



**Muzeum i Instytut Zoologii
Polskiej Akademii Nauk
Pracownia Owadów Społecznych i Myrmekofilnych**



Piotr Ślipiński

**Plastyczność strategii konkurencyjnej mrówki
*Formica sanguinea***

**Rozprawa doktorska wykonana
pod kierunkiem
prof. dr. hab. Wojciecha Czechowskiego**

Warszawa 2015

Pracę tę dedykuję Cierpliwości

*Cierpliwości prof. Wojciecha Czechowskiego,
który włożył wiele wysiłku w powstanie tego manuskryptu.*

*Cierpliwości mojej Rodziny i wielu innych osób,
oczekujących na moją obronę*

Ja sam nigdy nie byłem przesadnie cierpliwym człowiekiem

Spis treści

1. Wstęp.....	5
1.1. Wprowadzenie	5
1.2. Gatunek	8
1.3. Cel pracy, hipotezy.....	12
2. Czas i teren badań	14
2.1. Informacje ogólne	14
2.2. Środowiska, stanowiska badawcze i kolonie <i>F. sanguinea</i>	18
3. Metodyka i materiał	23
3.1. Badania terenowe	23
3.2. Analizy statystyczne.....	32
4. Wyniki	36
4.1. Zależność pozagniazdowej aktywności robotnic <i>F. sanguinea</i> od położenia geograficznego kolonii i oddalenia od gniazda	36
4.2. Równomierność rozmieszczenia robotnic <i>F. sanguinea</i> w przestrzeni i czasie	38
4.3. Zróżnicowanie kierunków penetracji <i>F. sanguinea</i> w obrębie stref wokółgniazdowych.....	41
4.4. Efektywność wykorzystania informacji o pokarmie przez	47
<i>F. sanguinea</i>	47
4.5. Ciągłość wykorzystania przez <i>F. sanguinea</i> obszaru wokółgniazdowego w aspekcie czasowo-przestrzennym	50
4.6. Aktywność mrówek z gatunków podporządkowanych w sąsiedztwie kolonii <i>F. sanguinea</i>	52
4.7. Wielkość pola troficznego <i>F. sanguinea</i> i relacje z mrówkami terytorialnymi	59
4.8. Wpływ aktywności rajdowej kolonii <i>F. sanguinea</i> na rutynowe furażowanie i penetrację terenu.....	69
4.9. Aktywność niewolnic <i>F. fusca</i> w koloniach <i>F. sanguinea</i>	71

5.	Omówienie wyników i dyskusja	73
5.1.	Konkurencyjność <i>F. sanguinea</i> w aspekcie geograficzno-klimatycznym	73
5.2.	„Terytorium” czasowo-przestrzenne <i>F. sanguinea</i>	77
5.3.	Relacje <i>F. sanguinea</i> z gatunkami terytorialnymi	79
5.4.	Rajdy <i>F. sanguinea</i> jako mechanizm żerowania i konkurencji.....	81
5.5.	Wpływ niewolnic na konkurencyjność kolonii <i>F. sanguinea</i>	83
6.	Podsumowanie i wnioski.....	86
7.	Bibliografia.....	88

1. Wstęp

1.1. Wprowadzenie

Konkurencja jest jedną z głównych sił kształtujących strukturę hierarchiczną w obrębie wielogatunkowych zespołów mrówek (Reznikova 1983, Savolainen i Vepsäläinen 1988, Savolainen i in. 1989, Sanders i Gordon 2003, Adler i in. 2007, Cerdá i in. 2013). Zagadnienia konkurencji wśród mrówek są studiowane wielowątkowo od wielu lat, poczynając od badania bezpośrednich oddziaływań międzyosobniczych (np. Le Masne 1967, Savolainen 1991, Czechowski 1979, 2004, de Vroey 1980, Maák i in. 2014, Vepsäläinen i Czechowski 2014), po rolę konkurencji w kształtowaniu wielogatunkowych zespołów (np. Reznikova 1980, 1983, Vepsäläinen i Pisarski 1982, Savolainen i Vepsäläinen 1989, Sanders i Gordon 2003, Adler i in. 2007, Czechowski i in. 2013, Maák i in. 2014, Ślipiński i in. 2014).

Ewolucyjnym efektem działania konkurencji w międzygatunkowych relacjach mrówek jest różnicowanie strategii furazowania oraz przestrzenny i/lub czasowy podział niszy ekologicznej (w aspekcie zarówno pokarmowym, jak i siedliskowym), w znacznym stopniu wspólnej dla większości współwystępujących gatunków. W klasycznym ujęciu wyróżniane są dwa główne typy konkurencji wśród zwierząt: konkurencja eksploatacyjna (pośrednia) i konkurencja interferencyjna (bezpośrednia). Pierwsza polega na jak najszybszym wykryciu zasobów będących przedmiotem rywalizacji (np. źródeł pokarmu) i wykorzystaniu ich przed innymi. W przypadku konkurencji eksploatacyjnej wśród mrówek strategię tę stosują tzw. gatunki oportunistyczne, specjalizujące się w szybkim odnajdywaniu pokarmu i eksploataowaniu go zanim pojawią się silniejsi konkurenci (Wilson 1971). W strefie klimatu umiarkowanego grupę tę reprezentują m.in. niektóre gatunki z podrodzaju *Serviformica* (np. *Formica fusca*), charakteryzujące się działającymi w pojedynkę szybkimi i zwinnymi robotnikami, a także gatunki z rodzaju *Myrmica*, odznaczające się sprawnym systemem masowej rekrutacji do pokarmu (np. Savolainen i Vepsäläinen 1989, Savolainen

1990). Konkurencja interferencyjna natomiast to antagonistyczna relacja między osobnikami, następująca w wyniku bezpośredniego spotkania przedstawicieli form agresywnych. Wśród mrówek stosują ją głównie gatunki behawioralnie dominujące, w kontaktach międzygatunkowych wykorzystujące fizyczną przewagę osobniczą, na przykład reprezentanci podrodzaju *Formica* s. str. (np. Fellers 1987, Savolainen 1991).

W strefie klimatu umiarkowanego (choć nie tylko; zob. Cerdá i in. 2013) zespoły mrówek – zgodnie z zarysowaną przez Rezniková (1980, 1983), a rozwiniętą głównie przez B. Pisarskiego i K. Vepsäläinena (Vepsäläinen i Pisarski 1982, Savolainen i Vepsäläinen 1988, Pisarski i Vepsäläinen 1989), teorią międzygatunkowej hierarchii konkurencyjnej – są zorganizowane hierarchicznie w oparciu o potencjał konkurencyjny gatunków składowych, przekładający się na stopień kontroli niszy pokarmowej. W klasycznym ujęciu wyróżnia się trzy główne poziomy hierarchii. Poziom pierwszy (najniższy) tworzą gatunki podporządkowane uległe (*submissives*), których kolonie w konfrontacji z gatunkami postawionymi wyżej w hierarchii konkurencyjnej bronią jedynie swoich gniazd; poza gniazdem ustępują bez walki, nie broniąc przed silniejszymi konkurentami doraźnie eksploatowanych źródeł pożywienia. Poziom drugi (pośredni) stanowią gatunki podporządkowane agresywne (*encounters*); ich kolonie są w stanie aktywnie bronić – oprócz gniazda – także zmonopolizowanych źródeł pokarmu w obrębie pola troficznego. Poziom trzeci (najwyższy) tworzą gatunki terytorialne (*territorials*), których kolonie ustanawiają i bronią granic całych pól troficzných przed koloniami innych gatunków terytorialnych i obcymi koloniami własnego gatunku.

Gatunki terytorialne, jako dominanty wielogatunkowych zespołów konkurencyjnych, są główną siłą kształtującą – zarówno pod względem składu, jak i organizacji przestrzennej – zgrupowania mrówek w środowiskach, w których występują. Za sprawą wysokiej liczebności i agresywności robotnic lokalnie wykluczają się wzajemnie oraz wpływają ograniczająco na zagęszczenie gniazd, liczebność i dostosowanie (*fitness*) kolonii gatunków podporządkowanych, a także kształtują ich rozmieszczenie

przestrzenne (im dany gatunek jest bardziej konkurencyjny wobec dominanta, tym jego kolonie gniazdują dalej od kolonii gatunku terytorialnego; np. Vepsäläinen i Pisarski 1982, Czechowski i Markó 2006).

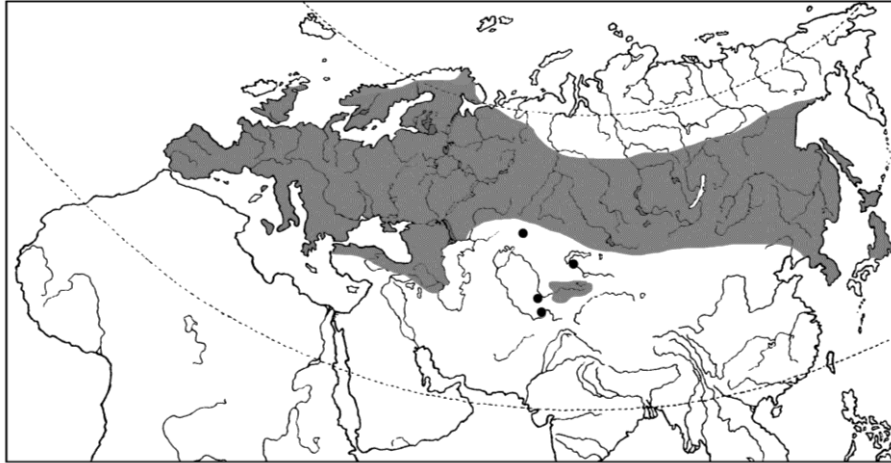
W lasach eurosyberyjskich, głównie iglastych i mieszanych, rolę terytorialnych dominantów zgrupowań pełnią zwykle – bardzo dobrze już pod tym względem poznane (Vepsäläinen i Pisarski 1982, Savolainen i Vepsäläinen 1988, Savolainen i in. 1989, Punttila i in. 1996, Domisch i in. 2005) – tzw. rude mrówki leśne, czyli gatunki z podrodzaju *Formica* s. str. (np. *Formica rufa*, *F. polycтена*, *F. aquilonia*, *F. truncorum*). W środowiskach otwartych (łąkach, pastwiskach, stepach) częstym terytorialnym dominantem tamtejszych zgrupowań mrówek jest, należąca do tego samego podrodzaju, *F. pratensis* (Reznikova 1980, 1983). W obrębie rodzaju *Formica* formami terytorialnymi (jakkolwiek niżej postawionymi w hierarchii niż gatunki z podrodzaju *Formica* s. str.) są też, przynajmniej niektóre, gatunki z podrodzaju *Coptoformica*, a wśród nich na pewno *F. exsecta* i *F. pressilabris* (Pisarski 1973, 1982, Czechowski 1975, 1976, Pisarski i Vepsäläinen 1989). Gatunkiem o udokumentowanej terytorialności jest również *Lasius fuliginosus*, aktywnie konkurujący z rudymi mrówkami leśnymi w środowiskach, gdzie mrówkom tym zdarza się współwystępować (zwykle są to lasy mieszane i liściaste) (np. Mabelis 1984, Czechowski i in. 2013, Markó i in. 2013), a także (niewystępujący w Polsce) *Liometopum microcephalum* (Petráková i Schlagamerský 2011).

Formica (Raptiformica) sanguinea – tytułowy bohater tego opracowania – jest w dotychczasowej literaturze w większości przypadków klasyfikowana jako gatunek terytorialny (Vepsäläinen i Pisarski 1982, Savolainen i in. 1989, Punttila i in. 1996, Czechowski 2000, Czechowski i Markó 2006, Alinvi i in. 2008, Väänänen i in. 2010). Savolainen i in. (1989) określają ten gatunek jako „agresywny i terytorialny”, jakkolwiek podporządkowany gatunkom z grupy *F. rufa*, a Czechowski (2000) jako „terytorialny, który w porze rajdów niewolniczych [zob. niżej] nie respektuje granic cudzych terytoriów”. Równocześnie niektóre publikacje (np. Kutter 1977) umiejscawiają *F. sanguinea* na środkowym poziomie hierarchii

konkurencyjnej (tj. wśród *encounters*). Na dobrą jednak sprawę opinie na temat terytorializmu czy braku terytorializmu *F. sanguinea* opierają się raczej na luźnych obserwacjach niż systematycznych badaniach strategii gatunku. Pod względem wyglądu zewnętrznego i bardzo dużej agresywności *F. sanguinea* przypomina gatunki z podrodzaju *Formica* s. str., tym łatwiej więc, przez analogię, o aprioryczne przypisywanie jej właściwości terytorialnych. Wstępne obserwacje poprzedzające niniejsze opracowanie sugerowały raczej niski status konkurencyjny omawianego gatunku (Ślipiński i in. 2011).

1.2. Gatunek

Formica sanguinea (zbójnica krwista) jest jedynym w Europie przedstawicielem podrodzaju *Raptiformica*, liczącego 15 gatunków – dwa palearktyczne i 13 nearktycznych. Wszystkie są pasożytami społecznymi uprawiającymi z zasady (zob. Savolainen i Deslippe 1996) fakultatywne niewolnictwo (zob. np. D’Ettore i Heinze 2001, Buschinger 2009). Pod względem zoogeograficznym *F. sanguinea* jest elementem palearktycznym o południowym typie rozmieszczenia (Czechowski i in. 2012). Jej zasięg rozciąga się równoleżnikowo od Portugalii po Japonię, a południkowo (w Europie) od Norwegii po Grecję (ryc. 1). Obejmuje więc dwie strefy klimatyczne (klimatu umiarkowanego chłodnego oraz umiarkowanego ciepłego) i znajduje się w strefie roślinnej lasów liściastych i mieszanych strefy umiarkowanej; zob. Czas i teren badań). Dobitnie wskazuje to na duży zakres plastyczności ekologicznej omawianego gatunku.



Ryc. 1. Areal gatunkowy *F. sanguinea* (wg Czechowskiego i in. 2012).

Formica sanguinea to mrówki dość duże (robotnice mierzą 6–9 mm), dwubarwne: tułów i przednia część głowy samic (robotnic i królowych) są czerwone, a odwłok i tylna część głowy brunatnoczarne; samce są czarne. Charakterystyczną cechą morfologii tego gatunku jest łukowate wcięcie w nadustku (ryc. 2). Jego znaczenie przystosowawcze nie jest jasne, chociaż wydaje się, że może być ono pomocne w transporcie poczwerek zrabowanych podczas rajdów (W. Czechowski, inf. ustna).



Ryc. 2. Głowa *F. sanguinea* – widoczne charakterystyczne wcięcie nadustka (fot. P. Ślipiński).

Pod względem ekologicznym *F. sanguinea* jest gatunkiem mezohigrokserofilnym i mezotermofilnym, politopem środowisk ciepłych

(zarówno leśnych, jak otwartych). Szczególnie często występuje na nasłonecznionych zrębach i polanach śródleśnych, skrajach lasów i pobrzeżach dróg, ale można ją również spotkać na łąkach i pastwiskach, a nawet na torfowiskach – zwłaszcza w pobliżu lasów. Gniazduje zwykle przy i w próchniejących pniakach, które częściowo obudowuje drobnym suchym materiałem roślinnym (ryc. 3); może także gniazdować całkowicie w ziemi, często (zwłaszcza w górach) pod kamieniami (Czechowski i in. 2012).



Ryc. 3. Typowe gniazdo *F. sanguinea* w pniaku częściowo obudowanym suchym materiałem roślinnym (fot. W. Czechowski).

Kolonia *F. sanguinea* może trwale naprzemiennie użytkować dwa gniazda: letnie, w miejscu odsłoniętym, dobrze nasłonecznionym, i zimowe, bardziej ukryte, do którego przenosi się na czas spoczynku z końcem sezonu wegetacyjnego (np. Wheeler 1910). Kolonie liczą od kilku do (rzadko) kilkudziesięciu tysięcy robotnic (Czechowski 1996). Są to najczęściej kolonie monodomiczne (jednogniazdowe), funkcjonalnie monogiczne (z kilkoma królowymi w gnieździe, z których królowa dominująca inhibuje rozrodczość pozostałych; Varvio-Aho i Pamilo 1979). Zdarzają się też oligogiczne kolonie polidomiczne – z jedną płodną królową w każdym z gniazd kilkunastogniazдового systemu (Pamilo i in. 1978, Seifert 2007, Czechowski i in. 2012), a nawet kolonie typowo poliginiczne (Pamilo i in. 1978, Haapaniemi i Pamilo 2012), zdolne do tworzenia systemów polidomicznych (wielogniazdowych).

Formica sanguinea okresowo zwiększa liczebność swojej kasty robotczej, przeprowadzając tzw. rajdy na mrowiska gatunków z podrodzaju *Serviformica* (w Polsce są to najczęściej *Formica fusca*, *F. cunicularia* i *F. cinerea*), skąd porywa poczwarki robotnic (Dobrzański 1961, Buschinger i in. 1980, D’Ettore i Heinze 2001, Mori i in. 2000, 2001). Wylęgające się z tych poczwarek robotnice, tzw. niewolnice (ryc. 4), integrują się z kolonią pasożyta społecznego w wyniku współgry procesów wczesnego uczenia się, czyli wpojenia (*imprinting*) (Le Moli i Mori 1985, 1987) oraz międzyosobniczej (w tym przypadku też międzygatunkowej) standaryzacji identyfikatorów zapachowych (Vienne i in. 1995, D’Ettore i Heinze 2001, Guillem i in. 2014). Udział niewolnic w koloniach *F. sanguinea* zwykle nie przekracza 20%, chociaż (rzadko) zdarzają się kolonie, w których stanowią one ponad połowę wszystkich robotnic (zob. Czechowski 1996); ogromna większość niewolnic pełni w mieszanym społeczeństwie funkcje wewnątrzgniazdowe (Kharkiv 1997a, b). Wiele kolonii w ogóle nie ma niewolnic (Czechowski 1996, Czechowski i in. 2012). Robotnice *F. sanguinea* – w odróżnieniu od innych gatunków uprawiających niewolnictwo, na przykład przedstawicieli rodzaju *Polyergus* – dzielą z niewolnicami (choć z różnymi udziałami) wszystkie codzienne czynności (w tym furazowanie). Rajdy przeprowadzają niekoniecznie każdego sezonu, ale – też w odróżnieniu od mrówek *Polyergus* – z napadniętych gniazd rabują nie tylko poczwarki robotnic, ale nawet małe larwy oraz larwy i poczwarki form seksualnych; często też masowo zabijają miejscowe robotnice, a trupy zanoszą do swoich gniazd (W. Czechowski, inf. ustna). Wszystko to sugeruje, że rajdy *F. sanguinea* (i zapewne innych gatunków z podrodzaju *Raptiformica*) są nakierowane nie tylko na pozyskanie dodatkowej siły robotczej, ale także w dużym stopniu na zdobycie pokarmu białkowego (Dobrzański 1965, Mori i in. 2001). Nowe kolonie *F. sanguinea* są zakładane tzw. metodą zależną, tj. w drodze tymczasowego pasożytnictwa społecznego młodych królowych w gniazdach gatunków niewolniczych; mogą się też tworzyć poprzez podziały już istniejących kolonii, a także w wyniku adopcji królowej przez grupę robotnic – najczęściej

pozostających w przejętym w wyniku rajdu gnieździe gatunku niewolniczego (Czechowski i in. 2012).



Ryc. 4. Robotnice *Formica sanguinea* oraz *F. fusca* (niewolnice) w trakcie przenoszenia larw i poczwerek po uszkodzeniu gniazda (fot. W. Czechowski).

1.3. Cel pracy, hipotezy

Głównym celem pracy było zbadanie statusu konkurencyjnego *F. sanguinea* wobec gatunków podporządkowanych (z którymi *F. sanguinea* dzieli niszę pokarmową) oraz sąsiadujących z nią gatunków terytorialnych, a tym samym określenie pozycji omawianego gatunku w międzygatunkowej hierarchii konkurencyjnej mrówek. Osiągnięto to drogą postawienia szeregu pytań i weryfikacji związanych z nimi hipotez. Punktem wyjścia poszczególnych hipotez było przeważające dotychczas przekonanie o dużym potencjale konkurencyjnym *F. sanguinea* i jej wysokiej pozycji w hierarchii.

- Pytanie: jakiego typu konkurencję, interferencyjną (bezpośrednią) czy eksploatacyjną (pośrednią), stosuje *F. sanguinea* wobec współwystępujących z nią mrówek innych gatunków?

Hipoteza 1. Robotnice *F. sanguinea* monopolizują źródła pokarmu (imitowane przez karmniki wystawiane wokół ich gniazd), uniemożliwiając korzystanie z tych zasobów mrówkom z gatunków podporządkowanych, występującym na wspólnym polu troficznym.

Hipoteza 2. Robotnice *F. sanguinea* opanowują kolejne nowo odkrywane źródła pokarmu (imitowane przez karmniki zakładane w transektach) i walczą o nie w sytuacji spotkania z mrówkami terytorialnymi.

- Pytanie: czy poziom konkurencyjności *F. sanguinea* podlega zróżnicowaniu w zależności od położenia geograficznego kolonii?

Hipoteza 3. Konkurencyjność *F. sanguinea* wobec mrówek innych gatunków zmniejsza się od północy ku południowi wzdłuż gradientu geograficzno-klimatycznego wraz z wydłużaniem się okresu wegetacyjnego i/lub rosnącą zasobnością troficzną środowiska.

- Pytanie: czy, i ewentualnie w jakim stopniu, rozwinięte są tendencje terytorialne *F. sanguinea*; czy rzeczywiście jest to gatunek terytorialny w znaczeniu przyjętym w teorii hierarchii konkurencyjnej?

Hipoteza 4. Robotnice *F. sanguinea* równomiernie pokrywają bezpośrednio otoczenie gniazda oraz systematycznie patrolują dalsze rejony obszaru wokółgniazdowego (badane drogą transektowego ustawienia aren).

Hipoteza 5. Występuje pozytywna korelacja między liczbą osobników patrolujących określone fragmenty pola troficznego, a liczbą osobników rekrutowanych do pokarmu znajdującego się w obrębie tych samych fragmentów pola (czego można by oczekiwać po gatunku terytorialnym; zob. np. Markó i Czechowski 2012).

Dodatkowym celem pracy było określenie – w miarę możliwości – pozagniazdowej aktywności niewolnic w badanych koloniach *F. sanguinea* w powiązaniu z aktywnością robotnic *F. sanguinea*. Badania prowadzono pod kątem ewentualnego udziału niewolnic w furazowaniu w kontekście możliwego ich wpływu na konkurencyjność kolonii mieszanych.

2. Czas i teren badań

2.1. Informacje ogólne

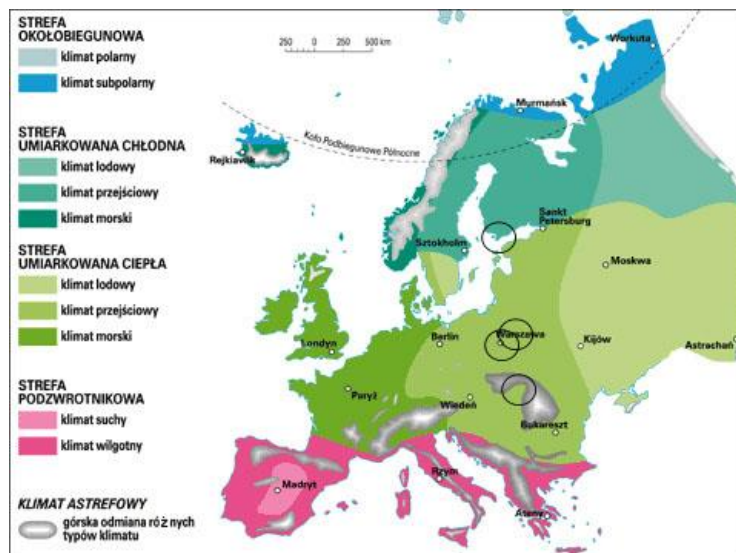
Wstępne obserwacje zachowań *F. sanguinea* w relacjach międzygatunkowych i określonych sytuacjach konkurencyjnych wykazały ich dużą zmienność, której podłożem mogło być zróżnicowanie warunków środowiskowych. Sugeruje to pewną plastyczność zachowań konkurencyjnych gatunku, związaną, być może, z oddziaływaniem lokalnych czynników zewnętrznych (siedliskowych, w tym klimatycznych, oraz biocenotycznych, w tym troficznych). Dlatego – aby uzyskać możliwie pełny obraz zdolności konkurencyjnych badanego gatunku – prace terenowe zaplanowano możliwie szeroko w skali geograficznej, tak, aby objąć nimi kolonie *F. sanguinea* bytujące w wyraźnie różnych warunkach w ramach jej areалу gatunkowego.

Prace terenowe wykonywano w latach 2007–2012 w Finlandii, Polsce i Rumunii. Badania w Finlandii były prowadzone w południowej części kraju na półwyspie Hanko w okolicy miejscowości Tvärminne (59°50'N, 23°15'E). W Polsce stanowiska badawcze leżały w dwóch regionach geograficznych: na Podlasiu koło Białegostoku (53°14'N, 23°06'E) i na Mazowszu w pobliżu Otwocka (52°09'N, 21°16'E). W Rumunii badania prowadzono na Wyżynie Transylwańskiej (Karpaty Wschodnie) koło miejscowości Senetea (węg. Szenéte; 46°62'N, 25°00'E) (ryc. 5).



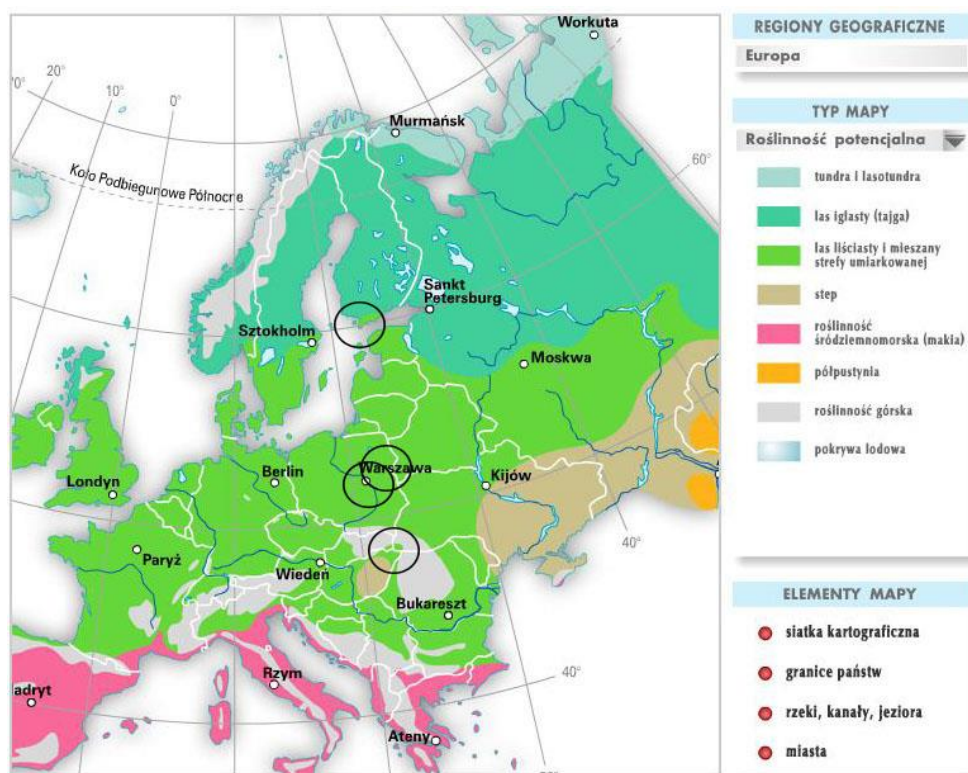
Ryc. 5. Położenie stanowisk badawczych w Finlandii, Polsce i Rumunii (wg <https://maps.google.pl>).

Tak dobrane geograficznie stanowiska leżały wzdłuż rozciągłości południkowej areału *F. sanguinea* w Europie, układając się w transekt o długości ok. 1500 km. Północna część transektu (Finlandia) znajdowała się w strefie klimatu umiarkowanego chłodnego, a części centralna (Polska) i południowa (Rumunia) – też znacznie od siebie oddalone – w strefie klimatu umiarkowanego ciepłego (ryc. 6).



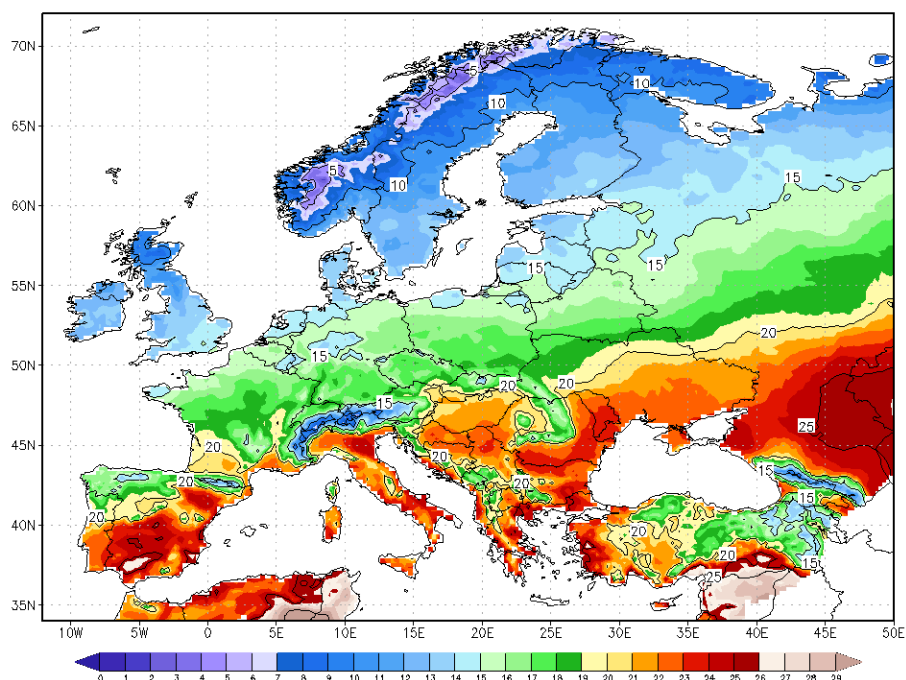
Ryc. 6. Położenie stanowisk badawczych na tle rozmieszczenia stref klimatycznych w Europie (wg Wiking; <http://www.wiking.edu.pl>).

Odpowiadało to położeniu punktów transektu w obrębie strefy lasów liściastych i mieszanych – od jej granicy z tajgą (Finlandia), poprzez centralną część strefy (Polska), po bliskość z enklawą stepów (Rumunia) (ryc. 7).



Ryc. 7. Położenie stanowisk badawczych na tle rozmieszczenia stref roślinności naturalnej w Europie (wg Wiking; <http://www.wiking.edu.pl>).

Południkowe rozmieszczenie stanowisk badawczych zapewniało gradientowy rozkład wartości czynników klimatycznych wzdłuż transektu, a co za tym idzie zróżnicowaną (zwiększającą się z północy ku południowi) długość okresu wegetacyjnego. Na przykład różnica średniej temperatury w czerwcu między skrajnymi punktami transektu sięga 15 stopni (10–15°C w Finlandii, 15–18°C w Polsce, 20–25°C w Rumunii; ryc. 8). Różnica długości sezonu wegetacyjnego między tymi punktami to przynajmniej kilkanaście dni (Wiszniewski i Chełkowski 1975).



Ryc. 8. Rozkład średnich rocznych temperatur w Europie w czerwcu (wg P. Djakowa na podstawie danych z E-OBS; <http://www.ecad.eu>).

Omawiany gradient geograficzno-klimatyczny odpowiada (w makroskali) gradientowi zmieniających się (na korzyść) warunków siedliskowych dla *F. sanguinea*, jako gatunku generalnie sucho- i ciepłolubnego. Z dużą dozą prawdopodobieństwa można powiedzieć, że temu ogólnemu gradientowi siedliskowemu odpowiada gradientowo rosnąca zasobność troficzna środowisk występowania *F. sanguinea*, jakie wybrano do badań. W Finlandii była to wydma piaszczysta porastająca suchym borem sosnowym (zbiorowisko zbliżone do *Cladonio-Pinetum*). W Polsce – kontynentalne bory mieszane świeże (*Quercus robur-Pinetum*). W Rumunii – rozległy obszar zajęty przez zbiorowisko żyznego (ekstensywnie użytkowanego) pastwiska z bujną roślinnością zielną (m.in. *Molinia caerulea*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca pratensis*, *Briza media*, *Nardus stricta*, *Succisa pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Stachys officinalis*, *Cirsium palustre*).

