



# Kimjalaisten sosiaaliset interaktiot yhteistyökokeen aikana

PRO GRADU -TUTKIELMA

JANETTE ARPPI

2023

OULUN YLIOPISTO

BIOLOGIAN TUTKINTO-OHJELMA

OHJAAJA: OLLI LOUKOLA

## Tiivistelmä

Yhteistyö ja sosiaalinen kanssakäyminen ovat kiinteässä yhteydessä toisiinsa. Kontukimalainen (*Bombus terrestris*), jonka luontaiseen ravinnonhankintakäyttäytymiseen yhteistyö ei kuulu, kykenee yhteistyöhön lajitoverin kanssa palikantyöntämiseen liittyvässä yhteistyökokeessa laboratorioolosuhteissa, sekä ymmärtää lajitoverin välttämättömyyden tehtävässä onnistumisen kannalta. Yhteistyökokeen aikana kimalaisilla havaittiin erilaisia sosiaalisia interaktioita, joista osa oli jopa sellaisia, joita ei ollut aiemmin kimalaisilla havaittu. Saivatko yhteistyökokeen tuottamat uudenlaiset haasteet, jossain yksilöissä aikaan tarvetta yrittää kommunikoida toisilleen ennennäkemättömällä tavalla? Tässä tutkielmassa olen käynyt läpi aikaisemmin tehdyn yhteistyökokeen aikana kuvattua videomateriaalia ja pyrkinyt kartoittamaan niistä sosiaalisia interaktioita ilmiönä, esimerkiksi kuvauksien, parikohtaisten ja ajallisten erojen kannalta.

# Sisällysluettelo

Tiivistelmä.....	..
1. Johdanto.....	1
1.1. Yhteistyö.....	1
1.2. Aitososiaalisilla hyönteislajeilla luonnossa tavattava yhteistyö.....	2
1.3. Kimalainen.....	5
1.4. Aikaisempi tutkimus.....	8
1.5. Tämän tutkielman tavoitteet.....	9
2. Materiaalit ja menetelmät.....	10
2.1. Palikantyöntökoee.....	10
2.2. Videot ja videoanalyysi.....	13
2.3. Kategorioiden muodostus.....	14
2.4. Tilastoanalyysi.....	16
3. Tulokset.....	17
3.1. Interaktiokategoriat.....	17
3.2. Malli 1: Tulevatko parit nopeammiksi työntämisessä ajan kuluessa ja onko parikohtaisia eroja nopeudessa?.....	18
3.3. Mallit 2–6: Interaktioiden esiintymisen eroavaisuudet parien välillä.....	19
3.4. Mallit 7–11: Interaktioiden esiintymisen eroavaisuudet ajan kuluessa, eli trialkohtaiset erot.....	23
3.5. Malli 12: Eri sosiaalisten interaktioiden suhteellisen osuuden kaikista sosiaalisista interaktioista muutos ajan myötä.....	24
4. Pohdinta.....	26
4.1. Interaktiokategoriat.....	26
4.2. Työntönopeuden kehitys ajan myötä ja parikohtaiset erot siinä.....	26
4.3. Pari- ja trialkohtaiset eroavaisuudet.....	26
4.4. Interaktioiden jakautumisen muutokset ajan myötä.....	28
4.5. Mikä aikaan saa sosiaalisia interaktioita.....	28
4.6. Yhteenveto.....	29
5. Lopuksi.....	30
5.1. Aineiston luotettavuus ja puutteet.....	30
5.2. Mahdollisuuksia aiheeseen liittyvälle tulevalle tutkimukselle.....	31
5.3. Kiitokset.....	31
Lähdeluettelo.....	32

# 1. Johdanto

## 1.1. Yhteistyö

Yhteistyö on toimintaa, jossa yksilö tuottaa hyötyä toiselle tai useammalle yksilölle (Sachs ym., 2000). Hyöty voi olla välitöntä, geenien yleistymisen kautta tapahtuvaa sukulaivalintaa tai vastavuoroisuuden tuottamaa (Sachs ym., 2004). Yhteistyö ja sen määritelmä ovat aiheuttaneet mielipiteiden jakautumista ihmisten keskuudessa vuosisatojen ajan, herättäen kysymyksiä ihmisluonnosta ja aiheuttaen huolta sen väärin oletetusta altruistisesta luonteesta, ja täten sen sopimattomuudesta evoluutioteoriaan (Dugatkin, 1997).

Yhteistyö on tärkeä osa eläinkunnan toimintaa ja esiintyy erilaisissa muodoissa eri eläinlajeilla. Se voi vaihdella ravinnonhankinnasta puolustautumiseen, ja poikasten hoidosta pedoilta suojautumiseen (Dugatkin, 1997; Clutton-Brock, 2002). Yhteistyön kognitiivista puolta on tutkittu usein laboratorio-oloissa erilaisin yhteistyökokein. Monesti kyseessä on ollut jonkin tyyppinen narunvetokoe, jossa kahden tai useamman yksilön on täytynyt vetää narusta yhtä aikaa saadakseen ruokapalkinnon (Crawford, 1937; Drea & Carter, 2004; Hirata & Fuwa, 2006; Plotnik ym., 2011; Heaney ym., 2017; Schmelz ym., 2017; Marchall-Pescini ym., 2018; Range ym., 2019; Tassin de Montaigu ym., 2020; Torres Ortiz ym., 2020).

Lajikirjo erilaisissa yhteistyökokeissa on laajentunut koko ajan, vaikka varsinkin ensimmäisissä kokeissa tutkimuskohteina dominoivatkin kädelliset, erityisesti simpanssit (*Pan troglodytes*) (Hirata & Fuwa, 2006; Melis ym., 2006; Suchak ym., 2014; Suchak ym., 2017). Eikädellisiä tutkimuslajeja ovat tähän mennessä olleet esim. täplähyeena (*Crocuta crocuta*) (Drea & Carter, 2009), susi (*Canis lupus*), kesykoira (*Canis lupus familiaris*) (Marchall-Pescini ym., 2018; Range ym., 2019), kea (*Nestor notabilis*) (Heaney ym., 2017), pullokuonodeIFIini (*Tursiops truncatus*) (Jaakkola ym., 2018), saukot (*Lutrinae*) (Schmelz ym., 2017), aasiannorsu (*Elephas maximus*) (Plotnik ym., 2011), mustavaris (*Corvus frugilegus*) (Seed ym., 2008), persikka-aratti (*Eupsittula aurea*) (Torres Ortiz ym., 2020), sekä sinikurkkuara (*Ara clauocogularis*) (Tassin de Montaigu ym., 2020). Lajit ovat monesti olleet juuri sellaisia, jotka luonnossa elävät ryhminä ja täten niiden sosiaalinen käyttäytyminen voi olla hyvinkin pitkälle kehittyntä ja monisyistä.

Yhteistyötutkimuksessa voidaan tutkia yhteistyön onnistumista ja yksilön ymmärrystä lajitoverin merkityksestä tehtävän onnistumisessa. Näistä viimeiseksi mainittua tarkastellaan käyttäen esimerkiksi viivästyskokeita, joissa toisen yksilön saapumista areenalle viivästytetään ja tarkkaillaan aloittaako jo areenalla oleva yksilö suorittamaan tehtävää yksin vai odottaako lajitoverin saapumista (Drea & Carter, 2004; Hirata & Fuwa, 2006; Seed ym., 2008; Plotnik ym., 2011; Heaney

ym., 2017; Schmelz ym., 2017; Jaakkola ym., 2018; Range ym., 2019; Tassin de Montaigne ym., 2020; Torres Ortiz ym., 2020). Tämä antaa viitteitä yksilön ymmärryksestä toisen tarvitsemisesta tehtävän onnistumiseen.

Parin merkityksen ymmärtämisen lisäksi, erityisesti tämän tutkielman näkökulmasta, yksi tärkeä kysymys on, että tapahtuuko yhteistyökokeiden aikana jonkinlaista kommunikaatiota ja/tai toisen yksilön tehtävään värväämistä. Osassa tutkimuksista koeasetelmat ovat olleet sellaisia, että yksilöt ovat erotettuina toisistaan tehtävän aikana, jolloin esim. kommunikaatiota ei luonnollisestikaan tapahdu (Plotnik ym., 2011; Heaney ym., 2017). Tämän lisäksi monessa tutkimuksessa parit ovat olleet valmiiksi valitut, eikä esim. mahdollista sosiaalista käyttäytymistä ole juurikaan raportoitu. Simpansseilla on kuitenkin tehty myös yhteistyökoe tutkimusta, jossa on tutkittu yhteistyön sosiaalista puolta ja lajitoverin värväämistä tehtävään (Suchak ym., 2014). Hirata ja Fuwa (2006) havaitsivat simpansseilla tekemässään tutkimuksessa, että pari ei välttämättä tehtävää tehdessään kommunikoi, tai edes ota katsekontaktia, suorittaessaan yhteistyötehtävää. Mielenkiintoista kyllä toinen kyseisen parin yksilöistä, joka suoritti kyseistä tehtävää välillä myös ihmishoitajansa kanssa, osoitti värväyskäyttäytymistä ihmistä kohtaan. Ihmisen värväämistä yhteistyötehtävään on havaittu myös susilla ja koirilla (Range ym., 2019). Edellä mainittujen lajien lisäksi Torres Ortiz ym. (2020) havaitsivat persikka-arattejen käyttävän ääntään apuna yhteistyökokeen aikana. Siitä käyttäkö toinen yksilö hyödykseen lajitoverin, johon ei ole näköyhteyttä, äänivihjeitä arvioidakseen sen sijaintia suhteessa suoritettavaan tehtävään, vai onko kyseessä vastavuoroisempaa kommunikaatiota, ei olla varmoja.

## 1.2. Aitososiaalisilla hyönteislajeilla luonnossa tavattava yhteistyö

Aitososiaaliset hyönteislajit ovat äärimmäinen esimerkki siitä, kuinka pitkälle yhteistyö voi evolutiivisella tasolla mennä. Aitososiaalisille lajeille tunnusomaista on yhdyskuntarakenne, jossa yksilöt voidaan jakaa eri kasteihin lisääntymiskyvyn perusteella (Goulson, 2010; Nowak ym., 2010). Tällainen yhdyskuntarakenne, jossa vain osa yksilöistä tuottaa jälkeläisiä, vaikutti ennen geeni- ja sukulaivalintateorian kehittymistä, luonnonvalinnan kanssa ristiriidassa olevalta altruismilta. Nykyisen genetiikan antaman informaation mukaan monet hyönteislajit, jotka ilmentävät aitososiaalisuutta, ovat haplodiploideja (Goulson, 2010). Tämä tarkoittaa sitä, että näissä lajeissa naaraiden kromosomisto on kaksinkertainen (diploidi) ja koirilla yksinkertainen (haploidi) (Goulson, 2010). Tästä syystä naaraspuoliset täyssisarukset eivät jaa vain  $\frac{1}{2}$  geneistä keskenään niin kuin yleensä, vaan  $\frac{3}{4}$  geneistä, sillä niiden saamat geenit isänpuolelta ovat aina toistensa klooneja (Goulson, 2010). Tämän takia ne jakavat enemmän genejä täyssisarustensa kanssa kuin omien

jälkeläistensä ( $\frac{1}{2}$  geeneistä) (Goulson, 2010). Tällöin sukulaisvalintateorian mukaan on kannattavampaa panostaa omiin sisaruksiin kuin omiin jälkeläisiinsä. Haplodiploidisia aitososiaalisia hyönteisiä ovat monet mesipistiäiset ja muurahaiset (Goulson, 2010). Kuitenkin aitososiaalisuutta on viime aikoina yhä enemmän löydetty myös lajeilta, jotka eivät ole haplodiploidisia, ja tämä herättää kysymyksen siitä, voiko sukulaisvalinta yksin selittää täysin aitososiaalisuuden olemassaolon (Nowak ym., 2010).

Aitososiaalisten hyönteisten yhteiskuntien tiivis yhteistyöhön perustuva rakenne, onkin johtanut varsin mielenkiintoisiin ja monimutkaisiin pesätovereiden värväämistä sisältäviin ravinnonhankintastrategioihin. Näistä tunnetuimpia esimerkkejä ovat luultavasti tarhamehiläisten (*Apis mellifera*) mehiläistanssi (engl. waggle dance tai bee dance language) (Seeley, 1995; Riley ym., 2005; Barron & Plath, 2017), ja muurahaisten tandemjuoksu (engl. tandem-running) (Wilson, 1959; Franks & Richardson, 2006).

Tarhamehiläisen mehiläistanssi on yksi monimutkaisimmista ja samalla kiehtovimmista hyönteismaailman kommunikaatiotavoista. Se on nykytiedon mukaan ainoa symbolisen kielen muoto hyönteisillä (Barron & Plath, 2017). Mehiläistanssi on myös olemassa oleva todiste siitä, että aivojen pieni koko ei ole este meidän erittäin monimutkaisina pitämiemme ilmiöiden tuottamiselle (Leadbeater & Chittka, 2007; Chittka & Niven, 2009; Barron & Plath, 2017). Ilmiön kuvasi Karl von Frisch, joka palkittiin myöhemmin tästä löydöstä Nobelin palkinnolla (Seeley, 1995).

Mehiläistanssin avulla työläiset pystyvät kommunikoimaan löytämiensä ravintoapajien tai potentiaalisten pesäpaikkojen sijainnista toisille työläisille uskomattomalla tarkkuudella, ja täten parantamaan koko pesän ravinnonhankintatehokkuutta ja sitä kautta kelpoisuutta (Seeley, 1995). Työläiset käyttävät mehiläistanssia kommunikaatiokeinona ainoastaan tapauksissa, jossa ravintoapaja tai potentiaalinen pesäpaikka on yli 100 metrin päässä pesästä (Seeley, 1995).

Työläinen, joka on onnistunut löytämään esim. hyvän ravintoapajan, palaa pesään ja esittää pesätovereilleen hieman kahdeksikkoo muistuttavan tanssikuvion (Seeley, 1995). Kuvioon yhdistyy ympyröitä yhdistävällä suoralla osuus (engl. waggle run), jossa työläinen liikuttaa ruumistaan sivuttainen heiluvalla liikkeellä samalla kun sen siipien nopea liike aiheuttaa lajityypillisen surisevan äänen ja taaksepäin suuntautuvaan ilmavirtauksen (Seeley, 1995; Barron & Plath, 2017). Mehiläistanssin avulla työläinen välittää informaatiota paikan etäisyydestä, sekä sijaintia sen kulman avulla, jossa pesä on edellä mainitun ravintopaikan ja auringon välissä (Seeley, 1995). Tämä informaatio on ”koodattu” mehiläistanssiin niin, että edellä mainittu sijaintia määrittävä kulma on sama kuin ympyröitä yhdistävän suoran kulma aurinkoon, ja tämän suoran ajallinen kesto puolestaan välittää informaatiota etäisyydestä (Seeley, 1995). Mehiläistanssin avulla ravinnonhakuun

värvätyt työläiset pystyvät välitetyn informaation avulla tehokkaasti löytämään paikan, mutta käyttävät kuitenkin lennon loppupuolella vielä myös hajua ja visuaalisia vihjeitä apuna tarkan määränpään määrittelemisessä (Riley ym., 2005).

