

WOJCIECH CZECHOWSKI

Stosunki konkurencyjne wśród mrówek

„Największymi wrogami mrówek są inne mrówki” — ten sąd wypowiedziany przed dziesiątkami lat przez Augusta Forela (Wilson, 1971) jest już truizmem. Sfery oddziaływań mrówek różnych gatunków występujących obok siebie (nie mówiąc już o sąsiadujących ze sobą obcych mrowiskach jednego gatunku) pokrywają się na ogół w dużym stopniu, a społeczny (rojowy) tryb życia tych owadów sprawia, że ich nacisk biotyczny na środowisko, a więc i na siebie nawzajem, jest niewspółmiernie wysoki w porównaniu do bezkręgowców żyjących samotnie. Postęp wiedzy potwierdzający słuszność stwierdzenia Forela, liczne nowo odkrywane fakty z tej dziedziny, pozwalają na budowanie coraz precyzyjniejszych teorii na temat konkurencyjności w świecie mrówek, dostarczając zarazem cennego materiału dla rozwoju ogólnej teorii konkurencji biologicznej.

Mrówki, jak wszystkie organizmy, rywalizują ze sobą o niezbędne im rekwizyty środowiska — pokarm, optymalne miejsce gniazdowania, przestrzeń życiową. Żyjąc przez miliony lat obok siebie, wykształciły wiele morfologicznych, fizjologicznych, a przede wszystkim behawioralnych mechanizmów umożliwiających koegzystencję, a zarazem względnie pomyślne, choć nie bezkonfliktowe, bytowanie obcych sobie mrowisk, kolonii, gatunków. Głównymi sposobami rozwiązań tego typu są, z jednej strony, wytworzenie rozmaitych, właściwych poszczególnym gatunkom strategii terytorialnych, z drugiej zaś — zrytualizowanych zachowań między konkurującymi zwykle ze sobą społeczeństwami.

Celem tego artykułu jest ukazanie różnorodności technik stosowanych przez rywalizujące ze sobą mrówki z podkreśleniem rządzących nimi prawidłowości. Przegląd ten jest poprzedzony omówieniem zasad terytorializmu tych owadów.

Terytorializm u mrówek

Stosunki terytorialne panujące między społeczeństwami mrówek są bodaj najbardziej złożonymi układami tego rodzaju, występującymi w świecie zwierzęcym. Tak znaczne skomplikowanie funkcjonalne mrów-

czych terytoriów wynika ze społecznego trybu życia tych owadów, a także faktu, iż oprócz konkurencji wewnątrzgatunkowej, zachodzącej między poszczególnymi rojami populacji, występuje też rywalizacja międzygatunkowa, rządzona prawami swoistej, międzygatunkowej hierarchii.

Mianem terytorium określa się obszar obejmujący gniazdo i rozpościerające się wokół niego pole troficzne, penetrowany, eksploatowany i broniący przed intruzami przez członków danego społeczeństwa. Zawarte w tej definicji pojęcie obrony terytorium jest kluczem do wyróżniania dwóch grup gatunków mrówek: 1) tzw. form terytorialnych, utrzymujących ściśle wyznaczone, nieprzekraczalne dla siebie i innych mrówek o podobnej etologii granice swego pola troficznego oraz 2) form nieterytorialnych, broniących tylko gniazda i, co najwyżej, mniej lub bardziej stałych źródeł pokarmu leżących w zasięgu furazerów mrowiska (Dlusky 1965, Reznikova 1971, 1974, Sejma 1971, Wilson 1971, Zakharov 1972, Pisarski 1972, 1973).

Rozmiar i kształt terytoriów mrówek pierwszej grupy są wypadkową czynników wewnątrzspołecznych (liczebność roju, ekonomika transportu pożywienia, usytuowanie gniazd filialnych) i środowiskowych (dyslokacja źródeł pokarmu, sąsiedztwo innych mrówek terytorialnych itp.). Granice między terytoriami nie są ustalane raz na zawsze. Bywają one okresowo korygowane stosownie do zmian liczebności rywalizujących społeczeństw i zmian zasobności troficznej siedliska. Poszerzanie areálu następuje czynnie, zwykle w drodze agresji, a nowa granica ustalana jest w miejscu zrównoważenia się sił przeciwników. Mechanizm ten zapewnia społeczeństwom mrówek stałe dysponowanie odpowiednimi do ich potencjału rozmiarami pola troficznego i pozwala na w miarę bezkonfliktową koegzystencję, z uniknięciem zbyt częstych zatargów, wyniszczających obie strony.

Bezwzględny warunkiem ustanowienia i utrzymywania terytorium jest jego zasadność ekonomiczna — nakłady energetyczne związane z nieproduktywną czynnością obrony granic muszą być zawiązką rekompensowane przez zyski, płynące z wyłączności władania zasobami pola troficznego. Z tego względu młode, małowieliczebne mrowiska gatunków z natury terytorialnych nie od razu „mogą sobie pozwolić” na ustanowienie własnych terytoriów — następuje to dopiero wówczas, gdy ich liczebność osiągnie odpowiednie minimum. Regułą ekonomiczną podporządkowane są też systemy obrony terytoriów, różne u różnych mrówek, ściśle dostosowane do sposobu rozmieszczenia i stabilności eksploatowanych źródeł pokarmu (Hölldobler, Lumsden 1980).

