



Kopce mrówki ćmawej w Puszczy Białowieskiej osiągają kilka metrów średnicy i ponad 1,5 m wysokości.



Młode królowe rudych mrówek leśnych, tu mrówki ćmawej *Formica polyctena*, zaplemnione podczas lotu godowego dążą do już istniejących gniazd swojego gatunku. Najbardziej są dla nich atrakcyjne kolonie osłabione, osierocone, w których najłatwiej o adopcję.

Ogromną większość obszaru Puszczy Białowieskiej, co oczywiste, zajmują środowiska leśne. Tym samym w puszczańskiej myrmekofaunie przeważają gatunki związane z lasami, a pierwszymi, jakie rzucają się w oczy, są tzw. rude mrówki leśne z podrodzaju mrówka właściwa (*Formica* s. str.) – mrówki powszechnie znane, budujące gniazda z okazałymi kopcami nadziemnymi z igliwia, drobnych patyczków i innych szczątków roślinnych. Powszechnie znane, ale czy dobrze znane? Utarło się wszystkie je określać nazwą rudnic, podczas gdy tak naprawdę mrówka rudnica *Formica rufa* jest jednym z sześciu krajowych gatunków rudych mrówek leśnych, z których przynajmniej cztery występują w Puszczy Białowieskiej: owa rudnica właśnie, a także mrówki ćmawa *F. polyctena*, pniakowa *F. truncorum* i łąkowa *F. pratensis*. Ta ostatnia jest „łąkowa” nie tylko z nazwy; można na nią natrafić w suchych rzadkich lasach, ale chętniej zasiedla nasłonecznione suche środowiska otwarte (łąki, pastwiska itp.).

W Puszczy najczęściej spotykana jest mrówka ćmawa, zewnętrznemu trudna do odróżnienia od mrówki rudnicy, wystę-

W Puszczy Białowieskiej wykazano dotychczas 46 gatunków mrówek, a wszystkich żyje tam prawdopodobnie nieco ponad 50. To połowa polskiej myrmekofauny żyjącej u nas w wolnej przyrodzie i około 65% gatunków mrówek znanych z niżowej części kraju. Jedynym bodaj regionem, porównywalnie małym w stosunku do obszaru całej Polski, gdzie myrmekofauna jest bogatsza, są Pieniny z ich 63 gatunkami. Ale Pieniny, niczego Puszczy Białowieskiej nie ujmując, z ich położeniem geograficznym i specyfiką środowiskową, są osobliwością przyrodniczą na skalę europejską. W Puszczy nie ma aż takich i aż tak wielu jak w Pieninach myrmekologicznych rzadkości faunistycznych. Ale nawet najpospolitsze mrówki zadziwiają organizacją życia społecznego i regułami, jakie rządzą ich wzajemnymi stosunkami wewnątrz- i międzygatunkowymi. Niektóre z takich zjawisk udało się poznać i wyjaśnić właśnie podczas badań nad mrówkami białowieskimi.

## rude mrówki leśne

pująca w podobnych środowiskach i budująca takie same jak rudnica gniazda. Oba gatunki zasadniczo jednak różnią się biologią: kolonie (społeczeństwa) rudnicy są przeważnie jednomateczne (monoginiczne), tzn. mają po jednej płodnej samicy (królowej), kolonie mrówki ćmawej zaś są zwykle wielomateczne (poliginiczne) – zawierają wiele królowych. Bardzo duże kolonie, zamieszkujące gniazda kilkumetrowej średnicy, metrowej wysokości i liczące miliony robotnic, mogą mieć setki, a nawet tysiące królowych. Zasoby królowych są stale odnawiane, a w miarę rozwoju społeczeństwa powiększane, w drodze corocznego przyjmowania nowych młodych królowych, zaplemnionych podczas lotów godowych. W korzystnych warunkach środowiskowych wielomateczne kolonie rudych mrówek leśnych dzielą się, co prowadzi do powstawania społeczeństw wielogniazdowych (polikalicznych), złożonych z dziesiątek czy nawet setek blisko siebie położonych mrowisk. Tym sposobem rozwijające się mrówcze społeczeństwo systematycznie, rok po roku, powiększa opanowany przez siebie areał.