Tandemjuoksu on toinen esimerkki hyönteismaailmassa tapahtuvista erittäin mielenkiintoisista kommunikaatiokeinoista. Tandemjuoksua on havaittu useammalla muurahaislajilla, esimerkiksi *Cardiocondyla venustula*, *Cardiocondyla emeryi* (Wilson, 1959) ja *Temnothorax albipennis* -lajeilla (Franks & Richardson, 2006).

Tandemjuoksussa ravintoa löytänyt työläinen palaa pesään ja opettaa toiselle, ravinnon sijainnista tietämättömälle yksilölle, reitin ravinnon luokse (Wilson, 1959; Franks & Richardson, 2006). Opettajana toimiva yksilö kulkee edellä ja opetettava perässä, ja liikkuminen tapahtui hyvin katkonaisesti, sillä opettaja liikkuu ainoastaan, kun opetettava yksilö koskee sitä takaruumiiseen tai jalkoihin tuntosarvillaan ja pysähtyy heti kun kosketus loppuu (Wilson, 1959; Franks & Richardson, 2006). Välillä opetettava yksilö siirtyy kauemmaksi opettajasta kiertelemään ja tutkimaan lähiympäristöä hetkellisesti, luultavasti etsimään maamerkkejä, joita se pystyy hyödyntämään myöhemmin kulkiessaan itsenäisesti samaa reittiä (Franks & Richardson, 2006). Vaikka tandemjuoksu onkin paljon hitaampaa kuin liikkuminen keskimäärin ravintoa etsiessä, niin kuluu ravinnon luo pääsemiseen kuitenkin vähemmän aikaa, kuin jos opetettavana olevan yksilön pitäisi itsenäisesti löytää ravintoa (Franks & Richardson, 2006).

Tandemjuoksun avulla informaatio siirtyy myös eteenpäin työläisten välillä, sillä onnistuneen tandemjuoksun jälkeen pesään palanneen, aikaisemmin opetettavana olleen, yksilön on havaittu opettavan tandemjuoksun avulla reittiä samalla ruokapaikalle vuorostaan muille työläisille (Franks & Richardson, 2006). Tandemjuoksua tekevilla lajeilla on myös tapana kantaa muita työläisiä ravinnon luo (Franks & Richardson, 2006). Vaikka kantaminen on nopeampaa kuin tandemjuoksu, eivät kannetut yksilöt kuitenkaan kykene opettamaan tätä reittiä muille työläisille (Franks & Richardson, 2006). Tämän uskotaan johtuvan siitä, etteivät ne itse pysty oppimaan reittiä kantoasennon takia (Franks & Richardson, 2006).

Mehiläistanssi ja muurahaisten tandemjuoksu ovat hyviä esimerkkejä monimutkaisesta käyttäytymisestä, joka tapahtuu pienen aivokapasiteetin omaavilla hyönteisillä (Leadbeater & Chittka, 2007; Chittka & Niven, 2009). Opettaminen, kuten esimerkiksi tandemjuoksu, on yksi niistä ilmiöistä, jonka pitkään uskottiin esiintyvän ainoastaan isoavoisilla ja älykkäämpinä pidetyillä selkärangkaislajeilla (Franks & Richardson, 2006).

### 1.3. Kimalainen

Tämän tutkielman tutkimuslaji kontukimalainen (*Bombus terrestris*) kuuluu samaan pistiäisten lahkoon (Hymenoptera) kuin edellä mainitut aitososiaaliset mehiläistanssilla kommunikoivat tarhamehiläiset ja tandemjuoksevat muurahaislajit (Goulson, 2010; Parkkinen ym., 2018). Myös kontukimalaiset, kuten useat muutkin kimalaislajit, ovat aitososiaalisia (Goulson, 2010). Tosin ne ovat ainoastaan primitiivisesti aitososiaalisia, koska kimalaisilla kuningatar eroaa lähinnä koon perusteella muista kasteista, ja lisäksi kuningatar aloittaa yksin uuden kolonian (Goulson, 2010). Kuten kaikki yläheimon (Apoidea) mesipistiäismäiset lajit, myös kimalaiset käyttävät ravinnokseen mettä ja siitepölyä koko elämänsä ajan (Goulson, 2010; Parkkinen ym., 2018). Tämä on johtanut osaltaan niille tyypilliseen elintapaan, jossa aikuiset yksilöt ruokkivat toukkia, sillä mesi ja siitepöly ovat vaikeasti tavoitettavissa olevia ravinnonlähteitä ilman lentokykyä (Goulson, 2010).

Kimalaiset ovat mesipistiäisiksi (Anthophila) varsin kookkaita, ja lisäksi ne ovat tunnistettavissa helposti niiden suorastaan ”kimalaismaisen” pörröisestä ja tukevasta olemuksesta (Goulson, 2010; Parkkinen ym., 2018). Kuten jo kimalaisten ulkonäöstäkin on pääteltävissä ne ovat hyvin sopeutuneita pääasiassa holarktiseen levinneisyysalueeseensa, joka kattaa suurimman osan Euroopasta, Aasiasta ja Pohjois-Amerikasta (Goulson, 2010; Parkkinen ym., 2018). Tropiikki ei ole kimalaisille tyypillistä elinympäristöä, mutta jotkin lajit asuttavat myös trooppisia alueita Etelä- ja Keski-Amerikassa, sekä Aasiassa (Goulson, 2010; Parkkinen ym., 2018). Pääasiassa kimalaisten elinalueet ovat kuitenkin pohjoisemmassa, joka on havaittavassa myös niiden vuosittaiseen vuodenaikavaihteluun sopeutuneesta elinkierrosta (Goulson, 2010; Parkkinen ym., 2018). Vuodenajat määrittävätkin hyvin paljon kimalaispesän elämää, aina keväällä kimalaiskuningattaren uuden kolonian perustamisesta, kesän kiireisen yhdyskuntaelämän kautta loppukesästä tapahtuvaan koiraiden ja uusien kuningattarien pesästä lähtöön sekä pariutumiseen, jonka jälkeen uudet kuningattaret talvehtivat talven yli (Goulson, 2010; Parkkinen ym., 2018). Jokaisen kimalaiskolonian elämä kestää siis vain muutaman kesäkuukauden verran, sillä vain kuningattaret talvehtivat.

Kimalainen eroaa aikaisemmassa kappaleessa mainituista tarhamehiläisestä ja muurahaisista myös käyttäytymisen osalta, erityisesti ravinnonhankintastrategioiden tai kommunikaation suhteen. Kimalaisten kolonioiden koko on keskimäärin melko pieni (keskimäärin noin parisataa yksilöä), varsinkin jos verrataan lähisukulaiseen tarhamehiläiseen (Sherry & Strang, 2015). Lisäksi kimalaistyöläiset etsivät mettä pääasiassa omatoimisesti (Dornhaus & Chittka, 2004). Ne jopa joissakin tapauksissa välttelevät niitä kukkia, joissa lajitoveri on juuri vierailut (Saleh ym., 2007). Tämä käyttäytyminen voi olla seurausta kokeneiden kimalaisten oppimasta optimaalisesta ravinnonhankintastrategiasta. (Leadbeater & Chittka, 2011). Kokeneiden työläisten on myös havaittu



suosivan kukkia, jossa on jo lajitoveri, silloin kun ne ovat oppineet yhdistämään lajitoverin läsnäolon palkitsevimpiin ravinnonlähteisiin (Leadbeater & Chittka, 2009).

Erona mehiläisiin ja muurahaisiin, joiden on havaittu värväävän ja johdattavan pesätovereitaan ravinnonhankintaan, silloin kun ne ovat löytäneet runsaasti tai laadukasta ravintoa, kimalaiset eivät pysty ilmaisevaan pesätovereilleen ruokapaikan sijaintia (Dornhaus & Chittka, 2004). Tällaisen värväämiseen ja ravintolaikun ilmaisemiseen perustuva ravinnonhankintastrategia on lajille ekologisesti ”kallista”, joten todennäköisesti tällaisen strategian hyödyt kimalaisille lajiryhmänä eivät ole olleet tarpeeksi suuria, jotta evolutiiviset valintapaineet olisivat johtaneet kimalaisten ravinnonhankintaan liittyvän käyttäytymisen kehitystä siihen suuntaan (Dornhaus & Chittka, 2004). Kimalaisten ravinto on luonnossa levittäytynyt spatiaalisesti laajalle alueelle, jossa ravinnonlähteet ovat jakautuneet varsin tasaisesti (Dornhaus & Chittka, 2004). Lisäksi kimalaisten pienen koloniakoon vuoksi, yhden kimalaisen panos koko pesän ravinnonhankinnassa on suurempi kuin esimerkiksi tarhamehiläisillä (Sherry & Strang, 2015). Tällöin kimalaisen on yksinkertaisesti hyödyllisempää etsiä ravintoa omatoimisesti, kuin ilmaista löytämänsä hyvän ravintolaikun tarkkaa sijaintia pesätovereille, varsinkin jos ravintolaikku ei eroa keskimääräisesti ravintopaikasta merkittävästi. Baude ym. (2008) havaitsivat, että sosiaalinen informaationkäyttö oli hyödyllistä kimalaisille ainoastaan kun ravinto oli jakautunut alueelle hajanaisesti.

Vaikka kimalaiset eivät viesti ravintolaikkujen tarkkaa sijaintia pesätovereilleen, ne viestivät pesätovereilleen ja nostavat pesän aktiivisuutta ruuanetsinnässä, löytäessään hyvän ravintolaikun (Dornhaus & Chittka, 2004). Onnistuneen ravinnonhakumatkan jälkeen työläinen juoksee pesässä innostuneesti (engl. excitement run, suom. täpinätanssi (FT Olli Loukola, Oulun yliopisto, suullinen tiedonanto)) (Dornhaus & Chittka, 2001). Täpinätanssin aikana työläinen juoksee innostuneena ympäri pesää täysin epäsäännöllisessä kuviossa välillä törmäillen tai kiiveten muiden yksilöiden yli, samalla koko ajan leyhytellen siipiään (Dornhaus & Chittka, 2001). Tämä juokseminen kestää usein useita minutteja (Dornhaus & Chittka, 2001). Täpinöidessään kimalainen levittää ilmaan feromoneja (heksaaniuutetta tergaateista V-VII) tergaalirauhasistaan (Dornhaus ym., 2003). Ympäristön aiheuttamat valintapaineet ovat ajaneet täpinä- ja mehiläistanssia vastaamaan kummakin lajin/lajiryhmän elinolosuhteiden tuottamia haasteita. On kuitenkin mahdollista, että nämä kommunikaatiomuodot jakavat yhteisen evolutiivisen alkuperän (Dornhaus & Chittka, 1999).

Täpinätanssin lisäksi kimalaiset pystyvät myös välittämään informaatiota ravinnonlaadusta ja meden suhteen hyötysuhteeltaan parhaimmista kukkalajeista (Dornhaus & Chittka, 2004). Tämä informaatio välittyy pesän sisällä kimalaisten tuoman meden kautta, jota maistelemalla muut työläiset esimerkiksi osaavat vuorostaan omilla ravinnonhakumatkoillaan tunnistaa samoja kukkalajeja tuoksuun perustuen (Dornhaus & Chittka, 2004). Erona kimalaisten ja tarhamehiläisten välillä on, että kimalaiset kommunikoivat suurimmaksi osaksi feromoneja tuottamalla, eivätkä esim. liikkeiden tuottaminen visuaalisten vihjeiden, kuten mehiläistanssi kautta, (Dornhaus & Chittka, 2004).

Vaikka ravinnonhankinnan yhteydessä tehtävä yhteistyö ei ole kimalaisille niiden ekologian näkökulmasta kovinkaan tyypillistä, ovat kimalaiset varsin sopeutuvaisia ja kognitiivisilta kyvyiltään joustavia (Sherry & Strang, 2015; Loukola ym., 2017). Tästä joustavuudesta kertovat tutkimukset, joissa kimalaisille on annettu ratkaistavaksi jokin tehtävä, jonka ratkaisemiseen ne eivät voi käyttää luonnonaloissa niille tyypillisiä käyttäytymismalleja (Loukola ym., 2017). Myös käänteisen oppimisen (engl. reversal learning) kokeet ovat antaneet viitteitä kimalaisten käyttäytymisen joustavuudesta (Sherry & Strang, 2015). Näissä kokeissa vaihdellaan kahden ärsykkeen palkitsevuutta, tarkoituksena testata oppiiko yksilö lopulta palkitsevan ärsykkeen vaihtuvuuden säännönmukaisuuden ja alkaa toimia sen mukaan (Sherry & Strang, 2015). Toisin kuin tarhamehiläiset, jotka eivät näissä testeissä pärjää, kimalaiset oppivat vaihtuvuuden säännönmukaisuutta, sillä niiden suoritus paranee sarjan etenemisen myötä (Sherry & Strang, 2015).

Mikä on sitten saanut kimalaisissa aikaan tällaista käyttäytymisen joustavuutta ja kognitiivisia kykyjä? Kimalaistyöläisen elämä ja varsinkin ravinnonhankinta, on lyhyen elinkierron takia yhtä taistelua aikaa vastaan, mikä lisäksi tapahtuu usein arvaamattomissa ja vaativissa olosuhteissa (Chittka, 2017). Nämä vaativat monimutkaisia ja tarkkoja kognitiivisia kykyjä (Chittka, 2017). Tämä sisältää kyvyn esim. hyödyntää spatiaalista ja ajallista muistia (mistä ja milloin löytää ravintoa optimaalisimmin), havainnoida ympäristöä ja sen yksityiskohtia eri aistein, tunnistaa ja muistaa kaikista palkitsevimmat kukat, tarvittaessa osata manipuloida kukkaa motorisin kyvyin päästäkseen käsiksi ravintoon, tunnistaa ja osata välttää saalistajia jne. (Chittka, 2017). Toisin sanoen kimalaisella ei ole varaa olla hidas oppimaan tai käyttäytymisiltään joustamaton, ja kaiken edellä mainitun on tapahduttava vaan alle miljoonan aivosolun voimin (Chittka, 2017).