Terytoria „absolutne” — stałe w przestrzeni i czasie — występują u mrówek, których liczebność i sposób żerowania pozwalają na nieustanne, równomierne wysycenie pola troficznego przez osobniki pene-

trujące w dużym zagęszczeniu. W takiej sytuacji potencjalni intruzi mogą być wykrywani jeszcze na granicy terytorium lub wkrótce po jej przekroczeniu. Swoją obecnością absorbują więc stosunkowo niewielką grupę robotnic patrolujących brzeżne partie bronionego obszaru i stanowiących nikły procent wszystkich furazerów. Ten typ strategii terytorialnej występuje m.in. u afrykańskich mrówek—tkaczek, *Oecophylla longinoda* Latr., żyjących w koronach drzew. Terytoria tych mrówek mają więc charakter sferyczny, a ze względu na ogromną liczebność społeczeństw obejmują nierzadko po kilkanaście drzew (Hölldobler, Lumsden 1980).

Mrówki o nie tak licznych społeczeństwach nierzadko demonstrują swoiste „oszczędnościowe” typy strategii terytorialnych. Na przykład afrykańskie mrówki *Camponotus acvapimensis* Mayr i *C. congolensis* Em., których całe pola troficzne zajmują po kilkaset metrów kwadratowych, każdorazowo wykorzystują i strzegą obszaru stanowiącego około 10% tej powierzchni. Kolejno penetrowane są określone wycinki terytorium (Levieux 1971). Podobny system przestrzenno-czasowych terytoriów występuje u mrówek *Myrmecocystus mimicus* Wheeler, żyjących w Ameryce Północnej (Hölldobler, Lumsden 1980) oraz u południowo-wschodnioeuropejskiego gatunku *Messor araulocaspicus* Ruzs. (Zakharov 1972).

Odmienną strategię prezentują mrówki przystosowane do wykorzystywania punktowo rozmieszczonych, stałych źródeł pokarmu. Północnoamerykańskie gatunki żniwiarek (mrówek odżywiających się nasionami), *Pogonomyrmex rugosus* Em. i *P. barbatus* F. Smith, tworzą wyraźne szlaki pokarmowe, wiodące od gniazd ku skupieniom roślin, dostarczających odpowiednich nasion. System takich dróg tworzy „szkielet” terytorium i tylko ta jego część jest broniona przez społeczeństwo. Obszar pomiędzy drogami może być zwykle mniej lub bardziej swobodnie penetrowany przez obce mrówki, nawet z gatunków zaciekle zwalczanych na szlakach pokarmowych (Hölldobler 1976a, b, 1979, Hölldobler, Lumsden 1980). Systemy penetracji ścieżkowej występują także m.in. u wielu gatunków z rodzajów *Formica* L., *Lasius* Fabr. i *Atta* For. Strategia ta zmniejsza częstość agresywnych konfrontacji między rywalizującymi społeczeństwami i pozwala na zwiększenie zasięgów pól troficznych.

U niektórych mrówek-żniwiarek obserwuje się połączenie systemu ścieżkowego ze strategią przestrzenno-czasową (Hölldobler, Lumsden 1980).

Granice pól troficznych mrówek terytorialnych są zamknięte tylko dla przedstawicieli obcych społeczeństw innych mrówek terytorialnych, tego samego lub innych gatunków. Mrówki nieterytorialne mogą w ich

obrębie mniej lub bardziej swobodnie penetrować, a nawet zakładać gniazda. Pokarmowa rywalizacja między gospodarzami terenu a „rezydentami” regulowana jest w takich przypadkach innymi sposobami.

W krajowej myrmekofaunie mrówki terytorialne reprezentowane są przede wszystkim przez większość gatunków z rodzaju *Formica* L. (m.in. *Formica cinerea* Mayr — podrodz. *Serviformica* For.; *F. truncorum* Fabr., *F. pratensis* Retz., *F. rufa* L., *F. polyctena* Foerst. — podrodz. *Formica* s. str.; *F. exsecta* Nyl., *F. pressilabris* Nyl. — podrodz. *Coptoformica* Müll.), a także *Lasius niger* L., *L. fuliginosus* Latr. i inne. Mrówki nieterytorialne zaś to większość gatunków z rodzaju *Myrmica* Latr., np. *Myrmica laevinodis* Nyl. i *M. rugulosa* Nyl., jak również *Tetramorium caespitum* L. czy *Formica* (S.) *fusca* L.

Stosunki terytorialne stanowią zrąb, na którym wsparta jest skomplikowana sieć pokarmowych zależności konkurencyjnych między mrówkami.

Konkurencja bierna i czynna

Konkurencja między mrówkami przejawia się, w najogólniejszym ujęciu, w dwóch formach: biernej i czynnej (Wilson 1971, Pisarski 1978, Vepsäläinen 1978). Rywalizacja bierna w swej najbardziej typowej postaci to eksploatawanie zasobów wspólnego pola troficznego przez mrówki niżej usytuowane w hierarchicznej strukturze międzygatunkowej takimi sposobami, aby nie zwracało to uwagi silniejszego społeczeństwa (tzw. systemy „złodziejskie”). Szerzej rozumiana konkurencja bierna obejmuje sytuacje, gdy obecność silniejszego partnera zmusza słabszą stronę do ustępstw (przy braku przymusu fizycznego). Konkurencja czynna polega natomiast na bezpośredniej, fizycznej ingerencji osobników z silniejszego społeczeństwa (gatunku) na słabszych sąsiadów. Jednak w relacjach międzygatunkowych określanie mrówczych społeczeństw jako względem siebie „silniejszych” lub „słabszych” może nie mieć nic wspólnego z ich liczebnością lub inaczej mierzoną bezwzględną siłą fizyczną. Istnienie wspomnianej już hierarchii międzygatunkowej wprowadza do zgrupowań mrówek pewien system podległości gatunków, w znacznym stopniu niezależny od wielkości konkretnych ich społeczeństw.