2.2. Środowiska, stanowiska badawcze i kolonie *F. sanguinea*

Kompleks wydm piaszczystych na półwyspie Hanko koło Tvärminne w Finlandii (ryc. 9) od lat jest miejscem intensywnych eko-etologicznych badań myrmekologicznych (np. Gallé 1991, Markó i Czechowski 2004, Czechowski i Markó 2005, Czechowski i in. 2005, 2009, Czechowski i Radchenko 2007), w tym także dotyczących międzygatunkowych relacji konkurencyjnych *F. sanguinea* – głównie w kontekście jej pasożytnictwa społecznego (Czechowski i Rotkiewicz 1997, Czechowski 1999, 2000, 2001, Czechowski i Vepsäläinen 2001, Czechowski i in. 2002, Väänänen in. 2010, Ślipiński i in. 2014). Szczegółowe charakterystyki siedliskowo-środowiskowe tego obszaru są przedstawione m.in. w pracach Palmgrena (1972) i Gallé'go (1991). Poza *F. sanguinea* licznie występują tam także inne mrówki sucho- i ciepłolubne, jak *Tetramorium* cf. *caespitum*, *Formica cinerea*, *F. clara* czy *Lasius psammophilus*. Charakterystyczną cechą często obserwowanych na wydmach rajdów *F. sanguinea* na gniazda gatunków niewolniczych (najczęściej *F. cinerea* i *F. fusca*) było masowe zbieranie przez *F. sanguinea* z pola walki ciał osobników (swoich i przeciwnika) zabitych podczas konfliktu – zjawisko na taką skalę nie obserwowane w Polsce (W. Czechowski, inf. ustna). Może to świadczyć o niedoborze pokarmu białkowego w tamtejszym środowisku z dużym udziałem odkrytych powierzchni piaszczystych (ryc. 9). Nasuwa się tu analogia z tzw. wiosennymi wojnami sąsiadujących ze sobą kolonii rudych mrówek leśnych (*Formica polyctena*), podczas których ginie bardzo wiele osobników, a ich ciała są skrzętnie zbierane przez walczące strony. Również tłumaczy się to niedostatkami pokarmu białkowego w tym okresie, przy jednoczesnym ogromnym zapotrzebowaniu pokarmowym kolonii (Mabelis 1979, 1984). Drugą przesłanką przemawiającą za trudnymi dla *F. sanguinea* warunkami pokarmowymi w środowisku wydmowym był znikomy udział niewolnic w tamtejszych koloniach – mimo dużej intensywności prowadzonych przez nie rajdów (W. Czechowski, inf. ustna). Może to sugerować, że ogromna większość poczwerek pozyskiwanych podczas rajdów jest w tamtejszych gniazdach *F. sanguinea* zjadana.

W Finlandii, gdzie eksperymenty terenowe prowadzono w latach 2008 i 2009, badane były dwie kolonie *F. sanguinea* (FI, FII), których gniazda (letnie) znajdowały się na otwartej przestrzeni z bliskim zapleczem leśnym (ryc. 10). W okresie badań w koloniach tych nie stwierdzono niewolnic (a przynajmniej nie ujawniały one swojej obecności na zewnątrz gniazd).



Ryc. 9. Środowisko badawcze w Finlandii – wydmy piaszczyste porastające suchym borem sosnowym (fot. W. Czechowski).



Ryc. 10. Położenie gniazda FII *F. sanguinea* (fot. W. Czechowski).

W Polsce eksperymenty terenowe prowadzono w latach 2008–2012. Objęto nimi pięć kolonii *F. sanguinea*: dwie na Mazowszu (PI, PII) i trzy na Podlasiu (PIII, PIV, PV). Środowiskami badanych kolonii *F. sanguinea* były bory mieszane świeże. Drzewostany tego typu tworzy sosna zwyczajna (*Pinus sylvestris*), dąb szypułkowy (*Quercus robur*) i brzoza zwyczajna (*Betula pendula*), w podszycie dominują jałowce (*Juniperus*), kruszyna (*Frangula*) i jarzębina (*Sorbus*), w runie – borówka czarna (*Vaccinium myrtillus*) i borówka brusznica (*Vaccinium vitis-idaea*) (Matuszkiewicz 2007). Pod względem myrmekologicznym jest to środowisko niezwykle zróżnicowane, zwykle (w tym na badanych stanowiskach) dominują gatunki z grupy *Formica rufa* (*F. rufa*, *F. polyctena*), licznie występują też *F. fusca*, *Myrmica ruginodis* i *Lasius platythorax*.

Wszystkie badane kolonie *F. sanguinea* gniazdowały w przerzedzeniach drzewostanu – na skrajach dróg lub polanach śródleśnych (ryc. 11); we wszystkich występowały niewolnice *F. fusca*.



Ryc. 11. Środowisko badawcze w Polsce (Mazowsze) – polana śródleśna w borze mieszanym świeżym (fot. P. Ślipiński).

W Rumunii badano pięć kolonii *F. sanguinea* (RI, RII, RIII, RIV, RV) w latach 2007–2009. Występowały one na obrzeżu rozległego żyznego pastwiska (ryc. 12) w południowej części Depresji Giurgeu (okręg Harghita) – środowiska występowania unikatowej, największej znanej w Europie (i w ogóle) superkolonii *Formica exsecta* (ryc. 13). Liczy ona ponad 3.000 dużych gniazd rozmieszczonych na obszarze ok. 20 ha (Erős i in. 2009, Csata i in. 2012); lokalnie zagęszczenie gniazd przekracza tam 5/100 m² (Csata i in. 2012). Świadczy to o ogromnej zasobności troficznej tamtejszego środowiska, zarówno pod względem pokarmu białkowego (bezkregowców – potencjalnych ofiar drapieżnictwa mrówek), jak i węglowodanowego (spadzi). Niewyczerpanym źródłem spadzi są kolonie mszyc na kilkuletnich drzewach, głównie brzozach, gęsto porastających pastwisko; miejscami przypada tam ok. 60 kolonii mszyc na 100 m² powierzchni (Csata i in. 2012). Z innych występujących tam gatunków mrówek należy wymienić *Myrmica scabrinodis*, *Tetramorium* cf. *caespitum*, *Formica pratensis*, *F. rufibarbis*, *F. cunicularia*, *Lasius platythorax*.

Badane w Rumunii kolonie *F. sanguinea* gniazdowały w szerokiej strefie ekotonowej, gdzie pastwisko stopniowo przechodziło w bór świerkowy (z udziałem brzozy omszonej). W okresie badań nie stwierdzono w nich obecności niewolnic, jakkolwiek wcześniej w tamtejszych gniazdach *F. sanguinea* widywano robotnice *F. rufibarbis*.



Ryc. 12. Środowisko badawcze w Rumunii – fragment pastwiska z bogatą roślinnością zielną (fot. P. Ślipiński).



Ryc. 13. Superkolonia *Formica exsecta* w Rumunii. Na pierwszym planie widoczne dwa gniazda, w głębi liczne kolejne (fot. W. Czechowski).

3. Metodyka i materiał

3.1. Badania terenowe

Celem określenia możliwości i zachowań konkurencyjnych *F. sanguinea* w stosunku do gatunków podporządkowanych i gatunków dominujących przeprowadzono eksperymenty terenowe dwojakiego rodzaju: główny i dodatkowy. W obu przypadkach oceniano stopień wykorzystania karmników jako narzędzia pozwalającego zweryfikować status konkurencyjny gatunku. Główna różnica pomiędzy eksperymentami każdego rodzaju polegała na sposobie ułożenia karmników. W eksperymencie głównym karmniki były rozmieszczone w dwóch strefach (bliższej i dalszej), wytyczonych wokół badanego gniazda *F. sanguinea*. W eksperymencie dodatkowym karmniki były ułożone transektowo, wzdłuż linii prostych odchodzących od gniazda.

Wykładanie na polu troficznym karmników z odpowiednią przynętą (białkową lub węglowodanową) jest często stosowaną metodą manipulacyjną w badaniach nad konkurencją mrówek (np. Vepsäläinen i Pisarski 1982, Czechowski 1985, Savolainen i Vepsäläinen 1989, Vepsäläinen i Savolainen 1990, Gallé 1991, Járdán i in. 1993, De Biseau i in. 1994, Bestelmeyer i in. 2000, Berghoff i in. 2002, Azcárate i Peco 2003, Mody i Linsenmair 2003, Torres-Contreras i Vasquez 2004). Metoda ta pozwala m.in. na określenie statusu konkurencyjnego gatunku w wielogatunkowym zespole mrówek i międzygatunkowych zachowań konkurencyjnych (np. Czechowski 1979, 1985, Czechowski i Pisarski 1988, Gibb i Parr 2010, Petráková i Schlaghamerský 2011, Markó i Czechowski 2012, Czechowski i in. 2013, Markó i in. 2013). Karmniki bowiem, imitując nowo pojawiające się zasobne źródła atrakcyjnego pokarmu, są strategicznymi, wartymi ryzyka konfliktów, elementami wspólnego pola troficznego. Przyciągają – przynajmniej w początkowej fazie – większe niż zwykle liczby furazerek różnych gatunków, przez co ich wzajemne postawy ujawniają się szczególnie spektakularnie.

W przeprowadzonych eksperymentach jako przynętę zastosowano, wielokrotnie wcześniej wypróbowaną, mieszaninę konserwowego tuńczyka w

sosie własnym i miodu wielokwiatowego (w stosunku 2:1). Taka uniwersalna mieszanka białkowo-węglowodanowa pozostaje mniej więcej jednakowo atrakcyjna dla wszystkich gatunków mrówek, niezależnie od różnic w cyklu rozwojowym w mrowiskach. Tym samym w dużym stopniu pozwala na uniezależnienie wyników od okresowych, przebiegających różnie u różnych gatunków, wahań zapotrzebowania na pokarm i jego poszczególne główne składniki (Czechowski i Markó 2005).

Jest faktem, że wprowadzenie karmików – atrakcyjnych i łatwo dostępnych dla mrówek źródeł pokarmu – może znacząco zaburzać dotychczasowe sposoby furazowania robotnic, a przez to zniekształcać obraz spontanicznie ustalonych przestrzenno-czasowych wzorów penetrowania wspólnego pola troficznego przez konkurujących ze sobą członków wielogatunkowego zespołu (Vepsäläinen i Pisarski 1982, Savolainen i Vepsäläinen 1988, Vepsäläinen i Savolainen 1990, Gallé 1991, Járdán i in. 1993, Czechowski i Vepsäläinen 2001, Markó i Czechowski 2004, Czechowski i in. 2013). Dlatego, wzorem wcześniejszych badań (Markó i Czechowski 2004, Czechowski i in. 2013), w eksperymentach obu typów użycie karmików, czyli fazę manipulacyjną doświadczenia, poprzedzono fazą kontrolną, służącą ustaleniu stanu wyjściowego.

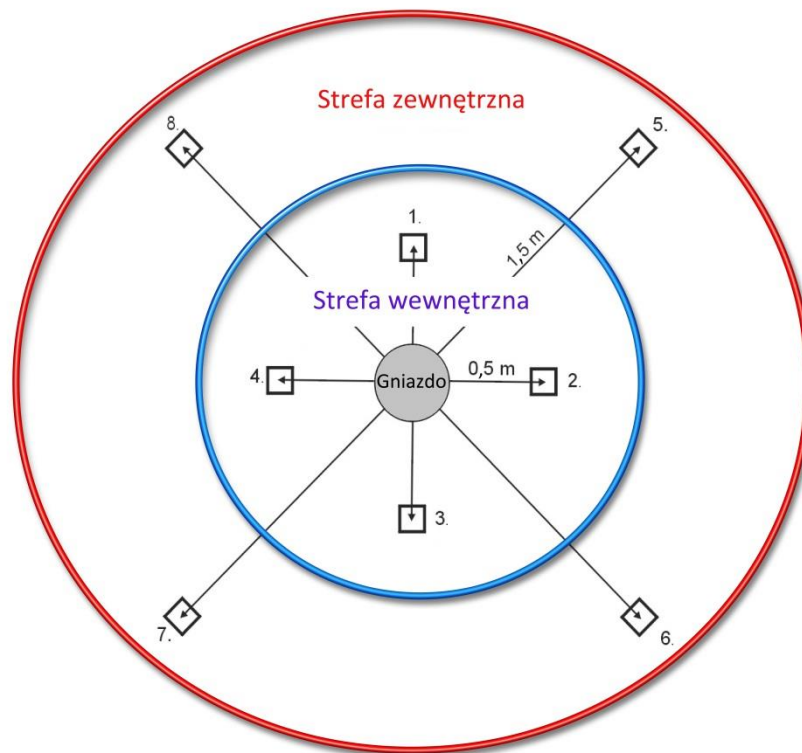
W eksperymencie głównym wokół gniazd *F. sanguinea* zostały wytyczone (według identycznego schematu; zob. dalej) areny, tj. wycinki terenu w postaci kwadratów o wymiarach 19 × 19 cm, w których obrębie prowadzono następnie obserwację mrówek. Obszar każdej areny był zaznaczany punktowo (w rogach kwadratu) za pomocą czterech kolorowych markerów (ryc. 14), co minimalizowało ingerencję w spontaniczne ruchy mrówek.



Ryc. 14. Przykładowa arena obserwacyjna wytyczona na polu troficznym kolonii *F. sanguinea* (fot. P. Ślipiński).

Wokół gniazda (a raczej obszaru gniazdowego; zob. dalej) każdej badanej kolonii *F. sanguinea* rozmieszczano osiem aren – po cztery w każdej z dwóch okrężnych stref: wewnętrznej i zewnętrznej. Areny strefy wewnętrznej (nr 1–4) były oddalone o 0,5 m (licząc do środka areny) od granicy obszaru gniazdowego. Pierwsza arena (nr 1) była wyznaczana w kierunku północnym, a kolejne w kierunkach wschodnim, południowym i zachodnim. Areny strefy zewnętrznej (nr 5–8) leżały w odległości 1,5 m od granicy obszaru gniazdowego. Wyznaczano je na dwusiecznych kątów między kierunkami do aren strefy wewnętrznej: arena nr 5 na dwusiecznej aren 1 i 2, itd., zgodnie z kierunkiem ruchu wskazówek zegara (ryc. 15).

Gniazda (zwłaszcza całkowicie podziemne) mrówek wielu gatunków – w tym *F. sanguinea* – często zajmują obszar kilku metrów kwadratowych. W takich przypadkach za granice obszaru gniazdowego (przeważnie o mniej lub bardziej nieregularnym kształcie) przyjmowano położenie skrajnych otworów wejściowych. Tym samym areny strefy zewnętrznej leżały zwykle w promieniu 2–3 m od środka obszaru gniazdowego.



Ryc. 15. Schemat rozmieszczenia aren obserwacyjnych wokół obszaru gniazdowego (umownie określonego tu jako „gniazdo”) badanej kolonii.

Następnego dnia (albo najbliższego dnia o bezdeszczowej pogodzie) po rozmieszczeniu aren (a więc po zupełnym uspokojeniu się mrówek) przeprowadzano fazę kontrolną eksperymentu. Polegała ona na notowaniu liczby mrówek poszczególnych gatunków już obecnych i wchodzących do areny w ciągu jednodominutowej obserwacji – kolejno dla każdej areny. Dla każdej z badanych kolonii wykonano 18 takich obserwacji w odstępach 20-minutowych w dwóch seriach – przedpołudniowej (godz. 9.00–12.00) i popołudniowej (godz. 17.00–20.00) (tab. 1) – określając w ten sposób zagęszczenie dynamiczne mrówek (wyrażone liczbą osobników na umownej powierzchni w jednostce czasu) w każdej z aren przed ingerencją eksperymentatora.

Tab. 1. Harmonogram każdej z faz eksperymentu głównego.

Numer obserwacji	Czas obserwacji
1	9:00–9:20
2	9:20–9:40
3	9:40–10:00
4	10:00–10:20
5	10:20–10:40
6	10:40–11:00
7	11:00–11:20
8	11:20–11:40
9	11:40–12:00
10	17:00–17:20
11	17:20–17:40
12	17:40–18:00
13	18:00–18:20
14	18:20–18:40
15	18:40–19:00
16	19:00–19:20
17	19:20–19:40
18	19:40–20:00

W następnym dniu (lub pierwszym z dobrą pogodą) przeprowadzano manipulacyjną fazę eksperymentu, tj. fazę z użyciem karmników. W centrum każdej z aren – na 30 minut przed rozpoczęciem obserwacji – umieszczany był (i przyszpilany do podłoża) plastikowy krążek z przynętą (ryc. 16). Następnie, według ustalonego harmonogramu obserwacji (tab. 1), notowano liczbę mrówek poszczególnych gatunków zgromadzonych przy pokarmie – już obecnych w chwili rozpoczęcia obserwacji plus dochodzących do pokarmu w ciągu jednej minuty (ryc. 17). Ponieważ zdarzało się, że mrówki, zwłaszcza *F. sanguinea*, zabierały z karmnika cząstki pokarmu, przynęta była w miarę potrzeby uzupełniana w trakcie obserwacji. Na czas przerwy między serią przed- i popołudniową karmniki były zabierane z aren. W Polsce areny były rozstawiane dwukrotnie w ciągu roku, latem i jesienią, dla każdej kolonii. W Rumunii i Finlandii kolonie *F. sanguinea* były badane tylko w lecie. Łącznie w fazach kontrolnej i manipulacyjnej tych eksperymentów dokonano 5472 jednostkowych obserwacji (odczytów z aren/karmników).

Dodatkowo przeprowadzono test preferencji pokarmowych celem stwierdzenia, czy zastosowana mieszanina miodowo-rybna nie zniechęca

mrówek do pobierania pokarmu. Test ten przeprowadzono na dwóch koloniach w Rumunii (RI i RII) – tam bowiem robotnice *F. sanguinea* najmniej chętnie korzystały z karmników. W czasie przeprowadzania testu – trzy dni po eksperymencie głównym (tab. 2) – zachowano identyczny harmonogram i układ aren jak w eksperymencie głównym, z tą różnicą, że pokarm białkowy i węglowodanowy był na każdym karmniku rozdzielony na dwie osobne porcje. Nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic pomiędzy liczbami mrówek korzystających z karmników ze standardową mieszaniną pokarmu w stosunku do łącznych liczb robotnic korzystających z porcji pokarmu białkowego i węglowodanowego na karmnikach (kolonia R1: Kruskal-Wallis $\chi^2 = 2,826$, $p = 0,243$; kolonia R2: $\chi^2 = 4,009$, $p = 0,135$).

Tab. 2. Terminarz obserwacji podczas eksperymentu głównego.

Kolonia	Data	Faza eksperymentu
FI	18.06.2008	Kontrolna
FI	19.06.2008	Manipulacyjna
FII	18.06.2008	Kontrolna
FII	19.06.2008	Manipulacyjna
FI	17.06.2009	Kontrolna
FI	17.06.2009	Manipulacyjna
FII	18.06.2009	Kontrolna
FII	18.06.2009	Manipulacyjna
PI	03.07.2008	Kontrolna
PI	04.07.2008	Manipulacyjna
PI	11.09.2008	Kontrolna
PI	12.09.2008	Manipulacyjna
PII	12.08.2008	Kontrolna
PII	21.08.2008	Manipulacyjna
PII	26.09.2008	Kontrolna
PII	27.09.2008	Manipulacyjna
PIII	02.07.2008	Kontrolna
PIII	06.07.2008	Manipulacyjna
PIV	04.07.2009	Kontrolna
PIV	05.07.2009	Manipulacyjna
PIV	02.09.2009	Kontrolna
PIV	03.09.2009	Manipulacyjna
PV	04.07.2009	Kontrolna
PV	05.07.2009	Manipulacyjna
PV	02.09.2009	Kontrolna
PV	03.09.2009	Manipulacyjna
RI	12.07.2008	Kontrolna

Tab. 2. c.d.

Kolonia	Data	Faza eksperymentu
RI	13.07.2008	Manipulacyjna
RI	16.07.2008	Test preferencji pokarmowych
RII	12.07.2008	Kontrolna
RII	13.07.2008	Manipulacyjna
RII	16.07.2008	Test preferencji pokarmowych
RIII	20.07.2009	Kontrolna
RIII	21.07.2009	Manipulacyjna
RIV	13.07.2007	Kontrolna
RIV	16.07.2007	Manipulacyjna
RV	13.07.2007	Kontrolna
RV	16.07.2007	Manipulacyjna



Ryc. 16. Karmnik z przynętą w centrum areny (fot. P. Ślipiński).

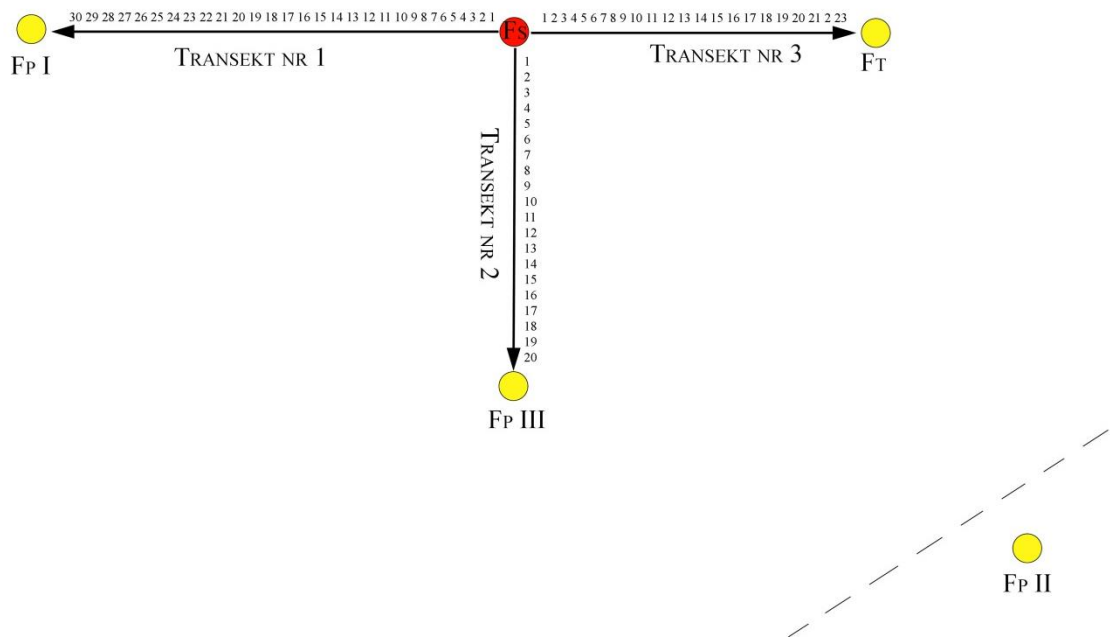


Ryc. 17. Robotnice *F. sanguinea* na karmniku (fot. P. Ślipiński).

Jako uzupełnienie eksperymentu głównego przeprowadzono (w latach 2011 i 2012) metodycznie podobny eksperyment dodatkowy z innym układem aren. Areny w tym przypadku leżały wzdłuż linii prostej, tworząc transekt łączący gniazdo *F. sanguinea* z gniazdem typowo terytorialnego gatunku (*F. polyclena* lub *F. truncorum*) (ryc. 18). Areny rozmieszczone były w odstępach co 1 m (licząc od środka areny) i numerowane kolejno od gniazda *F. sanguinea* w kierunku gniazda gatunku terytorialnego. Do tego eksperymentu wybrano dwie wizualnie najbardziej liczebne i aktywne kolonie *F. sanguinea* (PI i PII) w Polsce. Gniazdo kolonii PI znajdowało się na niewielkiej polanie i sąsiadowało z trzema koloniami *F. polyclena* (FpI, FpII i FpIII) oraz z kolonią *F. truncorum* (Ft) (ryc. 19), która pojawiła się tam dopiero w 2012 r. W kierunku gniazda kolonii FpI poprowadzono transekt nr 1, liczący 30 aren, w kierunku gniazda kolonii FpIII transekt nr 2, liczący 20 aren, a w kierunku gniazda Ft transekt nr 3, liczący 23 areny. Kolonii FpII nie uwzględniono w eksperymencie ze względu na dużą odległość jej gniazda od gniazda P1 (70 m). Od gniazda PII kolonii *F. sanguinea* poprowadzono również trzy transekty w kierunku gniazda *F. polyclena*, jednak ze względu na kilkukrotne zmiany miejsca gniazdowania tej kolonii *F. sanguinea*, w jej przypadku eksperyment się nie powiódł, w związku z czym tych danych nie wykorzystano w opracowaniu.



Ryc. 18. Fragment transektu aren obserwacyjnych (fot. P. Ślipiński).



Ryc. 19. Schemat przebiegu trzech transektów aren prowadzących od gniazda *F. sanguinea* (Fs) w kierunku gniazd *F. polyctena* (FpI i FpIII) oraz gniazda *F. truncorum* (Ft) (liczby oznaczają kolejne areny).

Areny w transektach były rozstawiane trzy razy w roku (tab. 3) – wiosną, latem i jesienią (określenia pór roku w całej pracy są stosowane w znaczeniu meteorologicznym, nie astronomicznym). Pozwalało to na uchwycenie ewentualnych zmian w ekspansywności robotnice *F. sanguinea* w czasie: przed (wiosna), podczas (lato) i po okresie rajdowym (jesień). Podobnie jak w eksperymencie głównym, eksperyment ten miał dwie fazy, kontrolną i manipulacyjną; również zastosowany pokarm był identyczny. Każda z aren była kontrolowana przez minutę co godzinę przez trzy kolejne godziny w serii przedpołudniowej (9.00–12.00) i trzy godziny w serii popołudniowej (17.00–20.00). Dawało to po sześć obserwacji każdej z aren dziennie. Łącznie w obu fazach tego eksperymentu dokonano 3672 jednostkowych obserwacji (odczytów z aren).

Tab. 3. Terminarz obserwacji podczas eksperymentu dodatkowego.

Kolonia	Data	Transekt/Faza eksperymentu
PI	09.05.2011	I/Kontrolna
PI	12.05.2011	I/Manipulacyjna
PI	23.05.2011	II/Kontrolna
PI	25.05.2011	II/Manipulacyjna
PI	04.08.2011	I/Kontrolna
PI	05.08.2011	I/Manipulacyjna
PI	04.08.2011	I/Kontrolna
PI	05.08.2011	I/Manipulacyjna
PI	02.09.2011	I/Kontrolna
PI	05.09.2011	I/Manipulacyjna
PI	02.09.2011	II/Kontrolna
PI	05.09.2011	II/Manipulacyjna
PI	28.05.2012	I/Kontrolna
PI	29.05.2012	I/Manipulacyjna
PI	28.05.2012	II/Kontrolna
PI	29.05.2012	II/Manipulacyjna
PI	28.05.2012	III/Kontrolna
PI	29.05.2012	III/Manipulacyjna
PI	28.06.2012	I/Kontrolna
PI	30.06.2012	I/Manipulacyjna
PI	28.06.2012	II/Kontrolna
PI	30.06.2012	II/Manipulacyjna
PI	28.06.2012	III/Kontrolna
PI	30.06.2012	III/Manipulacyjna

3.2. Analizy statystyczne

Surowe dane (liczby osobników z aren), przeznaczone do późniejszych analiz statystycznych, były na wstępnym etapie opracowania wyników poddane testowi Kolmogorova-Smirnova celem sprawdzenia typu ich rozkładów. W ogromnej większości przypadków analiza ta wykluczyła normalny przebieg rozkładów. Dlatego do badania istotności różnic między próbami używano testów nieparametrycznych.

Uzyskane podczas eksperymentów terenowych dane analizowano pod następującymi względami: (1) zależności pozagniazdowej aktywności robotnic *F. sanguinea* od położenia geograficznego kolonii i oddalenia od obszaru gniazdowego; (2) równomierności rozmieszczenia robotnic *F. sanguinea* w

przestrzeni i czasie; (3) zróżnicowania kierunków penetracji *F. sanguinea* w obrębie stref wokółgniazdowych; (4) efektywności wykorzystania informacji o pokarmie przez *F. sanguinea*; (5) ciągłości wykorzystania przez *F. sanguinea* obszaru wokółgniazdowego w aspekcie czasowo-przestrzennym; (6) aktywności mrówek z gatunków podporządkowanych w sąsiedztwie kolonii *F. sanguinea*; (7) wielkości pola troficznego *F. sanguinea* i relacji z mrówkami terytorialnymi; (8) wpływu aktywności rajdowej kolonii *F. sanguinea* na rutynowe furazowanie i penetrację terenu. Ponadto przeanalizowano zależność pozagniazdowej aktywności niewolnic (*F. fusca*) od aktywności robotnic *F. sanguinea* i oddalenia od gniazda mieszanej kolonii.

Ad 1. Zależność aktywności furazerek *F. sanguinea* (wyrażonej zagęszczeniem dynamicznym robotnic) w trakcie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu głównego od szerokości geograficznej stanowiska (Finlandia, Polska, Rumunia), i oddalenia od obszaru gniazdowego (strefa wokółgniazdowa wewnętrzna i zewnętrzna) przetestowano przy użyciu uogólnionego mieszanego modelu liniowego (GLMM; *Generalized Linear Mixed Model*).

Ad 2. Równomierność rozmieszczenia robotnic *F. sanguinea* w obszarze wokółgniazdowym w trakcie fazy kontrolnej (bez karmników) eksperymentu głównego określono za pomocą wskaźnika entropii Shannona obliczanego wg wzoru:

$$\bar{H} = \sum_{i=1}^n p(i) \log_r \frac{1}{p(i)}$$

gdzie $p(i)$ – prawdopodobieństwo zdarzenia i , n – liczba wszystkich zdarzeń w danej przestrzeni.

Test był przeprowadzany oddzielnie dla każdej ze stref wokółgniazdowych (wewnętrznej i zewnętrznej) i był ukierunkowany na stwierdzenie, czy w obrębie danej strefy furazuje stała (podobna w jednostce czasu) liczba robotnic. Równomierność, w przypadku interpretacji wyników tego testu, zależy w większym stopniu od powtarzalności, czyli regularnego patrolowania

obszaru wokółgniazdowego przez podobną liczbę robotnic, niż od samej liczby robotnic. Wyniki analiz były rozpatrywane w dwóch grupach: (1) obejmującej wokółgniazdowe strefy wewnętrzne wszystkich badanych kolonii (tj. w Finlandii, Polsce i Rumunii) oraz (2) obejmującej wokółgniazdowe strefy zewnętrzne tych kolonii.

Ad 3. Celem analizy było stwierdzenie, czy występują istotne różnice w intensywności furazowania (zagęszczeniu dynamicznym robotnic) *F. sanguinea* w obrębie poszczególnych aren każdej z dwóch wyróżnionych stref wokółgniazdowych (tj. aren 1–4 strefy wewnętrznej i aren 5–8 strefy zewnętrznej) podczas fazy kontrolnej eksperymentu głównego. Analizy przeprowadzono oddzielnie dla kolonii z Finlandii, Polski i Rumunii, wykorzystując nieparametryczny test Kruskala-Wallisa H.

Ad 4. Efektywność zawiadamiania o pokarmie określono poprzez porównanie liczb karmników znalezionych przez robotnice *F. sanguinea* w czasie fazy manipulacyjnej eksperymentu głównego z liczbą karmników eksploatowanych. Karmnik był uznawany za „znaleziony”, jeśli przynajmniej jedna robotnica *F. sanguinea* pobrała z niego pokarm i powróciła do gniazda. Karmnik otrzymywał status „eksploatowany”, jeśli średnia liczba robotnic korzystających z niego (w trakcie trwania fazy manipulacyjnej eksperymentu) wynosiła przynajmniej jeden. Przy pomocy testu Chi-kwadrat porównano proporcje karmników znalezionych i eksploatowanych przez kolonie z każdego z trzech różnych rejonów geograficznych (Finlandii, Polski i Rumunii).

Ad 5. Do określenia siły związku między liczbą osobników *F. sanguinea* zarejestrowanych w obrębie aren podczas fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu głównego użyto nieparametrycznej korelacji Spearmana. Wyniki tego testu pozwalają stwierdzić ewentualną korelację między liczbą osobników przebywających na określonych obszarach terytorium przed (faza kontrolna) i po pojawieniu się źródeł pokarmu (faza manipulacyjna). Istnienie pozytywnego związku pomiędzy liczbą furazerek występujących na obszarze tych samych aren w trakcie obu faz eksperymentu świadczyłoby o powtarzalności oraz ciągłości wykorzystania terytorium czasowo-

przestrzennego przez robotnice z danej kolonii. Analizy przeprowadzono osobno dla kolonii z Finlandii, Polski i Rumunii.

Ad 6. Współwystępowanie z *F. sanguinea* mrówek gatunków podporządkowanych (zob. Wprowadzenie) badano, porównując przy pomocy testu Manna–Whitneya U wartości zagęszczenia dynamicznego osobników wszystkich tych gatunków, występujących w arenach w obrębie każdej ze stref wokółgniazdowych w fazie kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu głównego – osobno dla kolonii w każdym z trzech krajów.

Ad 7. Transektowe ustawienie aren w eksperymencie uzupełniającym służyło zbadaniu stopnia wykorzystania przez *F. sanguinea* dalszych partii jej pola troficznego. Pozwalało ponadto na określenie zdolności rekrutacyjnych *F. sanguinea* do pokarmu umieszczonego w gradiencie zwiększającej się odległości od gniazda oraz ustalenie rzeczywistego zasięgu furażerek. Ułożenie transektów od gniazda *F. sanguinea* do gniazd gatunków typowo terytorialnych pozwalało na określenie stosunków terytorialnych panujących między sąsiadującymi koloniami. Analizy wykonano na podstawie sum liczb osobników *F. sanguinea* i osobników gatunku terytorialnego, zarejestrowanych w arenach w trakcie trzech serii odczytów (wiosną, latem, jesienią) dokonanych dla kolonii PI w Polsce.