#### 1.4. Aikaisempi tutkimus

Tämän tutkielman tyyppistä tutkimusta ei ole tehty kimalaisilla aiemmin, sillä kimalaisten yhteistyötutkimus on vielä hyvin alkutaipaleilla. Kimalaisten välistä kommunikaatiota ja sosiaalista oppimista ravinnonhankinnassa on tutkittu. Lisäksi kimalaista on käytetty tutkimuslajina monesti myös muissa kognitiotutkimuksissa, jossa on haluttu selvittää erilaisten kognitiivisten ilmiöiden perusmekanismeja, kuten muistia, numerositeettia tai metakognitiota (Sherry & Strang, 2015).

Sosiaalinen oppiminen ja sosiaalisen informaation käyttö ylipäättään ravinnonhankinnan yhteydessä on ollut tutkijoiden kiinnostuksen kohteena. Erityisesti se milloin ja missä tilanteissa kimalaiset luottavat sosiaaliseen informaatioon on ollut monen tutkimuksen kohteena. Kimalaisten on havaittu suosivan sosiaalista informaatiota, silloin kun tehtävä on vaikea (Baracchi ym., 2018) tai kun ruuanlähteiden laatu vaihtelee paljon (Smolla ym., 2016). Kuinka taipuvaisia kimalaiset ovat käyttämään sosiaalisia vihjeitä apuna ravinnonhankintavalinnoissa on myös ainakin jossain määrin kokemukseen perustuvaa (Leadbeater & Chittka, 2009) ja kimalaisilla on taipumus tehdä päätöksiä enemmän omaan kokemukseensa perustuen kuin sosiaaliseen informaatioon (Leadbeater & Florent, 2014). Kokeneiden työläisten lisäksi myös kokemattomilla yksilöillä on kuitenkin tapana turvautua sosiaaliseen informaatioon, mikä viittaisi, että sosiaalisen informaation käyttö on myös osittain lajityypillistä (Leadbeater & Chittka, 2009), ja joissain tapauksissa tämä voikin johtaa ei-optimaalisiin valintoihin ravinnonhankinnan suhteen (Avarguès-Weber ym., 2018). Kimalaisten on myös havaittu muistavan luetettavan sosiaalisen informaation kauemmin kuin kukkiin perustuvan visuaalisen informaation (Abts & Dunlap, 2022). Lisäksi *Bombus impatiens*-kimalaislajilla tehdyssä tutkimuksessa havaittiin, että kokemattomat kimalaiset kopioivat pesätoverin kukkavalintoja, kun niille tarjottiin kahta eri kukkavaihtoehtoa (Worden & Papaj, 2005).

Myös kimalaisten välistä kommunikaatiota, ja sitä kuinka edellä mainittu sosiaalinen informaatio välittyy yksilöiden välillä, on tutkittu. Ravinnonhankintaan liittyvää informaationkäyttöä on tutkittu kimalaisilla paljon (Dornhaus & Chittka, 2001; Dornhaus ym., 2003; Dornhaus & Chittka, 2004), mutta sen mekanismit tunnetaan heikommin. Alem ym., (2016) osoittivat kokeessaan, että kimalaiset voivat oppia uuden ravinnonhankintatekniikan (narunvedon) assosiatiivisten oppimismekanismien (local & stimulus enhancement) kautta. Osa yksilöistä oppi tekniikan yrityksen ja erehdyksen kautta ja taito levisi ”innovaattoreilta” jotka spontaanisti ja itsenäisesti onnistuivat ratkaisemaan tehtävän, pesätovereille sosiaalisen oppimisen ja kulttuurisen leviämisen mekanismien kautta. Lisäksi *Bombus impatiens* -lajilla tehdyssä tutkimuksessa osoitettiin, että suurin osa kimalaisista ei kyennyt spontaanisti saamaan ravintoa epätyypillisestä tekokukasta (Mirwan & Kevan, 2013). Taito levisi kuitenkin kimalaispesässä harvojen oppineiden yksilöiden kautta (Mirwan & Kevan, 2013). Kokeessa osa yksilöistä näki kuolleen kimalaisen asetettuna ravinnonhankinta-

asentoon kukkaan, osa yksilöistä näki elävän kimalaisen hankkivan ravintoa kyseisestä kukasta, ja osa ei kumpaakaan, mutta sai vapaasti kommunikoida pesässä tehtävän osaavien yksilöiden kanssa (Mirwan & Kevan, 2013). Tutkimuksessa selvisi, että kaikki edellä mainituista tavoista saivat aikaan sosiaalista oppimista, joka johti onnistuneeseen ravinnonhankintaan (Mirwan & Kevan, 2013). Ei kuitenkaan tiedetä, mitkä pesän sisällä tapahtuneet kommunikaatiomekanismit johtivat onnistuneeseen suoritukseen (Mirwan & Kevan, 2013).

### 1.5. Tämän tutkielman tavoitteet

Tämä tutkimus on jatkoa Anna Antinojan (2019) ja Kaarle Mäkelän (2021) progradu-tutkielmille kimalaisten yhteistyöstä. Antinojan ja Mäkelän tutkimuksien tulokset osoittavat ensimmäistä kertaa, että selkärangattomat ovat kykenevät aktiiviseen yhteistyöhön ravinnonhankinnan yhteydessä, ja ymmärtävät, että pari on välttämätön tehtävän onnistumisen kannalta. Ennen edellä mainittuja tutkimuksia, ei ole ollut olemassa todisteita selkärangattomien kyvystä tehdä tämän tasoista yhteistyötä tehtävän suorittamiseksi, ja samalla ymmärtää parin tarpeen tehtävässä onnistumiseksi.

Tavoitteena on vastata alla olevaan kolmeen tutkimuskysymykseen, ja sitä kautta pyrkiä saamaan parempi kuva yhteistyökokeen aikana parin välillä tapahtuneista, osittain uudennlaisista, interaktioista ja niiden mahdollisesta merkityksestä yhteistyölle.

1. Millaisia interaktioita tapahtuu kokeen aikana? Mikäli interaktioita tapahtuu, ne jaetaan kategorioihin.
2. Eroaako interaktioiden määrä (lukumäärä tai niihin käytetty aika) parien tai trialien välillä?
3. Vaihtelevatko erilaisten interaktioiden määrät ja jakauma parien tai trialien välillä?

## 2. Materiaalit ja menetelmät

### 2.1. Palikantyöntökoee

Tässä tutkielmassa käytetty videomateriaali on kuvattu aikavälillä marraskuu 2019 – elokuu 2020, Oulun yliopistolla. Videomateriaali on kuvattu Kaarle Mäkelän ”Bumblebees and cooperation in a laboratory environment” -progradu-tutkielman palikantyöntökokeiden toisen kouluttamisvaiheen aikana. Palikantyöntökokeiden tarkoituksena oli selvittää kimalaisten kykenevyyttä yhteistyöhön ja ymmärrystä toisen yksilön tarpeesta tehtävän suorittamisessa. Tutkimuksessa käytetyt kimalaiset olivat kontukimalaisia (*Bombus terrestris*). Palikantyöntökokeen toisessa kouluttamisvaiheessa aikaisemmin yksin palikkaa työntämään oppineet kimalaiset laitettiin työntämään suurempaa palikkaa yhdessä parin kanssa. Ne saivat suuremman palikan liikkumaan vasta kun työnsivät sitä yhdessä samanaikaisesti, ja vasta silloin pääsivät käsiksi palikan alla olleeseen sokeriveteen.

Tutkimus tapahtui laboratorio-olosuhteissa. Koulutukseen ja kokeisiin osallistuvien kolonioiden asumuksena toimi kaksiosainen puinen pesälaatikko (31 cm x 13,5 cm x 11,5 cm), joka oli yhdistetty läpinäkyvän muovitunnelin (25 cm x 4,5 cm x 4 cm) avulla puiseen laatikkoon (60 cm x 43 cm x 25 cm), joka toimi areenana. Sekä areenan, että pesälaatikon kansina toimi läpinäkyvä muovilevy. Pesälaatikon suojaisemmaksi tekemiseksi, sen läpinäkyvän kannen päälle oli sijoitettu pahvilevy. Kesän myötä lämpötilojen kohotessa, pesälaatikon kansi korvattiin verkkokannella pesän viilentämiseksi ja paremman ilmanvaihdon takaamiseksi. Kaksiosaisen puisen pesälaatikon areenasta kauimpana oleva pääty oli varattu kolonian varsinaiseksi pesäksi, joka sisälsi mm. ravintokennot, kehittyvät munat ja toukat, sekä toimi kuningattaren olinpaikkana. Areenaa lähempänä oleva osa puolestaan toimi ns. ”eteisenä”, joka toimi alueena, jonne työläiset ulostivat ja toivat jätteet siivotessaan pesää, ja oli tämän takia päällystetty imukykyisellä kissanhiekalla. Tunneli mahdollisti kimalaisten vapaan liikkumisen pesän ja areenan välillä, mutta se oli myös tarvittaessa suljettavissa porteilla, jolloin kimalaisten liikkumista pystyi rajoittamaan, sekä yksilöitä myös eristämään tunneliin, esim. kokeiden tai koulutuksen aikana.

Kimalaisten ravinnonsaanti tapahtui tutkimuksen aikana työläisten areenalta ”keräämään” ja pesään kuljettaman sokeriveden kautta. Työläiset pääsivät imemään sokerivettä areenan pohjassa olevien kuuden reiän kautta, joihin jokaiseen oli liitetty pesusienen palasta ja sokerivesiastiasta tehty ruokinta-astia. Ruokinta-aukot olivat keskellä sinistä ”tekokukkaa” (halkaisijaltaan noin 4,5 cm maalattu ympyrä areenan pohjassa). Koulutuksen ja kokeiden ulkopuolella työläisillä oli mahdollisuus vapaasti käydä keräämässä ruokinta-aukkojen kautta sokerivettä, jonka sokeripitoisuus oli 30 % (w/v). Tämän ravinnonsaantitapa ehdollisti työläiset siihen, että ”tekokukat” tarkoittavat

ruokaa, mikä oli tärkeää perusta itse koulutukselle ja myöhemmin kokeille. Sokeriveden lisäksi kimalaiset saivat ravinnokseen joka toinen päivä 10 mg siitepölyjauhetta suoraan pesään.

Yksilökoulutettavat kimalaistyöläiset, joista osaa myöhemmin koulutettiin ja testattiin pareittain, oli merkitty tunnistettavasti. Flaubert-putkea apuna käyttäen, osalla yksilöistä oli liimattu pikaliimaa käyttäen pieni muovinen numeromerkki ja osalle painettu Posca-tussilla pieni väritäplä, joko keski- tai takaruumiiseen selkäpuolelle.

Palikantyöntötehtävässä käytetyt työnnettävät palikat olivat LEGO-palikoita, joista tutkimuksessa käytettiin kahta kokoa. Pienempi malli (15,8 mm x 15,8 mm x 11,4 mm) oli käytössä tapauksissa, jossa yhden yksilön oli itsekseen työnnettävä palikkaan, ja isompi (31,6 mm x 15,8 mm x 11,4 mm) taas silloin kun tavoitteena oli, että kahden kimalaisen työntävän palikkaa yhdessä. Palikan liikkumismekanismi vaihteli jonkin verran parien välillä toisessa koulutusvaiheessa. Ensimmäisillä pareilla palikka siirtyi joko niiden oman työntämisen voimalla tai sitä autettiin sormella tai tikulla. Myöhemmillä pareilla palikkaa liikutettiin manuaalisesti kahden magneetin avulla, joista toinen oli kiinnitetty palikan pohjaan ja toinen areenalaatikon pohjaan. Jälkimmäistä liikuttamalla saatiin samalla liikutettua palikan pohjaan kiinnitettyä magneettia ja sitä kautta itse palikkaa.

Areena puhdistettiin säännöllisesti 70 % etanoliliuoksella, jotta voitiin taata, etteivät hajuvihjeet, kuten kimalaisten aikaisemmin tuottamat feromonimerkinnät vaikuta tehtävän suorittamiseen. Areenan puhdistamisen yhteydessä välillä, sekä aina kimalaispesän siirtämistilanteessa, käytettiin kimalaisten tainuttamiseen hiilidioksidia (CO<sub>2</sub>), mutta tätä pyrittiin mahdollisuuksien mukaan välttämään, jottei se vaikuttaisi kimalaisten hyvinvointiin tai tehtävän suorittamiseen.

Kimalaistyöläisten kouluttaminen tapahtui pääasiassa kaksivaiheisesti. Ensimmäisessä vaiheessa kimalaiset opetettiin työntämään palikkaa yksin, ja toisessa vaiheessa palikkaa oli työnnettävä samanaikaisesti toisen kimalaisen kanssa. Tarvittaessa mukana oli myös 1,5-vaihe, joka oli ensimmäisen ja toisen vaiheen välimuoto, ja sitä käytettiin niillä kimalaisilla, joilla oli ongelmia esim. sietää toista kimalaista yhtä aikaa samalla palikalla. 30 % sokeriveden sijaan kouluttamisen yhteydessä käytettiin 50 % sokerivettä, koska haluttiin motivoida kimalaisia.

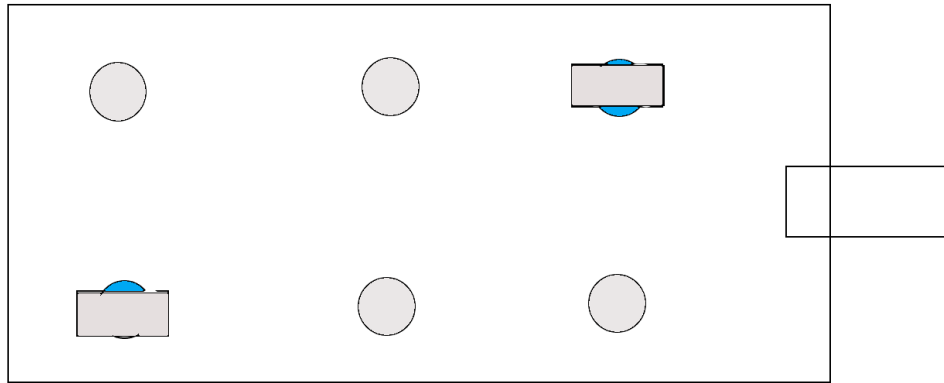
Ensimmäistä koulutusvaihetta varten aktiivisia kimalaistyöläisiä merkittiin, jotta ne pystyttiin erottamaan muista kolonian yksilöistä. Näistä merkityistä työläisistä valittiin 5–10 aktiivisinta ja motivoituneinta yksilöä ensimmäiseen koulutusvaiheeseen. Ennen kouluttamista kimalaiset olivat oppineet yhdistämään ”tekokukat” ruokaan, ja tämä toimi perustana varsinaiselle

koulutukselle. Alussa valittu kimalainen päästettiin yksin areenalle, jossa palikka peitti osan tekokukasta. Ensimmäisessä koulutusvaiheessa käytettiin pienempää mallia legopalikasta. Hakiessaan parempaa syömisasentoa kimalainen päätyi usein liikuttamaan osittain edessä olevaa palikkaa, ja tätä kautta oppi oman mahdollisuutensa liikuttaa palikkaa. Toisto toistolta palikkaa siirrettiin peittämään yhä enemmän ”tekokukasta”. Jos tehtävä vaikutti liian vaikealta kimalaiselle, jossain vaiheessa palattiin taakse päin peittävyuden suhteen. Ensimmäinen koulutusvaihe päättyi, kun yksilö oli 3–5 kertaa työntänyt palikkaa, joka peitti lähes kokonaan ”tekokukan”. Pieni kaistale ”tekokukasta” jätettiin aina näkyviin kimalaiselle kiintopisteeksi, kun se näköaistin avulla suunnisti areenalla (erityisesti lennossa ollessaan).

