





low autoru

K.35672

<http://rcin.org.pl>





MUZEUM I INSTYTUT ZOOLOGII POLSKIEJ AKADEMII NAUK  
PRACOWNIA OWADÓW SPOLECZNYCH I MYRMEKOFILNYCH



**Anna Stankiewicz-Fiedurek**

**BIOLOGICZNE UWARUNKOWANIA MYRMEKOFILII  
DWÓCH FORM EKOLOGICZNYCH *MACULINEA ALCON* (DENIS  
ET SCHIFFERMÜLLER) (LEPIDOPTERA: LYCAENIDAE)**

Rozprawa doktorska wykonana  
w Muzeum i Instytucie Zoologii PAN w Warszawie  
pod kierunkiem prof. dr. hab. Wojciecha Czechowskiego

Warszawa 2009

K. 35672

<http://rcin.org.pl>

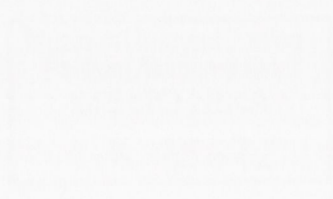
Muzeum i Instytut Zoologii  
Polskiej Akademii Nauk  
BIBLIOTEKA  
K. 35672

D. 19/09-2

<http://rcin.org.pl>

*Składam serdeczne podziękowania  
Panu prof. dr. hab. Wojciechowi Czechowskiemu  
za poświęcony czas i wskazówki udzielane  
podczas pisania rozprawy doktorskiej.*

*Dziękuję również Wszystkim tym, którzy mnie wspierali  
przyczyniając się do powstania pracy.*





## Spis treści

1. Wstęp.....	5
1.1. Wprowadzenie ogólne .....	5
1.2. Myrmekofilia motyli z rodziny <i>Lycaenidae</i> .....	6
1.3. Kontrowersje wokół statusu taksonomicznego form „alcon” i „rebeli”.....	10
1.4. Rozmieszczenie, ekologia i biologia dwóch form <i>M.alcon</i> .....	11
1.5. Wrogowie naturalni larw <i>M.alcon</i> .....	14
1.6. Zagrożenia i ochrona populacji <i>M.alcon</i> w Europie i Polsce .....	14
1.7. Cele pracy na tle stanu wiedzy o biologii <i>M.alcon</i> .....	16
2. Czas i teren badań.....	19
2.1. Informacje ogólne.....	19
2.2. Wykaz i opis badanych stanowisk.....	20
3. Metodyka i materiał.....	27
3.1. Badania terenowe .....	27
3.2. Badania laboratoryjne.....	30
3.3. Obliczenia i analizy statystyczne.....	34
4. Wyniki .....	36
4.1. Skład gatunkowy zgrupowań <i>Formicidae</i> i zagęszczenie gniazd mrówek <i>Myrmica</i> .....	36
4.2. Specyficzność wobec gatunku gospodarza; stopień spasożytowania gniazd.....	39
4.3. Wzrost gąsienic w warunkach naturalnych .....	47
4.4. Adopcje gąsienic w warunkach naturalnych i laboratoryjnych.....	54
4.5. Tempo wzrostu i przeżywalność gąsienic przed zimowaniem w warunkach laboratoryjnych.....	61
4.6. Wzrost gąsienic poddanych zimowaniu .....	76
4.7. Wzrost gąsienic z częściowym i całkowitym pominięciem okresu hibernacji .....	82
4.8. Parazytoidy oraz myrmekofile współwystępujące z <i>M.alcon</i> w gniazdach <i>Myrmica</i> .....	85
5. Omówienie wyników; dyskusja .....	91
5.1. Specyficzność, zachowania adocyjne mrówek oraz rozwój i przeżywalność gąsienic w koloniach <i>Myrmica</i> .....	91

5.2. Parazytoidy i inne myrmekofile .....	105
5.3. Zagrożenia i zalecenia ochronne wobec <i>M. alcon</i> w Polsce .....	107
6. Podsumowanie i wnioski .....	112
7. Bibliografia .....	115

# 1. Wstęp

## 1.1. Wprowadzenie ogólne

Myrmekofilne modraszki z rodzaju *Maculinea* van Eecke (rodzaj *Lycaenidae*) należą od kilkunastu lat do najintensywniej badanych w Europie przedstawicieli rzędu *Lepidoptera* (Thomas i in. 1989, Elmes i Thomas 1992, Elmes i in. 1994, Thomas i Elmes 1998, Als i in. 2004, Pech i in. 2004, 2007, Settele i in. 2005, Nash i in. 2008). Powodem dużego zainteresowania tymi motylami jest ich unikatowy, złożony cykl życiowy, specyficzne wymagania siedliskowe, a także zagrożenie wyginięciem (Thomas 1995, Thomas i Settele 2004). Uważa się, że modraszki mogą pełnić rolę gatunków wskaźnikowych i osłonowych dla innych organizmów, a ich ochrona przyczynić się do zachowania różnorodności biologicznej lokalnych środowisk (Thomas i in. 2005a). Warunkiem trwania populacji wszystkich *Maculinea* jest występowanie specyficznych roślin żywicielskich, w których kwiatostanach odbywa się pierwszy etap ich rozwoju larwalnego, a także odpowiedni układ przestrzenny i właściwa struktura demograficzna kolonii określonych gatunków mrówek z rodzaju *Myrmica* Latr., w których gniazdach przebiega dalsza część rozwoju motyli.

Ze względu na typ strategii życiowej i charakter związku gąsienic z mrówkami wśród myrmekofilnych *Maculinea* wyróżnia się dwie grupy: (1) drapieżniki odżywiające się larwami mrówek, do których należą *Maculinea arion* (L.), *M. teleius* (Bgstr.) i *M. nausithous* (Bgstr.) oraz (2) pasożyty pracy (zob. Sadowski i Chmurzyński 1989), zwane też pasożytami społecznymi (w szerokim znaczeniu tego terminu; zob. Hölldobler i Wilson 1990), trofalaktycznie karmione przez mrówki-gospodarzy; takim gatunkiem jest *Maculinea alcon* (Den. et Schiff.). Zważywszy na sposób odżywiania, szybszy proces adopcji w mrowiskach i wyższy poziom integracji gąsienic z mrówkami, *M. alcon* jest uznawany za bardziej zaawansowanego myrmekofila niż formy drapieżne (Fiedler 1990, Thomas i Wardlaw 1992, Thomas i Elmes 1998, Elmes i in. 2002).

Do niedawna, obok *M. alcon*, uznawano istnienie *M. rebeli* Hirschke jako jego gatunku bliźniaczego. Ostatnio jednak (zob. podrozdz. 1.3) status gatunkowy *M. rebeli* został podważony (Als i in. 2004, Pech i in. 2004, Bereczki i in. 2005, 2006, Steiner i in. 2006, Fric i in. 2007). Tym niemniej wciąż podkreślana jest jego ekologiczna odrębność oraz konieczność prowadzenia dalszych badań nad zróżnicowaniem biologicznym i statusem taksonomicznym obu form (Fric i in. 2007). Obecnie dawny *M. rebeli* traktowany bywa jako ekotyp w obrębie *M. alcon* (Bereczki i in. 2005, 2006), a dla jego wyróżnienia stosowany jest binomen *M. „rebeli”* (Tartally 2008, Tartally i in. 2008). W tej pracy uznano (za Bereczki i in.

2005, 2006) istnienie dwóch ekotypów w obrębie *M.alcon*, przyjmując określenia: forma „alcon” – dla populacji zasiedlających środowiska wilgotne i korzystających głównie z *Gentiana pneumonanthe* L., jako rośliny żywicielskiej, oraz forma „rebeli” – dla populacji ze środowisk suchych i korzystających z *G. cruciata* L.

Ostatnio, na podstawie badań genetycznych i morfologicznych, stwierdzono, że rodzaje *Maculinea* i *Phengaris* Doherty tworzą grupę monofiletyczną, w związku z czym winny być zsynonimizowane pod priorytetową nazwą *Phengaris* (Als i in. 2004, Pech i in. 2004, Fric i in. 2007). W późniejszych publikacjach nadal jednak jest używana nazwa *Maculinea* (Nash i in. 2008, Tartally i in. 2008), dobrze ugruntowana, jednoznacznie odróżniająca gatunki od wielu lat intensywnie badane w Europie od mało znanych gatunków orientalnych. W tej pracy również zdecydowano się na pozostanie przy nazwie tradycyjnej.

W Polsce badania nad ekologią *M.alcon* podjęto dopiero w ostatnich latach (Sielezniew i Stankiewicz 2004a, Nowicki i in. 2005a, Nowicki i in. 2007). Wcześniejsze prace dotyczyły głównie drapieżnych *M. teleius* i *M. nausithous* (Klasa i Woyciechowski 1991, Figurny i Tomaszewicz 1997, Figurny i Woyciechowski 1998, Stankiewicz i Sielezniew 2002). Wiele cech biologii i ekologii obu ginących w naszym kraju form *M.alcon*, warunkujących istnienie ich populacji wciąż jest słabo poznane, stąd potrzeba badań, których wyniki będą miały walor zarówno poznawczy, jak i aplikacyjny, stając się podstawą skutecznej ochrony tych zagrożonych motyli.

## 1.2. Myrmekofilia motyli z rodziny *Lycaenidae*

Myrmekofilia to związki pewnych (myrmekofilnych) bezkręgowców z mrówkami, polegające na tym, że organizm myrmekofilny odbywa cały lub część swojego cyklu życiowego w mrowisku. Myrmekofilami są w większości owady, zwłaszcza z rodzin *Coleoptera*, *Lepidoptera* i *Diptera* (zob. Hölldobler i Wilson 1990). Wśród motyli myrmekofilia jest najbardziej rozpowszechniona w rodzinie *Lycaenidae* (modraszkowate) (Cottrell 1984), liczącej ok. 5000 dotychczas opisanych gatunków (Fiedler 2006); ich rzeczywistą liczbę szacuje się na ok. 6000 (Pierce i in. 2002). Dobrze lub częściowo poznana jest biologia zaledwie ok. 1200 gatunków (Pierce i in. 2002). Związki modraszkowatych z mrówkami są bardzo zróżnicowane, poczynając od myrmekoksenii – słabego związku, polegającego głównie na łagodzeniu agresji ze strony mrówek, poprzez fakultatywne relacje symbiotyczne, po obligatoryjne formy myrmekofilii: mutualizm, drapieżnictwo i pasożytnictwo społeczne (Fiedler 1991).

Do nawiązywania związków z mrówkami *Lycaenidae* są przystosowane

morfologicznie, fizjologicznie, biochemicznie i behawioralnie. Ich larwy mają gruby i twardy oskórek, zabezpieczający przed ugryzieniami i użądleniami mrówek (Malicky 1969, 1970). Grzbietowa strona ciała gąsienic jest zaokrąglona, zaś dolna spłaszczona, przylegająca do podłoża. Głowa jest niewielka, łatwa do ukrycia pod fałdem skóry. Larwy poruszają się powoli, nie wykonując raptownych ruchów, które zwiększają agresję mrówek (Cottrell 1984). Gąsienice gatunków pasożytujących w mrowiskach potrafią zmieniać kształt ciała, na przykład larwy z rodzajów *Maculinea* i *Lepidochrysops* Hedicke po opuszczeniu rośliny żywicielskiej upodabniają się do larw mrówek (Thomas 1995). Drapieżne larwy *Maculinea*, unikające bezpośredniego kontaktu z mrówkami, mają ciało pokryte grubymi szczecinkami (Śliwińska i in. 2006).

Gąsienice myrmekofilnych *Lycaenidae* są wyposażone w wyspecjalizowane gruczoły epidermalne (tzw. gruczoły myrmekofilne), których wydzieliny regulują interakcje larw z mrówkami (Cottrell 1984, Kitching i Luke 1985, Fiedler i in. 1996). Najważniejszymi z nich są *pore cupolas*, grzbietowy gruczoł nektarowy i gruczoły tentakularne. *Pore cupolas* to gruczoły rozproszone na powierzchni ciała larw i poczwarek, występujące u prawie wszystkich poznanych dotychczas gatunków modraszkwatych (Pierce i in. 2002). Wytwarzają atraktanty, prawdopodobnie aminokwasy lub węglowodany, które wyciszają agresję robotnic (Fiedler i in. 1996). Grzbietowy gruczoł nektarowy (organ Newcomera) to gruczoł charakterystyczny dla larw modraszkwatych najbardziej zaawansowanych w myrmekofilii. Jest to gruczoł allotroficzny, produkujący węglowodanową lub węglowodanowo-aminokwasową wydzielinę odżywczą, zlizywaną przez mrówki, co ustanawia związek myrmekofila z jego gospodarzem (Cottrell 1984, Fiedler i Maschwitz 1989, Fiedler 1991; zob też Henning 1987 i Leimar i Axén 1993). Gruczoły tentakularne występują na ósmym segmencie odwłokowym tych gąsienic modraszkwatych, którym mrówki towarzyszą na roślinach żywicielskich. Ich wydzieliny są prawdopodobnie zarówno atraktantami zapewniającymi gąsienicom opiekę ze strony robotnic, jak i feromonami alarmowymi, zwiększającymi czujność mrówek (Atsatt 1981, Axén i in. 1996). W komunikacji gąsienic z mrówkami dużą rolę odgrywają też sygnały akustyczne wysyłane przez larwy jako wibracje lub dźwięki naśladujące strydulację mrówek lub ich larw (DeVries 1990, DeVries i in. 1993). Najważniejszym ewolucyjnym krokiem w rozwoju myrmekofilii modraszkwatych było „rozszyfrowanie” kodów porozumiewania się mrówek, co pozwoliło im na włączenie się w organizację społeczną gospodarzy (Fiedler i in. 1996, Pierce i in. 2002). Powstanie gruczołów myrmekofilnych dało gąsienicom możliwość manipulowania zachowaniem mrówek, warunkującego wytworzenie się więzi opartych na mutualizmie,

pasożytnictwie bądź drapieżnictwie.

Wśród *Lycaenidae* wiele jest gatunków (większość *Lycaenini*, część *Theclini* i *Eumaeini*), określanych jako myrmekokseny. Ich gąsienice nie utrzymują stałego związku z mrówkami, a jedynymi ich czynnymi gruczołami myrmekofilnymi są *pore cupolas* (Kitching i Luke 1985, Fiedler 2006). Inne modraszki nawiązują z mrówkami relacje o charakterze mutualizmu porównywalnego z trofiobiotycznymi więziami między mszycami a mrówkami (Pierce i Eastal 1986). Larwy i poczwarki tych motyli wydzielają energetyczną substancję z gruczołu grzbietowego, otrzymując w zamian od mrówek ochronę przed drapieżnikami i pasożytami. Niekiedy może dochodzić do „nadużyć” ze strony larw i relacja tylko pozornie wygląda na układ symbiotyczny: po nawiązaniu kontaktu sekrecja wydzieliny, a także jej jakość, zostaje obniżona. W ten sposób gąsienice, na przykład z gatunków *Thisbe irenea* Stoll czy *Polyommatus icarus* Rott., zmniejszają nakłady energetyczne na myrmekofilię (DeVries 1988, Burghardt i Fiedler 1996).

Układ mutualistyczny może być fakultatywny lub obligatoryjny. Relacje fakultatywnie myrmekofilnych *Lycaenidae* z mrówkami są przypadkowe, a gąsienice nie są związane z określonymi gatunkami gospodarzy (Fiedler 1998). W Palearktyce jest to najczęstsza forma myrmekofilii modraszkiowatych (Pierce i in. 2002, Fiedler 2006). W odróżnieniu od fakultatywnych, gąsienice obligatoryjnych myrmekofili przez całe życie sekrecjonują płyn z gruczołu grzbietowego, dzięki czemu mają zapewnioną stałą ochronę ze strony mrówek (Pierce 1984, Pierce i in. 2002, Fiedler 1991). Każdą larwę opiekuje się z reguły kilkanaście robotnic mrówek z określonego rodzaju bądź gatunku (Cottrell 1984, Eastwood i Fraser 1999). W większości regionów geograficznych obligatoryjny mutualizm wśród modraszkiowatych występuje niezwykle rzadko; jedynie w Australii zjawisko to jest bardziej powszechne (Eastwood i Fraser 1999, Fiedler 2006). Do obligatoryjnie myrmekofilnych *Lycaenidae* należą również gatunki, które wykorzystują mrówki na zasadzie drapieżnictwa lub pasożytnictwa społecznego. Wyróżnia się wśród nich trzy grupy, należące do taksonów różnego szczebla: rodzaju *Maculinea* (podrodzina *Polyommatinae*), plemienia *Aphnaeini* (podrodzina *Theclinae*) i podrodziny *Miletinae* (Fiedler 1998).

Rodzaj *Maculinea* obejmuje gatunki, które większość życia larwalnego i stadium poczwarki spędzają w mrowiskach, gdzie odżywiają się larwami mrówek (formy drapieżne) albo są karmione przez robotnice (pasożyty pracy). W przypadku najlepiej poznanych siedmiu gatunków z kladu *Phengaris-Maculinea* ich gospodarzami są z reguły mrówki z rodzaju *Myrmica* (Pech i in. 2004, Woyciechowski i in. 2006, Fiedler 2006). Gąsienice *Maculinea* dysponują zestawem gruczołów myrmekofilnych, złożonym z *pore cupolas* oraz

gruczołu grzbietowego (Wardlaw i in. 2000). Mogą również wydawać dźwięki imitujące sygnały strydulacyjne mrówek (DeVries i in. 1993, Schönrogge i in. 2005).

Plemię *Aphnaeini* skupia w większości gatunki o larwach w zasadzie roślinożernych, a tylko dokarmianych przez mrówki, chociaż niekiedy ten drugi sposób odżywiania zyskuje przewagę. Zdarzają się też gatunki o larwach drapieżnych, żywiące się larwami mrówek. Większość gatunków *Aphnaeini* jest związana z mrówkami z rodzaju *Crematogaster* (Fiedler 1998, Pierce i in. 2002).

Podrodzina *Miletinae* obejmuje gatunki o larwach drapieżnych, z których tylko część jest obligatoryjnymi myrmekofagami (Cottrell 1984, Pierce 1995). Larwy większości gatunków żywią się pluskwiami lub ich wydaliniami (spadzią), w związku z czym często konkurują z mrówkami o pokarm. Gąsienice mają zdolność wyczuwania obecności mrówek i dzięki *pore cupolas* łagodzenia ich agresji (Pierce i in. 2002).

W Polsce występuje 46 gatunków *Lycaenidae*<sup>1</sup> (Buszko i Nowacki 2000, 2002, Buszko i Masłowski 2008). U jednego gatunku – *Hamearis lucina* (L.) (podrodzina *Riodininae*) nieznane są związki z mrówkami. Większość, 29 gatunków, to myrmekofile fakultatywne, wchodzące w skład plemion *Theclini* (1 gatunek), *Eumaeini* (4 gatunki), oraz prawie wszystkie *Polyommagini* – z wyjątkiem rodzaju *Maculinea* oraz dwóch gatunków: *Plebejus argus* (L.) i *Vacciniina optilete* (Knoch) (zob. Fiedler 1991).

*V. optilete* oraz dziesięć pozostałych gatunków z plemion *Lycaenini* i *Eumaeini* to myrmekokseny.

Obligatoryjnymi myrmekofilami w Polsce są *Plebejus argus* oraz cztery gatunki z rodzaju *Maculinea*. Gąsienice *P. argus* wchodzą w stałe mutualistyczne związki z mrówkami z rodzaju *Lasius* F. (Jordano i Thomas 1992, Jordano i in. 1992). Larwy *Maculinea* żyją obligatoryjnie w mrowiskach gatunków z rodzaju *Myrmica* Latr. jako drapieżniki (*M. arion*, *M. teleius* i *M. nausithous*) lub pasożyty społeczne (*M. alcon*) (Fiedler 1998). Poszczególne gatunki (i formy) *Maculinea*, poza różnicami strategii życiowych, różnią się między sobą wymaganiami siedliskowymi, preferencjami wobec roślin żywicielskich i mrówek-gospodarzy oraz adaptacjami chemicznymi, warunkującymi integrację w mrowisku (Thomas i in. 1989, Thomas 1995, Thomas i Elmes 1998, Elmes i in. 2002, Schönrogge i in. 2004).

---

<sup>1</sup> W „Atlasie motyli dziennych” podawanych jest 49 gatunków (w tym dwa wymarłe), a *Maculinea rebeli* ma tam status gatunku (Buszko i Masłowski 2008)

### 1.3. Kontrowersje wokół statusu taksonomicznego form „alcon” i „rebeli”.

Postacie dorosłe dwóch wyróżnianych form *M. alcon*, „alcon” i „rebeli”, są pod względem morfologicznym praktycznie nie do odróżnienia, chociaż wcześniej dopatrywano się pewnych cech charakterystycznych w ich ubarwieniu (zob. Buszko i Masłowski 1993). Nasada skrzydeł samic formy „rebeli” wyróżnia się zwykle intensywnym niebieskim nalotem. Samice formy „alcon” mają najczęściej skrzydła brązowe. Nie można jednak tego uważać za regułę: ubarwienie skrzydeł samic każdej z form jest zmienne – od całkowicie brązowego do niebiesko-fioletowego (ryc. 1 i 2). Skrzydła samców są zawsze niebieskie (Buszko i Masłowski 2008).



Ryc. 1. *M. alcon*: samica formy „alcon” ze stanowiska w Zabiezkach.



Ryc. 2. *M. alcon*: samice formy „rebeli” ze stanowiska w Przemyślu.

Forma „rebeli” po raz pierwszy została wyodrębniona jako gatunek (*M. rebeli* Hirschke) przez Bergera (1946) – właśnie na podstawie różnic w ubarwieniu skrzydeł. Późniejsze badania ekologiczne, dotyczące preferencji środowiskowych, roślin żywicielskich i specyficzności wobec gatunków mrówek-gospodarzy, a także morfologiczne, dotyczące budowy larw, dostarczyły dalszych argumentów na rzecz odrębności gatunkowej obu form (Thomas i in. 1989, Elmes i in. 1991a,b, Munguira i Martin 1999).

Odrębność gatunkowa *M. alcon* i *M. rebeli* wciąż jednak była kwestionowana ze względu na istnienie ekologicznych form pośrednich (Balint 1985, Kudrna 1996). Forma „rebeli” bywała też traktowana jako podgatunek *M. alcon* (Buszko i Masłowski 1993, Buszko 1997). Zarazem jednak pogląd o odrębności gatunkowej każdej z form utrzymywał się wśród lepidopterologów do bardzo niedawna (Karsholt i Razowski 1996, Buszko i Nowacki 2000). Dopiero w ostatnich latach, za sprawą badań molekularnych, genetycznych i ekologicznych (Als i in. 2004, Pech i in. 2004, Bereczki i in. 2005, 2006, Pecsénye i in. 2007),



biochemicznych i morfologicznych (Steiner i in. 2006) oraz morfologicznych i genetycznych analiz kladystycznych (Pech i in. 2004, Fric i in. 2007) wyraźnie przeważało przekonanie o tożsamości gatunkowej omawianych form. Wciąż jednak zwraca się uwagę na istotne różnice ekologiczne między nimi, ważne z punktu widzenia potrzeb ochrony populacji tych motyli (Als i in. 2004).

#### **1.4. Rozmieszczenie, ekologia i biologia dwóch form *M. alcon***

*M. alcon* jest gatunkiem palearktycznym, a centrum jego areалу obejmuje środkową i wschodnią Europę oraz zachodnią Azję (Wynhoff 1998). Gatunek ten nie jest wykazany z najchłodniejszych północnych i najcieplejszych południowych granic Palaearktyki. Ze względu na niejasną sytuację taksonomiczną oraz brak informacji z niektórych rejonów, zwłaszcza dotyczących populacji azjatyckich, trudno jest dokładnie określić zasięgi form „alcon” i „rebeli”.

Wynhoff (1998) podaje, że forma „alcon” występuje na rozproszonych stanowiskach w szerokim pasie od północnej Hiszpanii, przez Francję, Niemcy, Czechy, Polskę, Węgry, Rumunię, Białoruś, Rosję po wschodnią Azję. Północną granicą zasięgu w Europie jest zachodnia Dania i południowa Szwecja; najdalej wysunięte na południe są stanowiska we Włoszech i północnej Grecji. W Polsce większość stanowisk znajduje się w południowo-wschodniej części kraju (Buszko i Nowacki 2002; ryc. 3). Zwykle są to niewielkie, 0,5-2-hektarowe powierzchnie. Izolowane stanowiska występują w Kotlinie Biebrzy i Wielkopolsce. Znane są też metapopulacje, na przykład na torfowiskach węglanowych koło Chełma (Sielezniew i Stankiewicz 2002) czy w Górach Świętokrzyskich (Sielezniew i Stankiewicz 2004a). W Europie forma „alcon” występuje głównie na wilgotnych wrzosowiskach, łąkach, torfowiskach i obrzeżach bagien, najczęściej na różnego typu łąkach trzęślicowych ze związku *Molinion*, gdzie charakterystyczną rośliną jest *Gentiana pneumonanthe* (Munguira i Martin 1999, Varga-Sipos i Varga 2005). W Polsce forma „alcon” zasiedla wilgotne łąki znacznie zróżnicowane pod względem rodzaju roślinności i odczynu podłoża. Motyle te są spotykane zarówno na wilgotnych wrzosowiskach i murawach bliźniaczkowych z klasy *Nardo-Callunetea* w siedliskach kwaśnych, jak i na łąkach trzęślicowych i ich zdegenerowanych formach na terenach o podłożu zasadowym lub obojętnym (Sielezniew i Stankiewicz 2002).

Rozmieszczenie formy „rebeli” jest poznane jedynie dla Europy. Obejmuje ona swoim zasięgiem górskie i podgórskie rejony od Pirenejów po Karpaty; większość stanowisk leży na wysokości 200-1300 m n.p.m. (Wynhoff 1996, 1998). Ostatnio znalezione stanowiska

na Litwie (Stankiewicz i in. 2005a) tworzą północną granicę zasięgu formy „rebeli” w Europie. Południowa granica przebiega przez Hiszpanię, Włochy i Bułgarię. Poszczególne stanowiska są niewielkie, mierzące po ok. 1 ha powierzchni; największa znana populacja znajduje się w Hiszpanii i zasiedla ok. 4 ha terenu (Hochberg i in. 1992). W Europie Zachodniej forma „rebeli” zasiedla suche środowiska trawiaste, otwarte łąki i polany śródleśne na podłożu zasadowym, preferowane przez roślinę żywicielską, *Gentiana cruciata* (Thomas 1995, Munguira i Martin 1999). W Polsce, gdzie w południowej i południowo-wschodniej części kraju znanych jest kilka stanowisk formy „rebeli” (Buszko 1997, Steiner i in. 2003, Gałązka i Gałązka 2005, Stankiewicz i in. 2005b; ryc. 3), środowiskami jej występowania są z reguły murawy kserotermiczne z rzędu *Festucetalia valesiaceae*, często z udziałem ciepłolubnych okrajków z rzędu *Origanetalia* (Sielezniew i in. 2003). Przypuszczalnie miejsc występowania obu form *M.alcon* jest w Polsce więcej, na co wskazuje rozmieszczenie zarówno roślin żywicielskich, *G. pneumonanthe* i *G. cruciata* (Zajac i Zajac 2002), jak i odpowiednich gatunków mrówek-gospodarzy z rodzaju *Myrmica* (Czechowski i in. 2002).

Okres lotu (w Polsce) formy „alcon” trwa od połowy lipca do końca sierpnia, a formy „rebeli” od drugiej połowy czerwca do początku lipca (Buszko i Masłowski 2008). Dorosłe motyle żyją krótko: osobniki formy „alcon” 2-2,5 dnia (Nowicki i in. 2005a), a formy „rebeli” 3-3,5 dnia (Meyer-Hozak 2000) i mają niewielką zdolność dyspersji – najdłuższy dystans pokonywany w ciągu dnia nie przekracza 0,5 km (Maes i in. 2004, Nowicki i in. 2005a). W czasie życia samice składają średnio po ok. 150 jaj (Hochberg i in. 1992).

Samice *M.alcon* składają jaja na pączkach kwiatowych i liściach goryczek (*Gentiana* spp.) i goryczuszek (*Gentianella* spp.). W Europie główną rośliną żywicielską dla larw formy „alcon” jest goryczka wąskolistna, *Gentiana pneumonanthe*, lokalnie wykorzystywana bywa też *G. asclepiadea* L. (Martin i Warren 1990, Kolev 2002), a w Polsce niekiedy też goryczuszka *Gentianella amarella* L. (Michalczyk 2005), a nawet *Gentiana cruciata* (Sielezniew i Stankiewicz 2004b). Goryczka krzyżowa, *G. cruciata*, jest podstawową rośliną żywicielską dla gąsienic formy „rebeli”, chociaż w Europie Zachodniej korzystają też one z *G. asclepiadea* (van Swaay i Warren 1999, Munguira i Martin 1999), a okazjonalnie z *G. pneumonanthe*, *G. lutea* L. (Tartally i Varga 2005) i goryczuszki *Gentianella germanica* (Willd.) Börner (Jutzeler 1988, Kolev 2002).

Gąsienice przez pierwsze 2-3 tygodnie prowadzą endofityczny tryb życia, żywiąc się zawiązkami nasion. Osiągnąwszy ostatnie, czwarte stadium larwalne (a przy tym nie więcej niż 2% ostatecznej masy; Elmes i in. 1991b, Wardlaw i in. 2000), wypadają z kwiatów

na ziemię. Jeśli nie zostaną znalezione przez robotnice mrówek *Myrmica*, giną po dwóch dniach (Thomas 1995). Zwykle pierwsza robotnica napotykalająca larwę zabiera ją do gniazda. Dzieje się tak za sprawą mimikry chemicznej – gąsienice modraszków po opuszczeniu rośliny mają już stosunkowo prosty zestaw węglowodorów kutykularnych, będących uniwersalnymi atraktantami dla różnych gatunków *Myrmica* (Elmes i in. 1991a, Akino i in. 1999, Steiner i in. 2006). W gniazdach następuje dalsza biosynteza tych związków, już o profilu najbardziej zbliżonym do profilu węglowodorów powierzchniowych właściwego dla gatunku gospodarza (Elmes i in. 1991a, Elmes i in. 2002, Schlick-Steiner i in. 2004, Schönrogge i in. 2004, Nash i in. 2008).

Gąsienice są przez mrówki karmione trofalaktycznie, dodatkowo mogą się też odżywiać przynoszonymi przez robotnice ofiarami, a także jajami troficznymi i larwami mrówek (Wardlaw i in. 2000). Do wykarmienia jednej gąsienicy potrzeba ok. 50 robotnic (Elmes i in. 1991b). Gąsienice obu form *M. alcon* cechuje dymorfizm wzrostu, warunkowany najprawdopodobniej genetycznie (Hovestadt i in. 2007). Część gąsienic (tzw. szybko rosnących) od momentu adopcji do zapoczwarczenia się spędza w mrowisku 10 miesięcy. U drugiej grupy (wolno rosnących) okres ten wydłuża się do 23 miesięcy (Thomas i in. 1998, Schönrogge i in. 2000). Gąsienice zapoczwarczają się w przypowierzchniowych partiach gniazda; po 2-3 tygodniach następuje wyląg imagines.

Specyficzność modraszków (gatunków, form) wobec gatunków mrówek-gospodarzy warunkowana jest przede wszystkim chemicznymi adaptacjami gąsienic i wiąże się z ich różną zdolnością przeżywania w mrowiskach różnych gatunków *Myrmica* (Elmes i in. 1991b, Elmes i in. 2002, Schönrogge i in. 2004). Początkowo uważano, że każdy gatunek (lub forma) *Maculinea* jest związany z jemu swoistym gatunkiem *Myrmica*. W przypadku *M. alcon* forma „alcon” miała być w Europie specyficzna w stosunku do *Myrmica ruginodis* Nyl., natomiast za jedyne gospodarza formy „rebeli” uchodziła *M. schencki* Em. (Thomas i in. 1989). Dalsze badania zasugerowały jednak geograficzną zmienność tych związków i wskazały na inne gatunki mrówek, jako możliwych gospodarzy. Południowe populacje formy „alcon” (we Francji i Hiszpanii) korzystają z *M. scabrinodis* Nyl., populacje centralne (w Holandii) z *M. ruginodis*, a populacje północne (w środkowej Szwecji) wykorzystują wyłącznie *M. rubra* (L.) (Elmes i in. 1994). Jeszcze później odkryto, że w Danii część populacji używa jako gospodarza *M. rubra*, część *M. ruginodis*, niektóre zaś wykorzystują mrówki obu tych gatunków (Als i in. 2002). Korzystanie z dwóch lub większej liczby gatunków mrówek przez formę „alcon” wykazano też z innych części Europy. Na Węgrzech modraszek ten rozwija się w gniazdach *M. scabrinodis*, *M. vandeli* Bondr. i *M. salina* Ruzs. (Tartally 2005a, Tartally

2008), a w Polsce u dwóch pierwszych wymienionych gatunków (Sielezniew i Stankiewicz 2004a).

Dla formy „rebeli” we Francji i Hiszpanii najważniejszym gospodarzem jest *M. schencki* (Thomas i in. 1989), a w Austrii, Niemczech i prawdopodobnie w Polsce – *M. sabuleti* Mein. (Meyer-Hozak 2000, Steiner i in. 2003). Ponadto gąsienice te wykorzystują też kolonie innych, tzw. drugorzędnych gospodarzy, czyli takich, którzy w razie niekorzystnych warunków potrafią przez pewien czas podtrzymywać populację motyli (Thomas i in. 2005b). Gospodarzami drugorzędnymi dla formy „rebeli” są prawdopodobnie *M. schencki* i *M. specioides* Bondr. w Austrii oraz *M. scabrinodis* w Polsce (Steiner i in. 2003). Na Węgrzech gąsienice „rebeli” żyją w gniazdach *M. sabuleti*, *M. schencki*, *M. specioides* i *M. lonae* Finzi (Tartally i Csösz 2004, Tartally i Varga 2005, Tartally i in. 2008).

### 1.5. Wrogowie naturalni larw *M. alcon*

Larwy *Maculinea* są porażane przez gąsieniczniki (*Ichneumonidae*) z rodzaju *Neotypus* Först., które składają jaja do ciała gąsienic jeszcze żerujących na roślinach żywicielskich, oraz z rodzaju *Ichneumon* L., atakujące gąsienice już w mrowiskach (Thomas i Elmes 1993). Jednym z najlepiej poznanych parazytoidów larw modraszków jest *Neotypus melanocephalus* (Gmelin), porażający gąsienice *M. nauisthous* (Thomas i Elmes 1993, Stankiewicz i in. 2004, Anton i in. 2005, 2007 a i b).

Larwy *M. alcon* (obu form) są porażane przez *Ichneumon eumerus* (Wesm.) (Thomas i Elmes 1993, Thomas i in. 2002, Tartally 2008), przy czym gąsienice każdej z form są atakowane przez odmienną (morfologicznie i biologicznie) formę parazytoidea (Anton i in., w przyg.). *I. eumerus* prawdopodobnie rozróżnia kolonie różnych gatunków mrówek, gospodarzy swoich ofiar, oraz larwy już spasożytowane od zdrowych (Thomas i Elmes 1993, Hochberg i in. 1996). Wnikając do mrowiska, samica parazytoidea odwraca od siebie uwagę mrówek, wydzielając allomony wywołujące wzajemną agresję robotnic (Thomas i in. 2002). W tym czasie składa jaja do ciała wybranych, najbardziej okazałych larw (Thomas i Elmes 1993, Thomas i in. 2002).

### 1.6. Zagrożenia i ochrona populacji *M. alcon* w Europie i Polsce

W Europie wszystkie gatunki z rodzaju *Maculinea* są zagrożone wyginięciem. Międzynarodowa Unia Ochrony Przyrody i Jej Zasobów (IUCN 2007), Rada Europy i inne organizacje międzynarodowe uznały ich ochronę za sprawę priorytetową (Hochberg i in.

1992). Wszystkie gatunki znalazły się w Europejskiej Czerwonej Księdze Motyli (van Swaay i Warren 1999), a trzy z nich (*Maculinea arion*, *M. teleius*, *M. nausithous*) również w II załączniku Konwencji Berneńskiej oraz II i IV załączniku Dyrektywy Siedliskowej.

W Polsce wszystkie gatunki *Maculinea* są objęte ścisłą ochroną gatunkową, ze wskazaniem na potrzebę ochrony czynnej (Rozporządzenie Ministra Środowiska z dn. 28 września 2004). *M.alcon* znalazł się też w Polskiej Czerwonej Księdze Zwierząt jako „gatunek wysokiego ryzyka, narażony na wyginięcie” (VU) (Buszko 2004). Wcześniej obie jego formy – jeszcze jako odrębne gatunki – trafiły na Czerwoną Listę Ginących i Zagrożonych Zwierząt w Polsce: „alcon” jako „narażony na wyginięcie” (VU), a „rebeli” jako „silnie zagrożony wyginięciem” (EN) (Buszko i Nowacki 2002).

Przyczyn zanikania populacji modraszków upatruje się w przekształceniach przyrodniczych, powodowanych zmianami w użytkowaniu terenu (melioracje, intensyfikacja rolnictwa, zaniechanie użytkowania), we fragmentacji środowiska, izolacji stanowisk i zalesianiu tzw. nieużytków (van Swaay i Warren 1999, van Swaay 2002, Thomas i in. 2001, Thomas i in. 2004). Na przykładzie formy „alcon” stwierdzono, że głównym czynnikiem ograniczającym liczebność populacji *M.alcon* jest dostępność i rozmieszczenie roślin żywicielskich oraz skład gatunkowy mrówek *Myrmica* (Elmes i in. 1998, Nowicki i in. 2007).

W ostatniej dekadzie w Europie prowadzono wiele badań teoretycznych i eksperymentalnych nad funkcjonowaniem układów *Maculinea*–*Myrmica*–rośliny żywicielskie–parazytoidy pod kątem zastosowania wyników przy tworzeniu planów ochrony populacji modraszków (Clarke i in. 1998, Hochberg i in. 1998, Settele i in. 2005, Anton i in. 2007a,b, Grill i in. 2007, Habel i in. 2007, Nowicki i in. 2007, Nash i in. 2008). Uważa się, że *Maculinea* mogą służyć jako gatunki osłonowe dla innych grup organizmów, natomiast mrówki *Myrmica* jako tzw. gatunki kluczowe, podtrzymujące złożony system powiązań międzygatunkowych (Randle i in. 2005, Thomas i in. 2005b).

Pierwszą w Polsce próbą ochrony gatunkowej *Maculinea* była propozycja introdukcji bądź reintrodukcji *M. teleius*, *M. nausithous* i *M.alcon* w Ojcowskim Parku Narodowym (Klasa i Woyciechowski 1991). Obecnie prowadzone są badania ekologiczne oraz monitoring populacji tych trzech gatunków, zwłaszcza w południowych regionach kraju (Nowicki i in. 2005a,b, Nowicki i in. 2007). Czynna ochrona *M.alcon* praktycznie nie jest jeszcze prowadzona, chociaż wskazuje się na konieczność takich działań (Buszko 2004). Niektóre krajowe populacje formy „alcon” znajdują się na obszarach chronionych (Biebrzański PN, Kampinoski PN, Poleski PN czy rezerваты torfowiskowe k. Chełma), jednak prowadzona tam działalność nie uwzględnia potrzeb tych motyli.

### 1.7. Cele pracy na tle stanu wiedzy o biologii *M.alcon*

W ostatnich latach wiedza na temat ekologicznych związków modraszków, ich roślin żywicielskich, mrówek-gospodarzy i parazytoidów znacznie się poszerzyła za sprawą europejskiego projektu „MacMan” (*Maculinea* Butterflies of the Habitats Directive and European Red List as Indicators and Tools for Habitat Conservation and Management; 2001-2006). Dzięki temu biologia i ekologia m.in. obu form *M.alcon* jest już stosunkowo dobrze poznana. Tym niemniej unikatowość lokalnych populacji w obrębie ich zasięgu geograficznego stwarza konieczność podejmowania szczegółowych badań w każdym rejonie (zob. Settele i in. 2005, Nash i in. 2008, Tartally i in. 2008), zwłaszcza w kontekście zagrożenia gatunku. Dowiodły tego m.in. badania nad specyficznością wobec mrówek-gospodarzy (Thomas i in. 1989, Elmes i in. 1994, Als i in. 2002, Tartally i in. 2008). Wstępne badania w Polsce wykazały, że formy „alcon” i „rebeli” różnią się specyficznością wobec mrówek *Myrmica* zarówno między sobą (Sielezniew i Stankiewicz 2002, Steiner i in. 2003), jak i w stosunku do ich populacji z innych części Europy.

Mrówki *Myrmica* bardzo czule reagują na wszelkie przekształcenia środowiska, co przejawia się m.in. zmianami ich składu gatunkowego, mogącymi w konsekwencji prowadzić nawet do zagłady całej lokalnej populacji *Maculinea* (Elmes i in. 1998). W tej sytuacji wiedza o głównym i ewentualnych potencjalnych gospodarzach *M.alcon* jest nieodzowna dla podejmowania stosownych kroków przeciwdziałających możliwym zagrożeniom (Grill i in. 2007).

Adopcja gąsienic przez mrówki jest kluczowym momentem w życiu modraszków (Als i in. 2001). Po opuszczeniu roślin larwy modraszków szybko przestają być atrakcyjne dla mrówek i – niezaadoptowane – giną. Stwierdzono przy tym (na przykładzie formy „rebeli”; Elmes i in. 1991a,b), że w warunkach naturalnych gąsienice *M.alcon* są równie chętnie zabierane do mrowisk przez robotnice wszystkich gatunków *Myrmica*, jednak ich przeżywalność w koloniach różnych gatunków jest różna (Akino i in. 1999, Elmes i in. 2002, Schönrogge i in. 2004). Przebieg adopcji gąsienic żadnej z form *M.alcon* przez mrówki różnych gatunków *Myrmica* nigdy nie był w Polsce badany. Nie prowadzono też badań nad przeżywalnością gąsienic w gniazdach różnych *Myrmica*, pozwalających ocenić ich przydatność jako gospodarzy.

Gąsienice wszystkich *Maculinea* podczas pobytu w gnieździe mrówek rosną nierównomiernie, różnicując się na larwy szybko rosące, zapoczwarczające się w następnym sezonie po adopcji, i larwy wolno rosące, dwukrotnie zimujące w mrowisku (Thomas i in. 1998, Schönrogge i in. 2000, Witek i in. 2006). Z badań laboratoryjnych wynika, że między

hiszpańskimi a duńskimi populacjami formy „alcon” występują duże różnice w tempie wzrostu gąsienic przed hibernacją (Schönrogge i in. 2000). Nie wiadomo jak przebiega rozwój gąsienic obu form *M. alcon* z populacji polskich. Wstępne obserwacje w warunkach naturalnych sugerują, że zróżnicowanie tempa rozwoju larw może występować u formy „rebeli” (Sielezniew i in. 2003), natomiast nie natrafiono na dwuletnie larwy formy „alcon” (Sielezniew i Stankiewicz 2002, Sielezniew i Stankiewicz 2004a).

Na przeżywalność larw *Maculinea* w gniazdach mrówek mają też wpływ ich wrogowie naturalni – parazytoidy (Thomas i Elmes 1993). Wiedza na ten temat jest wciąż znikoma. W Polsce stwierdzono występowanie parazytoidea z rodzaju *Ichneumon*, porażającego gąsienice formy „alcon” (Sielezniew i Stankiewicz 2004a). Dalsze badania w tym kierunku są bardzo pożądane, zwłaszcza, że parazytoidy *Maculinea* uchodzą za jeszcze bardziej zagrożone wyginięciem niż same modraszki (Hochberg i in. 1996, 1998, Thomas i in. 2002).

Gniazda mrówek *Myrmica* często zasiedlają rozmaite organizmy myrmekofilne (Donisthorpe 1927, Hölldobler i Wilson 1990, Schönrogge i in. 2002, Stankiewicz 2003, Bonelli i in. 2005, Tartally 2008). Nigdy jednak w Europie nie stwierdzono ich współwystępowania z *Maculinea*. Powstaje pytanie, czy takie współwystępowanie jest w ogóle możliwe, a jeśli tak, czy larwy modraszków i inne myrmekofile konkurują wówczas w jakiś sposób ze sobą.

Ostatnie badania znacznie poszerzyły stan wiedzy na temat *M. alcon*, wciąż jednak niejasna pozostaje kwestia jego wewnętrznego zróżnicowania na formy ekologiczne i statusu taksonomicznego tych form. W Polsce, w porównaniu do niektórych innych krajów Europy, na przykład Danii czy Węgier (Als i in. 2001, 2002, Bereczki i in. 2005, 2006, Nash i in. 2008, Tartally i in. 2008), funkcjonowanie populacji *M. alcon* jest stosunkowo słabo zbadane. Dlatego podjęto prace nad uwarunkowaniami myrmekofilii tego gatunku w naszym kraju (po części także na Litwie), mające na celu stwierdzenie, na ile istotnie dwie jego formy („alcon” i „rebeli”) różnią się między sobą pod względem biologicznym i/lub ekologicznym. Wyniki badań podstawowych mogą mieć duże znaczenie praktyczne związane z ochroną krajowych populacji *M. alcon* i ewentualnymi programami introdukcji lub reintrodukcji tych motyli.

Konkretnymi celami pracy było:

1. Określenie wymagań środowiskowych obu form *M. alcon* w Polsce (i dodatkowo na Litwie), w tym powiązań z lokalnymi zgrupowaniami mrówek, ze szczególnym

uwzględnieniem składu gatunkowego i zagęszczenia gniazd mrówek *Myrmica*;

2. Określenie specyficzności obu form *M. alcon* względem gatunków mrówek-gospodarzy oraz zmienności układów pasożyt społeczny-gospodarz w poszczególnych populacjach form „alcon” i „rebeli” w Polsce. Dodatkowo także określenie specyficzności formy „rebeli” na Litwie, ze względu na ciekawą lokalizację jej stanowisk (północna granica zasięgu tej formy *M. alcon*);
3. Stwierdzenie, czy różnice w efektywności różnych gatunków mrówek-gospodarzy mają podłoże behawioralne i kształtują się na etapie adopcji larw *M. alcon* przez mrówki, czy też wynikają z różnej przeżywalności larw w mrowiskach różnych gatunków;
4. Wykazanie ewentualnych różnic między dwiema formami *M. alcon* w tempie rozwoju larw – zarówno w warunkach naturalnych, jak i laboratoryjnych, a także stwierdzenie, czy polskie populacje *M. alcon* charakteryzuje podobny do populacji zachodnioeuropejskich dymorfizm wzrostu i jakie czynniki warunkują tempo rozwoju larw;
5. Ocena stopnia spasożytozowania badanych populacji obu form *M. alcon* przez parazytoidy, a także ewentualnego wpływu innych myrmekofili na larwy *M. alcon* zasiedlające to samo gniazdo *Myrmica*.
6. Zaproponowanie strategii ochrony polskich populacji *M. alcon*.