Ad 8. W trakcie trwania eksperymentu uzupełniającego oceniano wpływ aktywności rajdowej kolonii PI w Polsce na zagęszczenie dynamiczne robotnic *F. sanguinea* przy karmnikach i w arenach transektów badawczych. Kolonia ta została wytypowana do analizy ze względu na jej dużą liczebność oraz udokumentowaną aktywność rajdową z poprzednich lat, wyrażającą się stosunkowo dużym udziałem niewolnic *F. fusca*.

Ponadto przeprowadzono analizę aktywności niewolnic *F. fusca* (wyrażonej zagęszczeniem dynamicznym robotnic) we wszystkich koloniach *F. sanguinea* w Polsce (PI–PV) w trakcie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu. Czynniki uwzględnionymi w analizie były oddalenie od obszaru gniazdowego (strefa wokółgniazdowa wewnętrzna i zewnętrzna) oraz stopień aktywności robotnic *F. sanguinea*. Zastosowano uogólniony mieszany model liniowy (GLMM).

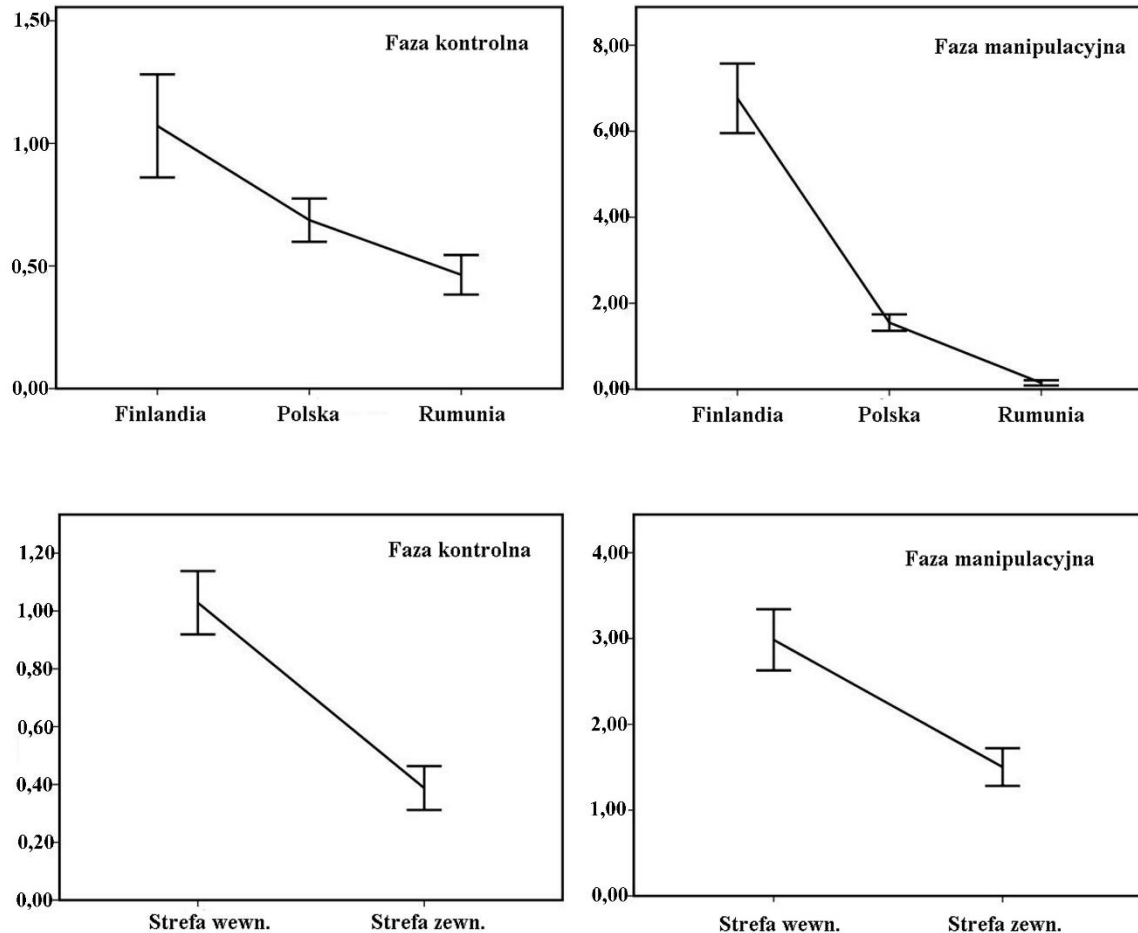
Do przeprowadzenia analiz statystycznych użyto pakietu oprogramowania analitycznego SPSS V. 20 oraz R (IBM Corp. 2011, R Core Team 2013). Analizy GLMM były przeprowadzone w programie R z użyciem pakietu *lme4* (Bates i in. 2013). Zastosowano przy tym korektę Bonferroniego-Holma w celu określenia istotności różnic w modelach liniowych.

4. Wyniki

4.1. Zależność pozagniazdowej aktywności robotnic *F. sanguinea* od położenia geograficznego kolonii i oddalenia od gniazda

W celu oceny wpływu położenia geograficznego oraz odległości od gniazda (obszaru gniazdowego) na pozagniazdową aktywność robotnic *F. sanguinea* podczas dwóch faz eksperymentu (kontrolnej i manipulacyjnej) przeprowadzono dwie kompleksowe analizy GLMM. W analizie danych z fazy kontrolnej jako zmienną zależną wykorzystano zagęszczenie dynamiczne osobników *F. sanguinea* (rozkład Poissona) zanotowanych w arenach, a z fazy manipulacyjnej zagęszczenie dynamiczne osobników zarejestrowanych na karmnikach. Jako predyktor stały (*fixed factor*) w obu analizach zastosowano odpowiednio rejon geograficzny (Finlandia, Polska, Rumunia) i wytyczoną strefę wokółgniazdową (wewnętrzna, zewnętrzna). Ze względu na kilkukrotne badanie większości kolonii, dana kolonia, a także rok badania, pora roku, oraz arena/karmnik (faza kontrolna/pokarmowa) zostały użyte jako predyktory losowe (*random factors*).

Wyniki dla fazy kontrolnej eksperymentu wskazują na brak wpływu położenia geograficznego na pozagniazdową aktywność robotnic *F. sanguinea* ($z \geq -0,87$, $p \geq 0,38$). Natomiast oddalenie od obszaru gniazdowego miało istotne znaczenie ($z = -6,49$, $p < 0,001$): większą liczbę osobników odnotowywano w wokółgniazdowej strefie wewnętrznej (ryc. 20).



Ryc. 20. Zależność między zagęszczeniem dynamicznym robotnic *F. sanguinea* (wartości średnie w 95% przedziale ufności) a dwoma predyktorami modelu: położeniem geograficznym (na górze) oraz odległością od obszaru gniazdowego (na dole) w trakcie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu.

Wyniki dla fazy manipulacyjnej niezupełnie pokrywają z wynikami uzyskanymi dla fazy kontrolnej. Zachowany został mianowicie spadek zagęszczenia dynamicznego robotnic wraz z rosnącą odległością od obszaru gniazdowego ($z = -2,7$, $p < 0,01$), ale zagęszczenie dynamiczne robotnic różniło się w zależności od położenia geograficznego kolonii. Znacząco więcej robotnic pojawiało się na karmikach w Finlandii w porównaniu z Polską ($z = 2,8$, $p = 0,01$ po korekcji) i (zwłaszcza) w porównaniu z Rumunią ($z = 3,83$, $p < 0,001$ po korekcji); kolonie *F. sanguinea* w Polsce i Rumunii nie różniły się pod tym względem istotnie ($z = -1,74$, $p = 0,081$ po korekcji).

4.2. Równomierność rozmieszczenia robotnic *F. sanguinea* w przestrzeni i czasie

Testem statystycznym użytym do oceny stopnia równomierności pokrycia terytorium przez robotnice mrówek był wskaźnik entropii Shannona. Test ten przeprowadzono dla danych uzyskanych podczas fazy kontrolnej eksperymentu. Wartości wskaźnika zostały obliczone i zestawione dla poszczególnych aren w każdej ze stref wokółgniazdowych – wewnętrznej (ryc. 21) i zewnętrznej (ryc. 22) i różnych pór roku (lato, jesień) (tab. 4). Wartości wskaźnika Shannona wahają się w zakresie od zera do jednego. Wartość zerowa oznacza całkowity brak robotnic *F. sanguinea* w danej arenie, wartość jeden (nie występująca w analizowanej sytuacji) wskazywałaby na maksymalną równomierność rozmieszczenia robotnic w arenie. Wartość jest zbliżona do jedności nawet przy małym zagęszczeniu dynamicznym robotnic pod warunkiem, że ich liczba utrzymuje się w czasie na względnie stałym poziomie.

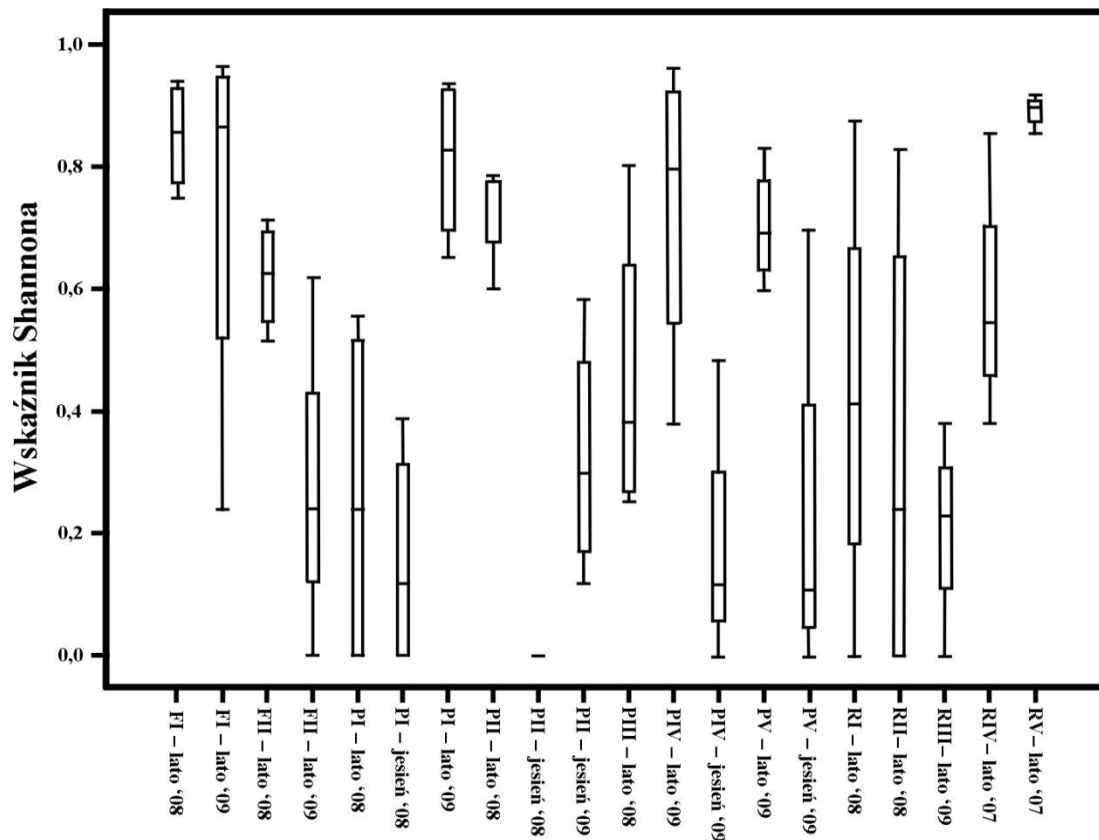
Tab. 4. Stopień równomierności rozmieszczenia robotnic *F. sanguinea* w poszczególnych arenach w obrębie każdej ze stref wokółgniazdowych, wyrażony wartościami wskaźnika entropii Shannona.

Kolonia i pora roku	Areny strefy wewnętrznej				Areny strefy zewnętrznej			
	1	2	3	4	5	6	7	8
FI – lato '08	0,920	0,941	0,750	0,797	0,479	0,194	0	0,604
FI – lato '09	0,239	0,964	0,935	0,798	0	0,556	0,239	0
FII – lato '08	0,516	0,714	0,675	0,578	0,540	0,540	0,739	0,349
FII – lato '09	0,239	0	0,619	0,239	0	0,239	0,239	0
PI – lato '08	0,556	0	0,479	0	0	0,580	0	0
PI – jesień '08	0,239	0,389	0	0	0	0,239	0	0
PI – lato '09	0,938	0,919	0,653	0,739	0,460	0,700	0,479	0,604
PII – lato '08	0,784	0,754	0,772	0,600	0,634	0,702	0,328	0,717
PII – jesień '08	0	0	0	0	0	0	0	0
PII – jesień '09	0,220	0,584	0,119	0,380	0	0	0	0
PIII – lato '08	0,479	0,804	0,284	0,253	0,111	0,239	0,126	0
PIV – lato '09	0,380	0,962	0,708	0,886	0,604	0,239	0,681	0,460
PIV – jesień '09	0,111	0,484	0,119	0	0	0	0	0
PV – lato '09	0,831	0,727	0,660	0,599	0,960	0,625	0	0,604
PV – jesień '09	0,126	0,698	0,089	0	0	0,111	0	0

Tab. 4. c.d.

Kolonia i pora roku	Areny strefy wewnętrznej				Areny strefy zewnętrznej			
	1	2	3	4	5	6	7	8
RI – lato '08	0,876	0,365	0	0,460	0	0	0	0,460
RII – lato '08	0,479	0	0	0,828	0	0	0	0,097
RIII – lato '09	0	0,380	0,239	0,220	0	0	0	0
RIV – lato '07	0,856	0,380	0,536	0,556	0	0,380	0,253	0,380
RV – lato '07	0,856	0,893	0,919	0,901	0,419	0,460	0,638	0,527

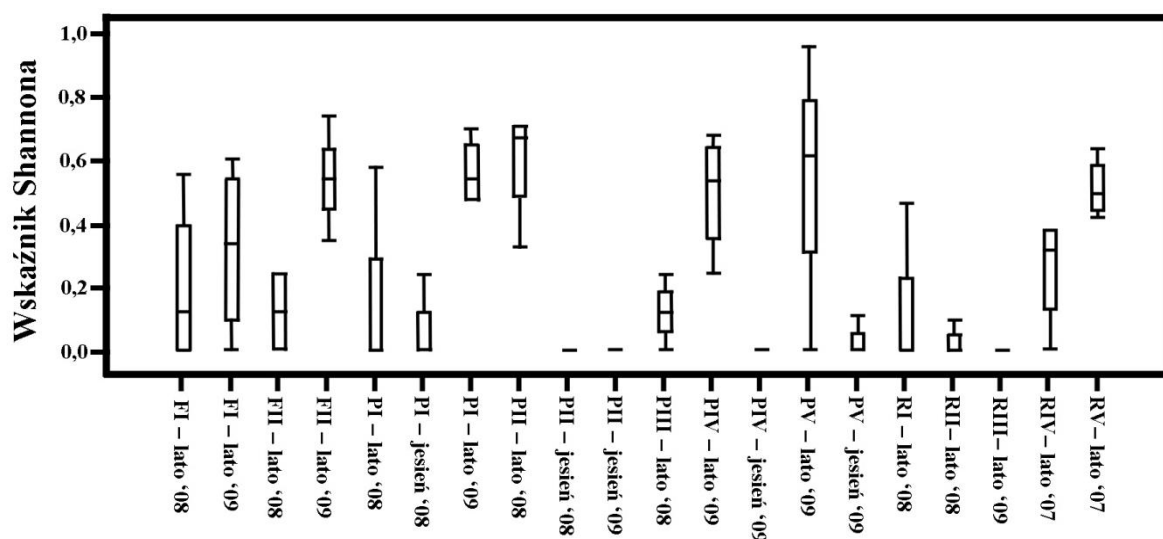
W wokółniazdowych strefach wewnętrznych badanych kolonii *F. sanguinea*, na łączną liczbę 80 aren (14 kolonii badanych jedno- lub dwukrotnie w ciągu sezonu), aż w 27 przypadkach wartość wskaźnika równomierności była większa od 0,7. Oznacza to dużą równomierność pokrycia terenu przez *F. sanguinea* w obrębie tych stref. Dla pięciu kolonii badanych w określonym czasie równomierność pokrycia aren w strefach wewnętrznych okazała się szczególnie wysoka (FI – lato '08, PI – lato '09, PII – lato '08, PV – lato '09, RV – lato '07) (tab. 4, ryc. 21). Z drugiej strony aż w 15 przypadkach (osiem różnych kolonii) wartość wskaźnika wynosiła zero. Oznacza to całkowity brak aktywności robotnic w przynajmniej jednej z aren podczas całego dnia obserwacji (zob. tab. 4). Dla kolonii PII obserwowanej jesienią (2008 r.) nie wykazano w ogóle żadnej aktywności. W Polsce, gdzie większość kolonii była badana zarówno latem, jak i jesienią, dało się zauważyć wyraźną tendencję do zmniejszania równomierności pokrycia terenu jesienią (ryc. 21). Mediana wskaźnika równomierności pokrycia terenu przez robotnice w poszczególnych rejonach geograficznych (krajach) wahała się od 0,69 (0,44–0,82) w Finlandii, poprzez 0,47 (0,23–0,85) w Rumunii, po 0,43 (0,1–0,71) w Polsce.



Ryc. 21. Stopień równomierności rozmieszczenia robotnic *F. sanguinea* (mediana oraz kwartyle) w wokółniazdowych strefach wewnętrznych badanych kolonii, wyrażony wartościami wskaźnika entropii Shannona.

W wokółniazdowych strefach zewnętrznych badanych kolonii, na łączną liczbę 80 aren, tylko w pięciu arenach wartość wskaźnika równomierności wynosiła przynajmniej 0,7 natomiast aż w 39 przypadkach wartość wskaźnika wynosiła zero (tab. 4). W koloniach PII – jesień '08, PII – jesień '09, PIV – jesień '09 oraz RIII – lato '09 nie wykazano żadnej aktywności robotnic, podczas gdy w strefach wewnętrznych trzech z tych kolonii (PII – jesień '09, PIV – jesień '09, RIII – lato '09) robotnice były aktywne. Jedynie w koloniach FII – lato '08, PI – lato '09, PII – lato '08, PIV – lato '09 oraz RV – lato '07 równomierność pokrycia terenu we wszystkich arenach danej kolonii utrzymywała się na względnie stabilnym (0,3–0,7) poziomie (tab. 4). W koloniach badanych w Polsce – podobnie jak w przypadku aren strefy wewnętrznej (zob. wyż.) – zaznaczał się wyraźny spadek równomierności pokrycia terenu przez robotnice dla poszczególnych rejonów geograficznych

(krajów) wahała się od 0,23 (0–0,54) w Finlandii, do zera w Polsce (0–0,5) i Rumunii (0–0,39).



Ryc. 22. Stopień równomierności rozmieszczenia robotnic *F. sanguinea* (mediana oraz kwartyle) w wokółgniazdowych strefach zewnętrznych badanych kolonii, wyrażony wartościami wskaźnika entropii Shannona.

4.3. Zróznicowanie kierunków penetracji *F. sanguinea* w obrębie stref wokółgniazdowych

Kolejnym etapem oceny tendencji terytorialnych *F. sanguinea* jest szczegółowa analiza zagęszczenia dynamicznego robotnic w obrębie każdej z dwóch stref wokółgniazdowych w trakcie fazy kontrolnej eksperymentu przy wykorzystaniu nieparametrycznego testu Kruskala-Wallisa H. Celem analizy statystycznej była ocena zróznicowania stopnia penetracji najbliższego otoczenia gniazda (strefa wewnętrzna), dalszej części obszaru wokółgniazdowego (strefa zewnętrzna) oraz ewentualnych preferencji wobec określonych rejonów w obrębie każdej ze stref. Wyniki testu zestawiono osobno dla kolonii z każdego z poszczególnych rejonów geograficznych (krajów).

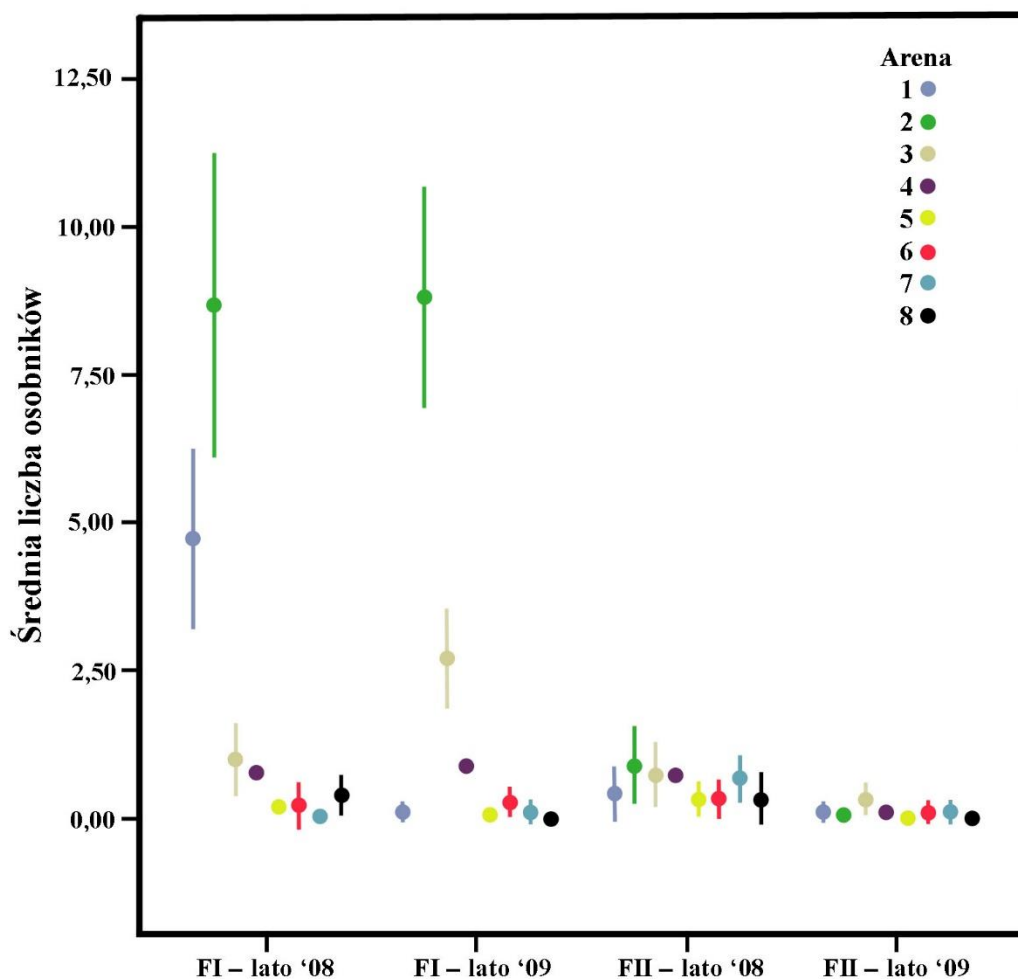
Finlandia

W przypadku dwóch kolonii *F. sanguinea* badanych w Finlandii (FI, FII) test wykazał istotne zróznicowanie zagęszczenia dynamicznego robotnic

każdego roku w wokółgniazdowej strefie wewnętrznej i jednego roku w strefie zewnętrznej kolonii FI oraz brak takiego zróżnicowania w kolonii FII (tab. 5). Średnia ranga wskazuje na największą liczbę robotnic w arenach nr 1 i 2. (strefa wewnętrzna) kolonii FI w okresie letnim 2008 r. oraz arenie 2 tej samej kolonii latem następnego roku (ryc. 23). Wskazuje to na stałą preferencję w stosunku do określonych kierunków furazowania w przypadku kolonii FI oraz brak takich preferencji w przypadku kolonii FII.

Tab. 5. Zróżnicowanie zagęszczenia dynamicznego robotnic *F. sanguinea* w obrębie stref wokółgniazdowych kolonii badanych w Finlandii (wg testu Kruskala-Wallisa; gwiazdka oznacza różnicę statystycznie istotną, $p < 0,05$).

Kolonia i pora roku	Areny strefy wewnętrznej (średnie rangi)					Areny strefy zewnętrznej (średnie rangi)				
	Chi ²	1	2	3	4	Chi ²	5	6	7	8
FI – lato '08	44,32*	46,28	58,06	21,67	20,00	5,30	37,78	34,28	31,94	42,00
FI – lato '09	53,84*	14,61	61,53	43,25	26,61	7,76*	34,50	42,50	36,50	32,50
FII – lato '08	2,31	31,94	40,89	37,89	35,28	4,43	35,11	35,11	43,50	32,28
FII – lato '09	6,24	35,00	33,00	43,00	35,00	4,17	34,50	38,50	38,50	34,50



Ryc. 23. Średnie (w 95% przedziale ufności) liczby robotnic każdej z dwóch kolonii *F. sanguinea* badanych w Finlandii (FI i FII), odnotowane w poszczególnych arenach.

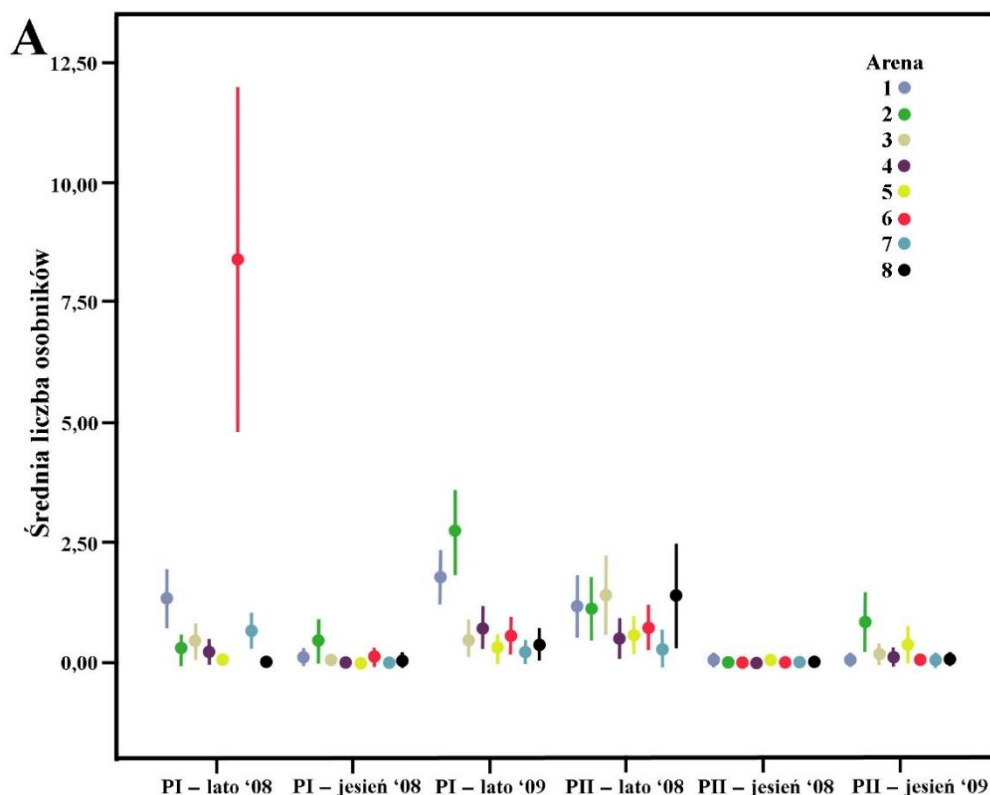
Polska

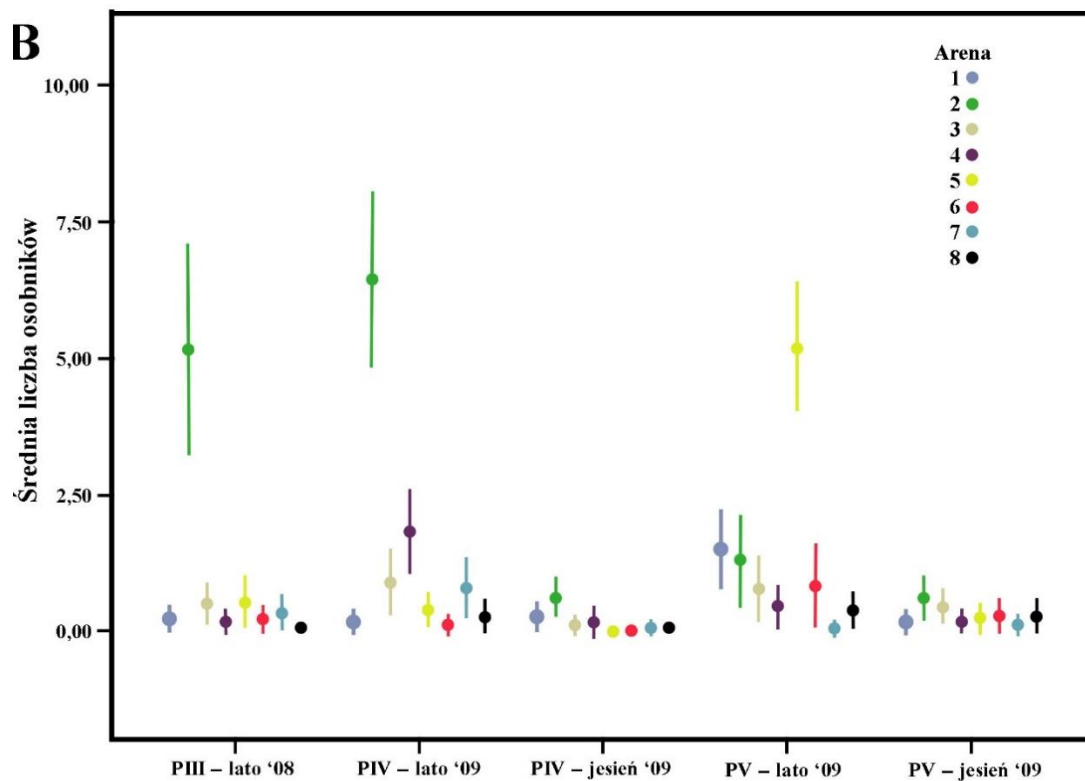
W przypadku kolonii badanych w Polsce test wykazał statystycznie istotne zróżnicowanie dynamicznego zagęszczenia robotnic w wokółgniazdowych strefach wewnętrznych kolonii PI i PIV we wszystkich badanych okresach oraz kolonii PII jesienią 2009 r. i kolonii PIII latem 2008 r. (tab. 6). W strefach zewnętrznych rozkłady były znacznie bardziej równomierne niż w strefach wewnętrznych; jedynie w trzech przypadkach, zanotowano zróżnicowanie statystycznie istotne (PI – lato '08, PII – lato '08, PV – lato '09). Porównanie średnich rang wskazuje, że dla niektórych kolonii zarysowała się silna preferencja w stosunku do określonych fragmentów terytoriów w sezonie letnim (PI – lato '08, PIII – lato '08, PIV – lato '09), jednakże tendencja

ta nie utrzymała się w kolejnych latach dla kolonii badanych wielosezonowo (tab. 6, ryc. 24).

Tab. 6. Zróżnicowanie zagęszczenia dynamicznego robotnic *F. sanguinea* w obrębie stref wokółgniazdowych kolonii badanych w Polsce (wg testu Kruskala-Wallisa; gwiazdka oznacza różnicę statystycznie istotną, $p < 0,05$).