Toisessa kouluttamisvaiheessa kimalaispariksi valikoidut kaksi kimalaisyksilöä vapautettiin areenalle samanaikaisesti. Kimalaisten täytyi työntää nyt suurempaa mallia legopalikasta yhtäaikaisesti saadakseen sen liikkumaan. Toista koulutusvaihetta toistettiin yhteensä 25 trialin verran paria kohden. Pari koostui aina samoista kahdesta kimalaisyksilöstä. Aikaisemmin mainittu 1,5-vaihe oli ensimmäisen ja toisen vaiheen välimuoto, jota käytettiin tarvittaessa. Tässä vaiheessa areenalla oli vain yksi palikka (muissa vaiheissa kaksi palikkaa), jolloin ainoa mahdollisuus työntämiseen oli yksilöille oppia sietämään toisiaan samalla palikalla.

Tutkimuksessa oli myös kontrolliryhmä, jossa kuitenkin jokainen yksilö työnsi palikkaa ainoastaan yksin. Kontrolliryhmän kouluttaminen ja testaaminen ei siis ole oleellista oman tutkielmani kannalta, joten en käy sitä tässä läpi. Samoin tutkimuksessa tehdyt kokeet (esim. viivästyskoe, mustapallotesti, jne.) eivät vaikuta tähän tutkielmaan, sillä videomateriaali perustuu ainoastaan toiseen koulutusvaiheeseen. Myös tarkemmat kriteerit onnistuneelle työntämiselle tutkimuksessa on jätetty tässä mainitsematta, sillä ne eroavat tutkielmani kriteereistä (katso luku 2.2. Videot ja videoanalyysi).

Itse en ole osallistunut palikantyöntökokeen suunnitteluun tai toteutukseen millään tavalla, vaan oma työpanokseni alkaa vasta videoanalyysistä.



Kuva 1. Havainnollistava kuva palikantyöntökokeen koeasetelmasta areenalla toisen kouluttamisvaiheen aikana. Oikealta puolella areenaa oli tunneli, jota pitkin kimalaiset saapuivat areenalle. Ei käytössä olevat reiät areenan pohjassa oli peitetty. Kaksi työnnettävää palikkavaihtoehtoa oli asetettu niin, että siniset tekokukat pilkistivät niiden alta, jotta kimalaiset pystyivät suunnistamaan näköaistin avulla niitä kohten.

## 2.2. Videot ja videoanalyysi

Alkuperäinen palikantyöntökokeen kouluttamisvaiheessa kuvattu videomateriaali rajattiin tässä tutkielmassa 250 videoon, joka sisälsi yhteensä 10 paria, jokaisella 25 trialia. Videomateriaaliin otettiin mukaan kaikki ne parit, jotka olivat suorittaneet vaadittavan 25 trialia. Pareja oli yhteensä seitsemästä eri koloniasta. Palikantyöntökokeen videot oli kuvattu Sony Xperia XZ Premium puhelimen kameraa käyttäen. Videoista huomasi epäjohdonmukaisuutta palikan liikkumisessa, eli milloin kimalaisten työntäessä palikka liikkui. Palikan liikkumiskriteeri vaihteli kokeentekijöiden välillä. Myös palikan liikkumismekanismien muutos saattoi vaikuttaa palikan liikkumiseen (tarkemmin 2.1. Palikantyöntökoe). Tämän takia videot rajattiin niin, että materiaaliin otettiin vain se osa videosta, joka tapahtui ennen ensimmäistä työntämisyritystä. Eli ensimmäinen työntämisyritys laskettiin työntämiseksi, riippumatta siitä siirtyikö palikka sen seurauksena vai ei. Lisäksi videoanalyysin aikana videomäärä putosi 249:än, sillä yhdellä videolla kimalaispari ei ollut suostunut työntämään palikkaa ollenkaan, joten se jätettiin pois aineistosta. Lopullisen videomateriaalin yhteiskesto oli 8h 16min 20s.

Videoanalyysi suoritettiin manuaalisesti, sen sijaan, että olisi käytetty jotain videoanalyysiohjelmaa. Videoiden katsomiseen käytettiin Windows Media Player -ohjelmaa. Videoanalyysi toteutettiin kolmella videoiden katsomiskierroksella aikavälillä 2021 alkuvuosi – 2022 kevät.

Ensimmäisellä katsomiskierroksella kaikki palikantyöntökoikkeesta kuvattu kimalaispareja sisältävä videomateriaali käytiin läpi. Katsomisen yhteydessä kirjattiin ylös alustavasti kaikki nähdyt sosiaaliset interaktiot koetta suorittavan kimalaisparin välillä, sekä lisäksi jokaisesta videosta kimalaisten numerot, trialin numero, päivämäärä, videon numero ja videon kokonaiskesto



(s). Kimalaiset oli alun perin numeroitu ainoastaan yksilökohtaisen numeroin, joten nämä numerot korvattiin parikohtaisin numeroin. Ensimmäisen katsomiskierroksen yksi päämääristä oli myös muodostaa jonkinlainen kokonaiskuva mahdollisista sosiaalisten interaktioidenkategorioista.

Ensimmäisen ja toisen videoiden katsomiskierroksen välissä aloitettiin kategorioiden muodostus (katso kohta 2.3. Kategorioiden muodostus). Toisella katsomiskierroksella koko palikantyöntökokeen alkuperäisen videomateriaalin sijasta katsottiin läpi enää vain 250 videota, joista muodostui tämän tutkielman videomateriaali. Videoilla havaitut sosiaaliset interaktiot jaettiin kategorioihin. Samalla kirjattiin ylös interaktioiden määrät, kestot (s) ja tarkka alkamis- ja loppumisaika. Lisäksi havainnointiin ja kirjattiin ylös jokaisesta trialista ensimmäinen työntöyritys, eli kun kumpikin kimalainen ensimmäistä kertaa yhtä aikaa edes hetkellisesti työnsi palikkaa (riippumatta siitä liikkuiko palikka tämän seurauksena), ja muodostettiin uusi muuttuja ”työntöaika”, eli aika videon alkamisesta ensimmäiseen työntöyritykseen.

Alkuperäinen suunnitelma tässä tutkielmassa oli suorittaa videoanalyysi ainoastaan kahdella katsomiskierroksella, mutta lopulta päädyttiin vielä lisäämään kolmas katsomiskierros, jossa muodostettiin toinen kategoriasarja ”pienemmät interaktiot” sosiaalisten interaktioiden rinnalle. Siinä missä ”sosiaaliset interaktiot” ovat usein kestoiltaan pidempiä ja helpommin huomattavissa, ”pienemmät interaktiot” ovat usein alle sekunnin kestoisia ja vaikeammin havaittavia. Päätökseen lisätä ”pienempien interaktioiden” kategoriat, johti mm. pelkkien sosiaalisten interaktioiden vähäisyys, sekä se, että ensimmäisellä kierroksella kokonaiskuva sosiaalisten interaktioiden kategorioista muodostaessa ”pienemmät interaktiot” olivat suurelta osin jääneet havaitsematta, vaikka niiden lukumäärä oli melko suuri.

Kolmannella katsomiskierroksella siis lisättiin ”pienemmät interaktiokategoriat”, ja niistä kirjattiin ylös lukumäärät, sekä alkamis- ja loppumisaika. Lisäksi jokaisen trialin viimeinen interaktio ja viimeinen sosiaalinen interaktio kirjattiin ylös. Kolmannella katsomiskierroksella varmisteltiin myös vielä aikaisemman aineiston paikkansapitävyyttä.

### 2.3. Kategorioiden muodostus

Kategorioiden muodostus, sekä sosiaalisten interaktioiden, että pienempien interaktioiden, tapahtui kolmevaiheisesti. Se alkoi videoiden ensimmäisellä katsomiskierroksella, jolloin interaktiosta muodostettiin kokonaiskuva. Tämän kokonaiskuvan perusteella, jokaiselle kategorialle kirjoitettiin tarkka määrittelevä kuvaus. Interaktioiden lopullinen jako kategorioihin tapahtui määrittelevien kuvausten perusteella. Kategorioiden määrä muodostui sen perusteella, että kuinka monta selkeästi toisistaan erottuvaa interaktiityyppiä videomateriaalista oli löydettävissä.

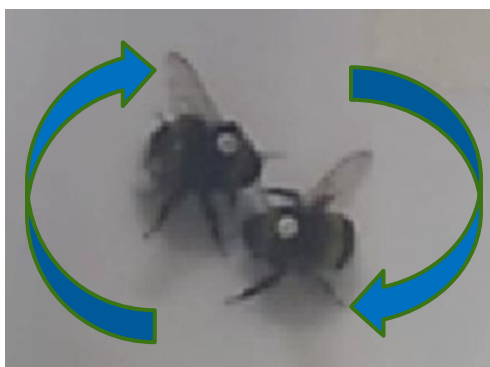
Interaktioiden kategoriat jakautuvat kahteen sarjaan, ”sosiaalisiin interaktioihin” ja myöhemmin lisättyyn ”pienempiin interaktioihin”. Sosiaaliset interaktiot ovat kestoaltaan pidempiä (> 1 s), sijoittuvat ainakin alkaessaan palikan välittömän läheisyyden ulkopuolelle, ja sisältävät monimutkaisempaa käyttäytymistä. Palikan välittömän läheisyyden ulkopuolelle sijoittumisen merkitys on, että kimalaiset tavoitellessaan palikan työntämisestä seuraavaa palkkiota kohtaavat toisensa paljon helpommin sattumanvaraisesti palikan lähellä kuin muualla areenalla. Tällöin on luonnollisesti todennäköisempää, että interaktiossa on kyse pelkästään sattumasta, eikä niinkään tarkoituksellisesta kohtaamisesta.

Pienemmät interaktiot, verrattuna sosiaalisiin interaktioihin, ovat kestoaltaan usein hyvin lyhyiltä (< 1 s). Tähän poikkeukseen tekee ”seuraaminen palikan ympärillä”, joka on kestoaltaan yleensä pidempi, mutta sijoitettu ”pienempiin interaktioihin”, koska se tapahtuu palikan välittömässä läheisyydessä.

Pienempien interaktioiden lisäämisen takia, tämän tutkielman tekstissä käytetään termiä ”interaktiot” kun halutaan viitata sekä sosiaalisiin interaktioihin, että pienempiin interaktioihin. Termi ”sosiaaliset interaktiot” viittaa tekstissä ainoastaan tässä tutkielmassa kuvattuihin sosiaalisen interaktioiden kategorioihin. Poikkeuksen muodostaa otsikko, jossa käytetään termiä ”sosiaaliset interaktiot”, koska se antaa lukijalle paremman käsityksen tutkielman aiheesta kuin pelkkä termi ”interaktiot”.

Sosiaalisten interaktioiden kategorioiksi muodostui lopulta seuraavat viisi kategoriaa; ”ympyrätanssi”, ”perässä kävely”, ”perässä lentäminen”, ”tönnäköily” sekä ”ohjailu”. Pienempien interaktioiden kategorioita puolestaan olivat seuraavat viisi kategoriaa; ”lähellä olo”, ”tsekkaus”, ”seuraaminen palikan ympärillä”, ”kohtaaminen” sekä ”muut pienemmät interaktiot”. Tarkemmat kuvaukset eri interaktiokategorioista löytyvät luvusta 3.1. Interaktiokategoriat.

Ennen varsinaista tilastoanalyysia aineistoon lisättiin vielä seuraavat muuttujat: kolonia, aika viimeisen interaktion loppumisesta työntämiseen, aika loppumisesta työntämiseen suhteessa trialin keston, sekä työntämisaika, josta on vähennetty sosiaalisiin interaktioihin kuluva aika.



Kuva 2. Havainnollistava kuva kimalaisten ympyrätanssista. Nuolet kuvastavat kimalaisten liikesuuntaa.

#### 2.4. Tilastoanalyysi

Aineiston käsittelyssä, sekä muutaman kuvaajan tekemisessä on käytetty Microsoft Excel -ohjelmaa (2016). Tilastoanalyysissä käytettiin R i386 4.1.2-ohjelmaa. Vertailuissa käytettiin yleistettyä lineaarista sekamallinnusta (mallit 1–6 ja 12) ja lineaarista mallinnusta (mallit 7–11). Kaikissa malleissa käytettiin mallinnuksessa negatiivista binomijakaumaa (theeta 1,75).

Mallissa 1 käytettiin glmer-funktiota, jossa vastemuuttujana oli työntöaika. Selittävinä muuttujina mallissa olivat parinnumero ja trialin numero. Satunnaismuuttujana mallissa oli kolonia. Mallinnuksessa käytettiin negatiivista binomijakaumaa.

Malleissa 2–6 käytettiin glmer-funktiota. Vastemuuttujina olivat: mallissa 2 interaktioiden lukumäärä (kpl); mallissa 3 sosiaalisten interaktioiden lukumäärä (kpl); mallissa 4 sosiaalisiin interaktioihin käytetty aika (s); mallissa 5 sosiaalisiin interaktioihin käytetyn ajan osuus koko trialin kestosta (%); mallissa 6 pienempien interaktioiden lukumäärä (kpl). Selittäväinä muuttujina malleissa 2–6 oli parinnumero. Satunnaismuuttujana oli kolonia.