Efektami biernego nacisku mogą być ograniczenia w eksploataowaniu źródeł pokarmu, zmiana pory penetrowania wspólnego terenu, poszukiwanie pożywienia w niekorzystnych warunkach atmosferycznych, zmiana miejsca gniazdowania itp. Oto kilka przykładów ilustrujących różno-

rodność form i skutków biernej konkurencji jednych mrówczych społeczeństw wobec innych.

System złodziejski jest domeną m.in. północnoamerykańskich mrówek *Tetramorium simillimum* Smith i gatunków z rodzaju *Cardiocondyla* Em., które przedostają się do już zajętych źródeł pokarmu dzięki małym rozmiarom i ukradkowemu zachowaniu się. Do pokarmu przybywają zwykle nielicznie, przedostając się między wieloma osobnikami silniejszego gatunku, bez wywoływania u nich reakcji agresywnych (Wilson 1971).

Znane przypadki biernej presji w relacjach wewnątrzgatunkowych nie są zbyt liczne, choć sytuacje takie zdarzają się nawet w obrębie jednego społeczeństwa. Poliginiczne (wielomateczne) społeczeństwa *Formica exsecta* Nyl. wykazują tendencje do rozwoju w rozległe kolonie polikaliczne, czyli zespoły sfederowanych mrowisk. Kolonia powstaje w wyniku wydzielania się z roju macierzystego grup osobników (z samicami), osiedlających się w pobliżu starego gniazda. W ten sposób mrowisko macierzyste zostaje z wolna otoczone mrowiskami filialnymi, które w znacznym stopniu eksploatują jego pole troficzne. Może to doprowadzić do stopniowego unicestwienia mrowiska centralnego (Pisarski 1973). Podobne sytuacje zdarzają się w koloniach *Formica aquilonia* Yarow (Zakharov 1972).

Znacznie więcej znanych faktów dotyczy konkurencji międzygatunkowej. W wilgotnych lasach mrówki, gniazdujące w spróchniałych pniakach, rozlokowane są w ten sposób, że najcieplejsza, południowa ich strona zajęta jest przez *Formica fusca* L., wschodnia, nieco chłodniejsza — przez *Myrmica laevinodis* Nyl., a resztę zajmuje *M. scabrinodis* Nyl. Prawdopodobnie stan ten jest wynikiem naturalnej segregacji spotykających się młodych samic, zakładających gniazda. Występując bowiem samotnie, samice każdego z wymienionych gatunków osiedlają się z reguły w miejscach najcieplejszych — najkorzystniejszych dla wychowu potomstwa (Brian 1952a, b).

Północnoamerykańskie mrówki z rodzaju *Myrmecocystus* Wesm., nękané w sposób czynny (o czym dalej) przez swych silniejszych rywali — społeczeństwa *Conomyrma bicolor* Wheeler, uciekają się do aktów konkurencji biernej, uzupełniając niedostatki pokarmu podczas deszczu, tj. w czasie, gdy mrówki *C. bicolor* nie są aktywne (Möglich, Alpert 1979). Natomiast stosunki między kilkoma współwystępującymi gatunkami z rodzaju *Myrmecocystus* są uregulowane w ten sposób, że jedne z nich, np. *M. mimicus* Wheeler, żerują w dzień, inne zaś, np. *M. mexicanus* Wesm. — w nocy (Möglich, Alpert 1979).

Rozdzielenie pór aktywności dobowej mrówek *Myrmecocystus* Wesm. jest trwałym, ewolucyjnie uformowanym elementem ich biologii. Nie-

mniej są również możliwe doraźne przesunięcia zwyczajowej pory aktywności mrówek, wywołane obecnością konkurentów. Na przykład żyjące w stępach południowej Syberii mrówki *Formica pratensis* Retz. i *F. subpilosa* Ruzs. wymieniają się porami swej aktywności dobowej w sytuacji, gdy przyjdzie im zasiedlać wspólny teren. Okresy aktywności każdego z tych gatunków są w takich przypadkach inne niż właściwe danym mrówkom pozbawionym kłopotliwego sąsiedztwa (Stebaev, Reznikova 1972).

Wiele przystosowań do konkurencji biernej przejawia się w behawiorze mrówek. Wiele mrówek nieterytorialnych, np. *Myrmica rugulosa* Nyl. czy *M. laevinodis* Nyl., przeszukujących pola troficzne swych terytorialnych sąsiadów, dysponuje systemem bardzo szybkiej, masowej mobilizacji roju do nowo pojawiających się źródeł pokarmu. Dzięki temu mają one możliwość efektywnej ich eksploatacji zanim jeszcze zasoby te zostaną wykryte i opanowane przez silniejszych gospodarzy terenu (Zakharov 1972, Dobrzańska, Dobrzański 1976, Cammaerts 1977, 1978, de Vroey 1979a). Japońskie mrówki nieterytorialne *Formica japonica* Motsch., zasiedlając miejsca wolne od ich terytorialnych konkurentów, penetrują poblizze gniazd w sposób zwarty, natomiast w obecności *Formica exsecta* Nyl. i *F. truncorum* Fabr. rozproszone robotnice tego gatunku znacznie oddalają się od swych mrowisk w poszukiwaniu pokarmu (Yasuno 1965).

Na zakończenie tego przeglądu należy zwrócić uwagę na pewne trudności interpretacyjne niektórych przypadków. Otóż częste wśród mrówek przystosowania do „wymijania się” (w przestrzeni lub czasie) mogą być traktowane jako akty aktualnej konkurencji biernej, ale także jako ewolucyjne efekty domniemanej, dawnej rywalizacji czynnej. Ponadto między konkurencją bierną a czynną granica jest bardzo płynna. Wśród mrówek powszechna jest bowiem sygnalizacja chemiczna (feromonowa), w związku z czym mogą one na siebie skutecznie oddziaływać za pomocą swoistych „psychogazów” (Regnier, Wilson 1971), bez bezpośredniego kontaktu fizycznego.