Kolonia i pora roku	Areny strefy wewnętrznej (średnie rangi)					Areny strefy zewnętrznej (średnie rangi)				
	Chi ²	1	2	3	4	Chi ²	5	6	7	8
PI – lato '08	16,66*	51,19	30,47	34,56	29,78	34,86*	26,08	54,47	40,94	24,5
PI – jesień '08	8,050*	36,39	42,67	34,44	32,50	3,77	35,00	39,00	35,00	37,00
PI – lato '09	27,26*	44,47	52,58	22,31	26,64	3,11	33,67	41,83	33,06	37,44
PII – lato '08	4,43	39,25	37,86	40,64	28,25	7,81*	35,03	38,36	27,89	44,72
PII – jesień '08	3,00	38,00	36,00	36,00	36,00	3,00	38,00	36,00	36,00	36,00
PII – jesień '09	11,40*	31,39	46,17	35,17	33,28	7,01	42,67	34,44	34,44	34,44
PIII – lato '08	30,76*	28,33	56,89	34,03	26,75	4,93	41,19	36,06	38,36	30,39
PIV – lato '09	49,07*	17,33	62,28	27,39	39,00	6,41	38,00	30,17	43,5	34,33
PIV – jesień '09	9,70*	37,08	45,75	31,33	31,83	2,02	35,50	35,50	37,50	37,50
PV – lato '09	7,26	44,94	39,28	33,22	28,56	43,51*	61,03	33,67	21,92	29,39
PV – jesień '09	6,38	31,67	42,86	39,81	31,67	1,09	36,11	38,03	33,83	38,03





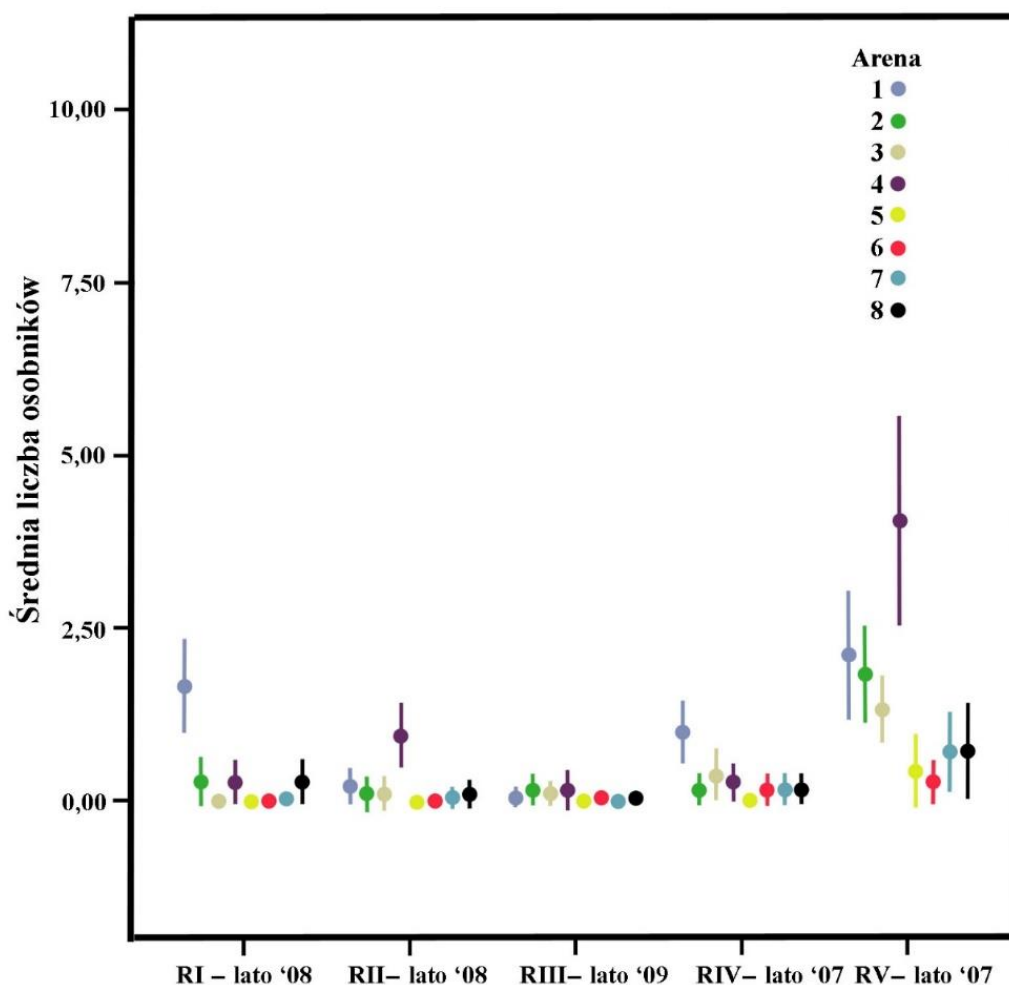
Ryc. 24. Średnie (w 95% przedziale ufności) liczby robotnic każdej z pięciu kolonii *F. sanguinea* badanych w Polsce (PI-V), odnotowane w poszczególnych arenach: A – kolonie PI i PII, B – kolonie PIII, PIV i PV.

Rumunia

Dla większości (czterech z pięciu) kolonii badanych w Rumunii wykazano istotne zróżnicowanie rozkładu zagęszczenia dynamicznego robotnic w obrębie wokółgniazdowej strefy wewnętrznej; jedynie w przypadku kolonii RIII wynik nie był statystycznie istotny (tab. 7). W strefie zewnętrznej wykazano istotne zróżnicowanie jedynie dla kolonii RI, w pozostałych przypadkach zróżnicowanie zagęszczenia dynamicznego furazujących robotnic w obrębie strefy nie było istotne. Aktywność robotnic *F. sanguinea* z kolonii w Rumunii była dosyć zróżnicowana – od bardzo równomiernej, ale stosunkowo niskiej (RIII), poprzez furazowanie w obrębie jednej areny (RI, RII, RIV), aż do wysokich wartości zagęszczenia dynamicznego w części aren (RV) (ryc. 25).

Tab. 7. Zróżnicowanie zagęszczenia dynamicznego robotnic *F. sanguinea* w obrębie stref wokółgniazdowych kolonii badanych w Rumunii (wg testu Kruskala-Wallis; gwiazdka oznacza różnicę statystycznie istotną, $p < 0,05$).

Kolonia i pora roku	Areny strefy wewnętrznej (średnie rangi)					Areny strefy zewnętrznej (średnie rangi)				
	Chi ²	1	2	3	4	Chi ²	5	6	7	8
RI – lato '08	31,41*	55,11	31,86	26,00	33,03	9,17*	34,00	34,00	35,97	42,03
RII – lato '08	22,87*	34,83	29,81	29,81	51,56	3,77	35,00	35,00	37,00	39,00
RIII – lato '09	1,08	34,47	38,42	36,44	36,67	2,02	35,50	37,50	35,50	37,50
RIV – lato '07	15,27*	50,28	29,00	34,06	32,67	3,38	32,00	38,00	38,00	38,00
RV – lato '07	11,53*	35,14	33,81	27,31	49,75	1,87	34,47	33,67	40,42	37,44



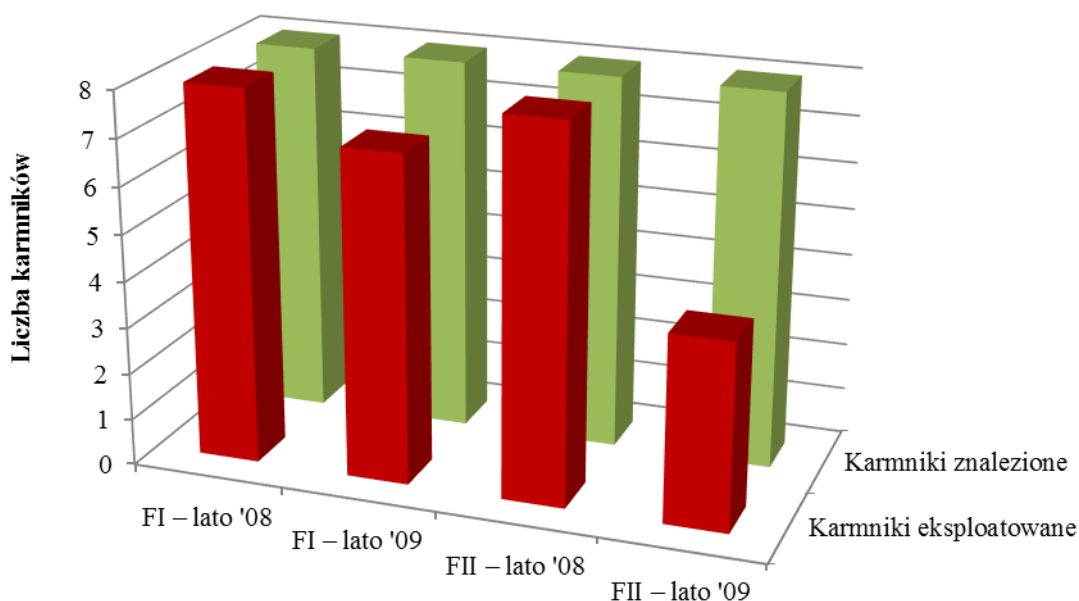
Ryc. 25. Średnie (w 95% przedziale ufności) liczby robotnic każdej z pięciu kolonii *F. sanguinea* badanych w Rumunii (RI-V), odnotowane w poszczególnych arenach.

4.4. Efektywność wykorzystania informacji o pokarmie przez

F. sanguinea

Finlandia

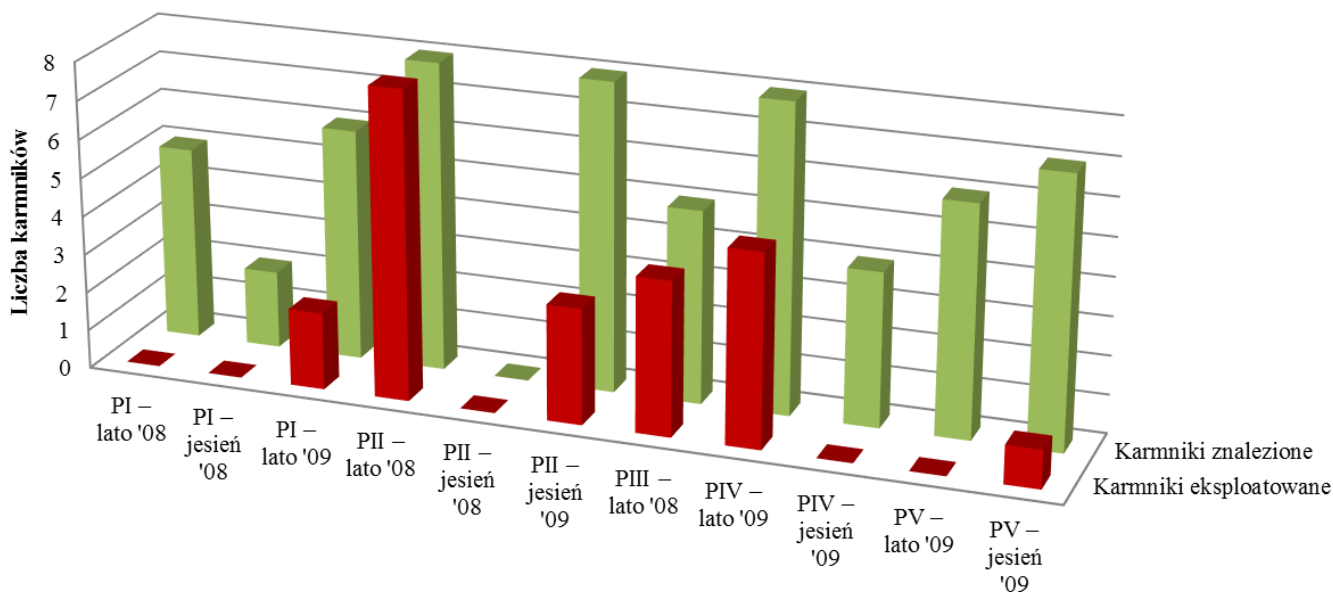
Robotnice *F. sanguinea* z obu kolonii badanych w Finlandii znajdowały w każdym roku wszystkie wyłożone karmniki (tj. osiem), a liczba karmników później eksploatowanych wahała się od czterech do ośmiu, wynosząc średnio 6,75 (SD 1,89). Kolonia FI każdorazowo wykorzystywała przy tym wszystkie, a kolonia FII nie wszystkie (4–7) karmniki (ryc. 26).



Ryc. 26. Efektywność wykorzystania informacji o pokarmie przez kolonie *F. sanguinea* w Finlandii.

Polska

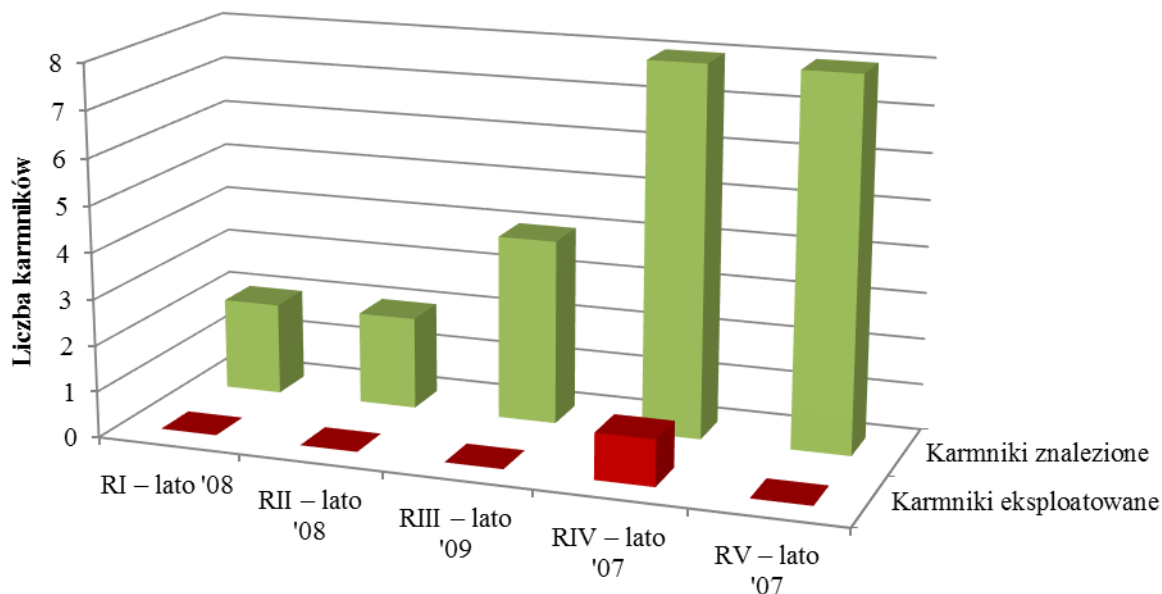
W Polsce liczba karmników znajdowanych przez robotnice *F. sanguinea* z różnych kolonii i w różnych okresach wahała się od zera do ośmiu. Tylko w przypadku kolonii PII w lecie 2008 r. wszystkie znalezione karmniki były później eksploatowane; w pozostałych przypadkach wykryte karmniki albo nie były wykorzystywane w ogóle (aż w pięciu przypadkach), albo były, ale w dużo mniejszej liczbie (1–5) (ryc. 27). Średnia liczba karmników znalezionych wynosiła 5,36 (SD 2,5), a karmników eksploatowanych 2,09 (SD 2,66).



Ryc. 27. Efektywność wykorzystania informacji o pokarmie przez kolonie *F. sanguinea* w Polsce.

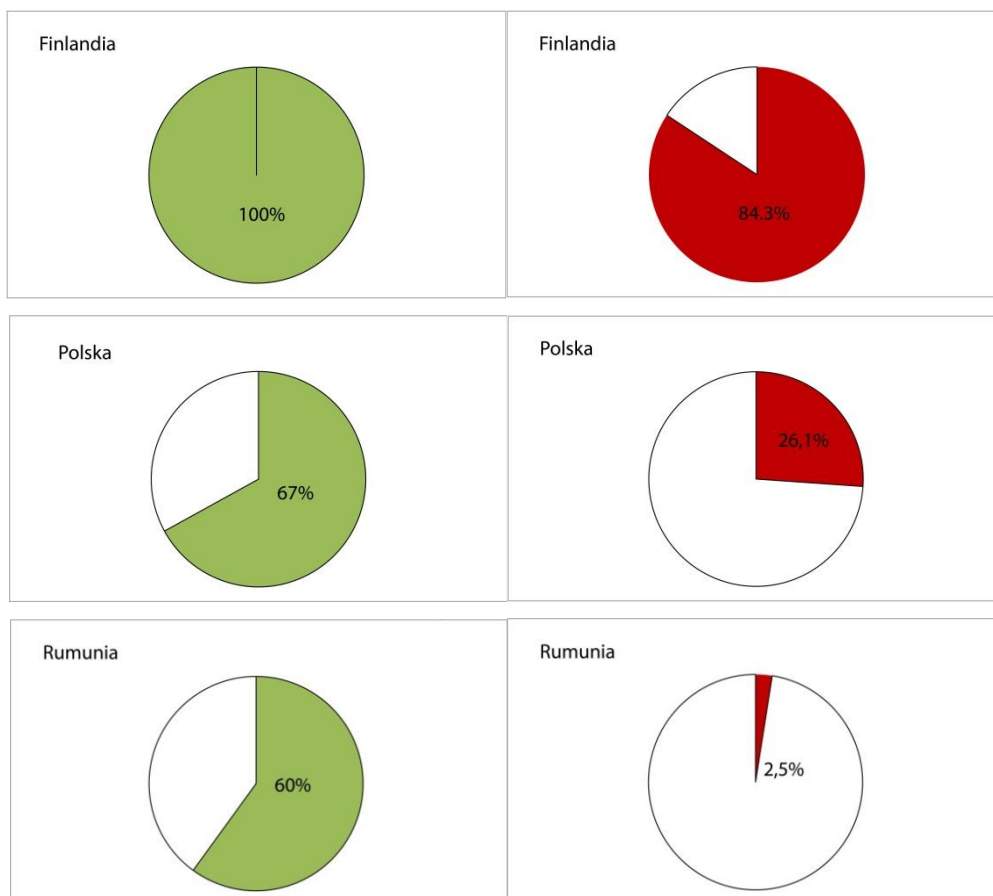
Rumunia

W Rumunii liczba karmników znalezionych przez furazerki z badanych kolonii *F. sanguinea* wahała się od dwóch do ośmiu, natomiast liczba karmników eksploatowanych była – w porównaniu do kolonii w Finlandii i Polsce – bardzo niska: tylko jedna kolonia korzystała z jednego karmnika; w pozostałych przypadkach żaden z karmników nie był wykorzystywany (ryc. 28). Średnia liczba karmników znalezionych wynosiła 4,8 (SD 3,03), a karmników eksploatowanych 0,2 (SD 0,44).



Ryc. 28. Efektywność wykorzystania informacji o pokarmie przez kolonie *F. sanguinea* w Rumunii.

Efektywność odnajdywania pokarmu przez wszystkie badane kolonie *F. sanguinea* wyniosła łącznie 72%, ale jedynie 31,8% karmników było później eksploatowane przez furazerki. Liczba karmników eksploatowanych różniła się istotnie pomiędzy rejonami geograficznymi ($\text{Chi}^2 = 38,182$, $\text{df} = 2$, $p < 0,001$), natomiast pod względem liczby karmników znalezionych brak było takiego zróżnicowania ($\text{Chi}^2 = 5,22$, $\text{df} = 2$, $p = 0,07$). W Finlandii wykryte zostały wszystkie wyłożone karmniki i zarazem ogromna ich większość (84,3%) była w następstwie wykorzystywana. W Polsce zostało odnalezionych już mniej karmników (67%) i dużo mniej, bo tylko 26,1% było eksploatowanych. W Rumunii *F. sanguinea* wykryła 60% karmników, a eksploatowała ich znikomy odsetek – zaledwie 2,5% (ryc. 29).



Ryc. 29. Zróżnicowanie efektywności wykorzystania informacji o pokarmie przez *F. sanguinea* z kolonii w Finlandii, Polsce i Rumunii. Kolor zielony – karmniki znalezione, kolor czerwony – karmniki eksploatowane.

4.5. Ciągłość wykorzystania przez *F. sanguinea* obszaru wokółgniazdowego w aspekcie czasowo-przestrzennym

Finlandia

Wartości współczynnika korelacji Spearmana dla kolonii badanych w Finlandii wskazują, że w przypadku kolonii FI – lato '09 wystąpiła statystycznie istotna korelacja pomiędzy zagęszczeniem dynamicznym robotnic *F. sanguinea* zanotowanych w arenach w fazie kontrolnej i następnie na karmikach wystawionych w obrębie tych samych aren podczas fazy manipulacyjnej eksperymentu (tab. 8). Wysoka wartość współczynnika korelacji ($r > 0,9$) świadczy o dużej sile związku między liczbą robotnic zanotowanych w obu fazach. Oznacza to, że w przypadku kolonii FI badanej latem 2009 r. robotnice *F. sanguinea* najintensywniej korzystały z tych

karmników, które znajdowały się w najczęściej odwiedzanych uprzednio arenach. Był to jednak jedyny taki przypadek wśród wszystkich analizowanych (zob. dalej), kiedy korelacja okazała się statystycznie istotna.

Tab. 8. Zależność zagęszczenia dynamicznego robotnic *F. sanguinea* w czasie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu dla kolonii z Finlandii, wyrażona poprzez współczynnik korelacji Spearmana (gwiazdka oznacza korelację statystycznie istotną, $p < 0,05$).

Kolonia i pora roku	p	Spearman r
FI – lato '08	0,126	0,587
FI – lato '09	0,001*	0,934
FII – lato '08	0,931	-0,037
FII – lato '09	0,444	0,317

Polska

W Polsce dla żadnej kolonii nie wykazano w analizowanym aspekcie korelacji istotnej statystycznie, chociaż w przypadku trzech kolonii (PI – jesień '08, PIII – lato '08, PV – lato '09) wartości współczynnika korelacji były bliskie progu istotności (tab. 9).

Tab. 9. Zależność zagęszczenia dynamicznego robotnic *F. sanguinea* w czasie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu dla kolonii z Polski, wyrażona poprzez współczynnik korelacji Spearmana (gwiazdka oznacza korelację statystycznie istotną, $p < 0,05$).

Kolonia i pora roku	p	Spearman r
PI – lato '08	0,194	0,512
PI – jesień '08	0,060	0,687
PI – lato '09	0,301	0,419
PII – lato '08	0,955	-0,024
PII – jesień '09	0,291	0,427
PIII – lato '08	0,073	0,663
PIV – lato '09	0,123	0,590
PIV – jesień '09	0,212	0,495
PV – lato '09	0,066	0,675
PV – jesień '09	0,667	-0,182

Rumunia

W przypadku kolonii *F. sanguinea* w Rumunii – podobnie jak w Polsce – nie stwierdzono żadnej istotnie statystycznie korelacji pomiędzy zagęszczeniem dynamicznym robotnic *F. sanguinea* zanotowanych w arenach w fazie kontrolnej eksperymentu i karmikach podczas fazy manipulacyjnej. Wartości prawdopodobieństwa utrzymywały się generalnie na niskim poziomie (tab. 10).

Tab. 10. Zależność zagęszczenia dynamicznego robotnic *F. sanguinea* w czasie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu dla kolonii z Rumunii, wyrażona poprzez współczynnik korelacji Spearmana (gwiazdka oznacza korelację statystycznie istotną, $p < 0,05$).

Kolonia i pora roku	p	Spearman r
RI – lato '08	0,817	0,098
RII – lato '08	0,534	0,26
RIII – lato '09	0,864	-0,073
RIV – Lato '07	0,668	0,181
RV – lato '07	0,856	0,077

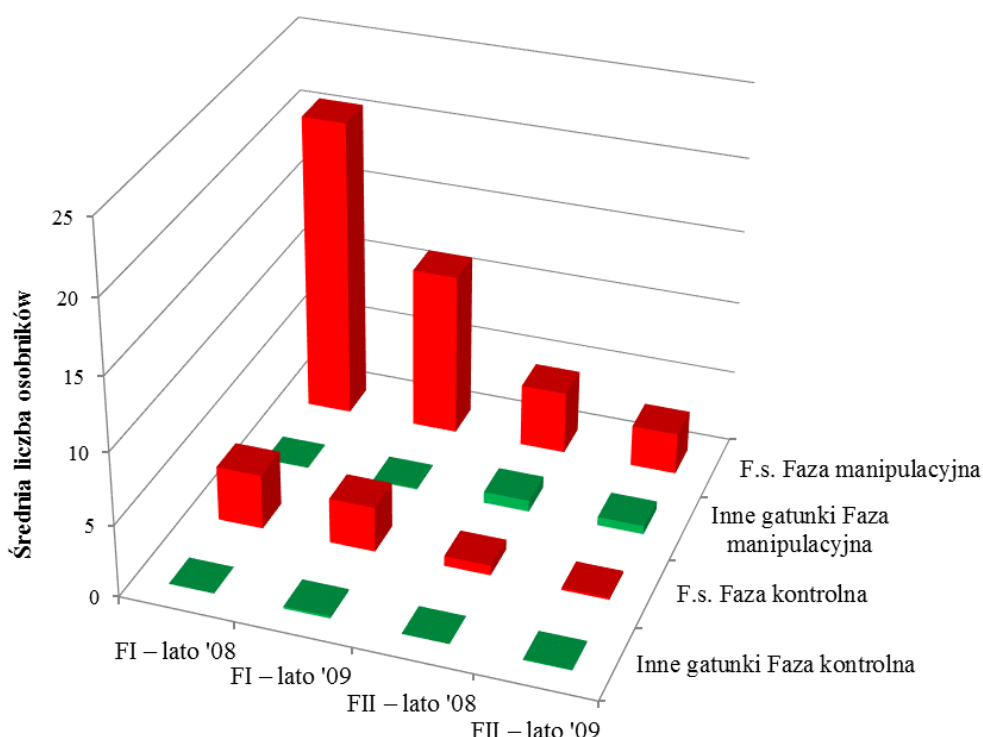
4.6. Aktywność mrówek z gatunków podporządkowanych w sąsiedztwie kolonii *F. sanguinea*

W bezpośrednim sąsiedztwie gniazd badanych kolonii *F. sanguinea* stwierdzono występowanie potencjalnie konkurencyjnych, ale w domniemaniu podporządkowanych *F. sanguinea* gatunków mrówek, reprezentujących rodzaje *Myrmica*, *Leptothorax*, *Temnothorax*, *Tetramorium*, *Formica* (podrodzaj *Serviformica*) i *Lasius*. Różnice w zagęszczeniu dynamicznym robotnic *F. sanguinea* i gatunków podporządkowanych testowano przy użyciu nieparametrycznego testu Manna-Whitneya U. Ponadto dla gatunków podporządkowanych określono średnie wartości zagęszczenia dynamicznego robotnic, przedstawiając je na tle analogicznych wartości dla *F. sanguinea*. Wyniki zestawiono oddzielnie dla fazy kontrolnej i

manipulacyjnej eksperymentu prowadzonego w każdym z rejonów geograficznych (krajów) (ryc. 30–35).

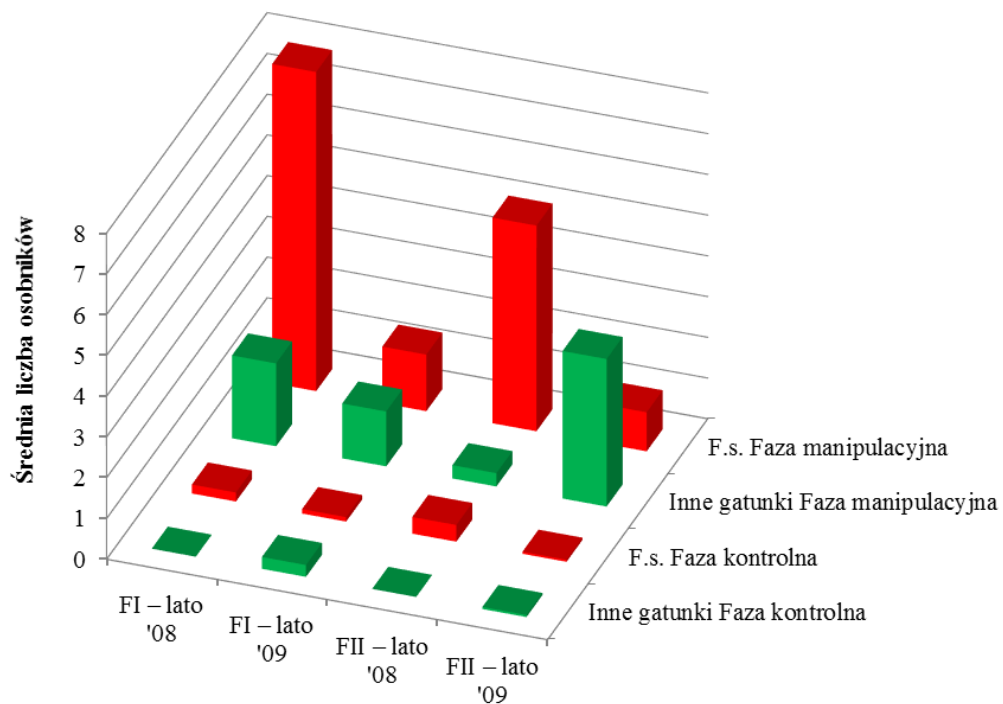
Finlandia

W wokółgniazdowych strefach wewnętrznych kolonii *F. sanguinea* badanych w Finlandii z gatunków podporządkowanych odnotowano obecność jedynie nielicznych osobników z rodzaju *Myrmica*. Wartości zagęszczenia dynamicznego robotnic *F. sanguinea* były zdecydowanie większe w porównaniu do wartości zagęszczenia dynamicznego mrówek z gatunków podporządkowanych – tak podczas fazy kontrolnej ($p = 0,000$, $z = -11,794$, $n = 576$), jak i manipulacyjnej ($p = 0,000$, $z = -14,754$, $n = 576$) eksperymentu (ryc. 30). Ogółem, średnia liczba robotnic z gatunków podporządkowanych zaobserwowanych w wokółgniazdowych strefach wewnętrznych obu kolonii *F. sanguinea* wyniosła w fazie kontrolnej 0,04 (SD 0,07), a samych robotnic *F. sanguinea* 1,93 (SD 1,78), natomiast w fazie manipulacyjnej było to odpowiednio 0,36 (SD 0,37) i 9,78 (SD 8,14).



Ryc. 30. Zagęszczenie dynamiczne robotnic z gatunków podporządkowanych w wokółgniazdowych strefach wewnętrznych kolonii *F. sanguinea* w Finlandii na tle analogicznych wartości dla *F. sanguinea* (F.s.), wyrażone średnimi liczbami osobników w jednej arenie w czasie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu.

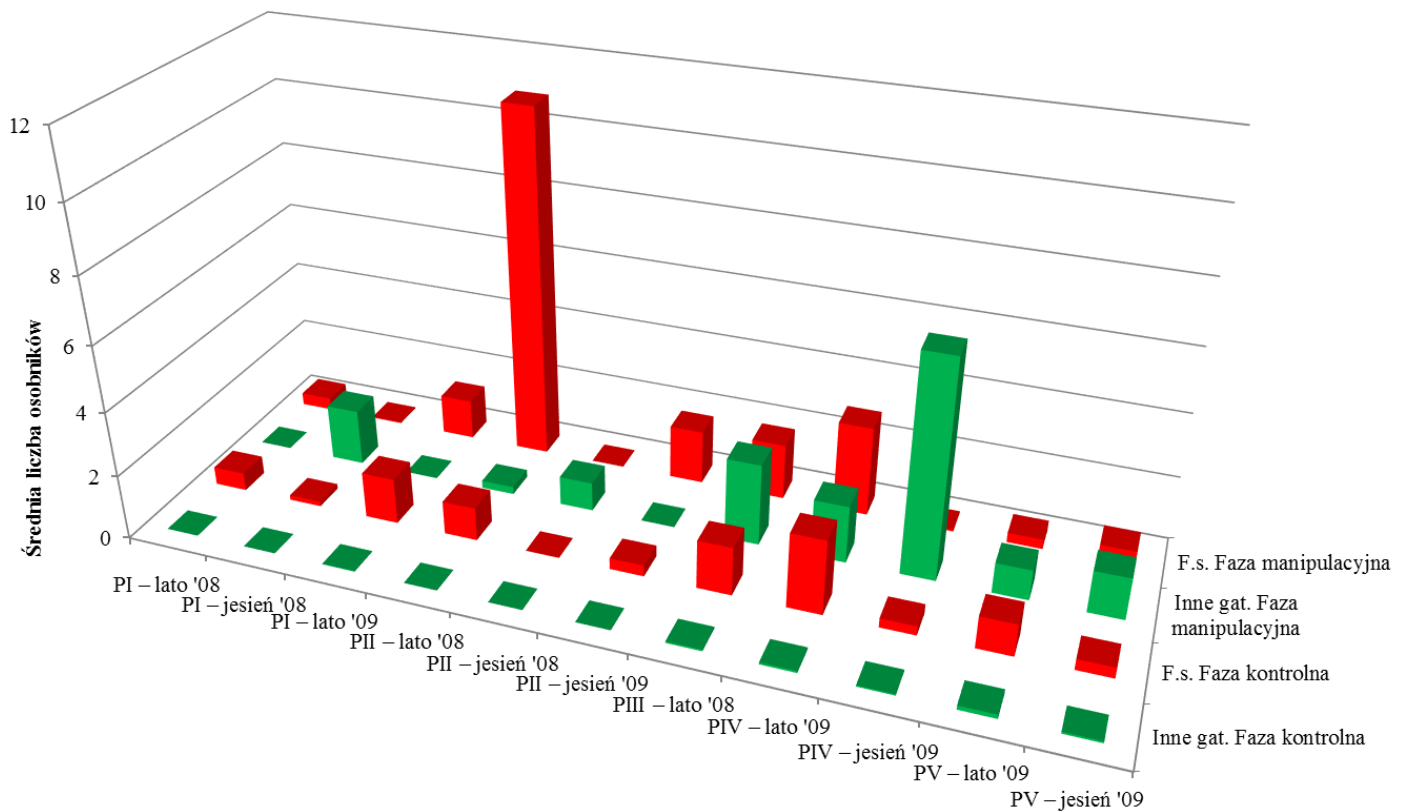
W wokółgniazdowych strefach zewnętrznych po wyłożeniu pokarmu (faza manipulacyjna), do już wcześniej (w fazie kontrolnej) tam występujących robotnic gatunków podporządkowanych z rodzaju *Myrmica*, dołączyły furażerki gatunków z rodzajów *Temnothorax*, *Tetramorium* i *Lasius*. Podobnie jak w strefach wewnętrznych, wartość zagęszczenia dynamicznego robotnic *F. sanguinea* była statystycznie większa niż wartość zagęszczenia dynamicznego robotnic z gatunków podporządkowanych zarówno w fazie kontrolnej ($p = 0,046$, $z = -1,966$, $n = 504$) jak i manipulacyjnej ($p = 0,001$, $z = -3,420$, $n = 504$) eksperymentu (ryc. 31). Średnia liczba robotnic gatunków podporządkowanych, jakie zaobserwowano w wokółgniazdowych strefach zewnętrznych obu kolonii w fazie kontrolnej wyniosła 0,08 (SD 0,13), a robotnic *F. sanguinea* 0,19 (SD 0,15), a w fazie manipulacyjnej odpowiednio 1,83 (SD 1,38) i 3,8 (SD 3,25).



