).

Testy z użyciem sztucznego sidła były też wykonywane w terenie. Ofiara uwięziona w sidle była wówczas prezentowana potencjalnym ratowniczkom w pobliżu wejścia do ich gniazda i liczba osobników wchodzących z nią w interakcje nie była kontrolowana. W taki sposób badano śródziemnomorskie mrówki z podrodziny Formicinae (*Cataglyphis floricola* i *Lasius grandis*) i Myrmicinae (*Aphaenogaster senilis*, *Messor barbarus* i *Messor maroccanus*) (HOLLIS i NOWBAHARI 2013a), dwa północnoamerykańskie gatunki z podrodziny Myrmicinae (*Tetramorium* sp. E) i Formicinae (*Prenolepis imparis*) (TAYLOR i współaut. 2013) oraz nasze rodzime pierwomrówki żwirowe (*Formica cinerea*) (TURZA i MILER 2022).

Późniejsze badania wykazały jednak, że w badaniach zachowań ratunkowych mrówek można stosować również testy, podczas których z ofiarą uwięzioną w sztucznym sidle jest konfrontowana tylko jedna ratowniczką (GODZIŃSKA i współaut. 2019). Procedurę taką zastosowano przede wszystkim w badaniach różnych aspektów zachowań ratunkowych robotnic pierwomrówki żwirowej (*Formica cinerea*) (MILER i współaut. 2017a, b; MILER i KUSZEWSKA 2017; TURZA i MILER 2022), jak również we wspomnianych już porównawczych badaniach zachowań ratunkowych mrówek pochodzących z Polski i z Borneo (MILER i współaut. 2017b). W tej

ostatniej pracy ujawnianie się zachowań ratunkowych podczas testów z użyciem sztucznego sidła odnotowano jednak jedynie u mrówek z trzech spośród sześciu przebadanych gatunków: *Formica cinerea*, *F. polyctena* i *Iridomyrmex anceps*. Co ciekawe, mrówki z gatunku *Iridomyrmex anceps* nie angażowały się w zachowania ratunkowe podczas testów z użyciem larw mrówkolwa. Mamy tu więc prawidłowość w dużej mierze analogiczną do prawidłowości odnotowanej już wcześniej u robotnic pierwomrówki łagodnej (*Formica fusca*), a mianowicie wyższą gotowość do angażowania się w zachowania ratunkowe podczas testów z użyciem sztucznego sidła niż podczas testów polegających na konfrontacji z drapieżnikiem (CZECHOWSKI i współaut. 2002, MAZURKIEWICZ i współaut. 2017).

NOWBAHARI i współaut. (2009) stwierdzili też, że robotnice *Cataglyphis piliscapa* badane za pomocą testów z użyciem sztucznego sidła angażowały się w zachowania ratunkowe jedynie wtedy, jeżeli ofiara była ich towarzyszką z tej samej kolonii i w dodatku była w pełni aktywna. Mrówki nieaktywne (uśpione w wyniku schłodzenia) nie były ratowane. Wynik ten tłumaczy więc w znacznym stopniu wcześniejsze negatywne wyniki LUBBOCKA (1884), uzyskane podczas doświadczeń z nieaktywnymi mrówkami poddanymi anestezji poprzez podtopienie w wodzie lub zastosowanie chloroformu.

Robotnice *Cataglyphis piliscapa* nie angażowały się również w zachowania ratunkowe na rzecz unieruchomionych robotnic z obcej kolonii własnego gatunku, mrówek z obcego gatunku (*Camponotus aethiops*), ani owadów mogących stanowić dla nich obiekty zachowań łowieckich (nimfy świerszcza). Ta prawidłowość nie znalazła jednak pełnego potwierdzenia w wynikach innych badań, gdyż stwierdzono, że w niektórych przypadkach zachowania ratunkowe mogą się jednak ujawniać także wtedy, gdy w sytuacji zagrożenia znalazł się osobnik z obcej kolonii tego samego gatunku, a nawet z obcego gatunku. Jak wspomniano, już FORREST (1963) stwierdziła, że mrówki z rodzajów *Lasius* i *Acanthomyops* (podrodzina Formicinae) odkopują także zasypane osobniki z innych gatunków, choć później je atakują. Ratowanie osobników z obcych kolonii tego samego gatunku udokumentowano też u innych mrówek z podrodziny Formicinae (mrówka ćmawa *Formica polyctena*; SYMONOWICZ i współaut. 2015 oraz mrówka tkaczka *Oecophylla smaragdina*; UY i współaut. 2019), Myrmicinae (*Tetramorium* sp. E; TAYLOR i współaut. 2013) i Ponerinae (*Odontomachus brunneus*; SANTOS JUNIOR i współaut. 2021). NOWBAHARI i współaut. (2016a) odnotowali też to zjawisko u robotnic *Cataglyphis piliscapa* przychodzących na ratunek bardzo młodym

robotnikom, tak zwanym robotnikom „callows” uwięzionym w sztucznym sidle. Zarówno opiekunki, jak i zbieraczki tego gatunku ratowały nie tylko towarzyszek z własnej kolonii, ale również osobniki z obcych kolonii własnego gatunku, a nawet młode robotnice z gatunku *Camponotus aethiops*, zamieszkującego te same tereny co *Cataglyphis piliscapa*. W dodatku, co ciekawe, to opiekunki lepiej rozróżniały pochodzenie robotnic „callows”.

NOWBAHARI i współaut. (2009) położyli też szczególny nacisk na to, że niektóre robotnice *Cataglyphis piliscapa* wydawały się wykazywać zadziwiający wgląd w sytuację doświadczalną, kierując swoje odpowiedzi do sztucznego sidła, które było odpowiedzialne za unieruchomienie ich ratowanej towarzyszek. Sama pętla niezawierająca uwięzionej mrówki takich odpowiedzi nie wyzwalała. Jak więc widać, jednym z najważniejszych osiągnięć badań zachowań ratunkowych mrówek jest ujawnienie u tych owadów nieoczekiwane zaawansowanych możliwości poznawczych.

Późniejsze badania NOWBAHARI i współaut. (2012) potwierdziły, że niektóre robotnice *Cataglyphis piliscapa* specjalizują się właśnie w precyzyjnym kierowaniu swoich działań do pętli usidlającej ofiarę. Na określenie tych zachowań został zaproponowany termin „precyzyjne zachowania ratunkowe” (ang. precise rescue behaviour). Precyzyjne zachowania ratunkowe badano też w dalszych pracach poświęconych różnym aspektom zachowań ratunkowych robotnic *Cataglyphis piliscapa*, ujawniających się podczas testów z zastosowaniem sztucznego sidła (NOWBAHARI i współaut. 2016a, 2022; ANDRAS i współaut. 2020). Co zaskakujące, w doświadczeniu DUHOO i współaut. (2017), którego podstawowym celem była analiza sekwencji behawioralnych ujawniających się u robotnic tego gatunku podczas akcji ratunkowych na rzecz towarzyszek uwięzionej w sztucznym sidle, nie analizowano jednak oddzielnie precyzyjnych zachowań ratunkowych, tylko połączono w jedną kategorię behawioralną ciągnięcie za sidło i ciągnięcie za części ciała ofiary.

Precyzyjne zachowania ratunkowe badano również u innych mrówek z podrodziny Formicinae, w tym u mrówek ze śródziemnomorskich gatunków *Cataglyphis floricola* i *Lasius grandis* (HOLLIS i NOWBAHARI 2013a) oraz u naszych rodzimych gatunków z tej podrodziny, mrówki ćmawej (*Formica polyctena*) (CICHON 2017, KURASZKIEWICZ 2017) i pierwomrówki żwirowej (*Formica cinerea*) (MILER i KUSZEWSKA 2017, TURZA i MILER 2022). Badano je także u robotnic północnoamerykańskiej mrówki *Tetramorium* sp. E należącej do podrodziny Myrmicinae (TAYLOR i współaut. 2013) oraz u mrówek z gatunku *Odontomachus brunneus* (podro-

dzina Ponerinae) badanych w doświadczeniu, w którym zastosowano nieco zmodyfikowaną wersję sztucznego sidła (ofiary były unieruchamiane za pomocą taśmy klejącej) (SANTOS JUNIOR i współaut. 2021).

PRZYCHODZENIE NA RATUNEK MRÓWKOM UWIKŁANYM W SIECI PAJĘCZE

W badaniach zachowań ratunkowych mrówek stosowano też inne zmodyfikowane wersje testu z użyciem sztucznego sidła. W szczególności wykorzystano w tym celu obserwacje ratowania przez mrówki towarzyszek, które uwięziły w sieciach pajęczych. Zachowania takie obserwowano u mrówek z różnych gatunków zarówno w warunkach środowiska naturalnego, jak i podczas testów wykonywanych w laboratorium. W dyskusji publikacji dokumentującej własną obserwację wkraczania robotnic hurtnicy zwyczajnej (*Lasius niger*) na sieć pajaka z rodziny lejkwcowatych (Agelenidae) ELŻANOWSKI i CZECHOWSKI (2015) zrelacjonowali również nieopublikowane badania dwójki badaczy z Uniwersytetu w Białymstoku, J. Kupryjanowicza i T. Włodarczyka, którzy zaobserwowali i sfotografowali robotnice mrówki łakowej (*Formica pratensis*) uwalniające robotnicę z tego samego gatunku z sieci pajaka lejkwca labiryntowego (*Agelena labyrinthica*). Nie było jednak jasne, w jakim stopniu można uznać te działania mrówek za przychodzenie na ratunek towarzysze zaatakowanej przez drapieżnika, gdyż w momencie dokonywania tych obserwacji ofiara wydawała się już być martwa, ale wiele wskazuje na to, że akcje te zostały zainicjowane jako zachowania ratunkowe w chwili, gdy schwytana mrówka jeszcze żyła. Tak czy inaczej, mrówki przepędziły pajaka, zanim zdążył zaciągnąć schwytaną mrówkę do swojego lejka i wykorzystać jako pokarm.

Podobne terenowe obserwacje ratowania przez mrówki towarzyszek schwytanych w pajęczę sieci zostały dokonane także w innych częściach świata, w tym w Oceanii na Wyspach Salomona (mrówki tkaczki z gatunku *Oecophylla smaragdina*; UY i współaut. 2019) oraz na pustyniach Sonora i Mojave w południowej części Stanów Zjednoczonych (mrówki żniwiarki z gatunku *Veromessor pergandei*; KWAPICH i HÖLLDOBLER 2019).

UY i współaut. (2019) opisali zarówno wyniki terenowych obserwacji zachowań ratunkowych mrówek tkaczek z gatunku *Oecophylla smaragdina* (podrodzina Formicinae), ujawniających się w odpowiedzi na towarzyszek schwytane w sieci pajęczę, jak i dane uzyskane w serii doświadczeń, podczas których robotnice tego gatunku konfrontowano z osobnikami unieruchomionymi poprzez zawinięcie w pajęczynę.