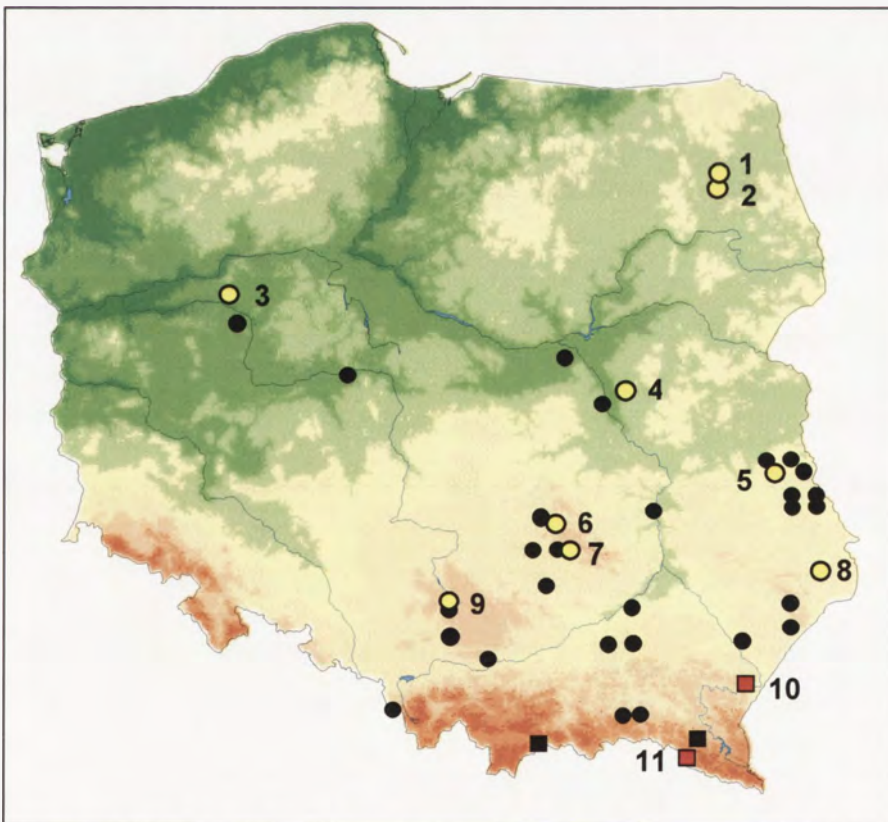


## 2. Czas i teren badań

### 2.1. Informacje ogólne

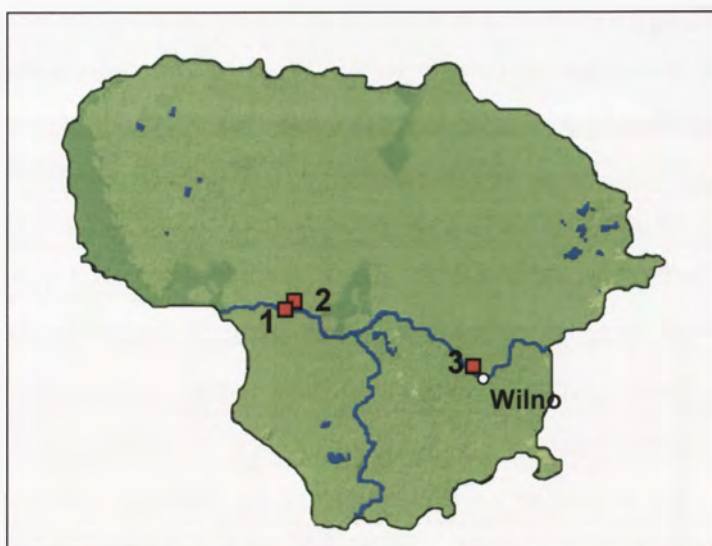
Badania terenowe oraz pobieranie materiałów do badań laboratoryjnych prowadzono w latach 2002-2005 od końca kwietnia do połowy października. Ze względu na planowaną ocenę zmienności badanych populacji *M.alcon* wybrano, spośród wszystkich znanych w Polsce, stanowiska położone w różnych rejonach geograficznych kraju. Badaniami objęto dziewięć stanowisk formy „alcon” i dwa stanowiska formy „rebeli” (ryc. 3). Dodatkowo w czerwcu 2004 r. przeprowadzono badania na trzech stanowiskach na Litwie (ryc. 4). Zdecydowało o tym ich położenie na północnej granicy zasięgu formy „rebeli” w Europie i stosunkowa niewielka odległość od północnych stanowisk polskich populacji formy „alcon”.

Występujące na badanych stanowiskach zbiorowiska roślinne określano na podstawie przewodnika Matuszkiewicza (2001), po części też pracy Pawlikowskiego (2002), oraz z pomocą specjalistów botaników, dra Ł. Łuczaja i mgra P. Pawlikowskiego.



Ryc. 3. Rozmieszczenie stanowisk *Maculinea alcon* w Polsce (wg Stankiewicz i in. 2005)

- – stanowiska formy „alcon”, ● – badane stanowiska:
- 1 – Kapice i 2 – Piekielne Wrota (Kotlina Biebrzańska), 3 – Lipa (Wielkopolska), 4 – Zabieżki (Mazowsze), 5 – Aleksandrówka (Polesie), 6 – Otrocz i 7 – Jasiów (G. Świętokrzyskie), 8 – Tyszowce (Roztocze), 9 – Wiesiółka (Góry Śląsk);
- – stanowiska formy „rebeli”, ■ – badane stanowiska:
- 10 – Przemyśl (Pogórze Przemyskie), 11 – Komańcza (Bieszczady/Beskid Niski).



Ryc. 4. Badane stanowiska formy „rebeli” na Litwie: 1 – Kalviai i 2 – Seredžius (rejon Jurbarkas), 3 – Dūkštos (rejon wileński).

## 2.2. Wykaz i opis badanych stanowisk

Stanowiska w Polsce (1-9 – forma „alcon”, 10 i 11 – forma „rebeli”; ryc. 3)

1. Kapice (Kotlina Biebrzańska, UTM FE 14). Stanowisko leży w obwodzie ochronnym Biebrzańskiego Parku Narodowego i jest izolowaną, otoczoną lasem mieszanym, łąką o powierzchni 0,5 ha z gęstą i wysoką (50-100 cm) roślinnością zielną i zakrzaczeniami. Fitosocjologicznie jest to łąka trzęślicowa *Selino-Molinietum* (syn. *Molinietum medioeuropaeum*), z trzęślicą modrą *Molinia caerulea* (L.) i dużym udziałem gatunków ziołoroślowych, jak wiązówka błotna *Filipendula ulmaria* (L.), bodziszek błotny *Geranium palustre* L. czy krwawnica pospolita *Lythrum salicaria* L. Naliczono tam ok. 30 goryczek wąskolistnych.

2. Piekielne Wrota (Kotlina Biebrzańska, UTM FE 14). Bagienne uroczysko o powierzchni kilkudziesięciu hektarów w Biebrzańskim Parku Narodowym (ryc. 5). *M. alcon* występuje tu na powierzchni kilkunastu hektarów na fragmentach zmiennowilgotnych łąk trzęślicowych *Selino-Molinietum* z *Molinia caerulea* i turzycą prosowatą *Carex panicea* L., ziołorośli z rzędu *Molinietalia* oraz zbiorowisk z udziałem kostrzewy czerwonej *Festuca rubra* L. Część stanowiska, gdzie również występują motyle, stanowią łąki ziołoroślowe z *Filipendula ulmaria*. Naliczono tam ok. 70 goryczek, jednak występowały one w rozproszeniu na różnych fragmentach stanowiska. Wiele obszarów BPN podlega zabiegom czynnej ochrony ekosystemów nieleśnych – prowadzona jest wycinka drzew i krzewów, koszenie i wywóz biomasy roślinnej (K. Frąckiel, inf. ustna).



Ryc. 5. Stanowisko Piekielne Wrota (Kotlina Biebrzańska).

3. Lipa (Wielkopolska, UTM XU 14). Stanowisko na terenie gminy Ryczywół na południe od rezerwatu „Bagno Chlebowo”. Jest to mała (ok. 0,5 ha) izolowana łąka trzęślicowa, silnie zarośnięta krzewami (ryc. 6). Znalezione tam zaledwie kilkanaście goryczek wąskolistnych.



Ryc. 6. Stanowisko Lipa (Wielkopolska).

4. Zabiezki (Mazowsze, UTM EC 35). Stanowisko położone ok. 30 km na południowy wschód od Warszawy. Składa się z dwóch podmokłych łąk o łącznej powierzchni ok. 0,4 ha, przedzielonych kilkumetrowej szerokości pasem zadrzewień (ryc. 7). Pod względem fitosocjologicznym stanowi mozaikę wrzosowisk i ubogich muraw bliźniczkowych *Nardo-Callunetea* z bliźniaczką psią trawką *Nardus stricta* L., turzycą bladą *Carex pallescens* L. i pięciornikiem kurzym zieleń *Potentilla erecta* (L.) oraz zdegenerowanej łąki trzęślicowej *Molinietum coeruleae* z dominacją śmiałka darniowego *Deschampsia caespitosa* (L.) P.

Beauv. Występują tu również olszewnik kminkolistny *Selinum carvifolia* (L.), czarcikęs łąkowy *Succisa pratensis* Moench. i wierzba rokita *Salix rosmarinifolia* L. (zob. Pawlikowski 2002). W przeszłości były to częściowo ekstensywnie użytkowane pastwiska. W 2004 r. duży fragment jednej z łąk został skoszony w terminie uniemożliwiającym wzrost i kwitnienie goryczki wąskolistnej. Na stanowisku stwierdzono występowanie ok. 50 goryczek wąskolistnych.



Ryc. 7. Stanowisko Zabieźki (Mazowsze).

5. Aleksandrówka (Polesie, UTM FB 59). Stanowisko o powierzchni 0,5 ha w obrębie rezerwatu „Bagna Bubnów” (ryc. 8). Tu, i w innych niewielkich częściach tego rezerwatu, *M. alcon* występuje w zbiorowiskach nawiązujących do łąk trzęślicowych *Selino-Molinetum* z *M. coreulea*, przylegających do torfowisk węglanowych. Cały teren Bagna Bubnów (ok. 1500 ha) jest zdominowany przez szuwały turzycowiskowe *Magnocaricion elatae* (zob. Natura 2000). Na stanowisku naliczono ok. 40 goryczek wąskolistnych.



Ryc. 8. Stanowisko Aleksandrówka (Polesie).

6. Jasiów (Góry Świętokrzyskie, UTM DB 74). Stanowisko leży w Suchedniowsko-Oblęgorskim Parku Krajobrazowym i jest ciągiem kilku śródleśnych łąk o łącznej powierzchni ok. 6 ha. *G. pneumonanthe* porasta ten teren nierównomiernie, najbardziej licznie występując na płatach łąk trzęślicowych obok takich charakterystycznych roślin, jak *Succisa pratensis* czy *Serratula tinctoria* L. Nieliczna jest natomiast w zbiorowiskach wysokich turzycowisk ze związku *Magnocaricion*.

7. Otrocz (Góry Świętokrzyskie, UTM DB 73). Stanowisko na Górze Otrocz (372 m n.p.m.), położone niespełna 20 km od stanowiska Jasiów. Jest to izolowana podmokła łąka o powierzchni ok. 1,5 ha, otoczona lasem jodłowo-bukowym (ryc. 9). Na powierzchni nie większej niż 0,5 ha występuje ok. 60 goryczek wąskolistnych. Zbiorowisko roślinne jest mozaiką łąki trzęślicowej *Selino-Molinietum* z czarcikęsem łąkowym *Succisa pratensis* i sierpikiem barwierskim *Serratula tinctoria* oraz ziołorośli *Filipendulo-Geranium* z *Filipendula ulmaria*. Miejscami stanowisko porasta wrzos *Calluna vulgaris* (L.) i sosna *Pinus sylvestris* L.



Ryc. 9. Stanowisko Otrocz (G. Świętokrzyskie).

8. Tyszowce (Zamojszczyzna, UTM FB 91). Stanowisko na terenie ostoi „Pastwiska nad Huczwą” – chronionego obszaru Natura 2000. Nie dokonano tu szczegółowej charakterystyki fitosocjologicznej, jednak – jak w przypadku większości stanowisk formy „alcon” – tamtejsza roślinność nawiązuje do wilgotnych łąk trzęślicowo-ziołoroślowych. Goryczki występowały w znacznym rozproszeniu i zrezygnowano z ich liczenia.

9. Wiesiółka (Górny Śląsk, UTM CA 88). Stanowisko położone niecałe 4 km od miasta Łazy. Cała łąka ma powierzchnię ok. 2 ha, jednak goryczka wąskolistna, w liczbie ok.

40 osobników, występuje jedynie na obszarze 0,5 ha, w części z niższą roślinnością (ryc. 10). Fitosocjologicznie stanowisko nawiązuje do łąki ziołoroślowej *Filipendulo-Geraniumetum*. Oprócz *M.alcon* występuje tam też *M. teleius*. W 2005 r. łąka została skoszona i zabronowana.



Ryc. 10. Stanowisko Wiesiołka (Górny Śląsk) (stan sprzed 2005 r.).

10. Przemyśl (Podkarpacie, UTM FA 21). Stanowisko w granicach Przemyśla na wzgórzu Zniesienie na wysokości 250-320 m n.p.m.; obejmuje zbocza o wystawie południowej (ryc. 11). Motyle występują na powierzchni ok. 3 ha, przy czym goryczka krzyżowa porasta znacznie większy obszar i występuje również w zacienionych miejscach u podnóża góry. Fitosocjologicznie stanowisko tworzy murawa kserotermiczna z zespołu *Adonido-Brachypodietum pinnati* z udziałem roślinności ciepłolubnych okrajków *Origanetalia* i zarośli *Prunetalia* oraz miejscowo występującego trzcinnika *Calamagrostis epigejos* (L.). Kilkanaście lat temu na wzgórzu prowadzono ekstensywny wypas bydła. Obecnie jest to miejsce wykorzystywane w celach rekreacyjnych i sportowych. W 2005 r. powstał tu wyciąg narciarski, zbudowany z uwzględnieniem planu ochrony *M.alcon* (Sielezniew i Stankiewicz 2004); zrezygnowano m.in. z obsiania stoku mieszanką traw i dodatkowych drenaży oraz zminimalizowano roboty ziemne jesienią, gdy larwy przebywają w mrowiskach. Przy okazji obecnych badań okazało się jednak, że część stanowiska uległa zniszczeniu w wyniku robót i eksploatacji stoku.



Ryc. 11. Stanowisko Przemysł (Pogórze Przemyskie).

11. Komańcza (Bieszczady/Beskid Niski, UTM EV 76). Stanowisko położone w pobliżu wsi Komańcza; obejmuje południowo-zachodnie strome zbocze oraz pas przydrożny. Zbiorowisko roślinne nosi cechy pośrednie między murawą z rzędu *Festucetalia valesiaceae*, okrajkiem *Origanetalia* a łąką rajgrasową *Arrhenatheretum elatioris* (ryc. 12). Ślady obecności bydła wskazywały, że teren jest okazjonalnie wypasany. Z liczby jaj formy „rebeli” (ok. 1200) na goryczkach krzyżowych (naliczono ich ok. 200) można było wnioskować, że lokalna populacja *M. alcon* jest bardzo niewielka, licząca najwyżej kilkadziesiąt osobników.



Ryc. 12. Stanowisko Komańcza (Bieszczady/Beskid Niski).

Stanowiska na Litwie (forma „rebeli“; ryc. 4)

1. Kalviai (region Jurbarkas, UTM FG 50). Miejsce niemal całkowicie zarośnięte przez sosny *Pinus silvestris*, a miejscami tarninę *Prunus spinosa*. Obecność goryczki krzyżowej wskazuje, że niegdyś była to murawa kserotermiczna. Na obszarze ok. 1,5 ha występuje tam w rozproszeniu kilkadziesiąt goryczek, nie tylko na skrawkach odsłoniętego terenu, lecz również wśród sosen, w całkowitym zacieleniu.

2. Seredžius (region Jurbarkas, UTM FG 50). Stanowisko położone niecałe 5 km od Kalviai. Zajmuje powierzchnię ok. 0,5 ha i leży na niewielkim wzniesieniu o wystawie południowej (ryc.13). Stanowisko z trzech stron otacza las mieszany, z czwartej znajduje się rozległe wyrobisko piasku. Na zboczu rośnie kilkadziesiąt goryczek krzyżowych. Łąka najprawdopodobniej nie jest obecnie użytkowana.



Ryc. 13. Stanowisko Seredžius (Litwa)

3. Dūkštos (rejon wileński, UTM LA 67). Stanowisko w Parku Krajobrazowym nad rzeką Neris. Niewielki teren (ok. 0,2 ha) porośnięty murawą kserotermiczną. Naliczono kilkanaście goryczek krzyżowych.

Na podstawie obecności *Gentiana cruciata* roślinność na wszystkich stanowiskach litewskich zaliczono do zespołu *Adonido-Brachypodietum* (zob. Matuszkiewicz 2001).



### 3. Metodyka i materiał

#### 3.1. Badania terenowe

W celu scharakteryzowania wymagań środowiskowych badanych form *M. alcon* na każdym stanowisku określono skład gatunkowy zgrupowań mrówek, a także – na wszystkich stanowiskach w Polsce i jednym na Litwie (Seredžius) – zagęszczenie gniazd mrówek z rodzaju *Myrmica*. Skład gatunkowy *Formicidae* badano, poszukując gniazd metodą "na upatrzonego" oraz osobników przy użyciu przynęt pokarmowych (ser, cukier, tuńczyk). Dodatkowych danych jakościowych dostarczyło przeszukiwanie wyznaczonych w sposób losowy kwadratów lub poletek, służące określeniu zagęszczenia gniazd *Myrmica*. Rozmiar i liczba przeszukiwanych powierzchni zależała od wielkości stanowiska. Na stanowiskach do 0,5 ha wyznaczano kwadraty o powierzchni 1 m<sup>2</sup> w liczbie 20 (Kapice, Aleksandrówka, Lipa, Tyszowce, Wiesiołka, Seredžius) lub 30 (Zabieźki, Otrocz). Na większych stanowiskach wyznaczano prostokątne poletka o powierzchni 10 m<sup>2</sup> lub stosowano technikę mieszaną (poletka + kwadraty 1 m<sup>2</sup>): Piekielne Wrota i Komańcza (3 x 10 m<sup>2</sup>), Jasiów (4 x 10 m<sup>2</sup>), Przemyśl (3 x 10 m<sup>2</sup> + 50 x 1 m<sup>2</sup>). Zagęszczenie gniazd wyrażono jako ich średnią liczbę na 1 m<sup>2</sup>. Próby gniazdowe i próby mrówek zbieranych z przynęt oznaczano za pomocą kluczy Czechowskiego i in. (2002) oraz Radchenki i in. (2004a).

Badania nad specyficznością *M. alcon* wobec mrówek *Myrmica* rozpoczęto od wyszukania i oznakowania na każdym stanowisku roślin żywicielskich, *Gentiana pneumonanthe* i *G. cruciata*, na których samice motyli składały jaja. Rośliny takie rejestrowano za pomocą kamery wideo, a ich położenie określano przy użyciu odbiornika GPS. Obserwacje prowadzono w okresach lotu modraszków, tj. od drugiej dekady lipca do połowy sierpnia w przypadku formy „alcon” i od połowy czerwca do połowy lipca w przypadku formy „rebeli”. Wiosną i latem następnego sezonu (tab. 1) w promieniu ok. 1,5 m od każdej z roślin (tj. w zasięgu efektywnej penetracji tych mrówek; Hochberg i in. 1992) wyszukiwano gniazda *Myrmica*. Znalezione gniazda przeszukiwano pod kątem obecności wyrosniętych gąsienic i poczwarek motyli, starając się przy tym jak najmniej uszkodzić mrowisko. Duże gąsienice i poczwarki zwykle przebywają w przypowierzchniowych partiach gniazd. Na kserotermicznych stanowiskach formy „rebeli” zdarzało się, że mrówki gniazdowały w zbitej, gliniastej glebie. Ze względu na ryzyko uszkodzenia larw i poczwarek w tych miejscach ograniczono się do wykopania tylko kilku gniazd. W Przemyślu kilkanaście razy obserwowany był wylot imagines formy „rebeli” z gniazd mrówek, z których w takich przypadkach pobrano jedynie próbki robotnic, aby nie ryzykować uszkodzenia motyli

znajdujących się tuż przed wylęgiem. W kilkunastu przypadkach wykopano całe mrowiska w celu sprawdzenia, czy w głębiej położonych komorach nie ma ukrytych larw dwuletnich. Znalezione larwy i poczwarki były liczone, mierzone suwmiarką i rejestrowane kamerą wideo. Łącznie w latach 2002-2005 (późną wiosną i latem) na wszystkich stanowiskach przeszukano 884 mrowiska *Myrmica* położone w sąsiedztwie roślin żywicielskich. W ok. 150 gniazdach znaleziono, policzono, a w ok. 100 (z wybranych stanowisk do badań porównawczych) zmierzono larwy i poczwarki motyli.

Tab. 1. Terminy badań nad specyficznością modraszków względem mrówek-gospodarzy na poszczególnych stanowiskach (1, 2, 3 – kolejne dekady danego miesiąca).

	Stanowisko	Data
Forma „alcon”	Zabieżki (Mazowsze)	3/VI 2002, 3/VI 2003
	Kapice (Kotlina Biebrzańska)	1/VII 2003
	Piekielne Wrota (Kotlina Biebrzańska)	3/VI, 1/VII 2003
	Aleksandrówka (Polesie)	3/VI 2002, 3/VI 2003
	Lipa (Wielkopolska)	3/VI 2005
	Jasiów (G. Świętokrzyskie)	3/VI-1/VII 2003, 3/VI-1/VII 2004
	Otrocze (G. Świętokrzyskie)	1/VII 2003
	Tyszowce (Roztocze)	3/VI 2004
	Wiesiółka (Górny Śląsk)	2/VI 2004
Forma „rebeli”	Komańcza (Bieszczady)	1/VI 2003, 3/VI 2004
	Przemysł (Podkarpacie)	3/V-1/VI 2003, 3/V-1/VI 2004
	Seredžius, Dūkštos, Kalviai (Litwa)	1/VI 2005

Podczas badań nad specyficznością, w początkach czerwca dla formy „rebeli” i w początkach lipca dla formy „alcon”, w latach 2003-2005 kontrolowano ewentualne porażenie poczwarek modraszków przez parazytoidy z rodziny *Ichneumonidae*. W przypadku znalezienia poczwarek spasożytowanych pobierano ich próbę do hodowli. Część wylęgłych parazytoidów przesłano do prof. K. Horstmann (Zoologische Staatssammlung München) oraz dr hab. J. Sawoniewicza (Uniwersytet w Białymstoku) w celu zidentyfikowania gatunku. Ponadto, celem stwierdzenia obecności parazytoidów w środowisku, prowadzono odłow siatką na kwiatostanach roślin baldaszkowatych, z których nektaru często korzystają dorosłe gąsieniczniki.

Gniazda mrówek przeszukiwano również pod kątem obecności innych myrmekofili, a

zwłaszcza współwystępującej z modraszkami na tych samych stanowiskach muchówki *Microdon myrmicae* Schönrogge et al., 2002 (zob. Bonelli i in. 2005), w celu oceny ich ewentualnego wpływu na gąsienice modraszków.

W celu określenia tempa wzrostu gąsienic form „alcon” i „rebeli” w warunkach naturalnych prowadzono obserwacje i pomiary larw znajdujących w mrowiskach w kolejnych miesiącach sezonu (od kwietnia do października). Badania te były prowadzone na stanowiskach formy „alcon” w Jasiowie i Górze Otrocz i na stanowisku formy „rebeli” w Przemyślu. W środkowej części sezonu (czerwiec-sierpień), kiedy już wyrosnięte gąsienice przebywają w górnych partiach mrowiska i są dzięki temu łatwe do znalezienia, bez konieczności całkowitej destrukcji gniazda, zmierzono 106 larw formy „alcon” i 287 „rebeli”, pochodzących łącznie z 77 gniazd. Natomiast wczesną wiosną i jesienią znalezienie bardzo małych larw, głęboko ukrytych w komorach lęgowych mrówek, jest bardzo trudne. Nawet wykopanie całego gniazda nie gwarantuje odszukania wszystkich larw. Dlatego w tych okresach, aby uniknąć nadmiernego niszczenia gniazd, ograniczano się do zmierzenia niewielkiej liczby larw – w październiku było to 18 larw formy „alcon” i 22 larwy „rebeli” z łącznie 12 gniazd, a na przełomie kwietnia i maja 53 larwy formy „alcon” i 78 larw „rebeli” z 39 gniazd *Myrmica*.

Na podstawie pomiarów larw (długości i grubości), dokonanych suwmiarką w terenie, obliczano objętość (V) każdej larwy. Za Alsem i in. (2002) użyto w tym celu wzoru na objętość walca z półsferycznymi końcami:  $V = \pi r^2(1-2r) + 4\pi r^3/3$ , gdzie r jest promieniem walca, czyli połową grubości larwy, a l jej długością. Masę ciała larw szacowano dzięki prostej regresji, obliczonej według wzoru  $y = 0,8605 \cdot x - 0,6056$ , na podstawie 1150 pomiarów masy oraz długości i szerokości ciała larw obu form *M.alcon* z hodowli laboratoryjnych.

W czerwcu i lipcu, przed wylotem motyli zmierzono suwmiarką długość poczwarek form „alcon” (n = 79) i „rebeli” (n = 67) z gniazd *M. scabrinodis*, *M. sabuleti* i *M. vandeli*. Ich masę szacowano na podstawie równania regresji  $y = 23,484 \cdot x - 167,84$ , obliczonego na podstawie pomiarów masy i długości poczwarek zebranych w terenie (n = 10) oraz wyhodowanych w laboratorium (n = 15).

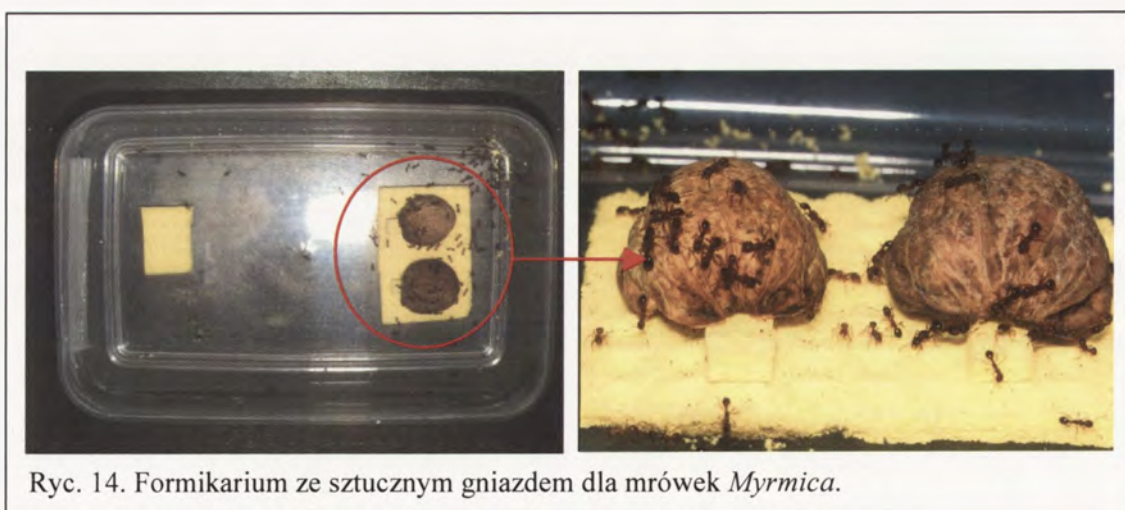
Zamierzone obserwacje zachowań adopcyjnych mrówek wobec gąsienic modraszków okazały się możliwe tylko dla formy „rebeli”. Na stanowiskach formy „alcon” wysoka roślinność, ruchliwość larw, które przemieszczały się nawet na odległość kilkudziesięciu centymetrów i słaba aktywność mrówek nie pozwalały na tego rodzaju obserwacje. Wobec trudności zrezygnowano z terenowych obserwacji adopcji, przestając w tym przypadku na

badaniach laboratoryjnych.

Na stanowisku formy „rebeli” w Przemyślu w końcu lipca 2004 r. pobrano kilka pędów goryczki krzyżowej, z których wypadały larwy czwartego stadium. W warunkach eksperymentu terenowego obserwowano zachowania adopcyjne robotnic z 12 gniazd trzech gatunków *Myrmica*: *M. sabuleti*, *M. scabrinodis* i *M. schencki*. W doświadczeniu użyto 60 larw (po 20 na każdy gatunek *Myrmica*), umieszczając je kolejno, po 5 na gniazdo, na specjalnie przygotowanych, oczyszczonych z roślinności „arenach” w odległości ok. 15 cm od wejścia do gniazda. Zachowanie mrówek wobec larw rejestrowano kamerą.

### 3.2. Badania laboratoryjne

Hodowle gąsienic obu form *M. alcon*, służące badaniu ich przeżywalności w koloniach różnych gatunków *Myrmica*, przeprowadzono z użyciem sztucznych gniazd (zob. Wardlaw 1991, Wardlaw i in. 1998). Za formikaria posłużyły plastikowe pojemniki o wymiarach 24 x 15 x 5 cm o wewnętrznych ściankach pokrytych fluonem – substancją uniemożliwiającą wydostanie się mrówek. Pojemniki były zamykane przykrywką z wentylacją w postaci otworów o średnicy 1 cm, zabezpieczonych drobną siatką. Wewnątrz pojemników, na obu ich krańcach, umieszczano dwie prostokątne zwilżone gąbki. Na większej (9 x 5 cm) kładziono dwie połówki skorup orzechów włoskich, służące za schronienie dla kolonii mrówek. Mniejsza gąbka (4 x 4 cm) pełniła funkcje poidelka i karmnika (ryc. 14).



Ryc. 14. Formikarium ze sztucznym gniazdem dla mrówek *Myrmica*.

Mrówki do eksperymentów hodowlanych pobierano w czerwcu i lipcu 2003 i 2004 r. z dwóch stanowisk formy „alcon” (Zabieżki, Jasiów) i jednego stanowiska formy „rebeli” (Przemyśl) i terenów przyległych. Aby uniknąć destrukcyjnego wpływu na populacje motyli,

wykopywane były tylko mrowiska znacznie oddalone od roślin żywicielskich. Pozyskano w ten sposób 70 kolonii mrówek, które dzielono następnie w laboratorium na mniejsze jednostki, złożone w przybliżeniu z równej liczby robotnic (po ok. 200), larw mrówek i królowych (jeśli pozyskana kolonia była poliginiczna). Utworzono tak 157 eksperymentalnych kolonii siedmiu gatunków *Myrmica* (*M. gallienii*, *M. rubra*, *M. ruginodis*, *M. sabuleti*, *M. scabrinodis*, *M. schencki*, *M. vandeli*), które osadzono w sztucznych gniazdach. Każde formikarium zostało opisane numerem, nazwą gatunku, datą i miejscem pochodzenia mrówek. W przypadku kolonii *M. scabrinodis* wprowadzono ich rozróżnienie pod kątem miejsca pochodzenia kolonii macierzystych ze względu na możliwość istnienia dwóch ekotypów tego gatunku lub nawet kryptogatunków (zob. Elmes i in. 1998, Ebsen i in. 2005). Podczas hodowli mrówki karmione były cukrem oraz specjalnie w tym celu hodowanymi larwami, bobówkami i dorosłymi nietlonymi formami muszek *Drosophila melanogaster* Meig. W sezonie mrówki dokarmiano też innymi owadami. Pokarm podawano co jedną-dwie doby. Woda dostarczana była za pośrednictwem zwilżonych gąbek. Sztuczne gniazda wymagały regularnej pielęgnacji, aby zapobiec pleśnieniu gromadzących się resztek. Czyszczono je co tydzień, lekko usypiając na ten czas (2-3 min.) mrówki dwutlenkiem węgla. W czasie zimowania raz w tygodniu kontrolowano gniazda, zwilżano gąbki, a ponieważ w temp. 5°C niektóre robotnice wciąż były aktywne, wkładano do gniazd niewielką ilość cukru i po kilka muszek.

Larwy modraszaków do hodowli uzyskiwano ze ścinanych pędów goryczek z widocznymi jajami lub osłonkami jajowymi. Wybierane były przy tym rośliny, w pobliżu których nie było mrowisk *Myrmica* (wypadające z takich roślin larwy preadopcyjne mają w warunkach naturalnych znikome szanse przeżycia). Pędy zawierające jaja modraszaków były w laboratorium wstawiane do kolb z wodą, a te umieszczane w pojemnikach przykrytych tiulem. Opuszczając roślinę (zbierane codziennie z dna pojemników) gąsienice czwartego stadium ważono, używając do dalszych eksperymentów wyłącznie tych, których masa nie była mniejsza niż 1 mg.

Larwy formy „alcon” wprowadzano do kolonii wszystkich siedmiu gatunków mrówek *Myrmica*, z których cztery, *M. vandeli*, *M. gallienii*, *M. ruginodis* i *M. rubra*, pochodziły ze stanowisk tej formy; *M. scabrinodis* pochodziła ze stanowisk obu form motyli, natomiast *M. sabuleti* i *M. schencki* pochodziły ze stanowiska formy „rebeli”. Larwy formy „rebeli” hodowane były z mrówkami trzech gatunków, *M. sabuleti*, *M. scabrinodis* i *M. schencki*, pochodzącymi z tego samego stanowiska, jak również z *M. scabrinodis* pochodzącą ze stanowisk formy „alcon”; niewielką liczbę larw wprowadzono też do gniazd *M. rubra* (tab. 2).

W latach 2003 i 2004 z roślin *Gentiana pneumonanthe* i *G. cruciata* pozyskano do doświadczeń laboratoryjnych 564 odpowiednie (o masie  $\geq 1$  mg) gąsienice formy „alcon” oraz 217 gąsienic formy „rebeli”, które wprowadzono do 157 sztucznych gniazd mrówek *Myrmica* (tab. 2). Do każdego gniazda wprowadzano po pięć gąsienic. W kilku przypadkach, w razie braku lub nadmiaru larw, do sztucznych gniazd mogły trafić po trzy, cztery lub sześć larw. Kamera wideo zarejestrowano zachowania mrówek *Myrmica* w 89 koloniach wobec 434 larw obu form. Zachowania mrówek były analizowane pod kątem następującej sekwencji zdarzeń: znalezienie larwy, reakcja (badanie czułkami, chwyt żuwaczkami, gryzienie, żądlenie, zabranie/nie zabranie larwy do gniazda, wyniesienie z gniazda). Czas adopcji mierzono stoperem. Za adopcję uznawano wniesienie larwy pod skorupę orzecha, za czas adopcji – czas od kontaktu pierwszej robotnicy z larwą do momentu wniesienia jej do „gniazda”. Larwy *M. alcon* zwykle po kontakcie z robotnicą są bardzo szybko zabierane do gniazd (Elmes i in. 1991a), dlatego w przypadku nie zabrania larwy wcześniej obserwację przerywano po godzinie, uznając larwę za nie zaadaptowaną. Z powodu czasochłonności obserwacji, jak również słabej aktywności mrówek niektórych gatunków, nie zmierzono czasu adopcji w 68 koloniach należących do *M. scabrinodis* (12 kolonii), *M. sabuleti* (7), *M. schencki* (14), *M. vandeli* (6), *M. gallienii* (16), *M. rubra* (5) i *M. ruginodis* (8). W tych przypadkach następnego dnia sprawdzano jedynie, czy larwy zostały przez mrówki wniesione pod skorupy orzechów.

Tab. 2. Zestawienie założonych hodowli eksperymentalnych.

Gatunek <i>Myrmica</i> (pochodzenie kolonii)	Liczba kolonii (liczba hodowanych larw)			
	Forma „alcon”		Forma „rebeli”	
<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska formy „alcon”)	16	(81)	9	(42)
<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko formy „rebeli”)	21	(105)	14	(66)
<i>M. sabuleti</i>	12	(61)	10	(50)
<i>M. schencki</i>	9	(43)	9	(44)
<i>M. vandeli</i>	6	(30)	-	
<i>M. gallienii</i>	24	(120)	-	
<i>M. rubra</i>	8	(41)	3	(15)
<i>M. ruginodis</i>	16	(83)	-	
Razem	112	(564)	45	(217)

Badania nad tempem wzrostu i przeżywalnością larw form „alcon” i „rebeli” w warunkach laboratoryjnych prowadzono dwuetapowo. Pierwszy etap obejmował hodowlę gąsienic do ósmego tygodnia ich życia (tj. do czasu zimowania), czyli odpowiadał okresowi właściwej integracji (której miarą jest przeżywalność) larw z mrówkami. Doświadczenia te prowadzono w latach 2003 i 2004. Badania drugiego etapu, w latach 2004 i 2005, dotyczyły zimowania gąsienic w komorach hodowlanych Sanyo MLR-350 w temp. 5-6°C oraz hodowli gąsienic po okresie chłodzenia w stałej temp. 21°C. Hodowanie larw modraszaków jest bardzo trudne, szczególnie krytyczny jest okres zimowania. Dlatego w tym czasie zwykle występuje podwyższona śmiertelność gąsienic – nawet w gniazdach właściwego gospodarza (Elmes i in. 1991b). W całym okresie hodowli, przed i po zimowaniu, prowadzono cotygodniową rejestrację śmiertelności larw w poszczególnych gniazdach. Larwy zaadoptowane przez mrówki były ważone w regularnych tygodniowych odstępach na wadze torsyjnej (zakres 0-250 mg, dokładność 0,2 mg). Jednocześnie mierzono suwmiarką ich długość i grubość. Wyniki pomiarów wykorzystano w analizie dymorfizmu wzrostu, znanego u obu form *M. alcon* (zob. Thomas i in. 1998, Schönrogge i in. 2000). Podziału larw na dwie grupy wzrostowe dokonano na podstawie przebiegu krzywych wzrostu masy gąsienic w czasie od trzeciego do ok. 35 tygodnia hodowli. Pomiarzy w warunkach laboratoryjnych posłużyły też do wyprowadzenia równania regresji, pozwalającego na szacowanie masy larw w warunkach naturalnych (zob. podrozdz. 4.3).

Wyhodowane ze spasożytowanych poczwerek formy „alcon” parazytoidy wykorzystano do doświadczeń dwojakiego rodzaju. Pierwszy dotyczył sposobu porażania larw przez gąsieniczniki, drugi – sprawdzenia, czy i w jakim stopniu parazytoidy wywołuje zjawisko wewnątrzkolonijnej agresji (*sensu* Thomas i in. 2002) u różnych gatunków mrówek *Myrmica*. Ze względu na ograniczony materiał, zarówno parazytoidów, jak i larw, obserwacje te miały raczej charakter orientacyjny.

W doświadczeniach pierwszego rodzaju, w październiku 2004 r. i na początku czerwca 2005 r., gąsienice formy „alcon” kładziono, po pięć, na szalki z ziemią i przykrywano dopasowanym do średnicy szalki przezroczystym naczyniem. Do naczynia wpuszczano samice parazytoidów, a ich zachowanie rejestrowano kamerą wideo. Doświadczenie przeprowadzono w jedenastu powtórzeniach (8 jesienią, 3 wiosną). Dla porównania sprawdzono też zachowanie gąsieniczników wobec kilku wyrosniętych larw formy „rebeli”. W sierpniu 2004 r. przeprowadzono doświadczenia nad reakcjami czterech gatunków mrówek *Myrmica* na kontakt z parazytoidem. Na potrzeby tego eksperymentu utworzono 75 grup robotnic (po 50 osobników każda) pobranych z 27 gniazd *Myrmica*: 12

grup *M. schencki* (z 4 gniazd), 16 grup *M. rubra* (z 5 gniazd), 18 grup *M. sabuleti* (z 8 gniazd) i 29 grup *M. scabrinodis* (z 10 gniazd). Grupy robotnic umieszczano w plastikowych naczyniach, zamykanych od góry „tłokiem” z gąbki. Po uspokojeniu się mrówek do naczynia wpuszczano samice parazytoidea i ostrożnie opuszczano „tłok”, tak by doprowadzić do jej bezpośredniego kontaktu z mrówkami. Zachowania mrówek opisywano i rejestrowano kamerą wideo. Jako zachowania agresywne uznawano łapanie się robotnic za czułki i nogi, szarpanie i wzajemne ciągnięcie. Dla każdej próby mierzono stoperem czas pobudzenia robotnic. Doświadczenie prowadzono w ciągu trzech kolejnych dni, naprzemiennie używając siedmiu (oznaczonych numerami) samic gąsienicznika.

### 3.3. Obliczenia i analizy statystyczne

Wszystkie obliczenia i analizy statystyczne zostały wykonane w programie SPSS 9 lub w arkuszu kalkulacyjnym Excel 2000.

Podobieństwo składów gatunkowych mrówek w środowiskach form „alcon” i „rebeli” oraz podobieństwo par poszczególnych stanowisk pod względem składu gatunkowego *Myrmica* określano korzystając z formuły Jaccarda  $P = c/(a + b - c)100$  gdzie *c* oznacza liczbę gatunków, odpowiednio *Formicidae* i *Myrmica*, wspólnych dla środowisk/stanowisk obu form *M. alcon*, *a* – sumę gatunków ze środowisk/stanowisk formy „alcon”, *b* – sumę gatunków ze środowisk/stanowisk formy „rebeli”. W obliczeniach nie uwzględniono danych ilościowych (zagęszczeń gniazd *Myrmica*) ze względu na ich orientacyjny charakter (liczba prób pobranych na poszczególnych stanowiskach była bardzo nierówna).

Do oceny różnic w stopniu spasożytowania gniazd przez gąsienice form „alcon” i „rebeli” między stanowiskami i formami motyli, jak również porównań stopnia spasożytowania poczwerek przez parazytoidy w gniazdach różnych gatunków *Myrmica* stosowano test chi-kwadrat. Dla porównania stopnia zasiedlenia gniazd *Myrmica*, mierzonego średnią liczbą gąsienic przypadających na jedno gniazdo, użyto nieparametrycznego testu U Manna-Whitneya. Sprawdzenie istotności różnic między objętościami (lub masami) gąsienic obu form w poszczególnych miesiącach (w warunkach naturalnych) lub tygodniach (w przypadku hodowli laboratoryjnych) wykonano przy użyciu parametrycznego testu *t* Studenta dla dwóch prób niezależnych i testami Kruskala-Wallisa lub ANOVA dla wielu prób. Przy pomocy metody estymacji krzywej wyznaczano najlepsze modele opisujące wzrost larw form „alcon” oraz szybko- i wolno rosnących larw formy „rebeli” w okresie od pierwszego do ósmego tygodnia hodowli (przed zimowaniem). Stopień przeżywalności larw w kolejnych tygodniach hodowli w zależności od gatunku mrówek i formy modraszka był porównywany testem chi-kwadrat.



Średnie czasy adopcji larw przez mrówki porównywano testem Manna-Whitneya dla dwóch prób niezależnych lub Kruskala-Wallisa dla większej liczby prób. Zależność między czasem adopcji a masą larw sprawdzano za pomocą współczynnika korelacji rho Spearmana. Różnice w czasie pobudzenia robotnic mrówek różnych gatunków pod wpływem parazytoidea szacowano z użyciem testu t Studenta.

## 4. Wyniki

### 4.1. Skład gatunkowy zgrupowań *Formicidae* i zagęszczenie gniazd mrówek *Myrmica*

Na wszystkich badanych stanowiskach *M. alcon* łącznie stwierdzono występowanie 29 gatunków mrówek (w Polsce 27, na Litwie 13) z dziewięciu rodzajów. Pięć gatunków, *Formica cunicularia*, *Myrmica rubra*, *M. scabrinodis*, *Lasius flavus* i *L. niger*, było wspólnych dla stanowisk obu form motyli (tab. 3). Zgrupowania mrówek z poszczególnych stanowisk liczyły od trzech do 17 gatunków (średnio  $7 \pm 4$ ). Jakościowo najbogatsze były zgrupowania z kserotermicznych stanowisk formy „rebeli”, liczące od siedmiu do 17 gatunków (średnio  $10 \pm 4$ ). Zgrupowania mrówek z wilgotnych stanowisk formy „alcon” tworzyły od trzech do 10 gatunków (średnio  $5 \pm 3$ ). Pod tym względem różnica między stanowiskami form „alcon” i „rebeli” była statystycznie istotna ( $t = 2,5$ ;  $p < 0,05$ ).

Na wszystkich stanowiskach występowało łącznie 10 gatunków mrówek z rodzaju *Myrmica* – sześć na stanowiskach formy „alcon” i sześć na stanowiskach formy „rebeli” (tab. 3). Te dwie grupy stanowisk znacznie różniły się między sobą pod względem składów gatunkowych tych mrówek. Podobieństwo jakościowe zgrupowań *Myrmica* z poszczególnych stanowisk formy „alcon” do zgrupowań ze stanowisk formy „rebeli” zawierało się w granicach 0-50% (przeciętnie  $15 \pm 14\%$ ), podczas gdy zgrupowania w obrębie stanowisk „alcon” były do siebie podobne w 25-100% (średnio  $46 \pm 18\%$ ), a „rebeli” w 33-80% (średnio  $55 \pm 16\%$ ) (tab. 4).

Łączne zagęszczenia gniazd *Myrmica* na stanowiskach formy „alcon” wahało się w granicach od 0,25 do  $1,7/m^2$  (średnio  $0,8/m^2$ ), a na stanowiskach formy „rebeli” od 0,3 do  $0,7/m^2$  (średnio  $0,6/m^2$ ) (tab. 5). Gatunkami *Myrmica* wspólnymi dla stanowisk obu form *M. alcon* były tylko *M. scabrinodis* i *M. rubra*. *M. scabrinodis* (politop środowisk wilgotnych) występowała na wszystkich stanowiskach formy „alcon” oraz na dwóch stanowiskach formy „rebeli” (w Przemyślu i Dūkštos na Litwie), w miejscach z wysoką trawą, osiągając zagęszczenia gniazd od 0,05 do  $1,3/m^2$  (tab. 3, 5). *M. rubra* natomiast (gatunek eurytopowy, czyli ubikwistyczny) była znajdowana zarówno na stanowiskach zacienionych i wilgotnych, jak i nasłonecznionych, suchych, osiągając zagęszczenia gniazd śladowego (na całym stanowisku w Przemyślu znaleziono zaledwie pięć gniazd) do  $0,3/m^2$ . *M. ruginodis* (politop leśny) występowała tylko na stanowiskach formy „alcon” w miejscach zarośniętych i ocienionych. Nigdzie nie była częsta, a na większości stanowisk gatunek ten znajdowano tylko metodą „na upatrzonego” lub przy użyciu przynęt (tab. 5). Trzy względnie pospolite,

ciepło i sucholubne gatunki, *M. rugulosa*, *M. schencki* i *M. sabuleti* (oligotopy środowisk suchych), występowały wyłącznie na stanowiskach formy „rebeli” (wszystkich albo prawie wszystkich; (tab. 3, 5). Trzy z pozostałych gatunków, *M. gallienii* (oligotop wilgotnych łąk), *M. vandeli* (skrajnie rzadki w Polsce gatunek środowisk wilgotnych) i *M. lobicornis* (oligotop lasów iglastych i łąk górskich), były wykazane odpowiednio z trzech, dwóch i jednego stanowiska formy „alcon” (tab. 3, 5). Ostatni gatunek, *M. lonae* (stenotop wilgotnych miejsc wśród środowisk kserotermicznych), znaleziono na dwóch stanowiskach formy „rebeli” (tab. 3).

Tab. 3. Skład gatunkowy zgrupowań mrówek z poszczególnych stanowisk *M. alcon*; kolorem żółtym zaznaczono gatunki znalezione tylko na stanowiskach formy „alcon”, kolorem szarym – tylko na stanowiskach formy „rebeli”, kolorem niebieskim – występujące na stanowiskach obu form).

Stanowisko  Gatunek	Forma „alcon”								Forma „rebeli”					
	Kapice	Piekielne Wrota	Lipa	Zabiezki	Aleksandrówka	Jasiów	Otrocz	Tyszowce	Wiesiółka	Polska		Litwa		
										Przemysł	Komańcza	Seredżius	Dukštos	Kalviai
<i>Tapinoma erraticum</i> (Latr.)										+				
<i>Myrmica gallienii</i> Bondr.		+		+	+									
<i>Myrmica lobicornis</i> Nyl.				+										
<i>Myrmica lonae</i> Finzi												+		+
<i>Myrmica rubra</i> L.	+	+	+	+					+	+	+		+	+
<i>Myrmica ruginodis</i> Nyl.	+		+	+		+	+	+						
<i>Myrmica rugulosa</i> Nyl.										+	+	+	+	+
<i>Myrmica sabuleti</i> Mein.										+	+	+		+
<i>Myrmica scabrinodis</i> Nyl.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	
<i>Myrmica schencki</i> Em.										+	+	+	+	+
<i>Myrmica vandeli</i> Bondr.						+	+							
<i>Leptothorax acervorum</i> (F.)						+								
<i>Solenopsis fugax</i> (Latr.)										+		+	+	+
<i>Myrmecina graminicola</i> (Latr.)										+				
<i>Tetramorium caespitum</i> (L.)										+	+	+	+	
<i>Formica cunicularia</i> Latr.	+			+	+	+			+	+	+	+	+	+
<i>Formica exsecta</i> Nyl.	+													
<i>Formica fusca</i> L.	+			+			+							
<i>Formica pressilabris</i> Nyl.				+		+								
<i>Formica sanguinea</i> Latr.						+								



Tab. 5. Zagęszczenie gniazd (liczba na m<sup>2</sup>) mrówek *Myrmica* na badanych stanowiskach *M. alcon* (+ – gatunki stwierdzone tylko metodami jakościowymi; zagęszczenie gniazd znikome).