Malleissa 7–11 käytettiin glm-funktiota. Vastemuuttujina olivat: mallissa 7 interaktioiden lukumäärä (kpl); mallissa 8 sosiaalisten interaktioiden lukumäärä (kpl); mallissa 9 sosiaalisiin interaktioihin käytetty aika (s); mallissa 10 sosiaalisiin interaktioihin käytetyn ajan osuus koko trialin kestosta (%); mallissa 11 pienempien interaktioiden lukumäärä (kpl). Selittäväinä muuttujana oli trialnumero.

Mallissa 12 käytettiin glmer-funktiota. Vastemuuttujana oli trialin kesto (s) (eli samalla myös työntöaika). Selittävinä muuttujina olivat jokaisen viiden eri sosiaalisten interaktioiden kategorian osuus kaikista sosiaalisista interaktioista summattuna yhteen, sekä trialnumero. Satunnaismuuttujina olivat kolonia ja parinnumero.

Tilastoanalyysissä ei tarkasteltu malleja 1–11 kategoriatasolla asti, koska aineiston hajanaisuuden takia arvot olivat hyvin pieniä, ja mallit täten liian raskaita niillä ajettaviksi.

### 3. Tulokset

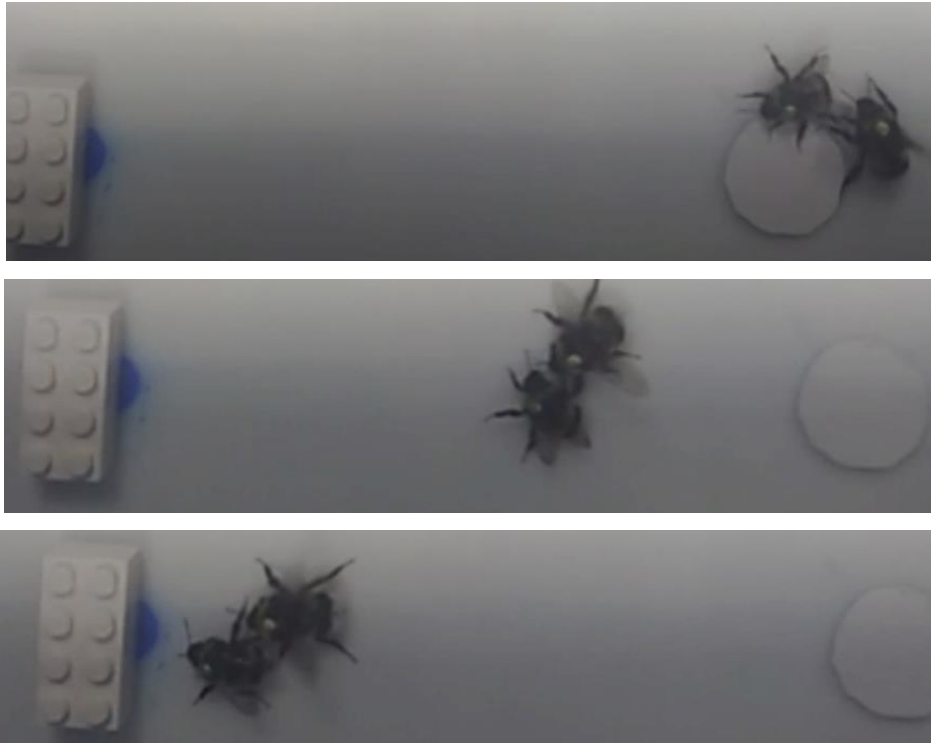
#### 3.1. Interaktiokategoriat

Interaktiot päädyttiin jakamaan viiteen sosiaalisten interaktioiden kategoriaan, sekä viiteen pienempien interaktioiden kategoriaan.

Taulukot 1 ja 2. Sosiaalisten interaktioiden ja pienempien interaktioiden kategoriat kuvauksineen listattuina.

Kategorian nimi	Kuvaus
<i>Ympyrätanssi</i>	Kimalaiset ovat etuosat toisiinsa päin ja usein koskettavat toisiaan, liikkuen samalla ympyrässä niin, että niiden takaosat ovat ympyrän ulkokaarella (Kuva 2.).
<i>Peräkkäin kävely</i>	Kimalaiset kävelevät peräkkäin niin, että taaempi seuraa ensimmäistä, usein hyvinkin lähellä, mutta ei yritä vaikuttaa sen suuntaan. Sekä edellä kulkeva, että takana tuleva kimalainen, kulkevat samaa reittiä.
<i>Peräkkäin lentäminen</i>	Toinen kimalainen lentää toisen kimalaisen perässä, niin että sen reitti jäljittelee ensimmäisenä lentävän kimalaisen reittiä tarkasti.
<i>Töniminen</i>	Yksi tai useampi nopea voimakas kosketus toiseen kimalaiseen, tönivä yksilö on lennossa, ja tönittävä joko maassa tai lennossa.
<i>Ohjailu</i>	Toinen kimalaisen pyrkii vaikuttamaan toisen kimalaisen liikkumiseen työntämällä sitä, usein hyvin innokkaasti. Usein liike suuntautuu palikkaa kohden (Kuva 3.).

Kategoria	Kuvaus
<i>Lähellä olo</i>	Kumpikin kimalainen on lähellä toisiaan, usein lennossa, mutta eivät koske toisiinsa, tai liiku peräkkäin.
<i>Tsekkaus</i>	Joko lentäen (useimmiten) tai kävellen toisen kimalaisen lähestyminen, sen luona oleminen hyvin lyhytkestoisesti, ja sitten taas kauemmaksi siirtyminen. Toistuu usein useamman kerran.
<i>Seuraaminen palikan ympärillä</i>	Toinen kimalainen kävelee ympäri palikkaa, ja toinen seuraa sitä, usein hyvin lähellä.
<i>Kohtaaminen</i>	Kimalaiset ovat kääntyneet päät toisiaan kohden, ovat paikallaan joko lennossa tai maassa, joko koskien toisiaan tai pienen etäisyyden päässä toisistaan. Lyhytkestoinen.
<i>Muut pienemmät interaktiot</i>	Lyhyt mahdollinen interaktio, joka ei täytä minkään edellä mainitun kriteerejä, esim. törmäykset, toisen kimalaisen tarkkailu kauempaa tai viereen laskeutuminen.

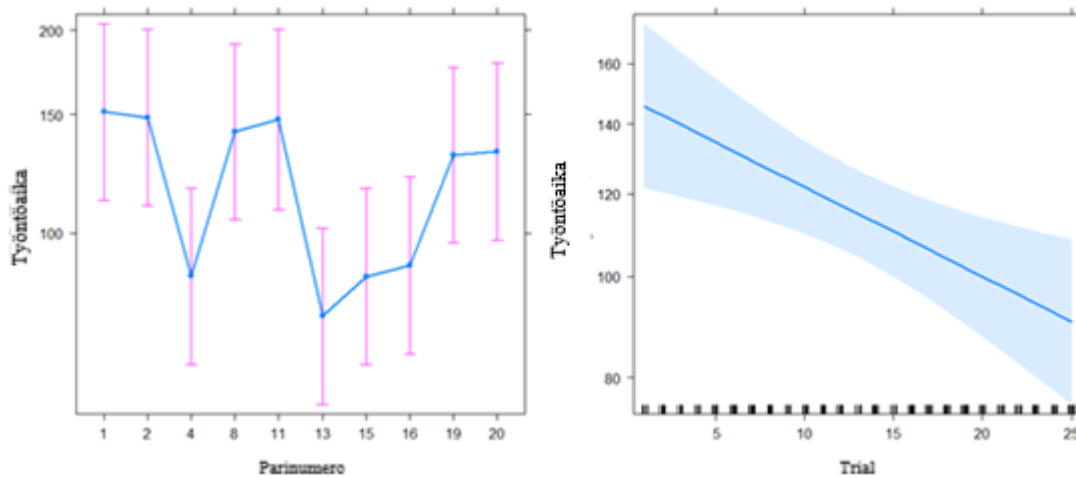


Kuvat 3. Kuvasarja ohjailusta. Kimalainen työntää pariaan palikkaa kohden.

### 3.2. Malli 1: Tulevatko parit nopeammiksi työntämisessä ajan kuluessa ja onko parikohtaisia eroja nopeudessa?

Malli 1 osoittaa, että kimalaisparit eroavat tehtävän suorittamisnopeudesta toisistaan (kuva 4, vasen puoli). Kun verrataan muita pareja pariin numero 1, huomataan, että erityisesti parit 2, 8 ja 11 ovat samankaltaisia työntöajan suhteen (p-arvot korkeita: 0,757- 0,932, estimaatit pieniä (-0,0667) – (-0,0185)). Erityisesti parin numero 1 ollessa keskimääräisesti hitain pari, ovat erot nopeimpiin pareihin tilastollisesti merkitseviä (pari 4: estimaatti = -0,600,  $z = -2,59$ ,  $p = <0,010$ ; pari 13: estimaatti = -0,696,  $z = -3,22$ ,  $p = 0,001$ ; pari 15: estimaatti = -0,561,  $z = -2,59$ ,  $p = 0,009$ ; pari 16: estimaatti = -0,524,  $z = -2,41$ ,  $p = 0,016$ ).

Parit työnsivät palikkaa yhdessä nopeammin ajan mittaan (trialien edetessä) (kuva 4, oikea puoli) (korrelaatio = -0,537, estimaatti = -0,0198,  $z = -3,03$ ,  $p = 0,002$ ).



Kuva 4. Vasemmalla puolella parikohtaiset erot työntöajan suhteen ja oikealla trialikohtaiset erot.

### 3.3. Mallit 2–6: Interaktioiden esiintymisen eroavaisuudet parien välillä

Mallista 2, jolla tarkasteltiin parikohtaisia eroja interaktioiden lukumäärässä (kpl) (taulukko 3), ja mallista 5, jolla tarkasteltiin parikohtaisia eroja sosiaalisiin interaktioihin käytetyssä ajassa suhteessa koko trialin keston (%) (taulukko 6), ei löydetty eroja parien välillä. Mallissa 6, eli parikohtaiset erot pienempien interaktioiden lukumäärässä (kpl) (taulukko 7), ainoastaan pari 13 erosi parista 1 (estimaatti =  $5,826 \times 10^{-1}$ ,  $z = 2,035$ ,  $p = 0,042$ ). Mallissa 3 sosiaalisten interaktioiden lukumäärä (kpl) (taulukko 4), sekä mallissa 4 sosiaalisiin interaktioihin käytetty aika (s) (kuva 5, taulukko 5), erosivat kuitenkin useammin parien välillä.

Taulukko 3. Malli 2: Parikohtaiset erot interaktioiden lukumäärässä (kpl)

	Estimaatti	Keskihajonta	z	P-arvo
Vakiotermi	1,11186	0,18978	5,859	<0,001 ***
Parinumero [T.2]	0,08811	0,26631	0,331	0,741
Parinumero [T.4]	-0,21986	0,27435	-0,801	0,423
Parinumero [T.8]	0,03871	0,26745	0,145	0,885
Parinumero [T.11]	-0,35809	0,28184	-1,271	0,204
Parinumero [T.13]	0,14660	0,26502	0,553	0,580
Parinumero [T.15]	-0,02667	0,26905	-0,099	0,921
Parinumero [T.16]	-0,25320	0,27536	-0,920	0,358
Parinumero [T.19]	0,03871	0,26745	0,145	0,885
Parinumero [T.20]	-0,21986	0,27435	-0,801	0,423

Merkitsevyys: \*\*\* <0,0001, \*\* <0,001, \* <0,05, . <0,1

Taulukko 4. Malli 3: Parikohtaiset erot sosiaalisten interaktioiden lukumäärässä (kpl)

	<b>Estimaatti</b>	<b>Keskihajonta</b>	<b>z</b>	<b>P-arvo</b>
<i>Vakiotermi</i>	0,2776	0,2306	1,204	0,229
<i>Parinnumero [T.2]</i>	-0,8575	0,3840	-2,233	0,026 *
<i>Parinnumero [T.4]</i>	-1,0116	0,3992	-2,534	0,011 *
<i>Parinnumero [T.8]</i>	-0,4055	0,3485	-1,163	0,245
<i>Parinnumero [T.11]</i>	-0,3646	0,3499	-1,042	0,297
<i>Parinnumero [T.13]</i>	-1,0986	0,4086	-2,689	0,007 **
<i>Parinnumero [T.15]</i>	-0,7885	0,3777	-2,087	0,037 *
<i>Parinnumero [T.16]</i>	-1,0986	0,4086	-2,689	0,007 **
<i>Parinnumero [T.19]</i>	-0,8575	0,3840	-2,233	0,026 *
<i>Parinnumero [T.20]</i>	-0,6061	0,3627	-1,671	0,095.

*Merkitsevyys: \*\*\* <0,0001, \*\* <0,001, \* <0,05, . <0,1*

Taulukko 5. Malli 4: Parikohtaiset erot sosiaalisiin interaktioihin käytetyssä ajassa (s).