W tych testach rolę ofiary pełniły robotnice pochodzące zarówno z własnych, jak i z obcych kolonii tego gatunku. Jak się okazało, robotnice *Oecophylla smaragdina* ratowały nie tylko towarzyszek, lecz również osobniki obce: zachowania ratunkowe zaobserwowano w prawie połowie testów, w których ofiarami były robotnice z sąsiednich kolonii tego gatunku. Jednak im dalej od ich gniazda była położona kolonia, z której pochodziły ofiary, tym częściej mrówki podejmowały decyzję, że nie będą ratować robotnicy opłatanej pajęczyną, lecz zaatakują ją i wykorzystają jako źródło pokarmu.

KWAPICH i HÖLLDOBLER (2019) na kilku pustynnych stanowiskach badawczych w południowo-zachodniej części Stanów Zjednoczonych zaobserwowali, że robotnice mrówki żniwiarki *Veromessor pergandei* (podrodzina Myrmicinae) uwalniały towarzyszek z pajęczych sieci, zanosili je do gniazda i tam oczyszczali z pajęczyn. Mrówki nie tylko uwalniały towarzyszek z lepkich pajęczych sieci, ale także demontowały pajęczę pułapki. Nie usuwały jednak sieci, w które nie złapała się żadna mrówka. Uzyskano też dane dowodzące, że mrówki ratujące towarzyszek z pajęczych sieci ryzykowały przy tym własne życie: ponad 6% ratowniczek zginęło wskutek utknięcia w sieci lub schwytania przez pajaka. Osobniki schwytane w pajęczę sieci były uwalniane przez towarzyszek również podczas testów przeprowadzanych w warunkach laboratoryjnych.

ZACHOWANIA RATUNKOWE I OPIEKA SANITARNA U MRÓWEK MATABELE (*Megaponera analis*)

Badania zachowań ratunkowych ujawniających się u mrówek w odpowiedzi na zaatakowanie towarzyszek przez drapieżnika dotyczyły nie tylko kontekstów związanych z relacjami pomiędzy mrówkami i larwami mrówkolwa (CZECHOWSKI i współaut. 2002; TAYLOR i współaut. 2013; MILER 2016; MILER i współaut. 2017a, b; TURZA i MILER 2020) oraz pomiędzy mrówkami i pajakami (ELŻANOWSKI i CZECHOWSKI 2015; UY i współaut. 2019; KWAPICH i HÖLLDOBLER 2019), ale również relacji mrówki-termity (FRANK i współaut. 2017, 2018). Niezwykle ciekawe zachowania ratunkowe opisano bowiem u afrykańskich mrówek z gatunku *Megaponera analis* (podrodzina Ponerinae) znanych też jako mrówki Matabele (FRANK i współaut. 2017, 2018). Te duże afrykańskie mrówki specjalizują się w polowaniu na termyty z podrodziny Pseudotermitinae, tworząc w tym celu kolumny robotnic wyruszających wspólnie na łowieckie rajdy. Polowanie na te termyty jest jednak niebezpieczne, gdyż owady te nie są bezbronne i mogą poważnie zranic napastniczkę, np. odciąć jej odnóże lub przyczepić się do jej ciała.

Jak się jednak okazało, mrówki *Matabele* przychodzą z pomocą rannym towarzyszkom zabierając je z pola bitwy lub ze szlaku do gniazda. W gnieździe ranne osobniki są otaczane opieką: inne mrówki intensywnie liżą ich rany. Jest to bardzo skuteczna pomoc. Jak stwierdzili FRANK i współaut. (2018), ranne mrówki, które odizolowano od towarzyszek i które nie uzyskały od nich takiej pomocy medycznej zwykle (w 80%) ginęły, najczęściej wskutek infekcji. Natomiast jeśli przed odizolowaniem od towarzyszek umożliwiono rannym mrówkom przez zaledwie godzinę uzyskanie w gnieździe pomocy medycznej, zwykle przeżywały (w 90%). Dzięki takiej opiece towarzyszek ranne osobniki szybko wracały do zdrowia i prawie wszystkie uczestniczyły znów w rajdach. Nawet osobniki, które utraciły jedno lub dwa odnóża szybko (w czasie krótszym niż 24 godziny) przystosowywały swoją lokomocję do nowych możliwości. Udział takich osobników w zdobywaniu pokarmu ma ogromne znaczenie dla ich macierzystej kolonii. Jak stwierdzono, około jedna trzecia robotnic *Megaponera analis* uczestniczących w rajdach mających na celu polowanie na termyty to osobniki, które utraciły odnóża w poprzednich takich wyprawach (FRANK i współaut. 2017, 2018).

INNE FORMY OPIEKI SANITARNEJ U MRÓWEK

Opieka sanitarna u mrówek nie ogranicza się jednak wyłącznie do lizania uszkodzeń ciała rannych towarzyszek, którego skuteczność udokumentowano w tak przekonujący sposób u mrówek *Matabele* (FRANK i współaut. 2017, 2018). Niektóre mrówki otaczają opieką sanitarną także towarzyszki cierpiące wskutek infekcji, zwłaszcza grzybiczych (HUGHES i współaut. 2002; UGELVIG i CREMER 2007; AUBERT i RICHARD 2008; HEINZE i WALTER 2010; BOS i współaut. 2011; OKUNO i współaut. 2012; REBER i współaut. 2011; CSATA i współaut. 2014; KONRAD i współaut. 2012, 2018), ale również wywołanych przez pasożytnicze nicieńce (DREES i współaut. 1992, OI i PEREIRA 1993).

U owadów społecznych jedną z najważniejszych taktyk prewencji rozprzestrzeniania się chorób zakaźnych jest zmniejszenie intensywności kontaktów społecznych pomiędzy osobnikami zdrowymi i cierpiącymi wskutek infekcji (CREMER i współaut. 2007; AUBERT i RICHARD 2008; HEINZE i WALTER 2010; BOS i współaut. 2011; DIEZ i współaut. 2015, LECLERC i DETRAIN 2016, 2017; STROEYMEYER i współaut. 2018; DETRAIN i LECLERC 2022). Co więcej, osobniki zakażone, chore i ranne (a więc potencjalnie zakażone) najczęściej same unikają takich kontaktów. Obserwowane u nich tzw. wycofanie społeczne (ang. social withdrawal) może się

wyrażać w unikaniu kontaktów z towarzyszkami oraz z rozwijającym się potomstwem (AUBERT i RICHARD 2008; BOS i współaut. 2011, HEINZE i WALTER 2010; LECLERC i DETRAIN 2016, 2017), zmniejszeniu reaktywności na sygnały uczestniczące w sterowaniu zachowaniami społecznymi (LECLERC i DETRAIN 2017), zmniejszeniu tendencji do unikania światła (KORCZYŃSKA 2001, LECLERC i DETRAIN 2017), a nawet w opuszczaniu gniazda (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, HEINZE i WALTER 2010, LECLERC i DETRAIN 2017).

Zmniejszenie intensywności kontaktów pomiędzy osobnikami zdrowymi i chorymi (zakażonymi lub rannymi) to jednak tylko jedna z taktyk prewencji rozprzestrzeniania się chorób zakaźnych w społeczeństwach mrówek. W niektórych przypadkach obserwuje się zjawisko wręcz przeciwne, a więc zwiększoną intensywność kontaktów społecznych. W dodatku ma wtedy miejsce nie tylko oczyszczanie powierzchni ciała towarzyszek (tzw. allogrooming), ale w niektórych przypadkach również trofalaksja, czyli kontakty społeczne, podczas których zachodzi przekazywanie towarzyskom płynnego pokarmu lub/i rozmaitych związków czynnych podczas wzajemnego kontaktu narządów gębowych (DREES i współaut. 1992; OI i PEREIRA 1993; HUGHES i współaut. 2002; UGELVIG i CREMER 2007; AUBERT i RICHARD 2008; DE SOUZA i współaut. 2008; HAMILTON i współaut. 2011; OKUNO i współaut. 2012; KONRAD i współaut. 2012, 2018; CSATA i współaut. 2014). Skuteczną, prostą taktyką profilaktyki chroniącej kolonię przed rozprzestrzenianiem się chorób zakaźnych może być też oczyszczanie powierzchni ciała wszystkich powracających do niej osobników, zarówno zainfekowanych, jak i zdrowych (REBER i współaut. 2011). Inną taktyką prewencji rozprzestrzeniania się infekcji odnotowaną u mrówek jest zwiększenie intensywności czyszczenia własnego ciała, któremu nie towarzyszy jednak zwiększenie intensywności czyszczenia powierzchni ciała towarzyszek. Intensywność allogroomingu może nawet ulegać obniżeniu (THEIS i współaut. 2015, BOS i współaut. 2019). Jak podkreślają CSATA i współaut. (2014), zwiększenie intensywności czyszczenia powierzchni ciała towarzyszek może bowiem stanowić zarówno taktykę prewencji rozprzestrzeniania się chorób zakaźnych, jak i modyfikację behawioralną indukowaną przez patogen i sprzyjającą szerzeniu się infekcji w obrębie kolonii.

Opieka sanitarna, którą mrówki otaczają osobniki ranne lub zakażone może być korzystna dla kolonii z wielu względów, do których należą przede wszystkim zyski wynikające z tego, że otoczone opieką osobniki przeżywają dłużej (HUGHES i współaut. 2002;

WALKER i HUGHES 2009; HEINZE i WALTER 2010; FRANK i współaut. 2017, 2018) i po wyzdrowieniu mogą kontynuować pracę na rzecz swojej kolonii (FRANK i współaut. 2017, 2018), jak również z tego, że kontakty z zakażonymi towarzyszkami mogą wywierać stymulujący wpływ na procesy odpornościowe zdrowych osobników (HUGHES i współaut. 2002, UGELVIG i CREMER 2007, AUBERT i RICHARD 2008, HAMILTON i współaut. 2011, KONRAD i współaut. 2012).

NIEKTÓRE CZYNNIKI WPLYWAJĄCE NA ZACHOWANIA RATUNKOWE MRÓWEK

W wielu badaniach analizowano też wpływ, jaki na zachowania ratunkowe różnych mrówek wywierają takie czynniki jak wiek i/lub specjalizacja behawioralna zarówno ofiar (NOWBAHARI i współaut. 2012, 2016a; DUHOO i współaut. 2017), jak i potencjalnych ratowniczek (NOWBAHARI i współaut. 2012, 2016a; CICHON 2017; DUHOO i współaut. 2017; ANDRAS i współaut. 2020), a także oczekiwana dalsza długość trwania życia ofiar (MILER 2016) i potencjalnych ratowniczek (MILER i współaut. 2017a). Badano także, jaki wpływ na zachowania ratunkowe mrówek wywierają czynniki genetyczne (ANDRAS i współaut. 2020) i przebyte doświadczenia (DUHOO i współaut. 2017, HOLLIS i współaut. 2017, KURASZKIEWICZ 2017).