Ryc. 31. Zagęszczenie dynamiczne robotnic z gatunków podporządkowanych w wokółgniazdowych strefach zewnętrznych kolonii *F. sanguinea* w Finlandii na tle analogicznych wartości dla *F. sanguinea* (F.s.), wyrażone średnimi liczbami osobników w jednej arenie w czasie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu.

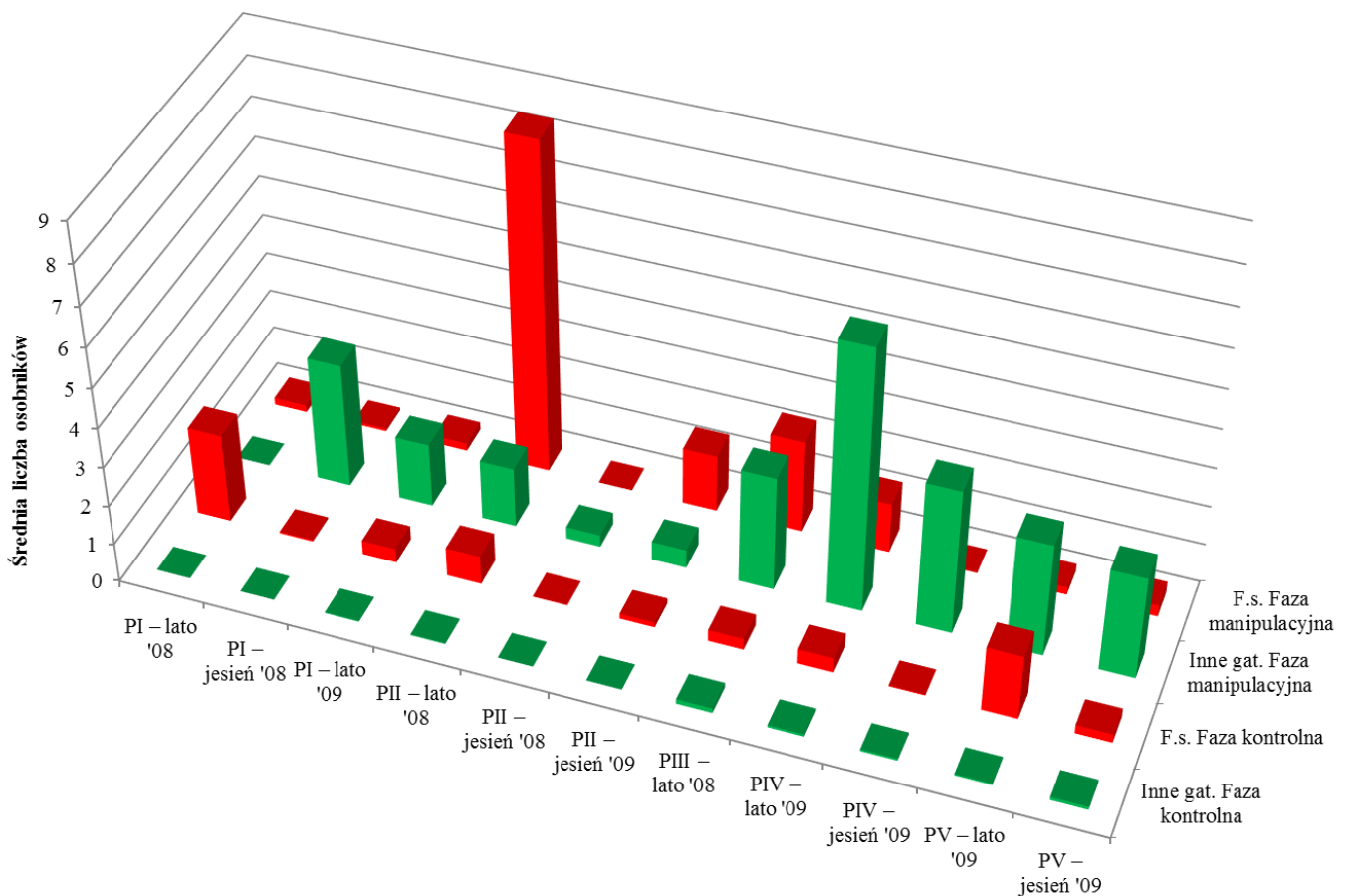
Polska

W wokółgniazdowych strefach wewnętrznych kolonii *F. sanguinea* badanych w Polsce w fazie kontrolnej eksperymentu odnotowano obecność robotnic gatunków podporządkowanych z rodzajów *Myrmica*, *Tetramorium* i *Leptothorax*. Jednakże wartości zagęszczenia dynamicznego robotnic z tych gatunków były statystycznie istotnie mniejsze niż robotnic *F. sanguinea* ($p = 0,000$, $z = -6,737$, $n = 1654$). Po wyłożeniu pokarmu wartości zagęszczenia dynamicznego robotnic *F. sanguinea* wzrosły tylko nieznacznie; jedynie w przypadku kolonii PII w lecie 2008 r. można mówić o znaczącym wzroście wartości, podczas gdy wartości zagęszczenia dynamicznego robotnic gatunków podporządkowanych wzrosły w siedmiu przypadkach (na łączną liczbę 11), a w sześciu przypadkach były większe niż *F. sanguinea* (ryc. 32). Generalnie nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic pomiędzy zagęszczeniem dynamicznym robotnic *F. sanguinea* i robotnic gatunków podporządkowanych w fazie manipulacyjnej eksperymentu ($p = 1,000$, $z = 0,000$, $n = 1579$). Średnia liczba robotnic gatunków podporządkowanych zaobserwowanych w wokółgniazdowych strefach wewnętrznych kolonii *F. sanguinea* w Polsce w fazie kontrolnej wyniosła 0,03 (SD 0,03), a *F. sanguinea* 0,81 (SD 0,71), a w fazie manipulacyjnej odpowiednio 1,48 (SD 1,95) i 1,78 (SD 3,13).



Ryc. 32. Zagęszczenie dynamiczne robotnic z gatunków podporządkowanych w wokółgniazdowych strefach wewnętrznych kolonii *F. sanguinea* w Polsce na tle analogicznych wartości dla *F. sanguinea* (F.s.), wyrażone średnimi liczbami osobników w jednej arenie w czasie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu.

Podobnie było w wokółgniazdowych strefach zewnętrznych. W fazie kontrolnej eksperymentu zagęszczenie dynamiczne robotnic gatunków podporządkowanych było statystycznie mniejsze niż robotnic *F. sanguinea* ($p = 0,000$, $z = -8,169$, $n = 1584$) (ryc. 33). Po wyłożeniu pokarmu zagęszczenie dynamiczne robotnic gatunków podporządkowanych znacznie wzrosło i było wyższe niż zagęszczenie robotnic *F. sanguinea* ($p = 0,000$, $z = -6,137$, $n = 1584$). Średnia liczba robotnic gatunków podporządkowanych w fazie kontrolnej wyniosła 0,03 (SD 0,03), a robotnic *F. sanguinea* 0,55 (SD 0,73), podczas gdy w fazie manipulacyjnej odpowiednio 2,36 (SD 1,91) i 1,31 (SD 2,47).

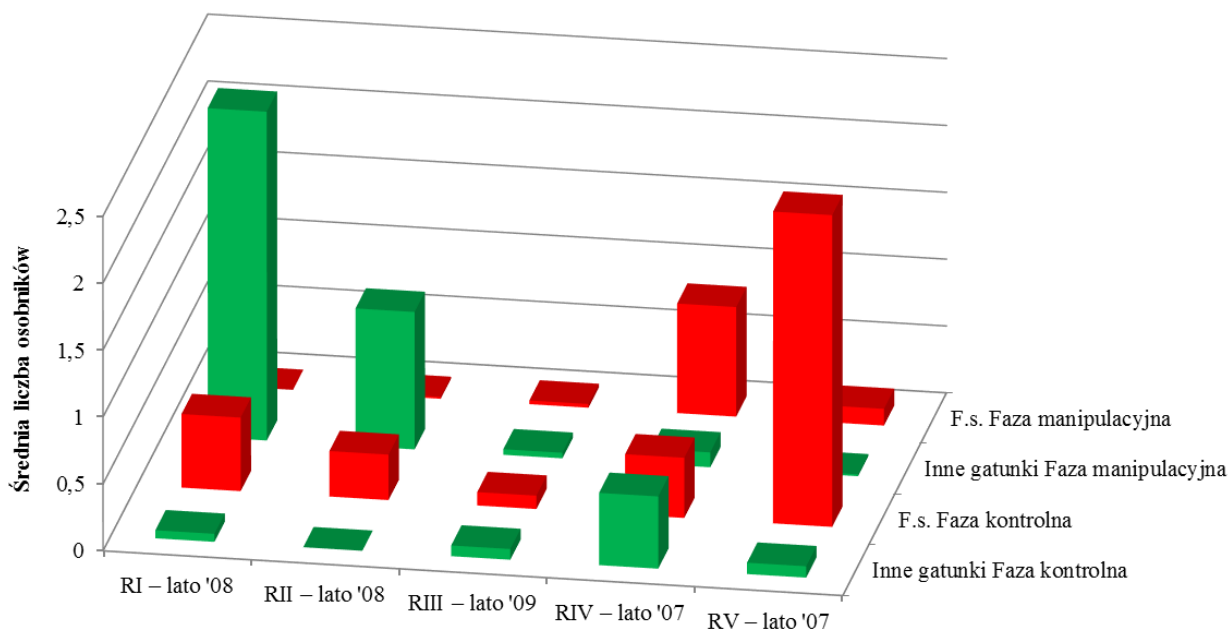


Ryc. 33. Zagęszczenie dynamiczne robotnic z gatunków podporządkowanych w wokółgniazdowych strefach zewnętrznych kolonii *F. sanguinea* w Polsce na tle analogicznych wartości dla *F. sanguinea* (F.s.), wyrażone średnimi liczbami osobników w jednej arenie w czasie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu.

Rumunia

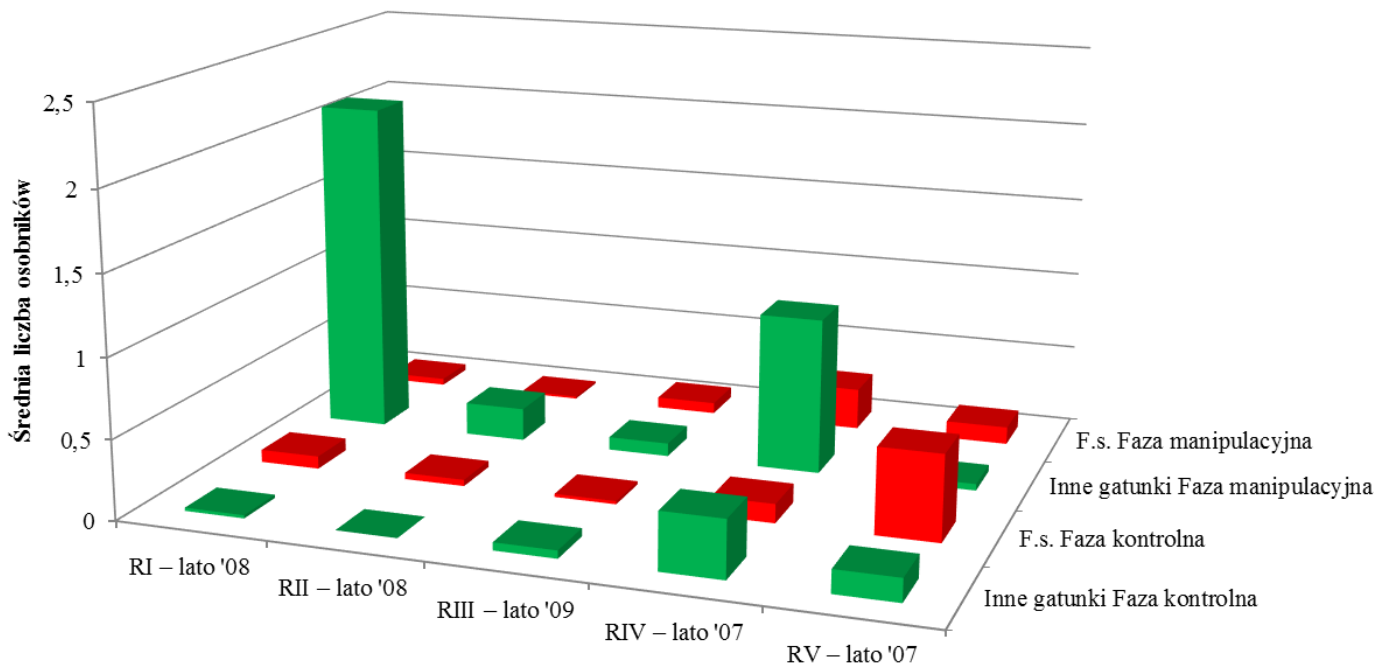
W wokółgniazdowych strefach wewnętrznych kolonii *F. sanguinea* w Rumunii stwierdzono występowanie robotnic gatunków podporządkowanych z rodzajów *Myrmica*, *Leptothorax*, *Lasius* oraz osobników *F. rufibarbis*. Podobnie jak w przypadku kolonii z Finlandii i Polski, w Rumunii zagęszczenie dynamiczne robotnic gatunków podporządkowanych w fazie kontrolnej eksperymentu było statystycznie istotnie mniejsze ($p = 0,000$, $z = -7,417$, $n = 720$) niż robotnic *F. sanguinea* (ryc. 34). Po wyłożeniu pokarmu wartość zagęszczenia dynamicznego robotnic z gatunków podporządkowanych znacznie przewyższyła zagęszczenie dynamiczne robotnic *F. sanguinea* ($p = 0,000$, $z = -6,664$, $n = 720$). Ogółem średnia liczba robotnic z gatunków podporządkowanych zaobserwowanych w

wokółgniazdowych strefach wewnętrznych kolonii *F. sanguinea* w fazie kontrolnej wyniosła 0,15 (SD 0,21), a robotnic *F. sanguinea* 0,75 (SD 0,89), podczas gdy w fazie manipulacyjnej odpowiednio 0,73 (SD 1,05) i 0,19 (SD 0,35).



Ryc. 34. Zagęszczenie dynamiczne robotnic z gatunków podporządkowanych w wokółgniazdowych strefach wewnętrznych kolonii *F. sanguinea* w Rumunii na tle analogicznych wartości dla *F. sanguinea* (F.s.), wyrażone średnimi liczbami osobników w jednej arenie w czasie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu.

W wokółgniazdowych strefach zewnętrznych (ryc. 35) wartość zagęszczenia dynamicznego robotnic gatunków podporządkowanych, jak i robotnic *F. sanguinea*, podczas fazy kontrolnej była niewielka i utrzymywała się na podobnym poziomie ($p = 0,314$, $z = -1,007$, $n = 720$). Podobnie jak w strefie wewnętrznej, po wystawieniu pokarmu wartości zagęszczenia dynamicznego robotnic gatunków podporządkowanych przewyższyły wartości zagęszczenia dynamicznego robotnic *F. sanguinea* ($p = 0,000$, $z = -7,845$, $n = 720$). Ogółem średnia liczba robotnic z gatunków podporządkowanych zaobserwowanych w wokółgniazdowych strefach zewnętrznych w fazie kontrolnej wyniosła 0,11 (SD 0,14), a robotnic *F. sanguinea* 0,16 (SD 0,21), natomiast w fazie manipulacyjnej odpowiednio 0,68 (SD 0,88) i 0,1 (SD 0,09).



Ryc. 35. Zagęszczenie dynamiczne z robotnic gatunków podporządkowanych w wokółgniazdowych strefach zewnętrznych kolonii *F. sanguinea* w Rumunii na tle analogicznych wartości dla *F. sanguinea* (F.s.), wyrażone średnimi liczbami osobników w jednej arenie w czasie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu.

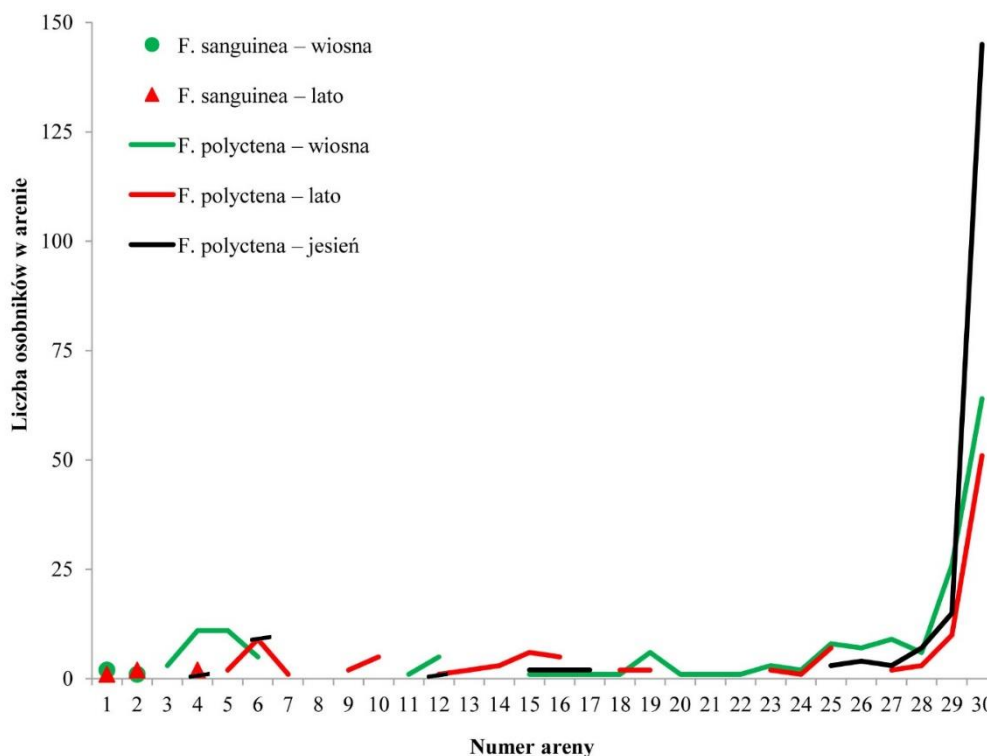
4.7. Wielkość pola troficznego *F. sanguinea* i relacje z mrówkami terytorialnymi

Transekt nr 1 – 2011 r.

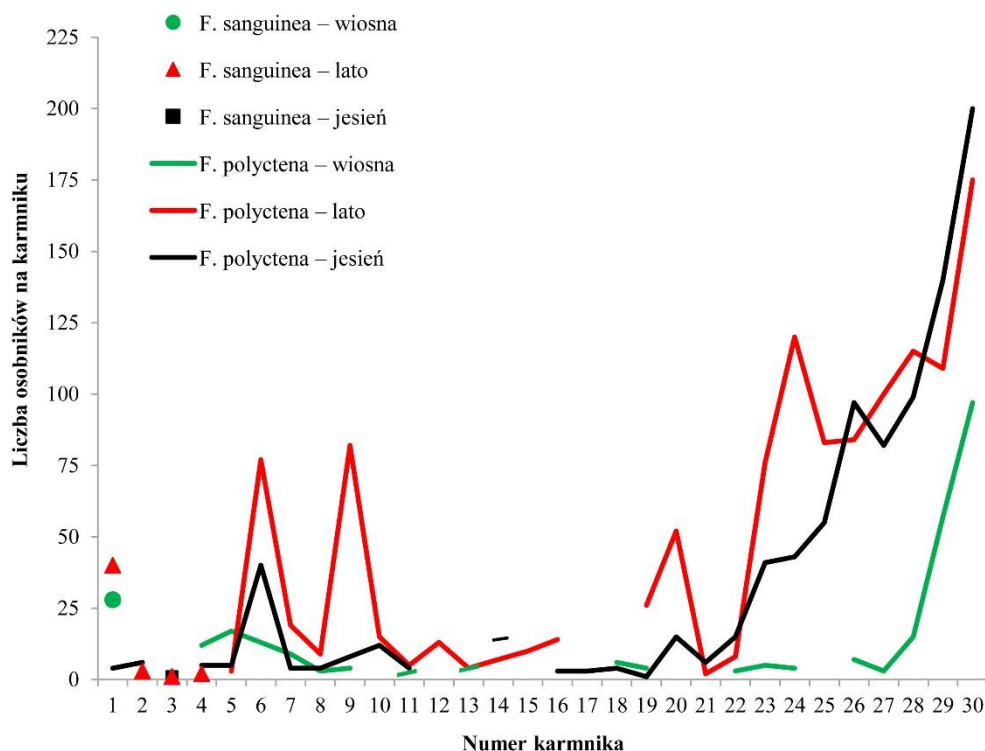
Robotnice *F. sanguinea* w fazie kontrolnej eksperymentu obserwowano (w ciągu całego sezonu) w arenach 1–4 transektu nr 1, czyli w maksymalnej odległości do czterech metrów od granicy obszaru gniazdowego kolonii. Wiosną ich obecność stwierdzano jedynie w arenach 1 i 2, a latem, czyli w porze rajdów, pojedyncze osobniki były obserwowane również w arenie 4 (w arenie 3 nie odnotowano obecności żadnego osobnika). Jesienią, po okresie rajdowym, aktywność *F. sanguinea*, wyrażona liczbą osobników notowanych w arenach, była zerowa (ryc. 36). Średnia liczba robotnic ze wszystkich (tj. 30) aren transektu w okresie wiosennym wynosiła 0,1 (SD 0,4), a letnim 0,16 (SD 0,53). W fazie manipulacyjnej (z karmnikami w arenach) robotnice pobierały pokarm również tylko z aren 1–4, przy czym najintensywniej z areny nr 1. Karmniki w pozostałych arenach (2–4) nie były w ogóle

eksploatowane w okresie wiosennym, a latem obserwowano tam jedynie pojedyncze osobniki. Jesienią, po okresie rajdowym, stwierdzono tylko jedną robotnicę *F. sanguinea* przy karmniku w arenie nr 3 (ryc. 37). Średnia liczba robotnic przypadających na jeden karmnik w okresie wiosennym wynosiła 0,9 (SD 5,11), letnim – 1,5 (SD 7,29), a jesiennym – 0,03 (SD 0,01).

Notowana równocześnie aktywność *F. polyctena* – w porównaniu do aktywności *F. sanguinea* – była bardzo wysoka. W fazie kontrolnej eksperymentu robotnice *F. polyctena* były obecne w większości aren transektu (ryc. 36), a jesienią w fazie manipulacyjnej występowały nawet przy karmnikach w arenach najbliższych (nawet w odległości jednego metra) gniazdu *F. sanguinea* (ryc. 37). Średnia liczba robotnic *F. polyctena* w arenach w trakcie fazy kontrolnej wyniosła w kolejnych porach roku, tj. wiosną, latem i jesienią, odpowiednio 5,8 (SD 12,2), 3,8 (SD 9,31) i 6,5 (SD 26,3), a podczas fazy manipulacyjnej 8,8 (SD 19,86), 40,2 (SD 48,61) i 30,3 (SD 48,13).



Ryc. 36. Rozkład aktywności robotnic *F. sanguinea* i *F. polyctena* wzdłuż transektu nr 1 w 2011 r. podczas fazy kontrolnej eksperymentu. Przedstawiona na osi Y liczba mrówek jest sumą osobników zarejestrowanych w danej arenie (oś X) w ciągu całego dnia obserwacji.



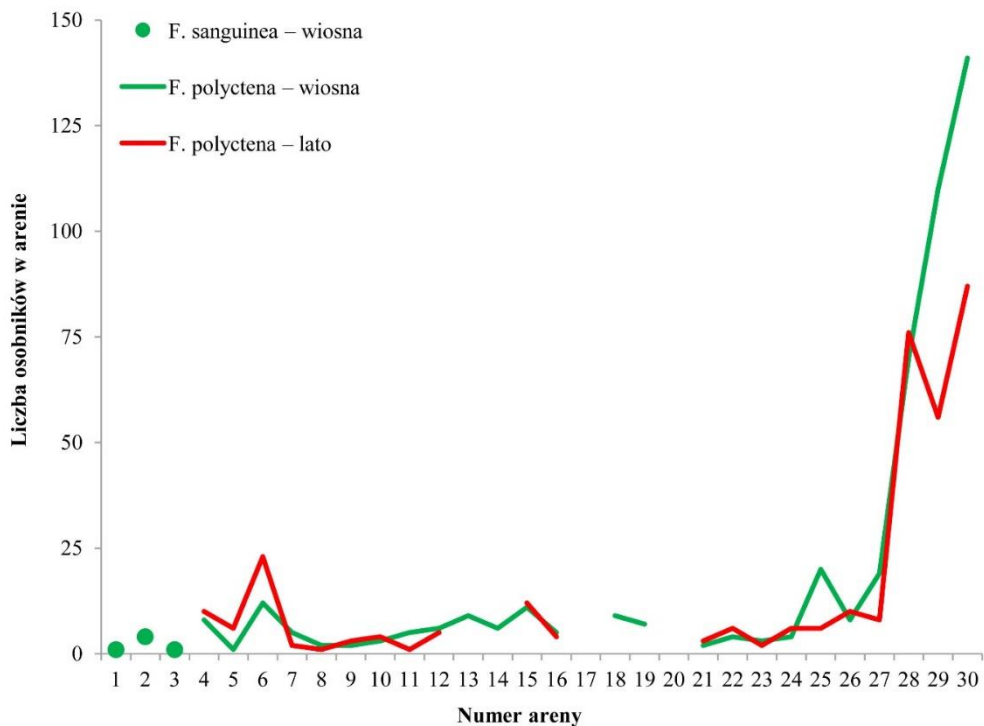
Ryc. 37. Rozkład aktywności robotnic *F. sanguinea* i *F. polyctena* wzdłuż transektu nr 1 w 2011 r. podczas fazy manipulacyjnej eksperymentu. Przedstawiona na osi Y liczba mrówek jest sumą osobników zarejestrowanych przy danym karmniku (oś X) w ciągu całego dnia obserwacji.

Transekt nr 1 – 2012 r.

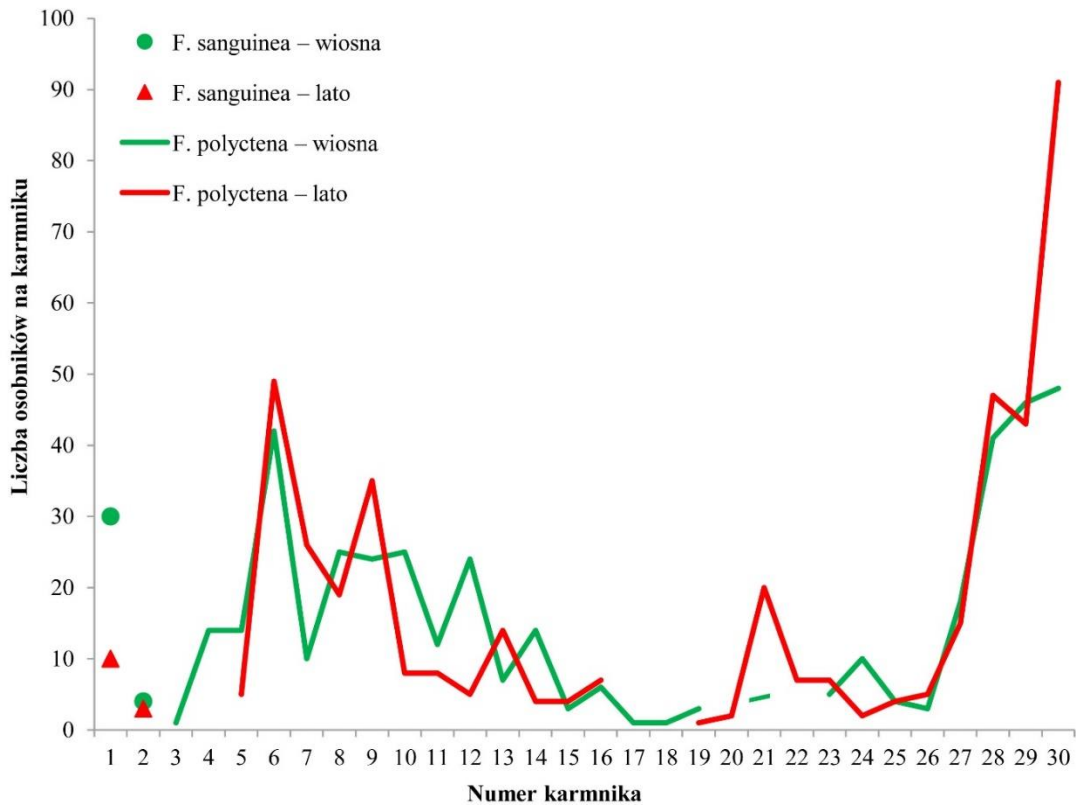
Podobnie jak w roku poprzednim, aktywność robotnic *F. sanguinea* w arenach transektu nr 1 w fazie kontrolnej eksperymentu ograniczała się do obszaru najbliższego gniazdu, w tym przypadku do aren 1–3 (ryc. 38). Aktywność robotnic była obserwowana jedynie wiosną; w okresie rajdowym (latem) w ogóle nie wykazano obecności *F. sanguinea* w arenach, a jesienią badania nie były prowadzone. Średnia liczba robotnic odnotowanych wiosną w arenach całego transektu wyniosła 0,2 (SD 0,76). W fazie manipulacyjnej eksperymentu robotnice korzystały z karmników w arenach 1 i 2, przy czym z najbliższego gniazdu dużo bardziej intensywnie niż z dalej położonego (ryc. 39). Średnia liczba robotnic przypadających na jeden karmnik w okresie wiosennym wynosiła 1,3 (SD 5,5), a letnim 0,4 (SD 1,88).

Obecność robotnic *F. polyctena* podczas fazy kontrolnej eksperymentu stwierdzano w arenach 4–30 (ryc. 38), a w fazie manipulacyjnej w arenach 3–30, czyli nawet oddalonych zaledwie o 3 metry od obszaru gniazdowego *F.*

sanguinea (ryc. 39). Średnia liczba robotnic *F. polyctena* w arenach w trakcie fazy kontrolnej wiosną i latem wyniosła odpowiednio 15,7 (SD 32,71) i 11 (SD 21,96), a w fazie manipulacyjnej 13,5 (SD 14,63) i 14,2 (SD 20,44).



Ryc. 38. Rozkład aktywności robotnic *F. sanguinea* i *F. polyctena* wzdłuż transektu nr 1 w 2012 r. podczas fazy kontrolnej eksperymentu. Przedstawiona na osi Y liczba mrówek jest sumą osobników zarejestrowanych w danej arenie (oś X) w ciągu całego dnia obserwacji.



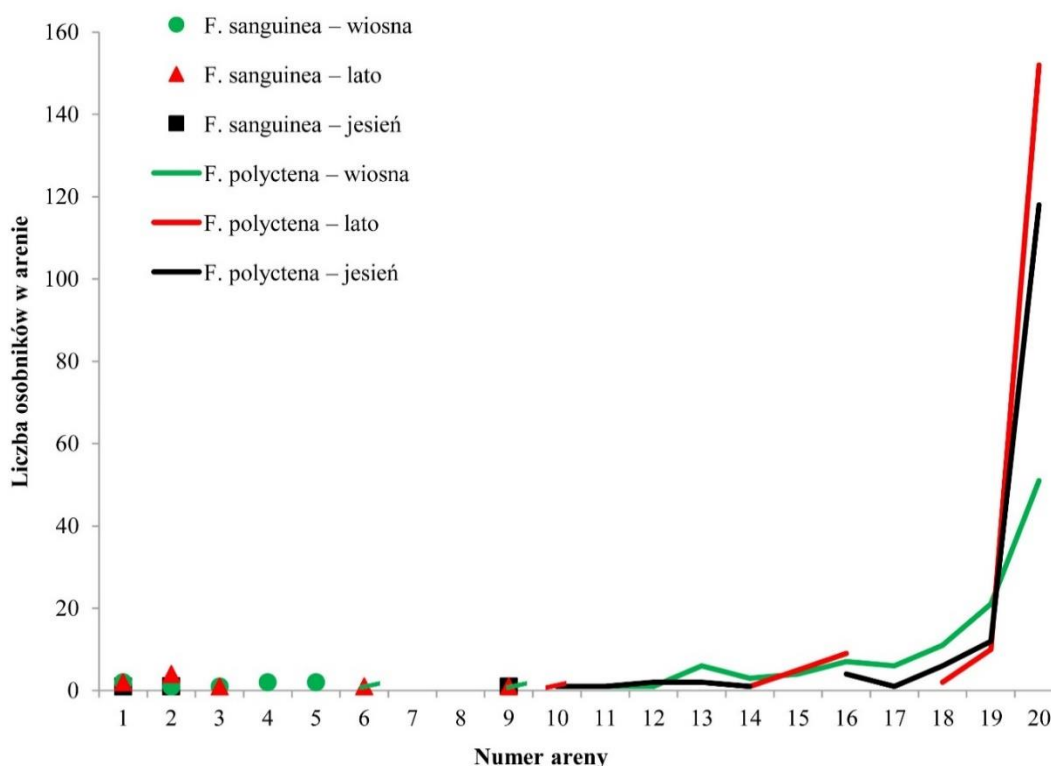
Ryc. 39. Rozkład aktywności robotnic *F. sanguinea* i *F. polycytena* wzdłuż transektu nr 1 w 2012 r. podczas fazy manipulacyjnej eksperymentu. Przedstawiona na osi Y liczba mrówek jest sumą osobników zarejestrowanych przy danym karmniku (oś X) w ciągu całego dnia obserwacji.

