

Doktori (Ph. D.) értekezés tézisei

***A Formica fusca és Camponotus vagus* hangyafajok koegzisztenciájának formái és feltételei erdőssztyepp élőhelyeken**

Kanizsai Orsolya

Témavezető: Prof. Dr. Gallé László

Környezettudományi Doktori Iskola

Természetvédelmi Ökológia Program

Szegedi Tudományegyetem

Ökológiai Tanszék

Szeged

2014

Bevezetés

A különböző hangyafajok kolóniái között kialakuló kapcsolatok az ún. interspecifikus asszociációk. Ezek osztályozásának alapját a különböző fajok kolóniái közötti interakciók típusa és a kölcsönhatások erőssége képezi. A legegyszerűbb asszociációforma az interakciók nélküli, de a véletlenszerűtől szignifikánsan eltérő pozitív asszociáltság, térbeli szomszédság, míg a másik végletet jelentik a különböző szociálp parazita kapcsolattípusokra jellemző legintenzívebb interakciók. A populációk közötti kompetíció nem illeszthető ebbe a sorba, mert annak elemi mechanizmusai nem a kolóniák, hanem az egyedek szintjén működnek. Az interspecifikus asszociációkkal foglalkozó tanulmányok döntő többsége a kevert fészkek közé sorolható és egyértelműen szociálp parazita jellegű kapcsolattípusokkal foglalkozik. Az alacsonyabb szintű interakciókkal és biológiai kölcsönhatásokkal jellemezhető asszociációk lényegesen kevesebb kutatás tárgyát képezték, így ezekről kevesebb információ áll rendelkezésünkre. Az interspecifikus asszociációk legkezdetelegesebb formája a pleziobiózis, mert ez interakciók nélküli gyakori térbeli fészekszomszédságot, közös fészkelőhely-használatot jelent bizonyos fajtárok kolóniái között. Lényeges kritériuma a pleziobiotikus kapcsolatnak, hogy a heterospecifikus kolóniák tagjai nem keverednek, a fészkek egyedi jellege és szerkezeti integritása megmarad. Adott fajtárok alakíthatnak ki egymással pleziobiotikus asszociációt, ezek az úgynevezett pleziobionta fajok. Minél inkább különbözik egymástól két faj, annál nagyobb valószínűséggel jöhet létre közöttük ilyen kapcsolat. A pleziobionták testmérete, morfológiája és viselkedése eltérő, a viselkedés kapcsán elsősorban az eltérő táplálkozási stratégia emelhető ki. Mivel az ily módon egymás szomszédságában élő kolóniák ugyanazt a mikrohabitatot használják (fészkelőhely és táplálkozási terület), a kapcsolat perzisztens fennmaradását nagymértékben befolyásolhatja és elősegítheti a fajok morfológiai, különösen viselkedésbeli különbözősége, hiszen a kevesebb átfedő jelleg gyengébb kompetitív helyzetet eredményezhet.

2013-ig 48 különböző pleziobiotikus fajtárt figyeltek meg a Holarktikus régió eltérő típusú élőhelyein (Kanizsai et al. 2013). Újabb eredmények szerint a pleziobiotikus fajtárok száma 55-re, az ismert pleziobionta fajok száma pedig 52-re bővült (Gallé et al. 2014). A pleziobionták közül 31 faj a Formicinae alcsalád tagja, 17 faj a Myrmicinae alcsalád tagja, csupán 3 faj tartozik a Ponerinae alcsaládba és az újabb esetleírások alapján egyetlen faj tartozik a Dolichoderinae alcsaládba. A négy leggyakoribb génusz, melyek tagjai pleziobiotikus kapcsolatot alakítottak ki, a *Formica*, a *Camponotus*, a *Lasius* és a *Myrmica* génusz. Az ismert pleziobiotikus partnerfajaik száma alapján a két leggyakoribb pleziobionta

faj a *Formica fusca* és a *Lasius flavus* (Kanizsai et al. 2013). A 2013-ig leírt pleziobiotikus kapcsolatok száma körülbelül 69-re tehető, melyből szintén a két leggyakoribb pleziobionta részesedése a legjelentősebb. Az újabb eseteleírások további 159 feljegyzett pleziobiotikus kapcsolatot jelentenek, melynek 80,5 %-a a *Lasius psammophilus* és *Plagiolepis taurica* fajok között volt megfigyelhető (Gallé et al. 2014).