Stanowisko Gatunek	Kapice	Piekielne Wrota	Lipa	Zabieżki	Aleksandrówka	Jasiów	Otrocz	Tyszowce	Wiesiółka	Przemysł	Komańcza	Seredzius
<i>M. gallienii</i>		0,4		+	0,1							
<i>M. lobicornis</i>				+								
<i>M. lonae</i>												+
<i>M. rubra</i>	0,05	+		0,3					0,1	+	0,1	
<i>M. ruginodis</i>	+		+	0,1		0,1	+	+				
<i>M. rugulosa</i>										+	0,4	0,1
<i>M. sabuleti</i>										0,3	+	0,15
<i>M. scabrinodis</i>	0,2	0,1	0,05	1,3	0,4	1,0	1,0	0,15	0,25	0,3		
<i>M. schencki</i>										0,1	0,1	0,05
<i>M. vandeli</i>						0,2	0,3					
Łącznie	0,25	0,5	0,05	1,7	0,5	1,3	1,3	0,15	0,35	0,7	0,6	0,3

#### 4.2. Specyficzność wobec gatunku gospodarza; stopień spasożytowania gniazd

Na wszystkich badanych stanowiskach formy „alcon” skontrolowano łącznie 631 gniazd mrówek *Myrmica* należących do pięciu gatunków: *M. gallienii*, *M. rubra*, *M. ruginodis*, *M. scabrinodis* i *M. vandeli*. Larwy i poczwarki motyli występowały w gniazdach *M. scabrinodis*, *M. vandeli* i w gniazdach mieszanych kolonii tych dwóch gatunków.<sup>2</sup> W gniazdach *M. scabrinodis* znajdowano je na wszystkich stanowiskach, a w gniazdach *M. vandeli* i koloniach mieszanych na obu stanowiskach w Górach Świętokrzyskich (tylko tam występowała *M. vandeli*) (tab. 6).

*M. scabrinodis* była na większości stanowisk formy „alcon” dominującym liczebnie gatunkiem *Myrmica*, zwykle z udziałem gniazd 68-80% (ryc. 15A-E); tylko w Piekielnych Wrotach jej udział był mniejszy (21,5%), a dominowała (75%) *M. gallienii* (ryc. 15A). Stopień spasożytowania mrowisk *M. scabrinodis* przez modraszki wynosił ogółem 30%, wahając się na poszczególnych stanowiskach od 4,7% (Kapice) do 50% (Lipa) (tab. 6, ryc. 15A-F). Wyniki z Jasiowa i Otroczy zsumowano ze względu na duże podobieństwo środowiskowe tych stanowisk i niewielką dzielącą je odległość (tab. 6, ryc. 15D). Na tych stanowiskach larwy i poczwarki motyli znajdowano również w gniazdach *M. vandeli*, a stopień porażenia mrowisk tego gatunku, wynoszący 38% (ryc. 15D), nie różnił się statystycznie ( $\chi^2 = 0,01$ ,  $p = 0,91$ ) od stopnia spasożytowania tamtejszych mrowisk

<sup>2</sup> *M. vandeli* uważana jest za tymczasowego pasożyta społecznego *M. scabrinodis* (Radchenko i Elmes 2003).

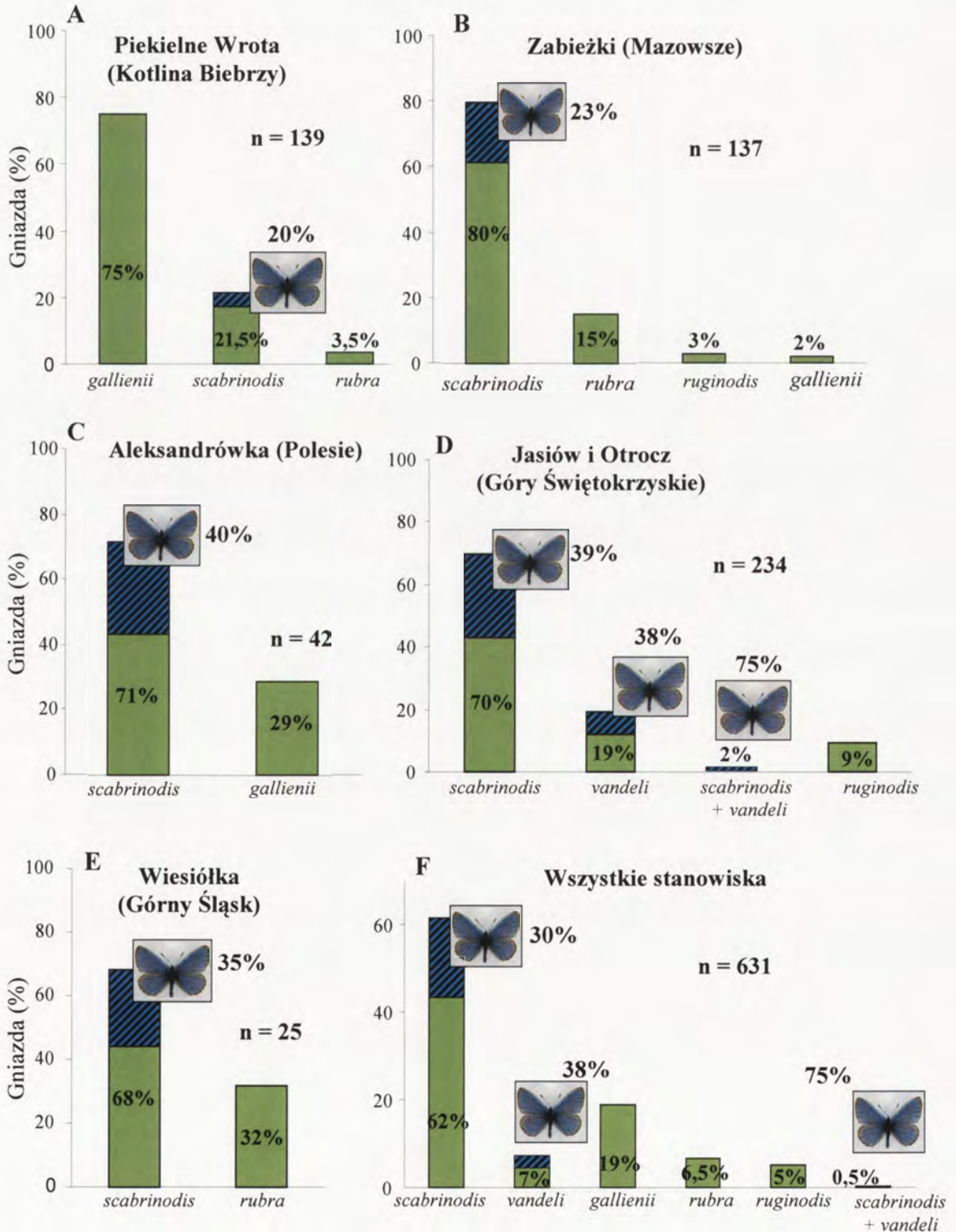
*M. scabrinodis* – 39%. Larwy i poczwarki znaleziono również w trzech z czterech mieszanych kolonii obu gatunków (tab. 6, ryc. 15D).

Tab. 6. Specyficzność formy „alcon” względem gatunków mrówek-gospodarzy i stopień spasożytowania mrowisk poszczególnych gatunków na badanych stanowiskach (L/P – larwy i/lub poczwarki).

Stanowisko (region)	Gatunek <i>Myrmica</i>	Liczba gniazd	Liczba (i %) gniazd z L/P	Łączna liczba L/P w gniazdach	Średnia liczba ( $\pm$ SD) L/P w spasożytowanym gnieździe	Min.-maks. liczba L/P w spasożytowanym gnieździe
Piekielne Wrota (Kotlina Biebrzańska)	<i>M. gallienii</i>	104	-	-	-	-
	<i>M. rubra</i>	5	-	-	-	-
	<i>M. scabrinodis</i>	30	6 (20%)	28	4,7 ( $\pm$ 4,2)	1-10
Kapice (Kotlina Biebrzańska)	<i>M. rubra</i>	7	-	-	-	-
	<i>M. ruginodis</i>	3	-	-	-	-
	<i>M. scabrinodis</i>	21	1 (4,7%)	1	1,0	1
Lipa (Wielkopolska)	<i>M. ruginodis</i>	4	-	-	-	-
	<i>M. scabrinodis</i>	4	2 (50%)	6	3,0 ( $\pm$ 2,8)	1-5
Zabiezki (Mazowsze)	<i>M. gallienii</i>	3	-	-	-	-
	<i>M. rubra</i>	21	-	-	-	-
	<i>M. ruginodis</i>	4	-	-	-	-
	<i>M. scabrinodis</i>	109	25 (23%)	61	2,4 ( $\pm$ 2,2)	1-8
Aleksandrówka (Polesie)	<i>M. gallienii</i>	12	-	-	-	-
	<i>M. scabrinodis</i>	30	12 (40%)	82	6,8 ( $\pm$ 14,7)	1-53
Jasiów i Otrocz (Góry Świętokrzyskie)	<i>M. ruginodis</i>	22	-	-	-	-
	<i>M. scabrinodis</i>	163	63 (39%)	173	2,7 ( $\pm$ 2,1)	1-10
	<i>M. vandeli</i>	45	17 (38%)	67	3,9 ( $\pm$ 3,4)	1-11
	<i>M. vandeli</i> + <i>M. scabrinodis</i>	4	3 (75%)	9	3,0 ( $\pm$ 2,0)	1-5
Tyszowce (Roztocze)	<i>M. scabrinodis</i>	15	1 (7%)	8	8,0	8
Wiesiółka (Górny Śląsk)	<i>M. rubra</i>	8	-	-	-	-
	<i>M. scabrinodis</i>	17	6 (35%)	12	2,0 ( $\pm$ 0,9)	1-3
Wszystkie stanowiska	<i>M. gallienii</i>	119	-	-	-	-
	<i>M. rubra</i>	41	-	-	-	-
	<i>M. ruginodis</i>	33	-	-	-	-
	<i>M. scabrinodis</i>	389	116 (30%)	365	3,2 ( $\pm$ 5,2)	1-53
	<i>M. vandeli</i>	45	17 (38%)	67	3,9 ( $\pm$ 3,4)	1-11
	<i>M. vandeli</i> + <i>M. scabrinodis</i>	4	3 (75%)	9	3,0 ( $\pm$ 2,0)	1-5

W skali wszystkich badanych stanowisk średnia liczba larw i poczwarek formy „alcon”, przypadających na spasożytowane gniazdo *M. scabrinodis*, wynosiła 3,2 ( $\pm$  5,2). W Kapicach i Tyszowcach znaleziono po jednym gnieździe zawierającym jedną i osiem larw, na pozostałych stanowiskach średnie liczby larw wahały się od 2,0 ( $\pm$  0,9) (Wiesiółka) do 6,8 ( $\pm$  14,7) (Aleksandrówka) (tab. 6), a różnice między nimi (poza Kapicami i Tyszowcami) nie były istotne statystycznie [ $H(5) = 2,9$ ,  $p = 0,7$ ]. Wysoka średnia liczba larw i poczwarek

w Aleksandrówce wynikała ze znalezienia tam jednego gniazda *M. scabrinodis* z aż 53 larwami różnej wielkości (tab. 6). Większość z nich (48) miała od 15 do ok. 40 mg, pozostałe od 5 do 7 mg. W Górach Świętokrzyskich średnia liczba larw u *M. scabrinodis* ( $2,7 \pm 2,1$ ) nie różniła się istotnie ( $Z = -0,9$ ,  $p = 0,34$ ) od średniej liczby larw znajdujących w mrowiskach *M. vandeli* ( $3,9 \pm 3,4$ ).



Ryc. 15. Udziały (%) gniazd poszczególnych gatunków w zgrupowaniach *Myrmica* i udziały gniazd spasożytnawych przez modraszki na stanowiskach formy „alcon” w Polsce.

Na badanych stanowiskach formy „rebeli” przeszukano łącznie 253 gniazda *Myrmica* (220 w Polsce, 33 na Litwie), należących do sześciu gatunków: *M. lonae* (tylko na Litwie), *M. rubra*, *M. rugulosa*, *M. sabuleti*, *M. scabrinodis* i *M. schencki* (tab. 7). Larwy i poczwarki motyli znajdowano w mrowiskach *M. sabuleti*, *M. scabrinodis*, *M. rugulosa* (w Polsce) i *M. schencki* (na Litwie) (tab. 7).

W Przemyślu dominowała *M. scabrinodis* z udziałem 46%, natomiast w Komańczy, gdzie nie znaleziono tego gatunku mrówki, przeważała *M. rugulosa* (53% gniazd wszystkich *Myrmica*) (ryc. 16A,B). Udział *M. sabuleti* wynosił w Przemyślu 34%, a w Komańczy 3%. Stopień spasożytowania mrowisk *M. sabuleti* przez modraszki wynosił ogółem 62% i był istotnie wyższy ( $\chi^2 = 9,8$ ,  $p = 0,001$ ) niż w przypadku *M. scabrinodis* – 34% (tab. 7, ryc. 16C). Dodatkowo na stanowisku w Przemyślu 14 razy zaobserwowano wylęgi motyli bezpośrednio z gniazd *M. sabuleti*. W Komańczy jedyne znalezione mrowisko *M. sabuleti* zawierało cztery larwy; spośród gniazd *M. rugulosa* tylko jedno (4%) zawierało poczwarki formy „rebeli” (ryc. 16B). Średnia liczba larw i poczwarek formy „rebeli” w gniazdach *M. sabuleti* wynosiła 9,4 ( $\pm 10,7$ ), a w gniazdach *M. scabrinodis* 6,2 ( $\pm 5,2$ ) (tab. 7). Wartości te nie różniły się od siebie statystycznie istotnie ( $Z = -0,44$ ,  $p = 0,65$ ).

Na Litwie tylko na jednym z trzech badanych stanowisk, Sereźius, w gniazdach *Myrmica* stwierdzono obecność larw i poczwarek modraszków (formy „rebeli”). Występowały one we wszystkich czterech skontrolowanych tam gniazdach *M. schencki* (tab. 7, ryc. 17). Znaleziono je bardzo głęboko ukryte w komorach lęgowych mrówek. By nie zniszczyć struktury gniazd i nie uszkodzić motyli, zrezygnowano z wykopywania całych gniazd i liczenia wszystkich osobników. Na dwóch pozostałych stanowiskach żadne z gniazd *Myrmica* (tab. 7) nie zawierało larw ani poczwarek motyli.

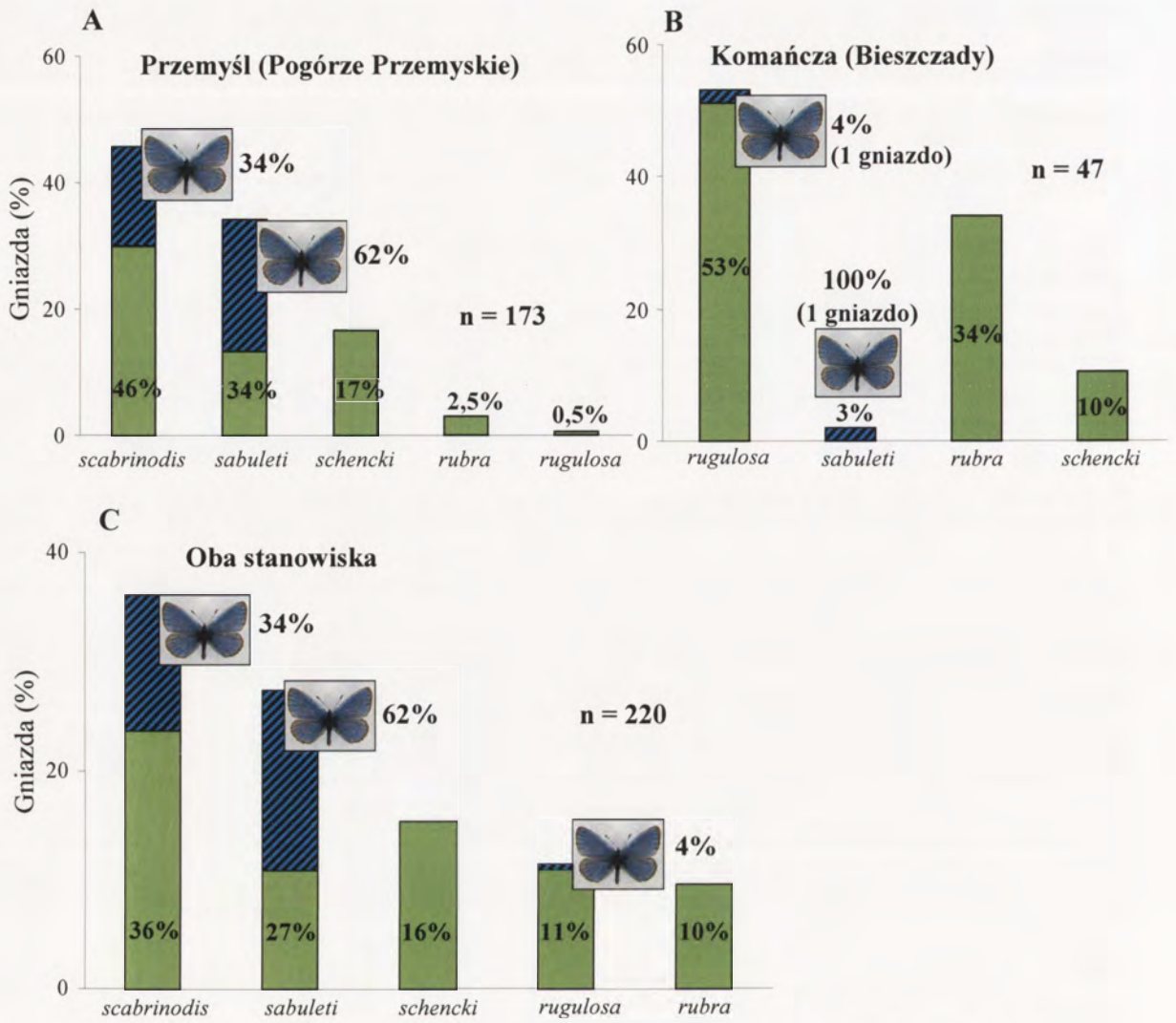
Różnice w stopniu spasożytowania gniazd *M. scabrinodis* przez modraszki formy „alcon” (30%) i formy „rebeli” (34%) (ryc. 15F, 16C) nie były istotne statystycznie ( $\chi^2 = 0,6$ ,  $p = 0,4$ ). Średnia liczba larw (poczwarek) formy „rebeli” w mrowiskach *M. scabrinodis* ( $6,2 \pm 5,2$ ) była natomiast istotnie ( $Z = -4,0$ ,  $p < 0,001$ ) wyższa niż średnia liczba larw (poczwarek) formy „alcon” w gniazdach tego samego gatunku ( $3,2 \pm 5,2$ ). W poszczególnych gniazdach mrówek-gospodarzy rozkłady liczb larw i poczwarek modraszków obu form były bardzo nierównomierne (rys. 18-20). W przypadku formy „alcon” w 73% wszystkich przeszukanych gniazd ( $n = 136$ ) przebywały po 1-3 osobniki, a ok. 25% stanowiły gniazda, w których znajdowano ich od 4 do 10 (ryc. 20). Wyjątkiem było jedno z gniazd w Aleksandrówce, gdzie znaleziono 53 larwy (ryc. 18). W przypadku formy „rebeli” natomiast, gniazda zawierające 1-3 larwy (poczwarki) stanowiły 38,5% wszystkich spasożytowanych gniazd *M. scabrinodis*



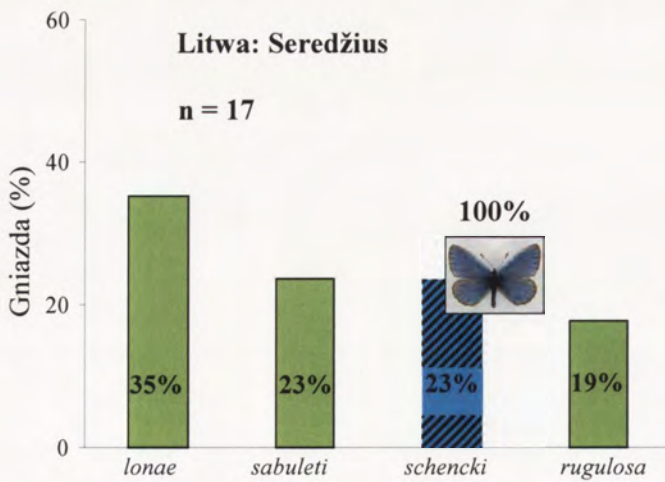
(n = 65), gniazda z 4-10 osobnikami – 35,5%, a z ponad 10 – 26% (ryc. 20). Największa znaleziona w jednym gnieździe *M. scabrinodis* liczba osobników formy „rebeli” to 21 (4 poczwarki i 17 dużych larw), a w ogóle najwięcej ich (44 poczwarki) znaleziono w gnieździe *Myrmica sabuleti* (ryc. 19, 21).

Tab. 7. Specyficzność formy „rebeli” względem gatunków mrówek-gospodarzy i stopień spasożytności mrówek poszczególnych gatunków na badanych stanowiskach (L/P – larwy i/lub poczwarki; \* nie przeprowadzono badań ilościowych).

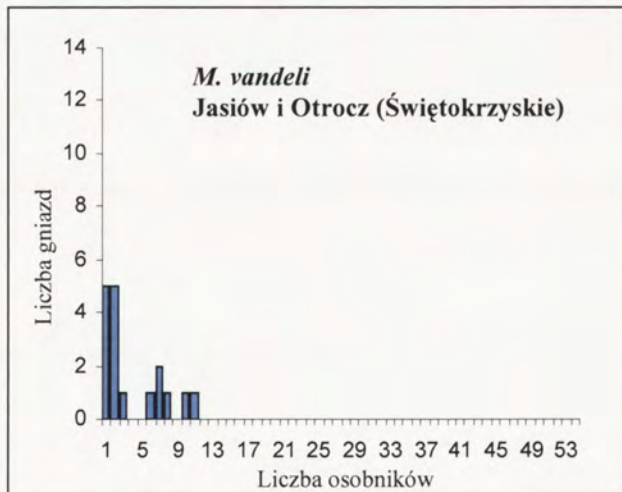
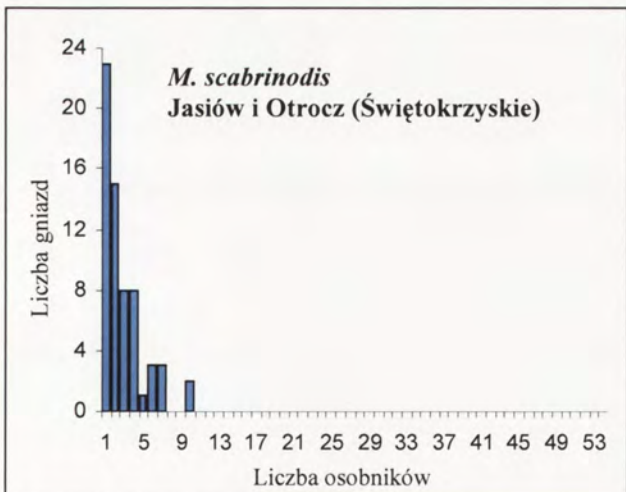
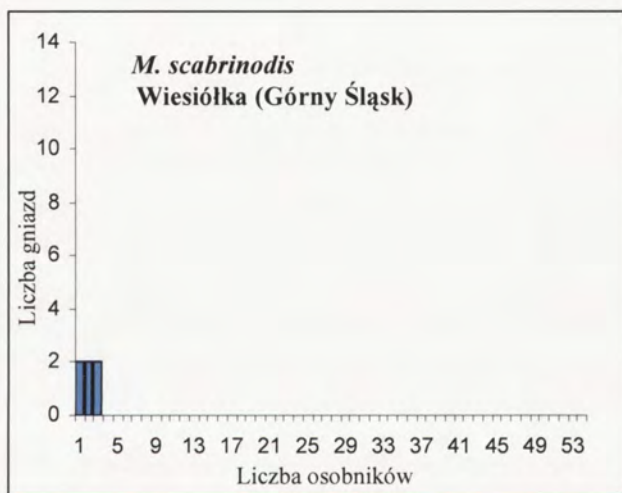
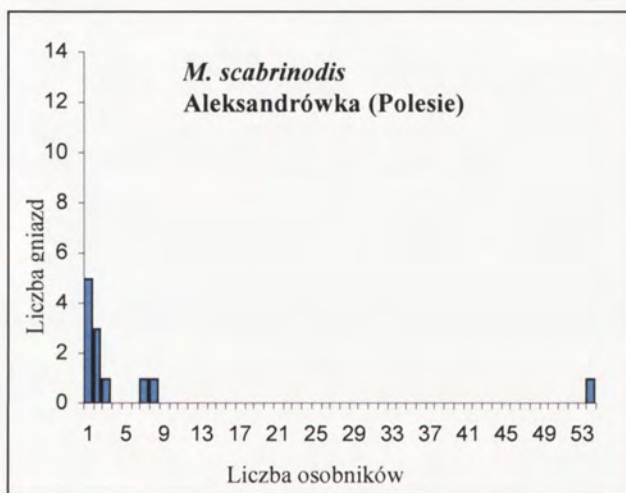
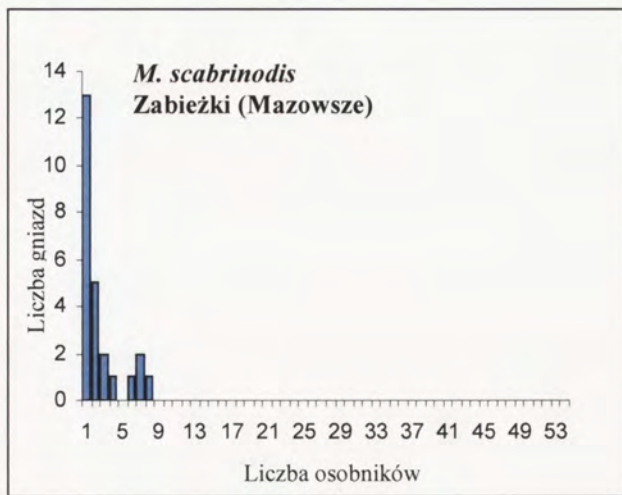
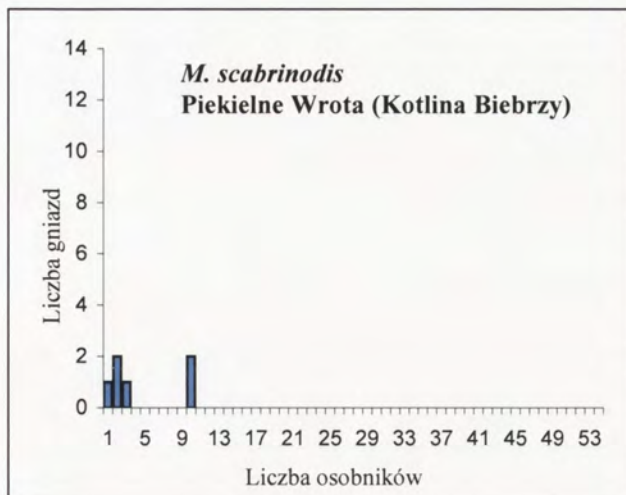
	Stanowisko (region)	Gatunek <i>Myrmica</i>	Liczba gniazd	Liczba (i %) gniazd z L/P	Łączna liczba L/P w gniazdach	Średnia liczba (± SD) L/P w spasożytowanym gnieździe	Min.-maks. liczba L/P w spasożytowanym gnieździe
Polska	Przemysł (Pogórze Przemyskie)	<i>M. rubra</i>	5	-	-	-	-
		<i>M. rugulosa</i>	1	-	-	-	-
		<i>M. sabuleti</i>	59	36 (61%)	340	9,4 ± 10,8	1-44
		<i>M. scabrinodis</i>	79	27 (34%)	168	6,2 ± 5,2	1-21
		<i>M. schencki</i>	29	-	-	-	-
	Komańcza (Bieszczady)	<i>M. rubra</i>	16	-	-	-	-
		<i>M. rugulosa</i>	25	1 (4%)	3	3,0	3
		<i>M. sabuleti</i>	1	1 (100%)	4	4,0	4
		<i>M. schencki</i>	5	-	-	-	-
	Oba stanowiska	<i>M. rubra</i>	21	-	-	-	-
		<i>M. rugulosa</i>	26	1 (4%)	3	3,0	3
		<i>M. sabuleti</i>	60	37 (62%)	344	9,4 ± 10,7	1-44
		<i>M. scabrinodis</i>	79	27 (34%)	168	6,2 ± 5,2	1-21
		<i>M. schencki</i>	34	-	-	-	-
	Litwa	Seredžius	<i>M. lonae</i>	4	-	-	-
<i>M. rugulosa</i>			3	-	-	-	-
<i>M. sabuleti</i>			6	-	-	-	-
<i>M. schencki</i>			4	4 (100%)	10*	-	-
Dūkštos		<i>M. rubra</i>	3	-	-	-	-
		<i>M. rugulosa</i>	4	-	-	-	-
		<i>M. scabrinodis</i>	2	-	-	-	-
		<i>M. schencki</i>	1	-	-	-	-
Kalviai		<i>M. lonae</i>	1	-	-	-	-
		<i>M. rubra</i>	2	-	-	-	-
		<i>M. rugulosa</i>	1	-	-	-	-
		<i>M. sabuleti</i>	1	-	-	-	-
		<i>M. schencki</i>	1	-	-	-	-
Wszystkie stanowiska		<i>M. lonae</i>	5	-	-	-	-
	<i>M. rubra</i>	5	-	-	-	-	
	<i>M. rugulosa</i>	8	-	-	-	-	
	<i>M. sabuleti</i>	7	-	-	-	-	
	<i>M. scabrinodis</i>	2	-	-	-	-	
	<i>M. schencki</i>	6	4 (67%)	10*	-	-	



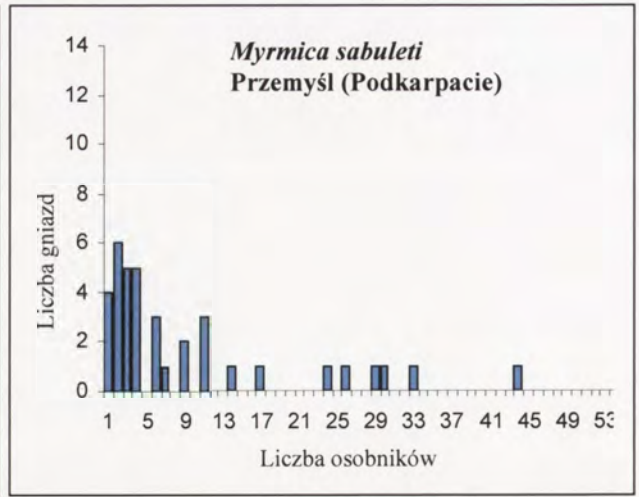
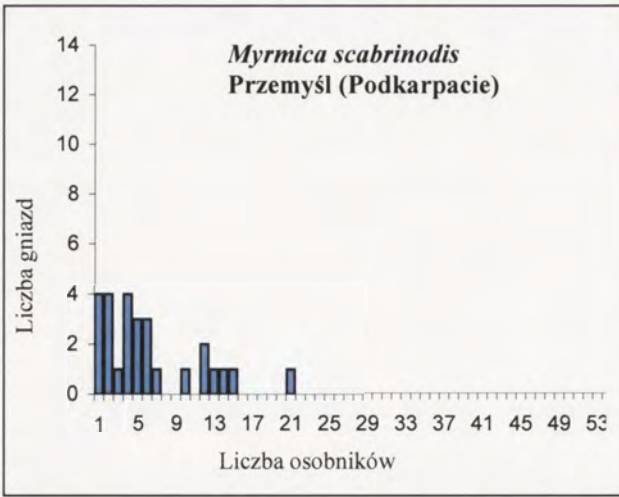
Ryc. 16. Udziały (%) gniazd poszczególnych gatunków w zgrupowaniach *Myrmica* i udziały gniazd pasożytowanych przez modraszki na stanowiskach formy „rebela” w Polsce.



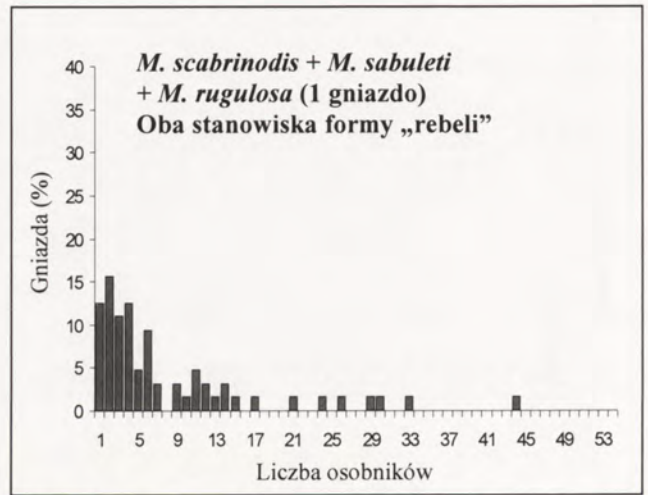
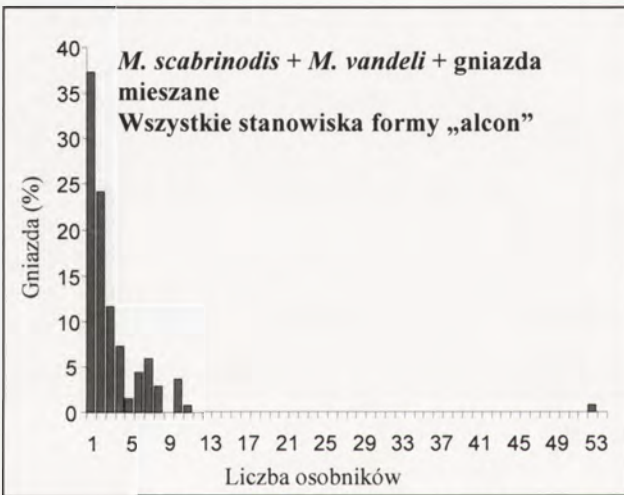
Ryc. 17. Udział (%) gniazd poszczególnych gatunków w zgrupowaniu *Myrmica* i udział gniazd pasożytowanych przez modraszki na stanowisku „rebela” na Litwie (Seredžius).



Ryc. 18. Rozkład liczebności osobników (larw i poczwerek) modraszków w gniazdach *M. scabrinodis* i *M. vandeli* na wybranych stanowiskach formy „alcon”.



Ryc. 19. Rozkład liczebności osobników (larw i poczwerek) modraszków w gniazdach *M. scabrinodis* i *M. sabuleti* na wybranych stanowiskach formy „rebeli”.



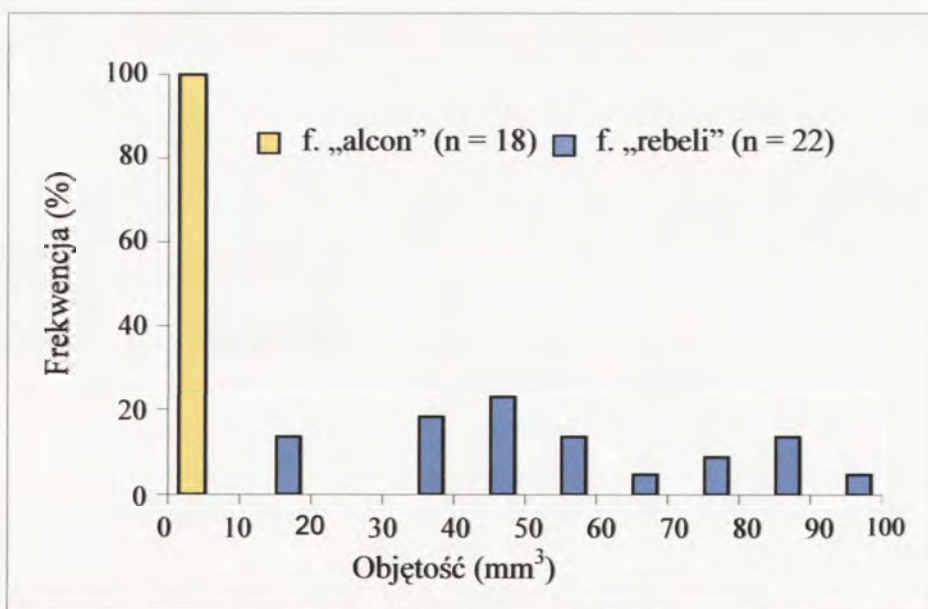
Ryc. 20. Udziały (%) gniazd mrówek *Myrmica* zawierających poszczególne liczby larw i poczwerek (od jednej do maksymalnej ich liczby) w ogólnej liczbie gniazd na wszystkich badanych stanowiskach form „alcon” i „rebeli”.



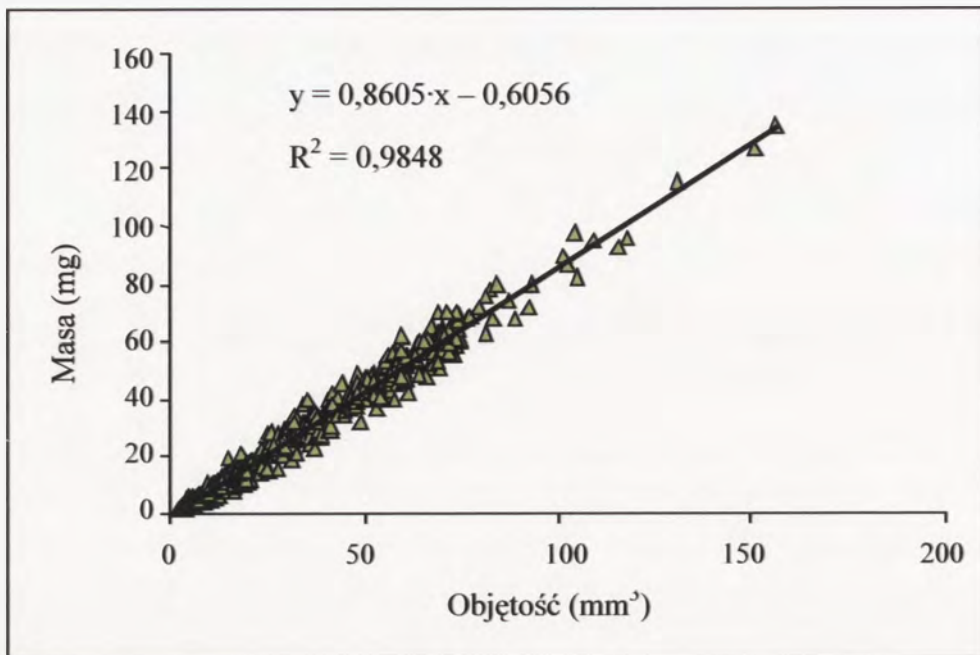
Ryc. 21. Część z 44 poczwerek formy „rebeli” znalezionych w gnieździe *M. sabuleti* w Przemyślu.

### 4.3. Wzrost gąsienic w warunkach naturalnych

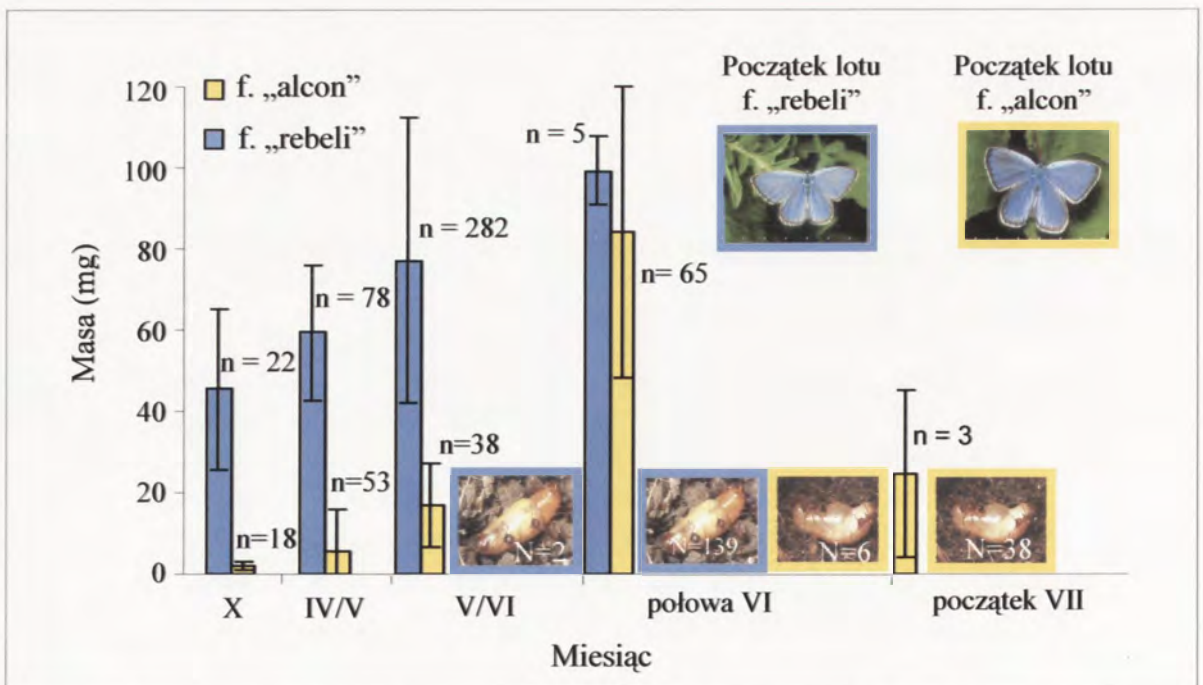
Pomiary wielkości larw modraszaków przebywających jesienią w mrowiskach przeprowadzono na wybranych stanowiskach formy „alcon” (Otrocz i Jasiów) i formy „rebeli” (Przemyśl) na początku października 2003 r. Zmierzono tam wówczas 18 gąsienic formy „alcon” z sześciu gniazd *M. scabrinodis* i 22 gąsienice formy „rebeli” z czterech gniazd *M. scabrinodis* i dwóch gniazd *M. sabuleti*. Wyliczone na podstawie tych pomiarów objętości wszystkich larw formy „alcon” na początku października mieściły się w przedziale 1-10 mm<sup>3</sup>; przeciętnie  $3,1 \pm 1,2$  mm<sup>3</sup> (ryc. 22). Średnia estymowana masa larw formy „alcon”, obliczona na podstawie równania regresji liniowej (ryc. 23; zob. Metodyka), wynosiła  $2,0 \pm 1,0$  mg. Wielkość larw formy „rebeli” była bardziej zróżnicowana; ich objętości zawierały się w granicach od 19 do niemal 100 mm<sup>3</sup>. Larwy o objętości 40-60 mm<sup>3</sup> stanowiły ponad 30% wszystkich gąsienic (ryc. 22). Średnia objętość larw tej formy na początku października wynosiła  $53,5 \pm 23,1$  mm<sup>3</sup>, a obliczona na tej podstawie średnia masa larwy –  $45,4 \pm 19,9$  mg (ryc. 24). Larwy formy „rebeli” były w tym czasie statystycznie istotnie przeciętnie większe od larw formy „alcon” [ $t_{(21)} = 10,2$ ,  $p < 0,001$ ].



Ryc. 22. Udziały (%) poszczególnych klas wielkości (objętości) larw form „alcon” i „rebeli” na stanowiskach w Górach Świętokrzyskich („alcon”) i Przemyślu („rebeli”) w pierwszej dekadzie października 2003 r.

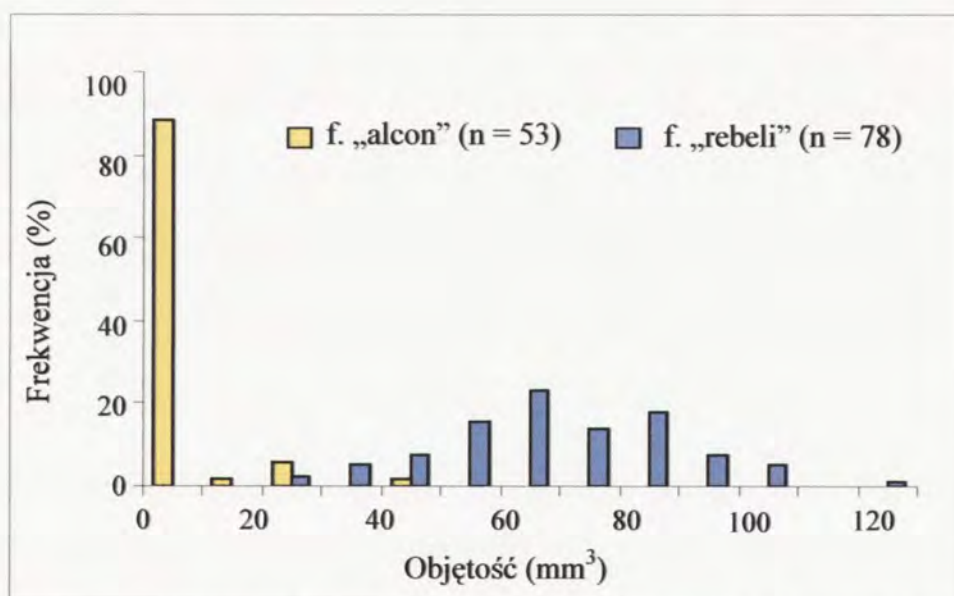


Ryc. 23. Wyznaczanie równania regresji liniowej na podstawie korelacji między objętością (obliczoną na podstawie pomiarów długości i szerokości larw) a masą gąsienic hodowanych w sztucznych gniazdach w celu szacowania masy larw w warunkach naturalnych.



Ryc. 24. Porównanie średnich estymowanych mas larw mierzonych w zbliżonym czasie na stanowiskach formy „alcon” w Górach Świętokrzyskich i formy „rebeli” w Przemyślu w 2003 i 2004 r. wraz z terminem pojawu poczwerek i osobników dorosłych obu form.