Z kolei typowa czynna konkurencja między mrówkami to, według rozpowszechnionego mniemania, przede wszystkim zaciekle walki na śmierć i życie. Są one istotnie częste, a przez swą atrakcyjność dodatkowo przyciągają uwagę badaczy. Dokładniejsze jednak obserwacje pozornie bezkonfliktowo współżyjących gatunków pozwalają wykryć wiele bardzo interesujących przejawów czynnej rywalizacji, jednakże dokonywanej bardziej subtelnymi, wręcz wyrafinowanymi metodami. Kolejne rozdziały, poświęcone konkurencji wewnątrz- i międzygatunkowej, zawierają wymowne tego przykłady.

Konkurencja wewnątrzgatunkowa i międzygatunkowa

Według tzw. hipotezy Gause'a, będącej jedną z podstaw teorii konkurencji biologicznej (Gause, Witt 1935), dwa gatunki o zbliżonych wymaganiach ekologicznych mogą zgodnie współbytować ze sobą tylko w takim przypadku, jeśli dla osiągnięcia właściwego każdemu z nich maksimum zagęszczenia populacji (limitowanego wewnątrzgatunkowymi mechanizmami samoregulującymi) wystarcza ta część środowiska (rozumianego jako zestaw parametrów ekologicznych), która stanowi optimum dla danego gatunku. Jeśli dla któregoś z partnerów jest to niewystarczające, zostaje on zmuszony do uzupełniającej eksploatacji czynników środowiskowych pozaoptimalnych, lecz mieszczących się w granicach jego tolerancji ekologicznej. Tym samym może wkroczyć w optimum (niszę) drugiego gatunku i (automatycznie) działać nań ograniczająco.

Implikacje hipotezy Gause'a są następujące. Najostrzejsza konkurencja występuje między organizmami o podobnych niszach, a więc z reguły między gatunkami spokrewnionymi (zwykle mają one zbliżone wymagania ekologiczne) — im bliższe więc pokrewieństwo, tym silniejsza rywalizacja. Jeśli tak, to najostrzejsza konkurencja winna się dokonywać w obrębie gatunku: między poszczególnymi osobnikami, a w przypadku owadów socjalnych między wyodrębnionymi ich grupami (społeczeństwami).

Tego zdania jest większość autorów (Wilson 1971, Carrol, Janzen 1973, Hölldobler, Wilson 1977, Vepsäläinen 1978), chociaż zdarzają się i zdania przeciwne (de Vroey 1979b, 1980). Kontrargumentacja wobec prawa Gause'a oparta jest jednak na fałszywym założeniu, że miarą nasilenia konkurencji jest agresywność (przemoc fizyczna). Błądność takiego rozumowania powinny wykazać przytoczone przykłady.

Konkurencja wewnątrzgatunkowa

Literaturowe dane na temat rywalizacji między obcymi społeczeństwami mrówek tego samego gatunku są stosunkowo skąpe. Pozwalają jednak sądzić, że taka konkurencja dokonuje się przede wszystkim czynnie, przy czym bezwzględne zmagania fizyczne (tzw. wojny mrówek), choć występują często, nie są jednakże zjawiskiem powszechnym i zwykle pociągają za sobą niewiele ofiar.

Do drastycznych wyjątków należy zaliczyć zdarzające się okresowo zażarte bitwy między sąsiadującymi ze sobą mrowiskami *Formica polyctena* Foerst. Otóż wojny tych leśnych mrówek toczą się wiosną, tj. w okresie, gdy po śnie zimowym robotnice rozpoczynają intensywną eksplorację terenu w poszukiwaniu niewielkich jeszcze zasobów pokar-

mu białkowego (drobnych bezkręgowców), niezbędnego dla masowo składających jaja samic i rozwijających się larw. Ubiegłoroczne granice terytoriów są już nieaktualne i spotykające się mrówki z obcych rojów wszczynają zaciekle bitwy, masowo mordując się wzajemnie. Zabite mrówki (tysiące dziennie) są skrzętnie zbierane, znoszone do gniazd i wykorzystywane jako pokarm. Mrówcze wojny ustają przed latem, gdy, z jednej strony, kończy się okres rozwoju larw, z drugiej zaś, wzrasta dostępność normalnej zdobyczy. Nasuwa się zatem przypuszczenie, że główną funkcją wiosennych konfliktów jest zaspokajanie głodu białkowego. Niejako przy okazji uaktualniane są zasięgi terytoriów poszczególnych mrowisk, stosownie do ich siły (=liczebności). W tej sytuacji zatem wewnątrzgatunkowa konkurencyjność splata się nierozzerwalnie z kanibalistycznym drapieżnictwem (de Bruyn, Mabelis 1972, Mabelis 1979a, b).

Z innych mrówek, zwyczajowo prowadzących zaciekle wojny wewnątrzgatunkowe, wymienić można *Tetramorium caespitum* L. — jednak w czasie tych potyczek tylko niewiele osobników bywa zranionych lub zabitych (Wilson 1971). Podobnie jest u żniwiarek (*Pogonomyrmex* Mayr). Na przykład pojedynki między robotnicami *P. occidentalis* Cresson kończą się zwykle bez szkody dla zmagających się osobników, które często poprzestają na wrywaniu sobie niesionych nasion (Clark, Comanor 1973). Wspomniane uprzednio mrówki *Pogonomyrmex barbatus* F. Smith i *P. rugosus* Em. (i inne z tego rodzaju) zażarcie walczą z robotnicami z obcych społeczeństw tych samych gatunków tylko w obrębie szlaków pokarmowych. Pojedynki poza szlakami są sporadyczne; często nawet miejscowe robotnice wynoszą intruzów poza swe terytorium (kilkanaście metrów od gniazda), nie czyniąc im żadnej krzywdy — pomijając fakt, że tak potraktowana mrówka zazwyczaj nie jest już w stanie trafić do własnego gniazda (Hölldobler 1976a, 1979). Analogiczną taktykę stośują nasze krajowe mrówki — małeńkie *Leptothorax acervorum* Fabr. (Dobrzański 1966).