Zachowania ratunkowe ujawniające się u robotnic będących w różnym wieku lub/i posiadających różną specjalizację behawioralną badano przede wszystkim u mrówek z gatunku *Cataglyphis piliscapa* (NOWBAHARI i współaut. 2012, 2016a; DUHOO i współaut. 2017; ANDRAS i współaut. 2020). Jak to ustaliła NOWBAHARI i współaut. (2012), u mrówek z tego gatunku ekspresja zachowań ratunkowych jest najsilniej wyrażona u najstarszych robotnic pełniących funkcję zbieraczek, zaś najslabiej u najmłodszych robotnic (tzw. robotnic nieaktywnych). U nieco starszych opiekunek obserwujemy sytuację pośrednią. Podobne zależności odnotowano również u robotnic mrówki śmawej (*Formica polyctena*) (CICHON 2017). Także u tych mrówek zachowania ratunkowe ujawniające się w odpowiedzi na towarzyszek uwięzione w sztucznym sidle były najsilniej wyrażone u zbieraczek, zaś najslabiej u opiekunek. Natomiast tzw. zrewertowane opiekunki, czyli zbieraczki, które powróciły do aktywności wewnątrz gniazda, zachowywały się w sposób pośredni w stosunku do zbieraczek i młodych opiekunek. Taka zależność intensywności zachowań ratunkowych od wieku i specjalizacji behawioralnej robotnic wydaje się odzwierciedlać prawdopodobieństwo zarówno stania się ofiara, jak i napotkania towarzyszki, która będzie potrzebowała pomocy. Prawdo-

podobieństwo zajścia obydwu tych okoliczności jest najwyższe w przypadku zbieraczek specjalizujących się pracach prowadzonych na zewnątrz gniazda, zaś najniższe w przypadku najmłodszych robotnic, które wciąż jeszcze przebywają wyłącznie wewnątrz gniazda. Jednak i opiekunki specjalizujące się w opiece nad potomstwem mogą niekiedy potrzebować umiejętności uwalniania uwięźniętej larwy czy poczwarki (NOWBAHARI i współaut. 2012, CICHON 2017).

Skrócenie oczekiwanej dalszej długości trwania życia często indukuje u mrówek zwiększoną gotowość do angażowania się w ryzykowne zadania (MORON i współaut. 2008, 2012). Można było więc oczekiwać, że mrówki, których oczekiwana dalsza długość trwania życia została doświadczalnie skrócona w wyniku ekspozycji na dwutlenek węgla, będą wykazywać wyższą gotowość do angażowania się w ryzykowne zachowania ratunkowe. Tymczasem uzyskano wynik przeciwny. Mrówki poddane takiej procedurze były mniej chętnie ratowane przez towarzyszek (MILER 2016) i same mniej chętnie angażowały się w zachowania ratunkowe, choć efekt ten był istotny jedynie w przypadku testów z użyciem sztucznego sidła (MILER i współaut. 2017a).

Należy jednak pamiętać, że skrócona oczekiwana dalsza długość trwania życia często idzie u mrówek w parze także z tzw. wycofaniem społecznym, czyli zmniejszoną gotowością do angażowania się w różne formy kontaktów społecznych (HÖLLDOBLER i WILSON 1990; AUBERT i RICHARD 2008; TOFILSKI i współaut. 2008; HEINZE i WALTER 2010; BOS i współaut. 2011; LECLERC i DETRAIN 2016, 2017). Negatywny wpływ, jaki ekspozycja na dwutlenek węgla wywiera na zachowania ratunkowe robotnic pierwomrówki żwirowej, ewidentnie należy więc do tej drugiej kategorii procesów odnotowywanych u mrówek, jako skutek skrócenia oczekiwanej dalszej długości trwania życia (MILER i współaut. 2017a, GODZIŃSKA i współaut. 2019). Co ciekawe, wpływ wycofania społecznego, wynikającego ze skróconej oczekiwanej dalszej długości trwania życia na zachowania ratunkowe mrówek, odnotowano także u mrówek *Matabele*. Ciężko ranne robotnice tego gatunku raczej utrudniały niż ułatwiały udzielanie im pomocy przez zdrowe towarzyszek (FRANK i współaut. 2017).

EKSPRESJA ZACHOWAŃ RATUNKOWYCH MRÓWEK A EKOLOGIA GATUNKU

W badaniach zachowań ratunkowych mrówek poruszano też kwestię relacji pomiędzy ekspresją tych zachowań i ekologią badanych gatunków. Tematyka ta, zainicjowana przez CZECHOWSKIEGO i współaut. (2002), została

następnie znacznie rozwinięta w badaniach mrówek pochodzących z obszaru śródziemnomorskiego (HOLLIS i NOWBAHARI 2013a), z Ameryki Północnej (TAYLOR i współaut. 2013), a także, porównawczo, ze strefy umiarkowanej (Polska) i tropikalnej (Borneo) (MILER i współaut. 2017b).

CZECHOWSKI i współaut. (2002) wyrazili przypuszczenie, że deficyty w zakresie gotowości do angażowania się w zachowania ratunkowe oraz zdolności do indukowania takich zachowań u towarzyszek, obserwowane u robotnic pierwomrówki łagodnej (*Formica fusca*) w porównaniu z robotnicami zbójnicy krwistej (*Formica sanguinea*) i pierwomrówki żwirowej (*Formica cinerea*), mogą wynikać z tego, że robotnice pierwomrówki łagodnej są znacznie mniej agresywne i nie posiadają równie zaawansowanych zdolności do komunikacji międzyosobniczej i współpracy, co mrówki z dwóch pozostałych gatunków. Nie są terytorialne i nie bronią pokarmu, a tylko gniazdo, i to w dodatku w mało skoordynowany sposób. Często zachowują się też w sposób submisywny (czyli sygnalizują uległość) i jedynie w małym stopniu angażują się w zbiorowe akcje. Późniejsze badania mrówek o różnej ekologii nie potwierdziły jednak istnienia ścisłego związku pomiędzy terytorializmem/submisywnością a ekspresją zachowań ratunkowych (MILER i współaut. 2017b, MILER i TURZA 2021).

W przypadku mrówek śródziemnomorskich, HOLLIS i NOWBAHARI (2013a) odnotowały regularne występowanie precyzyjnych zachowań ratunkowych jedynie u robotnic z gatunków *Lasius grandis* i *Cataglyphis floricola* zamieszkujących tereny piaszczyste, na których występuje wysokie ryzyko zarówno ataków ze strony występujących tam licznie larw mrówkolwa, jak i ugrzęźnięcia mrówek po zawaleniu się pułapu komory ziemnego gniazda. Nie odnotowano natomiast ekspresji tych zachowań podczas testów z użyciem sztucznego sidła u mrówek żniwiarek z gatunków *Messor barbarus* i *Messor maroccanus*, gnieźdzących się w znacznie twardszej glebie i z dala od terenów zasiedlanych przez larwy mrówkolwa. Zamiast ratować ofiarę uwięzioną w sztucznym sidle, żniwiarki starały się raczej odciągnąć sidło jak najdalej od wejścia do swojego gniazda.

Podobną zależność zachowań ratunkowych mrówek od ekologii gatunku ujawniły również porównawcze badania mrówek żyjących w Polsce i na Borneo, w których zastosowano zarówno testy z larwami mrówkolwa, jak i testy z użyciem sztucznego sidła (MILER i współaut. 2017b). Jak wykazało to doświadczenie, ekspresja zachowań ratunkowych zależała zarówno od typu testu, jak i od niszy ekologicznej badanego gatunku. Ujawnianie się zachowań

ratunkowych odnotowano u robotnic pierwomrówki żwirowej (*Formica cinerea*) zamieszkujących obszary piaszkowe, na których występuje ryzyko zarówno ataków ze strony larw mrówkolwa, jak i ugrzęźnięcia mrówek po zawaleniu się komory ziemnego gniazda, a także u polskich i tropikalnych mrówek leśnych (*Formica polyctena* i *Iridomyrmex anceps*), które na dnie lasu są również poważnie narażone na uwięźnięcie w materiale roślinnym. Zachowania ratunkowe nie były jednak obserwowane u mrówek z otwartych równin gnieźdzących się w twardej glebie i żerujących głównie na roślinach zielnych (*Myrmica ruginodis* i *Anoplolepis gracilipes*), ani też u mrówek z gatunku *Camponotus korthalsiae* żyjących w ścisłej zależności mutualistycznej z palmami. Było tak przypuszczalnie dlatego, że w takich środowiskach ryzyko uwięźnięcia jest bardzo niskie lub wręcz nieobecne.

Badania zależności zachowań ratunkowych mrówek od ekologii gatunku ujawniły jednak również pewne nieoczekiwane wyjątki. I tak, śródziemnomorskie mrówki z gatunku *Aphaenogaster senilis*, gnieźdzące się w tym samym środowisku co *Lasius grandis* i *Cataglyphis floricola*, podczas konfrontacji z ofiarą unieruchomioną w sztucznym sidle zachowywały się w sposób odmienny od robotnic tych dwóch gatunków, a zbliżony raczej do zachowań mrówek żniwiarek z rodzaju *Messor* (HOLLIS i NOWBAHARI 2013a). Podobnie, w badaniach mrówek z dwóch gatunków północnoamerykańskich odnotowano występowanie zachowań ratunkowych u mrówek z gatunku *Tetramorium* sp. E, lecz nie zaobserwowano ich u innych małych mrówek (*Prenolepis imparis*) zamieszkujących te same piaszczyste obszary zasiedlone przez larwy mrówkolwa (TAYLOR i współaut. 2013).