Loty godowe służą nie tylko kojarzeniu się samic i samców, ale także zasiedlaniu przez mrówki nowych obszarów. Młoda królowa, po wylądowaniu w miejscu, gdzie nie ma jeszcze mogących ją przyjąć mrowisk jej własnego gatunku, stara się założyć własną kolonię. Królowe ogromnej większości gatunków mrówek robią to w prosty

sposób. Wyszukują albo wygrzebują sobie jakieś schronienie, tam składają jaja i – do czasu pojawienia się pierwszych robotnic – opiekują się rozwijającym się potomstwem. Królowe rudych mrówek leśnych nie są aż tak samodzielne. Do założenia gniazda i wyprowadzenia własnej kolonii nieodzowna jest im pomoc, bynajmniej nie dobrowolna, mrówek innego gatunku. Królowa-założycielka wyszukuje gniazdo mrówek jakiegoś gatunku z podrodzaju pierwomrówka *Serviformica*, najczęściej pierwomrówki łagodnej *Formica fusca*. Najlepiej, jeśli jest to mrowisko osierocone, tzn. takie, które uprzednio utraciło własną królową. W innym przypadku królowa-uzurpatorka musi zabić lub wypędzić prawowitą królową, co jest przedsięwzięciem ryzykownym, chociaż wykonalnym. Jeśli się uda, osierocone robotnice pierwomrówki szybko akceptują obcą królową, zaczynają traktować ją jak własną i wychowują jej potomstwo – czyli robotnice rudych mrówek leśnych. Powstaje dwugatunkowa kolonia mieszana, która stopniowo – w miarę wymierania pierwomrówek (co trwa zwykle 2–3 lata) – przekształca się w czystogatunkowe społeczeństwo rudych mrówek leśnych. Pierwszy krok na drodze opanowywania nowego obszaru jest zrobiony.

Współwystępowanie w jednym gnieździe różnych gatunków owadów społecznych, z których jeden jest w sposób pasożytniczy (w sensie pasożytnictwa



Młoda królowa mrówki pniakowej *Formica truncorum* próbuje się dostać do gniazda pierwomrówki popielatej *Formica cinerea*, jednego z gatunków potencjalnych ofiar tymczasowego pasożytnictwa społecznego rudych mrówek leśnych.



pracy) zależny od drugiego, nosi nazwę pasożytnictwa społecznego. W świecie mrówek przyjmuje ono bardzo rozmaite formy. Opisanie przejmowanie cudzego gniazda jest przykładem tzw. tymczasowego pasożytnictwa społecznego. Oczywiście „tymczasowe” jest ono z punktu widzenia pasożyta. Dla kolonii ofiary ma charakter jak najbardziej definitywny.

Niezmiernie interesujące są też stosunki międzygatunkowe mrówek, kształtujące się na tle konkurencyjnym. Mrówki ogromnej większości gatunków to z jednej strony niewyspecjalizowani drapieżcy i padlinożercy, z drugiej zaś równie niewyspecjalizowani spadziżerzy. Pożywienie pochodzenia zwierzęcego (białkowe) pokrywa około połowy zapotrzebowania pokarmowego ich kolonii i jest nieodzowne dla utrzymania płodności królowych i rozwoju larw. Drugą połowę zapotrzebowania pokrywa pokarm węglowodanowy, przede wszystkim spadź mszyc i czerwców żerujących na roślinach zielnych, drzewach i krzewach. Mrówki przejawiają przy tym skłonność do korzystania z najobfitszych w danym momencie i najłatwiej dostępnych źródeł pożywienia jednego i drugiego rodzaju. Dobrze to widać na przykładzie rudych mrówek leśnych, masowo znoszących do gniazda gąsienice jednego gatunku motyla czy rośliniarki w okresach gradacyjnych, i tworzących wyraźne dwukierunkowe szlaki po pniach do koron drzew opanowanych przez mszyce.