	<b>Estimaatti</b>	<b>Keskihajonta</b>	<b>z</b>	<b>P-arvo</b>
<i>Vakiotermi</i>	1,35584	0,18212	7,445	9,70e-14 ***
<i>Parinnumero [T.2]</i>	-1,43922	0,31544	-4,563	5,05e-06 ***
<i>Parinnumero [T.4]</i>	-1,63027	0,32963	-4,946	7,58e-07 ***
<i>Parinnumero [T.8]</i>	-0,05292	0,25864	-0,205	0,838
<i>Parinnumero [T.11]</i>	0,42194	0,25302	1,668	0,095 .
<i>Parinnumero [T.13]</i>	-1,17351	0,29893	-3,926	8,65e-05 ***
<i>Parinnumero [T.15]</i>	-1,43922	0,31544	-4,563	5,05e-06 ***
<i>Parinnumero [T.16]</i>	-0,99119	0,28949	-3,424	<0,001 ***
<i>Parinnumero [T.19]</i>	-1,53019	0,32194	-4,753	2,00e-06 ***
<i>Parinnumero [T.20]</i>	-1,43922	0,31544	-4,563	5,05e-06 ***

*Merkitsevyys: \*\*\* <0,0001, \*\* <0,001, \* <0,05, . <0,1*

Taulukko 6. Malli 5: Parikohtaiset erot sosiaalisiin interaktioihin käytetyssä ajassa suhteessa trialin keston (%)

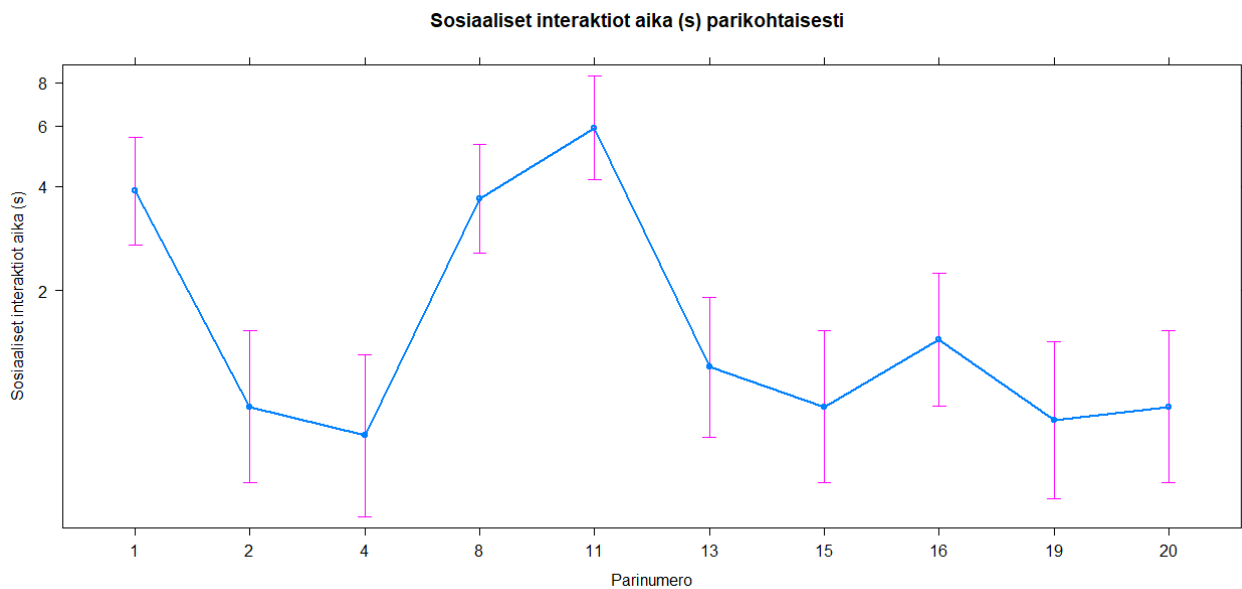
	<b>Estimaatti</b>	<b>Keskihajonta</b>	<b>z</b>	<b>P-arvo</b>
<i>Vakiotermi</i>	-3,6383	1,2426	-2,928	0,003 **
<i>Parinnumero [T.2]</i>	-1,0766	2,4558	-0,438	0,661
<i>Parinnumero [T.4]</i>	-0,2307	1,8662	-0,124	0,902
<i>Parinnumero [T.8]</i>	-0,2856	1,8949	-0,151	0,880
<i>Parinnumero [T.11]</i>	0,7184	1,5298	0,470	0,639
<i>Parinnumero [T.13]</i>	-0,4364	1,9800	-0,220	0,826
<i>Parinnumero [T.15]</i>	-1,4505	2,8381	-0,511	0,609
<i>Parinnumero [T.16]</i>	0,1479	1,6967	0,087	0,931
<i>Parinnumero [T.19]</i>	-1,5893	3,0035	-0,529	0,597
<i>Parinnumero [T.20]</i>	-0,5323	2,0389	-0,261	0,794

*Merkitsevyys: \*\*\* <0,0001, \*\* <0,001, \* <0,05, . <0,1*

Taulukko 7. Malli 6: Parikohtaiset erot pienempien interaktioiden lukumäärässä (kpl).

	Estimaatti	Keskihajonta	z	P-arvo
Vakiotermi	5,423e-01	2,147e-01	2,525	0,012 *
Parinnumero [T.2]	4,729e-01	2,889e-01	1,637	0,102
Parinnumero [T.4]	1,306e-01	2,990e-01	0,437	0,662
Parinnumero [T.8]	2,819e-01	2,941e-01	0,958	0,338
Parinnumero [T.11]	-3,531e-01	3,231e-01	-1,093	0,275
Parinnumero [T.13]	5,826e-01	2,863e-01	2,035	0,042 *
Parinnumero [T.15]	3,163e-01	2,931e-01	1,079	0,281
Parinnumero [T.16]	1,100e-01	2,997e-01	0,367	0,714
Parinnumero [T.19]	4,132e-01	2,904e-01	1,423	0,155
Parinnumero [T.20]	-1,036e-14	3,037e-01	0,000	1,000

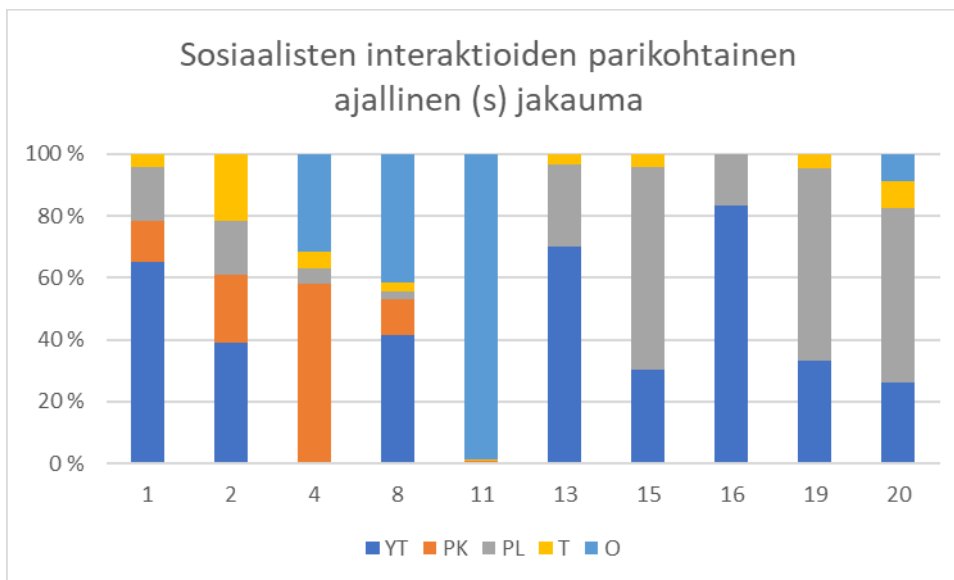
Merkitsevyys: \*\*\* <0,0001, \*\* <0,001, \* <0,05, . <0,1



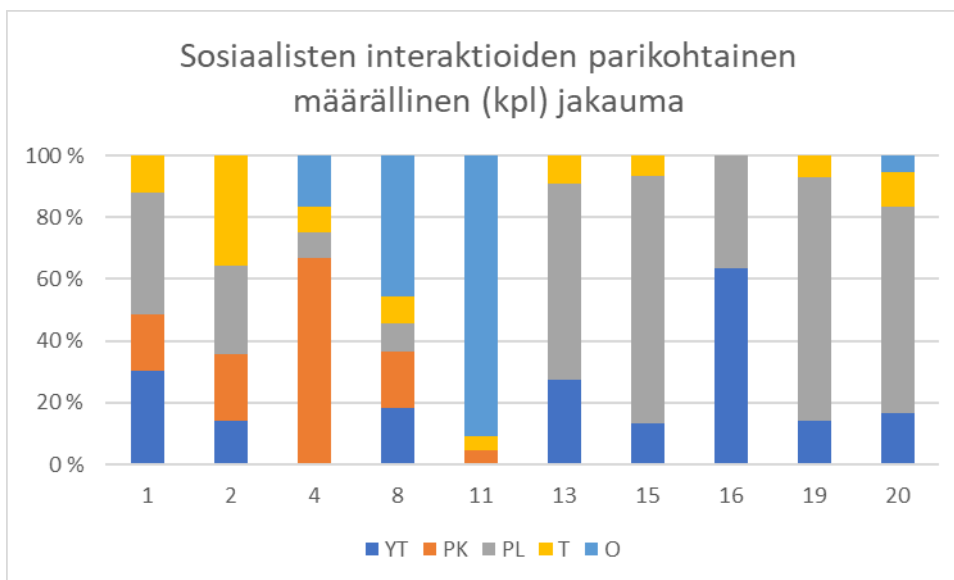
Kuva 5. Malli 4: Parikohtaiset erot sosiaaliin interaktioihin käytetyssä ajassa (s).

Parit erosivat toisistaan sosiaalisten interaktioiden jakauman suhteen sekä ajallisesti (kuva 6) että määrällisesti (kuva 7). Parit erosivat toisistaan myös pienempien interaktioiden määrällisen jakauman suhteen (kuva 8).

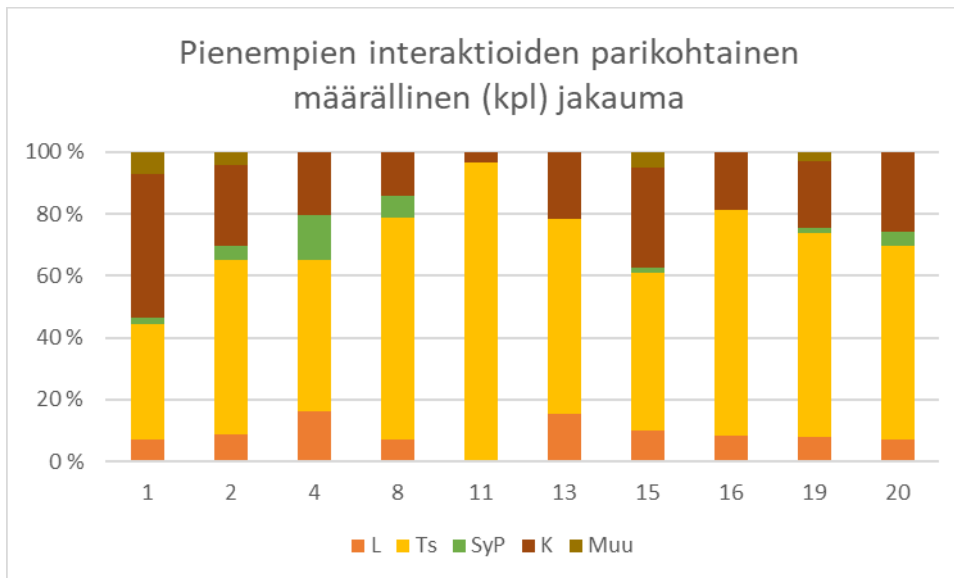




Kuva 6. Sosiaaliin interaktioihin käytetty aika (s) ja sen jakautuminen eri kategorioiden suhteen eri pareilla. Kategoriat YT = ympyrätanssi, PK = perässä kävely, PL = perässä lentäminen, T = töniminen ja O = ohjailu.



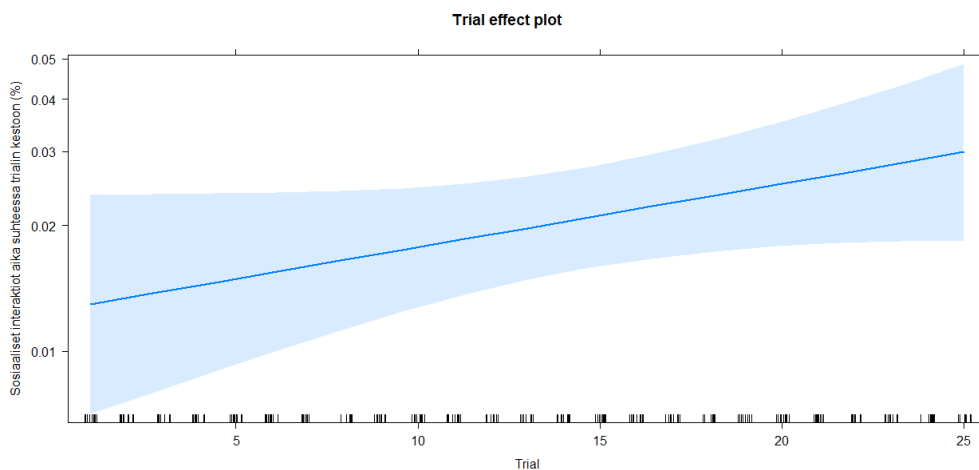
Kuva 7. Sosiaaliin interaktioiden lukumäärän (kpl) jakautuminen eri kategorioiden suhteen eri pareilla. Kategoriat YT = ympyrätanssi, PK = perässä kävely, PL = perässä lentäminen, T = töniminen ja O = ohjailu.



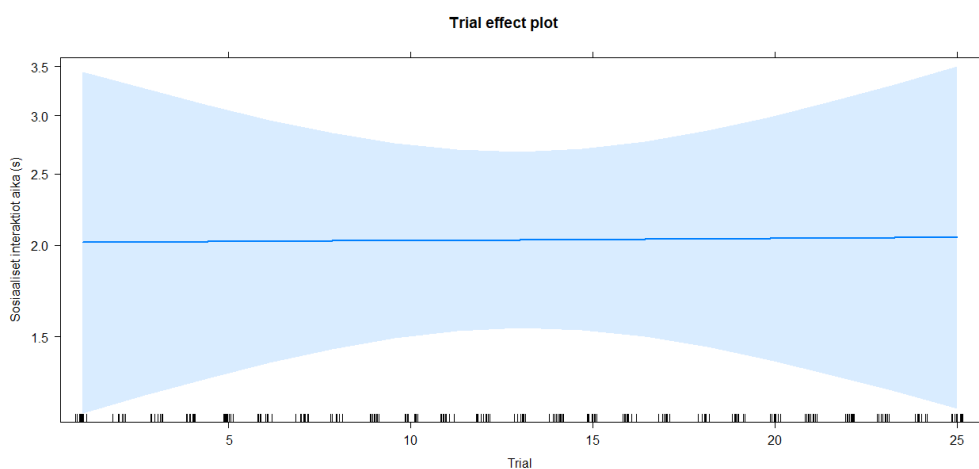
Kuva 8. Pienempien interaktioiden lukumäärä (kpl) jakautuminen eri kategorioiden suhteen eri pareilla. Kategoriat L = lähellä olo, Ts = Tsekkkaus, SyP = seuraaminen palikan ympärillä, K = kohtaaminen ja Muu = muut pienemmät interaktiot.

### 3.4. Mallit 7–11: Interaktioiden esiintymisen eroavaisuudet ajan kuluessa, eli trialikohtaiset erot

Tutkimuksessa tarkasteltiin trialien välisiä eroavaisuuksia 5 mallin avulla. Ainoastaan mallissa 10 trialin ja sosiaalisiin interaktioihin käytetyn ajan suhteessa koko trialin keston (%) välillä löytyi tilastollisesti suuntaa antava yhteys (estimaatti = 0,0349,  $t = 1,77$ ,  $p = 0,079$ ) (kuva 9). Muissa muuttujissa ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja trialien välillä. Mallissa 7 interaktioiden lukumäärä (kpl) (estimaatti = -0,0108,  $t = -0,950$ ,  $p = 0,343$ ), mallissa 8 sosiaalisten interaktioiden lukumäärä (kpl) (estimaatti = 0,0114,  $z = 0,739$ ,  $p = 0,461$ ), mallissa 9 sosiaalisiin interaktioihin käytetty aika (s) (estimaatti 0,000652,  $t = 0,034$ ,  $p$ -arvo 0,973, kuva 10), ja mallissa 11 pienempien interaktioiden lukumäärä (kpl) (estimaatti = -0,0177,  $z = -1,39$ ,  $p = 0,165$ ) eivät vaihdelleet trialien välillä. Voidaan siis todeta, että trialien välillä ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja, lukuun ottamatta trialin ja sosiaalisiin interaktioihin käytetyn ajan suhteessa koko trialin keston (%) välistä yhteyttä.