NATURA SYGNAŁÓW PEŁNIĄCYCH ROLĘ „WOŁANIA O POMOC”

Wciąż jeszcze otwartą kwestią jest pytanie, jakie sygnały wysyłane przez osobniki, które znalazły się w niebezpiecznej sytuacji, odgrywają rolę kluczowych elementów tzw. wołania o pomoc (ang. call for help) (MILER i TURZA 2021, HOLLIS i NOWBAHARI 2022). Już CZECHOWSKI i współaut. (2002) wysunęli hipotezę, że istotną rolę mogą tu odgrywać związki obecne w wydzielinie gruczołów żuwaczkowych, gdyż już od wielu lat rola tych gruczołów jako źródła feromonów uczestniczących w rekrutacji alarmowej była u mrówek dobrze udokumentowana. Już WILSON (1958) wykazał, że związki chemiczne obecne w wydzielinie gruczołów żuwaczkowych mrówek żniwiarek z gatunku *Pogonomyrmex badius* wyzwalają u robotnic tego gatunku stan zaalarmowania i zachowania

kopiące. Podobnie, MCGURK i współaut. (1966) stwierdzili, że w przypadku pokrewnego gatunku żniwiarek (*Pogonomyrmex barbatus*) jeden ze związków obecnych w wydzielinie gruczołów żuwaczkowych działa jako atraktant i wyzwała zachowania agresywne, a także noszenie kamyczków w żuwaczkach i kopanie. Szczególnie elegancki przykład kluczowej roli feromonów obecnych w wydzielinie gruczołów żuwaczkowych w rekrutacji alarmowej mrówek przedstawili BRADSHAW i współaut. (1975, 1979a, b). Jak wykazali, zaalarmowane mrówki tkaczki (*Oecophylla longinoda*) wydzielają z gruczołów żuwaczkowych mieszaninę feromonów alarmowych, z których każdy ma inny ciężar cząsteczkowy. Każdy też rozchodzi się na inną odległość, a w sumie ich zasięgi tworzą układ koncentrycznych sfer. Robotnica zbliżająca się do źródła mieszaniny feromonów jest najpierw eksponowana na heksanal, który wywołuje u niej stan zaalarmowania i wstrzymanie lokomocji, następnie na 1-heksanol, który działa jako atraktant, a wreszcie na 3-undekanon i 2-butył-2-oktenal, które indukują gryzienie i działają jako znaczniki miejsc, do których należy je kierować. Feromony te krok po kroku prowadzą więc inne mrówki ku wyznakowanemu obiektowi, a po dojściu do celu wyzwalają ich atak.

Rola związków obecnych w wydzielinie gruczołów żuwaczkowych mrówek w indukowaniu zachowań ratunkowych była badana u kilku gatunków z różnych podrodzin: u robotnic pierwomrówki żwirowej (*Formica cinerea*, podrodzina Formicinae) (MILER i KUSZEWSKA 2017), mrówek Matabele (*Megaponera analis*, podrodzina Ponerinae) (FRANK i współaut. 2017) i mrówek żniwiarek *Veromessor pergandeyi* (podrodzina Myrmicinae) (KWAPICH i HÖLLDOBLER 2019). HOLLIS i NOWBAHARI (2022) zrelacjonowały też ostatnio wyniki pilotażowych badań tej kwestii u robotnic *Cataglyphis piliscapa* (podrodzina Formicinae).

W przypadku robotnic pierwomrówki żwirowej MILER i KUSZEWSKA (2017) uzyskali wynik negatywny. Badane mrówki w dokładnie taki sam sposób traktowały uwieszone w sztucznym sidle towarzyszek, którym uniemożliwiono komunikację za pośrednictwem feromonów żuwaczkowych zamalowując farbą ujścia ich gruczołów żuwaczkowych, jak i robotnice nie poddane takiemu zabiegowi. Robotnice pierwomrówki żwirowej nie angażowały się też w zachowania ratunkowe w odpowiedzi na atrapy towarzyszek, niezależnie od tego, czy były one, czy też nie były pokryte zawartością pokruszonych gruczołów żuwaczkowych. Natomiast w przypadku mrówek Matabele (*Megaponera analis*) i żniwiarek *Veromessor pergandeyi* uzyskano potwierdzenie hipotezy, że związki obecne w wydzielinie gruczołów

żuwaczkowych odgrywają istotną rolę w wyzwalaniu zachowań ratunkowych. Nanoszenie zawartości gruczołów żuwaczkowych na zdrowe robotnice *Megaponera analis* powodowało, że, podobnie jak ranne osobniki, były one zanoszone do gniazda przez towarzyszek. Dalsze badania zaowocowały też identyfikacją dwóch związków odpowiedzialnych za wyzwalanie tych zachowań (FRANK i współaut. 2017). Podobnie, nanoszenie wydzieliny gruczołów żuwaczkowych pochodzącej z pokruszonych głów żniwiarek *Veromessor pergandeyi* na różne obiekty nieożywione powodowało, że robotnice tego gatunku modyfikowały swoje odpowiedzi na te obiekty, kierując zachowania ratunkowe do potraktowanych w taki sposób atrap robotnic i atakując pajęczce sieci nawet wtedy, gdy były puste, czego normalnie nie czynią (KWAPICH i HÖLLDOBLER 2019).

Wstępne badania HOLLIS i NOWBAHARI (2022) wykazały, że wydzieliny gruczołów żuwaczkowych odgrywają istotną rolę także w inicjowaniu zachowań ratunkowych u robotnic *Cataglyphis piliscapa*, działając w kombinacji z feromonami obecnymi w innych gruczołach wydzielania zewnętrznego tych mrówek, takich jak gruczoł Dufoura i gruczoł jadowy. Autorki wyraziły też przypuszczenie, że uzyskany przez MILERA i KUSZEWSKĄ (2017) negatywny wynik dotyczący roli wydzieliny gruczołów żuwaczkowych w wyzwalaniu zachowań ratunkowych robotnic pierwomrówki żwirowej mógł wynikać z tego, że w przeprowadzonych przez nich doświadczeniach feromony te nie działały wspólnie z innymi związkami.

Trzeba też pamiętać, że prócz sygnałów chemicznych, wołanie o pomoc może także obejmować sygnały o innej modalności. U niektórych mrówek sygnały vibracyjne przywołujące skutecznie towarzyszek do osobników zasypanych są produkowane na drodze strydulacji, czyli wydawania dźwięków poprzez pocieranie różnych części ciała (MARKL 1965, 1967, 1973). Natomiast u mrówek Matabele (*Megaponera analis*) stosunkowo lekko ranne osobniki zwracają na siebie uwagę swoich towarzyszek charakterystycznym zachowaniem sugerującym, że odniosły cięższe obrażenia, niż miało to miejsce w rzeczywistości. Mrówki te są również zdolne do strydulacji, ale doświadczalne zablokowanie im tej możliwości nie wpływa na zachowania ratunkowe ich towarzyszek (FRANK i współaut. 2017).

ZACHOWANIA RATUNKOWE KRĘGOWCÓW

Zachowania ratunkowe opisywano i analizowano również u kręgowców: ptaków (dwa gatunki) i licznych ssaków. Nasza obecna wiedza o tych zagadnieniach opiera się zarówno

na wynikach obserwacji dokonanych w warunkach środowiska naturalnego (np. BATES i współaut. 2008, PITMAN i współaut. 2017), jak i precyzyjnych doświadczeń laboratoryjnych z wykorzystaniem pomysłowych testów behawioralnych (np. BARTAL i współaut. 2011, 2014), a w części przypadków także metod stosowanych w neurobiologii (np. TOMEK i współaut. 2019, 2020).

U ptaków zachowania ratunkowe zostały jak dotąd udokumentowane jedynie u dwóch gatunków. Pierwszym z nich był namorzyniek seszelski (*Acrocephalus sechellensis*) żyjący na wyspach archipelagu Seszele na Oceanie Indyjskim, zaś drugim australijski gatunek dzierzbowron (*Gymnorhina tibicen*). Namorzynki (HAMMERS i BROUWER 2017) pomagały innym członkom swojej grupy w usuwaniu z piór lepkich nasion drzewa *Pisonia grandis*, by przywrócić im zdolność do lotu, i to pomimo ryzyka, że nasiona te wkleją się w ich własne pióra. Natomiast dzierzbowrony pomagały swoim towarzyszom pozbywać się nakładanych im przez badaczy uprząży z nadajnikami GPS (CRAMPTON i współaut. 2022).

W przypadku zachowań ratunkowych ssaków, jak dotąd zdecydowanie największa liczba publikacji relacjonowała wyniki laboratoryjnych obserwacji zachowań gryzoni, w tym zwłaszcza szczurów (BARTAL i współaut. 2011, 2014, 2016; SILBERBERG i współaut. 2014; SATO i współaut. 2015; SCHWARTZ i współaut. 2017; BLYSTAD i współaut. 2019; HACHIGA i współaut. 2018; CARVALHEIRO i współaut. 2019; TOMEK i współaut. 2019, 2020; TOMEK 2020; COX i REICHEL 2020; HAVLIK i współaut. 2020; SILVA i współaut. 2020; YAMAGISHI i współaut. 2020; HESLIN i BROWN 2021) i myszy (UENO i współaut. 2019a, b). Zachowania ratunkowe polegały na uwalnianiu osobników uwięzionych w niewielkich pojemnikach lub w basenach z wodą. Badano w nich przede wszystkim uwarunkowania przyczynowe tych zachowań, w tym także wpływ, jaki na zachowania badanych gryzoni wywierały różne związki neuroaktywne takie jak: midazolam, lek uspokajający z grupy benzodiazepin (BARTAL i współaut. 2016), neurohormon oksytocyna (YAMAGISHI i współaut. 2020) i heroina (TOMEK i współaut. 2019, 2020; Tomek 2020).

Liczne publikacje poświęcono też zachowaniom ratunkowym różnych naczelnych. Zrelacjonowane w nich dane dotyczą dwóch gatunków lemurów [mikrusek myszaty (*Microcebus murinus*) (EBERLE i KAPPELER 2008) i sifaka biało-kasztanowa (*Propithecus coquereli*) (GARDNER i współaut. 2015)], kilku gatunków niewielkich naczelnych z Ameryki Południowej, w tym tamaryny białowąsej (*Saguinus mystax*) (TELLO i współaut. 2002), marmozety *Callithrix penicillata* (TEIXEIRA i współaut. 2016) i kapu-

cynek [kapucynka czarno-biała (*Cebus capucinus*) (PERRY i współaut. 2003, VOGEL i FUENTES-JIMÉNEZ 2006) i kapucynka panamska (*Cebus imitator*) (JACK i współaut. 2020)], a także obu gatunków szympanсів [szympanś zwyczajny (*Pan troglodytes*) (BOESCH 1991, AMATI i współaut. 2008) i bonobo (*Pan paniscus*) (TOKUYAMA i współaut. 2012)] oraz orangutanów borneańskich (*Pongo pygmaeus wurmbii*) (MARZEC i współaut. 2016). Zachowania ratunkowe obserwowano u naczelnych w wielu różnych kontekstach, w tym zwłaszcza w sytuacji, w której jakiś osobnik został schwytany w sidła (AMATI i współaut. 2008, TOKUYAMA i współaut. 2012), podczas walk w obrębie własnej grupy (MARZEC i współaut. 2016) i pomiędzy różnymi grupami tego samego gatunku (VOGEL i FUENTES-JIMÉNEZ 2006), a także w kontekście obrony przed atakami wrogów naturalnych, takich jak lampart (BOESCH 1991) lub, przede wszystkim, wąż dusiciel (TELLO i współaut. 2002, PERRY i współaut. 2003, EBERLE i KAPPELER 2008, GARDNER i współaut. 2015, TEIXEIRA i współaut. 2016, JACK i współaut. 2020). Podobne zachowania ratunkowe odnotowano też u mangust (mungo pręgowany, *Mungos mungo*) w sytuacji, gdy ich towarzysze byli atakowani przez orły (ROOD 1983).