Walki, które można uznać za pozorowane, toczą mrówki *Myrmica laevinodis* Nyl. z sąsiadujących ze sobą gniazd. Jako przedstawicielki podrodziny *Myrmicinae*, są one uzbrojone w żądła, a ich pojedynki — toczone przy źródłach pokarmu (np. wokół karmników z cukrem), bądź na znacznych przestrzeniach podczas masowych wiosennych przeprowadzek i „rojenia się” (podziałów dużych społeczeństw) — sprawiają wrażenie bardzo zajadłych. Walczące mrówki, zwykle poszczepiane parami, po rozdzieleniu najczęściej zachowują pełnię sił (obserwacje własne, nie publikowane).

Najbardziej zdumiewające zjawisko z dziedziny stosunków wewnątrzgatunkowych u mrówek (a chyba i u owadów społecznych w ogóle)

wykryto u *Myrmecocystus mimicus* Wheeler. Mrówki te posiadły sposób zupełnie bezkrwawej walki o pokarm i terytorium. Jak już wspomniano, gatunek ten charakteryzuje przestrzenno-czasowa strategia terytorialna. Możliwe są zatem sytuacje, gdy źródło pokarmu pojawiające się w pobliżu jakiegoś gniazda zostaje wpierw wykryte i opanowane przez furazerów z bardziej odległego mrowiska. Część osobników wraca wówczas do własnego gniazda i sprowadza grupę około 200 robotnic, które otaczają wejście do obcego gniazda i angażując jego mieszkańców w pozorowany konflikt, blokują im dostęp do pozyskiwanej zdobyczy. Wybiegające z obłożonego gniazda robotnice są prowokowane do swoistych zrytualizowanych pojedynków. Spotykające się obce osobniki początkowo zwracają się ku sobie głowami, następnie zaczynają krążyć wokół siebie na szcudłowato wyprostowanych nogach, unosząc w górę odwłoki i kierując je w stronę przeciwnika. Wzajemnie uderzają się przy tym czułkami i odnóżami. Symulowana walka trwa 10 - 30 sekund, po czym mrówki poszukują nowych partnerów. Konflikt przy gnieździe trwa do czasu wyeksploatowania źródła pokarmu, które stało się przyczyną zatargu (zwykle bywa nim ujawniające się na powierzchni gruntu skupisko termitów). Strategia terytorialna *M. mimicus* nie wyklucza przypadkowego nakładania się na siebie stref aktualnej penetracji dwóch pobliskich mrowisk. Wówczas na spornym obszarze gromadzą się liczne robotnice z rywalizujących społeczeństw i rozpoczynają pozorowaną walkę, tzw. turniej, który trwać może nawet wiele dni. W czasie konfliktu utrzymywana jest stała łączność z macierzystymi gniazdami, skąd nieprzerwanie sprowadzane są nowe siły. Cała akcja, będąca, jak się wydaje, obustronną demonstracją siły, trwa do czasu, gdy którejś ze stron uda się „przelicytować” przeciwnika. Słabszy rój wycofuje się wówczas ze spornego terenu. Rytualne turnieje *M. mimicus* można traktować jako naturalne mechanizmy, ograniczające samobójcze działania w obrębie gatunku. Prawdopodobnie jednak służą one przede wszystkim wzajemnemu oszacowaniu sił, zabezpieczając rywalizujące społeczeństwa przed ryzykiem podjęcia prawdziwej walki wobec niepewności jej wyniku. W przypadku bowiem znacznej dysproporcji sił (gdy stosunek liczebny wrogich stron wynosi co najmniej 10 : 1), turniej przeradza się w ostry konflikt. Silniejszy rój bezpardonowo napada wówczas na słabsze mrowisko, mordując robotnice i rabując potomstwo (larwy i poczwarki) oraz żywe zbiorniki pokarmu (w społeczeństwach *Myrmecocystus* występuje specjalna grupa funkcjonalna robotnic-zbiorników, magazynujących zapasy pokarmu w silnie rozdymających się odwłokach) (Hölldobler 1976b, 1979, Hölldobler, Lumsden 1980).

Podobne graniczne walki turniejowe występują u bardzo pospolitych w Polsce i całej Palearktyce mrówek *Lasius niger* L. Dziwić się należy,

że dotychczas terytorialne obyczaje tego spotykanego powszechnie gatunku nie zostały jeszcze opisane (obserwacje własne, nie publikowane). Sytuacja jest przy tym analogiczna, jak w przypadku *Myrmecocystus mimicus* Wheeler. Mrówki *L. niger* unikają wprawdzie ryzykownych walk międzyspółecznych, ale bardzo skwapliwie tępią praktycznie bezbronne młode samice własnego gatunku, które po locie godowym poszukują miejsc na założenie gniazda (Pontin 1960).