Transekt nr 2 – 2011 r.

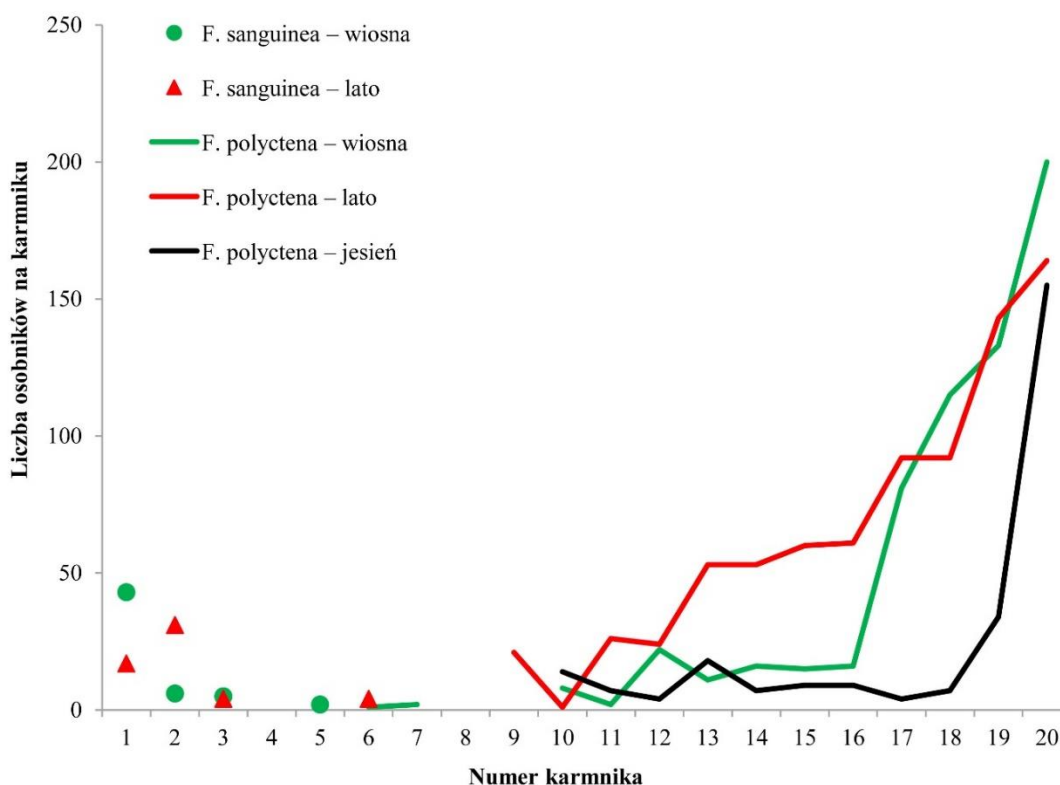
Aktywność robotnic *F. sanguinea* w fazie kontrolnej eksperymentu obserwowano (w skali całego sezonu) w arenach 1–9, czyli w maksymalnej odległości do dziewięciu metrów od granicy obszaru gniazdowego (ryc. 40). Przed okresem rajdowym robotnice były obecne w arenach 1–5. Najdalsze areny (do areny 9) były odwiedzane przez robotnice w porze rajdów i już po niej, jednakże w stosunkowo niewielkiej liczbie (1–4 osobniki). Ich obecność w bardziej oddalonych od obszaru gniazdowego arenach była najprawdopodobniej związana z aktywnością rajdową kolonii (zob. podrozdz. 4.8). Średnia liczba robotnic w arenach w trakcie fazy kontrolnej wyniosła odpowiednio 0,4 (SD 0,75), 0,45 (0,99) i 0,15 (0,36). Podobnie jak w przypadku transektu nr 1, wyłożenie pokarmu w fazie manipulacyjnej spowodowało zwiększenie rekrutacji robotnic jedynie do karmników najbliższych gniazdu (1 i 2); dalej położone karmniki były użytkowane

sporadycznie (ryc. 41). Jesienią (w fazie manipulacyjnej) aktywność *F. sanguinea* ustała na całym transekcie. Średnie liczby robotnic korzystających z karmników wiosną, latem i jesienią to, odpowiednio, 2,8 (SD 9,61), 2,8 (SD 7,69) i 0.

Robotnice *F. polycytena* w fazie kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu były obecne w arenach 6–20 (ryc. 40 i 41), przy czym większość robotnic występowała w arenach 9–20, a tylko pojedyncze były widywane w arenach 6 i 7 (ryc. 40 i 41). Średnia liczba robotnic przypadających na jedną arenę w trakcie fazy kontrolnej wyniosła odpowiednio 5,7 (SD 11,84), 9,0 (SD 33,79) i 7,4 (SD 26,19) a w fazie manipulacyjnej 31,1 (SD 55,98), 39,5 (SD 50,10) i 13,4 (SD 34,37).



Ryc. 40. Rozkład aktywności robotnic *F. sanguinea* i *F. polycytena* wzdłuż transektu nr 2 w 2011 r. podczas fazy kontrolnej eksperymentu. Przedstawiona na osi Y liczba mrówek jest sumą osobników zarejestrowanych w danej arenie (oś X) w ciągu całego dnia obserwacji.



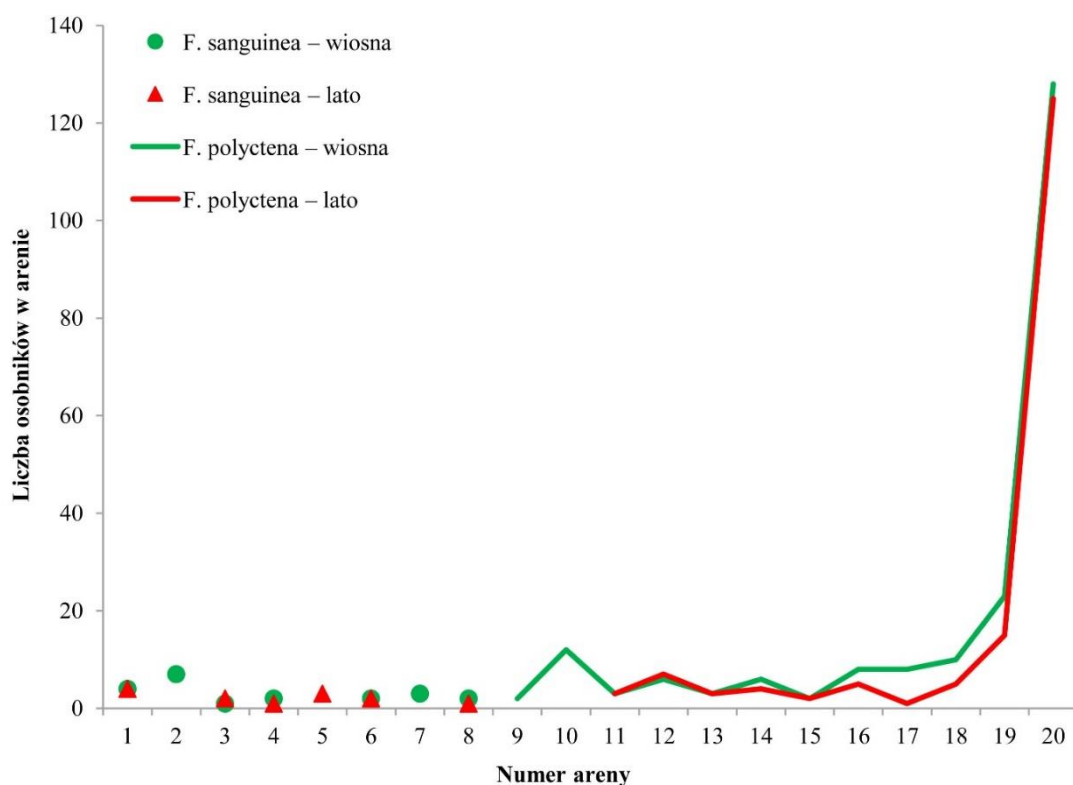
Ryc. 41. Rozkład aktywności robotnic *F. sanguinea* i *F. polyctena* wzdłuż transektu nr 2 w 2011 r. podczas fazy manipulacyjnej eksperymentu. Przedstawiona na osi Y liczba mrówek jest sumą osobników zarejestrowanych przy danym karmniku (oś X) w ciągu całego dnia obserwacji.

Transekt nr 2 – sezon 2012

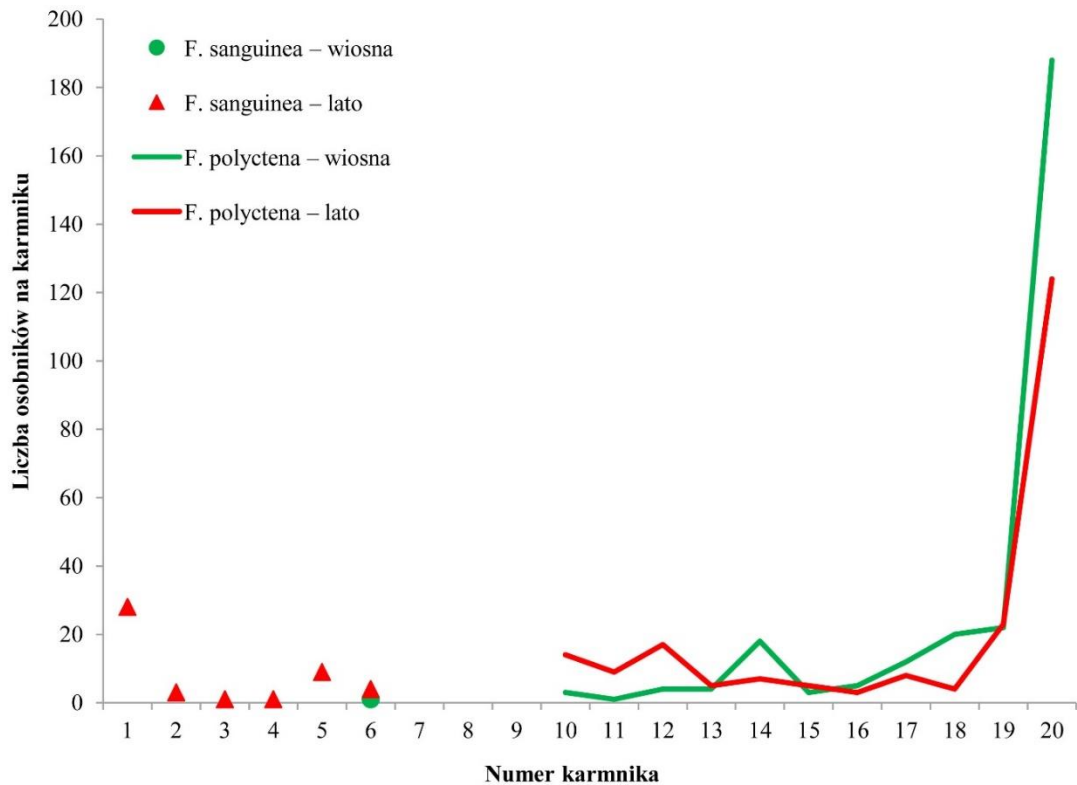
W fazie kontrolnej eksperymentu, zarówno wiosną, jak i latem (jesienią badań nie prowadzono), obserwowano osobniki *F. sanguinea* w arenach 1–8 transektu. Średnia liczba robotnic przypadających na jedną arenę w okresach wiosennym i letnim wyniosła odpowiednio 1,05 (SD 1,88) i 0,6 (SD 1,20) (ryc. 42). Po wystawieniu pokarmu przed sezonem rajdowym (wiosną) nie odnotowano praktycznie żadnej aktywności *F. sanguinea* – zaledwie jeden osobnik został odnotowany na karmniku 6. W lecie natomiast robotnice *F. sanguinea* rekrutowały się do karmników 1–6 (ryc. 43). Średnia liczba robotnic przypadających na jeden karmnik w tej fazie eksperymentu wyniosła odpowiednio 0,05 (SD 0,22) i 2,3 (SD 6,50).

Aktywność *F. polyctena* ograniczała się do karmników 9–20 w fazie kontrolnej i 10–20 w fazie manipulacyjnej eksperymentu (ryc. 42 i 43). Średnia liczba robotnic w arenach w trakcie fazy kontrolnej wyniosła

odpowiednio 10,5 (SD 5,94) i 8,5 (SD 3,77), a w fazie manipulacyjnej 14,0 (SD 7,38) i 10,9 (SD 6,69).



Ryc. 42. Rozkład aktywności robotnic *F. sanguinea* i *F. polyctena* wzdłuż transektu nr 2 w 2012 r. podczas fazy kontrolnej eksperymentu. Przedstawiona na osi Y liczba mrówek jest sumą osobników zarejestrowanych w danej arenie (oś X) w ciągu całego dnia obserwacji.



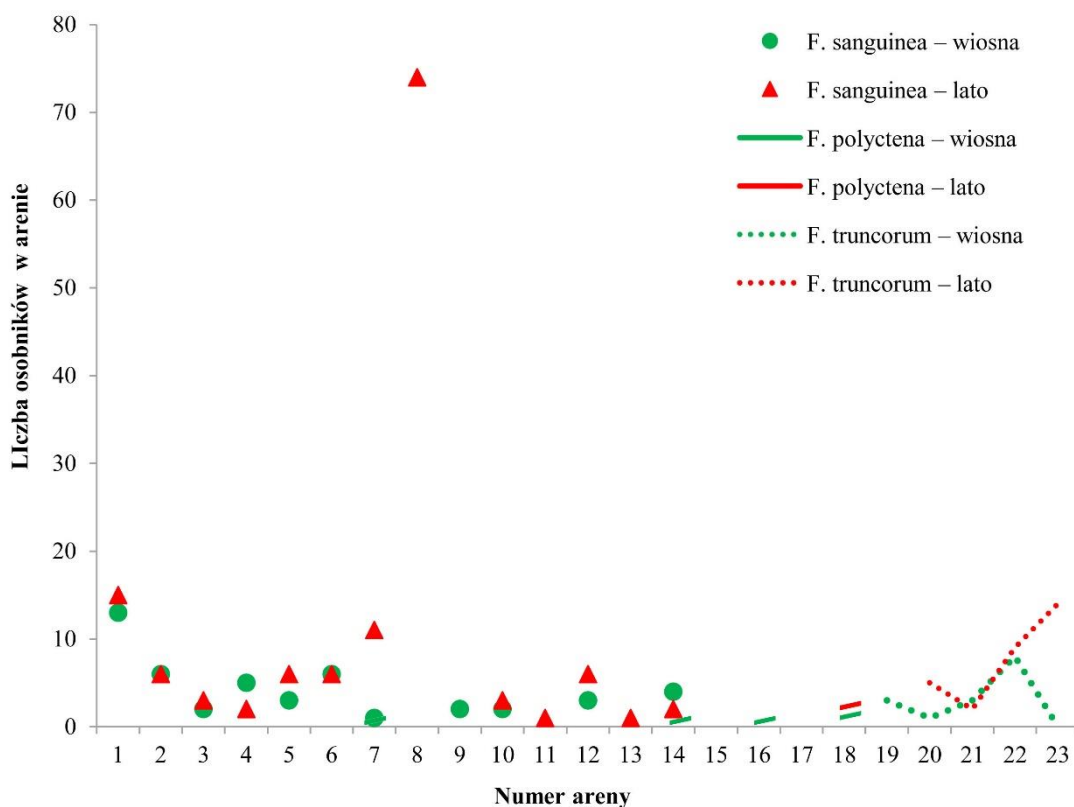
Ryc. 43. Rozkład aktywności robotnic *F. sanguinea* i *F. polyctena* wzdłuż transektu nr 2 w 2012 r. podczas fazy manipulacyjnej eksperymentu. Przedstawiona na osi Y liczba mrówek jest sumą osobników zarejestrowanych przy danym karmniku (oś X) w ciągu całego dnia obserwacji.

Transekt nr 3 – 2012 r.

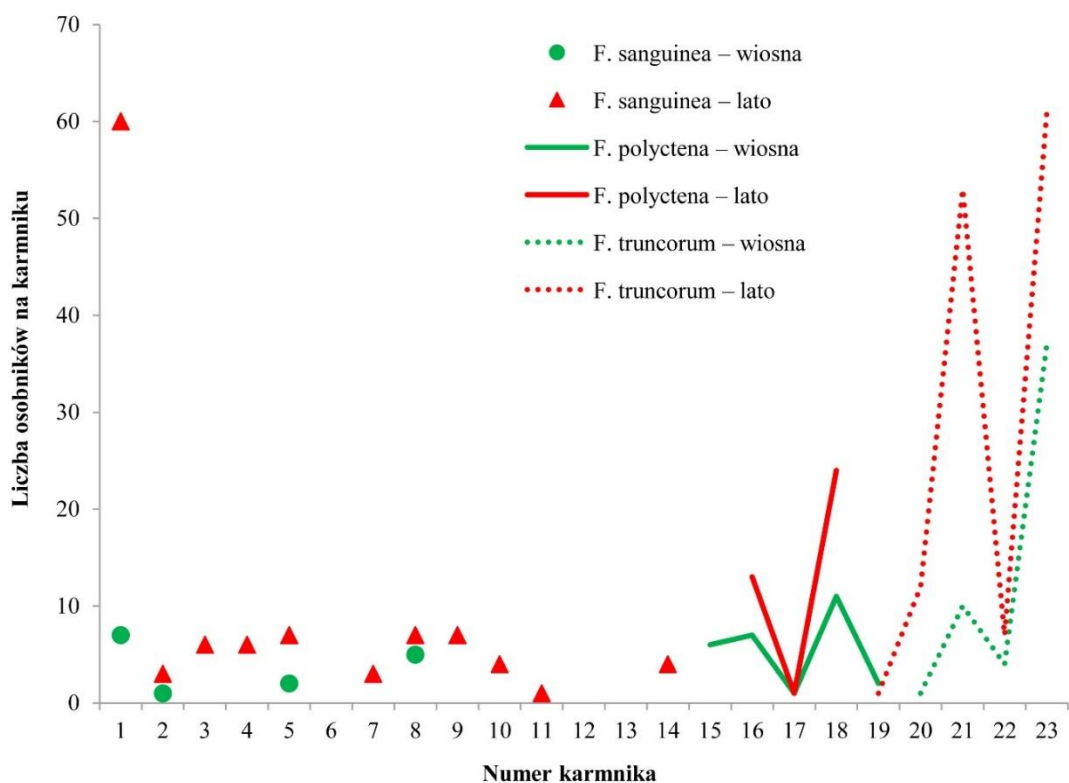
Robotnice *F. sanguinea* zarówno wiosną, jak i latem w fazie kontrolnej eksperymentu pojawiały się w arenach 1–14 (ryc. 44), przy czym w arenie 8, w okresie letnim zanotowano rekordową liczbę 74 osobników, co bez wątpienia było związane z aktywnością rajdową kolonii (zob. podrozdz. 4.8). Średnia liczba robotnic przypadających wiosną i latem na jedną arenę wynosiła odpowiednio 2,0 (SD 3,14) i 5,9 (SD 15,35). Podczas fazy manipulacyjnej w okresie wiosennym odnotowano jedynie pojedyncze robotnice na oddalonych od siebie karmnikach, natomiast w okresie rajdowym (latem) furażerki *F. sanguinea* były obecne praktycznie na wszystkich karmnikach odwiedzanych w fazie kontrolnej, jednakże najintensywniej korzystały z karmnika położonego najbliżej kolonii (ryc. 45). Średnia liczba robotnic przypadających na jeden karmnik wiosną i latem wynosiła odpowiednio 0,6 (SD 1,77) i 4,6 (SD 12,36).

Aktywność robotnic *F. polyctena* w obu fazach eksperymentu ograniczała się do karmników leżących w środkowej części transektu (ryc. 44 i 45), tj. w rejonie, gdzie przebiegała granica zasięgu furazowania (terytorium) kolonii FpIII (ryc. 47). Średnia liczba furazerek przypadających na jedną arenę w fazie kontrolnej wyniosła odpowiednio 0,2 (SD 0,51) i 0,1 (SD 0,83), a w fazie manipulacyjnej 1,2 (SD 2,84) i 1,6 (SD 5,57).

Aktywność robotnic *F. truncorum* w obu fazach eksperymentu na ogół ograniczała się do aren najbliższych ich gniazdu (ryc. 44 i 45). Średnia liczba furazerek w fazie kontrolnej wyniosła odpowiednio 0,6 (SD 1,82) i 1,3 (SD 3,48), a w fazie manipulacyjnej 2,2 (SD 7,88) i 5,8 (SD 16,4).



Ryc. 44. Rozkład aktywności robotnic *F. sanguinea*, *F. polyctena* i *F. truncorum* wzdłuż transektu nr 3 w 2012 r. podczas fazy kontrolnej eksperymentu. Przedstawiona na osi Y liczba mrówek jest sumą osobników zarejestrowanych w danej arenie (oś X) w ciągu całego dnia obserwacji.

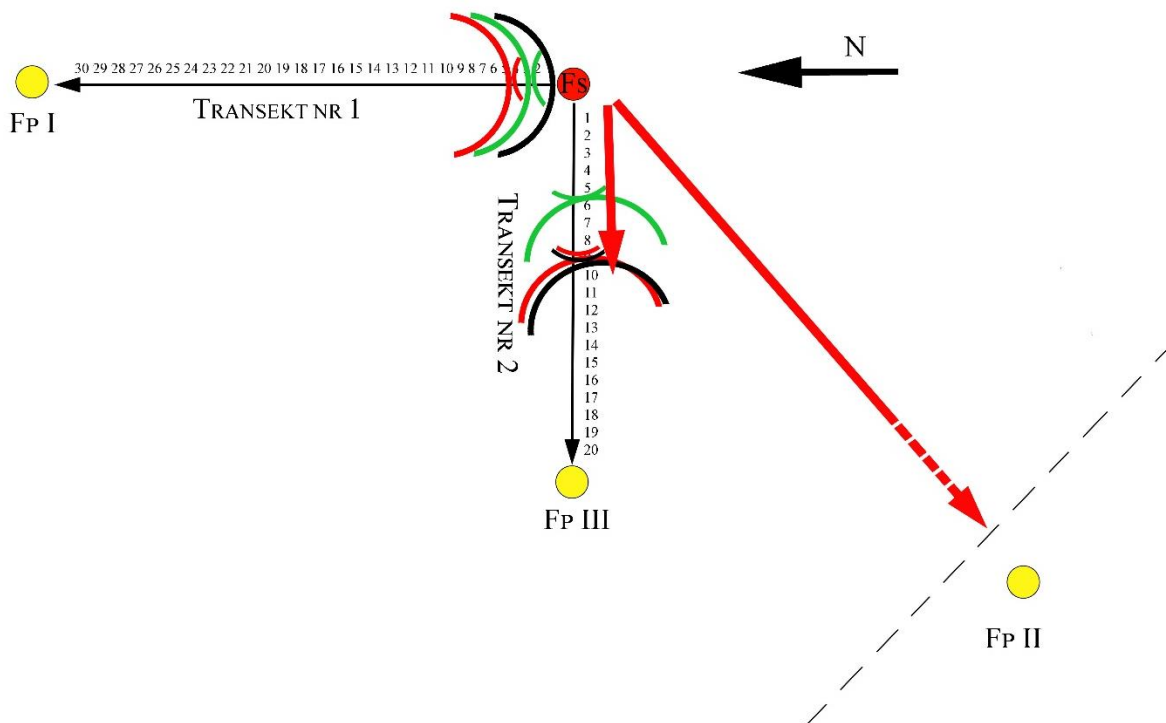


Ryc. 45. Rozkład aktywności robotnic *F. sanguinea*, *F. polycтена* i *F. truncorum* wzdłuż transektu nr 3 w 2012 r. podczas fazy manipulacyjnej eksperymentu. Przedstawiona na osi Y liczba mrówek jest sumą osobników zarejestrowanych przy danym karmniku (oś X) w ciągu całego dnia obserwacji.

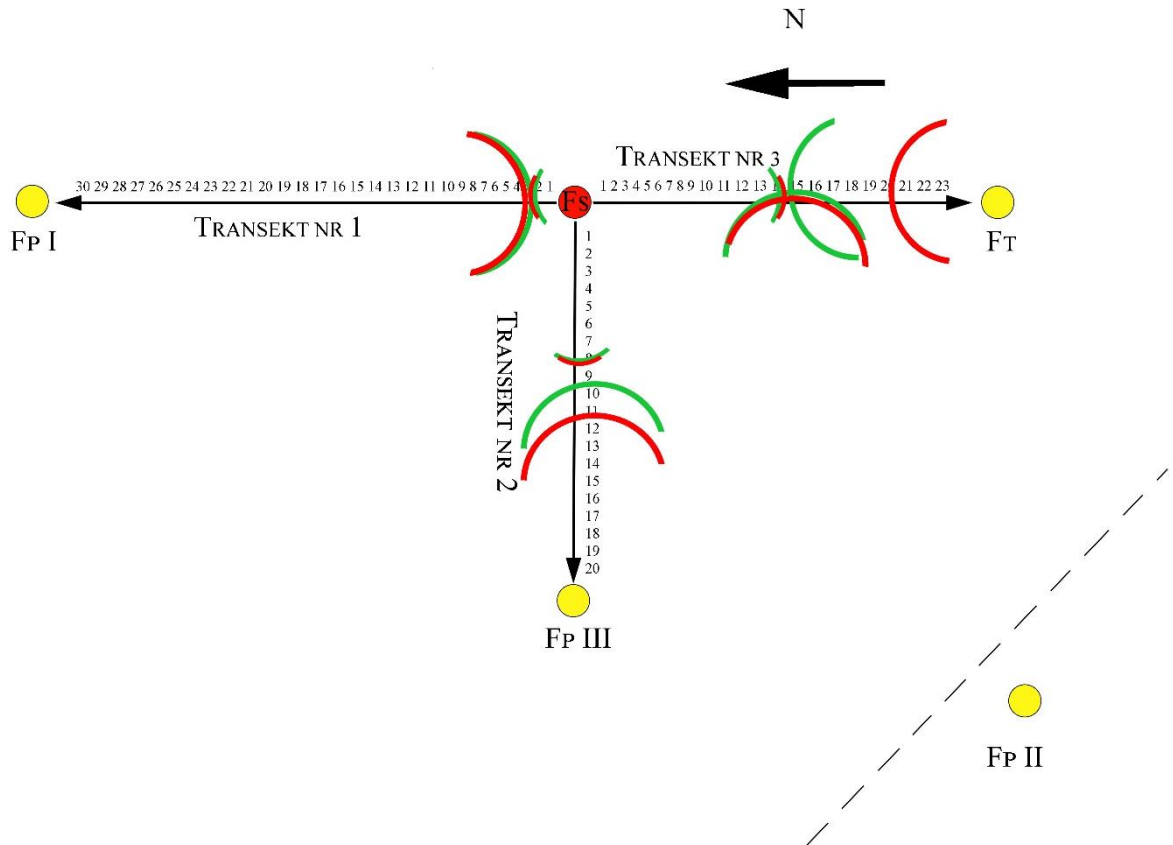
4.8. Wpływ aktywności rajdowej kolonii *F. sanguinea* na rutynowe furazowanie i penetrację terenu

Rajdy *F. sanguinea* udało się zaobserwować tylko w Polsce i tylko w przypadku kolonii PI. W 2011 r. widziano dwa rajdy tej kolonii na gniazda *F. fusca*. Pierwszy rajd, w kierunku południowo-zachodnim, odbył się 4 sierpnia, a jego celem było gniazdo odległe o 43 m od kolonii *F. sanguinea* i ok. 30 m od gniazda *F. polycтена* FpII (ryc. 46). Drugi rajd, 5 września, przebiegał wzdłuż transektu nr 2 – jego celem było gniazdo *F. fusca* położone w odległości 10 m od gniazda *F. sanguinea*, a zarazem oddalone o 10 m od mrowiska *F. polycтена* FpIII (ryc. 46). Trasa żadnego z tych rajdów nie przecinała granic terytoriów *F. polycтена*, a w czasie ich trwania nie zaobserwowano żadnych interakcji między tymi dwoma gatunkami. Nie zaobserwowano też wzmożonej aktywności *F. sanguinea* w arenach, jak

również przy karmnikach (transekt 2) leżących na trasie drugiego rajdu. Furażerki *F. sanguinea* najprawdopodobniej zainicjowały również rajd kolonii PI, którego końcową fazę obserwowano 28 czerwca 2012 r., a który przebiegał wzdłuż transektu nr 3 (ryc. 47) – stąd zapewne tak duża liczba furażerek w niektórych arenach tego transektu w fazie kontrolnej (ryc. 44). W tym jednak przypadku nie udało się odnaleźć gniazda gatunku niewolniczego, będącego celem rajdu. Podobnie jak w przypadku drugiego rajdu, nie zaobserwowano wzmożonej rekrutacji robotnic do karmników leżących wzdłuż trasy rajdu.



Ryc. 46. Orientacyjne granice zasięgów penetracji kolonii PI *F. sanguinea* (Fs) i granice terytoriów kolonii *F. polyctena* (FpI, FpII, FpIII) w 2011 r. (oznaczone różnokolorowymi łukami) oraz trasy rajdów *F. sanguinea* (czerwone strzałki). Łuki zielone oznaczają granicę zasięgu/terytorium w okresie wiosennym (przed sezonem rajdowym *F. sanguinea*), czerwone – granicę w okresie letnim (w trakcie sezonu rajdowego), czarne – granicę w okresie jesiennym (po sezonie rajdowym).



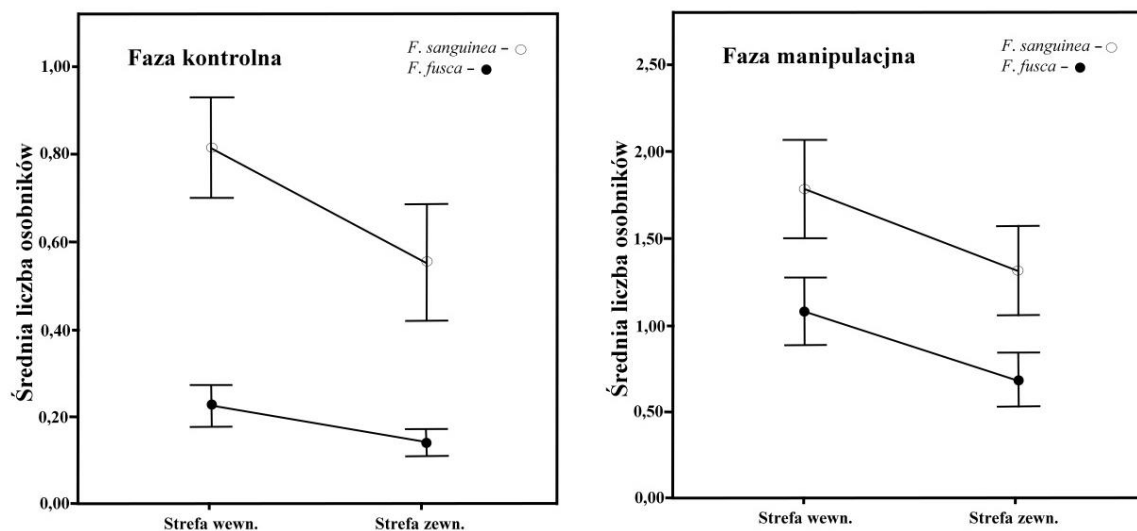
Ryc. 47. Orientacyjne granice zasięgów penetracji kolonii PI *F. sanguinea* (Fs) i granice terytoriów kolonii *F. polystena* (FpI, FpII, FpIII) oraz kolonii *F. truncorum* (Ft) w 2012 r. (oznaczone różnokolorowymi łukami). Łuki zielone oznaczają granicę zasięgu/terytorium w okresie wiosennym (przed sezonem rajdowym *F. sanguinea*), czerwone – granicę w okresie letnim (w trakcie sezonu rajdowego).

4.9. Aktywność niewolnic *F. fusca* w koloniach *F. sanguinea*

W celu oceny wpływu odległości od obszaru gniazdowego oraz aktywności robotnic *F. sanguinea* na pozagniazdową aktywność niewolnic *F. fusca* w koloniach *F. sanguinea* w Polsce (PI–PV) przeprowadzono dwie kompleksowe analizy GLMM. W analizie danych z fazy kontrolnej jako zmienną zależną wykorzystano zagęszczenie dynamiczne osobników *F. fusca* (rozkład Poissona) zanotowanych w arenach, a z fazy manipulacyjnej zagęszczenie dynamiczne osobników przy karmnikach. Jako predyktor stały (*fixed factor*) w obu przypadkach zastosowano wytyczoną strefę wokółgniazdową (wewnętrzna, zewnętrzna), a jako kowariatę – zagęszczenie dynamiczne robotnic *F. sanguinea* w arenach/karmnikach. Ze względu na kilkukrotne

badanie większości kolonii mieszanych, dana kolonia, a także rok badania, pora roku oraz arena/karmnik (faza kontrolna/pokarmowa) zostały użyte jako predyktory losowe (*random factors*).