W większości środowisk mrówki tworzą stałe wielogatunkowe zespoły. Zbieżność wymagań pokarmowych poszczególnych gatunków sprawia, że wszystkie one są wobec siebie mniej lub bardziej konkurencyjne. Tymczasem w stabilnych warunkach środowiskowych do konfliktów na tym tle dochodzi zaskakująco rzadko, zwykle są one krótkotrwałe i nie pociągają za sobą wielu ofiar. Dzieje się tak za sprawą swojej dla mrówek, ewolucyjnie ukształtowanej międzygatunkowej hierarchii konkurencyjnej. Jest to coś w rodzaju „porządku dziobania”, obowiązującego w jednogatunkowym stadzie kręgowców, a przeniesionego w sferę międzygatunkową. W konkurencyjnym zespole mrówek zasiedlających jakieś środowisko można wyróżnić trzy główne grupy gatunków, odpowiadające trzem głównym poziomom hierarchicznym. Poziom najniższy (grupę I) tworzą gatunki mrówek najbardziej ustępliwych, które bronią przed wrogami i konkurentami samych tylko gniazd. Poziom środkowy (grupa II) to gatunki broniące nie tylko



Mrówki, jako drapieżcy niewyspecjalizowani, polują na wszelkie dostępne dla nich ofiary. Na co dzień ofiarami drapieżnictwa kartoniarki czarnej *Lasius fuliginosus* są drobne i delikatne owady, ale nie przepuszczą takiej okazji, jak spadłe na ziemię gniazdo os z plastrami pełnymi larw i poczwarek.

swoich gniazd, ale także występujących w ich zasięgu źródeł pokarmu. Poziom najwyższy (grupę III) stanowią gatunki terytorialne, tj. takie, których kolonie bronią przed równorzędnymi im (tzn. też terytorialnymi) konkurentami granic całych swoich pól troficznych (terytoriów). O przynależności gatunku do danego poziomu hierarchicznego decydują takie czynniki, jak liczebność osiągnięta przez społeczeństwa, skłonność robotnic do zachowań agresywnych i, choć w mniejszym stopniu, wielkość osobników.

Wszystkie gatunki rudych mrówek leśnych są formami terytorialnymi i w lasach zwykle to one zajmują pozycje dominantów (w sensie konkurencyjnym, nie ilościowym) miejscowych zespołów mrówek, a ich gniazda są ośrodkami organizacji przestrzennej tych zespołów. Gatunki podporządkowane mogą gniazdować na terytorium dominanta, ale tylko w określonej odległości od jego mrowiska – tym większej, im dany gatunek jest bardziej konkurencyjny wobec „właściciela” terenu i im silniejsze jest społeczeństwo dominanta. W polskich lasach tak ukształtowane zespoły mrówek liczą zwykle nie mniej niż kilkanaście gatunków, a często ich liczba przekracza 20. Względnie pokojowe współbytovanie w środowisku umożliwia zróżnicowanie strategii życiowych i taktyk żerowania poszczególnych gatunków, nastawione na wzajemne nie wchodzenie sobie konkurentów w drogę i – w sytuacjach potencjalnie konfliktogennych – schodzenie z drogi hierarchicznie wyżej postawionym partnerom. Te reguły pokojowego współbytovania obowiązują tak długo, jak długo zasobów pokarmowych środowiska wystarcza dla wszystkich. Z nastaniem warunków głodowych dotychczas tolerowane kolonie gatunków nisko usytuowanych w hierarchii nierzadko stają się ofiarami bezwzględnej drapieżnictwa ze strony gospodarza terenu.

W obrębie cudzego terytorium nie tylko niemożliwe jest gniazdowanie



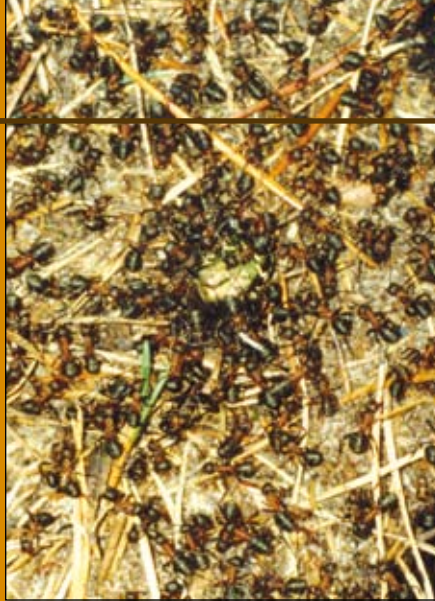
Strategią typową dla gatunków mrówek nisko usytuowanych w hierarchii konkurencyjnej jest nieprzerwanie prowadzone rozpoznanie terenu, sprawny system powiadamiania i przywoływania współtowarzyszek do nowo wykrytego źródła pokarmu i masowa pośpieszna jego eksploatacja – dopóki się da, czyli do czasu pojawienia się silniejszego konkurenta. Na zdjęciu wścieklice marszczyste *Myrmica rugulosa*, przedstawiciel uległych gatunków mrówek, i opanowane przez nie skupisko mszyc na szczawiu *Rumex*.