Zachowania ratunkowe obserwowano również u waleni. U delfinów, w tym zwłaszcza u delfina butlonosego (*Tursiops truncatus*), opisano przede wszystkim przychodzenie z pomocą rannym towarzyszom, a także tonącym ludziom (SIEBENALER i CALDWELL 1956). Liczne obserwacje zrelacjonowane przez PITMANA i współaut. (2017) dowiodły też, że długopłetwce oceaniczne (*Megaptera novaeangliae*) regularnie podążają na ratunek ofiarom zaatakowanym przez orki oceaniczne (*Orcinus orca*). Co ciekawe, akcje ratunkowe tych wielorybów obejmowały również przychodzenie z pomocą innym waleniom, a także przedstawicielom płetwonogich, a w jednym przypadku nawet rybce kostnoszkieletowej.

Różne formy zachowań ratunkowych, począwszy od pomocy w usuwaniu ciała obcych, które przygłnęły do powierzchni ciała, aż po oferowanie ochrony, udokumentowano też u słoni afrykańskich (*Loxodonta africana*) w publikacji relacjonującej wyniki badań prowadzonych na przestrzeni trzydziestu pięciu lat w Kenii (Amboseli) (BATES i współaut. 2008). Niedawno opisano też ciekawy przypadek ujawnienia się zachowań ratunkowych u dzików (*Sus scrofa*): starsza locha uwolniła dwa młode osobniki schwytane w drewnianą klatkę-pułapkę zastawioną w celu ułatwienia badaczom indywidualnego znakowania tych zwierząt (MASILKOVA i współaut. 2021).

Zachowania ratunkowe badano doświadczałnie także u psów (CARBALLO i współaut.

2020, VAN BOURG i współaut. 2020). W obydwu pracach zrelacjonowano wyniki doświadczalnych badań zachowań i wybranych procesów fizjologicznych u psów konfrontowanych z właścicielem, który znalazł się w stresującej sytuacji (został uwieczniony w skrzyni) i komunikował (lub też nie komunikował) psu głośnym wołaniem o pomoc potrzebę przyścia mu na ratunek.

Jak widać, zachowania ratunkowe kręgowców i bezkręgowców wykazują wiele podobieństw i w obydwu przypadkach ujawniają się przede wszystkim w dwóch podstawowych kontekstach: przychodzenia z pomocą osobnikom zaatakowanym przez napastnika oraz pomocy w przywracaniu pełnych możliwości ruchowych osobnikom, które je utraciły, np. wskutek uwięzienia lub poważnego zabrudzenia powierzchni ciała.

Nie oznacza to jednak, że u podłoża zachowań ratunkowych kręgowców i bezkręgowców leżą identyczne mechanizmy. W szczególności, kluczowa rola empatii, czyli zdolności do współodczuwania stanów emocjonalnych innych osobników (DECETY i współaut. 2016), była postulowana jedynie w przypadku zachowań ratunkowych kręgowców (m.in. BATES i współaut. 2008, BARTAL i współaut. 2011, DECETY i współaut. 2016, MEYZA i współaut. 2017, KEYSERS i współaut. 2022), ale nawet w przypadku badań z użyciem kręgowców nie miało to miejsca we wszystkich pracach poświęconych temu zagadnieniu. Rolę empatii w sterowaniu zachowaniami ratunkowymi szczurów kwestionowali np. VASCONCELOS i współaut. (2012), SILBERBERG i współaut. (2014), SCHWARTZ i współaut. (2017) oraz HACHIGA i współaut. (2018). Nie ma natomiast, przynajmniej jak dotąd, żadnych dowodów na to, że tak rozumiana empatia mogłaby uczestniczyć w kształtowaniu zachowań ratunkowych mrówek (VASCONCELOS i współaut. 2012, HOLLIS i NOWBAHARI 2013b).

PODSUMOWANIE

Zachowania ratunkowe stanowią szczególnie interesującą kategorię ryzykownych zachowań prospołecznych i już od dawna są szczególnie intensywnie badane u mrówek. Badania te rzucają istotne światło zarówno na ewolucję altruizmu i zachowań prospołecznych, jak i na zdolności poznawcze owadów społecznych oraz procesy uczestniczące w ontogenezie ich zachowań i specjalizacji behawioralnych. Wyniki porównawczych badań zachowań ratunkowych mrówek należących do różnych gatunków i podrodzin, a także mrówek i kręgowców stanowią też świetną ilustrację tego, w jaki sposób badania porównawcze przyczyniają się do formułowania ogólnych zasad

i prawidłowości ukazując różnorodność analizowanych procesów i zjawisk i dzięki temu prowadząc do uzyskiwania pełniejszego obrazu badanych zagadnień.

PODZIĘKOWANIA

Jesteśmy bardzo wdzięczne Recenzentowi za cenne uwagi.

Streszczenie

Jednym z najważniejszych elementów społecznego trybu życia są zachowania prospołeczne, czyli działania, z których korzyści odnoszą inne osobniki. Do najbardziej interesujących podkategorii ryzykownych zachowań prospołecznych należą zachowania ratunkowe, czyli spieszenie z pomocą osobnikom, które znalazły się w niebezpiecznej sytuacji. W świecie zwierząt zachowania ratunkowe zostały po raz pierwszy opisane u mrówek legionistek z gatunku *Eciton hamatum*, a następnie badano je również u mrówek z wielu innych gatunków należących do podrodzin Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae i Dolichoderinae. Badania te były prowadzone zarówno w terenie, jak i w warunkach laboratoryjnych i stosowano w nich szeroką gamę testów behawioralnych, podczas których potencjalne ratownicze konfrontowano bądź z osobnikami o ograniczonej mobilności (unieruchomionymi w wyniku zasypiania lub też uwięzionymi w sztucznym sidle), bądź też z mrówkami zaatakowanymi przez wrogów naturalnych, takich jak larwy mrówkolwa, pajaki lub termity. W badaniach tych analizowano wpływ licznych czynników wpływających na gotowość mrówek do angażowania się w zachowania ratunkowe oraz na ujawniające się w tym kontekście wzorce behawioralne, w tym przede wszystkim tzw. precyzyjne zachowania ratunkowe stanowiące świadectwo nieoczekiwane zaawansowanych możliwości poznawczych tych owadów. Do czynników tych należały wiek, specjalizacja behawioralna oraz oczekiwana dalsza długość trwania życia zarówno ofiar, jak i potencjalnych ratowniczek, a także przebyte doświadczenia, czynniki genetyczne oraz gatunek i specyfika jego ekologii. Sprawdzano też, czy ratowane są jedynie towarzyszki z własnej kolonii, czy również osobniki pochodzące z obcych kolonii własnego gatunku oraz z gatunków obcych. Podejmowano też próby identyfikacji sygnałów emitowanych przez ofiary w ramach tzw. wołania o pomoc. Zaobserwowano również, że niektóre mrówki otaczają opieką sanitarną towarzyszki zranione przez wrogów naturalnych lub też cierpiące wskutek infekcji i stwierdzono, że opieka taka może być korzystna zarówno dla osobników poszkodowanych, jak i dla ich zdrowych towarzyszek, gdyż uratowane osobniki mogą kontynuować pracę na rzecz kolonii, zaś kontakty z zakażonymi towarzyszками mogą wywierać stymulujący wpływ na procesy odpornościowe zdrowych osobników i dzięki temu stanowić element profilaktyki przeciwdziałającej rozprzestrzenianiu się chorób zakaźnych. Jednak skrócona oczekiwana dalsza długość trwania życia często idzie u mrówek w parze z tzw. wycofaniem społecznym, które może się wyrazić również w mniejszej gotowości do angażowania się w zachowania ratunkowe. Osobniki takie są również mniej chętnie ratowane przez towarzyszki. Zachowania ratunkowe opisywano i analizowano również u kręgowców: ptaków (dwa gatunki) i licznych ssaków (szczury, myszy, psy, mangusty, dziki, słonie, a także różne walenie i naczelne). Badania zachowań ratunkowych zwierząt rzucają istotne światło zarówno na ewolucję altruizmu i zachowań prospołecz-

nych, jak i na zdolności poznawcze zwierząt i czynniki, które mogą je wspomagać lub osłabiać. Wyniki badań zachowań ratunkowych mrówek stanowią też świetną ilustrację tego, w jaki sposób badania porównawcze przyczyniają się do formułowania ogólnych zasad i prawidłowości ukazując pełniejszy obraz badanych zagadnień i pozwalając na wyciągnięcie wniosków o wyższym stopniu ogólności.