Konkurencja międzygatunkowa

Agresywne zachowanie się wobec siebie mrówek odmiennych gatunków zdarza się znacznie częściej niż w przypadku kontaktów wewnątrzgatunkowych. Większość doniesień o mrówczych walkach międzygatunkowych pochodzi z obszarów tropikalnych i subtropikalnych. Szczególnie efektowne są opisy walk terytorialnych między mrówkami z rodzajów *Pheidole* Westw., *Anoplolepis* Santschi, *Oecophylla* F. Smith i *Iridomyrmex* Mayr, wydzierających sobie terytoria w koronach drzew. Wielodniowe bitwy toczą się w takich przypadkach na pniach palm kokosowych lub drzewek cytrynowych (Way 1953, Steyn 1954, Brown 1959). Mrówki palearktyczne, w tym gatunki powszechnie występujące w Polsce, także często walczą ze sobą zażarcie (Dobrzański 1959, Dobrzańska, Dobrzański 1962, Marikovskiy 1965, Czechowski 1977, Demchenko 1979).

Pospolitą w Polsce mrówką o bardzo wojowniczym usposobieniu jest *Formica sanguinea* Latr. Związane jest to z przynależnością tego gatunku do grupy pasożytów społecznych (porywanie potomstwa mrówek innych gatunków z ich gniazd) (Dobrzański 1961, 1965, Czechowski 1975). Tym niemniej przyrodzona skłonność mrówek *F. sanguinea* do walki może być przez nie wykorzystywana do regulowania liczebności gatunków konkurujących z nimi o pokarm i terytorium. Siła fizyczna, agresywność i ewolucyjnie wypracowana sprawna taktyka walki zapewnia społeczeństwom *F. sanguinea* sukces bez ryzyka nadmiernych strat własnych. Znany jest przypadek niemal całkowitego zlikwidowania w wyniku dwudniowej walki sporej kolonii mrowisk *Formica cinerea* Mayr, wykorzystującej wspólne z *F. sanguinea* pole troficzne (Czechowski 1975).

Jednak i w relacjach międzygatunkowych mrówki wykazują niekiedy tendencje do „bezkrwawego” rozstrzygnięcia konfliktów. Kilkakrotnie już wspomniane mrówki z rodzaju *Myrmecocystus* Wesm., zasiedlające półpustynne rejony południowej części USA, w porze suchej prowadzą utajone życie podziemne, używając zapasy nagromadzone w odwłokach robotnic-zbiorników. W porze wilgotnej zaś penetrują powierzchnię w poszukiwaniu pokarmu, zagrażając społeczeństwom *Conomyrma bicolor* Wheeler, wykorzystującym te same źródła pożywienia. Początek

aktywności mrówek *Myrmecocystus* staje się dla ich konkurentów sygnałem do podjęcia swoistego ataku. Robotnice *C. bicolor* otaczają wejścia do gniazd mrówek *Myrmecocystus*, uniemożliwiając im wychodzenie na powierzchnię, po czym zarzucają je drobnymi kamykami, ziarnkami piasku itp. Trwa to przez cały okres aktywności społeczeństw *Myrmecocystus* — niemal codziennie. Jego skuteczność jest ogromna: furaz napastowanych mrówek obniża się przeciętnie do 1/8 normalnego zapotrzebowania. Swą taktykę *C. bicolor* stosuje wobec kilku gatunków z rodzaju *Myrmecocystus*, zależnie od cyklu aktywności dobowej konkurentów — dniem (wobec *M. mimicus* Wheeler i *M. depilis* For.) lub nocą (wobec *M. mexicanus* Wesm.). Nękanie w ten sposób mrówki biernie poddają się presji, nie stawiając czynnego oporu (Möglich, Alpert 1979).

„Psychiczna” przewaga wystarcza także pospolitym mrówkom *Lasius niger* L. do wygrywania konkurencji o pokarm i przestrzeń życiową z ich nieterytoryalnymi sąsiadami, społeczeństwami *Myrmica rugulosa* Nyl. *M. rugulosa*, jak inni przedstawiciele tego rodzaju, zwykle pierwsze odkrywają i opanowują nowo pojawiające się na wspólnym polu troficznym źródła pokarmu. Jednak pojawiające się z opóźnieniem robotnice *L. niger* zmuszają je do ustąpienia, czyniąc to w sposób czynny, lecz bezkonfliktowy. Pojedyncze mrówki *L. niger* chwytają najadające się osobniki *M. rugulosa* za odnóże lub pomostek i odciągają je lub odnoszą o kilka centymetrów od zdobyczy. Potraktowana tak mrówka zwykle nie przeciwstawia się; przeciwnie — przyjmuje postawę podporządkowania, podkurczając odnóże (jest to ewenement w stosunkach między różnymi gatunkami zwierząt). Dominacja *L. niger* jest niezależna od stosunku sił. Bywa, że nawet jedna mrówka tego gatunku przystępuje do eksmitowania okupujących źródło pokarmu kilkunastu lub nawet kilkudziesięciu konkurentek. Niekiedy, wobec radykalnego pogorszenia się warunków pokarmowych, mrówki *L. niger* posuwają się nawet do usuwania społeczeństw *M. rugulosa* z ich własnych gniazd. Czynią to, oblegając obce gniazda i wynosząc ich mieszkańców. Obrona *M. rugulosa* sprowadza się wyłącznie do prób barykadowania wejść od wewnątrz. Trwa to tak długo (kilka dni), aż społeczeństwo *M. rugulosa* wyprowadzi się na stosowną odległość (Czechowski 1979, de Vroey 1979a). Podobną taktykę (odnoszenie od źródeł pokarmu) stosują mrówki *Manica rubida* Latr. wobec *Myrmica scabrinodis* Nyl. i *M. laevinodis* Nyl. (Le Masne 1965).