obcej kolonii gatunku terytorialnego, ale nawet nie mają na nie wstępu pojedyncze robotnice z takiej kolonii. Jeśli obce sobie kolonie terytorialne (tego samego lub różnych gatunków) blisko sąsiadują ze sobą, między ich terytoriami powstaje obustronnie strzeżona, nieprzekraczalna granica. Zasięgi terytoriów i przebieg granic między nimi nie są wyznaczone raz na zawsze. Są one okresowo weryfikowane, stosownie do liczebności danego społeczeństwa, a w przypadku graniczących z sobą terytoriów – także wzajemnego stosunku sił. Regulacje takie następują zwykle wiosną, kiedy po przerwie zimowej mrówki wznowiają penetrację terenu. Ubiegłoroczne granice już wówczas nie obowiązują i między spotykającymi się w terenie robotnicami z różnych społeczeństw terytorialnych dochodzi do mniej lub bardziej poważnych zatargów. Spośród rudych mrówek leśnych





Dorosłe kruszczyce złotawki *Cetonia aurata* często odwiedzają kwiaty, w tym przypadku przegorzana *Echinops*.



Twardy i gładki pancerz zabezpiecza samice kruszczyce złotawki *Cetonia aurata*, składające jaja w kopcu – tu mrówki rudnicy *Formica rufa* – a także młode dojrzałe chrząszcze, wydostające się z mrowiska po odbyciu tam trzyletniego rozwoju larwalnego przed wściekłymi atakami mrówek.



Wycięcie lasu oznacza zagładę rudyh mrówek leśnych i żadne gromadzenie mrowisk nie pomoże.

szczególnie znana z takich wiosennych konfliktów jest mrówka ćmawa. Walki, w których mogą uczestniczyć tysiące robotnic po każdej ze stron, toczą się w strefie między mrowiskami, gdzie obce osobniki masowo natykają się na siebie, i trwają nieprzerwanie przez kilka dni, do czasu ustalenia się linii frontu w miejscu zrównoważenia sił. Wówczas walki wygasają, a linia frontu przeistacza się w nieprzekraczalną granicę terytoriów sąsiadujących z sobą społeczeństw. Będzie ona obowiązywać aż do końca aktywności mrówek w tym sezonie wegetacyjnym.

Biologicznysens „wojen leśnych mrówek” polega nie tylko na sprawiedliwym (bo proporcjonalnym do liczebności, a więc i potrzeb każdej ze stron) podziale zasobów środowiska i ograniczeniu obustronnie wyniszczających konfliktów do krótkiego okresu u progu sezonu wegetacyjnego. Ubocznym, ale ważnym efektem tego zjawiska jest też zmniejszenie deficytu białkowego, jaki pojawia się w koloniach mrówek na samym starcie ich wiosennej aktywności. Zapotrzebowanie mrówczych społeczeństw na pokarm białkowy jest już wtedy bardzo duże, królowe bowiem bardzo wczesnie rozpoczynają składanie jaj, do czego białko jest im nieodzowne. Tymczasem dostępność owadów i innych bezkręgowców – potencjalnych ofiar drapieżnictwa mrówek – jest jeszcze stosunkowo niewielka. Wiosenne wojny rudyh mrówek leśnych często pociągają za sobą bardzo wiele ofiar. Kiedy część robotnic zaciekle walczy o terytorium, inne – po każdej ze stron – skrzętnie zbierają trupy masowo ginących przeciwniczek i towarzyszek i znoszą je do swoich gniazd. Tam trupy mrówek są zjadane, co w jakiejś mierze niweluje różnicę między popytem kolonii na białko zwierzęce a jego podażą w środowisku.