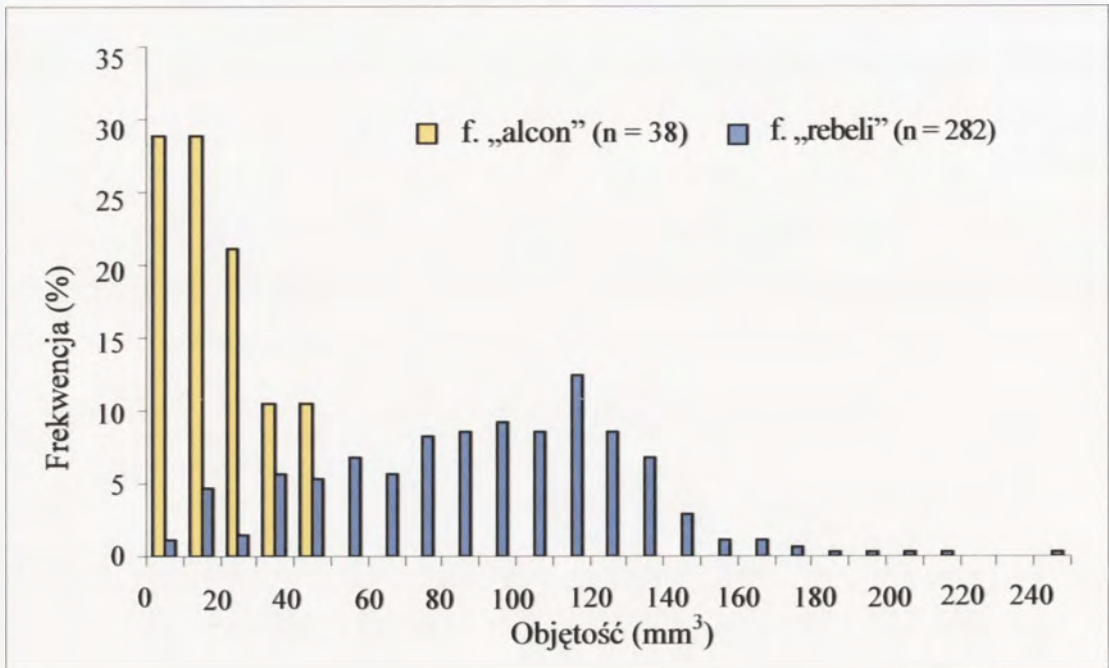
Po zimowaniu, na przełomie kwietnia i maja następnego roku, objętość niemal 90% spośród 53 larw formy „alcon”, znalezionych w 18 gniazdach *M. scabrinodis* i dwóch gniazdach *M. vandeli*, mieściła się w przedziale 1-10 mm<sup>3</sup>; średnia objętość larwy wynosiła  $3,9 \pm 0,9$  mm<sup>3</sup>. Średnia estymowana masa larwy wynosiła  $2,7 \pm 0,8$  mg; sześć (11%) spośród znalezionych larw odbiegało wielkością od pozostałych – ich przeciętna objętość wynosiła  $36,0 \pm 17,0$  mm<sup>3</sup>, a przeciętna estymowana masa –  $30,3 \pm 14,7$  mg. Larwy formy „rebeli” – 78 gąsienic z dziesięciu gniazd *M. scabrinodis* i dziewięciu *M. sabuleti* – miały objętość od ok. 20 do ok. 120 mm<sup>3</sup>, przeciętnie  $69,6 \pm 19,6$  mm<sup>3</sup>, co odpowiadało średniej estymowanej masie równej  $59,3 \pm 16,8$  mg (ryc. 24, 25), i były istotnie większe od larw formy „alcon” [ $t(127) = 22,6$ ,  $p < 0,001$ ].



Ryc. 25. Udziały (%) poszczególnych klas wielkości (objętości) larw form „alcon” i „rebeli” na stanowiskach w Górach Świętokrzyskich („alcon”) i Przemyślu („rebeli”) na przełomie kwietnia i maja 2004 r.

Miesiąc później (na przełomie maja i czerwca) żadna ze znalezionych wówczas 38 larw formy „alcon” z dziewięciu gniazd *M. scabrinodis* i dwóch *M. vandeli* oraz dwóch gniazd kolonii mieszanych tych gatunków nie przekraczała objętości 45 mm<sup>3</sup>, a ich średnia objętość wynosiła  $20,4 \pm 11,9$  mm<sup>3</sup>, a średnia estymowana masa –  $17,0 \pm 10,1$  mg. Wśród 282 larw formy „rebeli” z 19 gniazd *M. sabuleti* i 12 gniazd *M. scabrinodis* 82% było większych od gąsienic formy „alcon” (ryc. 26). Średnia objętość larw formy „rebeli” wynosiła  $90,3 \pm 40,6$  mm<sup>3</sup>, co odpowiadało średniej masie  $77,2 \pm 34,9$  mg (ryc. 26), i była istotnie większa niż larw

formy „alcon” [ $t(184) = 22,6, p < 0,001$ ]. Podczas badań prowadzonych w tym czasie na stanowisku formy „rebeli” natrafiono na dwie poczwarki tej formy *M. alcon*.

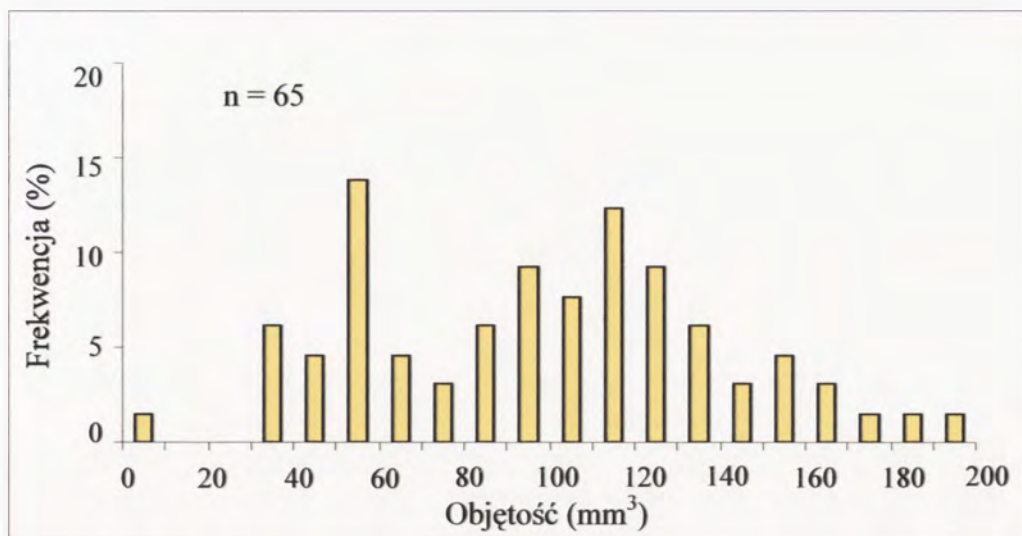


Ryc. 26. Udziały (%) poszczególnych klas wielkości (objętości) larw form „alcon” i „rebeli” na stanowiskach w Górach Świętokrzyskich („alcon”) i Przemyślu („rebeli”) w trzeciej dekadzie maja 2004 r.

Pomiary wykonane następnie w połowie czerwca wykazały wyraźny wzrost gąsienic formy „alcon” (ryc. 24, 27). Średnia objętość 65 larw z 26 gniazd *M. scabrinodis* i trzech gniazd *M. vandeli* wynosiła  $98,5 \pm 41,9 \text{ mm}^3$ , co odpowiadało średniej masie  $84,2 \pm 36,0 \text{ mg}$ . Niemal 90% larw osiągnęło objętość powyżej  $50 \text{ mm}^3$ . Znalaziono również sześć poczwarek. W tym czasie na stanowisku formy „rebeli” w pięciu gniazdach *M. sabuleti* i dziewięciu gniazdach *M. scabrinodis* znalaziono już tylko pięć wyrosniętych larw i 139 poczwarek; obserwowano też masowe wylęgi imagines. Średnia objętość larw wynosiła  $117,6 \pm 10,0 \text{ mm}^3$ , a średnia masa –  $99,2 \pm 8,5 \text{ mg}$  (ryc. 24).

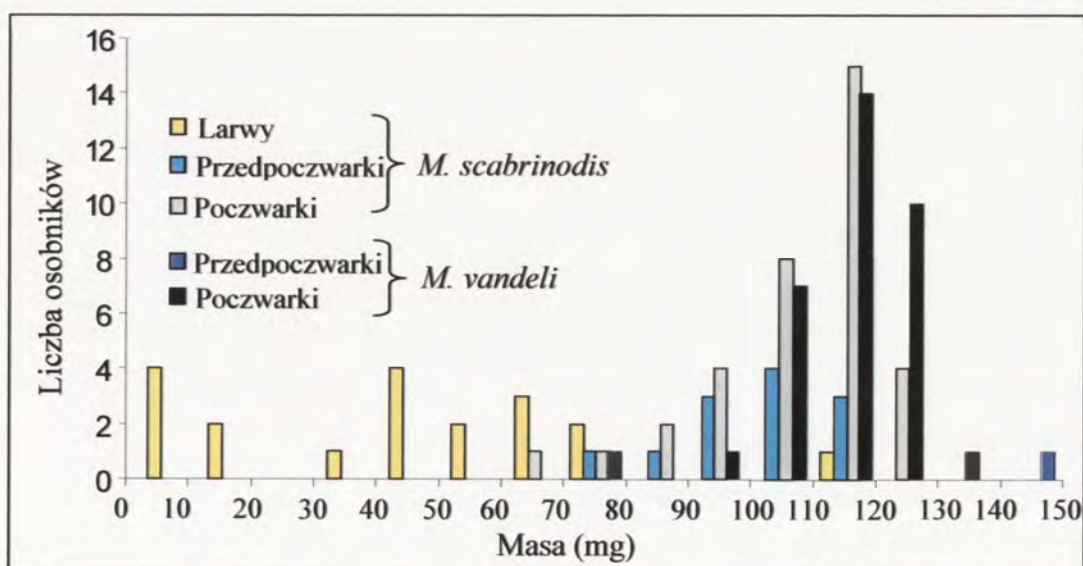
W pierwszej połowie lipca na stanowisku formy „alcon” w Jasiowie znalaziono w siedmiu gniazdach *M. scabrinodis* i czterech *M. vandeli* zaledwie trzy larwy i 38 poczwarek; zaobserwowano też kilka dorosłych motyli. Średnia objętość larw wynosiła  $30,2 \pm 25,6 \text{ mm}^3$ , a tym samym ich średnia masa –  $24,6 \pm 20,6 \text{ mg}$  (ryc. 24). Na badanym stanowisku formy „rebeli” w żadnym z 26 przeszukanych gniazd (9 *M. scabrinodis* i 17 *M. sabuleti*) nie znalaziono już ani larw, ani poczwarek. Ostatnie 12 poczwarek tej formy w gniazdach *M. scabrinodis* zarejestrowano w trzeciej dekadzie czerwca.



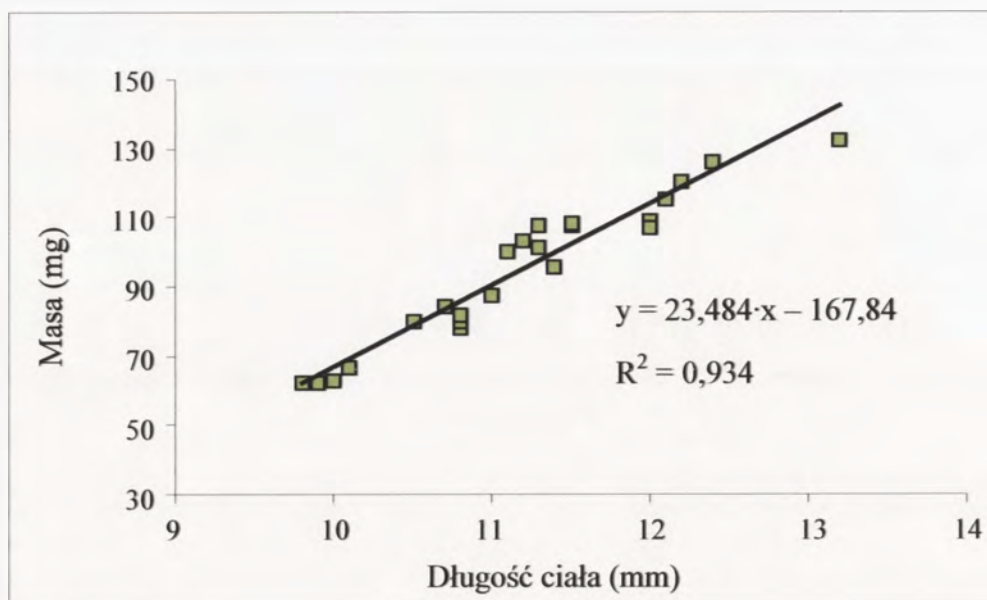


Ryc. 27. Udziały (%) poszczególnych klas wielkości (objętości) larw form „alcon” na stanowiskach w Górach Świętokrzyskich w drugiej dekadzie czerwca 2004 r.

Wcześniej, podczas badań na stanowisku formy „alcon” w Jasiowie w pierwszej dekadzie lipca 2003 r., zaobserwowano różnice w stopniu rozwoju modraszków znajdujących się w gniazdach *M. scabrinodis* i *M. vandeli* (ryc. 28). W 21 gniazdach *M. scabrinodis* znaleziono 35 poczwarek, 12 przedpoczwarek i 19 larw różnej wielkości, podczas gdy w 10 gniazdach *M. vandeli* były 34 poczwarki i jedna przedpoczwarka. Masa poczwarek z gniazd *M. scabrinodis*, wyestymowana według równania regresji liniowej (ryc. 29; zob. Metodyka), wynosiła  $107,0 \pm 13,6$  mg. Poczwarki z gniazd *M. vandeli* były na ogół nieco cięższe – średnio  $114,9 \pm 12,6$  mg, a różnica ta była statystycznie istotna [ $t(65) = 2,5, p = 0,015$ ].



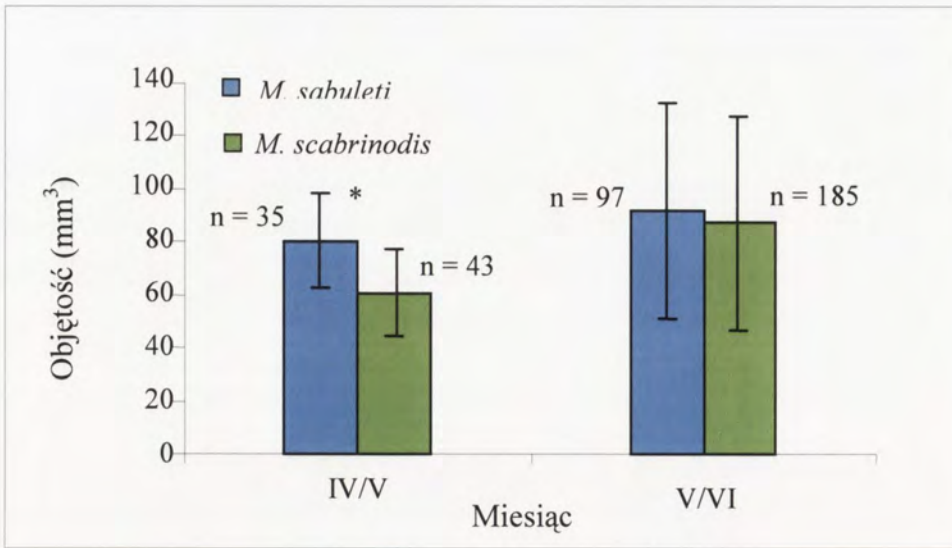
Ryc. 28. Porównanie stopnia rozwoju stadiów młodocianych formy „alcon” w gniazdach różnych gospodarzy, *Myrmica scabrinodis* i *M. vandeli*, na stanowiskach w Górach Świętokrzyskich na początku lipca 2003 r.



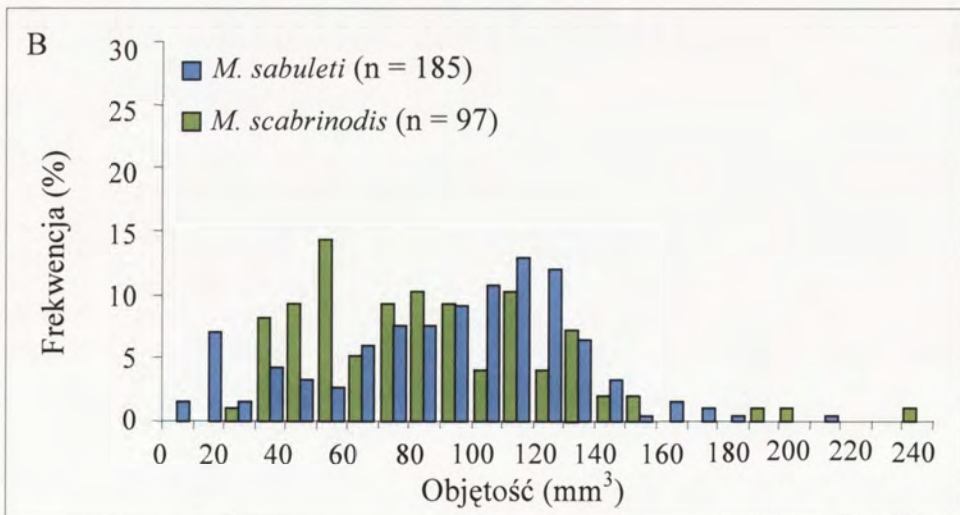
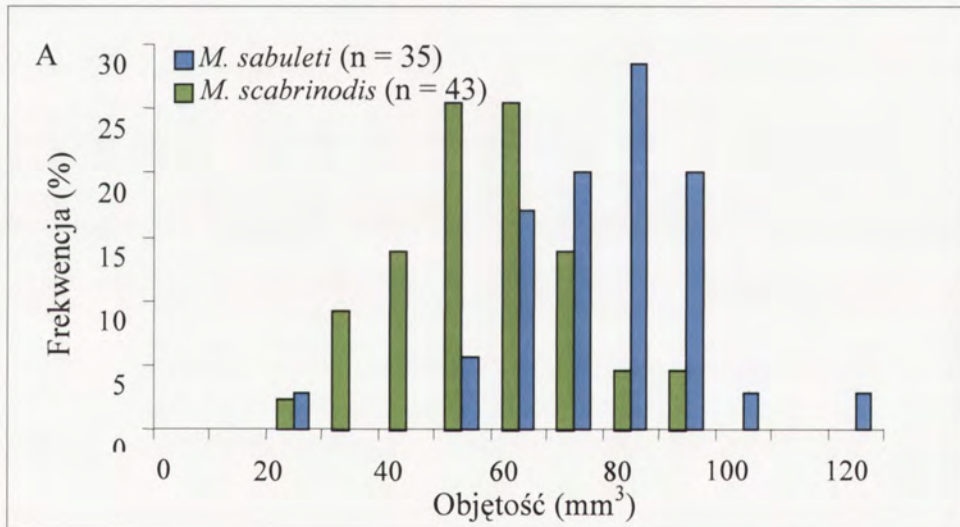
Ryc. 29. Wyznaczenie równania regresji liniowej na podstawie korelacji między długością ciała a masą poczwarek zebranych w terenie lub hodowanych w laboratorium w celu szacowania masy poczwarek w warunkach naturalnych.

W przypadku formy „rebela” porównano wielkość gąsienic w gniazdach *M. scabrinodis* i *M. sabuleti*. Na przełomie kwietnia i maja larwy w gniazdach *M. scabrinodis* miały średnią objętość  $60,8 \pm 16,3 \text{ mm}^3$  i, wyliczoną na tej podstawie, średnią masę  $51,7 \pm 14,0 \text{ mg}$ . Larwy te były statystycznie istotnie mniejsze [ $t(76)=5,1$ ,  $p<0,001$ ] od larw rozwijających się u *M. sabuleti*, których średnia objętość wynosiła  $80,5 \pm 17,8 \text{ mm}^3$ , a średnia masa –  $68,7 \pm 15,3 \text{ mg}$  (ryc. 30). Objętość 76% gąsienic z gniazd *M. scabrinodis* mieściła się w przedziale  $20\text{-}70 \text{ mm}^3$ , podczas gdy objętość 74% larw z gniazd *M. sabuleti* 74% wynosiła od 71 do ok.  $130 \text{ mm}^3$  (ryc. 31). Po miesiącu, na przełomie maja i czerwca, larwy z gniazd *M. scabrinodis* miały średnią objętość  $87,3 \pm 40,6 \text{ mm}^3$  i masę  $74,5 \pm 34,8 \text{ mg}$ , natomiast pochodzące z gniazd *M. sabuleti* –  $92,0 \pm 40,7 \text{ mm}^3$  i  $78,6 \pm 34,9 \text{ mg}$  i nie różniły się pod tym względem w sposób statystycznie istotny [ $t(280) = 0,9$ ,  $p > 0,05$ ] (ryc. 30). Niemal połowa (48,5%) gąsienic pochodzących z gniazd *M. scabrinodis* mieściła się w przedziale  $51\text{-}100 \text{ mm}^3$ , a 45% gąsienic z gniazd *M. sabuleti* miało objętość od 100 do  $150 \text{ mm}^3$  (ryc. 31).

Także średnie masy poczwarek obu form – „alcon”:  $110,9 \pm 13,6 \text{ mg}$  ( $n = 69$ ), „rebela”:  $107,7 \pm 10,8 \text{ mg}$  ( $n = 67$ ) – nie różniły się między sobą statystycznie istotnie [ $t(134) = 1,5$ ,  $p > 0,05$ ].



Ryc. 30. Porównanie objętości larw formy „rebli” z gniazd *Myrmica sabuleti* i *M. scabrinodis* na stanowisku w Przemyślu na przełomie kwietnia i maja oraz maja i czerwca 2004 r. (\* – istotność statystyczna na poziomie  $p < 0,001$ ).



Ryc. 31. Udziały (%) poszczególnych klas wielkości larw formy „rebli” na stanowisku w Przemyślu na przełomie kwietnia i maja (A) oraz maja i czerwca (B) w gniazdach *Myrmica scabrinodis* i *M. sabuleti*.

#### 4.4. Adopcje gąsienic w warunkach naturalnych i laboratoryjnych

Obserwacje nad przebiegiem adopcji gąsienic *M. alcon* przez mrówki w warunkach naturalnych przeprowadzono wyłącznie dla formy „rebeli”. Analogiczne obserwacje nad formą „alcon” utrudniła wysoka roślinność i znaczna ruchliwość gąsienic, które przemieszczały się na odległość nawet kilkudziesięciu centymetrów (zob. Metodyka). Nie zaobserwowano, by larwy kierowały się w stronę gniazd mrówek. Prześlędzono zachowania adopcyjne robotnic *Myrmica* (*M. scabrinodis*, *M. sabuleti* i *M. schencki*) wobec 60 larw (po 20 na każdy gatunek *Myrmica*) na stanowisku w Przemyślu (zob. Metodyka). W większości przypadków obserwacja była możliwa do momentu opuszczenia areny przez mrówkę z pochwyconą larwą. W kilkunastu przypadkach udało się zaobserwować i nagrać kamerą wnoszenie larw do gniazd. Położone na ziemi larwy formy „rebeli”, w przeciwieństwie do larw formy „alcon”, nie wykazywały dużej aktywności i nigdy nie przemieszczały się na odległość większą niż 2-3 cm. Nie zauważono różnic w sposobie i czasie adoptowania larwy przez robotnice *M. sabuleti* i *M. scabrinodis*. Robotnica, która napotkała larwę, najpierw przez kilka-kilkanaście sekund badała ją czułkami, po czym chwyciła żuwaczkami. Czas od pierwszego kontaktu z larwą do chwycenia jej żuwaczkami dla *M. scabrinodis* wynosił średnio  $5,6 \pm 3,8$  sek. (min. 2, maks. 16 sek.), a dla *M. sabuleti* średnio  $5,5 \pm 3,0$  sek. (min. 2, maks. 11 sek.). Kilkakrotnie zdarzyło się, że w drodze do gniazda gąsienica była przejmowana przez kolejną robotnicę. Pod wpływem dotyku robotnic gąsienice zmieniały kształt – trzy pierwsze segmenty ciała ulegały powiększeniu, co upodabniało larwę modraszka do larwy mrówki.

W przypadku *M. schencki* przebieg procesu adopcyjnego był zróżnicowany, a same mrówki nieporównanie bardziej pobudzone niż *M. scabrinodis* czy *M. sabuleti*. Tylko sześć z 20 larw zostało zabranych od razu po pierwszym kontakcie i nie zauważono wobec nich agresywnych zachowań ze strony robotnic (ryc. 32). Wobec pozostałych gąsienic mrówki były mniej lub bardziej agresywne, wielokrotnie ścisnęły je żuwaczkami; zaobserwowano również podginanie odwłoka, przypominające próby żądlenia. Gąsienice były chwywane i niesione do gniazd po upływie średnio  $10,8 \pm 6,7$  sek. (min. 2, maks. 26 sek.). W dwóch przypadkach larwy zostały po drodze porzucone. Raz, po kilku minutach od wniesienia do gniazda, martwa już larwa została wyniesiona z mrowiska i porzucona w odległości ok. 1 m od wejścia. W czterech gniazdach *M. schencki*, które następnego dnia rozkopano, nie znaleziono larw *M. alcon* lub były one martwe.



Ryc. 32. Adopcja larwy formy „rebeli” przez robotnicę *M. schencki* na stanowisku w Przemysłu.

W warunkach laboratoryjnych dokonano pomiaru czasu adopcji dla 264 larw formy „alcon” i 170 larw formy „rebeli” (tab. 8). Odrzucono sześć pomiarów dla larw formy „alcon” podrzucanych do kolonii *M. scabrinodis*, podczas których założony maksymalny czas adopcji (1 godz.) został przekroczony. Po skontrolowaniu tych kolonii, do których podrzucano larwy, lecz nie mierzono czasu adopcji (zob. Metodyka), następnego dnia stwierdzono, że w przypadku wszystkich 49 kolonii *M. scabrinodis*, *M. sabuleti*, *M. vandeli*, *M. gallienii* i *M. ruginodis* larwy *M.alcon* żyły i znajdowały się wraz z mrówkami pod skorupami orzechów. Larwy formy „alcon” żyły również w trzech z dziewięciu kolonii *M. schencki* oraz we wszystkich trzech koloniach *M. rubra*, natomiast larwy formy „rebeli” w jednej z pięciu kolonii *M. schencki*. W czterech koloniach *M. schencki* (z podrzucenymi larwami formy „alcon”) oraz w obu koloniach *M. rubra* (z larwami formy „rebeli”) gąsienice żyły, ale nie zostały zaadoptowane. W pozostałych sześciu koloniach *M. schencki* larwy obu form były martwe i wyniesione poza skorupę orzecha.

Czas od napotkania gąsienicy (tak formy „alcon”, jak i „rebeli”) przez robotnicę *Myrmica* do wniesienia jej do sztucznego gniazda (pod skorupę orzecha) był mocno zróżnicowany – wahał się w granicach od kilkunastu sekund do kilkudziesięciu minut. Adopcja larw formy „alcon” trwała najdłużej w koloniach *M. scabrinodis* pochodzącej ze stanowiska formy „rebeli” (średnio  $14,9 \pm 11,3$  min), *M. ruginodis* ( $15,7 \pm 13,8$  min) i *M. gallienii* ( $16,2 \pm 16,8$  min) (tab. 8). Średnie czasy adopcji gąsienic przez kolonie tych mrówek były statystycznie istotnie dłuższe niż w przypadku *M. scabrinodis* pochodzącej ze stanowisk formy „alcon” (średnio  $9,9 \pm 9,9$  min) i *M. rubra*, w której koloniach adopcja przebiegała najszybciej ( $6,3 \pm 7,0$  min) (tab. 9). Średni czas adopcji przez *M. sabuleti* różnił się

statystycznie tylko od średniego czasu adopcji przez *M. rubra* (tab. 9). Między średnimi czasami adopcji przez *M. rubra* i *M. scabrinodis* ze stanowisk formy „alcon” nie było statystycznie istotnej różnicy ( $Z = -1,7$ ,  $p > 0,05$ ) (tab. 9).

Tab. 8. Średnie czasy adopcji [ $\bar{x} \pm SD$ ]; w minutach] larw form „alcon” i „rebeli” przez różne gatunki mrówek *Myrmica*.

Forma <i>M. alcon</i>	Gatunek <i>Myrmica</i>	Liczba kolonii	Liczba larw	$\bar{x} (\pm SD)$
„alcon”	<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko „rebeli”)	14	67	14,9 ± 11,3
	<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska „alcon”)	13	62	9,9 ± 9,9
	<i>M. scabrinodis</i> ogółem	27	129	12,5 ± 10,9
	<i>M. sabuleti</i>	5	25	14,2 ± 14,6
	<i>M. rubra</i>	6	30	6,3 ± 7,0
	<i>M. ruginodis</i>	8	40	15,7 ± 13,8
	<i>M. gallienii</i>	8	40	16,2 ± 16,8
	Ogółem	54	264	13,7 ± 14,7
„rebeli”	<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko „rebeli”)	14	66	7,3 ± 10,8
	<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska „alcon”)	7	35	9,5 ± 6,8
	<i>M. scabrinodis</i> ogółem	21	101	8,9 ± 10,0
	<i>M. sabuleti</i>	10	50	7,2 ± 7,5
	<i>M. schencki</i>	4	19	16,7 ± 11,7
	Ogółem	35	170	8,8 ± 9,7

Tab. 9. Porównanie istotności różnic w średnich czasach adopcji larw formy „alcon” przez różne gatunki mrówek *Myrmica*. Prawa część tabeli zawiera poziom istotności: ns – różnica nieistotna,  $p > 0,05$ , \* –  $p < 0,05$ , \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ ; lewa strona – wartości statystyki  $Z$ . Wymieniony gatunek *Myrmica* szybciej adoptował larwy.

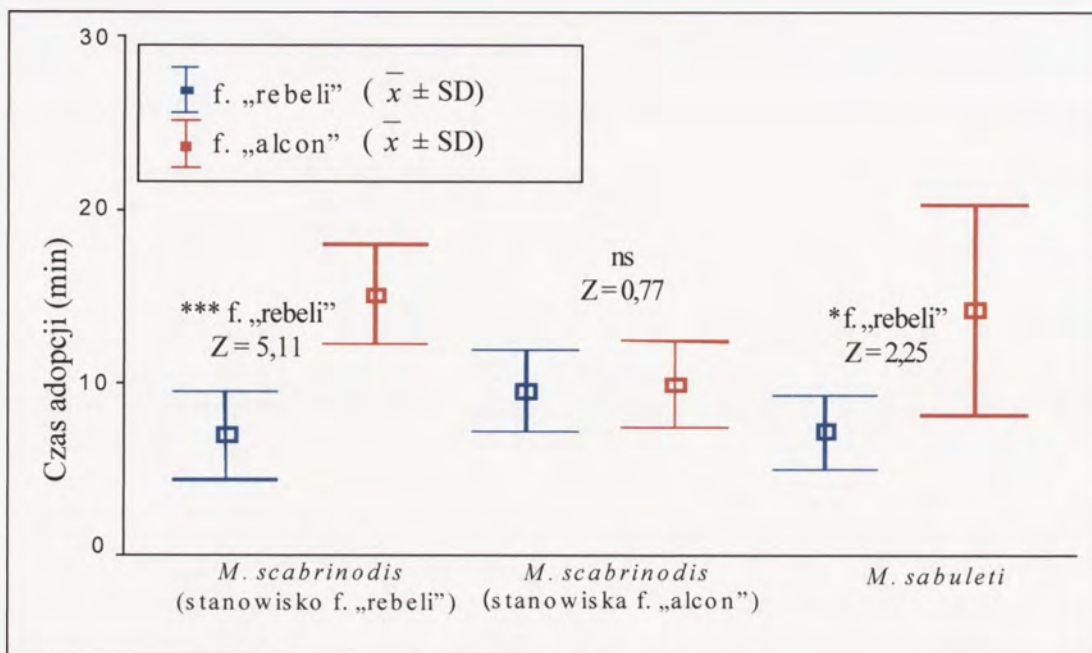
Forma „alcon”	<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)	<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)	<i>M. sabuleti</i>	<i>M. rubra</i>	<i>M. ruginodis</i>	<i>M. gallienii</i>
<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)		** <i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „alcon”)	ns	*** <i>M. rubra</i>	ns	ns
<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)	-2,96		ns	ns	** <i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „alcon”)	* <i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „alcon”)
<i>M. sabuleti</i>	-1,16	-1,35		* <i>M. rubra</i>	ns	ns
<i>M. rubra</i>	-3,99	-1,69	-2,49		*** <i>M. rubra</i>	*** <i>M. rubra</i>
<i>M. ruginodis</i>	-0,09	-2,66	-1,08	-3,64		ns
<i>M. gallienii</i>	-0,66	-2,02	-0,49	-3,15	-0,56	

Larwy formy „rebeli” najdłużej były adoptowane przez *M. schencki*. Przeciętny czas adopcji gąsienic przez te mrówki ( $16,7 \pm 11,7$  min) był statystycznie istotnie dłuższy od średniego czasu ich adopcji przez *M. sabuleti* ( $7,2 \pm 7,5$  min) oraz *M. scabrinodis* pochodzącej zarówno ze stanowiska formy „rebeli” ( $7,3 \pm 10,8$  min), jak i stanowisk formy „alcon” ( $9,5 \pm 6,8$  min) (tab. 10). Zaobserwowano, że w odróżnieniu od *M. scabrinodis* i *M. sabuleti*, mrówki *M. schencki* zachowywały się agresywnie wobec podrzucanych larw. Średni czas, w którym gąsienice „rebeli” były zabierane były do *M. scabrinodis* pochodzącej ze stanowiska „rebeli”, istotnie różnił się od czasu adopcji przez robotnice tego samego gatunku, ale pochodzące ze stanowisk formy „alcon” ( $Z = -3,1$ ,  $p < 0,01$ ), natomiast nie różnił się od czasu ich adopcji przez robotnice *M. sabuleti* ( $Z = -0,9$ ,  $p > 0,05$ ) (tab. 10).

Tab. 10. Porównanie istotności różnic w czasach adopcji larw formy „rebeli” przez różne gatunki mrówek z rodzaju *Myrmica*. Prawa część tabeli zawiera poziom istotności: ns – różnice nieistotne,  $p > 0,05$ , \* –  $p < 0,05$ , \*\* –  $p < 0,01$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ ; lewa – wartości statystyki  $Z$ . Wymieniony gatunek *Myrmica* szybciej adoptował gąsienice „rebeli”.

Forma „rebeli”	<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)	<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)	<i>M. sabuleti</i>	<i>M. schencki</i>
<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)		** <i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)	ns	*** <i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)
<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)	-3,07		* <i>M. sabuleti</i>	* <i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)
<i>M. sabuleti</i>	-0,87	-2,07		*** <i>M. sabuleti</i>
<i>M. schencki</i>	-3,62	-2,17	-3,34	

Nie prowadzono doświadczeń z adopcją larw formy „rebeli” przez *M. gallienii*, *M. rubra* i *M. ruginodis*, a formy „alcon” przez *M. schencki*, dlatego czasy adopcji gąsienic każdej z form porównano między sobą tylko dla *M. sabuleti* i *M. scabrinodis*. *M. scabrinodis* pochodząca ze stanowiska „rebeli” ( $Z = 5,41$ ,  $p < 0,001$ ) oraz *M. sabuleti* ( $Z = 2,25$ ,  $p < 0,05$ ) szybciej adoptowały gąsienice formy „rebeli” niż formy „alcon”. Nie było natomiast istotnej różnicy w czasie adopcji larw każdej z form przez *M. scabrinodis* pochodzącą ze stanowisk formy „alcon” (ryc. 33).



Ryc. 33. Porównanie średnich czasów adopcji (min  $\pm$  SD) larw form „alcon” i „rebeli” przez robotnice *M. scabrinodis* i *M. sabuleti* (ns –  $p > 0,05$ , \* –  $p < 0,05$ , \*\*\* –  $p < 0,001$ ).

Porównując przebieg procesu adopcijnego larw obu form motyli przez *M. scabrinodis* pochodzącą ze stanowisk różnych form motyli oraz przez *M. sabuleti*, nie zaobserwowano różnic w zachowaniach mrówek wobec larw. Gąsienice były zazwyczaj (w ok. 70% przypadków) zabierane przez pierwszą robotnicę napotyającą leżącą larwę. W pozostałych przypadkach gąsienice były zanoszone do gniazd przez kolejną, drugą lub trzecią robotnicę (tab. 11).

Tab. 11. Porównanie przebiegu adopcji larw form „alcon” i „rebeli” przez robotnice *M. scabrinodis* i *M. sabuleti*. N – liczba (i %) adopcji, w których gąsienicę zanośli do gniazda pierwsza robotnica, N<sub>2</sub> – liczba (i %) adopcji, w których gąsienicę zanośli do gniazda kolejna robotnica, K – średnia liczba ( $\pm$  SD) innych mrówek kontaktujących się z larwą po jej zostawieniu przez pierwszą robotnicę.

Forma <i>M. alcon</i>	Gatunek <i>Myrmica</i>								
	<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „alcon”)			<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)			<i>M. sabuleti</i>		
	N	N <sub>2</sub>	K	N	N <sub>2</sub>	K	N	N <sub>2</sub>	K
„alcon”	38 (73%)	14 (27%)	3 $\pm$ 2	46 (72%)	18 (28%)	3 $\pm$ 2	18 (72%)	7 (28%)	3 $\pm$ 1
„rebeli”	26 (75%)	9 (25%)	3 $\pm$ 1	48 (73%)	18 (27%)	2 $\pm$ 1	35 (70%)	15 (30%)	3 $\pm$ 1



Siła związku między masą larwy a czasem jej adopcji przez robotnice *Myrmica* najbardziej zaznaczyła się w przypadku adopcji larw formy „alcon” przez *M. gallienii* i *M. scabrinodis* ze stanowisk formy „rebeli”, jednak nie była to zależność istotna statystycznie (tab. 12).

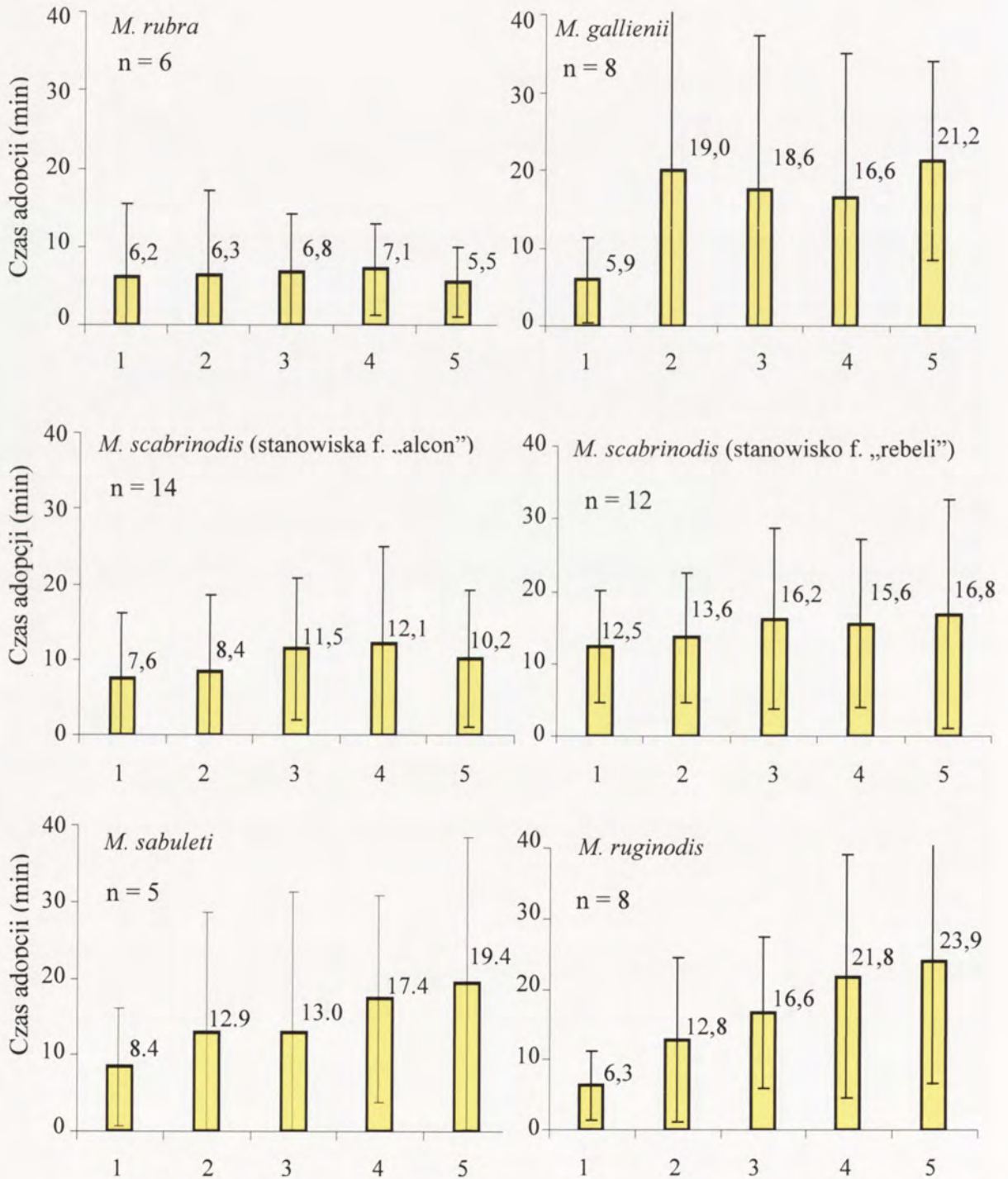
Tab.12. Siła związku między masą adoptowanych larw form „alcon” i „rebeli” a czasem ich adopcji przez poszczególne gatunki mrówek *Myrmica*, wyrażona za pomocą współczynnika rho Spearmana  $r$ .  $p$  – poziom istotności, ns – zależność nieistotna na poziomie  $p > 0,05$ .

f. „alcon”	Gatunek <i>Myrmica</i>	n	r, p	f. „rebeli”	Gatunek <i>Myrmica</i>	n	r, p
		<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)	59		$r = -0,17$ ns, $p = 0,193$		<i>M. scabrinodis</i> (stanowiskof. „rebeli”)
	<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)	56	$r = -0,14$ ns, $p = 0,30$		<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)	30	$r = -0,07$ ns, $p = 0,72$
	<i>M. sabuleti</i>	23	$r = -0,107$ ns, $p = 0,51$		<i>M. sabuleti</i>	47	$r = -0,07$ ns, $p = 0,65$
	<i>M. rubra</i>	30	$r = 0,02$ ns, $p = 0,90$		<i>M. schencki</i>	19	$r = -0,07$ ns, $p = 0,76$
	<i>M. ruginodis</i>	40	$r = 0,05$ ns, $p = 0,74$		Ogółem	14 7	$r = -0,06$ ns, $p = 0,46$
	<i>M. gallienii</i>	36	$r = -0,25$ ns, $p = 0,13$				
	Ogółem	24 4	$r = -0,10$ ns, $p = 0,11$				

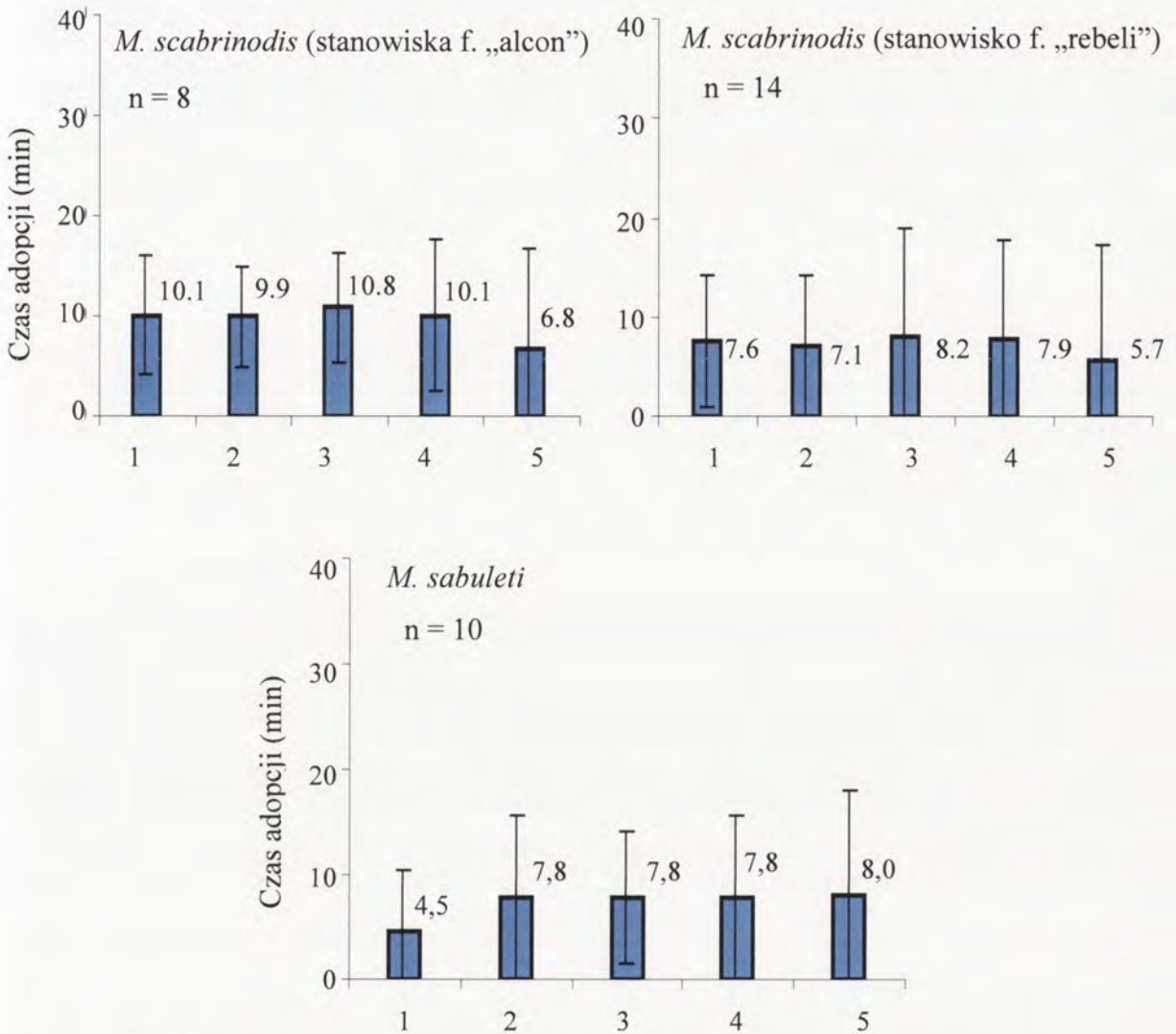
Liczba kolejno podrzucanych do kolonii *M. scabrinodis* larw formy „alcon” nie miała wpływu na czas trwania adopcji. Średni czas adopcji larw, które jako pierwsze podrzucono do kolonii (grupa 1) nie różnił się znacząco od średniego czasu adopcji kolejnych gąsienic (grupy 2-5) [ $H(4) = 1,4$ ,  $p = 0,8$ ;  $n = 13$  kolonii *M. scabrinodis* ze stanowisk formy „rebeli” i  $H(4) = 4,1$ ,  $p = 0,4$ ;  $n = 12$  kolonii *M. scabrinodis* ze stanowiska formy „alcon”] (ryc. 34). Robotnice *M. rubra* z sześciu kolonii równie chętnie adoptowały pierwsze, jak i wszystkie kolejne larwy, zaobserwowano natomiast, że *M. sabuleti*, *M. ruginodis* i *M. gallienii* szybko adoptowały tylko pierwszą z podrzucanych larw (ok. 6–8 min), kolejne natomiast dużo dłużej (18–24 min) (ryc. 34). Doświadczenie miało jednak zbyt mało powtórzeń, by dla każdego z gatunków *Myrmica* potwierdzić te zależności odpowiednim testem statystycznym.

W przypadku formy „rebeli” nie odnotowano różnic w średnim czasie adopcji pierwszych i kolejnych gąsienic przez *M. scabrinodis* ze stanowiska formy „rebeli” [ $H(4) = 5,7$ ,  $p = 0,2$ ]. Zbliżone do siebie były także średnie czasy adopcji kolejnych grup larw przez *M. scabrinodis* ze stanowisk formy „alcon” (ryc. 35), ale zbyt mała liczba powtórzeń nie

pozwoliła na statystyczne porównanie tych wartości. Między średnimi czasami adopcji larw formy „rebeli”, kolejno podrzucanych do kolonii *M. sabuleti* (ryc. 35), nie stwierdzono statystycznie istotnej różnicy [ $H(4) = 1,9, p = 0,7$ ].



Ryc. 34. Średni czas adopcji ( $\pm$  SD) larw formy „alcon” podrzucanych w kolejnych grupach (1-5) do kolonii różnych gatunków *Myrmica* (n – liczba kolonii, do których podrzucano larwy).



Ryc. 35. Średni czas adopcji (min  $\pm$  SD) larw formy „rebeli” podrzucanych w kolejnych grupach (1-5) do kolonii różnych gatunków *Myrmica* (n – liczba kolonii, do których podrzucano larwy).