Kuva 9. Malli 10: Yhteys trialin ja sosiaalisiin interaktioihin käytetyn ajan suhteessa koko trialin keston (%) välillä.



Kuva 10. Malli 9: Yhteys trialin ja sosiaalisiin interaktioihin käytetyn ajan (s) välillä.

### 3.5. Malli 12: Eri sosiaalisten interaktioiden suhteellisen osuuden kaikista sosiaalisista interaktioista muutos ajan myötä

Tällä mallilla tarkasteltiin, miten eri sosiaalisten interaktioiden osuus suhteessa kaikkeen sosiaalisiin interaktioihin käytettyyn aikaan muuttuu ajan myötä (eli trialien myötä). Sosiaalisten interaktioiden kategorioista tilastollisesti merkitsevää muutosta tapahtui kolmessa kategoriassa (taulukko 8). Perässä lentämisen osuus kasvoi tilastollisesti erittäin merkitsevästi (estimaatti = 0,0630,  $z = 5,82$ ,  $p < 0,001$ ), ympyrätanssin osuus kasvoi tilastollisesti erittäin merkitsevästi (estimaatti = 0,0385,  $z = 3,108$ ,  $p = 0,002$ ) ja perässä kävelyn osuus laski tilastollisesti merkitsevästi (estimaatti = -0,0285,  $z = -2,03$ ,  $p = 0,042$ ).

Taulukko 8. Eri sosiaalisten interaktioiden kategorioiden muutokset trialien kuluessa.

	<b>Estimaatti</b>	<b>Keskihajonta</b>	<b>z</b>	<b>P-arvo</b>
<i>Vakiotermi</i>	4,45751	0,10209	43,665	< 2e-16 ***
<i>YT osuus sos: Trial</i>	0,03848	0,01238	3,108	0,002 **
<i>PK osuus sos: Trial</i>	-0,02847	0,01403	-2,029	0,042 *
<i>PL osuus sos: Trial</i>	0,06300	0,01084	5,815	<0,001 ***
<i>T osuus sos: Trial</i>	0,05291	0,03766	1,405	0,160
<i>O osuus sos: Trial</i>	0,02015	0,01360	1,482	0,138

Merkitsevyys: \*\*\* <0,0001, \*\* <0,001, \* <0,05, . <0,1

## 4. Pohdinta

### 4.1. Interaktiokategoriat

Kimalaisilla oli yhteistyökokeen aikana havaittavissa useampia erilaisia interaktiotyyppejä, jotka voitiin jakaa viiteen sosiaalisten interaktioiden kategoriaan ja viiteen pienempien interaktioiden kategoriaan. Osa näistä interaktioista oli monimutkaisempia ja pidempikestoisia kuin toiset. Interaktioiden tarkemmat kuvaukset ovat luettavissa kohdasta 3.1. interaktiokategoriat. Osa sosiaalisista interaktioista, kuten ohjailua, ei olla aiemmin tunnistettu kimalaisilla. Normaalisti kimalaiset etsivät ravintoa omatoimisesti, eivätkä juurikaan ole sosiaalisessa vuorovaikutuksessa toistensa kanssa pesän ulkopuolella (Dornhaus & Chittka, 2004). Yhteistyökoe loi kuitenkin kimalaisille uudenlaiset olosuhteet, joissa esiintyi niille lajityypillisesti poikkeavaa käyttäytymistä. Kimalaiset ovat kuitenkin joustavia käyttäytymisessään ja kykenevät onnistuneesti ratkaisemaan erilaisia tehtäviä, jotka eivät vastaa niiden luonnollista käyttäytymistä (Loukola ym., 2017). Siksi ei ole yllättävää, että uudenlaiset haasteet, kuten yhteistyökoe, voivat aiheuttaa joissain yksilöissä uutta käyttäytymistä.

### 4.2. Työntönopeuden kehitys ajan myötä ja parikohtaiset erot siinä

Vaikka malli 1 ei suoranaisesti vastaa yhteenkään tämän tutkielman tutkimuskysymyksistä, toimii se silti hyvänä pohjana muille malleille, joissa tarkastellaan tutkimuskysymyksiä. Erityisesti trialin vaikutus työntöaikaan kertoo, kuinka hyvin kimalaisten tehtävän oppiminen näkyy aineistossa. Parinumeron vaikutus työntöaikaan puolestaan havainnollistaa parikohtaisia nopeuseroja.

Mallin 1 osoittaa, että kimalaisparit eroavat toisistaan työntönopeuden suhteen ja ne voidaan jakaa nopeisiin (parit 4, 13, 15 ja 16) ja hitaisiin pareihin (pari 1, 2, 8, 11, 19 ja 20) (kuva 4, vasen puoli). Malli 1 osoittaa myös, että kimalaiset kehittyivät yhteistyössä ajan myötä nopeammiksi (kuva 4, oikea puoli). Tämä viittaa siihen, että kimalaiset oppivat työskentelemään yhteistyössä parin kanssa.

### 4.3. Pari- ja trialikohtaiset eroavaisuudet

Interaktioiden suhteen löytyi parikohtaisia eroja (mallit 2–6), mutta trialikohtaiset eli ajalliset erot olivat vähäisiä tai olemattomia (mallit 7–11).

Parien välisiä eroja ei ollut interaktioiden lukumäärässä (kpl) (taulukko 3) tai sosiaaliin interaktioihin käytetyssä ajassa suhteessa koko trialin keston (%) (taulukko 6).

Pienemmissäkin interaktioissa löytyi tilastollisesti merkitsevä ero ainoastaan parien 1 ja 13 väliltä (taulukko 7). Sen sijaan sosiaalisten interaktioiden lukumäärässä (kpl) (taulukko 4) ja sosiaalisiiin interaktioihin käytetyssä ajassa (s) (taulukko 5) oli parikohtaisia eroja. Muuttujissa, joista ei löytynyt eroja, osa liittyy toisiinsa. Esimerkiksi pienempien interaktioiden lukumäärä (kpl) vähäiset parikohtaiset erot välittyvät suoraan myös kaikkien interaktioiden lukumäärään (kpl).

Tarkastellessa kuvaa 4 yhdessä kuvan 5 kanssa on huomattavissa, että eniten sosiaalisiiin interaktioihin aikaa käyttäneet parit (parit 1, 8 ja 11) kuuluvat kaikki hitaimpien parien joukkoon. Tämä nostaa esille kysymyksen siitä, ovatko ne hitaita, koska ne käyttävät aikaa sosiaalisiiin interaktioihin? Vai onko runsas sosiaalisiiin interaktioihin käytetty aika adaptaatio, jolla pari tai parin toinen yksilö pyrkii parantamaan yhteistyötä. Tähän on vaikea antaa varmaa ja yksiselitteistä vastausta tämän tutkielman perusteella. Kuitenkin ainakin parin 11 kohdalla toinen kimalaisista vaikutti videoilla epäaktiiviselta, hidasliikkeiseltä ja epämotivoituneelta, mikä viittaisi kyseisen parin kohdalla jälkimmäiseen selitykseen. On siis mahdollista, että ainakin joissakin tapauksissa sosiaaliset interaktiot ovat yritys edistää yhteistyötä jonkinlaisen kommunikaation keinoin.

Kuvista 6–8. on havaittavissa, että sosiaalisten interaktioiden suhteen (sekä lukumäärässä, että ajassa) parit eroavat hyvin paljon sen suhteen minkä tyyppisiä sosiaalisia interaktioita ne ovat käyttäneet. Joillakin pareilla on nähtävissä tasainen jakauma useampaan eri sosiaaliseen interaktiokategoriaan. Esimerkiksi parilla 2 havaittiin tasaisesti neljää sosiaalista interaktiokategoriaa, ympyrätanssia, perässä kävely, perässä lentämistä ja tönimistä. Parilla 11 puolestaan havaittiin pääsääntöisesti ainoastaan ohjailu (kuvat 6 ja 7). Parit 1, 8, ja 11, jotka käyttivät eniten aikaa sosiaalisiiin interaktioihin (parit 1, 8 ja 11) (kuva 5) eroavat toisistaan havaittujen sosiaalisten interaktioiden suhteen. Nopeilla tai hitailla pareilla (kuva 4) ei kuitenkaan ole tiettyä profiilia sosiaalisten interaktioiden jakauman suhteen (kuvat 6 ja 7). Tosin kolmella neljästä nopeimmasta parista (pareilla 13, 15 ja 16) on samantyyppinen jakauma, eli niillä havaittiin pääasiassa ympyrätanssia ja perässä lentämistä (kuvat 6 ja 7). Tämä kombinaatio näyttäisi kuitenkin olevan yleisimmistä päästä ja sitä esiintyy myös hitailla pareilla.

Siinä missä sosiaaliset interaktiot eroavat selvästi parikohtaisesti, ei samaa ole nähtävissä pienemmissä interaktioissa, kuten lukumäärissä (taulukko 7) tai jakaumassa eri kategorioihin (kuva 8). Pienemmät interaktiot ovat tällä perusteella todennäköisesti enemmän tyyppillistä lajityyppistä käyttäytymistä, joka ei vaihtele niinkään yksilöiden tai tilanteiden välillä. Sosiaalisissa interaktioissa puolestaan voi olla enemmän kyse yksilökohtaisista sopeumista haastavaan tehtävään. Kimalaisilla on suuria yksilökohtaisia eroja uuden oppimisessa, ja monesti vain pieni osa työläisistä on ominaisuuksiltaan ns. ”innovaattoreita”, jotka oppivat spontaanisti ilman

erillistä opettamista päätyvät uusia taitoja (Alem ym., 2016). Innovaattorien oppimat taidot voivat kuitenkin ajan mittaan levitä pesässä työläisten välillä (Alem ym. 2016).

Toisin kuin parikohtaista vaihtelua, interaktioista ei löytynyt ajallista vaihtelua. Ainoastaan sosiaalisiin interaktioihin käytetyn ajasta suhteessa koko trialin kestoon (%) löytyi tilastollisesti suuntaa antava tulos (kuvaaja 6). Vaikka tulosten perusteella on vaikeaa tehdä mitään varmoja päätelmiä, on nähtävissä viitteitä siitä, etteivät kimalaiset karsi sosiaalisista interaktioista tullessaan yhteistyössä nopeammiksi.

#### 4.4. Interaktioiden jakautumisen muutokset ajan myötä

Sosiaalisten interaktioiden osuudet muuttuivat ajan myötä, eli trialien edetessä, kolmen kategorian suhteen. Ympyrätanssin ja perässä lentämisen osuudet kasvoivat trialien myötä, kun taas perässä kävelemisen osuus väheni. Ohjailun ja tönimisen osuudet eivät tilastollisesti merkitsevästi muuttuneet (taulukko 4). Näyttää siis siltä, että tietynlainen käyttäytyminen yleistyy trialien loppupuolella, mutta ei voida sanoa, onko sillä jotain yhteyttä yhteistyön oppimiseen ja nopeutumiseen.

#### 4.5. Mikä aikaan saa sosiaalisia interaktioita

Mikä aikaan saa kimalaisilla yhteistyökokeen aikana sosiaalisia interaktioita, varsinkin sellaisia, joita ei muuten tavata? Tähän kysymykseen ei valitettavasti voi vastata tämän tutkielman tilastoanalyysien avulla, minkä takia tämä ei kuulukaan tämän tutkielman tutkimuskysymysten joukkoon. Kysymyksenä se on kuitenkin mielenkiintoinen ja tärkeä pohtia, jotta voimme paremmin ymmärtää yhteistyöhön liittyviä sosiaalisia interaktioita. Jo olemassa oleva tieto voi antaa meille jotain mahdollisia selityksiä.

Mielestäni parhaimman selityksen sosiaalisille interaktioille antaa kimalaisten luonnollinen taipumus joustavaan käyttäytymiseen. Kimalaiset kohtasivat uudenlaisia haasteita yhteistyökokeen aikana, joihin ne pyrkivät vastaamaan parhaansa mukaan. Erityisesti niissä tilanteissa, joissa pari ei ollut tehtävän oppimisen suhteen samalla tasolla, osaavampi yksilö saattoi turhautua, joka puolestaan ajoi sitä kokeilemaan erilaisia keinoja nopeuttaa tehtävän loppuun saamista. Tästä saattoi olla tuloksena esimerkiksi ohjailun kaltainen käyttäytyminen. Siitä kuinka päämääräsuuntautunutta tämä käyttäytyminen lopulta oli, ei voida tietää. Yksi mahdollisuus on myös, että kimalainen oli oppinut yhdistämään työntämisen ja lajitoverin läsnäolon saatavaan palkkioon, ja tämän assosiaation kautta päätyi työntämään pariaan palikan sijaan, kunnes onnistuttuaan työntämään

parinsa mahdollisesti lopulta sattumalta palikan luo, ja saatuaan palikan liikuttua palkkion, oppi pitämään tätä käyttäytymistä palkitsevana.

Jos mietitään kysymystä interaktioiden esiintyvyyden syistä evolutiivisesta näkökulmasta, on tärkeää muistaa, että kimalaisten läheisellä sukulaisella tarhamehiläisellä tavataan yhtä hyönteismaailman pisimmälle menevää kommunikaatiomuotoa, mehiläistanssia (Seeley, 1995; Riley ym., 2005; Barron & Plath, 2017). Tämä ei tietenkään tarkoita, että kimalaiset pystyisivät kommunikoimaan tällä samalla tavalla. On kuitenkin ehdotettu, että kimalaistyöläisten pesän aktiivisuutta nostava täpinätanssi, voisi olla mehiläistanssin esiaste (Dornhaus & Chittka, 1999). Pesässä tapahtuneen innostuneen juokseminen (Dornhaus & Chittka, 2001; Dornhaus ym., 2003; Dornhaus & Chittka, 2004) ja ohjailun välillä on kieltämättä samankaltaisuutta, vaikka ensimmäiseksi mainittu ei suuntaudukaan tarkoituksella lajitovereita kohden. Mielestäni voi olla mahdollista, että kimalaisilla on jotain käyttäytymiseen liittyviä evolutiivisia jäänteitä, joita yhteistyökokeen kaltainen epätyypillinen tilanne laukaisi. Ja jotka voivat johtaa enempään kommunikaation ravinnonhankinnan yhteydessä tietyissä tilanteissa.