Célkitűzések

Az értekezésem tárgyát képező vizsgálataim során négy fő célkitűzést kívántam megvalósítani:

1. *A Formica fusca és Camponotus vagus fészkeinek térbeli mintázata és háttértényezői különböző erdőtípusokban. Ennek kapcsán a következő kérdésekre kerestem választ:*

1.1. Milyen gyakorisággal fordul elő a *Formica fusca* és *Camponotus vagus* fajok pleziobiotikus fészekkapcsolata?

1.2. Mely háttértényezőknek felelősek a pleziobiotikus fészekkapcsolat kialakulásáért?

1.3. Van-e különbség a pleziobiotikus fészkek számában az eltérő faállományú erdőfoltok között?

1.4. Milyen a két faj fészkelőhely preferenciája?

1.5. Van-e szerepe a két faj fészkei közötti távolságnak a kolóniáik közti agresszivitás szempontjából?

1.6. Milyen arányú a két faj dolgozóinak együttes táplálékforrás-igénybevétele? Miként alakul ez a pleziobiotikus fészkek körül?

2. *A célkitűzések második csoportja a vizsgált fajok populációinak közösségi szintű beágyazottságára vonatkozik:*

2.1. Milyen a hangyaközösség összetétele a két faj természetes élőhelyén?

2.2. A két faj populációi milyen relatív egyedszámmal vesznek részt a közösségben?

2.3. Van-e eltérés a fenyves és nyaras erdőfoltok, valamint a szegélyterületek között a hangyaközösségek diverzitásában, és mi ebben a vegetáció struktúrájának szerepe? A különböző élőhely típusokra mely indikátorfajok a jellemzőek?

3. *A C. vagus és F. fusca populációk koegzisztenciájának a háttérmechanizmusainak feltárásához finom léptékű laboratóriumi kísérletek adtak lehetőséget. A megválaszolendő kérdések a következők voltak:*
- 3.1. Mik a két faj táplálkozási stratégiáinak fő jellemzői, hasonlóságai és különbségei?
 - 3.2. Kimutatható-e eltérő térhasználat a két faj kolóniáinak kisléptékű táplálkozási viselkedésében?
 - 3.3. Kompetitív helyzet mennyiben befolyásolja a két faj dolgozóinak viselkedését?
4. *A táplálkozási térhasználat populáción belüli mechanizmusai közül a C. vagus dolgozók közötti trofallaxisokat vizsgáltam. A táplálékgyűjtő dolgozók közötti trofallaktikus interakciók tanulmányozásával elsődlegesen a kolónián belüli információáramlás és kooperáció szerepére igyekeztem következtetni, melynek jelentős hatása lehet a fajra jellemző táplálkozási stratégia szempontjából, valamint közvetetten a F. fusca-val létrejött pleziobiotikus asszociáció szempontjából is. Ennek kapcsán a következő kérdésekre kerestem választ:*
- 4.1. Milyen gyakoriságú a táplálékgyűjtő dolgozók között a trofallaxis?
 - 4.2. Milyen időbeli dinamika jellemzi a dolgozók közötti trofallaktikus interakciókat?
 - 4.3. Milyen az egyes interakciók időtartama és annak gyakorisági eloszlása?
 - 4.4. Hány partner vesz részt az interakciókban?
 - 4.5. Milyen a résztvevő partnerek méreteloszlása?
 - 4.6. Befolyásolja-e az interakciók gyakoriságát, időtartamát, a partnerek méreteloszlását a kolóniák tápláltsági állapota?
 - 4.7. Milyen szerepe van a trofallaxisnak a táplálkozás optimalizálásában?

Anyagok és módszerek

A tanulmányozott fajok

***Formica fusca* Linnaeus, 1758**

A Palearktikus Régió erdővel borított területein elterjedt faj, mely megtalálható Európa nagy részén, a Kaukázus és Közép-Ázsia erdős illetve hegyvidéki területein. Fészkeit megtalálhatjuk korhadó fákban, talajban és kövek alatt egyaránt. Fakultatív polygyn faj, olykor több királynő is található egy kolónián belül. Viszonylag kis létszámú kolóniái általában néhány száz dolgozót tartalmaznak. A hangyafajok kompetitív hierarchia szerinti

osztályozása alapján a szubmisszív fajok közé tartozik, kizárólag a fészket védi, a táplálékforrásról gyakran kiszorítják az agresszívabb fajok dolgozói.

***Camponotus vagus* (Scopoli, 1763)**

A Nyugati Palearktikus Régióban elterjedt faj, mely megtalálható Skandinávia deli részétől Északnyugat-Afrikáig, és Portugáliától egészen az Altáj-hegységig. Fészkeit elsősorban korhadt vagy kidőlt fák törzsében, fatönkékben találhatjuk meg. Monogyn kolóniái általában néhány ezer dolgozót tartalmaznak. A hangyafajok hagyományos három lépcsős kompetitív hierarchia szerinti osztályozása alapján az intermedier fajok közé sorolható, nem csupán a fészket, hanem a felfedezett táplálékforrást is agresszívan védelmezi.