W fazie kontrolnej eksperymentu nie wykazano wpływu żadnego z badanych czynników, tzn. oddalenia od obszaru gniazdowego i aktywności pozagniazdowej robotnic *F. sanguinea*, na zagęszczenie dynamiczne niewolnic *F. fusca* ($-0,5 < z < 1,51$, $0,65 \leq p \leq 0,13$) w przypadku badanych pod tym względem kolonii *F. sanguinea* (ryc. 48). Jednakże w fazie manipulacyjnej zagęszczenie dynamiczne robotnic *F. sanguinea* wpływało pozytywnie na zagęszczenie dynamiczne niewolnic *F. fusca* przy karmnikach ($z = 4,66$, $p < 0,001$). Także zależność między wartościami zagęszczenia dynamicznego robotnic *F. sanguinea* a oddaleniem od obszaru gniazdowego kolonii mieszanej miała pozytywny wpływ na wartości zagęszczenia dynamicznego niewolnic, przy czym wpływ ten był słabszy w strefie zewnętrznej niż wewnętrznej ($z = -2,576$ $p < 0,01$) (ryc. 48).



Ryc. 48. Zależność między zagęszczeniem dynamicznym robotnic *F. sanguinea* i niewolnic *F. fusca* (wartości średnie w 95% przedziale ufności) a odległością od obszaru gniazdowego (strefa wewnętrzna i zewnętrzna), wyrażona średnią liczbą osobników zaobserwowanych w arenach i przy karmnikach w trakcie fazy kontrolnej i manipulacyjnej eksperymentu.

5. Omówienie wyników i dyskusja

5.1. Konkurencyjność *F. sanguinea* w aspekcie geograficzno-klimatycznym

Konkurencja i jej rola w kształtowaniu zespołów zwierząt była do niedawna jednym z najbardziej kontrowersyjnych zagadnień w ekologii (Wiens 1977, Connell 1980, Schoener 1983, Roughgarden 1983; zob. też Wstęp). Zespoły zwierząt były postrzegane dwojako: albo jako interaktywne, kształtowane głównie poprzez związki biotyczne (głównie właśnie konkurencję), albo jako nieinteraktywne, w których poszczególne gatunki składowe zespołu odpowiadałyby na czynniki środowiskowe niezależnie od siebie (Wiens 1984). Jednakże większość dawnych i współczesnych teorii dotyczących zespołów zwierząt wskazuje na konkurencję jako ważny czynnik w kształtowaniu ich składu oraz struktury (MacArthur 1972, Wiens 1983, Farris i in. 2015, McFarlane Tranquilla i in. 2015, Sunarto i in. 2015). Taka opinia – w świetle licznych już danych – przeważa też współcześnie w odniesieniu do wielogatunkowych zespołów mrówek (np. Savolainen i Vepsäläinen 1988, Pisarski i Vepsäläinen 1989, Cerdá i in. 2013, Czechowski i in. 2013, Maák i in. 2014, Ślipiński i in. 2014, Dejean i in. 2015, Spotti i in. 2015).

Jednym z głównych celów zreferowanych tu badań było określenie typu konkurencji stosowanej przez *Formica sanguinea* w stosunku do współwystępujących z nią mrówek z gatunków reprezentujących dolne poziomy międzygatunkowej hierarchii konkurencyjnej (tzn. gatunków innych niż terytorialne). Dzięki tym badaniom możliwa była ocena stopnia kontroli niszy pokarmowej przez robotnice *F. sanguinea*, a także ocena statusu konkurencyjnego i ewentualnej roli omawianego gatunku w kształtowaniu wielogatunkowego zespołu mrówek. Można domniemywać, że jeśli rzeczywiście *F. sanguinea* jest silnym konkurentem w stosunku do szeroko rozumianych gatunków podporządkowanych, to obecność jej robotnic powinna wpływać negatywnie na obecność robotnic tych gatunków na

wspólnie użytkowanych partiach pola troficznego. Efekt ten powinien być szczególnie widoczny podczas konkurencji o zasoby pokarmowe (Pisarski i Vepsäläinen 1989, Cerdá i in. 2013, Maák i in. 2014). Jednakże relacje ilościowe pomiędzy furażerkami *F. sanguinea* a furażerkami gatunków podporządkowanych (w znaczeniu nieterytorialnych) nie były stałe i układały się w zauważalną tendencję przebiegającą w gradiencie geograficznym północ-południe. Na północy (w Finlandii) *F. sanguinea* zdecydowanie dominowała pod względem wartości zagęszczenia dynamicznego furażerek w jej strefach wokółgniazdowych nad robotnicami innych gatunków. Im dalej na południe natomiast, udział tych ostatnich stawał się coraz większy (w Polsce) i ostatecznie (w Rumunii) przewyższał (w sytuacji obecności pokarmu) wartości zagęszczenia dynamicznego furażerek *F. sanguinea*. Sugeruje to zmniejszającą się gradientowo konkurencyjność *F. sanguinea* w obrębie jej areału gatunkowego. Na południowym krańcu badanego gradientu (w Rumunii) *F. sanguinea* praktycznie nie wykazywała nawet zainteresowania pokarmem wykładanym w sąsiedztwie jej gniazd.

Stopniowemu zwiększaniu się ku południowi względnej liczby robotnic z gatunków podporządkowanych w wokółgniazdowych strefach kolonii *F. sanguinea* (w stosunku do kolonii północnych) towarzyszył gradientowy spadek efektywności odnajdywania i wykorzystywania pokarmu (karmników) przez badane kolonie. Ogólnie rzecz biorąc, robotnice *F. sanguinea* w większości przypadków nie wykorzystywały wszystkich wykrywanych przez siebie źródeł pokarmu. Podczas gdy jednak kolonie w Finlandii zwykły eksploatować wszystkie lub większość karmników (średnio 84,3%), kolonie w Polsce wykorzystywały średnio 26,1% karmników, a w Rumunii zaledwie 2,5%.

Ogół uzyskanych wyników wskazuje więc, że konkurencyjność *F. sanguinea* wobec mrówek współzeryjących na jej polu troficznym zmniejsza się gradientowo z północy ku południowi (tj. w badanym transekcie Finlandia-Polska-Rumunia). Tego typu zmienność może wynikać z różnic w położeniu geograficznym kolonii, różnic długości okresu wegetacyjnego, jak i różnic w zasobności troficznej środowisk. Te czynniki mogą w bezpośredni

sposób przekładać się na różnice w intensywności furażowania *F. sanguinea*, a tym samym nasilenie jej oddziaływania konkurencyjnego wobec współwystępujących gatunków. Intensywność żerowania mrówek żyjących na północy, tj. w warunkach skróconego okresu wegetacyjnego, musi być szczególnie nasiloną, aby zapewnić rozwijającym się w okresie letnim larwom i młodym osobnikom płciowym odpowiednią ilość nieodzownego im pokarmu białkowego (Punnttila i in. 2004). Nie bez znaczenia jest też niewątpliwie zróżnicowanie zasobności troficznej środowisk badanych kolonii – wzrastającej gradientowo od suchego boru sosnowego na wydmach w Finlandii, poprzez świeży bór mieszany w Polsce, po żyzne, ekstensywnie użytkowane pastwisko w Rumunii. Wykazane gradientowo malejące zainteresowanie furażerek *F. sanguinea* eksperymentalnie wykładanymi karmnikami można z dużym prawdopodobieństwem uznać za odzwierciedlenie gradientowo rosnącej naturalnej zasobności troficznej badanych środowisk. Wpływ zasobności troficznej środowisk był niewątpliwie dodatkowo wzmacniany wpływem czynników pochodnych położeniu geograficznemu badanych kolonii, takich jak długość okresu wegetacyjnego czy warunki klimatyczne. Jak zwykle w takich przypadkach (zob. Futuyama 2013) nie sposób rozstrzygnąć, który z czynników miał decydujące znaczenie w rozpatrywanej sytuacji, należy więc ich oddziaływania traktować kompleksowo. Można tu wspomnieć, że za stosunkowo trudną sytuacją troficzną *F. sanguinea* w Finlandii dodatkowo przemawia fakt, że tamtejsze rajdy odznaczają się szczególną gwałtownością i agresywnością, a mrówki podczas rajdów zwykle masowo zanoszą do swoich gniazd ciała osobników (swoich i obcych) zabitych w walce, co na taką skalę raczej nie zdarza się w Polsce (W. Czechowski, inf. ustna). Analogiczne zjawisko występuje podczas tzw. „wojen leśnych mrówek”, jakie wiosną prowadzą między sobą kolonie *F. polyctena*, co tłumaczy się właśnie niedostatkami pokarmu białkowego w tym okresie (Mabelis 1979, 1984). Znamienne jest też, że to właśnie w Finlandii zaobserwowano jeden z najdłuższych odnotowanych w literaturze rajdów (blisko 100-metrowy; Czechowski i Radchenko 2006).

Wcześniejsza, raczej pobieżna ocena możliwości konkurencyjnych *F. sanguinea*, oparta była w znacznej mierze na obserwacjach dużej aktywności, agresywności, skuteczności rajdów niewolniczych i zakresie oddziaływań tego gatunku (w okresie rajdów robotnice *F. sanguinea* mogą pokonywać odległości liczone w dziesiątkach metrów od gniazda) (np. Dobrzański 1961, Buschinger i in. 1980, D'Ettore i Heinze 2001, Mori i in. 2000, 2001, Czechowski i Radchenko 2006), co mogło implikować przekonanie o dużej konkurencyjności gatunku. Jednakże przedstawione tu dane i analizy wskazują na generalnie bardzo ograniczone zdolności konkurencyjne *F. sanguinea* w okresach rutynowego furażowania. Tylko kolonie bytujące blisko północnej granicy areалу gatunkowego (w Finlandii) przejawiały dość wyraźną konkurencyjność w stosunku do mrówek innych gatunków. Kolonie *F. sanguinea* położone w centralnej i południowej części areálu (w Polsce i Rumunii) natomiast słabo rywalizują o pokarm z innymi mrówkami, nie monopolizując źródeł pokarmu, co praktycznie oznacza brak konkurencji typu interferencyjnego. Można więc powiedzieć, że *F. sanguinea* na ogół bezkonfliktowo dzieli niszę pokarmową z gatunkami nieterytorialnymi niż ją (nawet w najbliższym otoczeniu kolonii) w pełni kontroluje.

Uzyskane wyniki nie potwierdziły zatem hipotezy zakładającej, że *F. sanguinea* stosuje (na co dzień; zob. podrozdz. 5.3) konkurencję interferencyjną wobec gatunków podporządkowanych (nieterytorialnych), czynnie uniemożliwiając im korzystanie z zasobów wspólnego pola troficznego – chociaż tendencja ku temu zaznacza się w Finlandii. Natomiast hipoteza zakładająca gradientowe zmniejszanie się konkurencyjności *F. sanguinea* wzdłuż transektu geograficzno-klimatycznego północ-południe została potwierdzona.

5.2. „Terytorium”¹ czasowo-przestrzenne *F. sanguinea*

Badanie granic terytoriów w przypadku mrówek jest sprawą problematyczną ze względu na fakt, iż terytorium w większości przypadków nie jest przestrzenią stałą o ściśle określonych wymiarach (Wilson 1975, Gordon 1995). „Terytorium” – w znaczeniu wokółgniazdowego obszaru penetrowanego przez robotnice z danej kolonii – to zwykle strefa dynamiczna, podlegająca wpływom rozmaitych czynników abiotycznych i biotycznych, takich jak dobowe i roczne wahania temperatur, zmiany alokacji zasobów pokarmowych (np. kolonii mszyc) czy fenologiczne zmiany w cyklu rozwojowym kolonii (Lott 1991). Obszar ten jest również wypadkową wielkości/wieku kolonii i wynikającego z tego zagęszczenia dynamicznego robotnic, których aktywność i rozmieszczenie warunkuje poziom konkurencyjności kolonii, a przez to i jej tendencje terytorialne (Davies i Houston 1985, Hölldobler 1981, Adams 1990). W przypadku gatunków uprawiających niewolnictwo istotne znaczenie może mieć też położenie gniazd gatunków niewolniczych (Dobrzański 1961, Czechowski 1977, Buschinger i in. 1980, Mori i in. 2001, D’Ettore i Heinze 2001, Apple i in. 2014).

Atrybutem gatunków prawdziwie terytorialnych jest – w myśl teorii hierarchicznej organizacji konkurencyjnych zespołów mrówek – aktywna obrona całego obszaru troficznego przed mrówkami z obcych kolonii gatunków terytorialnych (Vepsäläinen i Pisarski 1982, Savolainen i Vepsäläinen 1988, Savolainen i in. 1989, Puntila i in. 1996, Domisch i in. 2005). W lasach eurosyberyjskich takimi mrówkami są przede wszystkim gatunki z podrodzaju *Formica* s. str., których sukces ewolucyjny przejawia się przystosowaniem do życia i dominacją ekologiczną w środowiskach trwałych i zasobnych troficznie, jakimi są dojrzewające i dojrzałe drzewostany (Pisarski i Czechowski 1994, Czechowski 1996). Podobnie jest z

¹ Termin „terytorium” jest tu użyty – jak w większości literatury myrmekologicznej – w znaczeniu ogólnym, jako obszar wykorzystywany (penetrowany) przez kolonię mrówek, i nie jest tożsamy z „terytorium” jako terminem ściśle związanym z teorią międzygatunkowej hierarchii konkurencyjnej mrówek (np. Pisarski 1982, Vepsäläinen i Pisarski 1982, Savolainen i Vepsäläinen 1988), oznaczającym obszar kontrolowany i broniony przez kolonię mrówek terytorialnych (zob. Wstęp).

Lasius fuliginosus (Ślipiński i in. 2014). *Formica sanguinea*, aczkolwiek związana przede wszystkim ze środowiskami sukcesyjnymi, też jest często wymieniana w gronie form terytorialnych (Vepsäläinen i Pisarski 1982, Punttila i in. 1996, Czechowski 2000, Czechowski i Markó 2006, Alinvi i in. 2008, Väänänen i in. 2010). Czy jednak słusznie, a nie tylko przez analogię do rudych mrówek leśnych, do których *F. sanguinea* jest morfologicznie bardzo podobna?

Wyniki omawianych tu badań wskazują na ogólnie bardzo słabe skłonności terytorialne *F. sanguinea*. Robotnice z badanych kolonii na ogół patrolowały teren nierównomiernie, często zupełnie pomijając jego duże fragmenty – szczególnie wraz z rosnącą odległością od gniazda. Z drugiej strony niektóre fragmenty obszaru wokółgniazdowego były patrolowane bardzo równomiernie, chociaż ta tendencja przejawiała sezonową zmienność, nasilając się w lecie; jesienią kolonie w większości przypadków pozostawały pod tym względem praktycznie nieaktywne. Zasadne jest również pytanie, czy *F. sanguinea* rzeczywiście na co dzień furazuje w dużej odległości od gniazda? Liczne dane obserwacyjne i literaturowe świadczą, że dystans do 100 m od gniazda pozostaje w potencjalnym zasięgu robotnic tego gatunku (Dobrzański 1961, Dobrzański 1965, Buschinger i in. 1980, D’Ettore i Heinze 2001, Mori i in. 2000, 2001, Czechowski i Radchenko 2006)

Z punktu widzenia oceny tendencji terytorialnych istotna jest również ocena wykorzystania informacji o pokarmie w kontekście terytorium czasowo-przestrzennego. W przypadku gatunków typowo terytorialnych, jakimi są na przykład przedstawiciele podrodzaju *Formica* s. str., oczekuje się, że robotnice równomiernie penetrują pole troficzne, dzięki czemu z chwilą pojawienia się nowego źródła pokarmu (w warunkach eksperymentalnych karmnika) są w stanie sprawnie je zlokalizować i efektywnie eksploatować (Markó i Czechowski 2012). Wyniki uzyskane podczas omawianych badań odnośnie wykorzystania terytorium czasowo-przestrzennego przez *F. sanguinea* po części odpowiadają danym świadczącym o zmniejszającej się konkurencyjności gatunku i obniżającej się efektywności wykorzystania informacji o pokarmie wzdłuż gradientu

geograficzno-klimatycznego północ-południe (zob. podrozdz. 5.1). Tylko w przypadku jednej kolonii w Finlandii stwierdzono pozytywny związek między aktywnością robotnic przed i po wystawieniu pokarmu w obrębie określonych fragmentów obszaru wokółgniazdowego. Ogólny brak takiego związku świadczy o braku powtarzalnego wzorca zachowań robotnic w czasie furazowania oraz – co najbardziej istotne – o braku związku między pokryciem terenu przez robotnice a liczbą robotnic rekrutowanych do źródła pokarmu (zob. Dobrzańska 1966, Hennaut-Riche i in. 1980, Quinet i Pasteels 1991, 1996). Analiza tych wyników zmusza do odrzucenia hipotezy zakładającej, że robotnice *F. sanguinea* równomiernie pokrywają bezpośrednie otoczenie gniazda. Równomierność pokrycia terenu przez osobniki utrzymywała się na wysokim poziomie tylko w jednostkowych przypadkach. Nie stwierdzono ponadto zjawiska systematycznego patrolowania dalszych rejonów obszaru wokółgniazdowego. Nie potwierdzono też istnienia pozytywnego związku między liczbą osobników odnotowanych na danych wycinkach obszaru wokółgniazdowego przed i po podaniu pokarmu. Wszystko to wskazuje, że *F. sanguinea* nie może uchodzić za gatunek terytorialny w rozumieniu teorii o hierarchii konkurencyjnej mrówek, chociaż nie można wykluczyć jej skłonności do zachowań terytorialnych w szczególnych sytuacjach. Nasuwa się tu analogia z *F. cinerea*, jednym z gatunków niewolniczych *F. sanguinea*, często z nią współwystępującym w siedliskach piaszczystych. *Formica cinerea* z zasady nie jest gatunkiem terytorialnym, chociaż może przejawiać pewne zachowania terytorialne (Markó i Czechowski 2004, 2012, Czechowski i Markó 2005), możliwe, że osiągając pełen terytorializm w przypadku bardzo silnych polikalicznych kolonii (W. Czechowski, inf. ustna).

5.3. Relacje *F. sanguinea* z gatunkami terytorialnymi

W związku z już omówionymi wynikami, wskazującymi na ograniczone zdolności konkurencyjne *F. sanguinea* już w bliskiej strefie wokółgniazdowej, powstają pytania odnośnie możliwości konkurencyjnych tego gatunku w

dalszej odległości od gniazda. Jaki jest codzienny (pozarajdowy) zasięg furazowania robotnic *F. sanguinea*, i jak kształtują się jej interakcje z typowymi gatunkami terytorialnymi. Rozpatrzenie tych zagadnień wymagało uwzględnienia ewentualnej sezonowej zmienności areалу furazowania *F. sanguinea* w kontekście prowadzonych przez nią rajdów niewolniczych.

Generalnie stwierdzono znikome wykorzystywanie przez *F. sanguinea* źródeł pożywienia (karmników) poza karmnikami znajdującymi się najbliżej gniazda (1–4 m). Zupełnie inaczej wyglądało to w przypadku terytorialnej *F. polyctena*. Jej robotnice swobodnie korzystały z karmników odległych o kilkanaście metrów od ich gniazd i – przeciwnie niż u *F. sanguinea* – tylko w niewielkim stopniu zależało to od pory sezonu wegetacyjnego (nie następował drastyczny spadek aktywności jesienią). Od *F. sanguinea* można było ponadto oczekiwać innego typu zmienności aktywności przestrzennej, związanej z sezonową aktywnością rajdową. Robotnice *F. sanguinea* w sezonie rajdowym co prawda korzystały z karmników chętniej niż w sezonie przedrajdowym, jednakże najliczniej rekrutowały się do karmników leżących najbliżej gniazda.

Wiadomo, że *F. sanguinea* w czasie rajdów nie respektuje granic terytoriów gatunków terytorialnych (w tym rudych mrówek leśnych) (Czechowski 1999, 2000, Czechowski i Vepsäläinen 2001), wdając się z nimi nieraz w ostre konflikty – bywa, że z sukcesem (Marikovskiy 1963, Czechowski 1977, 1989). Walki *F. sanguinea* z mrówkami terytorialnymi są zawsze bardzo gwałtowne i pociągają za sobą wiele ofiar po każdej ze stron. Rude mrówki leśne, broniąc własnego terytorium, pośrednio bronią również gniazdujących tam kolonii gatunków niewolniczych (Punntila i in. 1996, Czechowski 2000, Czechowski i Vepsäläinen 2001, Czechowski i Markó 2006, Väänänen i in. 2010). W omawianym przypadku zasięg penetracji kolonii *F. sanguinea* wydłużył się co prawda w lecie o kilka metrów kosztem terytorium sąsiadującej kolonii *F. polyctena*, to jednak nie zaobserwowano naruszenia granicy ani też nie stwierdzono żadnych interakcji między gatunkami. Nie ma więc podstaw, aby sądzić, że zmniejszenie terytorium *F. polyctena* było skutkiem presji ze strony *F. sanguinea*. Raczej odwrotnie –

cofnięcie granicy terytorium *F. polyctena* pozwoliło *F. sanguinea* na dalszą penetrację terenu. Należy tu jednak zwrócić uwagę, że badania pod tym kątem przeprowadzono tylko w Polsce, tj. w centralnej części areału *F. sanguinea*, gdzie – jak to wynika z uprzednio omówionych wyników (podrozdz. 5.1 i 5.2) – gatunek ten nie w pełni realizuje swój potencjał konkurencyjny w porównaniu do populacji północnych.

Brak efektywnego patrolowania aren oraz rekrutacji do karmików rozmieszczonych w dalszej odległości od gniazda *F. sanguinea* przemawia za odrzuceniem hipotez zakładających, że robotnice tego gatunku czynnie konkurują o te partie potencjalnego pola troficznego z mrówkami terytorialnymi, oraz że w ogóle systematycznie patrolują odległe rejony obszaru wokółgniazdowego.

5.4. Rajdy *F. sanguinea* jako mechanizm żerowania i konkurencji

Kluczem do zrozumienia strategii żerowania *F. sanguinea* może być dawna koncepcja Dobrzańskiego (1965), mówiąca, że rajdy *F. sanguinea* są specyficzną formą furazowania, a trasa rajdu jest swoistym elementem obszaru żerowania. Wszystko to sugeruje, że rajdy *F. sanguinea* (i zapewne innych gatunków z podrodzaju *Raptiformica*) są nakierowane nie tylko na pozyskanie dodatkowej siły roboczej, ale także na zdobycie pokarmu białkowego. Uważa się, że trzy rodzaje zachowań – drapieżnictwo, terytorializm i transport potomstwa między gniazdami w obrębie struktur polikalicznych – samodzielnie lub w różnych powiązaniach – prowadziły do powstania niewolnictwa u mrówek (Darwin 1859, Wheeler 1910, Wilson 1971, Hölldobler i Wilson 1990, Buschinger 1990, 2009). W przypadku *F. sanguinea*, ze względu na charakter prowadzonych przez nią rajdów, za szczególnie trafną może uchodzić historycznie pierwsza z koncepcji (Darwin 1859), upatrująca genezy niewolnictwa jako formy pasożytnictwa społecznego mrówek w myrmekofagii, czyli drapieżnictwie wobec innych mrówek.

Interesujące wnioski nasuwają się z zestawienia obserwacji aktywności rajdowej z danymi o wykorzystaniu pokarmu przez *F. sanguinea*. Rajd *F. sanguinea* jest operacją długotrwałą, słabo skoordynowaną (w porównaniu z rajdami *Polyergus*), wymagającą zaangażowania ze strony kolonii dużej liczby robotnic (Dobrzański 1961, Czechowski 1977, 1996, Mori i in. 2000). Na przykład obserwowany podczas badań rajd kolonii PI na oddalone o 43 m gniazdo *F. fusca* wymagał od kolonii *F. sanguinea* zaangażowania setek robotnic. W tym samym czasie robotnice *F. sanguinea* korzystały intensywnie jedynie z trzech najbliższych kolonii karmników. Powstaje pytanie dlaczego robotnice w tak niewielkim stopniu wykorzystują łatwo dostępne źródła pokarmu, jakim są karmniki, masowo angażując się jednocześnie w tak energochłonną operację, jaką jest rajd. Z punktu widzenia zasady optymalizacji zachowań (zob. Gabriel i in. 2005) może się to wydać niezrozumiałe. Przekonującym wyjaśnieniem jest uznanie rajdu niewolniczego za specyficzną formę furazowania, a trasy rajdu – za Dobrzańskim (1965) – za „wydłużony obszar żerowania” (wg oryginalnego określenia cytowanego autora). Jest faktem, że zdobycze rajdowe tylko w stosunkowo niewielkiej części dostarczają *F. sanguinea* dodatkowej siły roboczej. W większości zrabowane poczwarki, larwy i zabite w walce dorosłe osobniki stają się dla jej kolonii źródłem – bardzo wartościowego, jak można sądzić – naturalnego pokarmu białkowego (Dobrzański 1965, Mori i in. 2001). Należy przypomnieć, że *F. sanguinea* – w odróżnieniu na przykład od mrówek *Polyergus* – masowo rabuje też z gniazd gatunków niewolniczych larwy i poczwarki form seksualnych (bardzo duże), które są w jej koloniach w stu procentach zjadane (W. Czechowski, inf. ustna). Takie podejście wydaje się kluczem do zrozumienia złożonej strategii życiowej *F. sanguinea*.

Należy dodać, że rajdy *F. sanguinea* służą nie tylko pozyskiwaniu dodatkowej siły roboczej i pożywienia, ale bywają też mechanizmem konkurencji międzygatunkowej (rzadziej wewnątrzgatunkowej; Czechowski 1990, 1994) – w tym przypadku ze wszech miar interferencyjnej. Na taką możliwość zwrócił uwagę Czechowski (1975, 1977), opisując swoisty rajd „konkurencyjny” *F. sanguinea* (i jego skutki) wobec pobliskiej kolonii

F. cinerea. Jeszcze bardziej spektakularnym wydarzeniem tego rodzaju było wyparcie (a w dużym stopniu też wymordowanie) przez *F. sanguinea* całej polikalicznej kolonii *F. cinerea* w ciągu kilkudniowej operacji i trwałe zajęcie jej obszaru, łącznie z gniazdami i zasobami całego pola troficznego (w Finlandii; W. Czechowski, dane niepubl.). Wobec *F. cinerea* *F. sanguinea* stosuje też swoisty rodzaj niewolnictwa połączonego z oddziaływaniem konkurencyjnym: przejmowaniem całych kolonii lub nawet fragmentów kolonii polikalicznych wraz z gniazdem/gniazdami i częścią robotnic (Czechowski i Rotkiewicz 1996). Ataki *F. sanguinea* o charakterze drapieżniczym (myrmekofagicznym) i/lub konkurencyjnym obserwowano też na gniazda mrówek takich gatunków nie-niewolniczych jak *Lasius niger*, *L. flavus* czy *Myrmica constricta* (Czechowski 1975, 2004). Tego typu rajdy, nawet jeśli nie prowadzą do zdobyczy terenowych, na dłuższy czas poważnie obniżają potencjał pobliskich kolonii gatunków konkurencyjnych, nie mówiąc już o oczywistym radykalnym osłabianiu populacji gatunków niewolniczych, powodowanym przez typowe rajdy.

5.5. Wpływ niewolnic na konkurencyjność kolonii *F. sanguinea*

Wpływ niewolnic na dostosowanie (*fitness*) i konkurencyjność kolonii mieszanych zależy przede wszystkim od charakteru zależności między gatunkiem pasożyta społecznego a gatunkiem gospodarza (zob. Dobrzański 1961, Buschinger i in. 1980, Mori i in. 2000, 2001). Gatunki uprawiające niewolnictwo obligatoryjne są zwykle w znacznym stopniu morfologicznie i behawioralnie przystosowane do tego (i tylko tego) procederu (Mori i in. 2001, Buschinger 2009, D'Ettore i Heinze 2001). W efekcie mrówki takie jak na przykład *Polyergus rufescens*, dzięki niezwykle efektywnej metodzie prowadzenia rajdów niewolniczych, tworzą kolonie o dużym udziale niewolnic – często znacznie przewyższającym udział ich własnych robotnic (Talbot i Kennedy 1940, Marikovskiy 1974, Cool-Kwait i Topoff 1984, Savolainen i Deslippe 1996, Czechowski 2005). Osobniki gatunków niewolniczych (i tylko one) pełnią w takich koloniach wszystkie funkcje przynależne kaście

roboczej, w tym furazowanie, przez to ich wpływ na poziom konkurencyjności kolonii mieszanej wobec sąsiadów jest decydujący (Buschinger 2009). Kolonie gatunków uprawiających niewolnictwo obligatoryjne w codziennych relacjach z konkurentami są bowiem reprezentowane przez swoje niewolnice. Można nawet zaryzykować twierdzenie, że status konkurencyjny tych kolonii odpowiada statusowi kolonii danego gatunku niewolniczego. Ponadto kolonie te mogą być bardzo liczebne, zważywszy że (przynajmniej w koloniach gatunków z rodzaju *Polyergus*) liczebność niewolnic jest wielokrotnością ich liczebności w „normalnych” (czystogatunkowych) koloniach gatunków niewolniczych (Talbot 1967, Czechowski 2005, Seifert 2007, Buschinger 2009).

Inaczej jest w koloniach gatunków uprawiających niewolnictwo fakultatywne, do których należy *F. sanguinea*. Tam udział niewolnic może być bardzo różny, zwykle jednak nie przekracza kilku procent (Czechowski 1996, Buschinger 2009, D’Ettore i Heinze 2001); niewolnic może nawet w ogóle nie być (Czechowski 1996). Tym samym ich wpływ na dostosowanie kolonii (zob. Savolainen i Deslippe 1996), a tym bardziej jej konkurencyjność, nie jest już tak oczywisty, chociaż nie można go zupełnie negować. Wpływ ten może być pośredni i bezpośredni. Pośredni, gdyż obecność niewolnic, pełniących z zasady funkcje wewnątrzgniazdowe (Kharkiv 1997a, b), pozwala kolonii *F. sanguinea*, jak można sądzić, desygnować większą liczbę własnych robotnic – agresywnych i silnych fizycznie – do niebezpiecznych zadań zewnętrznych, w tym furazowania. Bezpośredni, bowiem część niewolnic, zwłaszcza, gdy jest ich odpowiednio dużo, bierze udział w furazowaniu, w jakimś stopniu zapewne wzbogacając strategię i technikę żerowania *F. sanguinea* o cechy właściwe swojemu gatunkowi, jak choćby oportunizm *F. fusca* czy *F. cunicularia*. Na drugim krańcu znajdują się takie gatunki z natury agresywnych niewolnic, jak *F. rufibarbis*, *F. clara* czy *F. cinerea* (gatunek wykazujący skłonność do terytorializmu; Czechowski i Markó 2005), nie mówiąc już o zdarzających się w koloniach *F. sanguinea* niewolnicach z typowo terytorialnych gatunków z podrodzajów *Coptoformica* i *Formica* s. str.; zob. Czechowski 1996). Wiadomo

przy tym, że obecność tych ostatnich w mieszanych koloniach *F. sanguinea* zaostrza jej stosunki z sąsiadami – głównie w relacjach wewnątrzgatunkowych (Czechowski 1990, 1994, 2001), ale też międzygatunkowych (Czechowski 1989), co niewątpliwie idzie w parze ze zwiększeniem konkurencyjności tych kolonii.

W badanych pod tym względem koloniach mieszanych udział furazujących robotnic *F. fusca* był – zgodnie z przewidywaniami – dużo mniejszy niż robotnic *F. sanguinea* lub utrzymywał się na zbliżonym poziomie, gdy aktywność robotnic *F. sanguinea* była bardzo mała. Można więc mówić o pewnym dopełnianiu przez niewolnice furazowania *F. sanguinea*. Stwierdzono ponadto pozytywne sprzężenie zwrotne między obecnością furazerek *F. sanguinea* i *F. fusca*: obecność robotnic *F. sanguinea* pozytywnie wpływała na furazerską aktywność robotnic *F. fusca* – ale tylko w sytuacji dostępności pokarmu i tylko w bezpośredniej bliskości gniazda. Ogólna wymowa wyników uzyskanych w tej pracy wskazuje na zmniejszanie się zdolności konkurencyjnych *F. sanguinea* w gradiencie zwiększającej się odległości od gniazda. W związku z tym wydaje się więc, że pozagniazdowa aktywność robotnic *F. fusca* może w pewnym stopniu bezpośrednio zwiększać konkurencyjność kolonii mieszanych, ale tylko w (bliskich gniazdu) rejonach pola troficznego, intensywnie penetrowanych przez robotnice *F. sanguinea*. To interesujące, zważywszy, że właściwa *F. fusca* strategia furazowania polega na przemierzaniu znacznych odległości przez działające w pojedynkę robotnice.