#### 4.6. Yhteenveto

Kimalaisilla oli havaittavissa erilaisia interaktioita yhteistyökokeen aikana. Nämä interaktiot olivat jaettavissa, eroavaisuuksiensa perusteella kahteen alatyypin, sosiaalisiin interaktioihin ja pienempiin interaktioihin. Nämä alatyypit pystyttiin edelleen jakamaan kummatkin viiteen kategoriaan.

Havaitsin, että parikohtaisia eroja oli olemassa, mutta ajallisia eroja en löytänyt, lukuun ottamatta sitä, että eri sosiaalisiin interaktioihin käytetyn ajan suhteellinen jakauma muuttui. Ajallisen muutoksen puuttuminen ja sosiaalisten interaktioiden osuuden kasvu trialin kestoon suhteutettuna viittaavat siihen, että kimalaiset eivät vähentäneet sosiaalisiin interaktioihin käyttämäänsä aikaa yhteistyön nopeutuessa. On kuitenkin epävarmaa, hyötyivätkö ne lopulta sosiaalisiin interaktioihin käytetystä ajasta. Tulosten perusteella ei voida varmuudella todeta, että interaktioista olisi ollut suoraa hyötyä yhteistyön nopeutumisen kannalta.



## 5. Lopuksi

### 5.1. Aineiston luotettavuus ja puutteet

Tähän tutkimukseen liittyy monia asioita, jotka ovat voineet vaikuttaa saatuun aineistoon, ja sitä kautta tulosten luotettavuuteen. Näistä asioista merkittävin on luultavasti se, että käytettiin valmista videoaineistoa, jota ei ollut kuvattu tätä tutkimusta varten. Vasta kokeen aikana havaitut asiat (joidenkin kimalaisten uudenlainen käyttäytyminen) johtivat lopulta tämän tutkielman aiheen syntyyn. Tästä johtuen esimerkiksi muuttujiin pystyi vaikuttamaan hyvin rajallisesti. Joissakin tapauksissa sitä kuitenkin täytyi tehdä (työntöajan rajaus ensimmäiseen työntämisyrytykseen, tarkemmin kohdassa 2.2. videoanalyysi), ja tällöin vaihtoehdot olivat varsin rajallisia.

Toinen kyseisen videoanalyysin ongelmallisuus tämän tutkimuksen kannalta oli rajallinen kuvakulma. Kimalaiset eivät näkyneet yhtäjaksoisesti videolla, siitä huolimatta, että olivat koko ajan areenalla. Tämän takia, on erittäin todennäköistä, että aivan kaikkia tapahtuneita interaktioita ei ole saatu aineistoon. Joissakin kategorioissa huomaamatta jääneiden interaktioiden osuus voi olla suurempi. Esimerkiksi perässä lentäminen on luultavasti yksi näistä, sillä se on nopeatempoista ja vaikutti, että lentäessään kimalaiset olivat useammin kuvan ulkopuolella kuin areenan pohjalla liikkuessaan. Videoilta ei voinut myöskään erottaa luotettavasti parin eri yksilöitä toisistaan, mistä johtuen jouduttiin tarkastelemaan interaktioita parikohtaisesti yksilökohtaisuuden sijaan.

Interaktioiden, varsinkin sosiaalisten interaktioiden, lukumäärä ja niihin käytetty aika olivat lopulta melko pieniä. Tällä voi olla vaikutusta tilastoanalyysien luotettavuuden kannalta. Varsinkin kategoriatasolle mentäessä aineisto voisi kuvata sanalla repalemainen.

Lisäksi jako kategorioihin tehtiin manuaalisesti ja ihmissilmällä. Tämä tarkoittaa, eivät täyttä objektiivisyyttä ei ole voitu saavuttaa. Oma havainnointikyky ja tulkintani ovat ainakin jossain määrin voineet vaikuttaa kategorioiden muodostusvaiheessa. Esimerkiksi, yksi tulkinnanvarainen kohta kategorioissa on, voidaanko tönimistä ja ohjailu pitää toisistaan täysin eroavina kategorioina vai voivatko ne olla saman käyttäytymisen eri asteita. Tässä tutkielmassa on käytetty ensiksi mainittua tulkintatapaa.

## 5.2. Mahdollisuuksia aiheeseen liittyvälle tulevalle tutkimukselle

Kimalaisilla yhteistyökokeen aikana havaitut interaktiot nostavat esiin monia kysymyksiä, joihin tämä tutkielma ei pysty ainakaan tyhjentävästi vastaamaan, joten enemmän tutkimukselle on tarvetta.

Tämän tutkimuksen pohjalta pystyy vain lähinnä arvuuttelemaan, tekevätkö useat sosiaaliset interaktiot parista hitaan vai ovatko ne sopeuma hitauteen. Koeasetelma, jossa yhdistettäisiin yhteistyön osaava kimalainen naivin kimalaisen kanssa, ja katsottaisiin, saako se joissain yksilöissä aikaan tietynlaisia sosiaalisia interaktioita (kuten esim. ohjailua), voisi antaa enemmän vastauksia.

Tämän lisäksi, feromonien käytön merkitys osana kimalaisten luontaista kommunikaatiota takia (Dornhaus ym., 2003), olisi kiehtovaa tietää käyttävätkö kimalaiset myös jonkinlaista feromoniviestintää yhteistyökokeen aikana.

Tämä tutkimus on kuitenkin yksi todiste lisää siitä, että kimalaisten kommunikaatiossa on vielä vastaamattomia kysymyksiä.

## 5.3. Kiitokset

Erityisesti haluan kiittää ohjaajaani Olli Loukola kaikesta saamastani ohjauksesta ja tuesta, sekä tietenkin kärsivällisyydestä tämän varsin pitkän ja monimutkaisen, joskin myös hyvin opettavan ja antoisan, graduprosessin aikana. Kiitokset myös Kaarle Mäkelälle (sekä kaikille koejärjestelyihin osallistuneille) mielenkiintoisesti videomateriaalista, joka mahdollisti tämän tutkielman tekemisen. Lisäksi haluan kiittää Cwyn Solvia hyvistä ideoista ja näkökulmista videoanalyysiin liittyen. Lopuksi haluan vielä kiittää kaikkia niitä ihmisiä, jotka ovat kannustaneet ja tukeneet minua gradun tekemisen aikana.

## Lähdeluettelo

Abts, B.J., Dunlap, A.S. (2022). Memory and the value of social information in foraging bumble bees. *Learning and Behavior* 50(3): 317-328

Alem, S., Perry, C. J., Zhu, X., Loukola, O. J., Ingraham, T., Søvik, E., & Chittka, L. (2016). Associative mechanisms allow for social learning and cultural transmission of string pulling in an insect. *PLoS biology*, 14(10): e1002564.

Avarguès-Weber, A., Lachlan, R., Chittka, L. (2018). Bumblebee social learning can lead to suboptimal foraging choices. *Animal Behaviour* 135: 209-214

Baracchi, D., Vasas, V., Jamshed Iqbal, S., Alem, S. (2018). Foraging bumblebees use social cues more when the task is difficult. *Behavioral Ecology* 29(1): 186-192

Barron, A. B., & Plath, J. A. (2017). The evolution of honey bee dance communication: A mechanistic perspective. *In Journal of Experimental Biology* 220(23): 4339–4346

Baude, M., Dajoz, I., Danchin, E. (2008). Inadvertent social information in foraging bumblebees: effects of flower distribution and implications for pollination. *Animal Behaviour* 76(6): 1863-1873

Chittka, L. (2017). Bee cognition. *Current Biology* 27(19): R1049–R1053

Chittka, L. & Niven, J. (2009). Are bigger brains better? *Current Biology* 19(21): R995–R1008

Clutton-Brock, T. (2002). Breeding together: Kin selection and mutualism in cooperative vertebrates. *Science* 296(5565): 69-72

Crawford, M. P. (1937). The cooperative solving of problems by young chimpanzees. *Johns Hopkins Press*.

Dornhaus, A., Brockmann, A., Chittka, L. (2003). Bumble bees alert to food with pheromone from tergal gland. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology* 189(1): 47-51

Dornhaus, A., & Chittka, L. (1999). Evolutionary origins of bee dances. *Nature* 401(6748): 38

Dornhaus, A., & Chittka, L. (2001). Food alert in bumblebees (*Bombus terrestris*): possible mechanisms and evolutionary implications. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50(6): 570–576

Dornhaus A., & Chittka, L. (2004). Information flow and regulation of foraging activity in bumble bees (*Bombus* spp.). *Apidologie*, 35(2): 183-192

- Drea, C. M., & Carter, A. N. (2009). Cooperative problem solving in a social carnivore. *Animal Behaviour*, 78(4): 967–977
- Dugatkin, L. A. (1997). Cooperation among animals: an evolutionary perspective. *Oxford University Press*.
- Franks, N.R., Richardson, T. (2006). Teaching in tandem-running ants. *Nature*, 439(7073): 153
- Goulson, D. (2010). Bumblebees : Behaviour, Ecology, and Conservation. *OUP Oxford*.
- Heaney, M., Gray, R. D., & Taylor, A. H. (2017). Keas Perform Similarly to Chimpanzees and Elephants when Solving Collaborative Tasks. *PLOS ONE*, 12(2): e0169799.
- Hirata, S., & Fuwa, K. (2007). Chimpanzees (Pan troglodytes) learn to act with other individuals in a cooperative task. *Primates*, 48(1): 13–21
- Jaakkola, K., Guarino, E., Donegan, K., & King, S. L. (2018). Bottlenose dolphins can understand their partner's role in a cooperative task. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1887): 20180948
- Leadbeater, E., Chittka, L. (2007). Social Learning in Insects - From Miniature Brains to Consensus Building. *Current Biology* 17(16): R703-R713
- Leadbeater, E., Chittka, L. (2009). Bumble-bees learn the value of social cues through experience. *Biology Letters* 5(3): 310-312
- Leadbeater, E., Chittka, L. (2011). Do inexperienced bumblebee foragers use scent marks as social information? *Animal Cognition* 14(6): 915–919
- Leadbeater, E., Florent, C. (2014). Foraging bumblebees do not rate social information above personal experience. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 68(7): 1145-1150
- Loukola, O. J., Solvi, C., Coscos, L., & Chittka, L. (2017). Bumblebees show cognitive flexibility by improving on an observed complex behavior. *Science*, 355(6327): 833-836.
- Marshall-Pescini, S., Basin, C., & Range, F. (2018). A task-experienced partner does not help dogs be as successful as wolves in a cooperative string-pulling task. *Scientific Reports*, 8(1): 16049.
- Melis, A. P., Hare, B., & Tomasello, M. (2006). Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science*, 311(5765): 1297–1300.

- Mirwan, H.B., Kevan, P.G. (2013). Social learning in bumblebees (*Bombus impatiens*): Worker bumblebees learn to manipulate and forage at artificial flowers by observation and communication within the colony. *Psyche (London)* 768108
- Nowak, M. A., Tarnita, C. E., & Wilson, E. O. (2010). The evolution of eusociality. *Nature* 466(7310): 1057-1062
- Parkkinen, S. I. k., Paukkunen, J., & Teräs, I. (2018). Suomen kimalaiset. *Docendo*.
- Plotnik, J. M., Lair, R., Suphachoksakun, W., & De Waal, F. B. M. (2011). Elephants know when they need a helping trunk in a cooperative task. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108(12): 5116–5121.
- Range, F., Kassis, A., Taborsky, M., Boada, M., Marshall-Pescini, S. (2019). Wolves and dogs recruit human partners in the cooperative string-pulling task. *Scientific Reports* 9(1): 17591
- Riley, J.R., Greggers, U., Smith, A.D., Reynolds, D.R., Menzel, R. (2005). The flight paths of honeybees recruited by the waggle dance. *Nature*, 435(7039): 205-207
- Sachs, J. L., Mueller, U. G., Wilcox, T. P., & Bull, J. J. (2004). The evolution of cooperation. *In Quarterly Review of Biology* 79(2): 135-160
- Saleh, N., Scott, A.G., Bryning, G.P., Chittka, L., (2007). Distinguishing signals and cues: bumblebees use general footprints to generate adaptive behaviour at flowers and nest. *Arthropod-Plant Interactions* 1(2):119-127
- Schmelz, M., Duguid, S., Bohn, M., & Völter, C. J. (2017). Cooperative problem solving in giant otters (*Pteronura brasiliensis*) and Asian small-clawed otters (*Aonyx cinerea*). *Animal Cognition*, 20(6): 1107–1114.
- Seed, A. M., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2008). Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1641): 1421–1429.
- Seeley, T. D. (1995). The wisdom of the hive: The social physiology of honey bee colonies. *Harvard University Press*.
- Sherry, D.F., Strang, C.G. (2015). Contrasting styles in cognition and behaviour in bumblebees and honeybees. *Behavioural Processes* 117: 59-69
- Smolla, M., Alem, S., Chittka, L., Shultz, S. (2016). Copy-when-uncertain: Bumblebees rely on social information when rewards are highly variable. *Biology Letters* 12(6): 20160188

Suchak, M., Eppley, T. M., Campbell, M. W., & de Waal, F. B. M. (2014). Ape duos and trios: spontaneous cooperation with free partner choice in chimpanzees. *PeerJ* 2014(1): e417

Suchak, M., Watzek, J., Quarles, L. F., & de Waal, F. B. M. (2018). Novice chimpanzees cooperate successfully in the presence of experts, but may have limited understanding of the task. *Animal Cognition*, 21(1): 87–98.

Tassin de Montaigne, C., Durdevic, K., Brucks, D., Krasheninnikova, A., von Bayern, A. (2020). Blue-throated macaws (*Ara glaucogularis*) succeed in a cooperative task without coordinating their actions. *Ethology* 126(2): 267-277

Torres Ortiz, S., Corregidor Castro, A., Balsby, T.J.S., Larsen, O.N. (2020). Problem-solving in a cooperative task in peach-fronted conures (*Eupsittula aurea*). *Animal Cognition* 23(2): 265-275

Wilson, E. O. (1959). Communication by Tandem Running in the Ant Genus *Cardiocondyla*. *Psyche (New York)* 66(3): 29-34

Worden, B.D., Papaj, D.R. (2005). Flower choice copying in bumblebees. *Biology Letters* 1(4): 504-507