A vizsgálati területek

Két mintavételi területen végeztem a terepi felméréseket. Az egyik erdőfolt Magyarország déli régiójában található, Sándorfalva határában (46 22' N; 20 5' E). Döntően tölgyfák, elszórta fenyő és nyár fajokkal képezték az erdőfolt faállományának összetételét. A területre jellemző volt a talajfelszíni vastag avarréteg és a kevesebb talajfelszíni faanyag, mely a vizsgált fajok számára alkalmas fészkelőhelyet jelenthetne. A *C. vagus* fészkek denzitása láthatóan igen alacsony volt az erdőfolt területén, nagy valószínűséggel a számára alkalmas fészkelőhelyek hiánya miatt. A másik vizsgálati terület a Kiskunságban található, Bugacpusztaháza mellett (46 41' N; 19 36' E). A területen már a *C. vagus* fészkei is jelen voltak, így lehetőség volt a két faj fészkeinek együttes vizsgálatára. A vizsgált erdőfoltok kora némileg eltért, a fenyves foltok közül 51 éves volt a legidősebb, két 40 éves erdőfolt és egy 36 éves erdőfolt alkotta a mintavételi területeket, míg a nyarasok közül egy 24 éves, egy 30 éves, egy 32 éves és egy 36 éves erdőfoltban végeztem a fészektérképezést.

Vizsgálati módszerek

Fészkek feltérképezése, fészkepreferencia, csalétkes vizsgálatok, agresszivitás tesztek

A pleziobiotikus asszociációk kialakulását befolyásoló háttértényezők felderítése céljából a két tanulmányozott pleziobionta faj természetes élőhelyén random módon kiválasztott 100 m²-es kvadrátokban feltérképeztem a két faj kolóniái által elfoglalt fészkeket. A fészkek feltérképezése alapján információt gyűjtöttem a pleziobiotikus asszociációk gyakoriságáról, a két faj fészkeinek denzitásáról, valamint a fészkeik egymáshoz viszonyított pozíciójáról. A terepen csalétkes vizsgálatokat is végeztem, hogy megállapítsam a két faj dolgozói együttes

készlethasznosításának mértékét és összevessem a pleziobiotikus fészek, valamint a nem pleziobiotikus fészek körül tapasztalt találkozási gyakoriságot. Agresszivitás tesztek segítségével mértem fel az egymáshoz közeli, és egymástól távoli heterospecifikus, valamint fajazonos *C. vagus* és *F. fusca* kolóniák közti agresszív interakciók jelenlétét és erősségét.

Közösségi mintavételek talajcsapdákkal

Talajcsapdás mintavételek a két faj természetes élőhelyén jellemző hangyaközösség összetételének megállapítására irányultak. A *F. fusca* és *C. vagus* relatív közösségbeli aránya mellett potenciális háttérváltozókként a vegetáció struktúrájának közösségre gyakorolt hatását becsültem, mind a fenyves és nyaras erdőfoltokban, mind pedig a köztük húzódó átmeneti szegélyeken.

Táplálkozási stratégia vizsgálata laboratóriumi kísérletek során

A két tanulmányozott faj táplálkozási stratégiájának részletes vizsgálata céljából laboratóriumban tartott kolóniákkal végeztem kísérleteket. A táplálék jellege (egyszerű/összetett forrás, illetve fehérje/szénhidrát) mellett megvizsgáltam a táplálékforrás fészektől mért távolságának hatását is a kolóniák táplálkozási viselkedésére. A kísérletek során a kolóniák tápláltsági állapotának (éheztetett és jól táplált kolóniák) hatását is vizsgáltam, valamint a táplálékforrásért folyó kompetitív helyzetet és a kompetitív hierarchiában elfoglalt pozíció szerepét is teszteltem.

Trofallaxis vizsgálata a *C. vagus* polimorf dolgozói között

A laborkísérletek során megfigyeltem, hogy a *C. vagus* táplálékgyűjtő dolgozói között nagyon gyakori a trofallaxis a kísérleti aréna területén, így a kísérletek során felmértem a trofallaktikus interakciók gyakoriságát, dinamikáját és szerepét a *C. vagus* kolóniák táplálkozásának optimalizációjában. Vizsgáltam a különböző méretkategóriájú dolgozók részvételének gyakoriságát a trofallaxisban és a partnerek méreteloszlását. Mértem, hogy milyen időtartamúak az egyes interakciók és mely tényezők befolyásolják a trofallaxisok hosszát és gyakoriságát.