LITERATURA

- AKINS C. K., 2019. *Altruism*. [w:] *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. VONK J., SHACKELFORD T. (red.). Springer, Cham., 1-10.
- AMATI S., BABWETEERA F., WITTIG R. M., 2008. *Snare removal by a chimpanzee of the Sonso community, Budongo Forest (Uganda)*. Pan Afr. News 15, 6-8.
- ANDRAS J. P., HOLLIS K. L., CARTER K. A., COULDEWELL G., NOWBAHARI E., 2020. *Analysis of ants' rescue behavior reveals heritable specialization for first responders*. J. Exp. Biol. 223, doi:10.1242/jeb.212530.
- AUBERT A., RICHARD F.-J., 2008. *Social management of LPS-induced inflammation in Formica polyctena ants*. Brain Behav. Immun. 22, 833-837.
- BARTAL I. B.-A., DECETY J., MASON P., 2011. *Empathy and pro-social behavior in rats*. Science 334, 1427-1430.
- BARTAL I. B.-A., RODGERS D. A., SARRIA M. S. B., DECETY J., MASON P., 2014. *Pro-social behavior in rats is modulated by social experience*. eLife 3, doi:10.7554/eLife.01385.
- BARTAL I. B.-A., SHAN H., MOLASKY N. M. R., MURRAY T. M., WILLIAMS J. Z., DECETY J., MASON P., 2016. *Anxiolytic treatment impairs helping behavior in rats*. Front. Psychol. 7, doi:10.3389/fpsyg.2016.00850.
- BATES L. A., LEE P. C., NJIRAINI N., POOLE J. H., SAYIALEL K., SAYIALEL S., MOSS C. J., BYRNE R. W., 2008. *Do elephants show empathy?* J. Conscious. Stud. 15, 204-225.
- BELT T., 1874. *The naturalist in Nicaragua*. Murray, London.
- BLUM M. S., WARTER S. L., 1966. *Chemical releasers of social behavior. Part VII. The isolation of 2-heptanone from Conomyrma pyramica (Hymenoptera: Formicidae: Dolichoderinae) and its modus operandi as a releaser of alarm and digging behavior*. Ann. Entomol. Soc. Am. 59, 774-779.
- BLYSTAD M. H., ANDERSEN D., JOHANSEN E. B., 2019. *Female rats release a trapped cagemate following shaping of the door opening response: Opening latency when the restrainer was baited with food, was empty, or contained a cagemate*. PLoS One 14, doi:10.1371/journal.pone.0223039.
- BOESCH C., 1991. *The effects of leopard predation on grouping patterns in forest chimpanzees*. Behaviour 117, 220-242.
- BOS N., LEFÈVRE T., JENSEN A. B., D'ETTORRE P., 2011. *Sick ants become unsociable*. J. Evol. Biol. 25, 342-351.
- BOS N., KANKAANPÄÄ-KUKKONEN V., D. FREITAK D., STUCKI D., SUNDSTRÖM L., 2019. *Comparison of twelve ant species and their susceptibility to fungal infection*. Insects 10, doi:10.3390/insects10090271.
- BRADSHAW J. W. S., BAKER R., HOWSE P. E., 1975. *Multicomponent alarm pheromones of the weaver ant*. Nature 258, 230-231.
- BRADSHAW J. W. S., BAKER R., HOWSE P. E., 1979a. *Multicomponent alarm pheromones in the mandibular glands of major workers of the African weaver ant, Oecophylla longinoda*. Physiol. Entomol. 4, 15-25.
- BRADSHAW J. W. S., BAKER R., HOWSE P. E., HIGGS M. D., 1979b. *Caste and ecology variations in the chemical composition of the cephalic secretions of the African weaver ant, Oecophylla longinoda*. Physiol. Entomol. 4, 27-38.
- BSHARY R., BERGMÜLLER R., 2008. *Distinguishing four fundamental approaches to the evolution of helping*. J. Evol. Biol. 21, 405-420.
- CARBALLO F., DZIK V., FREIDIN E., DAMIÁN J. P., CASANAVE E. B., BENTOSELA M., 2020. *Do dogs rescue their owners from a stressful situation? A behavioral and physiological assessment*. Anim. Cogn. 23, 389-403.
- CARVALHEIRO J., SEARA-CARDOSO A., MESQUITA A. R., DE SOUSA L., OLIVEIRA P., SUMMAVIELLE T., MAGALHÃES A., 2019. *Helping behavior in rats (Rattus norvegicus) when an escape alternative is present*. J. Comp. Psychol. 133, 452-462.
- CICHON M., 2017. *Wpływ rewersji behawioralnej na zachowania ratunkowe robotnic mrówki śmawej (Formica polyctena Först.)*. Praca magisterska, Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego, Instytut Biologii Doświadczalnej im. Marcelego Nenckiego PAN, Warszawa.
- COX S. S., REICHEL C. M., 2020. *Rats display empathic behavior independent of the opportunity for social interaction*. Neuropsychopharmacology 45, 1097-1104.
- CRAMPTON J., FRÈRE C. H., POTVIN D. A., 2022. *Australian magpies Gymnorhina tibicen cooperate to remove tracking devices*. Aust. Field Ornithol. 39, 7-11.
- CREMER S., ARMITAGE S. A. O., SCHMID-HEMPER P., 2007. *Social immunity*. Curr. Biol. 17, R693-R702.
- CSATA E., ERŐS K., MARKÓ B., 2014. *Effects of the ectoparasitic fungus Rickia wasmannii on its ant host Myrmica scabrinodis: changes in host mortality and behavior*. Insect. Soc. 61, 247-252.
- CZECHOWSKI W., GODZIŃSKA E. J., KOZIOWSKI M. W., 2002. *Rescue behaviour shown by workers of Formica sanguinea Latr, F. fusca L. and F. cinerea Mayr (Hymenoptera: Formicidae) in response to their nestmates caught by an ant lion larva*. Ann. Zool. 52, 423-431.
- CZECHOWSKI W., RADCHENKO A., CZECHOWSKA W., VEPSÄLÄINEN K., 2012. *The ants of Poland with reference to the myrmecofauna of Europe*. Fauna Poloniae n. s. 4. Natura Optima Dux Foundation, Warszawa.
- DE SOUZA D. J., VAN VLAENDEREN J., MORET Y., LENOIR A., 2008. *Immune response affects ant trophallactic behaviour*. J. Insect Physiol. 54, 828-832.
- DECETY J., BARTAL I. B.-A., UZEFOVSKY F., KNAFO-NOAM A., 2016. *Empathy as a driver of prosocial behaviour: highly conserved neurobehavioural mechanisms across species*. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci. 371, doi:10.1098/rstb.2015.0077.
- DETRAIN C., LECLERC J.-B., 2022. *Spatial distancing by fungus-exposed Myrmica ants is prompted by sickness rather than contagiousness*. J. Insect

- Physiol. 139, doi:10.1016/j.jinsphys.2022.104384.
- DIEZ L., URBAIN L., LEJEUNE P., DETRAIN C., 2015. *Emergency measures: adaptive response to pathogen intrusion in the ant nest*. Behav. Process. 116, 80-86.
- DOBZAŃSKA J., 1976. *Badania nad pasożytnictwem społecznym u mrówek z punktu widzenia międzygatunkowych zachowań przystosowawczych*. Kosmos 36, 61-75.
- DOBZAŃSKA J., DOBZAŃSKI J., 1960. *Quelques nouvelles remarques sur l'éthologie de *Polyergus rufescens* Latr.* Ins. Soc. 7, 1-8.
- DOBZAŃSKI J., DOBZAŃSKA J., 1987. *Rozważania o zespołowej działalności mrówek. Współpraca czy współdziałanie?* Kosmos 36, 61-75.
- DREES B. M., MILLER R. W., VINSON S. B., GEORGIS R., 1992. *Susceptibility and behavioral response of red imported fire ant (*Hymenoptera: Formicidae*) to selected entomogenous nematodes (*Rhabditida: Steinernematidae & Heterorhabditidae*)*. J. Econ. Entomol. 85, 365-370.
- DUHOO T., DURAND J.-L., HOLLIS K. L., NOWBAHARI E., 2017. *Organization of rescue behaviour sequences in ants, *Cataglyphis cursor*, reflects goal-directedness, plasticity and memory*. Behav. Proc. 139, 12-18.
- DUNFIELD K. A., 2014. *A construct divided: prosocial behavior as helping, sharing, and comforting subtypes*. Front. Psychol. 5, 1-13.
- EBERLE M., KAPPELER P. M., 2008. *Mutualism, reciprocity, or kin selection? Cooperative rescue of a conspecific from a boa in a nocturnal solitary forager the gray mouse lemur*. Am. J. Primatol. 70, 410-414.
- EISENBERG N., MILLER P. A., 1987. *The relation of empathy to prosocial and related behaviors*. Psychol. Bull. 101, 91-119.
- ELŻANOWSKI A., CZECHOWSKI W., 2015. **Lasius niger* (L.) ants invade the web of an agelenid spider*. Pol. J. Ecol. 63, 623-626.
- FORREST H. F., 1963. *Three problems in invertebrate behavior. II. The digging out of trapped or buried ants by other workers*. Praca doktorska, Rutgers, 91-219.
- FRANK E. T., SCHMITT T., HOVESTADT T., MITESSER O., STIEGLER J., LINSSENMAIRS K. E. 2017. *Saving the injured: Rescue behavior in the termite-hunting ant *Megaponera analis**. Sci. Adv. 3, doi:10.13140/RG.2.2.26201.62566.
- FRANK E. T., WEHRHAHN M., LINSSENMAIR K. E., 2018. *Wound treatment and selective help in a termite-hunting ant*. Proc. R. Soc. B 285, doi:10.1098/rspb.2017.2457.
- GARDNER C. J., RADOLALAINA P., RAJERISON M., GREENE H. W., 2015. *Cooperative rescue and predator fatality involving a group-living strepsirrhine, *Coquerel's sifaka* (*Propithecus coquereli*), and a Madagascar ground boa (*Acrantophis madagascariensis*)*. Primates 56, 127-129.
- GODZIŃSKA E. J., 2000. *Ant communication: complexity and diversity*. Biol. Bull. Poznań 37, 113-118.
- GODZIŃSKA E. J., 2004. *Earth, planet of the ants*. Academia. Magazine of the Polish Academy of Sciences 3, 10-13.
- GODZIŃSKA E. J., 2007. *Więzi międzyosobnicze, miłość, empatia, altruizm: neurobiologiczne korzenie Dobra*. Kosmos 56, 75-85.
- GODZIŃSKA E. J., KORCZYŃSKA J., SZCZUKA A., 2019. *Dyadic nestmate reunion test in the research on ant social behavior*. Kosmos 68, 561-574.
- HACHIGA Y., SCHWARTZ L. P., SILBERBERG A., KEARNS D. N., GOMEZ M., SLOTNICK B., 2018. *Does a rat free a trapped rat due to empathy or for sociality?* J. Exp. Anal. Behav. 110, 267-274.
- HAMILTON C., LEJEUNE B. T., ROSENGAUS R. B., 2011. *Trophallaxis and prophylaxis: social immunity in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus**. Biol. Lett. 7, 9-92.
- HAMILTON W. D., 1963. *The evolution of altruistic behavior*. Am. Nat. 97, 354-356.
- HAMILTON W. D., 1964a. *The genetical evolution of social behaviour. I*. J. Theor. Biol. 7, 1-16.
- HAMILTON W. D., 1964b. *The genetical evolution of social behaviour. II*. J. Theor. Biol. 7, 17-52.
- HAMMERS M., BROUWER L., 2017. *Rescue behaviour in a social bird: Removal of sticky 'bird-catcher tree' seeds by group members*. Behaviour 154, 403-411.
- HANGARTNER W., 1969. *Carbon dioxide, a releaser for digging behavior in *Solenopsis geminata* (*Hymenoptera: Formicidae*)*. Psyche 76, 58-67.
- HAVLIK J. L., VIEIRA SUGANO Y. Y., JACOBI M. C., KUKREJA R. R., CLEMENT JACOBI J. H. C., MASON P., 2020. *The bystander effect in rats*. Sci. Adv. 6, doi:10.1126/sciadv.abb420.
- HEINZE J., WALTER B., 2010. *Moribund ants leave their nests to die in social isolation*. Curr. Biol. 20, 249-252.
- HESLIN K. A., BROWN M. F., 2021. *No preference for prosocial helping behavior in rats with concurrent social interaction opportunities*. Learn. Behav. 49, 397-404.
- HOLLIS K. L., 2017. *Ants and antlions: The impact of ecology, coevolution and learning on an insect predator-prey relationship*. Behav. Proc. 139, 4-11.
- HOLLIS K. L., NOWBAHARI E., 2013a. *A comparative analysis of precision rescue behaviour in sand-dwelling ants*. Anim. Behav. 85, 537-544.
- HOLLIS K. L., NOWBAHARI E., 2013b. *Toward a behavioral ecology of rescue behavior*. Evol. Psychol. 11, 647-664.
- HOLLIS K. L., NOWBAHARI E., 2022. *Cause, development, function, and evolution: Toward a behavioral ecology of rescue behavior in ants*. Learn. Behav., doi:10.3758/s13420-022-00515-7.
- HOLLIS K. L., HARRSCH F. A., NOWBAHARI E., 2015. *Ants vs. antlions: An insect model for studying the role of learned and hardwired behavior in coevolution*. Learn. Motiv. 50, 68-52.
- HOLLIS K. L., MCNEWA K., SOSA T., HARRSCH F. A., NOWBAHARI E., 2017. *Natural aversive learning in *Tetramorium* ants reveals ability to form a generalizable memory of predators' pit traps*. Behav. Proc. 139, 19-25.
- HÖLDOBLER B., 1999. *Multimodal signals in ant communication*. J. Comp. Physiol. A 184, 129-141.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- HÖLDOBLER K., 1959. *Über die Ameise als Einzelwesen und über die Bedeutung dieser Individualität für den Ameisenstaat als Individuum höherer Ordnung*. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 32, 357-373.
- HUGHES W. O. H., EILENBERG J., BOOMSMA J. J., 2002. *Tradeoffs in group living: transmission and disease resistance in leaf-cutting ants*. Proc. R. Soc. B 269, 1811-1819.
- JACK K. M., BROWN M. R., BUEHLER M. S., CHEVES HERNADEZ S., FERRERO MARÍN N., KULICK N. K., LIEBER S. E., 2020. *Cooperative rescue of a juve-*