#### 4.5. Tempo wzrostu i przeżywalność gąsienic przed zimowaniem w warunkach laboratoryjnych

Średnia masa użytych do adopcji larw formy „alcon” wynosiła 1,4 ( $\pm$  0,3) mg i była istotnie mniejsza od średniej masy larw formy „rebeli” równej 1,8 ( $\pm$  0,4) mg ( $Z = -8,59$ ,  $p < 0,001$ ). Po pierwszym tygodniu hodowli zaobserwowano szybszy przyrost masy ciała larw formy „rebeli” w porównaniu ze wzrostem gąsienic formy „alcon”. Trend ten utrzymał się przez cały ośmiotygodniowy okres obserwacji (do zimowania), zarówno w gniazdach *M. scabrinodis* (pochodzących ze stanowisk każdej z dwóch form *M. alcon*), jak i *M. sabuleti*.

Nie było różnic w tempie wzrostu larw formy „alcon” hodowanych w koloniach *M. scabrinodis* pochodzących ze stanowisk każdej z form motyli (największe, lecz nieistotne różnice zarysowały się w drugim tygodniu hodowli;  $Z = -1,4$ ,  $p = 0,13$ ). Średnia masa gąsienic w drugim tygodniu hodowli wynosiła  $3,9 (\pm 1,8)$  mg w koloniach *M. scabrinodis* ze stanowisk formy „alcon” i  $4,0 (\pm 1,6)$  mg w koloniach *M. scabrinodis* ze stanowisk formy „rebeli” (tab. 13). Nie było także różnic w tempie wzrostu larw rozwijających się w koloniach *M. scabrinodis* i *M. sabuleti*. Największą, choć nieistotną różnicę zaobserwowano w drugim tygodniu;  $Z = -0,9$ ,  $p = 0,36$ ; średnia masa larw w koloniach *M. sabuleti* wynosiła w tym czasie  $4,2 (\pm 1,7)$  mg (tab. 13). Dlatego dane odnośnie dynamiki wzrostu gąsienic w koloniach tych dwóch gatunków mrówek potraktowano łącznie.

Podobnie nie stwierdzono różnic w średnich masach ciała larw formy „rebeli” hodowanych w koloniach *M. scabrinodis* pochodzących ze stanowisk obu form motyli (najwyższa, choć nieistotna różnica, zarysowała się w ósmym tygodniu hodowli;  $Z = -1,1$ ,  $p = 0,3$ ), a także larw rozwijających się w koloniach *M. scabrinodis* i *M. sabuleti* (największa, też nieistotna, różnica pojawiła się w pierwszym tygodniu;  $Z = -1,3$ ,  $p = 0,15$ ). W pierwszym tygodniu średnia masa larw w koloniach *M. scabrinodis* ze stanowisk formy „alcon” wyniosła  $6,0 (\pm 2,2)$  mg, w koloniach *M. scabrinodis* ze stanowisk formy „rebeli” –  $6,3 (\pm 3,1)$  mg, a w koloniach *M. sabuleti* –  $6,5 (\pm 2,4)$  mg. W ósmym tygodniu było to, odpowiednio,  $27,2 (\pm 20,7)$  mg,  $21 (\pm 20,7)$  mg i  $20,5 (\pm 21,9)$  mg (tab. 14). Dlatego i w tym przypadku dane połączono.

Larw formy „rebeli” nie hodowano w koloniach *M. vandeli* i *M. gallienii*, dlatego danych o dynamice wzrostu larw formy „alcon” hodowanych u mrówek tych gatunków nie uwzględniono w porównaniu. Nie uwzględniono również danych dotyczących wzrostu gąsienic w koloniach *M. rubra* i *M. ruginodis* z powodu bardzo niskiej przeżywalności larw w koloniach tych gatunków. Te z gąsienic, które u tych mrówek przeżyły, w ósmym tygodniu hodowli osiągnęły średnią masę odpowiednio  $3,0 (\pm 0,5)$  mg i  $4,2 (\pm 2,1)$  mg (tab. 13).

Tab. 13. Przeżywalność i masa larw formy „alcon” w koloniach różnych gatunków *Myrmica* w fazie przedzimowej (od pierwszego do ósmego tygodnia hodowli). N - liczba larw w kolonii, P (%) - procent larw, które przeżyły w porównaniu do N na początku, M  $\pm$  SD – średnia masa ( $\pm$  SD) larw w mg.

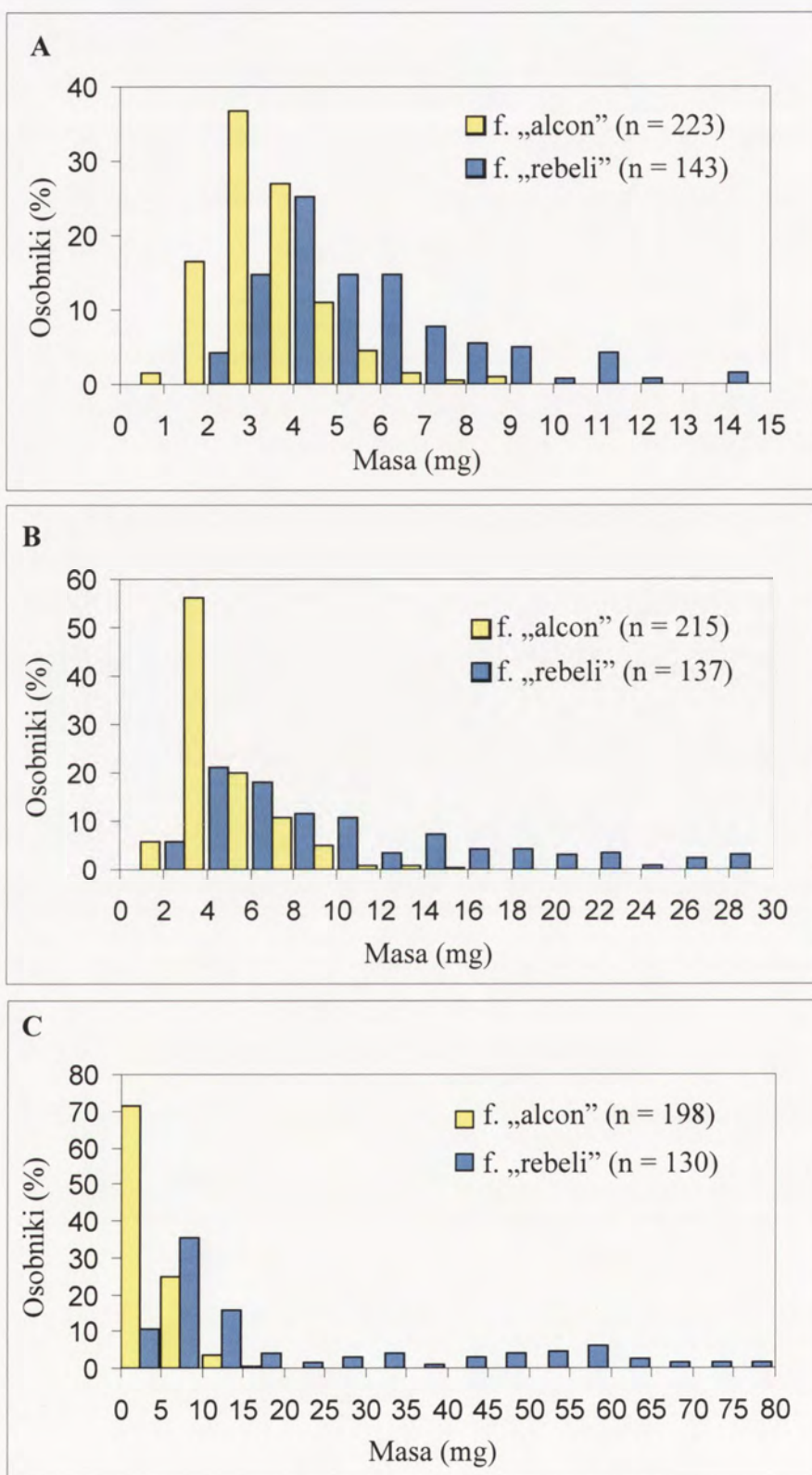
Gatunek <i>Myrmica</i>	Tydzień	0	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)	N	105	101	98	97	96	93	93	91	90
	P	100	96	93	92	91	89	89	87	86
	M	1,6	3,2	3,9	4,2	4,3	4,5	4,5	4,5	4,5
	$\pm$ SD	0,4	1,2	1,8	2,3	2,2	2,4	2,4	2,3	2,3
<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)	N	81	76	75	75	75	74	72	70	70
	P	100	94	93	93	93	92	89	86	86
	M	1,5	3,4	4,0	4,4	4,6	4,7	4,8	4,8	4,7
	$\pm$ SD	0,3	1,2	1,6	2,1	2,2	2,4	2,6	2,8	2,6
<i>M. scabrinodis</i> (ogółem)	N	186	177	173	172	171	167	165	161	160
	P	100	95	93	93	92	90	89	87	86
	M	1,5	3,2	3,9	4,3	4,5	4,6	4,6	4,6	4,6
	$\pm$ SD	0,4	1,2	1,7	2,2	2,2	2,4	2,5	2,5	2,4
<i>M. sabuleti</i>	N	61	46	44	43	41	40	39	38	38
	P	100	75	72	71	67	66	64	62	62
	M	1,6	3,3	4,2	4,7	4,7	4,8	4,6	4,8	4,7
	$\pm$ SD	0,4	1,4	1,7	2,3	2,1	2,0	1,7	1,9	1,8
<i>M. vandeli</i>	N	30	27	27	26	25	25	25	25	24
	P	100	90	90	87	83	83	83	83	80
	M	1,5	2,8	3,3	3,4	3,8	3,9	4,2	4,4	4,5
	$\pm$ SD	0,3	0,7	1,0	1,1	1,7	2,0	3,0	3,5	3,7
<i>M. gallienii</i>	N	120	103	100	100	97	95	94	89	85
	P	100	86	84	84	82	80	79	75	71
	M	1,3	2,6	3,0	3,0	3,1	3,2	3,2	3,3	3,9
	$\pm$ SD	0,3	0,7	0,8	1,0	0,9	1,0	1,1	0,9	1,2
<i>M. rubra</i>	N	41	7	7	7	6	6	6	5	4
	P	100	17	17	17	15	15	15	12	10
	M	1,5	2,4	2,8	2,6	3,1	2,9	3,1	3,1	3,0
	$\pm$ SD	0,3	0,6	0,7	0,5	0,5	0,6	1,0	0,6	0,5
<i>M. ruginodis</i>	N	83	12	8	5	4	4	4	4	4
	P	100	15	10	6	5	5	5	5	5
	M	1,4	2,6	2,9	3,3	3,7	3,9	4,0	3,7	4,2
	$\pm$ SD	0,3	1,2	0,7	1,3	1,6	1,5	1,8	1,8	2,1
<i>M. schencki</i>	N	43	2	2	2	2	2	2	2	2
	P	100	5	5	5	5	5	5	5	5
	M	1,3	2,5	2,8	2,9	3,2	3,4	3,5	3,8	3,8
	$\pm$ SD	0,2	0,4	1,1	1,3	1,3	1,7	1,8	2,2	1,8

Tab. 14. Przeżywalność i masa larw formy „rebeli” w koloniach różnych gatunków *Myrmica* w fazie przedzimowej (od pierwszego do ósmego tygodnia hodowli). N - liczba larw w kolonii, P (%) - procent larw, które przeżyły w porównaniu do N na początku,  $M \pm SD$  – średnia masa ( $\pm SD$ ) larw w mg,  $M_w$  - średnia masa larw wolno rosnących  $M_s$  - średnia masa larw szybko rosnących.

Gatunek <i>Myrmica</i>	Tygodnie	0	1	2	3	4	5	6	7	8	
<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)	N	66	61	58	57	57	57	56	55	54	
	P (%)	100	92	88	86	86	86	85	83	82	
	M	1,9	6,0	9,1	11,7	14,9	18,1	21,0	24,7	27,2	
	$\pm SD$	0,4	2,2	4,6	6,6	9,5	12,7	15,5	18,5	20,7	
	N=24	$M_s$	2,2	7,7	12,7	16,9	23,1	29,4	35,2	41,2	45,7
		$\pm SD$	0,2	2,1	4,4	5,9	7,9	10,0	11,4	12,7	13,3
N=30	$M_w$	1,8	5,0	6,1	7,0	7,9	8,1	8,4	8,5	8,5	
	$\pm SD$	0,3	1,4	2,1	2,6	3,4	3,5	3,2	3,1	2,9	
<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)	N	42	35	35	35	35	35	35	35	35	
	P (%)	100	83	83	83	83	83	83	83	83	
	M	1,7	6,3	8,4	10,6	12,9	15,7	17,3	19,5	21,0	
	$\pm SD$	0,4	3,1	5,4	7,2	9,8	13,7	16,3	19,8	22,5	
	N=9	$M_s$	1,9	9,2	14,5	29,8	26,0	34,8	40,6	48,3	53,2
		$\pm SD$	0,4	3,7	6,1	7,7	10,3	12,7	14,3	16,2	19,0
N=21	$M_w$	1,6	4,7	5,5	6,5	7,5	7,8	7,9	7,9	8,1	
	$\pm SD$	0,5	1,1	1,5	1,9	2,9	3,0	3,1	2,9	2,9	
<i>M. scabrinodis</i> (łącznie)	N	108	96	93	92	92	92	91	90	89	
	P (%)	100	89	86	85	85	85	84	83	82	
	M	1,8	6,1	8,7	11,1	13,9	16,8	18,9	21,5	23,5	
	$\pm SD$	0,4	2,5	4,9	6,8	9,6	13,1	15,8	18,9	21,4	
	N=33	$M_s$	2,1	8,1	13,2	17,7	23,9	30,9	36,7	43,1	47,8
		$\pm SD$	0,3	2,7	4,9	6,5	8,5	10,9	12,3	13,9	15,1
N=51	$M_w$	1,7	4,9	5,8	6,8	7,8	8,0	8,2	8,3	8,3	
	$\pm SD$	0,4	1,3	1,9	2,3	3,2	3,3	3,1	3,0	2,9	
<i>M. sabuleti</i>	N	50	47	45	45	45	45	45	43	41	
	P (%)	100	94	90	90	90	90	90	86	82	
	M	1,9	6,5	8,9	10,9	13,4	16,1	18,3	19,4	20,5	
	$\pm SD$	0,4	2,4	4,3	7,0	10,2	14,1	17,3	20,1	21,9	
	N=12	$M_s$	2,2	8,3	12,6	17,4	24,5	31,7	38,7	44,9	51
		$\pm SD$	0,2	2,3	4,4	6,5	8,4	10,5	13,7	16,1	17,5
N=28	$M_w$	1,7	5,6	6,7	7,2	7,1	7,2	7,5	7,5	7,8	
	$\pm SD$	0,4	1,6	2,6	3,8	2,9	2,8	3,2	3,1	3,3	
<i>M. rubra</i>	N	15	0								
	P (%)	100	0								
	M	1,7									
	$\pm SD$	0,2									
<i>M. schencki</i>	N	44	3	1	1	0					
	P (%)	100	7	2	2	0					
	M	1,5	6,3	10,5	7,0						
	$\pm SD$	0,5	3,7								

Między średnimi masami larw formy „alcon”, hodowanymi w koloniach *M. gallienii* i *M. vandeli*, nie zaobserwowano istotnych różnic (największa, lecz nieistotna, zarysowała się w trzecim tygodniu:  $Z = -1,7$ ,  $p = 0,08$ ; średnie masy larw w tym tygodniu hodowli wynosiły  $3,0 (\pm 0,8)$  mg u *M. gallienii* i  $3,3 (\pm 1,0)$  mg u *M. vandeli*) (tab. 13). W przypadku kolonii *M. gallienii* a *M. scabrinodis* i *M. sabuleti* różnice były istotne statystycznie do siódmego tygodnia hodowli (najmniejszą istotną różnicę w siódmym tygodniu stwierdzono między masami larw z kolonii *M. gallienii* i *M. sabuleti*;  $Z = -2,6$ ,  $p = 0,008$ ). W siódmym tygodniu średnie masy gąsienic w koloniach *M. gallienii*, *M. scabrinodis* i *M. sabuleti* wynosiły, odpowiednio,  $3,3 (\pm 0,9)$  mg,  $4,6 (\pm 2,5)$  mg i  $4,8 (\pm 1,9)$  mg (tab. 13). Między średnimi masami gąsienic z gniazd *M. vandeli* w porównaniu do *M. scabrinodis* i *M. sabuleti* nie stwierdzono istotnych różnic od drugiego do ósmego tygodnia hodowli. Jedyna różnica na granicy istotności ( $Z = -1,9$ ,  $p = 0,05$ ) zarysowała się w pierwszym tygodniu między średnimi masami larw z kolonii *M. scabrinodis* ( $3,2 \pm 1,2$  mg) i *M. vandeli* ( $2,8 \pm 0,7$  mg) (tab. 13).

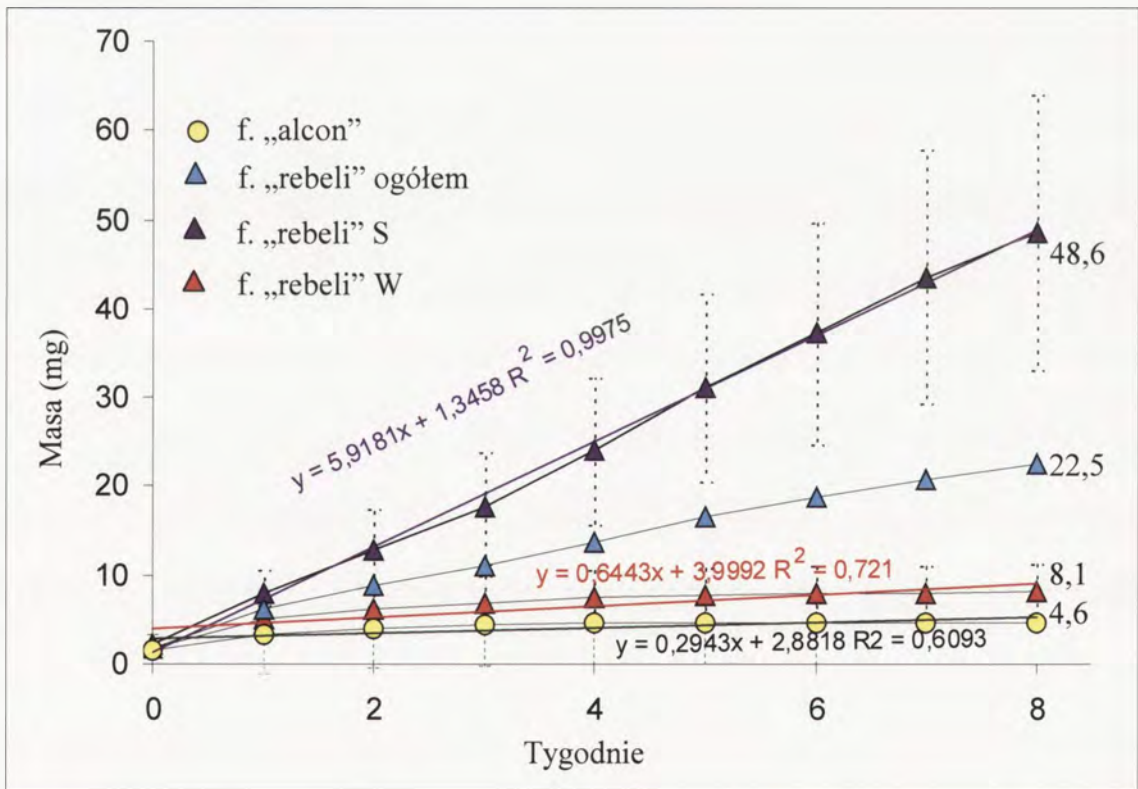
Po pierwszym tygodniu hodowli ponad połowę larw formy „alcon” w gniazdach *M. scabrinodis* i *M. sabuleti* stanowiły gąsienice o masie nie przekraczającej 3 mg, podczas gdy niemal wszystkie larwy (96%) formy „rebeli” przekroczyły tę masę, a niektóre z nich (ok. 10%) osiągnęły masę od 10 do 15 mg (ryc. 36A). Po trzech tygodniach różnice w dynamice wzrostu gąsienic obu form były już znacznie wyraźniejsze. Około 30% ze 137 gąsienic formy „rebeli” osiągnęło masy od 15 mg do 30 mg, podczas gdy masę 14 mg uzyskała tylko jedna (niespełna 0,5%) z 215 gąsienic formy „alcon”. Większość gąsienic (ok. 60%) nie przekroczyło masy 4 mg (ryc. 36B). Pod koniec ósmego tygodnia hodowli masa ok. 70% gąsienic formy „alcon” nie przekraczała 5 mg, a żadna gąsienica nie osiągnęła 20 mg. W tym samym czasie wśród gąsienic formy „rebeli” larwy o masie do ok. 5 mg stanowiły 11%, ponad połowa mieściła się w przedziale 5-15 mg, a ok. 35% stanowiły larwy o masie od 20 do 80 mg (ryc. 36C). Różnice między średnimi masami gąsienic obu form motyli, uzyskanymi w pierwszym, trzecim i ósmym tygodniu były istotne statystycznie ( $Z_{1tydz.} = -12,4$ ,  $p < 0,001$ ;  $Z_{3tydz.} = -11,8$ ,  $p < 0,001$ ;  $Z_{8tydz.} = -12,4$ ,  $p < 0,001$ ).



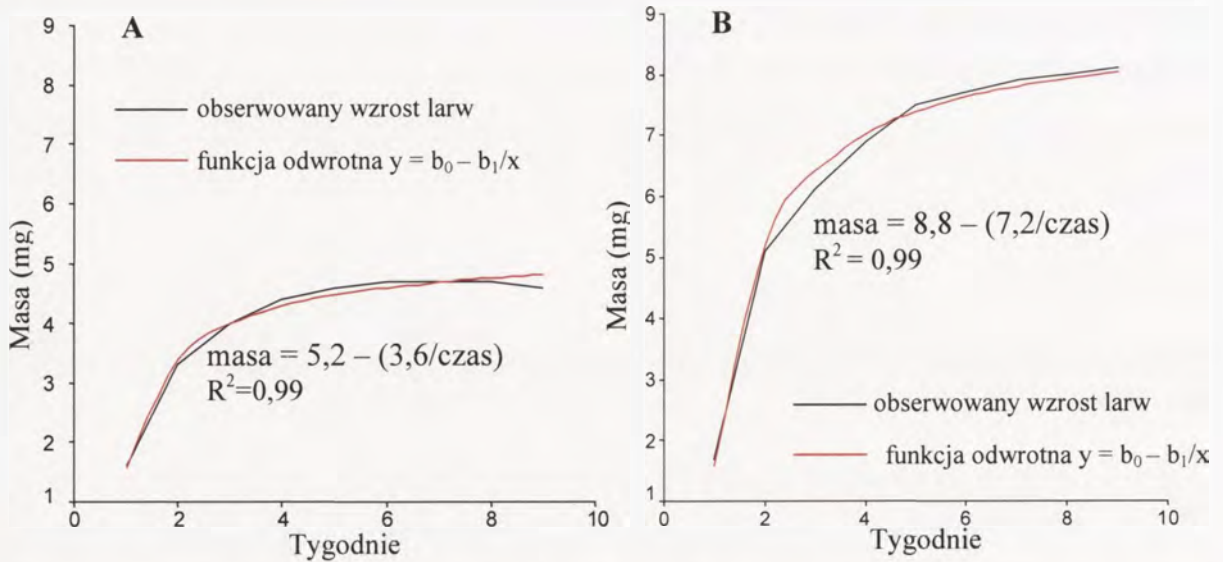
Ryc. 36. Udziały poszczególnych klas wielkości larw form „alcon” i „rebeli” hodowanych w warunkach laboratoryjnych w koloniach *M. scabrinodis* i *M. sabuleti*: A, B, C – stan, odpowiednio, po jednym, trzech i ośmiu tygodniach hodowli.



Gąsienice formy „alcon” rosły bardzo równomiernie przez okres około trzech pierwszych tygodni od adopcji, po czym następowało zahamowanie wzrostu, a u wielu larw stwierdzono nawet ubytek masy. Średni przyrost masy ciała dla wszystkich larw w ciągu ośmiu tygodni wynosił ok.  $0,3 \pm 0,8$  mg. Średnia masa gąsienic rozwijających się w koloniach *M. scabrinodis* i *M. sabuleti* od trzeciego do ósmego tygodnia hodowli utrzymywała się na stałym poziomie ok. 4 mg, a między średnimi masami w kolejnych tygodniach nie było statystycznie istotnej różnicy ( $H_{3-8 \text{ tydz.}} = 1,7$ ,  $p = 0,9$ ). Model regresji liniowej był słabo dopasowany do krzywej nakreślonej przez średnie masy larw formy „alcon” ( $R^2 = 0,6$ ) (ryc. 37). Dynamikę wzrostu większości gąsienic w okresie od pierwszego do ósmego tygodnia najlepiej oddaje model oparty na funkcji odwrotnej według równania  $y_{(\text{masa})} = 5,2 - 3,6/x_{(\text{czas})}$  ( $R^2 = 0,99$ ,  $F = 681,8$ ,  $p < 0,001$ ) (ryc. 38A).



Ryc. 37. Zmiany średnich mas ciała larw form „alcon” i „rebeli” (S – larwy szybko rosnące, W – larwy wolno rosnące) wraz wyznaczeniem równań regresji liniowych.



Ryc. 38. Funkcje najlepiej ilustrujące zależność tempa wzrostu od czasu larw formy „alcon” (A) i wolno rosnących larw formy „rebeli” (B) od pierwszego do ósmego tygodnia hodowli w koloniach *M. scabrinodis* i *M. sabuleti*.

Średnia masa gąsienic formy „rebeli” wzrastała szybko przez cały okres obserwacji. Po ósmym tygodniu hodowli wynosiła 22,5 mg. Tempo wzrostu poszczególnych osobników było jednak bardzo nierównomierne. W trzecim tygodniu hodowli zaobserwowano, że część larw wyróżnia się większym przyrostem masy, co stało się podstawą do wyodrębnienia dwóch grup wśród larw formy „rebeli”. Określono je jako wolno rosnące (larwy W) i szybko rosnące (larwy S) (przez analogię z terminologią angielską: „fast-” i „slowdevelopers”; Thomas i in. 1998) (ryc. 39). Sześć osobników, których masy w końcu ósmego miesiąca kształtowały się na poziomie 15-20 mg, a które nie przeżyły zimowania, wykluczono z analizy. Odrzucono również gąsienice, które nie dożyły ósmego tygodnia hodowli. Z podziału na dwie grupy wzrostowe, dokonanego na podstawie kąta nachylenia krzywej, nakreślonej przez masy poszczególnych osobników w stosunku do osi x (według liniowego modelu regresji), a także przebiegu wzrostu w kolejnych tygodniach (do ok. 35) hodowli, wynika, że szybko rosnące gąsienice formy „rebeli” stanowiły ok. 36% wszystkich larw ( $n = 124$ ). Stosunek larw S do W wynosił 1:1,8. Zależność między masą larw szybko rosnących a czasem hodowli najlepiej opisuje model liniowy:  $y_{(masa)} = 1,345 + (5,91 \cdot x_{(tydzień)})$  ( $R^2 = 0,99$ ,  $F = 1373$ ,  $p < 0,001$ ) (ryc. 37). Współczynnik określający kąt nachylenia krzywej wyznaczonej przez masy larw w stosunku do osi x wynosił dla nich średnio  $5,9 (\pm 2,8)$ . Między średnimi masami larw S ( $n = 45$ ) w każdym z siedmiu kolejnych tygodni hodowli w stosunku do stanu z poprzedniego tygodnia były wyraźne, statystycznie istotne różnice (najmniejsza istotnie

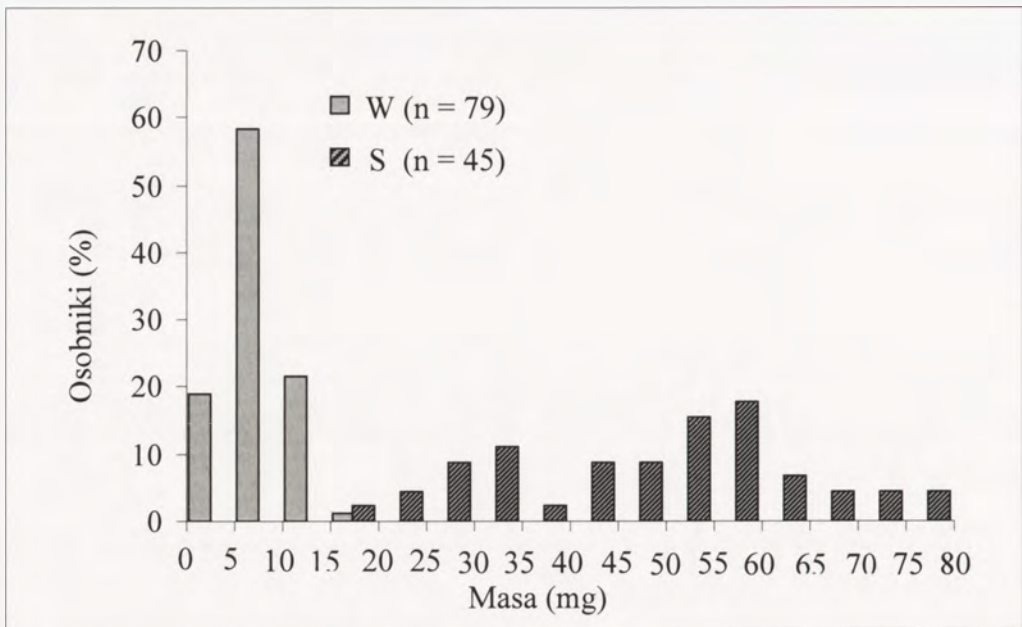
statystycznie różnica zarysowała się pomiędzy szóstym a siódmym tygodniem [ $t(88) = -2,2, p = 0,02$ ], natomiast między siódmym, a ósmym tygodniem nie stwierdzono już istotnej różnicy [ $t(88) = -1,6, p = 0,11$ ].

U gąsienic wolno rosnących od trzeciego tygodnia dało się zauważyć silne zahamowanie wzrostu; przyrost masy wynosił średnio 0,3 mg na tydzień. Współczynnik kąta nachylenia krzywej wzrostu gąsienic w stosunku do osi x według modelu liniowego wynosił średnio 0,6 ( $\pm 0,3$ ) (ryc. 37). Funkcja liniowa nie oddaje jednak dobrze natury dynamiki wzrostu larw W ( $R^2 = 0,7$ ). Zależności między masą a czasem hodowli (przed zimowaniem), podobnie jak w przypadku larw formy „alcon”, najlepiej opisuje funkcja odwrotna  $y_{(masa)} = 8,83 - 7,26/x_{(czas)}$  ( $R^2 = 0,99, F = 1332,1, p < 0,001$ ) (ryc. 38B). Nie było statystycznie istotnej różnicy między średnimi masami larw ( $n = 79$ ) od czwartego do ósmego tygodnia hodowli (największa, lecz nieistotna statystycznie różnica zarysowała się między trzecim a czwartym tygodniem [ $t(156) = -1,2, p = 0,2$ ]).

Blisko 80% larw wolno rosnących w ósmym tygodniu hodowli stanowiły gąsienice o masie ciała od 2 do 10 mg, a największa z grupy W ważyła 15,5 mg. W grupie szybko rosnących ponad 70% stanowiły larwy ważące od 40 do 80 mg (ryc. 40). Średnia masa szybko rosnących larw w ósmym tygodniu w koloniach *M. scabrinodis* i *M. sabuleti* wynosiła 48,6 ( $\pm 15,5$ ) mg i była statystycznie istotnie większa [ $t(45) = 17,3, p < 0,001$ ] niż średnia masa larw wolno rosnących, równa – 8,1 ( $\pm 3,0$ ) mg.



Ryc. 39. Dymorficzne larwy formy „rebeli”: larwa szybko rosnąca (po lewej) i cztery larwy wolno rosnące w ósmym tygodniu hodowli.



Ryc. 40. Porównanie klas wielkości w obrębie grup wolno rosnących (W) i szybko rosnących (S) larw formy „rebela” w ósmym tygodniu hodowli.

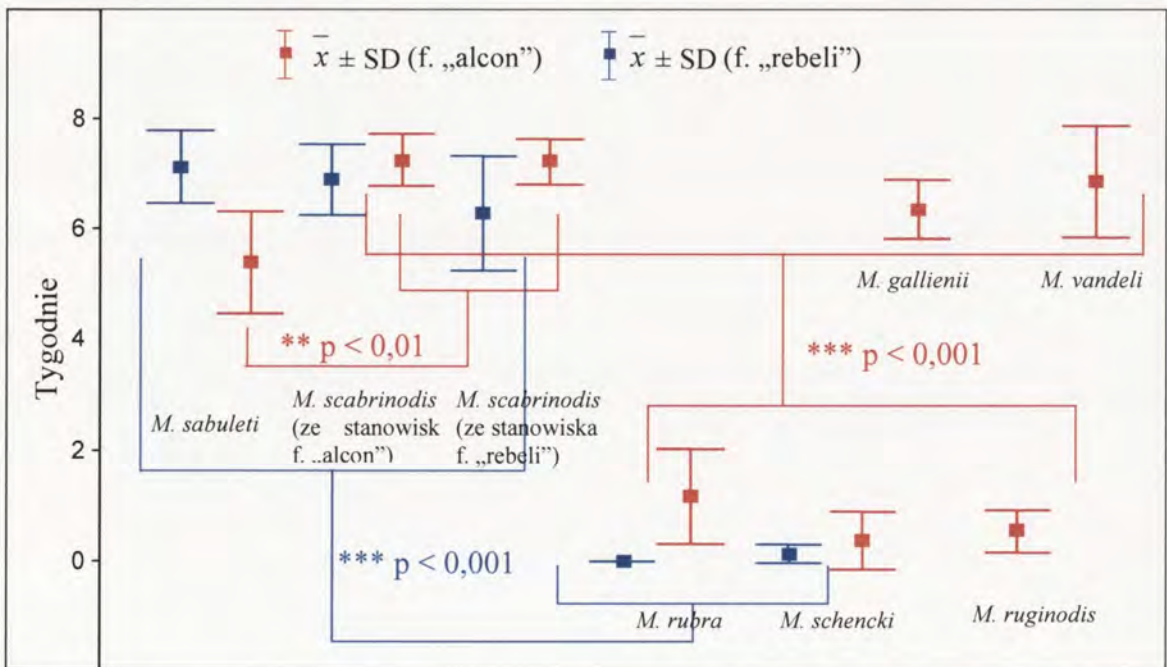
Po wyłonieniu się tych dwóch grup wzrostowych gąsienic możliwe było określenie średniej masy początkowej larw dla każdej grupy. W chwili adopcji larwy wolno rosnące miały średnią masę  $1,7 (\pm 0,4)$  mg, zaś szybko rosnące były cięższe –  $2,1 (\pm 0,3)$  mg, co było różnicą statystycznie istotną [ $t_{(102)} = 5,4$ ,  $p < 0,001$ ]. Preadopcyjne larwy formy „rebela”, zarówno S, jak i W, były statystycznie istotnie cięższe od preadopcyjnych larw formy „alcon” [odpowiednio  $t_{(573)} = 11,6$ ,  $p < 0,001$  i  $t_{(601)} = 5,6$ ,  $p < 0,001$ ]. W ciągu 8-tygodniowej hodowli gąsienice typu W formy „rebela” również osiągały większe masy ciała niż larwy formy „alcon” (ryc. 37, tab. 14).

W trakcie 8-tygodniowej hodowli okazało się, że przeżywalność larw *M. alcon* (obu form) w koloniach różnych gatunków *Myrmica* była różna (ryc. 41). W przypadku formy „alcon” najwyższą średnią przeżywalność miały gąsienice hodowane z *M. scabrinodis* – niezależnie czy pochodzącymi ze stanowisk tej formy, czy też formy „rebela” (średnio po ok. 7,2 tygodnia) oraz *M. vandeli* (średnio 6,8 tyg.). Średnie czasy przeżywalności u tych gatunków nie różniły się w sposób statystycznie istotny (tab. 15). Nieco niższą średnią przeżywalność larw stwierdzono w koloniach *M. gallienii* (6,4 tyg.). Była ona istotnie statystycznie niższa niż przeżywalność w gniazdach *M. scabrinodis* (tab. 15, ryc. 41). Jeszcze niższa przeżywalność była w koloniach *M. sabuleti* (5,4 tyg.), która istotnie różniła się od przeżywalności larw w koloniach *M. scabrinodis* ze stanowisk każdej z form oraz koloniach *M. vandeli* (tab. 15, ryc. 41). Bardzo wysoka śmiertelność larw formy „alcon” panowała w koloniach *M. rubra* (średnia przeżywalność 1,2 tyg.), *M. ruginodis* (0,5 tyg.) i *M. schencki*

(0,4 tyg.); między przeżywalnością larw w koloniach tych gatunków mrówek a ich przeżywalnością u *M. scabrinodis*, *M. vandeli*, *M. sabuleti* i *M. gallienii* były wysoce istotne statystycznie różnice (tab. 15, ryc. 41) .

W przypadku formy „rebeli” najwyższą średnią przeżywalność larw w ciągu ośmiu tygodni obserwacji odnotowano w koloniach *M. sabuleti* (średnio 7,1 tyg.) i *M. scabrinodis* (6,9 tyg. w koloniach ze stanowisk formy „alcon” i 6,3 tyg. w koloniach ze stanowisk formy „rebeli”); między tymi średnimi nie było istotnych statystycznie różnic (tab. 15). Największa śmiertelność larw była w koloniach *M. rubra*, gdzie żadna z gąsienic nie przeżyła pierwszego tygodnia hodowli, natomiast w koloniach *M. schencki* średnia przeżywalność wyniosła 0,1 tyg. (ryc. 41). W przypadku tych gatunków średnia przeżywalność larw w ich koloniach była istotnie niższa niż w koloniach *M. scabrinodis* pochodzącej ze stanowisk form „alcon” i „rebeli”, a także w koloniach *M. sabuleti* (tab. 15).

Nie stwierdzono istotnej różnicy w masach początkowych gąsienic preadopcyjnych obu form motyli, które nie dożyły ósmego tygodnia hodowli, a tymi, które przeżyły w koloniach *M. sabuleti* i *M. scabrinodis* (dla formy „alcon”:  $Z = -1,1$ ,  $p > 0,05$ ; dla formy „rebeli”:  $Z = -1,8$ ,  $p > 0,05$ ). Natomiast w koloniach *M. gallienii* istotnie niższą przeżywalność zaobserwowano w przypadku mniejszych gąsienic formy „alcon”, których średnia masa początkowa wynosiła  $1,2 (\pm 0,2)$  mg ( $Z = -4,6$ ,  $p < 0,001$ ).



Ryc. 41. Porównanie średnich czasów ( $\pm$  SD) przeżywalności larw form „alcon” i „rebeli” w fazie przedzimowej (od pierwszego do ósmego tygodnia hodowli) w koloniach różnych gatunków mrówek *Myrmica* z podaniem najbardziej istotnych statystycznie różnic w przeżywalności u różnych wybranych gospodarzy między niektórymi koloniami.

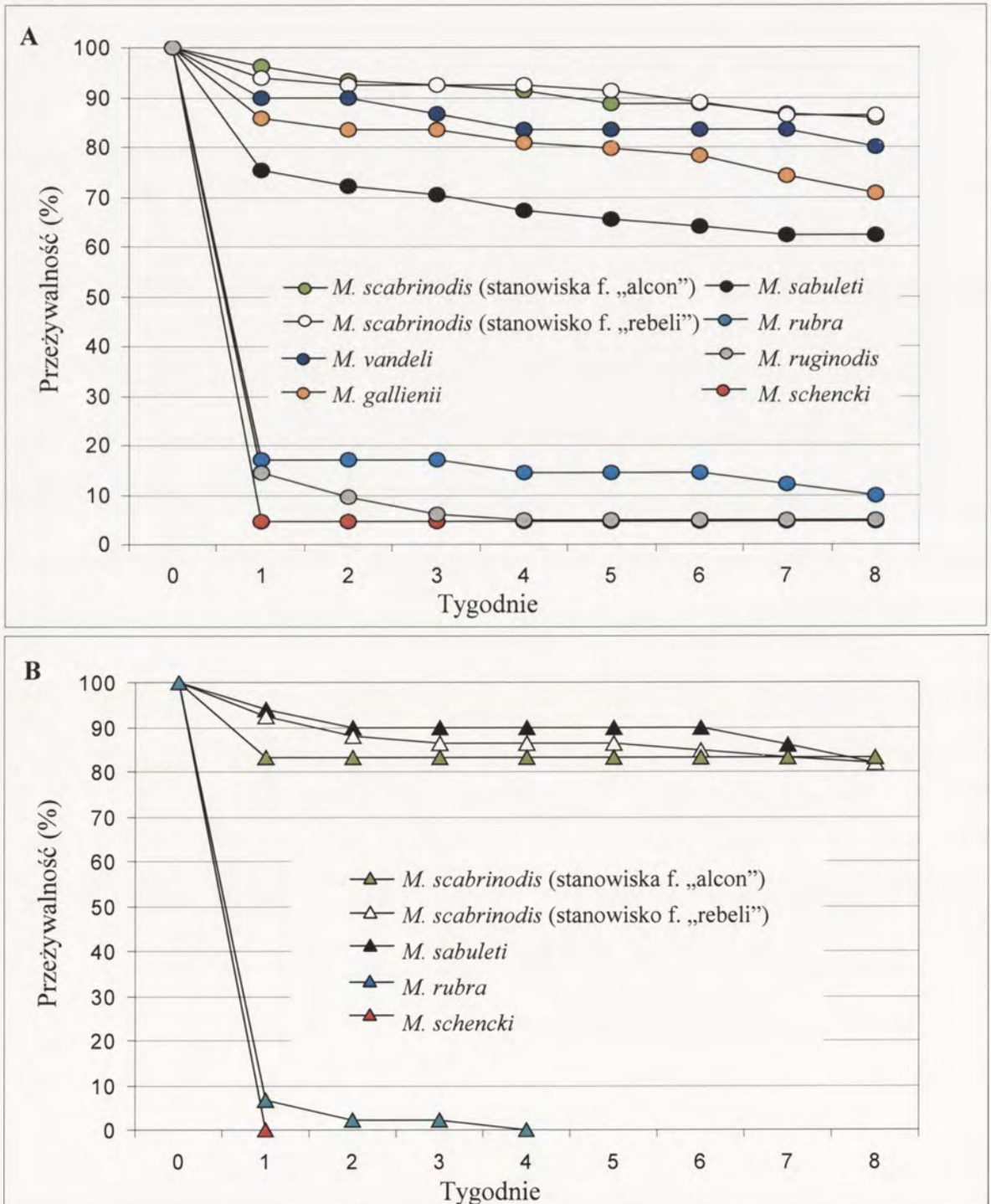
Tab. 15. Różnice średniej przeżywalności larw form „alcon” (po prawej) i „rebeli” (po lewej) w koloniach różnych gatunków mrówek *Myrmica* w ciągu ośmiu tygodni hodowli; wg testu t-Studenta: ns – różnica nieistotna,  $p > 0,05$ ; \* -  $p < 0,05$ ; \*\* -  $p < 0,01$ ; - \*\*\* -  $p < 0,001$ .

	Forma „alcon”							
Gatunek <i>Myrmica</i>	<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)	<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)	<i>M. sabuleti</i>	<i>M. vandeli</i>	<i>M. gallienii</i>	<i>M. rubra</i>	<i>M. ruginodis</i>	<i>M. schencki</i>
<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)		ns t(184) = 0,06	*** t(85) = -3,7	ns t(133) = -0,9	* t(214) = -2,5	*** t(65) = -21,6	*** t(186) = -23,2	*** t(95) = -20,7
<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)	ns t(72) = 1,0		*** t(92) = -3,6	ns t(109) = -0,9	* t(198) = -2,5	*** t(120) = -13,5	*** t(162) = -21,9	*** t(122) = -18,2
<i>M. sabuleti</i>	ns t(114) = 0,5	ns t(71) = 1,4		* t(65) = -2,0	ns t(104) = -1,8	*** t(98) = -6,8	*** t(82) = -9,8	*** t(92) = -9,6
<i>M. vandeli</i>					ns t(148) = 0,7	*** t(69) = -8,7	*** t(38) = -11,8	*** t(45) = -11,5
<i>M. gallienii</i>						*** t(159) = -9,8	*** t(197) = -17,4	*** t(129) = -15,9
<i>M. rubra</i>	*** t(65) = 21,6	*** t(41) = 12,2	*** t(49) = 21,8				ns t(57) = 1,3	ns t(67) = -1,6
<i>M. ruginodis</i>								ns t(124) = -0,5
<i>M. schencki</i>	*** t(72) = 20,7	*** t(43) = 11,9	*** t(54) = -20,9			ns t(57) = 0,8		
	Forma „rebeli”							

Najwyższą śmiertelność larw obu form motyli odnotowano w pierwszym tygodniu hodowli. Okresu tego nie przeżyło 190 (34%) ze 564 larw formy „alcon” oraz 71 (33%) z 217 larw formy „rebeli”. Od drugiego do ósmego tygodnia zginęło dalszych 57 larw formy „alcon” (10%) i 16 formy „rebeli” (7%). Stopień przeżywalności gąsienic w kolejnych tygodniach był mocno zróżnicowany w zależności od gatunku gospodarza (ryc. 42A,B, tab.13, 14). W przypadku formy „alcon” bardzo wysoka przeżywalność larw była w koloniach *M. scabrinodis*: 95% po pierwszym tygodniu, 93% po trzech i 86% po ośmiu tygodniach. Różnice między dynamiką przeżywalności larw w koloniach *M. scabrinodis*, pochodzących ze stanowisk form „alcon” i „rebeli” (odpowiednio 96% i 94% po pierwszym tygodniu, 92% i 93% po trzecim oraz 86% i 86% po ósmym), nie były istotne statystycznie (tab. 13, 16). W gniazdach *M. vandeli* przeżyło 90% po pierwszym, 87% po trzecim i 80% osobników po ósmym tygodniu, ale nie stwierdzono by różnice w dynamice przeżywalności larw w koloniach tego gatunku a dynamice ich przeżywalności u *M. scabrinodis* były istotne statystycznie (rys. 42A, tab. 16). Niższą przeżywalność larw niż w koloniach *M. scabrinodis* obserwowano w gniazdach *M. gallienii* – odpowiednio 86%, 84% i 71% (tab. 13, ryc. 42A). W tym przypadku różnica w stosunku do dynamiki przeżywalności w koloniach *M. scabrinodis* ze stanowisk formy „alcon” była istotna statystycznie w pierwszym i ósmym tygodniu, a w przypadku *M. scabrinodis* ze stanowiska formy „rebeli” różnica nie była istotna tylko po pierwszym tygodniu hodowli (tab. 16). Znacznie gorszym gospodarzem od *M. scabrinodis* okazała się *M. sabuleti*: 75% przeżywalności po pierwszym, 71% po trzecim i 62% po ósmym tygodniu hodowli (tab. 13, ryc. 42A). Między dynamikami przeżywalności w koloniach tego gatunku a koloniami *M. scabrinodis* była bardzo wyraźna statystyczna różnica (tab. 16), natomiast nie wykazano istotnych różnic w porównaniu z przeżywalnością u *M. vandeli* i *M. gallienii* (tab. 16). Najniższą przeżywalność gąsienic formy „alcon” odnotowano w gniazdach *M. rubra* (17% po pierwszym, 17% po trzecim i 10% po ósmym tygodniu), *M. ruginodis* (odpowiednio 15%, 6% i 5%) oraz *M. schencki* (5%, 5% i 5%) (tab. 13, ryc. 42A). Dynamika przeżywalności w koloniach tych mrówek była znacząco niższa niż w koloniach *M. scabrinodis*, *M. vandeli*, *M. gallienii* i *M. sabuleti* (tab. 16)

Różnice w dynamice przeżywalności formy „rebeli” w koloniach *M. scabrinodis* pochodzącej ze stanowisk form „alcon” i „rebeli” (odpowiednio 92% i 83% po pierwszym, 86% i 83% po trzecim oraz 82% i 83% po ósmym tygodniu) (tab. 14, ryc. 42B) nie były istotne statystycznie (tab. 16). Dynamika przeżywalności larw w koloniach *M. sabuleti* (94%, 90% i 82%) nie różniła się istotnie od dynamiki przeżywalności w koloniach *M. scabrinodis* pochodzących ze stanowisk obu form *M.alcon* (tab. 16, ryc. 42B). Najniższa przeżywalność

panowała w koloniach *M. rubra* i *M. schencki* (tab. 14, ryc. 42B). W koloniach *M. rubra* pierwszego tygodnia hodowli nie przeżyła żadna larwa (tab. 14, ryc. 42B). W koloniach *M. schencki* po pierwszym tygodniu zaobserwowano bardzo wysoką śmiertelność larw (93%), co istotnie różniło się od ich przeżywalności w koloniach *M. scabrinodis* i *M. sabuleti* (tab. 16). Po trzecim tygodniu w koloniach *M. schencki* nie było już ani jednej żywej gąsienicy „rebela” (tab. 14, ryc. 42B).