Statisztikai módszerek

Ha az alapsokaságra nem normál eloszlást kaptam, az elemzéseket nem-paraméteres próbák segítségével végeztem el. Ugyanazon alapsokaságból származó két minta összehasonlítására a Mann-Whitney U-tesztet alkalmaztam, míg ugyanazon alapsokaságból származó kettőnél

több összehasonlítandó adatsorra a Kruskal-Wallis tesztet alkalmaztam a nem-paraméteres próbák közül a szignifikancia tesztelésére. Két változó kapcsolatának erősségének mérését a korrelációs módszerek közül a nem-paraméteres Spearman féle rang-korrelációval végeztem. A távolságfüggés vizsgálatára lineáris regressziós elemzés segítségével igyekeztem a két változó között fennálló kapcsolatot modellezni. A különböző időtartamú trofallaxisok gyakoriságának eloszlását, valamint a trofallaktikus interakciók óránkénti dinamikáját nem lineáris regressziós elemzés segítségével igyekeztem felderíteni. A diszpergáltságokra kapott R értékek véletlenszerű diszpergáltságtól való eltéréseinek szignifikanciáját t próbával teszteltem. Páros t próba segítségével teszteltem két olyan összetartozó normál eloszlású minta átlaga közötti eltérést, ahol a mintákban szereplő adatok valamilyen szempont szerint párba állíthatók. A felmért kvadrátokban a *F. fusca* és *C. vagus* fészkek elhelyezkedését Kernel Denzitás térképeken ábrázoltam. A közösségi analízis során kevert lineáris modellel teszteltem, hogy van-e eltérés a különböző élőhelyek (fenyves és nyaras erdőfoltok és szegély területek) között az egyes háttérváltozók adatai alapján. Szintén ezt a modellt alkalmaztam a trofallaxis kapcsán végzett elemzéseknél. Az indikátor fajok meghatározásához Dufrene-Legendre indikátor faj analízisét alkalmaztam (indicator value, Indval, Dufrene and Legendre 1997).

Eredmények

1. *A F. fusca és C. vagus fészkeinek térbeli mintázata és háttértényezői különböző erdőtüpusokban*

1.1. A két fajra jellemző fészekdenzitás és a fészkek términtázata

A 2011. évi fészektérképezések során a *C. vagus* fészkek nélküli kvadrátokban a *F. fusca* átlagos fészekdenzitása 15 fészkek/100 m², míg a bugaci kvadrátokban, ahol mindkét faj kolóniái jelen voltak, átlagosan 7 *F. fusca* fészket és 7 *C. vagus* fészket találtam 100 m²-en. A két faj azonos fészekdenzitása esetén a *F. fusca* szignifikánsan közelebb fészkel a *C. vagus* kolóniákhoz, mint saját fajtársai fészkéhez. A 2012. évi fészektérképezések alapján a *F. fusca* fészkeinek átlagos denzitása 8 fészkek/100 m², míg a *C. vagus* esetén ez az érték 1,75/100 m². A *F. fusca* fészkek denzitása a fenyves és nyaras erdőfoltokban is szignifikánsan magasabbnak bizonyult, mint a *C. vagus* fészkek denzitása. A fenyves kvadrátokban, valamint az idősebb erdőfoltokban mindkét faj fészekdenzitása magasabb volt. A két faj fészkeinek együttes diszpergáltsága véletlenszerűnek tekinthető, ami magyarázható az alkalmas fészkelőhelyek random elhelyezkedésével.

A *F. fusca* és *C. vagus* fészkek kvadrátokon belül mérhető távolságainak gyakorisági eloszlása alapján az esetek 15,28 %-ában jellemző a két faj fészkeinek egymástól 2 méteren belüli elhelyezkedése.

1.2. A *F. fusca* és *C. vagus* fajok pleziobiotikus fészkekapcsolatának gyakorisága

A *C. vagus* fészkek kvadrátokon belüli száma pozitívan befolyásolta a kvázi pleziobiotikus fészkek számát. A tényleges pleziobiotikus fészkek számában nem volt különbség a két élőhelytípus között. Összesen tíz alkalommal foglalt el közös fészket a *C. vagus* és *F. fusca* kolónia a felmért 1000 m²-es területen (Kanizsai et al. 2013), valamint további két esetben megtermékenyített *C. vagus* királynő is előkerült a *F. fusca* kolónia által elfoglalt fészkekanyagból.