- nile capuchin (Cebus imitator) from a Boa constrictor*. Sci Rep. 10, doi:10.1038/s41598-020-73476-4.
- JASSO DEL TORO C., NEKARIS K. A.-I., 2019. *Affiliative behaviors*. [w:] *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. VONK J., SHACKELFORD T. (red.), Springer, Cham., 1-6.
- KEYSERS C., KNAPSKA E., MOITA M. A., GAZZOLA V., 2022. *Emotional contagion and prosocial behavior in rodents*. Trends Cogn. Sci. 26, 688-706.
- KONRAD M., VYLETA M. L., THEIS F. J., STOCK M., TRAGUST S., KLATT M., DRESCHER V., MARR C., UGELVIG L. V., CREMER S., 2012. *Social transfer of pathogenic fungus promotes active immunization in ant colonies*. PLoS Biol 10, doi:10.1371/journal.pbio.1001300.
- KONRAD M., CHRISTOPHER D., PULL C. D., METZLER S., SEIF K., NADERLINGER E., GRASSE A. V., CREMER S., 2018. *Ants avoid superinfections by performing risk-adjusted sanitary care*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 115, 2782-2787.
- KORCZYŃSKA J., 2001. *Czynniki wpływające na preferencje warunków oświetlenia u mrówek*. Rozprawa doktorska, Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN, Warszawa.
- KURASZKIEWICZ K., 2017. *Wpływ treningu oraz udział indywidualnych taktyk alternatywnych w kształtowaniu zachowań ratunkowych robotnic mrówki czmawej (Formica polyctena Först)*. Praca magisterska, Uniwersytet Kardynała Stefana Wyszyńskiego w Warszawie, Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN.
- KWAPICH C. L., HÖLLDOBLER B., 2019. *Destruction of spiderwebs and rescue of ensnared nestmates by a granivorous desert ant (Veromessor pergandei)*. Am. Nat. 194, 395-404.
- LAFLEUR L. J., 1940. *Helpfulness in ants*. J. Comp. Psychol. 30, 23-29.
- LANDABUR R., LABORDA M. A., MIGUEZ G., WILSON J. E., 2020. *Helping behavior*. [w:] *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. VONK J., SHACKELFORD T. (red.), Springer, Cham., 3555-3558.
- LECLERC J.-B., DETRAIN C., 2016. *Ants detect but do not discriminate diseased workers within their nest*. Sci. Nat. 103, doi:10.1007/s00114-016-1394-8.
- LECLERC J.-B., DETRAIN C., 2017. *Loss of attraction for social cues leads to fungal-infected Myrmica rubra ants withdrawing from the nest*. Anim. Behav. 129, 133-141.
- LEHMANN L., KELLER L., 2006. *The evolution of cooperation and altruism – A general framework and a classification of models*. J. Evol. Biol. 19, 1365-1376.
- LUBBOCK J., 1884. *Ants, bees and wasps: a record of observations on the habits of the social Hymenoptera*. Kegan Paul, London; Appleton, New York.
- MARKL H., 1965. *Stridulation in leaf-cutting ants*. Science, 149, 1392-1393.
- MARKL H., 1967. *Die Verständigung durch Stridulationssignale bei Blattschneiderameisen. I. Die biologische Bedeutung der Stridulation*. Z. Vgl. Physiol. 67, 299-30.
- MARKL H., 1973. *The evolution of stridulatory communication in ants*. Proc. of the 7th Congress of IUSSI, London, 258-265.
- MARZEC A. M., KUNZ J., FALKNER S., ATMOKO S. S., UTAMI A., ALAVI S. E., MOLDAWER A. M., VOGEL E. R., SCHUPPLI C., VAN SCHAIK C. P., VAN NOORDWIJK M. A., 2016. *The dark side of the red ape: male-mediated lethal female competition in Bornean orangutans*. Behav. Ecol. Sociobiol. 70, 459-466.
- MASCHWITZ U., MÜHLENBERG M., 1975. *Zur Jagdstrategie einiger orientalischer Leptogenys-Arten (Formicidae, Ponerinae)*. Oecologia (Berlin) 30, 65-83.
- MASILKOVA M., JEŽEK M., SILOVSKÝ V., FALTUSOVÁ M., ROHLA J., KUŠTA T., BURDA H., 2021. *Observation of rescue behaviour in wild boar (Sus scrofa)*. Sci. Rep. 11, doi:10.1038/s41598-021-95682-4.
- MAZURKIEWICZ P. J., ZWOIŃSKA M., SIEDLECKI I., MALINOWSKA K., KORCZYŃSKA J., SZCZUKA A., GODZIŃSKA E. J., 2017. *Trapped, but not helpless? How workers of Formica cinerea and Formica fusca rescue their trapped nestmates*. 7th Central European Workshop of Myrmecology, Cracow, 21-24 April 2017, Abstract Book.
- MCGURK D. J., PROST J., EISENBRAUN E. J., 1966. *Volatile compounds in ants. Identification of 4-methyl-3-heptanone from Pogonomyrmex ants*. J. Insect Physiol. 12, 1435-1441.
- MEYZA K. Z., BARTAL I. B.-A., MONFILS M. H., PANKSEPP J. B., KNAPSKA E., 2017. *The roots of empathy: Through the lens of rodent models*. Neurosci. Biobehav. Rev. 76, 216-234.
- MILER K., 2016. *Moribund ants do not call for help*. PLoS One 11, doi:10.1371/journal.pone.0151925.
- MILER K., KUSZEWSKA K., 2017. *Secretions of mandibular glands are not involved in the elicitation of rescue behaviour in Formica cinerea ants*. Insect. Soc. 64, 303-305.
- MILER K., TURZA F., 2021. *"O sister, where art thou?" - a review on rescue of imperiled individuals in ants*. Biology 10, doi:10.3390/biology10111079.
- MILER K., SYMONOWICZ B., GODZIŃSKA E. J., 2017a. *Increased risk proneness or social withdrawal? The effects of shortened life expectancy on the expression of rescue behavior in workers of the ant Formica cinerea (Hymenoptera: Formicidae)*. J. Insect. Behav. 30, 632-644.
- MILER K., YAHYA B. E., CZARNOLESKI M., 2017b. *Pro-social behaviour of ants depends on their ecological niche – Rescue actions in species from tropical and temperate regions*. Behav. Proc. 144, 1-4.
- MORON 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.
- MORON D., LENDA M., SKÓRKA P., WOYCIECHOWSKI M., 2012. *Short-lived ants take greater risks during food collection*. Am. Nat. 180, 744-750.
- NOWBAHARI E., HOLLIS K. L., 2010. *Rescue behavior: distinguishing between rescue, cooperation, and other forms of altruistic behavior*. Commun. Integr. Biol. 3, 77-79.
- NOWBAHARI E., SCOHIER A., DURAND J. L., HOLLIS K. L., 2009. *Ants, Cataglyphis cursor, use precisely directed rescue behavior to free entrapped relatives*. PLoS One 4, doi:10.1371/journal.pone.0006573.
- NOWBAHARI E., HOLLIS K. L., DURAND J. L., 2012. *Division of labor regulates precision rescue behavior in sand dwelling Cataglyphis cursor ants: to give is to receive*. PLoS One 7, doi:10.1371/journal.pone.0048516.
- NOWBAHARI E., AMIRAULT C., HOLLIS K. L., 2016a. *Rescue of newborn ants by older Cataglyphis cursor adult workers*. Anim. Cogn. 19, 543-553.
- NOWBAHARI E., LENOIR A., HOLLIS K. L., 2016b. *Pro-social behavior and interindividual recognition in*