Zakończenie

Terytorializm, hierarchiczne podporządkowanie gatunków, wewnątrzgatunkowa i międzygatunkowa rytualizacja zachowań — to zjawiska, które z jednej strony świadczą o istnieniu silnej konkurencji mię-

dzy mrówkami, z drugiej zaś stanowią ewolucyjnie wykształcone mechanizmy, zabezpieczające przed wzajemnym wyniszczaniem się. Plastyczność eto-ekologiczna mrówczych społeczeństw pozwala im zresztą nawet na doraźne łagodzenie wzajemnej wrogości. Zdarza się, że żyjące obok siebie i kontaktujące się mrówki różnych gatunków przyzwyczajają się do siebie na tyle, że ich agresywność wobec siebie jest mniejsza niż obcych sobie mrówek tych samych gatunków (Sejma 1971).

Z kolei zestawienie najagresywniejszych wobec siebie gatunków wskazuje, że najbardziej wrogie reakcje występują między mrówkami niedawno introdukowanymi na dany obszar z odległych rejonów geograficznych a przedstawicielami myrmekofauny miejscowej, zwłaszcza spokrewnionymi z nimi systematycznie lub zbliżonymi ekologicznie. Do najbardziej wojowniczych imigrantów należą m.in. tzw. mrówki ogniaste: *Solenopsis saevissima* F. Smith, *S. invicta* Buren i *S. geminata* Fabr. oraz mrówka argentyńska, *Iridomyrmex humilis* Mayr, wszystkie przeniesione z Ameryki Południowej do Ameryki Północnej (Haskins, Haskins 1965, Crowell 1968, Wilson 1971, Baroni Urbani, Kannowski 1974, Wolf 1978).

Można oczywiście przypuszczać, że w ciągu odpowiednio długiego czasu, w wyniku ewolucyjnych procesów adaptacyjnych, nastąpi takie wpasowanie nowych elementów w złożoną strukturę lokalnych zoocenoz, które pozwoli na w miarę zgodną ich koegzystencję z mrówkami miejscowymi — tak, jak to ma miejsce w z dawien dawna ustabilizowanych biocenozach.

PISMIENNICTWO

- Baroni Urbani C., Kannowski P. B. 1974. Patterns in the red imported fire ant settlement of a Louisiana pasture: some demographic parameters, interspecific competition and food sharing. *Environ. Ent.*, 3 : 755 - 760.
- Brian M. V. 1952a. Interaction between ant colonies at an artificial nest-site. *Ent. Monthly Mag.*, 88 : 84 - 88.
- Brian M. V. 1952b. The structure of a dense natural ant population. *J. Anim. Ecol.*, 21 : 12 - 24.
- Brown E. S. 1959. Immature nutfall of coconuts in the Solomon Islands. II. Changes in ant populations, and their relation to vegetation. *Bull. Ent. Res.*, 50 : 523 - 558.
- Bruyn G. J. De, Mabelis A. A. 1972. Predation and aggression as possible regulatory mechanisms in *Formica*. *Ekologia Pol.*, 20 : 93 - 101.
- Cammaerts M. C. 1977. Recruitment to food in *Myrmica rubra* L. *Proc. 8th Int. Congr. IUSSI, Wageningen*, 294 s.

- Cammaerts M. C. 1978. Recruitment to food in *Myrmica rubra* L. Biol. Behav., 4:159 - 172.
- Carroll C. R., Janzen D. H. 1973. Ecology of foraging by ants. Ann. Rev. Ecol. Syst., 4:231 - 257.
- Clark W. H., Comanor P. L. 1973. Notes on the interactions between individuals of two colonies of *Pogonomyrmex occidentalis* (Cresson) (Hymenoptera: Formicidae). Entomologist, 106:277 - 278.
- Crowell K. L. 1968. Rates of competitive exclusion by the Argentine ant in Bermuda. Ecology, 49:551 - 555.
- Czechowski W. 1975. Wyprawy rabunkowe *Formica* (*Raptiformica*) *sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). Przegl. Zool., 19:33 - 43.
- Czechowski W. 1977. Konflikty terytorialne między różnogatunkowymi społeczeństwami mrówek. Przegl. Zool., 21:131 - 138.
- Czechowski W. 1979. Competition between *Lasius niger* (L.) and *Myrmica rugulosa* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). Ann. Zool., 34:437 - 451.
- Demchenko A. V. 1979. Posledstviya vvedeniya novogo dominanta v mnogovidovuju asociaciju muravejnikov. Zool. Ž., 58:370 - 377.
- Dlussky G. M. 1965. Ochronjaemaja territorija u murav'ev. Ž. Obšč. Biol., 26:479 - 489.
- Dobrzańska J., Dobrzański J. 1962. Quelques observations sur les luttes entre différentes espèces de fourmis. Acta Biol. Exp., 22:269 - 277.
- Dobrzańska J., Dobrzański J. 1976. The foraging behavior of the ant *Myrmica laevinodis* Nyl. Acta Neurobiol. Exp., 36:545 - 559.
- Dobrzański J. 1959. Zmienność taktyki bojowej u pewnych gatunków mrówek w zależności od sytuacji zewnętrznej. Zjazd Anat. i Zool. Pol., Kraków, 495 - 497.
- Dobrzański J. 1961. Sur l'éthologie guerrière de *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptère, Formicidae). Acta Biol. Exp., 21:53 - 73.
- Dobrzański J. 1965. Genesis of social parasitism among ants. Acta Biol. Exp., 25:59 - 71.
- Dobrzański J. 1966. Contribution to the ethology of *Leptothorax acervorum* (Hymenoptera: Formicidae). Acta Biol. Exp., 26:71 - 78.
- Gause G. F., Witt A. A. 1935. Behavior of mixed populations and the problem of natural selection. Amer. Natural., 69:596 - 609.
- Haskins C. P., Haskins E. F. 1965. *Pheidole megacephala* and *Iridomyrmex humilis* in Bermuda equilibrium or slow replacement? Ecology, 46:736 - 740.
- Hölldobler B. 1976a. Recruitment behavior, home range orientation and territoriality in Harvester ants, *Pogonomyrmex*. Behav. Ecol. Sociobiol., 1:3 - 44.
- Hölldobler B. 1976b. Tournaments and slavery in a desert ant. Science, 192:912 - 914.
- Hölldobler B. 1979. Territoriality in ants. Proc. Amer. Phil. Soc., 123:211 - 218.
- Hölldobler B., Lumsden Ch. J. 1980. Territorial strategies in ants. Science, 210:732 - 739.
- Hölldobler B., Wilson E. O. 1977. The number of queens: an important trait in ant evolution. Naturwissenschaften, 64:8 - 15.
- Le Masne G. 1965. Les transports mutuels autor des nids de *Neomyrma rubida* Latr.: Un nouveau type de relations interspecificques chez les fourmis? C. R. Congr. IUSSI, Toulouse, 303 - 322.