W tym kontekście należy też zwrócić uwagę, że skłonność „zniewolonych” robotnic *F. fusca* (a także niewolnic z innych gatunków) do towarzyszenia osobnikom *F. sanguinea* spektakularnie przejawia się ich uczestnictwem w rajdach niewolniczych – rozumianych też jako forma żerowania (Dobrzański 1965, Mori i in. 2001) i mechanizm konkurencji międzygatunkowej *F. sanguinea* (Czechowski 1975, 1977). Co więcej, te z natury unikające konfliktów mrówki (polska nazwa *F. fusca* to pierwomrówka łagodna) wykazują wówczas wielką agresywność wobec obrońców (często

konspecyficznym niewolnicom) atakowanych gniazd, uczestnicząc nawet w rabunku poczwerek (Dobrzański 1961, Czechowski 1977, 1998).

6. Podsumowanie i wnioski

Na podstawie przeprowadzonych eksperymentów i obserwacji stwierdzono, że:

- *F. sanguinea* w niewielkim stopniu aktywnie konkuruje z innymi mrówkami o zasoby pokarmowe, nie kontroluje źródeł pokarmu, dopuszczając do nich gatunki podporządkowane. Wyklucza to tym samym, stosowanie przez *F. sanguinea* konkurencji typu interferencyjnego w relacjach z gatunkami podporządkowanymi;
- Robotnice *F. sanguinea* nie patrolują równomiernie całego obszaru wokółgniazdowego, preferując jedynie jego fragmenty, ponadto penetracja użytkowanego fragmentu pola troficznego zanika sezonowo;
- Aktywność kolonii *F. sanguinea* poza sezonem rajdowym jest niewielka w porównaniu do aktywności kolonii gatunków typowo terytorialnych, co sprawia, że granice zasięgów penetracji w relacjach międzygatunkowych są wyznaczane przez presję tych drugich.
- Konkurencyjność *F. sanguinea* wobec mrówek innych gatunków podlega dużej zmienności w zależności od kombinacji lokalnych czynników środowiskowych (głównie klimatycznych i troficznych), przez co jest różna w różnych częściach areału gatunkowego.

Wymienione wyżej właściwości *F. sanguinea* wskazują na relatywnie niski (choć zmienny) potencjał konkurencyjny tego gatunku w codziennych relacjach ze współwystępującymi mrówkami, kiedy to stosuje wobec nich konkurencję raczej o charakterze eksploatacyjnym. Z drugiej jednak strony uzyskano przesłanki wskazujące na pewne rekompensowanie ogólnie niskiej konkurencyjności przez pozytywny wpływ niewolnic, a przede wszystkim rajdów niewolniczych na status konkurencyjny kolonii. Wykazano mianowicie, że:

- Niewolnice aktywnie uczestniczą w furażowaniu, najintensywniej w tych częściach pola troficznego, w których występują robotnice *F. sanguinea*, zwiększając tym samym potencjał konkurencyjny kolonii mieszanej;
- Robotnice *F. sanguinea* generalnie nie są w czasie rajdu zainteresowane łatwo dostępnym pokarmem białkowym, wystawionym w postaci karmników (poza karmnikami najbliższymi gniazdu). Świadczy to o nadrzędności rajdu nad codziennym indywidualnym furażowaniem, zwłaszcza w kontekście ilościowych i jakościowych troficznych zysków, jakie przynosi rajd.

Reasumując powyższe rozważania, należy stwierdzić, że *F. sanguinea* przejawia unikatową wśród mrówek (przynajmniej europejskich) strategię życiową, na którą składa się z jednej strony niska konkurencyjność wobec mrówek innych gatunków (nie utrzymuje terytorium, nieśpiesznie wyszukuje źródła pokarmu i na ogół nie zawłaszcza ich na wyłączność), z drugiej zaś – co paradoksalnie sprzeczne z uprzednio wymienionymi cechami – duża agresywność i zdolność do sprawnej mobilizacji dużych sił, czyli cechy zapewniające przede wszystkim efektywność rajdów, w tym rajdów o charakterze konkurencyjnym. Ta swoista dwoistość natury gatunku, tj. mieszanka cech uległości (*submissiveness*) z agresywnością oraz konkurencji eksploatacyjnej z interferencyjną, zapewnia *F. sanguinea* z jednej strony możliwość adaptacji do zmiennych w szerokim zakresie warunków środowiskowych (przede wszystkim troficznych) w kontekście danej sytuacji konkurencyjnej, z drugiej zaś do okresowego radykalnego regulowania tej sytuacji. Słowem najlepiej oddającym ogólny charakter strategii konkurencyjnej *F. sanguinea* jest „złożoność”, w czym zawiera się też plastyczność tej strategii. Tak szeroki wachlarz mechanizmów konkurencyjnych, jakimi dysponuje *F. sanguinea*, sprawia, że gatunek ten nie mieści się w schematycznych ramach koncepcji o trójpoziomowej międzygatunkowej hierarchii konkurencyjnych zespołów mrówek.

7. Bibliografia

- Adams E. S. 1990: Boundary disputes in the territorial ant *Azteca trigona*: effects of asymmetries in colony size. *Animal Behaviour* 39: 321–328.
- Adler F. R., Lebrun E. G., Feener D. H. 2007: Maintaining diversity in an ant community: modeling, extending and testing the dominance-discovery trade-off. *The American Naturalist* 169: 323–333.
- Alinvi O., Bohlin J., Ball J. P. 2008: Interspecific competition among ants in the boreal forest: Testing predictions from a linear hierarchical competition model. *Insectes Sociaux* 55: 1–11.
- Apple J. L., Lewandowski S. L., Levine J. L. 2014: Nest relocation in the slavemaking ants *Formica subintegra* and *Formica pergandei*: a response to host nest availability that increases raiding success. *Insectes Sociaux* 61: 347–356.
- Azcárate F. M., Peco B. 2003: Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor* Forel) in Mediterranean grassland and scrubland. *Insectes Sociaux* 50: 120–126.
- Bates D., Maechler M., Bolker B. 2013: lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 1.0-5 <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Berghoff S. M., Weissflog A., Linsenmair K. E., Hashim R., Maschwitz U. 2002: Foraging of a hypogaecic army ant: a long neglected majority. *Insectes Sociaux* 49: 133–141.
- Bestelmeyer B. T., Agosti D., Alonso L. E., Roberto C., Brandao F., Brown Jr. W. L., Delabie, J. H. C., Silvestre R. 2000: Field techniques for the study of ground-dwelling ants. An overview, description and evaluation. W: Agosti D., Majer J. D., Alonso L. E., Schultz T. R. (red.). *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, 122–144 pp.
- Buschinger A. 1990: Sympatric speciation and radiative evolution of socially parasitic ants - Heretic hypotheses and their factual background.

- Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung* 28: 241–260.
- Buschinger A. 2009: Social parasitism among ants. *Myrmecological News* 12: 219–235.
- Buschinger A., Ehrhardt W., Winter U. 1980: The organization of slave raids in dulotic ants a comparative study (Hymenoptera; Formicidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology* 53: 245–264.
- Cerdá X., Arnan X., Retana J. 2013: Is competition a significant hallmark of ant (Hymenoptera: Formicidae) ecology? *Myrmecological News* 18: 131–147.
- Connell J. H. 1980: Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35: 131–138.
- Cool-Kwait E., Topoff H. 1984: Raid organization and behavioral development in the slave-making ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Insectes Sociaux* 31: 36–374.
- Csata E., Markó B., Erős K., Gal C., Szász-Len A-M., Czekes Z. 2012: Outstations as stable meeting points for workers from different nests in a polydomous nest system of *Formica exsecta* Nyl. (Hymenoptera: Formicidae). *Polish Journal of Ecology* 60: 177–186.
- Czechowski W. 1975: Wyprawy rabunkowe *Formica (Raptiformica) sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Przegląd Zoologiczny* 19: 33–43.
- Czechowski W. 1976: Competition between *Formica exsecta* Nyl. and *Formica pressilabris* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* 33: 273–285.
- Czechowski W. 1977: Recruitment signals and raids in slave-maker ants. *Annales Zoologici* 34: 1–26.
- Czechowski W. 1979: Competition between *Lasius niger* (L.) and *Myrmica rugulosa* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* 34: 437–451.

- Czechowski W. 1985: Competition between *Myrmica laevinodis* Nyl. and *Lasius niger* (L.) (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* 39: 153–173.
- Czechowski W. 1989: Functioning of a mixed colony of *Formica sanguinea* Latr. + *F. polyctena* Foerst. (Hymenoptera, Formicidae) with a surplus of slaves. *Annales Zoologici* 43: 103–126.
- Czechowski W. 1990: A raid of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae) on a conspecific colony. *Memorabilia Zoologica* 44: 65–69.
- Czechowski W. 1994: Impact of atypical slaves on intraspecific relations in *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Bulletin of the Polish Academy of Sciences. Biological Sciences* 42: 345–350.
- Czechowski W. 1996: Colonies of hybrids and mixed colonies; interspecific nest takeover in wood ants (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica* 50: 1–116.
- Czechowski W. 1998: Raids of *Formica sanguinea* Latr. as a factor conducive to colony founding by *Formica truncorum* Fabr. (Hymenoptera, Formicidae). *Annals of the Upper Silesian Museum* 8/9: 153–157.
- Czechowski W. 1999: *Lasius fuliginosus* (Latr.) on a sandy dune – its living conditions and interference during raids of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* 49: 117–123.
- Czechowski W. 2000: Interference of territorial ant species in the course of raids of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* 50: 35–38.
- Czechowski W. 2001: Mixed colony of *Formica pratensis* Retz. + *Formica cinerea* Mayr + *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae) and its presumed origin. *Annales Zoologici* 51: 205–209.
- Czechowski W. 2004: Postawa podporządkowania się w relacjach międzygatunkowych *Myrmica rugulosa* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Przegląd Zoologiczny* 48:19–28.
- Czechowski W. 2005: Integration raids in the Amazon ant *Polyergus rufescens* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 52: 103–104.

- Czechowski W., Czechowska W., Vepsäläinen K. 2005: Structure and succession of *Lasius* s. str. (Hymenoptera: Formicidae) assemblages in a Finnish sand dune area – reassessment after taxonomic revisions of the subgenus. *Entomologica Fennica* 16: 2–8.
- Czechowski W., Markó B. 2005: Competition between *Formica cinerea* and co-occurring ant species, with special reference to *Formica rufa* L. (Hymenoptera: Formicidae): direct and indirect interferences. *Polish Journal of Ecology* 53: 467–489.
- Czechowski W., Markó B. 2006: Uncomfortable protection: *Formica polyctena* Först. shelters *Formica fusca* L. from *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Annales Zoologici* 56: 539–548.
- Czechowski W., Markó B., Godzińska E. 2009: Corpse carrying in ants (Hymenoptera: Formicidae): behavioural side effect of aggressive arousal or competitive signalling? *Polish Journal of Ecology* 57: 341–352.
- Czechowski W., Markó B., Radchenko A., Ślipiński P. 2013: Long-term partitioning of space between two territorial species of ants (Hymenoptera: Formicidae) and their effect on subordinate species. *European Journal of Entomology* 110: 327–337.
- Czechowski W., Pisarski B. 1988: Inter- and intraspecific competitive relations in *Camponotus ligniperdus* (Latr.) (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* 41: 355–381.
- Czechowski W., Radchenko A. 2006: *Formica lusatica* Seifert, 1997 (Hymenoptera: Formicidae), an ant species new to Finland, with notes on its biology and the description of males. *Myrmecological News* 8: 257–262.
- Czechowski W., Radchenko A. 2007: Do dependent foundresses of *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera: Formicidae) need a ‘pass’ to be adopted by a host colony? *Annales Zoologici* 57: 319–324.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W. 2002: The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. MIZ PAN, Warszawa, 200 + 1 pp.

- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W., Vepsäläinen K. 2012: The ants (Hymenoptera: Formicidae) of Poland with reference to the myrmecofauna of Europe. *Fauna Poloniae* (n.s.) vol. 4. Natura optima dux Foundation, Warszawa, 496 pp.
- Czechowski W., Rotkiewicz W. 1996: Relations between *Formica sanguinea* Latr. and *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) – an unusual form of dulosis. *Annales Zoologici* 47: 469–478.
- Czechowski W., Rotkiewicz W. 1997: Common activities of female sexuals of *Lasius umbratus* (Nyl.) and *Formica sanguinea* Latr. or *Polyergus rufescens* (Latr.) on nests of the dulotic species (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* 47: 465–467.
- Czechowski W., Vepsäläinen K. 2001: *Formica rufa* L. protects indirectly *F. fusca* L. against raids of *F. sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Annales Zoologici* 51: 267–273.
- Darwin C. R. 1859: On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London, 502 pp.
- Davies N. B., Houston W. 1985: An experimental study of diffuse competition in harvester ants. *The American Naturalist* 125: 500–506.
- De Biseau J. C., Schuiten M., Pasteels J. M., Deneubourg J. L. 1994: Respective contributions of leader and trail during recruitment to food in *Tetramorium bicarinatum* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 41: 241–254.
- Dejean A., Ryder S., Bolton B., Compin A., Leponce M., Azémar F., Céréghino R., Orivel J., Corbara B. 2015: How territoriality and host-tree taxa determine the structure of ant mosaics. *The Science of Nature* DOI 10.1007/s00114-015-1282-7.
- D'Ettorre P., Heinze J. 2001: Sociobiology of slave-making ant. *Acta Ethologica* 3: 67–82.
- Dobrzańska J., 1966: The control of the territory by *Lasius fuliginosus* Latr. *Acta Biologiae Experimentalis* 26: 193–213.

- Dobrzański J. 1961: Sur l'éthologie guerrière de *Formica sanguinea* Latr. (Hyménoptère: Formicidae). *Acta Biologicae Experimentalis* 21: 53–73.
- Dobrzański J. 1965: Genesis of social parasitism among ants. *Acta Biologicae Experimentalis* 25: 59–71.
- Domisch T., Finér L., Jurgensen M. F. 2005: Red wood ant mound densities in managed boreal forests. *Annales Zoologici Fennici* 42: 277–282.
- Erős K., Markó B., Gál C., Czékes Z., Csata E. 2009: Sharing versus monopolizing: distribution of aphid sources among nests with a *Formica exsecta* Nylander (Hyménoptera: Formicidae) supercolony. *Israel Journal of Entomology* 39: 105–127.
- Farris Z. J., Gerber B. D., Karpanty S., Murphy A., Andrianjakarivelo V., Ratelolahy F., Kelly M. J. 2015: When carnivores roam: temporal patterns and overlap among Madagascar's native and exotic carnivores. *Journal of Zoology* 296: 45–57.
- Fellers J. H. 1987: Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* 68: 1466–1478.
- Futuyma D. J. 2013: Evolution. 3rd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 656 pp.
- Gabriel W., Luttberg B., Sih A., Tollrian R. 2005: Environmental tolerance, heterogeneity, and the evolution of reversible plastic responses. *The American Naturalist* 166: 339–353.
- Gallé L. 1991: Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecology* 14: 31–37.
- Gibb H., Parr C. L. 2010: How does habitat complexity affect foraging success? A test using functional measures on three continents. *Oecologia* 164: 1061–1073.
- Gordon D. M. 1995: The development of ant colony's foraging range. *Animal Behaviour* 49: 649–659.
- Guillem R. M., Drijfhout F., Martin S. J. 2014: Chemical deception among ant social parasites. *Current Zoology* 60: 62–75.
- Haapaniemi K., Pamilo P. 2012: Reproductive conflicts in polyandrous and polygynous ant *Formica sanguinea*. *Molecular Ecology* 21: 421–430.

- Hennaut-Riche B., Josens G., Pasteels J. M. 1980: L'approvisionnement du nid chez *Lasius fuliginosus*: pistes, cycles d'activité et spécialisation territoriale des ouvrières. W: Cherix D. (red.). Ecologie des insectes sociaux. Compte Rendu Colloque Annuel U.I.E.I.S., Section de français, Lausanne, pp. 71–78.
- Hölldobler B. 1981: Foraging and spatiotemporal territories in the honey ant *Myrmecocystus mimicus* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 9: 301–314.
- Hölldobler B., Wilson E. O. 1990: The ants. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 732 pp.
- IBM Corporation. 2011: IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. IBM Corporation, Armonk, New York.
- Járdán Cs., Gallé L., Margóczy K. 1993: Ant-assemblage composition in a successional Hungarian sand dune area. *Tiscia* 27: 9–15.
- Kharkiv V. A. 1997a: Effectiveness of activity and division of labor between slaves and slavemakers in colonies of *Formica sanguinea* (Hymenoptera, Formicidae). *Zoologicheskij Zhurnal* 76: 438–443.
- Kharkiv V. A. 1997b: Competition as a mechanism of division of labour in colonies of ant slavemakers *Formica sanguinea* (Hymenoptera, Formicidae). *Zoologicheskij Zhurnal* 76: 444–447.
- Kutter H. 1977: Hymenoptera Formicidae. *Insecta Helvetica* 6: 1–298.
- Lott D. F. 1991: Intraspecific variation in the social systems of wild invertebrates. Cambridge, Massachusetts, Cambridge University Press, 238 pp.
- Maák I., Markó B., Erős K., Babik H., Ślipiński P., Czechowski W. 2014: Cues or meaningless objects? Differential responses of the ant *Formica cinerea* to corpses of competitors and enslavers. *Animal Behaviour* 91: 53–59.
- Mabelis A. A. 1979: Wood ant wars. The relationship between aggression and predation in the red wood ant (*Formica polyctena* Foerst.). *Netherlands Journal of Zoology* 29: 451–620.

- Mabelis A. A. 1984: Interference between wood ants and other ant species (Hymenoptera, Formicidae). *Netherlands Journal of Zoology* 34: 1–20.
- MacArthur R. H. 1972: Geographical ecology: patterns in the distribution of species. Harper and Row, New York, 269 pp.
- Marikovsky P. I. 1963: The ants *Formica sanguinea* Latr. as pillagers of *Formica rufa* Lin. nests. *Insectes Sociaux* 10: 119–128.
- Marikovsky P. I. 1974: The biology of the ant *Rossomyrmex proformicarum* K. W. Arnoldi (1928). *Insectes Sociaux* 21: 301–308.
- Markó B., Czechowski W. 2004: *Lasius psammophilus* Seifert and *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) on sand dunes: conflicts and coexistence. *Annales Zoologici* 54: 365–378.
- Markó B., Czechowski W. 2012: Space use, foraging success and competitive relationships in *Formica cinerea* (Hymenoptera Formicidae) on sand dunes in southern Finland. *Ethology, Ecology and Evolution* 24: 149–164.
- Markó B., Czechowski W., Radchenko A. 2013: Combining competition with predation: drastic effect of *Lasius fuliginosus* (Latr.) on subordinate ant species at the northern limit of its distribution. *Annales Zoologici* 63: 107–111.
- Le Masne G. 1967: Les transports mutuels autour des nids de *Neomyrma rubida* Latr.: un nouveau type de relations interspecifiques chez les fourmis. *Compte Rendus du Cinquième Congrès de l'U.I.E.I.S.*, Toulouse, pp. 303–322.
- Matuszkiewicz W. 2007: Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, 537 pp.
- McFarlane Tranquilla L., Montevicchi W. A., Hedd A., Regular P. M., Robertson G. J., Fifield D. A., Devillers R. 2015: Ecological segregation among Thick-billed Murres (*Uria lomvia*) and Common Murres (*Uria aalge*) in the Northwest Atlantic persists through the nonbreeding season. *Canadian Journal of Zoology* 93: 447–460.

- Mody K., Linsenmair K. E. 2003: Finding its place in a competitive ant community: leaf fidelity of *Camponotus sericeus*. *Insectes Sociaux* 50: 191–198.
- Le Moli F., Mori A. 1985: The influence of early experience on the development of “aggressive behaviour” in *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera: Formicidae). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 65: 241–249.
- Le Moli F., Mori A. 1987: The problem of enslaved ant species: origin and behavior. W: Pasteels J. M., Deneubourg J. L. (red.). From individual to collective behavior in social insects. *Experientia Supplementum* 54, Birkhäuser Verlag, Basel, Boston, pp. 333–363.
- Mori A., Grasso D. A., Le Moli F. 2000: Raiding and foraging behavior of the blood-red ant, *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Insect Behavior* 13: 421–438.
- Mori A., Grasso D. A., Visicchio R., Le Moli F. 2001: Comparison of reproductive strategies and raiding behaviour in facultative and obligatory slave-making ants: the case of *Formica sanguinea* and *Polyergus rufescens*. *Insectes Sociaux* 48: 302–314.
- Palmgren P. 1972: Studies on the spider populations of the surroundings of the Tvärminne Zoological Station, Finland. *Societas Scientiarum Fennica. Commentationes Biologicae* 52: 1–133.
- Pamilo P., Rosengren R., Vepsäläinen K., Varvio-Aho S., Pisarski B. 1978: Population genetics of *Formica* ants. *Hereditas* 89: 233–248.
- Petráková L., Schlaghamerský J. 2011: Interactions between *Liometopum microcephalum* (Formicidae) and other dominant ant species of sympatric occurrence. *Community Ecology* 12: 9–17.
- Pisarski B. 1973: Struktura społeczna *Formica* (C.) *exsecta* Nyl. (Hymenoptera: Formicidae) I jej wpływ na morfologię, ekologię i etologię gatunku. Instytut Zoologii PAN, Warszawa, 134 pp.
- Pisarski B. 1982: Influence de la structure sociale sur le comportement agressif des ouvrières de *Formica* (*Coptoformica*) *exsecta* Nyl. *Memorabilia Zoologica* 38: 113–136.

- Pisarski B., Czechowski W. 1994: Ways to reproductive success of wood ant queens. *Memorabilia Zoologica* 48: 181–186.
- Pisarski B., Vepsäläinen K. 1989: Competitive hierarchy in ant communities (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* 42: 321–329.
- Punntila P., Haila Y., Tukia H. 1996: Ant communities in taiga clearcuts: habitat effects and species interactions. *Ecography* 19: 16–28.
- Punntila P., Niemelä P., Karhu K. 2004: The impact of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) on the structure of invertebrate community on mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*). *Annales Zoologici Fennici* 41: 429–446.
- Quinet Y., Pasteels J. M. 1991: Spatiotemporal evolution of the trail network in *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Belgian Journal of Zoology* 121: 55–72.
- Quinet Y., Pasteels J. M. 1996: Spatial specialization of the foragers and foraging strategy in *Lasius fuliginosus* (Latreille) (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 43: 333–346.
- R Core Team 2013: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reznikova Zh. I. 1980: Mezhhvidovaya ierarkhiya u murav'ev. *Zoologicheskij Zhurnal* 59: 1168–1176.
- Reznikova Zh. I. 1983: Mezhhvidovye otnosheniya murav'ev. Nauka, Novosibirsk, 206 pp.
- Roughgarden J. 1983: Competition and theory in community ecology. *The American Naturalist* 122: 583–601.
- Sanders N. J., Gordon D. M. 2003: Resource-dependent interactions and the organization of desert ant communities. *Ecology* 84: 1024–1031.
- Savolainen R. 1990: Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polyctena*. *Ecological Entomology* 15: 79–86
- Savolainen R. 1991: Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 1–7.

- Savolainen R., Deslippe R. J. 1996: Facultative and obligate slavery in formicine ants: frequency of slavery, and proportion and size of slaves. *Biological Journal of the Linnean Society* 57: 47–58.
- Savolainen R., Vepsäläinen K. 1988: A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51: 135–155.
- Savolainen R., Vepsäläinen K. 1989: Niche differentiation of ant species within territories of wood ant *Formica polyctena*. *Oikos* 56: 3–16.
- Savolainen R., Vepsäläinen K., Wuorenrinne H. 1989: Ant assemblages in the taiga biome: testing the role of territorial wood ants. *Oecologia* 81: 481–486.
- Schoener T. W. 1983: Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* 122: 240–285.
- Seifert B. 2007: Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. Lutra Verlags und Vertriebsgesellschaft, Tauer, 368 pp.
- Spotti F. A., Castracani C., Grasso D. A., Mori A. 2015: Daily activity patterns and food preferences in an alpine ant community. *Ethology, Ecology and Evolution* 27: 306–324.
- Sunarto S., Kelly M. J., Parakkasi K., Hutajulu M. B. 2015: Cat coexistence in central Sumatra: ecological characteristics, spatial and temporal overlap, and implications for management. *Journal of Zoology* 296: 104–115.
- Ślipiński P., Czechowski W., Markó B., Rzeszowski K., Babik H. 2014: *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae) shapes local ant assemblages. *North-Western Journal of Zoology* 10: 404–412.
- Ślipiński P., Markó B., Czechowski W., Włodarczyk T. 2011: Space use in *Formica sanguinea* – my territory my kingdom? *Entomologica Romanica* 16: 63.
- Talbot M. 1967: Slave-raids of the ant *Polyergus lucidus* Mayr. *Psyche* 74: 299–313.

- Talbot M., Kennedy C. H. 1940: The slave-making ant *Formica sanguinea subintegra* Emery, its raids, nuptial flights and nest structure. *Annals of the Entomological Society of America* 33: 560–577.
- Torres-Contreras H., Vásquez R. A. 2004: A field experiment on the influence of load transportation and patch distance on the locomotion velocity of *Dorymyrmex goetschi* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* 51: 265–270.
- Varvio-Aho S., Pamilo P. 1979: Genic differentiation of *Gerris lacustris* populations. *Hereditas* 90: 237–249.
- Väänänen S., Vepsäläinen K., Savolainen R. 2010: Indirect effects in boreal ant assemblages: territorial wood ants protect potential slaves against enslaving ants. *Annales Zoologici* 60: 57–67.
- Vepsäläinen K., Czechowski W. 2014: Against the odds of the ant competition hierarchy: submissive *Myrmica rugulosa* block access of the dominant *Lasius fuliginosus* to its aphids. *Insectes Sociaux* 61: 89–93.
- Vepsäläinen K., Pisarski B. 1982: Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici* 19: 327–355.
- Vepsäläinen K., Savolainen R. 1990: The effect of interference by Formicine ants on the foraging of *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology* 59: 643–654.
- Vienne C., Soroker V., Hefetz A. 1995: Congruency of hydrocarbon patterns in heterospecific groups of ants: Transfer and/or biosynthesis? *Insectes Sociaux* 42: 267–277.
- De Vroey C. 1980: Relations interspecifiques chez les fourmis. W: Cherix D. (red.). *Ecologie des insectes sociaux. Compte Rendu Colloque Annuel U.I.E.I.S., Section de français, Lausanne*, pp. 107–113 pp.
- Wheeler W. M. 1910: *Ants; their structure, development and behavior*. Columbia University Press, New York, 663 pp.
- Wiens J. A. 1977: On competition and variable environments. *American Scientist* 65: 590–597.

- Wiens J. A. 1983: Avian community ecology: an iconoclastic view. W: Brush. A. H., Clark G. A. Jr. (red.). Perspectives in ornithology. Cambridge University Press, Cambridge, 355–403 pp.
- Wiens J. A. 1984: On understanding a non-equilibrium world: myth and reality in community patterns and processes. W: Strong Jr. D. R., Simberloff D., Abele L. G., Thistle A. B. (red.). In ecological communities: conceptual issues and the evidence. Princeton University Press, Princeton, New York, pp. 439–457.
- Wilson E. O. 1971: The insect societies. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 548 pp.
- Wilson E. O. 1975: Sociobiology. The New Synthesis. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 697 pp.
- Wiszniewski W., Chelkowski W. 1975: Charakterystyka klimatu i regionalizacja klimatologiczna Polski. Wydawnictwa Komunikacji i Łączności, Warszawa, 36 pp.

Plastyczność strategii konkurencyjnej mrówki *Formica sanguinea*

Streszczenie

Wielogatunkowe zespoły mrówek mają strukturę hierarchiczną. Wyróżnia się w ich obrębie trzy główne poziomy, utworzone przez grupy gatunków o różnym statusie konkurencyjnym. Poziom najwyższy stanowią gatunki terytorialne (*territorials*), których kolonie bronią przed równorzędnymi konkurentami granic całych swoich pól troficznych, a w ich obrębie ograniczają możliwości gniazdowania gatunków podporządkowanych. Poziom pośredni stanowią gatunki broniące punktowo rozmieszczonych źródeł pokarmu (*encounters*). Na najniższym poziomie znajdują się gatunki oportunistyczne, uległe wobec silniejszych konkurentów (*submissives*). Status konkurencyjny wielu gatunków jest już dobrze określony, jednak status wielu, nawet pospolitych, gatunków wciąż budzi niejasności. Do takich należy *Formica sanguinea* – fakultatywny pasożyt społeczny, uprawiający niewolnictwo.

Większość autorów klasyfikuje *F. sanguinea* jako gatunek terytorialny, niektórzy jednak plasują ją na środkowym poziomie hierarchicznym. Koncepcja hierarchicznej struktury zespołu mrówek opiera się na ocenie potencjału konkurencyjnego gatunków, głównie w sferze rywalizacji pokarmowej. Ten właśnie aspekt konkurencyjności stanowi podstawowy nurt rozprawy. Głównym przedmiotem pracy jest strategia konkurencyjna *F. sanguinea* wobec gatunków z różnych poziomów struktury hierarchicznej, zarówno podporządkowanych, gniazdujących i żerujących na jej polu troficznym, jak i sąsiadujących z nim kolonii gatunków terytorialnych. Zasadniczym celem jest określenie potencjału konkurencyjnego *F. sanguinea*, a tym samym jej statusu hierarchicznego w zespole mrówek, oraz ewentualnej roli strukturotwórczej w formowaniu wielogatunkowych zgrupowań.

Na podstawie przeprowadzonych badań, w powiązaniu z danymi literaturowymi, stwierdzono, że *F. sanguinea* przejawia unikatową wśród

mrówek (przynajmniej europejskich) strategię życiową. Składa się na nią z jednej strony niska konkurencyjność wobec mrówek innych gatunków, z drugiej zaś duża agresywność i zdolność do sprawnej mobilizacji dużych sił, czyli cechy zapewniające przede wszystkim efektywność rajdów – nie tylko stricte niewolniczych, ale także rajdów o charakterze konkurencyjnym i pokarmowym. Ta swoista dwoistość natury gatunku, tj. mieszanka cech uległości (*submissiveness*) z agresywnością, oraz konkurencji eksploatacyjnej z interferencyjną, zapewnia *F. sanguinea* z jednej strony możliwość adaptacji do zmiennych w szerokim zakresie warunków środowiskowych (przede wszystkim troficznym) w kontekście danej sytuacji konkurencyjnej, z drugiej zaś do okresowego radykalnego regulowania tej sytuacji. Słowem najlepiej oddającym ogólny charakter strategii konkurencyjnej *F. sanguinea* jest „złożoność”, w czym zawiera się też plastyczność tej strategii. Tak szeroki wachlarz mechanizmów konkurencyjnych, jakimi dysponuje *F. sanguinea*, sprawia, że gatunek ten nie mieści się w schematycznych ramach koncepcji o trójpoziomowej międzygatunkowej hierarchii konkurencyjnych zespołów mrówek.

Plasticity of competitive strategy of the ant *Formica sanguinea*

Summary

Multispecies assemblages of ants are organized hierarchically. There are three main hierarchical levels, created by groups of species with different competitive status. The top level consists of territorial species (territorials), whose colonies defend their foraging areas against other territorial species, and limit nesting and foraging possibilities of subordinate species within them. Intermediate level (encounters) form the species defending isolated and dispersed food resources. At the lowest level are opportunistic (submissives) species, submissive to stronger competitors. Competitive status of many species is already well defined, but the status of some, even common species, is still ambiguous. One of such ambiguous species is *Formica sanguinea* – a facultative social parasite, practicing slavery.

Most authors classify *F. sanguinea* as a territorial species, but others place it in the middle level of hierarchy. The concept of the hierarchical structure of ant assemblages is based on an assessment of the competitive potential of species, mainly in the context of the food competition. The aspect of competition is an elementary concept of this dissertation. The main subject of it is a competitive strategy of *F. sanguinea* in relation to species from different levels of the hierarchical structure, subordinates nesting and foraging in its trophic area and neighbouring colonies of territorial species. The main objective was to determine the competitive potential of *F. sanguinea* thus its status in the hierarchy and the possible role of *F. sanguinea* in the formation of multispecies assemblages of ants.

Based on the field investigations in conjunction with literature data, it was found that *F. sanguinea* exhibits unique life strategy among the ant species (at least among European species). It shows low competitiveness against other species of ants, but on the other hand it exhibits aggressiveness and ability to efficiently recruit large forces, that guarantee successful raids – not only strictly slavery raids, but also competitive ones. This particular duality of the nature of the species, i.e. a blend of submissiveness with aggressiveness, and exploitation competition with interference competition provides *F. sanguinea* with unique competitive potential. This species can adapt to varying environmental conditions (mainly trophic) in the context of the competitive situation, on the other hand it has the ability to radically adjust this situation when necessary. The word, which reflects well the general character of competitive *F. sanguinea*'s strategy, is "complexity", which includes

also the plasticity of this strategy. Such a wide range of competitive mechanisms at *F. sanguinea* possession, makes difficult to fit this species behavior within the schematic frames of the concept of the three-level hierarchy of ant assemblages.