Paradoksalnie, zważywszy na drapieżność, agresywność i bezwzględność rudyh mrówek leśnych wobec ich ofiar, wrogów i konkurentów, one same bywają bardzo częstymi ofiarami pasożytnictwa społecznego innych mrówek – do tego tak niepozornych, jak gładyszek mrowiskowy *Formicoxenus nitidulus*. Inna sprawa, że szkody wyrządzane przez gładyszka społeczeństwu rudyh mrówek są czysto symboliczne. Gładyszek mrowiskowy to małe smukłe mróweczki 3-milimetrowej długości. Tworzą kolonie liczące od kilkudziesięciu do ok. 150 osobników, a gniazdują w zakamarkach kopców mrówek leśnych. Ich związek z gospodarzem – oprócz tego, że „mieszkaniowy” – jest przede wszystkim pokarmowy. Zwyczajem wszystkich owadów społecznych jest trofalaksja, czyli wzajemne przekazywanie sobie przez osobniki płynnego pokarmu, przechowywanego w wolu. Robotnice gładyszka, imitując odpowiednie sygnały trofalaktyczne rudyh mrówek leśnych, wyłudniają w ten sposób od nich pożywienie albo, podkradłszy się do wymieniającej pokarm pary, spijają część przekazywanej kropli.

Sublokatorami rudyh mrówek leśnych są nie tylko gładyszki. W ich mrowiskach żyją bardzo liczne i bardzo różnorodne stawonogi, zwane myrmekofilami. Niektóre z nich łączą z mrówkami mniej lub bardziej ścisłe związki biotyczne o rozmaitym charakterze, inne wykorzystują mrówcze gniazda tylko ze względu na panujące tam warunki fizyko-chemiczne, dogodne dla ich życia i rozwoju. Do tej ostatniej kategorii należą m.in. kruszczyca

złotawka *Cetonia aurata* chrząszcz z rodziny poświętnikowatych *Scarabaeidae* – duży (do 20 mm), zielony, czasem zielonoczerwonawy, z metalicznym połyskiem. Dorosłe kruszczyce widuje się często na kwiatach; żywią się nektarem, pyłkiem (który pożerają zwykle razem z pylnikami), a także sokiem wyciekającym z drzew. Larwy (pędraki) żyją w próchniczej glebie, próchniejących pniakach, pryzmach kompostowych, a bardzo często właśnie w głębszych partiach kopców mrówek leśnych, gdzie przechodzą rozwój, odżywiając się rozkładającą się materią organiczną. To właśnie w poszukiwaniu pędraków kruszczyce dziki rozgrzebują mrowiska. Narażają się przy tym na zakażenie pasożytem jelitowym, kolcogłowem olbrzymim *Macracanthorhynchus hirudinaceus*, dla którego pędraki są żywicielami pośrednimi.

Tendencją ewolucji ekologicznej gatunków jest coraz pełniejsze opanowanie środowiska. Rude mrówki leśne są zwierzętami, którym niezaprzeczalnie to się udało. Jednak cechy, które umożliwiły im sukces ewolucyjno-ekologiczny i zapewniły dominującą pozycję w środowisku, są obecnie przyczyną zagrożenia egzystencji tych gatunków – ewolucyjnie przystosowanych do tworzenia stabilnych społeczeństw i populacji w stabilnych środowiskach leśnych. Rude mrówki leśne, zgodnie z ich strategią życiową i prawami sukcesji ekologicznej, jako ostatnie z mrówek wkraczają do drzewostanów dojrzewających, by powoli, ale już na trwałe opanować drzewostany dojrzałe. Problem w tym, że lasy użytkowane gospodarczo, nie są środowiskami trwałymi, rzadko osiągają stadium starodrzewu, a wyrąb przynosi zagładę dla rudyh mrówek, zanim te na dobre zdołają zdomować się w środowisku.

TEKST I ZDJĘCIA:  
WOJCIECH CZECHOŃSKI

Muzeum i Instytut Zoologii PAN w Warszawie