- Levieux J. 1971. Mise en évidence de la structure des nids et de l'implantation des zones de chasse de deux espèces de *Camponotus* (*Hym.*, *Form.*) à l'aide de radio-isotopes. *Insectes Soc.*, 28 : 29 - 48.
- Mabelis A. A. 1979a. Distribution of red wood ants (*Formica polyctena* Foerster) over the foraging area of their nest, and the influence of a conspecific neighbouring population. *Nether. J. Zool.*, 29 : 221 - 232.
- Mabelis A. A. 1979b. Wood ant wars. The relationship between aggression and predation in the red wood ant (*Formica polyctena* Först.). *Nether. J. Zool.*, 29 : 451 - 620.
- Marikovskiy P. I. 1965. Colonies of yellow ants (*Lasius flavus* De Geer) as theatre of struggle between nest colonies of other ant species. *Insectes Soc.*, 12 : 63 - 70.
- Möglich M. H. J., Alpert G. D. 1979. Stone dropping by *Conomyrma bicolor* (*Hymenoptera: Formicidae*): a new technique of interference competition. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 6 : 105 - 113.
- Pisarski B. 1972. La structure des colonies polycaliques de *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. *Ekologia Pol.*, 20 : 111 - 116.
- Pisarski B. 1973. Struktura społeczna *Formica* (*C.*) *exsecta* Nyl. (*Hymenoptera: Formicidae*) i jej wpływ na morfologię, ekologię i etologię gatunku. *Warszawa*, 134 s.
- Pisarski B. 1978. Evolution of the competitive behaviour in social insects. *Proc. 8th Symp. Soc. Insects Sect. PES, Puławy*, 17 - 21.
- Pontin A. J. 1960. Field experiments on colony foundation by *Lasius niger* (L.) and *L. flavus* (F.) (*Hym.*, *Formicidae*). *Insectes Soc.*, 7 : 227 - 230.
- Regnier F. E., Wilson E. O. 1971. Chemical communication and „propaganda” in slave-maker ants. *Science*, 172 : 267 - 269.
- Reznikova J. I. 1971. Vzaimodejstvie murav'ev raznykh vidov, obitajuščich na odnoj territorii. W: *Murav'i i zaščita lesa*, Moskva, 62 - 64.
- Reznikova J. I. 1974. Ustoičivost' granic ochraniaemykh territorij u lugogovo murav'ja *Formica pratensis* Retz. W: *Voprosy entomologii Sibiri*, Novosibirsk, 19 - 20.
- Sejma F. A. 1971. K voprosu ob otnošenijach murav'ev s ochraniaemyimi territorijami. W: *Murav'i i zaščita lesa*, Moskva, 69 - 71.
- Stebaev I. V., Reznikova J. I. 1972. Two interaction types of ants living in steppe ecosystem in South Siberia, USSR. *Ekologia Pol.*, 20 : 103 - 109.
- Steyn J. J. 1954. The pugnacious ant (*Anoplolepis custodiens* Smith) and its relation to the control of citrus scales at Letaba. *Mem. Ent. Soc. S. Afr.*, 3 : 1 - 96.
- Vepsäläinen K. 1978. Modes of competition in ants. *Proc. 8th Symp. Soc. Insects Sect. PES, Puławy*, 25 - 29.
- Vroey C. De 1979a. Relations interspécifiques chez les fourmis. *C. R. UIEIS* *sect. franç.*, Lausanne, 107 - 113.
- Vroey C. de 1979b. Aggression and Gause's law in ants. *Physiol. Ent.*, 4 : 217 - 222.
- Vroey C. De. 1980. Mesure de l'agressivité chez *Myrmica rubra* (*M. laevinodis*, *Formicidae*). *Biol. Behav.*, 5 : 37 - 46.
- Way M. J. 1953. The relationship between certain ant species with particular reference to biological control of the coreid, *Theraptus* sp. *Bull. Ent. Res.*, 44 : 669 - 691.

- Wilson E. O. 1971. The insect societies. Cambridge, Mass., Belknap Press Harvard Univ. Press, 12 : 548 s.
- Wolf R. 1978. Fire ants. Florida Natur., 51 : 10 - 12.
- Yasuno M. 1965. Territory of ants in the Kayano grassland at Mt. Hakkōda. Sci. Rep. Tōhoku Univ., ser. 4 (Biol.), 31 : 195 - 206.
- Zakharov A. A. 1972. Vnutrividovye otnošenija u murav'ev. Moskva, Nauka, 216 s.

Instytut Zoologii PAN
ul. Wilcza 64, 00-679 Warszawa