Ryc. 42. Przeżywalność larw form „alcon” (A) i „rebela” (B) w koloniach różnych gatunków mrówek *Myrmica* w fazie przedzimowej (od pierwszego do ósmego tygodnia hodowli).



Tab. 16. Różnice w przeżywalności larw form „alcon” (po prawej) i „rebeli” (po lewej) w koloniach różnych gatunków mrówek *Myrmica* po pierwszym, trzecim i ósmym tygodniu hodowli; wg testu  $\chi^2$  z poprawką Yatesa (podane liczby oznaczają wartości  $\chi^2$ ): ns – różnica nieistotna,  $p > 0,05$ ; \* -  $p < 0,05$ ; \*\* -  $p < 0,01$ ; - \*\*\* -  $p < 0,001$ .

		Forma „alcon”																							
Gatunek <i>Myrmica</i>	<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)	<i>scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)						<i>M. sabuleti</i>			<i>M. vandeli</i>			<i>M. gallienii</i>			<i>M. rubra</i>			<i>M. ruginodis</i>			<i>M. schencki</i>		
Tydzień	1	3	8	1	3	8	1	3	8	1	3	8	1	3	8	1	3	8	1	3	8	1	3	8	
<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)				ns 0,1	ns 0,05	ns 0,005	*** 14,4	*** 12,3	*** 10,7	ns 0,7	ns 0,4	ns 0,5	* 5,9	ns 3,4	* 6,3	*** 91,8	*** 77,9	*** 70,9	*** 125,7	*** 135,8	*** 118, 1	*** 116, 5	*** 102,0	*** 81,8	
<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)	ns 1,3	ns 0,02	ns 0,003				** 8,2	** 10,5	** 9,8	ns 0,07	ns 0,3	ns 0,3	ns 2,4	* 4,5	* 5,8	*** 70,2	*** 67,0	*** 63,8	*** 100,6	*** 119,5	*** 106, 9	*** 91,9	*** 88,5	*** 73,8	
<i>M. sabuleti</i>	ns 1,7	ns 0,4	ns 0,01	ns 0,001	ns 0,09	ns 0,05				ns 1,8	ns 1,6	ns 2,1	ns 2,3	ns 2,4	ns 1,0	*** 31,1	*** 25,9	*** 25,8	*** 50,3	*** 61,4	*** 52,2	*** 48,0	*** 41,8	*** 33,0	
<i>M. vandeli</i>													ns 0,1	ns 0,03	ns 0,6	*** 34,0	*** 30,9	*** 33,6	*** 52,3	*** 67,9	*** 62,8	*** 50,2	*** 46,8	*** 40,5	
<i>M. gallienii</i>																*** 63,6	*** 57,2	*** 43,6	*** 96,7	*** 112,3	*** 82,4	*** 87,5	*** 80,3	*** 53,0	
<i>M. rubra</i>																			ns 0,004	ns 2,5	ns 0,3	ns 2,2	ns 2,2	ns 0,2	
<i>M. ruginodis</i>																						ns 1,8	ns 0,01	ns 0,1	
<i>M. schencki</i>	*** 47,9	*** 54,7	-	*** 76,0	*** 71,5	-	*** 67,9	*** 68,6	-							-	-	-							
		Forma „rebeli”																							

W porównaniu z gąsienicami formy „alcon”, larwy formy „rebeli” znacząco lepiej przeżywały w koloniach *M. sabuleti* (tab. 17). W gniazdach *M. scabrinodis* pochodzącej ze stanowisk formy „alcon” po pierwszym tygodniu hodowli przeżywalność larw „alcon” była istotnie wyższa niż larw „rebeli” ( $\chi^2 = 5,4$ ,  $p = 0,02$ ), ale w kolejnych tygodniach nie było już między nimi istotnych różnic. Nie było też statystycznie istotnej różnicy w przeżywalności obu form motyli w koloniach *M. scabrinodis* pochodzącej ze stanowisk formy „rebeli” oraz w koloniach *M. schencki* (tab. 17).

Tab. 17. Porównanie istotności różnic w przeżywalności larw form „alcon” i „rebeli” w koloniach *M. scabrinodis*, *M. sabuleti* i *M. schencki*; wg testu  $\chi^2$  z poprawką Yatesa. Wymieniona forma oznaczała się wyższą przeżywalnością larw.

Gatunek <i>Myrmica</i>	Tygodnie		
	1	3	8
<i>M. scabrinodis</i> (stanowiska f. „alcon”)	„alcon” $\chi^2 = 5,4$ $p < 0,05$	ns $\chi^2 = 1,8$ $p > 0,1$	ns $\chi^2 = 0,01$ $p > 0,1$
<i>M. scabrinodis</i> (stanowisko f. „rebeli”)	ns, $\chi^2 = 4,5^{-5}$ $p > 0,5$	ns, $\chi^2 = 0,9$ $p > 0,1$	ns, $\chi^2 = 0,3$ $p > 0,1$
<i>M. sabuleti</i>	„rebeli” $\chi^2 = 5,7$ $p < 0,05$	„rebeli” $\chi^2 = 5,3$ $p < 0,05$	„rebeli” $\chi^2 = 3,3$ $p < 0,05$
<i>M. schencki</i>	ns $\chi^2 = 7,5^{-4}$ $p > 0,1$	ns $\chi^2 = 4,1^{-4}$ $p > 0,1$	-

#### 4.6. Wzrost gąsienic poddanych zimowaniu

Hodowle modraszków w warunkach niskiej temperatury okazały się zadaniem technicznie trudnym i w ich trakcie, zwłaszcza po okresie chłodzenia, mimo starań o zapewnienie odpowiednich warunków hodowli, obserwowano wysoką śmiertelność larw z powodu infekcji bakteryjnych i grzybowych w koloniach wszystkich gatunków *Myrmica*. Bardzo niską przeżywalność miały zwłaszcza gąsienice formy „alcon”. Z 10 larw, które przeżyły ośmiotygodniowy okres hodowli w koloniach *M. rubra*, *M. ruginodis* i *M. schencki*, żadna nie przeżyła zimowania. Ze 114 gąsienic hodowanych w koloniach *M. gallienii*, *M. sabuleti*, *M. scabrinodis* i *M. vandeli* hibernację wprowadzoną w 10 tygodniu hodowli przeżyło 57, tj. 50% larw. Średni czas zimowania wynosił ok. 105 dni. Najwyższą śmiertelność larw zaobserwowano w koloniach *M. gallienii* (77%), a najniższą w koloniach *M. scabrinodis* i *M. vandeli* (odpowiednio 40% i 42%), czyli u tych mrówek, z którymi larwy

były przed zimowaniem najlepiej zintegrowane. Między przeżywalnością w koloniach *M. gallienii* a *M. scabrinodis/M. vandeli* była istotna statystycznie różnica ( $\chi^2 = 7,9$ ,  $p < 0,05$ ) (tab. 18). Śmiertelność w koloniach *M. sabuleti* była nieco wyższa niż w koloniach *M. scabrinodis/M. vandeli*; z 18 larw przeżyło osiem (44%), jednak różnica ta nie była istotna statystycznie ( $\chi^2 = 1,2$ ,  $p > 0,05$ ). Między przeżywalnością larw w koloniach *M. gallienii* a *M. sabuleti* nie było statystycznie istotnej różnicy ( $\chi^2 = 1,8$ ,  $p > 0,05$ ). Z 21 gąsienic, których schładzanie rozpoczęto w 16 tygodniu hodowli i kontynuowano przez ok. 94 dni, w gniazdach *M. scabrinodis* i *M. vandeli* przeżyło 12 (57%) (tab. 18).

Średnia masa ciała gąsienic formy „alcon”, które przetrwały zimowanie, wynosiła – przed rozpoczęciem schładzania hodowli, tj. w 10 tygodniu – 4,0 ( $\pm 1,7$ ) mg. Pod koniec okresu zimowania larwy ważyły przeciętnie 3,0 ( $\pm 1,2$ ) mg; w czasie zimowania utraciły średnio ok. 20% masy (tab. 18). Nie było statystycznie istotnej różnicy w średnich masach larw, które przeżyły i nie przeżyły zimowania w gniazdach *M. sabuleti* i *M. scabrinodis* i *M. vandeli*, zarówno w grupie larw chłodzonych od 10 tygodnia [odpowiednio  $t(16) = 0,3$ ,  $p = 0,75$  i  $t(73) = 0,6$ ,  $p = 0,49$ ], jak i w grupie larw chłodzonych od 16 tygodnia [ $t(19) = 1,3$ ,  $p = 0,18$ ]. W gniazdach *M. gallienii* natomiast przeżyły tylko największe larwy o średniej masie początkowej większej niż 4 mg [ $t(19) = 3,1$ ,  $p = 0,006$ ].

Z 38 gąsienic formy „rebli” hodowanych w gniazdach ich gospodarzy naturalnych, *M. scabrinodis* i *M. sabuleti*, okres chłodzenia, trwający od 10 tygodnia hodowli przez ok. 127 dni, przeżyło 21 (55%), natomiast z 29 larw zimujących od 16 tygodnia przez ok. 90 dni przeżyły 23 (79%) (tab. 18). Z 43 larw u *M. scabrinodis* przeżyło 30 (69%), natomiast z 24 larw u *M. sabuleti* przeżyło 14 (58%) Przeżywalność larw w koloniach obu tych gatunków mrówek nie różniła się statystycznie ( $\chi^2 = 0,3$ ,  $p > 0,1$ ).

W czasie chłodzenia w grupie larw zimujących od 10 tygodnia zaobserwowano wyższą śmiertelność larw typu W; hibernację przetrwało dziewięć (75%) z 12 larw typu S i 12 (46%) z 26 larw typu W (tab. 18). W grupie larw chłodzonych od 16 tygodnia przeżywalność larw obu typów była wyższa – przeżyło, odpowiednio, osiem (89%) z dziewięciu larw i 15 (75%) z 20 larw. (tab. 18). Dłuższy czas zimowania powodował istotne podwyższenie śmiertelności larw wolno rosnących ( $\chi^2 = 3,9$ ,  $p < 0,05$ ), czego nie stwierdzono w przypadku gąsienic szybko rosnących ( $\chi^2 = 0,05$ ,  $p > 0,1$ ).

Tab. 18. Przeżywalność i ubytek masy ciała larw formy „alcon” oraz wolno- (W) i szybko rosnących (S) larw formy „rebeli” podczas okresu chłodzenia od 10 i 16 tygodnia hodowli. N – liczba larw poddanych chłodzeniu, N<sub>K</sub> – liczba larw, które przeżyły hibernację, N<sub>K</sub>(%) – procent larw, które przeżyły hibernację, M<sub>P</sub> – masa (mg) początkowa larw (początek chłodzenia), które przeżyły hibernację, M<sub>K</sub> – masa (mg) końcowa larw po zimowaniu, M<sub>S</sub> – masa (mg) początkowa larw, które nie przeżyły hibernacji, Um(mg) –średni ubytek masy podczas hibernacji, Um(%) – procentowy średni ubytek masy podczas hibernacji.

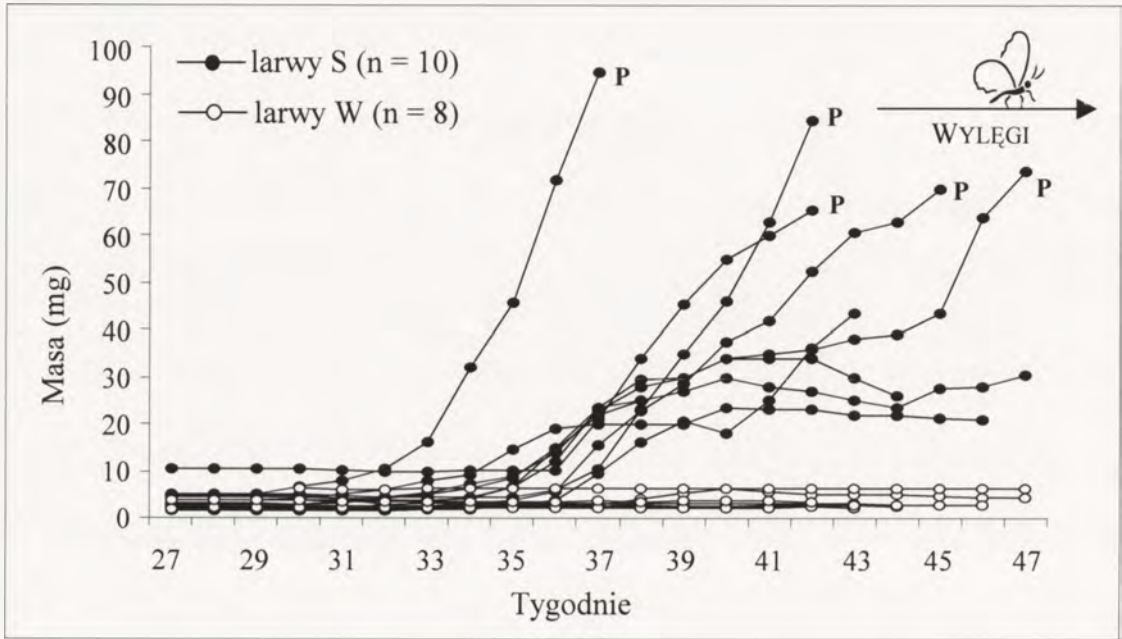
Termin chłodzenia	Forma <i>M. alcon</i> (i gatunek <i>Myrmica</i> )	N	N <sub>K</sub>	N <sub>K</sub> (%)	M <sub>P</sub> ± SD	M <sub>K</sub> ± SD	M <sub>S</sub> ± SD	Um (mg)	Um (%)
Od 10 tygodnia (ok. 112 dni chłodzenia)	„alcon” ( <i>M. gallienii</i> )	21	5	23	5,9 ± 1,6	4,5 ± 1,4	3,3 ± 1,6	1,3 ± 0,2	24
	„alcon” ( <i>M. sabuleti</i> )	18	8	44	5,3 ± 1,6	3,9 ± 1,3	5,0 ± 2,8	1,4 ± 0,4	26
	„alcon” ( <i>M. scabrinodis</i> + <i>M. vandeli</i> )	75	44	59	3,5 ± 1,1	2,6 ± 0,9	3,8 ± 1,8	0,9 ± 0,4	26
	„alcon” (łącznie)	114	57	50	4,0 ± 1,8	3,0 ± 1,2	3,8 ± 2,0	1,0 ± 0,4	26
Od 16 tygodnia (ok. 96 dni chłodzenia)	„alcon” ( <i>M. scabrinodis</i> + <i>M. vandeli</i> )	21	12	57	8,8 ± 4,0	6,6 ± 3,3	5,9 ± 2,0	1,8 ± 1,1	21
Od 10 tygodnia (ok. 127 dni chłodzenia)	„rebeli” S ( <i>M. scabrinodis</i> + <i>M. sabuleti</i> )	12	9	75	54,3 ± 13,1	44,3 ± 10,9	71,0 ± 15,1 (3 larwy)	10,4 ± 2,4	19
	„rebeli” W ( <i>M. scabrinodis</i> + <i>M. sabuleti</i> )	26	12	46	8,8 ± 2,9	6,4 ± 2,5	6,6 ± 3,5	2,4 ± 0,9	28
	„rebeli” (łącznie)	38	21	55	28,5 ± 24,5	23,9 ± 23,0	18,0 ± 26,0	5,8 ± 4,4	24
Od 16 tygodnia (ok. 90 dni chłodzenia)	„rebeli” S ( <i>M. scabrinodis</i> + <i>M. sabuleti</i> )	9	8	89	65,3 ± 15,6	56,6 ± 15,4	70,2 (1 larwa)	8,7 ± 3,6	14
	„rebeli” W ( <i>M. scabrinodis</i> + <i>M. sabuleti</i> )	20	15	75	12,6 ± 8,6	10,0 ± 6,5	10,1 ± 8,6	2,6 ± 2,8	19
	„rebeli” (łącznie)	29	23	79	30,9 ± 28,0	26,2 ± 24,9	20,5 ± 31,4	4,7 ± 4,3	17

Na początku hibernacji gąsienice formy „rebeli” typu S, które z powodzeniem zakończyły okres chłodzenia, miały średnią masę 54,4 ( $\pm$  13,1) mg (grupa chłodzonych od 10 tygodnia) i 65,3 ( $\pm$  15,6) mg (grupa chłodzonych od 16 tygodnia), natomiast larwy typu W, odpowiednio, 8,8 ( $\pm$  2,9) mg i 12,6 ( $\pm$  8,6) mg. Podczas okresu chłodzenia (od 10 tygodnia) gąsienice wolno rosnące straciły średnio 28% masy, natomiast szybko rosnące ok. 19%. Ubytek masy u larw typu W chłodzonych od 16 tygodnia wyniósł ok. 19%, a u larw typu S ok. 14% (tab. 18). W grupie larw dłużej chłodzonych procentowy ubytek masy larw wolno rosnących był znacząco większy niż larw szybko rosnących [ $t(19) = 3,3$ ,  $p < 0,01$ ], natomiast nie stwierdzono istotnych różnic w ubytku masy larw typów W i S, chłodzonych od 16 tygodnia [ $t(21) = 1,4$ ,  $p > 0,1$ ]. Wszystkie gąsienice W, które nie przeżyły okresu chłodzenia, miały mniejszą średnią masę niż te, które chłodzenie przeżyły (tab. 18), jednak różnice, zarówno dla larw chłodzonych od 10, jak i 16 tygodnia, nie były istotne statystycznie [odpowiednio  $t(24) = -1,6$ ,  $p > 0,1$  i  $t(18) = 0,6$ ,  $p > 0,1$ ].

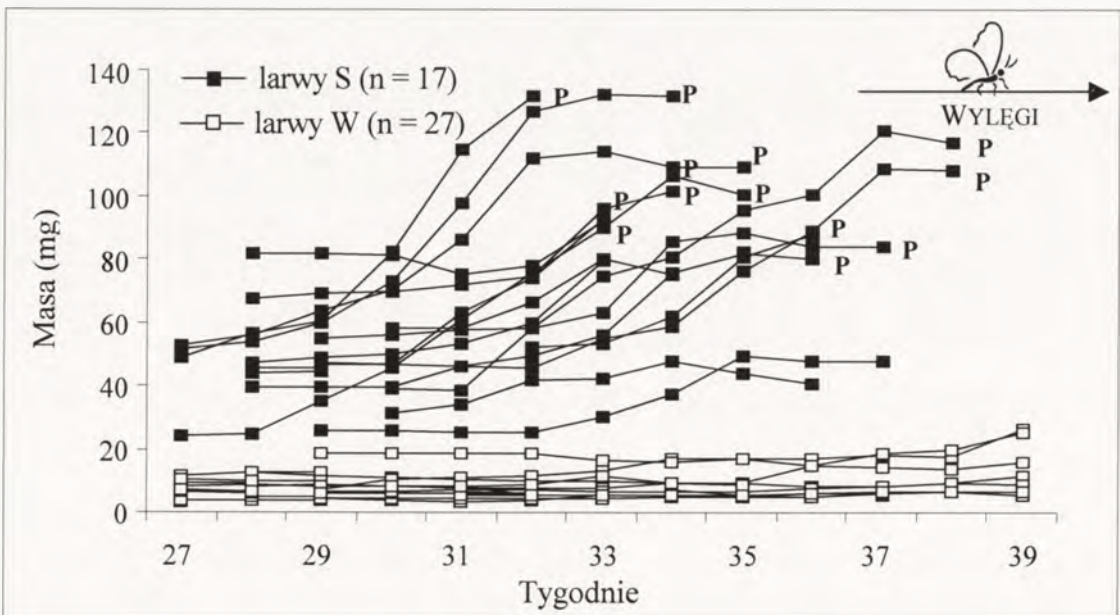
Średni ubytek masy ciała larw formy „alcon” był początkowo większy niż larw formy „rebeli”. Podczas chłodzenia trwającego 11 tygodni ubytek masy larw formy „alcon” wynosił średnio 23% i był istotnie większy, zarówno w porównaniu do utraty masy przez szybko- (16%) [ $t(107) = 3,4$ ,  $p < 0,001$ ], jak i wolno rosnące (17%) [ $t(120) = 3,3$ ,  $p < 0,001$ ] gąsienice formy „rebeli”. Po ok. 15 tygodniach chłodzenia nie było już znaczących różnic w ubytku masy larw form „alcon” i „rebeli” typu W (odpowiednio 26% i 23%) [ $t(71) = 1,2$ ,  $p > 0,1$ ], natomiast różnica zarysowała się w przypadku larw form „alcon” i larw „rebeli” typu S (mających w tym czasie ok. 18-procentowy ubytek masy) [ $t(59) = 6,1$ ,  $p < 0,05$ ].

W ciągu trzech pierwszych tygodni od zakończenia hibernacji wszystkich (chłodzonych od 10 i 16 tygodnia) larw formy „alcon” znacznie wzrosła ich śmiertelność; z 69 larw, które przeżyły hibernację pozostało 29 (43%). Ich wzrost był początkowo równomierny, jednak w okresie od piątego do dziewiątego tygodnia po zakończeniu „zimowania” (między 31 a 35 tygodniem hodowli) nastąpił wyraźny podział larw na wolno- (W) i szybko rosnące (S). Część larw ( $n = 10$ ) zaczęła znacznie nabierać masy. Wyróżnienie larw wolno rosnących było możliwe po oddzieleniu larw szybko rosnących. Za larwy typu W uznano osiem osobników, które utrzymywały niemal stały poziom masy w zakresie 3-5 mg od 35 do ok. 47 tygodnia hodowli (ryc. 43). Pięć larw szybko rosnących zapoczwarczyło się w koloniach *M. scabrinodis*, *M. sabuleti*, *M. gallienii* i dwóch koloniach *M. vandeli*. Ostatnia z nich zapoczwarczyła się w 47 tygodniu hodowli. Larwy W stopniowo wymierały; w 46 tygodniu hodowli żyły jeszcze cztery larwy, a w 47 już tylko dwie (ryc. 43).

Szybko rosnące larwy formy „rebeli” po okresie chłodzenia kontynuowały wzrost, zapoczwarczając się ok. 32-38 tygodnia hodowli. Z 17 gąsienic szybko rosnących cztery zginęły, a 13 osiągnęło stadium poczwarki (ryc. 44). W ciągu 3-4 tygodni po zakończeniu zimowaniu wzrosła śmiertelność larw wolno rosnących; w 31 tygodniu hodowli z 27 larw pozostało przy życiu 12. Gąsienice te rosły bardzo nieznacznie i dość równomiernie; w 39 tygodniu hodowli żadna z siedmiu pozostających wówczas przy życiu larw nie osiągnęła masy większej niż 25 mg (ryc. 44).



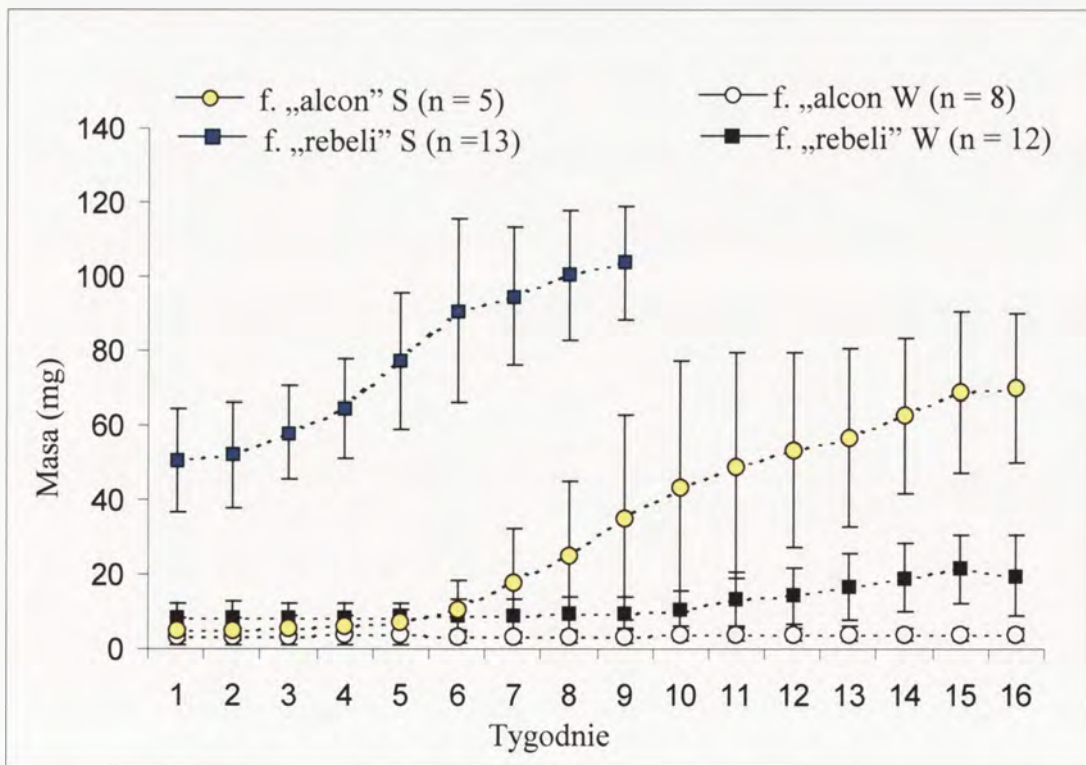
Ryc. 43. Zmiany masy ciała larw szybko- (S) i wolno rosnących (W) formy „alcon” od zakończenia chłodzenia do 47 tygodnia hodowli. Symbol P oznacza zapoczwarczenie.



Ryc. 44. Zmiany masy ciała larw szybko- (S) i wolno rosnących (W) formy „rebeli” od zakończenia okresu chłodzenia do 39 tygodnia hodowli. Symbol P oznacza zapoczwarczenie.

Larwy formy „alcon”, którym udało się zapoczwarczyć (szybko rosnące; zob. wyżej) miały po zimowaniu średnią masę  $5 (\pm 3,0)$  mg. Ich rozwój trwał o kilka tygodni dłużej niż szybko rosnących gąsienic formy „rebeli” (ryc. 45). Średni przyrost masy larw formy „alcon”, które zapoczwarczyły się, w ciągu pierwszych czterech tygodni od zakończenia zimowania wynosił średnio  $0,5 (\pm 0,8)$  mg na tydzień, natomiast od piątego tygodnia przyrosty masy znacznie się zwiększyły i wynosiły średnio  $7,0 (\pm 6,7)$  mg na tydzień przez kolejne siedem tygodni. Przyrost masy wolno rosnących larw formy „alcon” był po zimowaniu zahamowany i wynosił średnio  $0,02 (\pm 0,3)$  mg na tydzień.

W przypadku formy „rebeli” gąsienice szybko rosnące, które zapoczwarczyły się, zaczęły rosnąć już w pierwszym tygodniu po zakończeniu okresu chłodzenia, uzyskując po tygodniu średnio  $1,4 (\pm 2,2)$  mg. Najwyższy przyrost masy nastąpił jednak między czwartym a szóstym tygodniem i wynosił średnio  $15,9 (\pm 14,9)$  mg na tydzień. W czwartym tygodniu średnia masa gąsienicy wynosiła  $77,2 (\pm 18,4)$  mg, w szóstym  $94,7 (\pm 13,3)$  mg (ryc. 45). Przyrost masy gąsienic wolno rosnących do 10 tygodnia po zakończeniu hibernacji wynosił średnio  $0,1 (\pm 1,0)$  mg na tydzień, natomiast w kolejnych tygodniach wzrósł do  $1,7 (\pm 2,0)$  mg.

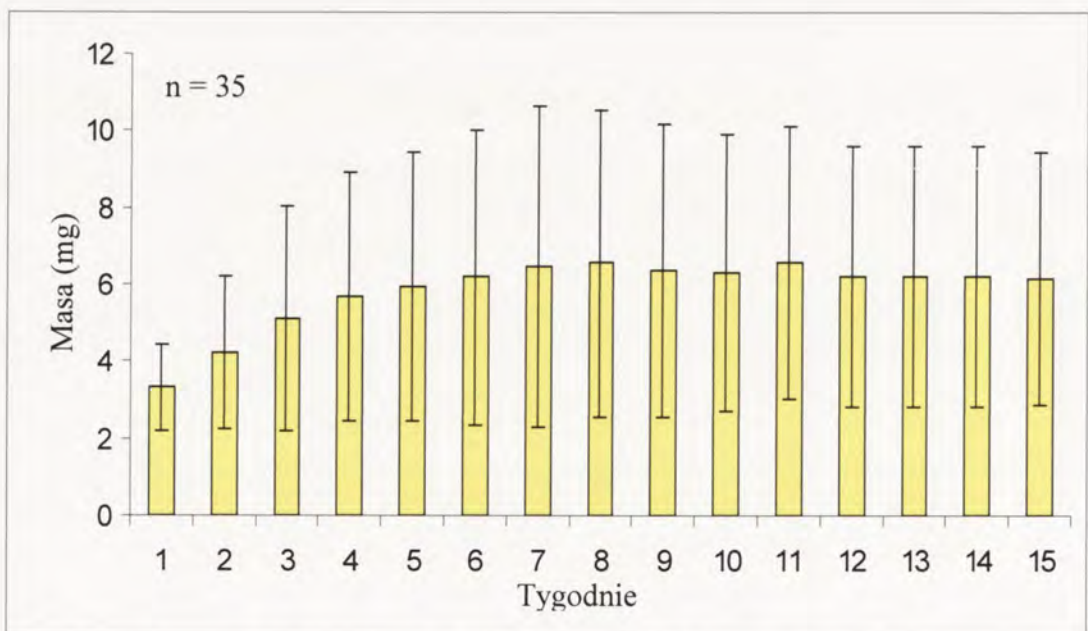


Ryc. 45. Schemat wzrostu larw form „alcon” i larw formy „rebeli”, które zapoczwarczyły się (larwy szybko rosnące S) oraz larw wolno rosnących (W) obu form od momentu zakończenia hibernacji.

Średnia masa wyhodowanych poczwarek formy „alcon”, 79 ( $\pm$  11) mg, była istotnie mniejsza od średniej masy poczwarek formy „rebeli”, wynoszącej 102 ( $\pm$  18) mg [ $t_{(15)} = -2,4$ ,  $p < 0,05$ ]. Na podstawie uzyskanych mas poczwarek wyliczono, że przed zimowaniem (w ósmym tygodniu hodowli) larwy formy „alcon” osiągały średnio ok. 5% swej ostatecznej masy, natomiast formy „rebeli” średnio ok. 23% (larwy S – 48%. larwy W – 8%). Wylęgi imagines obu form motyli następowały średnio po 19 ( $\pm$  2) dniach od zapoczwarczenia.

#### 4.7. Wzrost gąsienic z częściowym i całkowitym pominięciem okresu hibernacji

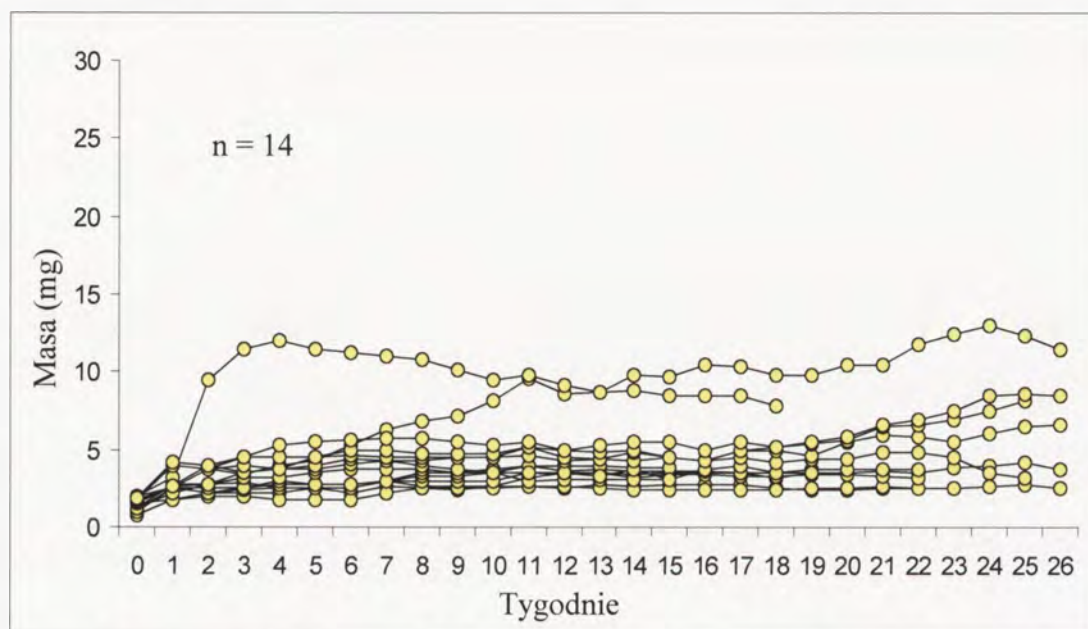
Wzrost gąsienic formy „alcon” ( $n = 35$ ), trzymany w stałej temperaturze 21°C przez 15 tygodni, był od czwartego tygodnia bardzo silnie zahamowany w koloniach mrówek wszystkich gatunków: *M. gallienii*, *M. sabuleti*, *M. vandeli* i *M. scabrinodis*. Średni przyrost masy wynosił 0,04 ( $\pm$  0,5) mg na tydzień, a średnie masy z poszczególnych tygodni (ryc. 46) nie różniły się od siebie istotnie ( $F = 0,16$   $p = 0,9$ ). Od 16 tygodnia 21 larw poddano chłodzeniu (zob. podrozdz. 4.6), natomiast pozostałe 14 pozostawiono do dalszej hodowli w 21°C. Do 26 tygodnia hodowli gąsienice te w większości praktycznie nie rosły i stopniowo wymierały, nie osiągając masy większej niż 9 mg (ryc. 47); w 26 tygodniu żyło jeszcze pięć larw – największa z nich ważyła 11,5 mg. Hodowle prowadzono jeszcze przez kilkanaście tygodni, w czasie których gąsienice nadal niemal nie rosły i ginęły. W 42 tygodniu żyła już tylko jedna gąsienica o masie 15 mg.



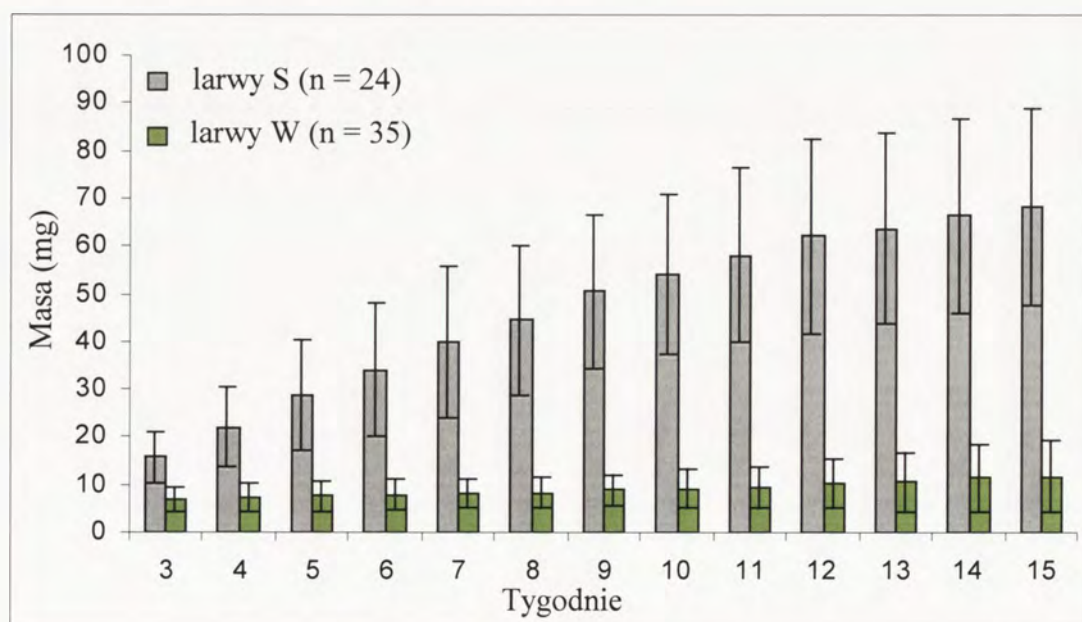
Ryc. 46. Zmiany średniej masy ciała larw formy „alcon” w warunkach stałej temperatury 21°C od pierwszego do 15 tygodnia hodowli.



Gąsienice formy „rebeli” typu S (n = 24), trzymane w stałej temperaturze 21°C przez 15 tygodni, charakteryzował stały wzrost, zarówno w koloniach *M. scabrinodis*, jak i *M. sabuleti* (ryc. 48). Od trzeciego do dziewiątego tygodnia średni tygodniowy przyrost masy wynosił 5,7 (± 3,8) mg, od 10 do 12 tygodnia zmniejszył się do ok. 3,8 (± 3,6) mg, a od 12 tygodnia wynosił 2,0 (± 3,3) mg. Jedna gąsienica padła w 12 tygodniu hodowli. Gąsienice wolno rosnące (n = 35) rosły bardzo słabo, od trzeciego tygodnia przyrost ich masy wynosił średnio 0,4 (± 1,2) mg na tydzień.

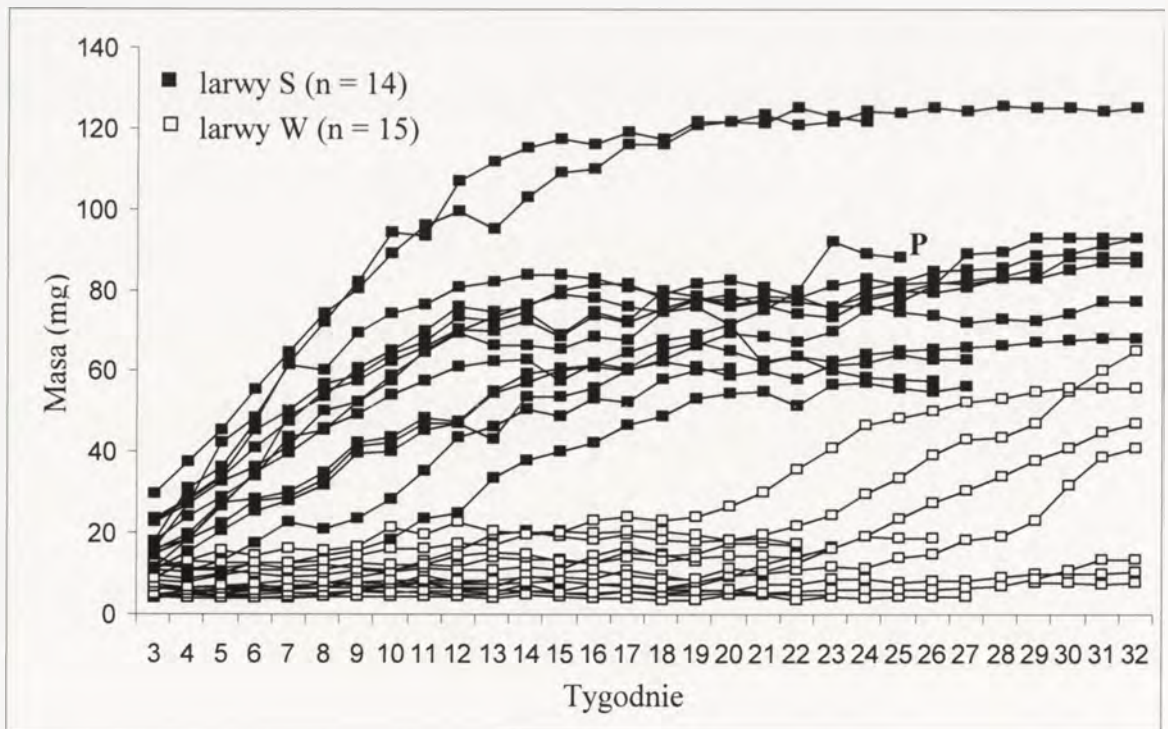


Ryc. 47. Zmiany średniej masy ciała larw formy „alcon” w warunkach stałej temperatury 21°C od początku (tydzień 0) do 26 tygodnia hodowli.



Ryc. 48. Zmiany średniej masy ciała larw szybko- (S) i wolno rosnących (W) formy „rebeli” w warunkach stałej temperatury 21°C od trzeciego do 15 tygodnia hodowli.

W 16 tygodniu 29 larw przeznaczono do zimowania (zob. podrozdz. 4.6), a pozostałe (również 29) hodowano dalej w warunkach niezmienionej temperatury. Larwy szybko rosnące ( $n = 14$ ) w 16 tygodniu osiągnęły średnią masę  $73,0 (\pm 20,4)$  mg; do 32 tygodnia ich wzrost był zahamowany, a średni tygodniowy przyrost masy wynosił  $0,9 (\pm 2,5)$  mg. Tylko jedna gąsienica, o masie ok. 88 mg, zapoczwarczyła się w 25 tygodniu hodowli (ryc. 49). Pozostałe, mimo osiągnięcia mas od ok. 60 do 120 mg, nie zapoczwarczały się i utrzymywały ciężar ciała na podobnym poziomie przez 5–10 tygodni, po czym ginęły. Tempo wzrostu larw wolno rosnących ( $n = 15$ ) było znacznie słabsze przez cały okres hodowli. Do 18 tygodnia rosły one równomiernie, żadna nie przekroczyła masy 20 mg (ryc. 49). Między 19 a 21 tygodniem cztery larwy zaczęły przybierać na masie średnio  $2,9 \pm 2,2$  mg na tydzień (ryc. 49). Trzy z nich zginęły między 32 a 35 tygodniem hodowli. Jedna w 35 tygodniu hodowli osiągnęła ponad 70 mg, jednak nie zapoczwarczyła się i w 37 tygodniu padła. Wzrost pozostałych larw był nieznaczny, a ich śmiertelność duża. W 40 tygodniu żyły już tylko dwie larwy o masach 7 mg i 13 mg.



Ryc. 49. Zmiany średniej masy ciała larw szybko- (S) i wolno rosnących (W) formy „rebeli” w stałej temperaturze 21°C od trzeciego do 32 tygodnia hodowli. Symbol P oznacza zapoczwarczenie.

#### 4.8. Parazytoidy oraz myrmekofile współwystępujące z *M. alcon* w gniazdach *Myrmica*

Parazytoidy *M. alcon*, błonkówki z rodziny *Ichneumonidae*, stwierdzono na dwóch stanowiskach formy „alcon” w Górach Świętokrzyskich oraz na stanowisku formy „rebeli” w Przemyślu. Oznaczono je, nie bez pewnych wątpliwości, jako *Ichneumon eumerus* Wesm.; gatunek ten cechuje dość duża zmienność morfologiczna (J. Sawoniewicz, inf. ustna).

W Górach Świętokrzyskich w lipcu 2003 i 2004 r. znaleziono spasożytowane poczwarki formy „alcon” w gniazdach *M. scabrinodis* i *M. vandeli* (ryc. 50). Widocznymi efektami żerowania larwy gąsienicznika są zmiany w strukturze wnętrza poczwarki, przebarwienia i pęcherzyki powietrza. W późniejszym okresie przez osłony poczwarkowe dobrze widoczna jest również sylwetka dorosłego parazytoidea. W połowie sierpnia 2004 r. obserwowano też dorosłe gąsieniczniki na kwiatostanach roślin baldaszkowatych (ryc. 51). Porażone poczwarki występowały w ok. 69% tamtejszych gniazd *M. scabrinodis* i 64% gniazd *M. vandeli* zawierających larwy i poczwarki *M. alcon*. Udziały gniazd każdego tych gatunków z oznakami obecności parazytoidea w ogólnej liczbie skontrolowanych gniazd danego gatunku nie różniły się między sobą statystycznie ( $\chi^2 = 0,003$ ,  $p > 0,5$ ). Stopień porażenia poczwarek w gniazdach obu gatunków również był podobny ( $\chi^2 = 0,38$ ,  $p > 0,5$ ). Wynosił ok. 60% u *M. scabrinodis* i 66% u *M. vandeli* (tab.19). W przypadku formy „rebeli” tylko raz natrafiono na spasożytowane poczwarki, mimo przeszukania ponad 200 gniazd mrówek *Myrmica* w latach 2003-2004. Na 138 znalezionych poczwarek tylko trzy (2%), znalezione w jednym gnieździe *M. scabrinodis*, były spasożytowane. Z dwóch wyhodowano samce *I. eumerus*.



Ryc. 50. Poczwarki formy „alcon” w gnieździe *M. vandeli* spasożytowane przez *I. eumerus* (w środku) i zdrowe (po lewej i prawej).



Ryc. 51. *Ichneumon eumerus* – parazytoidea *M. alcon*.

Tab. 19. Stopień zasiedlenia gniazd i porażenia poczwerek formy „alcon” przez parazytoida *I. eumerus* na stanowiskach Jasiów i Otrocz.  $N_{GP}$  – liczba gniazd z poczwarkami,  $N_{GSP}$  – liczba gniazd ze spasożytowanymi poczwarkami,  $N_{GSP\%}$  – procent gniazd ze spasożytowanymi poczwarkami,  $N_P$  – liczba poczwerek,  $N_{PS}$  – liczba porażonych poczwerek,  $N_{PS\%}$  – procent porażonych poczwerek.

Gatunek <i>Myrmica</i>	$N_{GP}$	$N_{GSP}$	$N_{GSP\%}$	$N_P$	$N_{PS}$	$N_{PS\%}$
<i>M. scabrinodis</i>	29	20	69	72	43	60
<i>M. vandeli</i>	11	7	64	38	25	66
Ogółem	40	27	68	110	68	62

Z zebranych w 2004 r. spasożytowanych poczwerek formy „alcon” dorosłe gąsieniczniki wylęgały się na początku sierpnia. Samce i samice trzymano początkowo razem, by doszło do kopulacji i zapłodnienia. Z 12 wyhodowanych parazytoidów (7 samic i 5 samców) zimowanie przetrwały tylko samice. Jeszcze przed przystąpieniem do schładzania hodowli larw modraszków we wrześniu i październiku próbowano doprowadzić do porażenia larw formy „alcon” przez parazytoidy. Larwy miały wówczas ok. 4 mm długości i średnią masę ok. 5 mg. Samice gąsieniczników początkowo badały ziemię w szalkach, w których umieszczono wcześniej gąsienice modraszków, jednak po natrafieniu czułkami na larwy ich zainteresowanie nie wzmagalo się i wkrótce błonkówki uciekały w wyższe partie naczynia. Gdy położono następną porcję larw na tej samej ziemi, parazytoidy nawet nie badały podłoża i od razu usiłowały się wydostać. Po zmianie ziemi ponownie przystępowały do badania powierzchni i larw, jednak na osiem powtórzeń nie zaobserwowano żadnej próby składania jaj (ryc. 52). Kiedy jednak, dla porównania, na szalce położono kilka szybko rosnących larw formy „rebeli”, o masach 20-40 mg, parazytoid, po krótkim i intensywnym badaniu czułkami, chwycił odnóżami gąsienicę i wbijał w nie pokładełko.

W następnym roku, po zimowaniu, na początku czerwca, gdy już część larw formy „alcon” było podrośniętych, na trzy próby liczące po 4-5 larw zaobserwowano składanie jaj przez parazytoida do sześciu larw, których masa przekraczała 20 mg (ryc. 53). W następstwie tego udało się wyhodować jednego samca *I. eumerus*, który wylękł się z poczwarki formy „alcon” na początku sierpnia, w 49 tygodniu hodowli.