- ants. From aggressive colony defense to rescue behavior. [W:] *Social Cognition. Development across the life span*. SOMMERVILLE J., DECETY J. (red.), Routledge, New York, 21-43.
- NOWBAHARI E., HOLLIS K. L., BEY M., DEMORA L., DURAND J.-L., 2022. Rescue specialists in *Cataglyphis piliscapa* ants: The nature and development of ant first responders. *Learn. Behav.* 50, 71-81.
- OI D. H., PEREIRA R. M., 1993. Ant behavior and microbial pathogens (Hymenoptera: Formicidae). *Fla. Entomol.* 76, 63-74.
- OKUNO M., TSUJI K., SATO H., FUJISAKI K., 2012. Plasticity of grooming behavior against entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* in the ant *Lasius japonicus*. *J. Ethol.* 30, 23-27.
- PERRY S., MANSON J. H., DOWER G., WIKBERG E., 2003. White-faced capuchins cooperate to rescue a groupmate from a *Boa constrictor*. *Folia Primatol.* 74, 109-111.
- PITMAN R. L., DEECKE V. B., GABRIELE C. M., SRINIVASAN M., DENKINGER J., DURBAN J. W., MATTHEWS E. A., MATKIN D. R., NEILSON J. L., SCHULMAN-JANIGER A., SHEARWATER D., STAP P., TERNULLO R., 2017. Humpback whales interfering when mammal-eating killer whales attack other species: Mobbing behavior and interspecific altruism? *Mar. Mammal Sci.* 33, 7-58.
- POOLE T. B., 1985. Competitive and affiliative behaviour. [W:] *Social behaviour in mammals. Tertiary Level Biology*. POOLE T. B. (red.). Springer, Boston, MA, 82-119.
- REBER A., PURCELL J., BUECHEL S. D., BURI P., CHAPUISAT M., 2011. The expression and impact of antifungal grooming in ants. *J. Evol. Biol.* 24, 954-964.
- ROOD J. P., 1983. Banded mongoose rescues pack member from eagle. *Anim. Behav.* 31, 1261-1262.
- SANTOS JUNIOR L. C., SILVA E. P., ANTONIALI-JUNIOR W. F., 2021. Do *Odontomachus brunneus* nestmates request help and are taken care of when caught? *Sociobiology* 68, doi:10.13102/sociobiology.v68i3.6022.
- SATO N., TAN L., TATE K., OKADA M., 2015. Rats demonstrate helping behavior toward a soaked conspecific. *Anim. Cogn.* 18, 1039-1047.
- SCHWARTZ L. P., SILBERBERG A., CASEY A. H., KEARNS D. N., SLOTNICK B., 2017. Does a rat release a soaked conspecific due to empathy? *Anim. Cogn.* 20, 299-308.
- SIEBENALER J. B., CALDWELL D. K., 1956. Cooperation among adult dolphins. *J. Mammal.* 37, 126-128.
- SILBERBERG A., ALLOUCH C., SANDFORT S., KEARNS D., KARPEL H., SLOTNICK B., 2014. Desire for social contact, not empathy, may explain "rescue" behavior in rats. *Anim. Cogn.* 17, 609-618.
- SILVA P. R. R., SILVA R. H., LIMA R. H., MEURER Y. S., CEPPI B., YAMAMOTO M. E., 2020. Are there multiple motivators for helping behavior in rats? *Front. Psychol.* 11, doi:10.3389/fpsyg.2020.01795.
- SOSNOWSKI M. J., BROSNAN S. F., 2019. Pro-social behavior. [W:] *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior*. VONK J., SHACKELFORD T. (red.), Springer, Cham., 5720-5730.
- SPANGLER H. G., 1968. Stimuli releasing digging behavior in the western harvester ant (Hymenoptera: Formicidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 41, 318-323.
- STROEYMEYNT N., GRASSE A. V., CRESPI A., MERSCH D. P., CREMER S., KELLER L., 2018. Social network plasticity decreases disease transmission in a eusocial insect. *Science*. 362, 941-945.
- SYMONOWICZ B., MILER K., BARAN B., GODZIŃSKA E. J., 2015. The expression of rescue behaviour shown by workers of the red wood ant *Formica polyctena* Först. in response to trapped nestmates, workers from alien conspecific colonies, and workers from an alien species (*Manica rubida* Latr.). 11th Ecology and Behaviour Meeting, Toulouse, France, 17-21.05.2015, Programme & Abstracts, 101.
- TAYLOR K., VISVADER A., NOWBAHARI E., 2013. Precision rescue behavior in North American ants. *Evol. Psychol.* 11, 665-677.
- TEIXEIRA D. S., DOS SANTOS E., LEAL S. G., DE JESUS A. K., VARGAS W. P., DUTRA I., BARROS M., 2016. Fatal attack on black-tufted-ear marmosets (*Callithrix penicillata*) by a *Boa constrictor*: a simultaneous assault on two juvenile monkeys. *Primates* 57, 123-127.
- TELLO N. S., HUCK M., HEYMANN E. W., 2002. *Boa constrictor* attack and successful group defence in moustached tamarins, *Saguinus mystax*. *Folia Primatol.* 73, 146-148.
- THEIS F. J., UGELVIG L. V., MARR C., CREMER S., 2015. Opposing effects of allogrooming on disease transmission in ant societies. *Philos. Trans. R. Soc. Lond., B, Biol. Sci.* 370, doi:10.1098/rstb.2014.0108.
- TOFILSKI A., COUVILLON M. J., EVISON S. E. F., HELANTERÄ H., ROBINSON E. J. H., RATNIEKS F. L. W., 2008. Preemptive defensive self-sacrifice by ant workers. *Am. Nat.* 172, E239-E243.
- TOKUYAMA N., EMIKEY B., BAFIKE B., ISOLUMBO B., IYOKANGO B., MULAVWA M. N., FURUICHI T., 2012. Bonobos apparently search for a lost member injured by a snare. *Primates* 53, 215-219.
- TOMEK S. E., 2020. Effects of heroin on prosocial behavior in rats and its modulation by the anterior insula. Ph. D. Thesis, Arizona State University.
- TOMEK S. E., STEGMANN G. M., FOSTER OLIVE M., 2019. Effects of heroin on rat prosocial behavior. *Addict. Biol.* 24, 676-684.
- TOMEK S. E., STEGMANN G. M., LEYRER-JACKSON J. M., PIÑA J., OLIVE M. F., 2020. Restoration of prosocial behavior in rats after heroin self-administration via chemogenetic activation of the anterior insular cortex. *Soc. Neurosci.* 15, 408-419.
- TRIVERS R. L., 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.* 46, 35-57.
- TURZA F., MILER K., 2022. Comparative analysis of experimental testing procedures for the elicitation of rescue actions in ants. *Curr. Zool.* 68, 159-168.
- TURZA F., ZUBER G., BZOMA M., PRUS M., FILIPIAK M., MILER K., 2020. Ants co-occurring with predatory antlions show unsuccessful rescue behavior towards captured nestmates. *J. Insect Behav.* 33, 1-6.
- UENO H., SUEMITSU S., MURAKAMI S., KITAMURA N., WANI K., MATSUMOTO Y., OKAMOTO M., ISHIHARA T., 2019a. Helping-like behaviour in mice towards conspecifics constrained inside tubes. *Sci. Rep.* 9, doi:10.1038/s41598-019-42290-y.
- UENO H., SUEMITSU S., MURAKAMI S., KITAMURA N., WANI K., TAKAHASHI Y., MATSUMOTO Y., OKAMOTO M., ISHIHARA T. 2019b. Rescue-like behaviour in mice is mediated by their interest in the restraint tool. *Sci. Rep.* 9, doi:10.1038/s41598-019-46128-5.

- UGELVIG L. V., CREMER S., 2007. *Social prophylaxis: group interaction promotes collective immunity in ant colonies*. Curr. Biol. 17, 1967-1971.
- UY F. M. K., ADCOCK J. D., JEFFRIES S. F., PEPERE E., 2019. *Intercolony distance predicts the decision to rescue or attack conspecifics in weaver ants*. Insect. Soc. 66, 185-192.
- VAN BOURG J., PATTERSON J. E., WYNNE C. D. L., 2020. *Pet dogs (Canis lupus familiaris) release their trapped and distressed owners: Individual variation and evidence of emotional contagion*. PLoS One 15, doi:10.1371/journal.pone.0231742.
- VASCONCELOS M., HOLLIS K., NOWBAHARI E., KACELNIK A., 2012. *Pro-sociality without empathy*. Biol. Lett. 8, 910-912.
- VOGEL E. R., FUENTES-JIMÉNEZ A., 2006. *Rescue behavior in white-faced capuchin monkeys during an intergroup attack: Support for the infanticide avoidance hypothesis*. Am. J. Primatol. 68, 1012-1016.
- WALKER T. N., HUGHES W. H. O., 2009. *Adaptive social immunity in leaf-cutting ants*. Biol. Lett. 23, 446-448.
- WILSON E. O., 1958. *A chemical releaser of alarm and digging behavior in the ant Pogonomyrmex badius (Latreille)*. Psyche 65, 41-51.
- YAMAGISHI A., OKADA M., MASUDA M., SATO N., 2020. *Oxytocin administration modulates rats' helping behavior depending on social context*. Neurosci. Res. 153, 56-61.
- ZAHAVI A., 1995. *Altruism as a handicap – the limitation of kin selection and reciprocity*. J. Avian Biol. 26, 1-3.

KOSMOS Vol. 71, 3, 279-296, 2022

EWA JOANNA GODZIŃSKA, ANNA SZCZUKA, JULITA KORCZYŃSKA

Laboratory of Ethology, Nencki Institute of Experimental Biology PAS, 3 Pasteur Str., 02-093 Warszawa, E-mail: e.godzinska@nencki.edu.pl

RESCUE BEHAVIOUR AND SANITARY CARE IN THE ANTS

Summary

Prosocial behaviour – actions that benefit others – belongs to the most important elements of the social way of life. Rescue behaviour – coming at the rescue of endangered individual(s) – belongs to the most interesting subcategories of risky prosocial behaviour. Rescue behaviour was first described in the animal world in the army ants from the species *Eciton hamatum*, and was subsequently studied in ants from many other species from the subfamilies Formicinae, Myrmecinae, Ponerinae and Dolichoderinae. That research was carried out both in the field and in the laboratory with the use of a wide spectre of behavioural tests involving confrontations of potential rescuers with individuals characterized by impaired mobility (immobilized as a consequence of being buried in sand or/and trapped in artificial snares), or with ants attacked by their natural enemies, such as antlion larvae, spiders or termites. The aim of that research was to analyse the effects of numerous factors exerting influence on the propensity of the ants to engage in rescue behaviour and on behavioural patterns expressed in that context, including, in particular, the so-called precise rescue behaviour, a testimony of unexpectedly advanced cognitive skills of these insects. These factors included age, behavioural specialization and life expectancy of both victims and potential rescuers, as well as their previous experiences, genetic factors, and ant species and specificity of its ecology. Some studies also checked if the ants can rescue not only their nestmates but also individuals from alien colonies of the same species or from alien species, or involved attempts at identification of signals emitted by the victims as the so-called calls for help. Some researchers also reported that some ants provide sanitary care to their nestmates injured by natural enemies or suffering from infections and found out that such care may bring benefits to both victims and their healthy nestmates, as the rescued individuals may continue to work for their colony, and contacts with infected individuals may exert a stimulatory influence on immune system of healthy workers and thus become an element of prevention of the spread of infectious diseases. Nevertheless, reduced life expectancy is often accompanied in ants by the so-called social withdrawal that may also be expressed as reduced propensity to engage in rescue behaviour. Such individuals are also less readily rescued by their nestmates. Rescue behaviour was observed and analysed also in vertebrates, birds (two species) and numerous mammals (rats, mice, dogs, mongoose, boars, elephants and various cetaceans and primates). The research on animal rescue behaviour throws an important light on the evolution of altruism and prosocial behaviour as well as on cognitive skills of animals and factors that may enhance or reduce them. The results of the research on ant rescue behaviour also provide an excellent illustration how comparative research may contribute to the formulation of general rules and principles by allowing us to gain a more complete picture of the studied issues and to draw more general conclusions.

Key words: altruism, ants, prosocial behaviour, rescue behaviour, sanitary care