Ryc. 52. Samica *I. eumerus* badająca larwę formy „alcon” w paździeniku.



Ryc. 53. Samica *I. eumerus* składająca jajo do ciała larwy formy „alcon” w kolonii *M. scabrinodis* na początku czerwca.

W doświadczeniu dotyczącym reakcji mrówek na obecność gąsienicznika używano naprzemiennie siedmiu samic *I. eumerus*. Ponieważ celem nie było określenie reakcji każdego gatunku mrówki na konkretną samicę gąsienicznika wyniki testów zsumowano dla każdego gatunku *Myrmica* (tab. 20). W parę sekund po umieszczeniu gąsienicznika z mrówkami robotnice zaczynały się zachowywać agresywnie wobec siebie. Chwytały się za żuwaczki, odnóża i czułki i mocno ciągnęły (ryc. 54). Nasilenie wzajemnej agresji mrówek poszczególnych gatunków mrówek było zróżnicowane. Najsilniejsze pobudzenie obserwowano u *M. scabrinodis* – reakcja na obecność gąsienicznika nastąpiła podczas każdego z 29 powtórzeń eksperymentu (tab. 20). W przypadkach pozostałych gatunków *Myrmica* wzajemną agresję obserwowano w ok. 50% prób. Średnia liczba robotnic *M. scabrinodis*, które reagowały na parazytoidea, wynosiła  $15 (\pm 8)$  i była istotnie wyższa niż u *M. rubra* [ $t(26) = 7,8, p < 0,001$ ], *M. schencki* [ $t(32) = 8,5, p < 0,001$ ] i *M. sabuleti* [ $t(42) = 6,4, p < 0,001$ ]. U *M. scabrinodis* najdłużej też utrzymywał się stan pobudzenia (tab. 20). Wyciszenie agresji odbywało się stopniowo i zwykle jeszcze po godzinie robotnice *M. scabrinodis* przejawiały pewne zachowania agresywne. W najbardziej spektakularnym przypadku, kiedy w wewnątrzkolonijną walkę zaangażowało się 36 robotnic, po 30 minutach walczyło jeszcze 20 osobników. U *M. sabuleti* stan pobudzenia trwał od kilku do ok. 30 minut. Natomiast w przypadku *M. schencki* i *M. rubra* „walka” nigdy nie trwała dłużej niż 2-3 minuty. Zwykle robotnice rozchodziły się po kilkunastu sekundach. W żadnym przypadku nie zaobserwowano śmiertelnych lub okaleczonych ofiar tych potyczek.

Tab. 20. Reakcja różnych gatunków mrówek *Myrmica* na obecność *I. eumerus*.  $N_p$  – liczba prób ( $n = 50$  robotnic),  $N_w$  – liczba prób, w których zaobserwowano zjawisko wzajemnej agresji u mrówek,  $N_R$  – średnia liczba (i zakres) walczących robotnic,  $\bar{x}$  – średni czas (i zakres) pobudzenia mrówek (w minutach).

Gatunek <i>Myrmica</i>	$N_p$	$N_w$	$N_R$ (min.-maks.)	$\bar{x}$ (min.-maks.)
<i>M. scabrinodis</i>	29	29	$14,2 \pm 7,9$ (4-36)	- (20->1h)
<i>M. sabuleti</i>	18	10	$5,7 \pm 3,3$ (0-10)	$15,7 \pm 12,4$ (1-30)
<i>M. schencki</i>	12	6	$2,5 \pm 0,8$ (0-6)	$2,8 \pm 2,1$ (1-7)
<i>M. rubra</i>	16	8	$3,0 \pm 1,7$ (0-6)	$4,1 \pm 2,9$ (1-10)



Ryc. 54. Wewnątrzkolonijna agresja robotnic *M. scabrinodis* wywołana przez *I. eumerus*.

Podczas przeszukiwania gniazd *Myrmica* bardzo rzadko natrafiano na inne myrmekofile, a tylko kilka razy udało się zaobserwować ich współwystępowanie z larwami lub poczwarkami formy „alcon” w jednym mrowisku. Na stanowisku formy „alcon” w Wiesiółce w gnieździe *M. scabrinodis* znaleziono (w połowie czerwca 2004 r.) po jednej przedpoczwarcie *M. alcon* i *M. teleius*. Uprzednio (pod koniec sierpnia 2003 r.) w tym samym gnieździe widziano po jednej małej larwie każdego z tych gatunków (ryc. 55). Był to jedyny przypadek, gdy stwierdzono współwystępowanie różnych gatunków *Maculinea* w jednym mrowisku.



Ryc. 55. Larwy *M. alcon* (formy „alcon”; po prawej) i *M. teleius* w gnieździe *M. scabrinodis*.



Ryc. 56. Larwy i przedpoczwarki formy „alcon” i larwa *M. myrmicae* w gnieździe *M. scabrinodis*.

Na innych stanowiskach formy „alcon” natrafiano na larwy i poczwarki myrmekofilnej muchówki *Microdon myrmicae* (rodzina Syrphidae) albo na ślady jej obecności w postaci pustych osłonek poczwarkowych. W Zabieżkach pod koniec czerwca 2002 r. w jednym z gniazd *M. scabrinodis* z larwami i przedpoczwarkami formy „alcon” znaleziono średniej wielkości larwę tej muchówki (ryc. 56), a w dwóch innych gniazdach osłonki poczwarkowe po wylęgłych *M. myrmicae*. W następnym roku pod koniec kwietnia znaleziono dwa gniazda, w których przebywały obok siebie małe larwy formy „alcon” oraz wyrosnięte larwy i świeża poczwarka *M. myrmicae* (tab. 21). Na stanowisku Otrocz w Górach Świętokrzyskich w końcu czerwca i połowie lipca 2003 r. kilka razy natrafiono na gniazda *M. scabrinodis* i *M. vandeli* zawierające larwy i poczwarki motyli oraz puste osłonki poczwarkowe *M. myrmicae* (tab. 21). *M. myrmicae* został również stwierdzony na stanowisku formy „alcon” w Wiesiółce (Śląsk) w gniazdach *M. scabrinodis*, ale nigdy razem z *M. alcon*.

W gniazdach *M. scabrinodis* i *M. vandeli*, zarówno zasiedlonych, jak i nie zasiedlonych przez modraszki na stanowiskach formy „alcon” w Otroczy, Jasiowie i Zabieżkach często natrafiano też na myrmekofilne skoczogonki *Entomobrya myrmecophila* Reuter.

Tab. 21. Współwystępowanie *M. alcon* (formy „alcon”) i *Microdon myrmicae* w gniazdach mrówek *Myrmica* (L – larwy, PP – przedpoczwarki, P – poczwarki, Pop – puste osłonki poczwarkowe).

Stanowisko	Termin badań	Gatunek <i>Myrmica</i>	Liczba gniazd	Liczba gniazd z:			Liczba osobników w tym samym gnieździe	
				<i>M. alcon</i>	<i>M. myrmicae</i>	<i>M. alcon</i> + <i>M. myrmicae</i>	<i>M. alcon</i>	<i>M. myrmicae</i>
Zabieżki	25.06.2002	<i>M. scabrinodis</i>	49	12	5	3	4L, 3PP, 1P	3Pop
							2P	5Pop
							5L, 2PP	1L (2 stadium)
	27.04.2003		46	6	11	2	1L	3L, 1P
							1L	2L
Otrocz	17.06.2003	<i>M. scabrinodis</i>	47	12	3	1	6L	7Pop
	09.07.2003	<i>M. scabrinodis</i>	20	5	1	1	2P	Pop
		<i>M. vandeli</i>	17	8	2	2	1P	Pop
							2P	Pop



## 5. Omówienie wyników; dyskusja

### 5.1. Specyficzność, zachowania adopcyjne mrówek oraz rozwój i przeżywalność gąsienic w koloniach *Myrmica*

W pierwszej pracy na temat specyficzności *Maculinea* wobec mrówek-gospodarzy Thomas i in. (1989) wyrazili pogląd, że w Europie każdy ich gatunek (forma) jest związany z określonym gatunkiem *Myrmica*. W przypadku *M. alcon* miały to być *M. ruginodis* dla formy „alcon” i *M. schencki* dla formy „rebeli”. Z wszystkich późniejszych wyników zgodne z tym są tylko przedstawione tu dane dotyczące litewskiej populacji formy „rebeli”, korzystającej wyłącznie z gniazd *M. schencki* (zob. też Stankiewicz i in. 2005a). Wszystkie inne wyniki, w tym tu zaprezentowane, odnośnie różnych gatunków *Maculinea* z różnych części Europy, przeczą tej koncepcji, wskazując na inny gatunek gospodarza lub ich szersze spektrum (Elmes i in. 1994, Als i in. 2002, Stankiewicz i Sielezniew 2002, Steiner i in. 2003, Sielezniew i Stankiewicz 2004a, Tartally i Varga 2005, Witek i in. 2005, Pech i in. 2007, Nash i in. 2008, Tartally i in. 2008). Z badań przeprowadzonych w Polsce wynika, że jedynymi gospodarzami *M. alcon* formy „alcon” są *M. scabrinodis* i *M. vandeli*, a formy „rebeli” – *M. sabuleti*, *M. scabrinodis* i *M. rugulosa* (zob. Stankiewicz i in. 2005b,c). Elmes i in. (1994), analizując wyniki badań nad specyficznością formy „alcon” w Europie Zachodniej, stwierdzili, że tworzy ona geograficzne rasy – populacje południowe (we Francji i Hiszpanii) korzystają z *M. scabrinodis*, natomiast centralne i północne korzystają z gniazd *M. rubra* bądź *M. ruginodis*. W myśl tej koncepcji występującą w Polsce (a także w Czechach, Austrii, na Węgrzech i na Ukrainie; Krenova i in. 2002, Steiner i in. 2003, Tartally i in. 2008, Witek i in. 2008) formę „alcon” należałoby zaliczyć do rasy południowoeuropejskiej, przeciwstawionej rasie środkowo-północnoeuropejskiej, reprezentowanej przez populacje szwedzkie i duńskie.

Niektórzy autorzy stwierdzają, że *Maculinea* korzystają w Europie z aż 13 gatunków gospodarzy (w tym *M. alcon* z 11 gatunków), a trwanie ich populacji zależy nie tyle od właściwego gatunku mrówki-gospodarza, co od struktury roślinności i mikroklimatu stanowisk (Pech i in. 2007). Wyniki badań w Polsce i na Litwie nie potwierdzają tej tezy, wskazując na specyficzność lokalnych populacji europejskich wobec gatunku *Myrmica*. Mimo występowania sześciu gatunków *Myrmica* na stanowiskach formy „alcon” w Polsce, cztery z nich (*M. gallienii*, *M. lobicornis*, *M. rubra* i *M. ruginodis*) w ogóle nie były przez te modraszki wykorzystywane. Wprawdzie zwykle na tych stanowiskach dominowała

*M. scabrinodis*, jednak nawet tam, gdzie najwięcej było *M. gallienii*, wyrosnięte larwy i poczwarki występowały tylko u *M. scabrinodis*. W przypadku formy „rebela” dwa (*M. rubra*, *M. schencki*) z pięciu dostępnych w Polsce i trzy (*M. rugulosa*, *M. sabuleti*, *M. tulinae*) z czterech dostępnych na Litwie gatunków *Myrmica* nie zostały wykazane jako właściwi gospodarze. Specyficzność *M. alcon* wobec *M. scabrinodis*, *M. vandeli* i *M. sabuleti* potwierdziły również dane uzyskane podczas badań nad wzrostem larw w warunkach naturalnych. Terminy tych badań, gdy gąsienice nie są w pełni wyrosnięte, nie są wprawdzie zalecane do badań nad specyficznością, gdyż larwy bywają (wstępnie) adoptowane przez wszystkie gatunki *Myrmica* (Thomas i in. 2005a), jednak w ciągu wieloletnich obserwacji w Polsce tylko raz w maju i kilka razy w październiku natrafiono na larwy formy „alcon” w gniazdach *M. gallienii* (A. Stankiewicz, M. Sielezniew, dane niepubl.). Śmiertelność larw w gniazdach niewłaściwych gospodarzy jest bardzo wysoka, co wykazały badania laboratoryjne. Niewykluczone jednak, że wyjątkowo korzystne warunki, na przykład pokarmowe, czy dobra kondycja kolonii, mogą pozwolić gąsienicom przynajmniej na przetrwanie zimy w gniazdach niektórych, nie swoistych im, gatunków *Myrmica* (zob. Thomas i in. 2005a).

W Górach Świętokrzyskich forma „alcon” wykorzystywała, oprócz *M. scabrinodis*, także gniazda *M. vandeli*, co jest zgodne ze wstępnymi obserwacjami w tym regionie (Sielezniew i Stankiewicz 2004a). Larwy występowały również w mrowiskach mieszanych tych gatunków. *M. vandeli* jest w Polsce gatunkiem rzadkim, występującym lokalnie jedynie na południu kraju (Radchenko i in. 2003). Należy do tzw. grupy *scabrinodis* (sensu Radchenko 1994) i przypuszczalnie jest tymczasowym pasożytem społecznym *M. scabrinodis* (Elmes i in. 2003, Radchenko i Elmes 2003), a jak wykazały ostatnie badania na polskim materiale, węglowodory powierzchniowe obu tych gatunków są bardzo zbliżone (K. Schönrogge, A. Stankiewicz, M. Sielezniew, dane niepubl.). Przypuszczenie o pasożytnictwie społecznym *M. vandeli* potwierdzają wielokrotne stwierdzenia obecności młodych królowych tego gatunku w gniazdach *M. scabrinodis* oraz doświadczenia hodowlane, w których wyniku powstawały kolonie mieszane (A. Stankiewicz, dane niepubl.). Chemiczne podobieństwo do *M. scabrinodis*, warunkujące tymczasowe pasożytnictwo *M. vandeli* w koloniach tego gatunku, niewątpliwie równocześnie naraża ją na pasożytnictwo pracy ze strony *M. alcon*. Nie wiadomo tylko – w przypadku już czystogatunkowych kolonii *M. vandeli* – na jakim etapie rozwoju kolonii do gniazda dostawały się gąsienice: czy były one adoptowane przez robotnice *M. scabrinodis* jeszcze przed przejęciem gniazda przez królową *M. vandeli*, czy też przez robotnice *M. vandeli* i/lub *M. scabrinodis* w okresie kolonii

mieszanej, czy wreszcie samodzielnie przez robotnice *M. vandeli* już po wymarciu robotnic *M. scabrinodis*.

Wykorzystywanie przez polskie populacje formy „alcon” mrowisk zarówno *M. scabrinodis*, jak i *M. vandeli*, upodabnia je pod tym względem do populacji węgierskich (Tartally i in. 2008). Na Węgrzech istnieje jednak także populacja, która częściej, niż z gniazd obu tych gatunków, korzysta z mrowisk *M. salina* (Tartally 2005b). W Polsce *M. salina* jest znana zaledwie z jednego stanowiska (Radchenko i in. 2004b), leżącego poza arealem *M. alcon*.

W przypadku polskich populacji formy „rebeli” spasożytowanie gniazd *M. sabuleti* znacznie przewyższało spasożytowanie gniazd *M. scabrinodis*. Można więc przypuszczać, że *M. scabrinodis* ma dla tej formy znaczenie drugorzędne lub jest tzw. gospodarzem alternatywnym. Sugeruje się istnienie lokalnej koewolucji *Maculinea* i *Myrmica*, której podlegają profile węglowodorów powierzchniowych partnerów. Wykształcenie przez właściwego gospodarza chemicznego systemu, utrudniającego modraszkom dostęp do jego gniazd, wyzwała w pasożycie ewolucyjny proces dostosowywania się do wykorzystywania gniazd innych, w danym momencie najbardziej odpowiednich chemicznie, a tym samym najbardziej dostępnych gatunków (Nash i in. 2008, Tartally i in. 2008).

Elmes i in. (2002) stwierdzili na podstawie materiału pochodzącego z Hiszpanii, że węglowodory powierzchniowe *M. sabuleti* i *M. scabrinodis* znacznie się różnią. Z drugiej strony jednak, wstępne wyniki badań węglowodorów robotnic tych gatunków z populacji polskich wskazują ich chemiczne podobieństwo pod tym względem (K. Schönrogge, A. Stankiewicz, M. Sielezniew, dane niepubl.), co tłumaczyłoby zdolność formy „rebeli” w Polsce do wykorzystywania gniazd obu tych gatunków. Wskazuje to zarazem na możliwość geograficznej zmienności profili węglowodorów powierzchniowych w obrębie danego gatunku *Myrmica*. Thomas i in. (2005a) sugerują z kolei, że tam, gdzie *M. alcon* korzysta równocześnie z różnych gospodarzy, może on mieć larwy polimorficzne, których poszczególne formy są związane z określonymi gatunkami *Myrmica*, lub że na danym terenie występują sympatryczne populacje (kryptogatunki) motyli, korzystające z tej samej rośliny żywicielskiej, lecz z różnych gatunków gospodarzy. Ostatnie badania, podważające status formy „rebeli” jako odrębnego gatunku, oraz inne, wykazujące brak genetycznych różnic między populacjami formy „alcon” (Bereczki in. 2006, Pecsénye i in. 2007), każą jednak wątpić w tę drugą możliwość.

*M. rugulosa* została po raz pierwszy wykazana jako gospodarz formy „rebeli” w Polsce i jest to jedyny znany dotychczas przypadek wykorzystywania tego gatunku przez *M. alcon*

w Europie. W Polsce, oprócz *M. alcon*, z gniazd *M. rugulosa* korzystają też drapieżne *Maculinea* – *M. arion* (Sielezniew i Stankiewicz 2008) i *M. teleius* (Witek i in. 2005, Witek i in. 2008) – i również dla nich są to jedyne znane w Europie przypadki korzystania z tego gatunku *Myrmica* jako gospodarza. Znaczenie *M. rugulosa* jako gospodarza *M. alcon* jest raczej niewielkie; na stanowisku w Komańczy, gdzie *M. rugulosa* była dominującym gatunkiem *Myrmica*, larwy i poczwarki modraszków znaleziono tylko w jednym gnieździe.

Pod względem stopnia wykorzystywania gniazd *M. sabuleti* polska populacja formy „rebeli” najbardziej przypomina populacje niemiecką i austriacką (Meyer-Hozak 2000, Steiner i in. 2003), natomiast różni się od populacji francuskiej, hiszpańskiej, węgierskiej i litewskiej, gdzie głównym albo dodatkowym gospodarzem jest *M. schencki* (Thomas i in. 1989, Elmes i in. 2002, Stankiewicz i in. 2005a, Tartally i in. 2008). Na Węgrzech, oprócz *M. schencki*, forma „rebeli” korzysta również z *M. lonae*, *M. sabuleti*, *M. scabrinodis* i *M. specioides*, co pod względem liczby gospodarzy wyróżnia te populacje na tle całej Europy (Pech i in. 2007). Tartally i in. (2008) sugerują, że tak duża liczba gatunków gospodarzy formy „rebeli” na Węgrzech może być odzwierciedleniem większej liczby występujących na tamtejszych stanowiskach tej formy gatunków *Myrmica* (9) niż na stanowiskach formy „alcon” (6). Schlick-Steiner i in. (2004) wykazali, że larwy formy „rebeli” z centralno-południowych regionów Europy mają zdolność do korzystania nawet z kilku miejscowych gatunków gospodarzy dzięki syntezie specyficznego dla tych gatunków *Myrmica* zestawu węglowodorów powierzchniowych (*multi-host mimicry*). Jedyne wykazany gospodarz formy „rebeli” na Litwie (*M. schencki*) sugeruje, że na granicy zasięgu presja selekcyjna jest większa i specyficzność *M. alcon* silniej zaznaczona. Potwierdzają to dane z Europy Zachodniej, będącej zachodnim krańcem zasięgu *Maculinea* (Thomas i in. 1989, Elmes i in. 1998, Pech i in. 2007). Według Nasha i in. (2008) oraz Tartally’ego i in. (2008) specyficzność obu form *M. alcon* wynika z lokalnych koewolucji modraszków i ich gospodarzy w różnych geograficznych regionach ich występowania.

Wykorzystywanie kolonii dwóch lub trzech gospodarzy przez pasożyty pracy w Polsce wyróżnia je pod tym względem od znacznie większych generalistów, jakimi są drapieżne modraszki: *M. arion* i *M. teleius*. W Polsce *M. arion* wykorzystuje gniazda pięciu gatunków *Myrmica* (*M. lobicornis*, *M. rugulosa*, *M. sabuleti*, *M. scabrinodis* i *M. schencki*; Sielezniew i Stankiewicz 2008), natomiast *M. teleius* gniazda siedmiu gatunków (*M. gallienii*, *M. rubra*, *M. ruginodis*, *M. rugulosa*, *M. sabuleti*, *M. scabrinodis* i *M. vandeli*; Figurny Tomaszewicz 1997, Stankiewicz i Sielezniew 2002, Witek i in. 2005, 2008, Pech i in. 2007). Wśród *Maculinea* jedynie *M. nausithous* jest gatunkiem o ściśle sprecyzowanych wymaganiach

względem gatunku gospodarza – w Europie wykorzystuje niemal wyłącznie kolonie *M. rubra* (Thomas i in. 1989, Stankiewicz i Sielezniew 2002, Tartally i Varga 2005, Witek i in. 2008), jedynie w Hiszpanii i na Węgrzech znane są populacje związane (tylko) z *M. scabrinodis* (Munguira i Martin 1999, Tartally 2008).

Wspólny dla polskich populacji form „alcon” i „rebeli” gospodarz – *M. scabrinodis* – sprawia, że specyficzność nie jest cechą odróżniającą te dwie formy *M. alcon*. Wprawdzie forma „alcon” może korzystać też z *M. vandeli*, a forma „rebeli” z *M. sabuleti* i *M. rugulosa*, ale gatunki te występowały tylko na stanowiskach danej formy. Wykorzystywanie gniazd określonych gatunków mrówek przez obie formy *M. alcon* prawdopodobnie jest wynikiem specyficznej kompozycji gatunkowej *Myrmica*, właściwej dla środowisk występowania każdej z form motyli. Stanowiska form „alcon” i „rebeli” znacznie różniły się pod względem składu zgrupowań *Formicidae*. Wspólnymi gatunkami mrówek dla stanowisk obu form *M. alcon* były tylko *M. rubra*, *M. scabrinodis*, *Lasius flavus*, *L. niger* i *Formica cunicularia*.

Elmes i in. (1998) oraz Ebsen i in. (2005) zasugerowali, że takson określany jako *M. scabrinodis* nie jest w istocie jednym gatunkiem, lecz składa się z kryptogatunków (lub przynajmniej ekotypów) związanych z określonymi środowiskami (wilgotnymi bądź suchymi). Możliwe więc, że w Polsce formy „alcon” i „rebeli” są związane z odrębnymi kryptogatunkami (ekotypami) *M. scabrinodis*. Proporcje gniazd *M. scabrinodis* zasiedlonych przez gąsienice form „alcon” i „rebeli” były bardzo zbliżone – w każdym przypadku ponad 60% gniazd w pobliżu roślin żywicielskich pozostawało niewykorzystane. Przyczyną może być duża liczba niewielkich gniazd, do których nie trafiają gąsienice lub to, że nie w każdym gnieździe larwy są w stanie się rozwijać. Kolonie *Myrmica* powstają nie tylko w wyniku zakładania gniazd przez młode królowe, lecz również w drodze fragmentacji kolonii już istniejących (Czechowski 1984, Elmes i in. 1998). Niewykluczone więc, że nie zawierające gąsienic kolonie powstały już po okresie adopcijnym.

Rozkład liczb osobników każdej z form w spasożytywanych gniazdach mrówek był bardzo nierównomierny. Prawdopodobnie wynikało to z kilku czynników: odległości gniazda od rośliny żywicielskiej, liczby larw opuszczających najbliższą roślinę, zasięgu i zagęszczenia dynamicznego robotnic i struktury demograficznej kolonii mrówek. W przypadku każdej z form *M. alcon* znaleziono gniazda zawierające po kilkadziesiąt larw. Podobne „rekordowe” liczby są podawane dla populacji węgierskich (np. 68 larw formy „alcon” w gnieździe *M. scabrinodis*; Tartally i in. 2008). Pochodzące z jednego gniazda larwy formy „alcon” były zróżnicowane pod względem wzrostu i – być może – reprezentowały dwie grupy rozwojowe (larwy jednoroczne i dwuletnie, jakie występują w populacjach *M. alcon* (Elmes i in. 1991b,

Schönrogge i in. 2000). Z drugiej strony zróżnicowanie wzrostu mogło być w tym przypadku spowodowane słabą kondycją kolonii, zbyt małą liczbą robotnic zdolnych do wykarmienia dużej liczby larw i silną konkurencją o pokarm wśród samych gąsienic.

Znacząca statystycznie różnica w średniej liczbie larw form „rebeli” (ok. 6) i „alcon” (ok. 3) przypadających na gniazdo *M. scabrinodis* może być spowodowana różnicami w wielkości populacji motyli. W korzystnych latach w Przemyślu może latać nawet ok. 1000 osobników formy „rebeli” (Sielezniew i in. 2003). Populacje formy „alcon” są znacznie mniejsze; wielkość populacji szacowana jest zwykle na kilkadziesiąt osobników (Buszko 2004, A. Stankiewicz, dane niepubl), jedynie na Polesiu i w Górach Świętokrzyskich występują metapopulacje tej formy, która jest tam nieco liczniejsza. W literaturze brak jest dotychczas danych, odnoszących liczby larw *M. alcon* w gniazdach mrówek do wielkości populacji motyli. Na Węgrzech na różnych stanowiskach średnia liczba larw w zasiedlonym przez nie gnieździe *M. scabrinodis* waha się od jednej do 14 w przypadku formy „alcon” i od jednej do 12 w przypadku formy „rebeli” (Tartally i in. 2008).

Badania w warunkach naturalnych (nad formą „rebeli”) i laboratoryjnych (nad obiema formami) wykazały, że specyficzność *M. alcon* nie jest mocno wyrażona na etapie adopcji larw przez robotnice *Myrmica*. Jedynie zachowania adopcyjne *M. schencki* wskazywały, że gatunek ten może nie być właściwym gospodarzem. O efektywności poszczególnych gatunków *Myrmica* jako gospodarzy decyduje raczej zdolność do przeżywania larw motyli w ich koloniach.

Dla formy „alcon” nie udało się dokonać pełnych obserwacji adopcji larw w warunkach terenowych, stwierdzono jednak, że gąsienice są ruchliwie i mogą się przemieszczać na znaczne odległości. Nie zauważono przy tym, by larwy kierowały się ku gniazdom mrówek. Podobne zachowania były obserwowane u larw *M. arion* i *M. teleius*, które po opuszczeniu roślin żywicielskich zwykle biernie czekają na adopcję ze strony mrówek, ale położone na gołej ziemi lub w sztucznych gniazdach stają się bardziej aktywne (Fiedler 1990, Thomas 2002, Lengyel i in. 2005). Początkowo (na podstawie badań nad *M. teleius*) sądzono, że takie przemieszczanie się larw jest związane z wyszukiwaniem gniazd właściwych gospodarzy (Schroth i Maschwitz 1984), jednak dalsze badania tego nie potwierdziły (Fiedler 1990, Thomas 2002). Dejean i Beugnon (1996) podają, że zdolność wyczuwania szlaków feromonowych mrówek mają larwy tylko niektórych modraszkwatych, m.in. z rodzaju *Euliphyra* Holland. W przeciwieństwie do larw formy „alcon”, badane w Polsce larwy formy „rebeli” w analogicznej sytuacji okazały się nieporównanie mniej aktywne, pokonując dystans zaledwie 1-3 cm. Upodabnia je to do larw tej formy z populacji

francuskich, które biernie czekają na adopcję, a najdłuższy pokonany przez nie odcinek nie przekracza kilku centymetrów (Elmes i in. 1991a). Przebieg adopcji larw formy „rebeli” z polskiej populacji przez *M. scabrinodis* i *M. sabuleti* jest podobny do przebiegu adopcji obserwowanego w populacji francuskiej tej formy przez mrówki *M. schencki* i *M. sabuleti* (Elmes i in. 1991a). W kilka sekund po napotkaniu larw robotnice opukują je czułkami, chwytają i w ciągu kolejnych kilkunastu sekund zabierają do gniazd. Natomiast *M. schencki* okazała się wobec polskich larw formy „rebeli” bardzo agresywna, prawdopodobnie już w momencie napotkania larwy traktując ją jako ofiarę. Stwierdzenie obecności martwych larw lub braku larw w gniazdach, do których wcześniej larwy były zanoszone, a także wynoszenia przez robotnicę martwej larwy z mrowiska *M. schencki* są pierwszymi tego typu obserwacjami w Europie. Możliwe, że martwe larwy *M. alcon* są dla mrówek niejadalne, gdyż żerując na zawierających trujące alkaloidy goryczkach, mogą przejmować toksyczne właściwości. Obecność martwych larw obu form *M. alcon* w sztucznych gniazdach następnego dnia po (pozornej) adopcji, również potwierdza, że *M. schencki* traktuje gąsienice jako ofiary, co (w polskich warunkach) wyklucza ten gatunek *Myrmica* z grupy możliwych gospodarzy.

Larwy obu form *M. alcon* są transportowane do gniazd znacznie szybciej niż gatunków pokrewnych, *M. arion* czy *M. teleius*, charakteryzujących się mniej zaawansowanym stopniem myrmekofilii (Fiedler 1990, Thomas 2002, Witek i in. 2005). Gąsienice formy „rebeli” najszybciej, a jednocześnie znacząco szybciej niż formy „alcon”, były adoptowane przez ich gospodarzy naturalnych – *M. sabuleti* i *M. scabrinodis* ze stanowisk formy „rebeli”. Als i in. (2002) zasugerowali, że motyle dostosowują się do lokalnej populacji mrówek-gospodarzy, są przez te mrówki lepiej rozpoznawane i szybciej adoptowane. W przypadku formy „alcon” badane gąsienice i robotnice *M. scabrinodis* pochodziły z dwóch różnych stanowisk, trudno więc wnioskować o lokalnych przystosowaniach na poziomie populacji. Wprawdzie larwy były szybciej adoptowane przez *M. scabrinodis* pochodzącą ze stanowisk formy „alcon”, niż tę ze stanowisk formy „rebeli”, jednak czas adopcji był zbliżony do tego, w jakim mrówki te adoptowały również larwy formy „rebeli”. Znacząco dłuższy czas adopcji larw formy „alcon” przez *M. scabrinodis*, pochodzącą ze stanowisk formy „rebeli”, sugeruje jednak, że między populacjami tego gatunku *Myrmica* i/lub między populacjami każdej z form *M. alcon* mogą występować różnice na poziomie chemicznym. Czas adopcji larw formy „alcon” przez większość gatunków *Myrmica*, nie będących jej gospodarzami (*M. sabuleti*, *M. ruginodis*, *M. gallienii*) był znacząco dłuższy, niż w przypadku *M. scabrinodis* ze stanowisk formy „alcon”,

co zgodne byłoby z koncepcją najlepszego dopasowania do gospodarzy. Z drugiej strony jednak z koncepcją tą nie zgadza się przypadek *M. rubra*, która bez jakichkolwiek oznak agresji bardzo szybko adoptowała larwy formy „alcon”. Wstępne analizy chemiczne wykazały, że węglowodory powierzchniowe preadopcyjnych gąsienic formy „alcon” z populacji polskich są najbardziej zbliżone właśnie do tych u *M. rubra* (K. Schönrogge, A. Stankiewicz, M. Sielezniew, dane niepubl.) i być może w tym należy upatrywać przyczyn szybkiego transportu larw do mrowiska. W literaturze podaje się, że gąsienice *Maculinea* są adoptowane przez wszystkie gatunki *Myrmica* dzięki posiadaniu prostego zestawu n-alkanów, uniwersalnego dla wielu gatunków mrówek z tego rodzaju (Akino i in. 1999, Schlick-Steiner i in. 2004). Jednak wstępne badania węglowodorów powierzchniowych preadopcyjnych larw *M. alcon* i robotnic *M. schencki* w Polsce wykazały brak ich chemicznych podobieństw (K. Schönrogge, A. Stankiewicz, M. Sielezniew, dane niepubl.).

Als i in. (2002), badający formę „alcon” z populacji duńskich i jej gospodarzy, *M. rubra* i *M. ruginodis*, zaobserwowali, że kolejna podrzucona do adopcji larwa była adoptowana szybciej, niż jej poprzedniczka. W przypadku polskich populacji zaadoptowanie pierwszej larwy nie miało wpływu na przebieg adopcji kolejno podrzucanych do sztucznych gniazd larw formy „alcon” w koloniach *M. scabrinodis* i larw formy „rebeli” w koloniach *M. scabrinodis* i *M. sabuleti*. Natomiast w przypadku larw formy „alcon”, podrzucanych do *M. sabuleti*, *M. ruginodis* i *M. gallienii*, zaobserwowano nawet zjawisko odwrotne – robotnice chętnie (szybko) adoptowały tylko pierwszą larwę. Faktem jest jednak, że gatunki te nie są naturalnymi gospodarzami formy „alcon”.

Jak wykazały przeprowadzone badania, kluczowym momentem w życiu gąsienic obu form *M. alcon*, trafiających do gniazd różnych gatunków *Myrmica*, jest pierwsza faza integracji z gospodarzem, trwająca prawdopodobnie od kilku godzin do kilku dni. Po adopcji, przypuszczalnie już w pierwszych godzinach pobytu w mrowisku, larwy rozpoczynają biosyntezę węglowodorów powierzchniowych właściwych dla danego gatunku gospodarza (Akino i in. 1999, Elmes i in. 2002, Elmes i in. 2004, Schönrogge i in. 2004). Szybka synteza tych związków powoduje bądź to wzrost statusu gąsienicy w kolonii, bądź to gwałtowny spadek statusu, jeśli larwa trafiła do kolonii niewłaściwego gospodarza. Dlatego na tym etapie śmiertelność gąsienic jest bardzo wysoka (zob. Elmes i in. 1991b, Schönrogge i in. 2004, Sielezniew i Stankiewicz 2007). Najwyższą przeżywalność gąsienic, zarówno w pierwszym, jak i kolejnych tygodniach hodowli, stwierdzono w koloniach naturalnych gospodarzy obu form *M. alcon* (formy „alcon” w koloniach *M. scabrinodis* i *M. vandeli*, formy „rebeli” w koloniach *M. scabrinodis* i *M. sabuleti*). Larwy obu form dobrze przeżywały w koloniach



*M. scabrinodis* pochodzących ze stanowisk każdej z form *M. alcon*. Ewentualne różnicowanie ekologiczne (lub nawet gatunkowe w obrębie *M. scabrinodis*; zob. Elmes i in. 1998, Ebsen i in. 2005) nie stanowi więc bariery do wykorzystywania ich kolonii. Larwy obu form najbardziej różniły się przeżywalnością w koloniach *M. sabuleti*, która okazała się znacznie gorszym gospodarzem dla formy „alcon” niż *M. scabrinodis*. W pierwszym tygodniu śmiertelność larw formy „alcon” w koloniach *M. sabuleti* wynosiła aż 25%. *M. sabuleti* w warunkach naturalnych nie występuje na stanowiskach formy „alcon”. Pod względem profili węglowodorów powierzchniowych jest ona gatunkiem zbliżonym do *M. scabrinodis*, a jednak z jakiegoś powodu nie jest dla formy „alcon” gospodarzem tak dobrym, jak *M. scabrinodis*. Przepuszczalnie między gąsienicami a mrówkami nie dochodzi do pełnej integracji. Przeżywalność larw w kolejnych tygodniach hodowli (również w trakcie hibernacji i po jej zakończeniu) była już znacznie wyższa, jednak należałoby przeprowadzić dalsze badania nad przebiegiem hodowli larw w warunkach stresowych. Jak bowiem stwierdzili Elmes i in. (2004), przy niedostatecznej ilości pokarmu przeżywalność larw jest wysoka jedynie w gniazdach właściwych (naturalnych) gospodarzy.

Przeżywalność gąsienic formy „alcon” była dość wysoka w koloniach *M. gallienii* – gatunku nie wykazanego jako gospodarz naturalny tej formy. Pod względem biochemicznym *M. gallienii* jest zbliżona do obydwu gospodarzy formy „alcon” (K. Schönrogge, A. Stankiewicz, M. Sielezniew, dane niepubl.), co być może ułatwia gąsienicom integrację w koloniach tego gatunku. Prawdopodobnie jednak w warunkach naturalnych gąsienice nie osiągają w kolonii wysokiego statusu, przez co ich konkurencja z larwami mrówek o pokarm jest mało skuteczna, zwłaszcza w przypadku niedoboru pożywienia (zob. Elmes i in. 2004). W mrowiskach tego gatunku nigdy nie znaleziono wyrosniętych larw czyż oczwarek. Z obserwacji laboratoryjnych wynika, że w koloniach *M. gallienii* z larwami mrówek i gąsienicami *M. alcon* robotnice większą uwagę poświęcają swoim larwom. Po zabraniu z gniazda larw obu gatunków i położeniu ich razem w odległości kilku centymetrów od wejścia, robotnice zabierają najpierw larwy mrówek. Gąsienice zabierane są później, czasem dopiero po paru godzinach (A. Stankiewicz, dane niepubl.). Kolonie *M. gallienii* znajdowano w miejscach bardzo wilgotnych, często podsiąkniętych wodą. Takie warunki mogą sprzyjać okresowym niedoborom pokarmowym. W wilgotnym środowisku i przy słabej opiece robotnic mrówek larwy motyli są też przepuszczalnie bardziej narażone na infekcje bakteryjne i grzybowe. Wczesnowiosenna obserwacja małej gąsienicy formy „alcon” w mrowisku *M. gallienii* pokazała, że w dobrych warunkach motyle mogą jednak dokończyć rozwój w jej koloniach. Z kolei z obserwacji laboratoryjnych wynika,

że okres hibernacji i dalszą hodowlę mogą przetrwać tylko największe gąsienice.

Z przeprowadzonych badań wynika, że nawet bardzo dobre warunki hodowli nie mają wpływu na przeżywalność gąsienic obu form *M. alcon* w koloniach trzech gatunków mrówek: *M. rubra*, *M. ruginodis* i *M. schencki*. Wysoka śmiertelność larw już w pierwszym tygodniu hodowli jednoznacznie wyklucza te gatunki jako gospodarzy. Prawdopodobnie podstawowy zestaw węglowodorów powierzchniowych nie stanowi wystarczającego kamuflażu i gąsienice są szybko zabijane. *M. schencki* nie występuje na badanych stanowiskach formy „alcon”, jednak równie wysoka śmiertelność larw każdej z form *M. alcon* w jej koloniach oznacza, że stosunku mrówek tego gatunku wobec gąsienic nie można uznać za cechę odróżniającą obie formy *M. alcon* od siebie.

Obserwacje laboratoryjne potwierdziły odmienność polskich populacji formy „alcon” od populacji północnoeuropejskich, dla których gospodarzami są *M. rubra* i *M. ruginodis* (Als i in. 2002, Nash i in. 2008), a formy „rebeli” od populacji południowoeuropejskich i litewskiej, korzystających z *M. schencki* (Thomas i in. 1989, Elmes i in. 2002, Stankiewicz i in. 2005a, Tartally i in. 2008), a także dowiodły, że nawet przy bardzo sprzyjających warunkach (np. dostępie pokarmu, dobrej kondycji i odpowiedniej strukturze demograficznej kolonii gospodarza) gąsienice – nawet, jeśli nie zostaną zabite przez robotnice w ciągu kilku dni od adopcji – nie są zdolne do przetrwania zimy w koloniach tych gatunków.

Wysoką śmiertelność larw *M. alcon* podczas zimowej hibernacji i po jej zakończeniu można tłumaczyć warunkami hodowli (czy infekcjami w późniejszym okresie). Z podobnymi problemami podczas hodowli laboratoryjnej zetknęli się również Elmes i in. (1991a) oraz Tartally (2005a). Na przeżywalność larw miała wpływ ich wielkość i długość okresu chłodzenia; małe (wolno rosnące) larwy cechowała wyższa śmiertelność, co jest zgodne z obserwacjami Elmesa i in. (1991a) nad formą „rebeli”. Być może w warunkach naturalnych śmiertelność niedużych (6-8 mg) larw formy „alcon” i wolno rosnących larw formy „rebeli” w czasie i po hibernacji jest równie wysoka, jak w warunkach laboratoryjnych, co tłumaczyłoby trudności w ich znajdowaniu podczas badań nad specyficznością *M. alcon*.

Tempo wzrostu gąsienic jest cechą, różnicującą populacje obu form motyli. Szczególnie spektakularne były znikome przyrosty masy ciała gąsienic formy „alcon” przed hibernacją (od trzeciego tygodnia hodowli). W warunkach naturalnych można by to tłumaczyć późniejszym (zwykle od końca sierpnia do połowy września) trafianiem tych larw do mrowisk, mniejszą w tym okresie aktywnością mrówek i mało intensywnym karmieniem larw. Wyniki hodowli w warunkach laboratoryjnych (stała temperatura, dostęp pokarmu) wykluczyły jednak tę hipotezę, wskazując zarazem na możliwość występowania genetycznie

warunkowanej obligatoryjnej diapauzy larw tej formy *M. alcon*. Nie można jednak wykluczyć, że rozwój larw jest w jakimś stopniu determinowany warunkami środowiska, w jakich odbywała się inkubacja jaj i rozwój larw jeszcze wewnątrz zalążni kwiatowych.

Intensywny wzrost larw formy „alcon” następuje w połowie czerwca (po zimowaniu), natomiast w przypadku formy „rebeli” część gąsienic zaczyna szybko rosnać już w pierwszym sezonie pobytu w mrowisku (przed zimowaniem). Sześć larw formy „alcon”, wyraźnie większych od pozostałych, znalezionych w mrowisku *M. scabrinodis* w końcu kwietnia, prawdopodobnie nie urosło tak szybko po zimowaniu. Tym bardziej, że kolonia gospodarza liczyła nie więcej niż 100 robotnic, podczas gdy do wykarmienia jednej gąsienicy potrzeba około 50 robotnic *Myrmica* (Elmes i in. 1991b, Thomas i Elmes 1998). Larwy te pochodziły zapewne z roku poprzedniego, lecz trudno powiedzieć, czy były to podrośnięte gąsienice wolno rosące czy też szybko rosące, które na skutek niekorzystnych warunków (np. niedostatku pożywienia) nie zdołały dojrzeć i zapoczwarczyć się w poprzednim sezonie. W warunkach terenowych trudno było o stwierdzenie dymorfizmu wzrostu larw, a tym samym jednoznaczne ich określenie jako wolno- i szybko rosących. W czasie badań nad specyficznością *M. alcon* (w lipcu) zaledwie kilka razy trafiano na małe gąsienice (< 10 mg) i nie można było wykluczyć, że na przebieg ich rozwoju wpłynęły warunki panujące w mrowiskach. Być może mniejsze larwy przebywają w głębszych warstwach gniazda i dlatego łatwo je przeoczyć lub też w grę wchodzi pewne czynniki regulujące strukturę populacji gąsienic, jak na przykład kontrola proporcji poszczególnych typów larw ze strony składających jaja samic (Hovestadt i in. 2007), co mogłoby tłumaczyć sezonowy brak larw dwuletnich. Możliwe też, że warunki środowiskowe, jak temperatura, wilgotność czy stan fizjologiczny roślin żywicielskich, wpływają na proporcje typów larw dymorficznych w stopniu znacznie większym, niż się przypuszcza.

Dopiero badania laboratoryjne jednoznacznie wykazały, że obie formy *M. alcon* z populacji polskich cechuje dymorfizm wzrostu gąsienic. W przypadku formy „alcon” podział na larwy wolno- i szybko rosące zarysowywał się pięć tygodni po hibernacji, natomiast u formy „rebeli” już po trzech tygodniach od adopcji można było wyróżnić larwy rosące szybciej od pozostałych, a po około ośmiu tygodniach podział ten był już bardzo wyraźny. Polskie populacje formy „alcon” pod względem modelu dynamiki wzrostu larw do momentu zimowania (a także gatunku gospodarza; zob. wyż.) najbardziej przypominają populacje południowoeuropejskie tej formy (zob. Schönrogge i in. 2000). Przed hibernacją larwy osiągają zaledwie 5% swojej ostatecznej masy, podczas gdy w populacjach północnoeuropejskich wszystkie larwy przed zimowaniem odznaczają się znacznie szybszym

wzrostem – szybko rosnące osiągają około 35% ostatecznej biomasy, a wolno rosnące około 20%. Swoistą cechą larw formy „alcon” z polskich populacji, odróżniającą je od larw z populacji południowo-, jak i północnoeuropejskich, jest ich wzrost po zimowaniu – larwy szybko rosnące zaczynały rosnąć dopiero od piątego tygodnia od zakończenia zimowania, a larwy wolno rosnące nie rosły jeszcze przynajmniej przez kilka miesięcy .

W hodowlach laboratoryjnych wolno rosnące larwy formy „rebeli”, mimo że większe od larw formy „alcon”, rosły równie nieznacznie do czasu zimowej hibernacji. Prawdopodobnie w przypadku wolno rosnących larw formy „rebeli” również występuje obligatoryjna diapauza, jaka charakteryzuje wszystkie gąsienice formy „alcon” przed zimowaniem. Przed zimowaniem larwy typu W osiągały około 8% swej ostatecznej biomasy, a larwy typu S około 48%; wartości te są podobne do obserwowanych u związanej z *M. schencki* formy „rebeli” w Hiszpanii i Francji (Elmes i in. 1991a,b, Thomas i in. 1998). Po zimowaniu wzrost larw wolno rosnących wciąż był zahamowany przez okres około trzech miesięcy, natomiast larwy szybko rosnące wznawiały wzrost już od 2-3 tygodnia.

Na podstawie przebiegu wzrostu gąsienic formy „alcon”, które przeżyły zimowanie można wnioskować, że udziały larw wolno rosnących i szybko rosnących w populacji tej formy *M. alcon* były zbliżone (stosunek 1:1), co jest zgodne z obserwacjami Schönrogge i in. (2000), natomiast u formy „rebeli” przed zimowaniem stosunek liczby larw wolno do szybko rosnących wynosił 1,8:1, jednak po zimowaniu również 1:1. Śmiertelność larw typu W była wyższa, niż larw typu S. W populacjach francuskich i hiszpańskich formy „rebeli” śmiertelność w obu grupach larw jest taka sama, a udział larw wolno rosnących bardzo wysoki – wynoszący ok. 75% (Thomas i in. 1998). Dymorfizm wzrostu larw cechuje również trzy pozostałe (drapieżne) gatunki *Maculinea* (*M. arion*, *M. teleius* i *M. nausithous*) (Schönrogge i in. 2000, Witek i in. 2006). Prawdopodobnie czynnikami działającymi na rzecz wyewoluowania dwuletniego cyklu rozwojowego *Maculinea* były m.in. zyski wynikające z unikania konkurencji między spokrewnionymi larwami, ogólnie korzystniejsze warunki pokarmowe w zróżnicowanych demograficznie koloniach mrówek, niestabilne warunki środowiskowe (długotrwałe susze, długie zima itp.), jak też zdolność gąsienic do wytrzymywania okresowego braku pożywienia (Thomas i in. 1998, Schönrogge i in. 2000, Witek i in. 2006). Thomas i in. (1998) oraz Hovestadt i in. (2007) wywnioskowali na podstawie badań formy „rebeli”, że gąsienice o cyklu dwuletnim odnoszą prawdopodobnie większe korzyści niż larwy o cyklu jednorocznym. Unikają one ataku parazytoidów w pierwszym sezonie pobytu w mrowisku, natomiast w drugim są znacznie większe niż larwy świeżo zaadaptowane, szybciej rosną, są lepiej zintegrowane z gospodarzem i wcześniej

(niż tegoroczne larwy szybko rosnące) zapoczwarczają się. Koncepcja mówiąca o ewolucyjnej przewadze larw przechodzących rozwój dwuletni nie może być jednak poparta wynikami badań polskich populacji, w których śmiertelność larw wolno rosnących okazała się bardzo wysoka, zwłaszcza w trakcie i po zimowaniu. W tym przypadku trudno jest wnioskować, że takie larwy mogą odnosić korzyści, skoro dwukrotnie przechodzą zimowanie, nawet biorąc pod uwagę, że są już wówczas nieco podrośnięte. Larwy te żyją też w osłabionym (przez siebie) mrowisku i mogą być narażone na konkurencje ze strony kolejno adoptowanych przez mrówki gąsienic. Dodatkowo w przypadku formy „alcon” podrośnięte po dwóch latach pobytu w mrowisku larwy wolno rosnące są prawdopodobnie tak samo narażone na atak parazytoidów, jak larwy szybko rosnące. W przeciwieństwie do parazytoida formy „rebeli” z Europy południowej, porażającego wyłącznie larwy szybko rosnące w ich pierwszym sezonie pobytu w mrowisku (Thomas i Elmes 1993, Hochberg i in. 1996), parazytoid formy „alcon” z polskich populacji (jak wynika z doświadczeń laboratoryjnych; zob. niżej) poraża gąsienice dopiero w następnym roku (po zimowaniu) późną wiosną, prawdopodobnie porażając wówczas podrośnięte larwy zarówno jednoroczne, jak i dwuletnie.

Preadopcyjne larwy formy „rebeli” typu S były znacznie większe niż larwy typu W. Na tej podstawie można z dużym prawdopodobieństwem przewidzieć przebieg wzrostu większości gąsienic. Kontrastuje to z wynikami uzyskanymi przez Thomasa i in. (1998), z których wynikało, że masy preadopcyjnych gąsienic obu grup nie różnią się między sobą.

W hodowlach laboratoryjnych larwy formy „alcon” zapoczwarczały się ponad miesiąc później niż larwy formy „rebeli”, co odpowiada różnicy w terminach pojawów imagines tych form w warunkach naturalnych w Polsce (Buszko i Masłowski 2008). Prawdopodobnie różnice we wzroście i pojaw każdej z form *M. alcon* są warunkowane przystosowaniami do fenologii roślin żywicielskich (Sielezniew i Stankiewicz 2007). Kwiatostany goryczek krzyżowych zaczynają rozwijać się o około czterech tygodni wcześniej niż kwiatostany goryczek wąskolistnych, a pora kwitnienia rośliny żywicielskiej jest istotna ze względu na krótki okres lotu motyli (Meyer-Hozak, 2000, Nowicki i in. 2005a).

Wyniki badań w warunkach naturalnych wykazały, że larwy formy „alcon” szybciej rozwijały się w gniazdach *M. vandeli* niż *M. scabrinodis*. Prawdopodobnie miało na to wpływ kilka czynników, takich jak nasłonecznienie, temperatura powietrza czy temperatura ziemi (zob. Elmes i Wardlaw 1982). *M. vandeli* jest gatunkiem bardziej ciepłolubnym niż *M. scabrinodis* (Czechowski i in. 2002), a na stanowiskach w Górach Świętokrzyskich wykazuje tendencję do budowania gniazd z kopcami pełniącymi funkcje solariów. W hodowli laboratoryjnej, gdzie dla wszystkich kolonii mrówek utrzymywano te same warunki

temperatury nie zaobserwowano różnic we wzroście zarówno larw formy „alcon”, hodowanych z *M. scabrinodis* i *M. vandeli*, jak i larw formy „rebeli”, hodowanych z *M. sabuleti* i *M. scabrinodis*. W koloniach *M. gallienii* larwy formy „alcon” osiągały nieco mniejsze rozmiary, ale tylko do siódmego tygodnia hodowli, co mogło wskazywać na nieco słabsze ich karmienie i opiekę ze strony robotnic.

Podczas zimowania trwającego dłużej niż trzy miesiące szybko rosnące gąsienice formy „rebeli” wykazywały mniejszy procentowy ubytek masy niż pozostałe larwy obu form *M.alcon*. Być może z powodu zaawansowanego rozwoju i dużych rozmiarów były lepiej przygotowane do przetrwania okresu hibernacji. Ogółem, podczas hibernacji trwającej około 3,5 miesiąca, larwy obu form traciły jedną czwartą swojej masy. Z doświadczeń Elmesa i in. (1991a) wynika, że w ciągu sześciu miesięcy hibernacji larwy formy „rebeli” tracą ok. 40% biomasy.

Średnia masa hodowanych poczwerek formy „alcon” była znacznie mniejsza od średniej masy poczwerek formy „rebeli”, co prawdopodobnie spowodowane było warunkami hodowli, gdyż poczwarki obu form *M.alcon* znajdowane w warunkach naturalnych nie różniły się między sobą. Larwy formy „alcon” w hodowli zapoczwarczały się, mając masę około 60 mg, podczas gdy larwy formy „rebeli” dopiero po osiągnięciu około 75 mg. W przypadku formy „alcon” imagines wyhodowano w gniazdach czterech gatunków mrówek, w tym dwóch (*M. sabuleti* i *M. gallienii*), nie będących naturalnymi gospodarzami tej formy. Elmes i in. (1991b) stwierdzili na podstawie badań formy „rebeli”, że jeżeli larwy, podrzucone do kolonii mrówek nie będących ich gospodarzami, przeżyją w nich okres integracyjny oraz zimowanie, to ich szansa na zapoczwarczenie jest taka sama, jak w przypadku kolonii naturalnych gospodarzy.

Tartally (2005a) wykazał, że utrzymywanie wysokiej temperatury (ok. 25°C), z całkowitym pominięciem zimowej diapauzy, może powodować przyśpieszony wzrost larw formy „rebeli” i ich wcześniejsze zapoczwarczenie. W hodowli larw *M.alcon* z polskich populacji nie uzyskano podobnych wyników, jednak hodowle z pominięciem hibernacji prowadzono w nieco niższej temperaturze (21°C). Takie warunki nie wpływały na przyśpieszenie rozwoju larw formy „alcon”, natomiast larwy formy „rebeli” osiągały masy, przy których mogłyby się zapoczwarczyć, jednak przez kilka-kilkanaście tygodni utrzymywały stałą masę, po czym ginęły (z wyjątkiem jednej larwy typu S, której udało się zapoczwarczyć). Z przeprowadzonych badań wynika, że do zapoczwarczenia gąsienice pochodzące z polskich populacji wymagają obligatoryjnej hibernacji. Zapoczwarczenie prawdopodobnie warunkowane jest również terminem rozpoczęcia okresu chłodzenia

i/lub długością okresu zimowania. Więcej larw *M. alcon* zapoczwarczyło się w hodowli poddanej chłodzeniu od 10 tygodnia i kontynuowanego przez około 3,5 miesiąca.

## 5.2. Parazytoidy i inne myrmekofile

*M. alcon* jest porażany przez pasożytniczą błonkówkę *Ichneumon eumerus*. Zaznacza się przy tym pewne zróżnicowanie biologii populacji tego gąsienicznika, związanych z formami „alcon” i „rebeli” (Anton i in., w przyg.). W Polsce *I. eumerus* stwierdzono w dwóch regionach – w Górach Świętokrzyskich (Sielezniew i Stankiewicz 2004) i na Podkarpaciu. Znane w Hiszpanii i Francji populacje *I. eumerus*, porażającego tam gąsienice formy „rebeli” są bardzo niewielkie – wykorzystują 22–35% gniazd *M. schencki* i 6–23% larw motyli (Thomas i Elmes 1993, Hochberg i in. 1996). Wydaje się, że polska populacja na Podkarpaciu jest jeszcze mniejsza; obecność *I. eumerus* stwierdzono tylko w jednym sezonie, a spasożytowane przez niego poczwarki formy „rebeli” stanowiły 2% ze wszystkich znalezionych poczwarek. Spasożytowanie poczwarek formy „alcon” w Górach Świętokrzyskich było znacznie wyższe (62%), wskazując w tym przypadku na bardzo liczną populację gąsienicznika.

*I. eumerus* z polskich populacji (porażający formę „alcon”) wykazuje wyraźne podobieństwo behawioralne do gąsienicznika atakującego formę „rebeli” z populacji południowoeuropejskich, znanego z wywoływania wewnątrzkolonijnej agresji wśród mrówek gospodarzy (*M. schencki*) (zob. Thomas i in. 2002). Doświadczenia laboratoryjne pokazały, że obecność parazytoidea formy „alcon” wywołuje najsilniejszą agresję wśród robotnic *M. scabrinodis*, a więc gospodarza tej formy w Polsce. W przypadku *M. rubra* i *M. schencki* reakcja robotnic była znacznie słabsza. W laboratorium nie prowadzono doświadczeń nad zachowaniami *I. eumerus* wobec *M. vandeli* – innego gospodarza formy „alcon” w Polsce. Duża liczba porażonych przez gąsienicznika poczwarek w warunkach naturalnych, wskazuje jednak, że najprawdopodobniej i w tym przypadku parazytoid skutecznie wykorzystuje swoje zdolności do chemicznej „intrygi”. Według Thomasa i in. (2002) za objawy wewnątrzkolonijnej agresji odpowiedzialne są wydzielane przez parazytoidea specyficzne allomony. Prawdopodobnie substancje te mogą mieć szersze działanie, skoro agresywne zachowania, choć nie tak spektakularne jak u *M. scabrinodis*, zaobserwowano też w przypadku *M. sabuleti* – głównego gospodarza formy „rebeli”. Być może dana populacja *I. eumerus* jest związana z określoną formą *M. alcon* i dostosowana do lokalnego gospodarza. Z powodu jednak znikomej liczebności populacji gąsienicznika, związanej z formą „rebeli” w Polsce niemożliwe było stwierdzenie możliwości porażania poczwarek w gniazdach

*M. sabuleti* (jedynie spasożytowane poczwarki formy „rebeli” znaleziono u *M. scabrinodis*).

Parazytoid formy „rebeli” z francuskich i hiszpańskich populacji poraża (największe) larwy późnym latem, w tym samym roku, w którym trafiły one do gniazd gospodarzy (Thomas i Elmes 1993, Hochberg i in. 1996). Wyhodowane w laboratorium samice *I. eumerus* przed zimową hibernacją nie wykazywały zainteresowania gąsienicami formy „alcon”, natomiast poraziły kilka larw formy „rebeli” o masach powyżej 20 mg. Po zimowaniu, które przetrwały tylko (zapłodnione) samice *I. eumerus*, porażenie larw formy „alcon” nastąpiło dopiero, gdy larwy zaczęły się różnicować na wolno- i szybko rosnące. Składanie jaj przez parazytoidea nie zależało więc od formy *M. alcon*, a przyczyną nie porażania gąsienic formy „alcon” przed hibernacją musiały być ich zbyt małe rozmiary. Z obserwacji wynika, że w warunkach naturalnych składanie jaj przez parazytoidea formy „alcon” następuje w czerwcu, gdy w mrowisku znajdują się już podrośnięte larwy jednoroczne i larwy dwuletnie. Brak zainteresowania *I. eumerus* podłożem i larwami w naczyniach, w których wcześniej przebywała inna samica, pozwala przypuszczać, że w terenie gąsienicznik rozpoznaje gniazda, już wcześniej odwiedzone przez inną samicę, co ułatwia mu znalezienie kolonii z jeszcze niezainfekowanymi gąsienicami.

Chociaż gniazda *Myrmica* bywają zasiedlane przez rozmaite organizmy myrmekofilne (zob. Hölldobler i Wilson 1990), z przeprowadzonych badań wynika, że w jednym mrowisku z larwami *M. alcon* występują one bardzo rzadko. Dotyczy to również współwystępowania różnych gatunków *Maculinea*. Jednostkowa obserwacja wykazała, że pełen rozwój (do zapoczwarczenia) w tym samym gnieździe możliwy jest w przypadku *M. alcon* (formy „alcon”) i *M. teleius*. W Polsce mało jest stanowisk, na których współwystępują oba te gatunki (zob. Buszko i in. 2005, Stankiewicz i in. 2005b). Więcej jest miejsc, gdzie koegzystują – mające tę samą roślinę żywicielską (krwiściąg lekarski, *Sanguisorba officinalis* L.) – *M. teleius* i *M. nausithous* (Buszko i in. 2005) i stosunkowo często zdarza się, że kolonie ich wspólnego gospodarza, *M. rubra*, są wykorzystywane jednocześnie przez oba te gatunki (Stankiewicz i Sielezniew 2002). Dokończenie rozwoju przez *M. alcon* i *M. teleius* w tym samym mrowisku jest możliwe tylko w określonych warunkach. Przede wszystkim gniazda ich wspólnego gospodarza, jakim w Polsce jest *M. scabrinodis* (zob. Stankiewicz i Sielezniew 2002, Buszko i in. 2005), powinny znajdować się blisko roślin żywicielskich obu gatunków, żeby wypadające z roślin larwy miały szansę na adopcję przez robotnice z tego samego mrowiska. Różnica strategii życiowych (pasożytnictwo pracy *M. alcon* kontra drapieźnictwo *M. teleius*) faworyzuje w tym przypadku *M. alcon*. Gdyby do gniazda trafiło więcej gąsienic *M. alcon*, mrówki – zaabsorbowane opieką nad nimi – zanieczyściłyby własne larwy, będące



pokarmem gąsienic *M. teleius*. Jedna gąsienica *M. teleius* dla pomyślnego zakończenia rozwoju potrzebuje około 350 larw mrówek (Thomas i Wardlaw 1992, Thomas i Elmes 1998). Z kolei zbyt duża liczba zaadoptowanych larw *M. teleius*, mogłaby doprowadzić do śmierci większości lub nawet wszystkich gąsienic tego gatunku z powodu silnej konkurencji o pokarm (zob. Thomas i Wardlaw 1992, Thomas i Elmes 1998).

Podczas przeszukiwania gniazd *Myrmica* natrafiano na obecność larw, poczwarek lub osłonek poczwarkowych muchówki *Microdon myrmicae* wraz z *M. alcon* (f. „alcon”) w tych samych gniazdach *M. scabrinodis* bądź *M. vandeli*. Jest to pierwsze tego typu stwierdzenie w Europie, które dowodzi, że larwy obu tych myrmekofili, rozwijając się w jednym gnieździe, mogą przeobrazić się w dorosłe owady. *M. myrmicae* (podobnie jak *M. teleius*) jest drapieżny i odżywia się larwami mrówek (zob. Elmes i in. 1999, Schönrogge i in. 2002, Thomas i in. 2005c), prawdopodobnie jednak faza jego intensywnego wzrostu przypadał innym terminie niż modraszków. W kwietniu znajdowano poczwarki muchówki, a w czerwcu puste osłonki poczwarkowe, nie wyglądające na pozostałości z lat ubiegłych. Mała larwa *M. myrmicae* znaleziona w czerwcu w mrowisku *M. scabrinodis* mogła pochodzić z roku badań lub też z roku poprzedniego, gdyż muchówki *Microdon* przechodzą często rozwój dwuletni (Schönrogge i in. 2002).

Znajdowane w gniazdach *Myrmica* skoczogonki *Entomobrya myrmecophila* to, według klasycznej klasyfikacji Wasmanna (1894), typowe synoiki. Nie stanowią zagrożenia ani dla mrówek, ani nie konkurują z larwami *M. alcon* – w mrowiskach szukają schronienia, szczątków organicznych i ciepła (M. Sterzyńska, inf. ustna).

### **5.3. Zagrożenia i zalecenia ochronne wobec *M. alcon* w Polsce**

Zagrożenia populacji *M. alcon* wynikają ze zmian w środowisku, powodowanych odejściem od dotychczasowych sposobów ekstensywnego użytkowania terenu. Część siedlisk została przekształcona w intensywnie eksploatowane pola uprawne, część przeznaczono pod inwestycje budowlane, inne z kolei zarosły krzewami i drzewami. Dla zachowania stanowisk *M. alcon* konieczne jest wprowadzenie ochrony czynnej (Rozporządzenie Ministra Środowiska z dn. 28 września 2004), mimo jednak istnienia podstaw prawnych, trudno o zachowanie dotychczasowego charakteru wszystkich siedlisk, zwłaszcza leżących poza obszarami Natura 2000. Szansą dla uratowania wielu stanowisk są programy rolno-środowiskowe, ale warunkiem ich skuteczności jest precyzyjne uwzględnianie potrzeb *M. alcon*, stosownie do wymagań lokalnej formy tego gatunku. W ewentualnych programach introdukcji lub reintrodukcji *M. alcon* nie mogą być wykorzystywane osobniki niewłaściwej

dla danego obszaru czy środowiska formy ekologicznej ze względu na znaczne, prawdopodobnie genetycznie uwarunkowane, różnice przystosowań każdej z form wobec gatunku i fenologii roślin żywicielskich oraz gospodarzy (np., co m.in. wykazano w tej pracy, larwy formy „alcon” znacznie gorzej rozwijają się w gniazdach *M. sabuleti*, niż larwy formy „rebeli”). Szczegółowe plany ochrony *M. alcon* powinny uwzględniać, takie parametry, jak rozmieszczenie roślin żywicielskich i mrówek–gospodarzy, wielkość populacji, zdolność dyspersji motyli i możliwości kolonizowania przez nie nowych terenów (Maes i in. 2004). Ochroną winny być objęte nie tylko same miejsca występowania *M. alcon*, lecz również tereny przyległe, jako możliwe refugia dla mrówek *Myrmica* (Nowicki i in. 2007).

Badane stanowiska *M. alcon* były dość zróżnicowane pod względem położenia, rodzaju środowiska, składu gatunkowego mrówek i obecności innych zagrożonych lub rzadkich gatunków roślin i zwierząt. Są wśród nich stanowiska o wyjątkowej wartości przyrodniczej, które należałoby objąć ochroną w pierwszej kolejności. W przypadku stanowisk formy „alcon”, na podstawie składu gatunkowego *Myrmica*, można wyodrębnić trzy ich charakterystyczne typy. Typ pierwszy stanowią łąki bardzo wilgotne, torfowiskowe, gdzie wraz *M. scabrinodis* występuje *M. gallienii* (Piekielne Wrota). Typ drugi to półwilgotne łąki z dominującą *M. scabrinodis* i niewielkim udziałem *M. rubra* i *M. ruginodis* (Kapice, Zabieźki, Wiesiołka, Tyszowce). Typ trzeci to ciepłe i wilgotne łąki w Górach Świętokrzyskich (Jasiów i Otrocz), gdzie współwystępują *M. scabrinodis* i *M. vandeli*, przy niewielkim udziale *M. ruginodis* na obrzeżach stanowisk. Te ostatnie stanowiska wyróżniają się na tle innych nie tylko występowaniem *M. vandeli*, rzadkiego gatunku mrówki, ale również obecnością myrmekofilnej muchówki *Microdon myrmicae*, a przede wszystkim gąsienicznika *Ichnemon eumerus* – zagrożonego wyginięciem parazytoidea *M. alcon*.

W przypadku formy „rebeli” wyjątkowe ze względu na położenie (blisko centrum miasta), wielkość populacji i bogaty skład myrmekofauny (m.in. gatunki rzadkie, jak *Tapinoma erraticum*, *Myrmecina graminicola* czy *Polyergus rufescens*) jest stanowisko w Przemyślu. W 2004 r. został tam urządzony stok narciarski z wyciągiem. Szczęśliwie podczas realizacji projektu zostały uwzględnione postulaty zmierzające do zminimalizowania czynników szkodliwych dla populacji *M. alcon* (Sielezniew i Stankiewicz 2004). Zrezygnowano z części drenaży, zaorania murawy i wysiewania mieszanki traw oraz ograniczono użycie ciężkiego sprzętu, a tam gdzie to było możliwe, prace wykonywano ręcznie. Niemniej jednak środowisko zostało poważnie naruszone; trudno też przewidzieć wpływ samego użytkowania stoku na populację modraszków w kolejnych latach.

Wyniki przeprowadzonych badań pozwalają stwierdzić, że warunki dla trwania

populacji *M. alcon* są bardzo niekorzystne na izolowanych małych i zarastających stanowiskach (np. Kapice, Lipa, Otrocz). Trudna jest również sytuacja stanowisk na terenach atrakcyjnych z punktu widzenia inwestycji czy rekreacji (jak w Przemyślu) czy tam, gdzie właściciele terenu wznowili działalność rolniczą w sposób zupełnie niekontrolowany (np. w Zabiezkach, gdzie w 2004 r. skoszono łąkę w terminie uniemożliwiającym zakwitnięcie goryczki wąskolistnej czy Wiesiołce, gdzie w 2005 r. całą powierzchnię stanowiska formy „alcon” zabronowano). Podobnie stało się w Beskidzie Niskim, gdzie na niewielkim stanowisku formy „rebeli” większość roślin żywicielskich została wycięta w okresie składania jaj przez motyle (Gałązka i Gałązka 2005). Większą szansę przetrwania mają duże populacje lub metapopulacje, jak te w Górach Świętokrzyskich czy na Polesiu. Przypisuje im się możliwości buforowania niekorzystnych warunków środowiskowych, co zmniejsza zagrożenia (Thomas 1995, Nowicki i in. 2007). Istotnym problemem jest też zarastanie stanowisk – w Komańczy zaobserwowano miejscami silne zarastanie łąki krzakami tarniny, a w Przemyślu, oprócz wkraczania krzewów, stwierdzono również zwiększający się udział ekspansywnej trawy – trzcinnika *Calamagrostis epigejos*.

Według Elmesa i in. (1998) kluczowym warunkiem trwania populacji *Maculinea* jest występowanie w pobliżu roślin żywicielskich gniazd właściwych gatunków mrówek, natomiast Pech i in. (2007) uznali, że ważniejszy jest odpowiedni mikroklimat i struktura roślinności. Z badań przeprowadzonych w Polsce wynika jednak jednoznacznie, że w planach ochrony *M. alcon* należy bezwzględnie uwzględniać specyficzność jego form ekologicznych wobec określonych gatunków *Myrmica*, a tym samym i preferencje mikrośrodowiskowe tych gatunków. Wszelkie planowane czynności agrotechniczne powinny być wykonywane według szczegółowych wytycznych, w terminach uwzględniających fazy cyklu rozwojowego motyli (Bergmann i in. 2005, Johst i in. 2006). W Polsce zdarza się współwystępowanie na jednym stanowisku *M. alcon* (formy „alcon”) z innymi *Maculinea* (*M. teleius*, *M. nausithous*). W takich sytuacjach należy uwzględnić potrzeby każdego z gatunków, zachowując mozaikowość siedliska (Nowicki i in. 2007).

W przypadku stanowisk formy „alcon” najlepszą formą użytkowania łąki wydaje się jeden jesienny pokos, wykonywany w drugiej połowie września lub początku października, kiedy gąsienice znajdują się już w gniazdach mrówek. Przeprowadzone w Niemczech eksperymenty koszenia łąk z różną częstotliwością i w różnych terminach wskazują, że najlepszym terminem tego zabiegu jest koniec września (Grill i in. 2007). Koszenie powinno być wykonywane raczej kosiarkami ręcznymi, by nie niszczyć powierzchni gleby. Na niewielkich fragmentach można jednak zupełnie odsłonić glebę, co może sprzyjać

kiełkowaniu nowych roślin żywicielskich. W gęsto zarośniętych miejscach goryczki wąskolistne utrzymują się bowiem najwyżej 30 lat, po czym zaczynają powoli zanikać (Maes i in. 2004). Niższa roślinność i związany z nią cieplejszy mikroklimat jest preferowana bardziej przez gospodarza formy „alcon”, *M. scabrinodis*, niż przez *M. rubra*, *M. ruginodis* czy *M. gallienii*. Przeprowadzając wycinkę zarośli i koszenie, należy pamiętać, by zachować zróżnicowaną strukturę roślinności; kępy krzewów m.in. chronią partie stanowiska od wiatru. Zróżnicowana roślinność ma szczególne znaczenie, gdy na stanowisku oprócz *M. alcon* występuje też *M. teleius* i *M. nausithous*. Wówczas należy uwzględnić wymagania krwiściąga lekarskiego oraz mrówek-gospodarzy, zwłaszcza dla *M. nausithous*, który w warunkach polskich korzysta wyłącznie z gniazd *M. rubra* (Figurny i Tomaszewicz 1997, Stankiewicz i Sielezniew 2002, Nowicki i in. 2005c, 2007).

Środowiskiem formy „rebeli” są ciepłolubne murawy, które zwykle utrzymują się dzięki ekstensywnemu wypasowi zwierząt gospodarskich. Ten sposób użytkowania kserotermicznych łąk jest polecany znacznie bardziej, niż jednorazowy w roku pokos (Meyer-Hozak 2000). Stanowiska formy „rebeli” należy chronić przed wkraczaniem zbiorowisk zaroślowych, nie służących ciepłolubnym gatunkom roślin i owadów. Zważywszy na wyniki badań nad specyficznością, składem gatunkowym mrówek oraz charakterystykę fitosocjologiczną stanowisk formy „rebeli”, zalecany jest mało intensywny wypas wiosną (i ewentualnie drugi jesienią). Szczególnie przydatne wydają się owce, według niektórych źródeł – w odróżnieniu od bydła – unikające goryczek krzyżowych (zob. Meyer-Hozak 2000). Liczba owiec powinna zależeć od wielkości stanowiska i stadium sukcesji. Wypas nie powinien być zbyt intensywny, gdyż zbyt krótka murawa mogłaby przyczynić się do zmiany składu gatunkowego mrówek *Myrmica* i zastąpienia właściwych gospodarzy formy „rebeli” (*M. sabuleti* i *M. scabrinodis*) przez bardziej ciepłolubną *M. schencki*. W miejscach bardziej zarośniętych można zastosować koszenie, przy czym siano należy koniecznie usuwać, co stworzy korzystne warunki do zakładania nowych kolonii przez mrówki. W Przemysłu, największym znanym w Polsce stanowisku formy „rebeli” – obecnie użytkowanym jako stok narciarski – wskazany jest stały monitoring populacji *M. alcon* i kolonii *Myrmica* oraz inwentaryzacja roślin żywicielskich, by w razie pogarszania się sytuacji w porę podjąć środki zaradcze. Na stanowisku w Komańczy odpowiednimi zabiegami wydaje się usuwanie krzewów w najbardziej zarośniętych fragmentach łąki, gdzie występuje niemal wyłącznie *M. rubra* i jeden w roku pokos jesienny. Fragmenty tamtejszego stanowiska są w przeważającej mierze zasiedlone przez *M. rugulosa*, która nie może zapewnić trwania populacji *M. alcon*, a która preferuje niższą murawę i cieplejszy mikroklimat, niż właściwy

gospodarz – *M. sabuleti*. Przez pewien czas miejsca te nie powinny być użytkowane, ale rokrocznie kontrolowane pod kątem zmian składu gatunkowego i zagęszczenia gniazd *Myrmica*.

W ochronie *Maculinea* ważna jest edukacja. W Polsce pierwszymi działaniami tego typu były lekcje i warsztaty prowadzone w kilkudziesięciu szkołach podstawowych, gimnazjach i liceach w różnych częściach kraju (Amirowicz i Woyciechowski 2005). Akcja ta wiązała się z międzynarodowym programem badawczym „MacMan”, dzięki któremu znacznie poszerzyła się wiedza o motylach *Maculinea*, jak również zwiększyły się możliwości ochrony zagrożonych ekosystemów łąkowych w Europie.

## 6. Podsumowanie i wnioski

1. Każda z dwóch form ekologicznych *M. alcon* w Polsce jest związana z innym środowiskiem – forma „alcon” z łąkami wilgotnymi i półwilgotnymi, forma rebeli z murawami kserotermicznymi. Stanowiska każdej z form różnią się między sobą składami gatunkowymi zgrupowań mrówek, zwłaszcza występowaniem i udziałami gatunków *Myrmica* – potencjalnych gospodarzy larw *M. alcon*. Jedynymi gatunkami z tego rodzaju, wspólnymi dla stanowisk obu form *M. alcon*, są *M. rubra* i *M. scabrinodis*. Pod względem charakteru lokalnych zgrupowań *Myrmica* wyróżniono trzy typy stanowisk formy „alcon”: (1) ze współwystępującymi (i wymieniającymi się dominacją) *M. scabrinodis* i *M. gallienii*; (2) z dominującą *M. scabrinodis* oraz *M. rubra* i *M. ruginodis* jako stałymi elementami zgrupowań; (3) z dominującą *M. scabrinodis* i subdominującą *M. vandeli*. Na jednym z dwóch badanych w Polsce stanowisk formy „rebeli” współdominowały *M. sabuleti* i *M. scabrinodis*, na drugim wyraźnie przeważała *M. rugulosa*.

2. Gospodarzami formy „alcon” w Polsce są *M. scabrinodis* i *M. vandeli*. Pod tym względem polskie populacje tej formy *M. alcon* są podobne do populacji hiszpańskich, francuskich, austriackich, czeskich i ukraińskich (wykorzystywanie *M. scabrinodis*) oraz węgierskich (wykorzystywanie *M. scabrinodis* i *M. vandeli*). Głównym gospodarzem formy „rebeli” jest w Polsce *M. sabuleti* – gatunek nie występujący na stanowiskach formy „alcon”. Rzadziej wykorzystywana też bywa *M. scabrinodis*, czyli gospodarz formy „alcon” i, bardzo rzadko, *M. rugulosa* – nie występująca na stanowiskach formy „alcon”. Polskie populacje formy „rebeli” nie korzystają z gniazd *M. schencki* (mimo ich obecności na stanowiskach), co odróżnia je od populacji francuskich, hiszpańskich i populacji litewskiej, dla których ten gatunek jest głównym gospodarzem, oraz od populacji węgierskich i austriackich, dla których co prawda najczęstszym gospodarzem też jest *M. sabuleti*, ale wykorzystywana też bywa *M. schencki* i inne gatunki *Myrmica*.

Litewska populacja formy „rebeli” korzysta z gniazd *M. schencki*, co różni ją od populacji polskich, upodabniając zarazem do hiszpańskich i francuskich. Jest to zaskakujące, zważywszy na położenie geograficzne stanowiska litewskiego. Wskazuje też na silniejszą specyficzność *M. alcon* na granicach areału tego gatunku.

Różnice lokalnej specyficzności *M. alcon* wobec gatunków gospodarzy prawdopodobnie odzwierciedlają ewolucyjne dostosowanie tego myrmekofila do dominującego w danym regionie gatunku *Myrmica*.

3. Larwy adopcyjne *M. alcon* są zabierane do gniazd przez robotnice różnych, zarówno swoistych im, jak i nieswoistych, gatunków *Myrmica*. Osobniki różnych gatunków różnie się przy tym wobec larw zachowują, różny też jest czas (rzeczywistej lub pozornej) adopcji. W przypadku larw formy „rebeli” efektywność swoistych im w Polsce gatunków – *M. sabuleti* i *M. scabrinodis* – i nieefektywność *M. schencki* jako potencjalnych gospodarzy ujawnia się już na samym etapie adopcyjnym. W przypadku larw formy „alcon” dłuższe czasy ich adopcji przez *M. sabuleti*, *M. ruginodis* i *M. gallienii*, niż przez *M. scabrinodis*, również wskazują na mniejszą przydatność tych gatunków jako gospodarzy.

Specyficzność *M. alcon* (obu form) wobec gatunku gospodarza najsilniej zaznacza się podczas pierwszych kilku dni pobytu w mrowisku. W tym okresie śmiertelność larw w gniazdach gospodarzy nieswoistych, *M. rubra*, *M. ruginodis* i *M. schencki*, sięga 90-100%. Wyjątkiem jest *M. gallienii*, w której koloniach – w warunkach laboratoryjnych – gąsienice formy „alcon” wykazują wysoką przeżywalność, a której – mimo występowania na stanowiskach formy „alcon” – nigdy nie wykazano jako jej gospodarza naturalnego. Może to wynikać z preferencji mikrosiedliskowych tego gatunku, nie odpowiadających potrzebom larw (zbyt wysoka wilgotność gniazd) i/lub słabszej opieki nad gąsienicami niż własnymi larwami.

Ujawnione w warunkach laboratoryjnych różnice w przeżywalności larw form „alcon” i „rebeli” w gniazdach *M. sabuleti* przemawiają za ich odrębnością w ramach gatunku. Z kolei przeżywalność larw form „alcon” i „rebeli” u *M. scabrinodis* jest podobna – niezależnie ze stanowiska której formy pochodzi kolonia gospodarza. Oznacza to, że domniemana odrębność ekologiczna (czy nawet gatunkowa) różnych populacji *M. scabrinodis* nie jest przeszkodą w wykorzystywaniu gniazd tych mrówek przez każdą z form *M. alcon*. W przypadku większości badanych gatunków *Myrmica* różnice w ich efektywności jako gospodarzy *M. alcon* nie mają podłoża behawioralnego i nie kształtują się na etapie adopcji larw, lecz wynikają z różnej przeżywalności gąsienic w koloniach tych gatunków

4. Larwy każdej z form *M. alcon* różnią się dynamiką wzrostu. Już preadopcyjne larwy formy „rebeli” są znacząco większe niż preadopcyjne larwy formy „alcon”. Larwy formy „alcon” osiągają do zimowania ok. 5% swojej ostatecznej masy, a formy „rebeli” ok. 23%. Larwy każdej z form cechuje wyraźny, jakkolwiek ujawniający się w różnym czasie, dymorfizm wzrostu. Larwy formy „rebeli” różnicują się na szybko- i wolno rosnące wkrótce

po adopcji (w pierwszym sezonie pobytu w mrowisku), podczas gdy u formy „alcon” podział ten następuje dopiero kilka tygodni po zimowaniu. Pod względem tempa wzrostu (podobne przyrosty masy przed zimowaniem) populacje polskie każdej z form *M. alcon* przypominają ich populacje francuskie i hiszpańskie. W przypadku formy „alcon” podobna w populacjach polskich, francuskich i hiszpańskich jest też proporcja gąsienic wolno- do szybko rosnących, wynosząca po zimowaniu 1:1. Taka sama jest proporcja larw obu typów w polskiej populacji formy „rebeli”, co jednak różni ją od populacji południowoeuropejskich tej formy, gdzie udział gąsienic wolno rosnących jest znacznie wyższy, wynoszący ok. 75%.

5. Larwy obu form *M. alcon* w Polsce są atakowane przez pasożytniczą błonkówkę *Ichneumon eumerus*. Parazytoid ten – ogólnie rzadki i małowielobny, a przez to w skali kraju mało efektywny jako naturalny wróg *M. alcon* – lokalnie poraża do 60% larw (Góry Świętokrzyskie; forma „alcon”). Zapłodnione samice *I. eumerus* zimują i porażają gąsienice formy „alcon” późną wiosną (w drugim sezonie pobytu gąsienic w mrowiskach), gdy część gąsienic jest już podrośnięta, natomiast formy „rebeli” jeszcze przed zimowaniem, jesienią.

Zdarza się, że larwy i poczwarki *M. alcon* współwystępują w mrowisku z larwami i poczwarkami muchówki *Microdon myrmicae*, a nawet z larwami i poczwarkami innego modraszka, *M. teleius*. Dowodzi to możliwości równoczesnego rozwoju w jednym gnieździe *M. alcon* (myrmekofilnego pasożyta pracy) i innych myrmekofili, drapieżnych wobec larw gospodarza.



## 7. Bibliografia

- Akino T., Knapp J. J., Thomas J. A. i Elmes G. W. 1999: Chemical mimicry and host specificity in the *Maculinea rebeli* a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, 266: 1419–1426.
- Als T. D., Nash D. R. i Boomsma J. J. 2001: Adoption of parasitic *Maculinea alcon* caterpillars (Lepidoptera: Lycaenidae) by three *Myrmica* ant species. *Animal Behaviour*, 62: 99–106.
- Als T. D., Nash D. R. i Boomsma J. J. 2002: Geographical variation in host-ant specificity of the parasitic butterfly *Maculinea alcon* in Denmark. *Ecological Entomology*, 27: 403–414.
- Als T. D., Vila R., Kandul N., Nash D. R., Yen S.-H., Hsu Y.-F., Mignault A., Boomsma J. J. i Pierce N. E. 2004: The evolution of alternative parasitic life histories in large blue butterflies. *Nature*, 432: 386–390.
- Anton C., Musche M. i Settele J. 2005: Parasitism of the predatory *M. nausithous* by the parasitoid *Neotypus melanocephalus*. W: J. Settele, E. Kühn i J. A. Thomas (red.). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe*, ss. 55–56, Pensoft Publishers, Sofia-Moskwa, 289 ss.
- Anton C., Musche M. i Settele J. 2007a: Spatial patterns of host exploitation in a larval parasitoid of the Dusky large blue *Maculinea nausithous*. *Basic and Applied Ecology*, 8: 66–74.
- Anton C., Thomas J. A., Tartally A., Witek M., Stankiewicz A., Sielezniew M., Barbero F., Nash D. R., Bräu M., Gros P., Dabry J., Horstmann K., Schönrogge K. i Settele J. The ecology and conservation of parasitoids attacking ant-parasitic *Maculinea* butterflies (w przyg.).
- Anton C., Zeisset I., Musche M., Durka W, Boomsma J. J. i Settele J. 2007b: Population structure of a large blue butterfly and its specialist parasitoid in a fragmented landscape. *Molecular Ecology*, 16: 3828–3838.
- Atsatt P. R. 1981: Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy-free space. *The American Naturalists*, 118: 638–654.
- Axén A. H., Leimar O. i Hoffman V. 1996: Signalling in a mutualistic interaction. *Animal Behaviour*, 52: 321–333.

- Balint Z. 1985: *Maculineaalcon limitanea* nov. ssp. (Lepidoptera: Lycaenidae) from Transylvania, Rumania. *Galathea*, 1: 62–74.
- Berezki J., Pecsénye K. i Varga Z. 2006: Geographical versus food plant differentiation in populations of *Maculineaalcon* (Lepidoptera: Lycaenidae) in Northern Hungary. *European Journal Entomology*, 103: 725–732.
- Berezki J., Pecsénye K., Peregovits L i Varga Z. 2005: Pattern of genetic differentiation in the *Maculineaalcon* species group (Lepidoptera, Lycaenidae) in Central Europe. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 43: 157–165.
- Berger L. 1946: *Maculinea rebeli* Hirschke, bona species. *Lambillionea*, 46: 95–110.
- Bonelli S., Worgan A. D. P., Everett S., Napper E., Elmes G. W., Stankiewicz A. M., Sielezniew M., Wardlaw J. C., Cantarino S., Tartally A., Balletto E. i Schönrogge K. 2005: Host specificity in *Microdon myrmicae*, a sympatric social parasite to the *Maculinea* in moist grassland ecosystems. W: J. Settele, E. Kühn i J. A Thomas (red.). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe*, ss. 69–71, Pensoft Publishers, Sofia-Moskwa, 289 ss.
- Burghardt F. i Fiedler K. 1996: Myrmecophilous behaviours in caterpillars of the butterfly, *Polyommatus icarus* (Rottemburg, 1775): temporal patterns and age dependency (Lepidoptera: Lycaenidae). *Nota Lepidopterologica*, 19: 212–229.
- Buszko J. 1997: Atlas rozmieszczenia motyli dziennych w Polsce 1986–1995. Turpress. Toruń, 170 ss.
- Buszko J. 2004. *Maculineaalcon*. Polska Czerwona Księga Zwierząt. (red. Głowaciński Z. i Nowacki J.) <http://www.iop.krakow.pl/pckz>
- Buszko J. i Masłowski J. 1993: Atlas motyli Polski. Cz. I. Motyle dzienne (*Rhopalocera*). Grupa IMAGE, Warszawa. 270 ss.
- Buszko J. i Masłowski J. 2008: Motyle dzienne Polski. Wydawnictwo Koliber, Nowy Sącz, 274 ss.
- Buszko J. i Nowacki J. 2000: The *Lepidoptera* of Poland. A distributional checklist. PTEnt., Poznań-Toruń, 178 ss.
- Buszko J. i Nowacki J. 2002: *Lepidoptera*, Motyle, W: Z. Głowaciński (red. ).Czerwona Lista Zwierząt Ginących i Zagrożonych w Polsce, ss. 80–87. Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków, 155 + 77 ss.
- Buszko J., Stankiewicz A. M. i Sielezniew M. 2005. The distribution and ecology of *Maculinea teleius* and *M. nausithous* in Poland. W: J. Settele, E. Kühn i J. A Thomas (red.). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe*, ss. 210–213,

- Pensoft Publishers, Sofia-Moskwa, 289 ss.
- Clarke R. T., Thomas J. A., Elmes G. W., Wardlaw J. C., Munguira M. L. i Hochberg M. E. 1998: Population modelling of the spatial interactions between *Maculinea*, their initial foodplant and *Myrmica* ants within a site. *Journal of Insect Conservation*, 2: 29–38
- Cottrell C. B. 1984 Aphytophagy in butterflies, its relationship to myrmecophily. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 79: 1–57.
- Czechowski W. 1984: Colony fission and intraspecific contests in *Myrmica laevinodis* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici*, 38: 99–109.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W. 2002: The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. , Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa, 200 + 1s.
- Dejean A. i Beugnon G. 1996: Host-ant trail following by myrmecophilous larvae of Liphyrinae (Lepidoptera, Lycaenidae), *Oecologia*, 106: 57–62.
- DeVries P. J. 1988: The larval ant-organs of *Thisbae irenea* (Lepidoptera: Riodinidae) and their effects upon attending ant. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 94: 379–393.
- DeVries P. J. 1990: Acoustic enhancement of symbioses between butterfly caterpillars and ants. *Science*, 248: 1104–1106.
- DeVries P. J., Thomas J. A. i Cocroft R. 1993: A comparison of acoustical signals between *Maculinea* butterfly caterpillars and their obligate host ant species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 49: 229–238.
- Donisthorpe H. (1927). *The Guests of British Ants*. George Routledge & Sons, London, 244 s.
- Eastwood R. i Fraser A. M. 1999: Associations between lycaenid butterflies and ants in Australia *Australian Journal of Ecology*, 24: 503–537.
- Ebsen J. R., Nash D. R. i Boomsma J. 2005: Cryptic *Myrmica* species among the hosts of *Maculinea* butterflies. W: J. Settele, E. Kühn i J. A Thomas (red.). *Studies on the Ecology and Conservation of Butterflies in Europe*, ss. 171, Pensoft Publishers, Sofia-Moskwa, 289 ss.
- Elmes G. W. i Thomas J. A. 1992: Complexity of species conservation in managed habitats: Interactions between *Maculinea* butterflies and their ant hosts. *Biodiversity and Conservation*, 1: 155–169.
- Elmes G. W. i Wardlaw J. 1982: A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis*, living at two sites in the South of England. I. A comparison of colony populations. *The Journal of Animal Ecology*, 51: 651–664.
- Elmes G. W., Radchenko A. G. i Thomas, J. A. 2003: First records of *Myrmica vandeli* Bondroit (Hymenoptera, Formicidae) for Britain. *British Journal of Entomology and*

- Natural History*, 16: 145–152.
- Elmes G. W., Thomas J. A., Hammarstedt O., Manguira M. L., Martin J. i van der Made J. G. 1994: Differences in host-ants specificity between Spanish, Dutch and Swedish populations of the endangered butterfly *Maculinea alcon* (Denis et Schiff.) (Lepidoptera). *Memorabilia Zoologica*, 48: 55–68.
- Elmes G. W., Thomas J. A., Wardlaw J. C., Hochberg M. E., Clarke R. T. i Simcox D. J. 1998: The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 2: 67–78.
- Elmes G. W., Wardlaw J. C., Schönrogge K. i Thomas J. A. 2004: Food stress causes differential survival of socially parasitic larvae of *Maculinea rebeli* (Lepidoptera, Lycaenidae) integrated in colonies of host and non-host *Myrmica* species (Hymenoptera, Formicidae). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 110: 53–63.
- Elmes G. W., Thomas, J. A. i Wardlaw J. C. 1991a: Larvae of *Maculinea rebeli*, a large-blue butterfly, and their *Myrmica* host ants: wild adoption and behaviour in ant-nest. *Journal of Zoology*, 223: 447–460.
- Elmes G. W., Wardlaw J. C. i Thomas J. A. 1991b: Larvae of *Maculinea rebeli*, a large-blue butterfly, and their *Myrmica* host ants: patterns of caterpillars growth and survival. *Journal of Zoology*, 224: 79–92.
- Elmes G. W., Akino T., Thomas J. A., Clarke R. T. i Knapp J. J. 2002: Interspecific differences in cuticular hydrocarbon profiles of *Myrmica* ants are sufficiently consistent to explain host specificity by *Maculinea* (large blue) butterflies. *Oecologia*, 130: 525–535.
- Fiedler K. 1990: New information on the biology of *Maculinea nausithous* and *M. teleius* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Nota Lepidopterologica*, 12(4): 246–256.
- Fiedler K. 1991: Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). *Bonner Zoologische Monographien*, 31: 5–157.
- Fiedler K. 1998: Lycaenid-ant interactions of the *Maculinea* type: tracing their historical roots in a comparative framework. *Journal of Insect Conservation*, 2: 3–14.
- Fiedler K. 2006: Ant-associates of Palaearctic lycaenid butterfly larvae (Hymenoptera: Formicidae; Lepidoptera: Lycaenidae) – a review. *Myrmecologische Nachrichten*, 9: 77–87.
- Fiedler K., Hölldobler B. i Seufert P. 1996: Butterflies and ants: the communicative domain. *Experientia*, 52: 14–24.
- Fiedler K. i Maschwitz U. 1989: Functional analysis of the myrmecophilous relationships

- between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). I. Release of food recruitment in ants by lycaenid larvae and pupae. *Ethology*, 80: 71–80.
- Figurny E. i Tomaszewicz S. 1997: Parasitism of *Maculinea teleius* and *M. nausithous* (Lepidoptera: Lycaenidae) in *Myrmica scabrinodis* and *M. rubra* nests. W: T. Puszkar i L. Puszkar (red.). Współczesne kierunki w ekologii – ekologia behawioralna, ss. 179–184, Wyd. UMCS, Lublin, 418 ss.
- Figurny E. i Woyciechowski M. 1998: Flowerhead selection for oviposition by females of the sympatric butterfly species *Maculinea teleius* and *M. nausithous* (Lepidoptera, Lycaenidae). *Entomologia Generalis*, 23: 215–22.
- Fric Z., Wahlberg N., Pech P. i Zrzavý J. 2007: Phylogeny and classification of the *Phengaris-Maculinea* clade (Lepidoptera: Lycaenidae): total evidence and species concepts. *Systematic Entomology*, 32: 558–567.
- Gałązka B. i Gałązka K. 2005: Motyle dzienne okolic Krosna. <http://www.entomo.pl/krosno/>
- Grill A., Cleary D. F. R., Stettmer C., Braü M. i Settele J. 2007: A mowing experiment to evaluate the influence of management on the activity of host ants of *Maculinea* butterflies. *Journal of Insect Conservation*, 12: 617–627.
- Habel J. C., Schmitt T., Härdtle W., Lütkepohl M. i Assmann T. 2007: Dynamics in a butterfly-plant-ant system: influence of habitat characteristics on turnover rates of the endangered lycaenid *Maculinea alcon*. *Ecological Entomology*, 32: 536–543.
- Henning S. F. 1987: Myrmecophily in lycaenid butterflies (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomologist's Record and Journal of Variation*, 99: 261–266.
- Hochberg M. E., Elmes G. W., Thomas J. A. i Clarke R. T. 1996: Mechanisms of local persistence in coupled host-parasitoid associations – the case model of *Maculinea rebeli* and *Ichneumon eumerus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, 351: 1713–1724.
- Hochberg M. E., Thomas J. A. i Elmes G. W. 1992: A modelling study of the population dynamics of a large blue butterfly, *Maculinea rebeli*, a parasite of red ant nests. *Journal of Animal Ecology*, 61: 397–409.
- Hochberg M. E., Elmes G. W., Thomas J. A. i Clarke R. T. 1998: Effects of habitat reduction on the persistence of *Ichneumon eumerus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), the specialist parasitoid of *Maculinea rebeli* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Insect Conservation*, 2: 59–66.
- Hölldobler B. i Wilson E. O. 1990: The ants. Belknap Press Harvard Univ. Cambridge, 732 ss.





Inst. Zool. PAN  
Biblioteka

K.35672