1.3. A pleziobiotikus fészkekapcsolat kialakulásáért felelős háttértényezők

Két háttértényező szerepe emelhető ki a pleziobiotikus asszociációk kialakulása szempontjából, az alkalmas fészkelőhelyek hiánya és az elérhető táplálékforrások mennyisége. Ez utóbbi szignifikáns hatással van a kolóniák reprodukciójára és abundanciájára. Nagy kolóniadenzitás esetén a táplálékforrások szomszéd kolóniák általi kiaknázása sokkal intenzívebb, mely nagyobb mortalitást eredményezhet, elsősorban a fiatal kolóniák körében. A táplálékspektrum átfedő jellege jelentősen növeli a populáción belüli kompetíció erősségét, mely az által is csökkenthető, ha a kolóniák a heterospecifikus kolóniákhoz fészkelnek közelebb a fajazonos kolóniákkal szemben. Ilyen elven a pleziobiotikus asszociációk kialakulása szempontjából a populáción belüli kompetíció szerepe is kiemelhető, míg a populációk közötti kompetíció erőssége a pleziobiotikus kapcsolatok perzisztenciáját befolyásolhatja (Kanizsai et al. 2013).

1.4. A pleziobiotikus fészkek száma az eltérő faállományú erdőfoltokban

Mindkét pleziobionta fészkekdenzitása magasabb volt a fenyves kvadrátokban, és a kvázi pleziobiotikus fészkek száma is a fenyves erdőfoltok területén bizonyult nagyobbak, viszont a különbség a két erdőtípus között nem volt szignifikáns. A *F. fusca* fészkek száma és a kvázi pleziobiotikus fészkekapcsolatok száma közötti korreláció nem bizonyult szignifikánsnak, ellenben a *C. vagus* fészkek száma szignifikánsan befolyásolta a kvázi pleziobiotikus fészkek számát. A tényleges pleziobiotikus kapcsolatok számában sem volt szignifikáns különbség az eltérő faállományú erdőfoltok között.

1.5. A két faj fészkelőhely preferenciája

A két tanulmányozott faj fészkelési szokása elsősorban abban különbözik, hogy a *C. vagus* a várakozásnak megfelelően kizárólag élő és holt fában fészkel, míg a *F. fusca* nem kizárólag fához kötődik, fészkei az avarban és talajban is megtalálhatóak. A *F. fusca* opportunista a fészkelőhely szempontjából, feltehetően részben ennek köszönhetően nagyobb fészkekdenzitást érhet el, mint a *C. vagus*. A két faj fészkekpreferenciája szignifikánsan különbözött az elfoglalt faanyag szélessége és korhadtsági szintje alapján.

1.6. A két faj fészkei közötti távolság és a kolóniák közti agresszivitás

A *F. fusca* és a *C. vagus* dolgozók közötti agresszivitás jelenlétét nem befolyásolta a fészkeik közötti távolság, a két faj dolgozói között elvégzett 40 tesztből csupán 12 alkalommal figyeltem meg agresszív megnyilvánulást, melynek kiváltó okát más háttértényezők eredményezhetik, nem a távolság (pl: kolónianagyság). Eltérő fészkekből származó *F. fusca*–*F. fusca* dolgozók között egyetlen alkalommal sem tapasztaltam agresszív interakciót, sem az egymáshoz közeli, sem az egymástól távol elhelyezkedő fészkek egyedei között. Ezzel szemben az eltérő fészkekből származó *C. vagus* dolgozók közötti agresszivitás jelenlétét szignifikánsan befolyásolta a fészkek közötti távolság, az egymástól távol fészkelő kolóniák dolgozói között volt csak jellemző az agresszív megnyilvánulás.

1.7. A két faj dolgozóinak együttes előfordulási aránya csalétkeken, valamint az együttes táplálékforrás-hasznosítás aránya a pleziobiotikus fészkek körül

A két célfaj dolgozóinak együttes jelenléte a csalíkon nagyobb volt a tényleges pleziobiotikus fészkek körül, valamint közösségi szinten is a két faj együttes előfordulása itt volt a legmagasabb. A kvázi-pleziobiotikus fészkek körül elhelyezett csalétkeken jóval alacsonyabb volt a *C. vagus* és *F. fusca* dolgozók együttes előfordulása, mint a tényleges pleziobiotikus kapcsolatban álló *F. fusca* fészkek körül.

2. A vizsgált fajok populációinak közösségi szintű beágyazottsága

2.1. A hangyaközösség összetétele a két faj természetes élőhelyén

A talajcsapdás mintavételek révén összesen 18 különböző hangyafaj egyedeinek jelenlétét sikerült kimutatni (Gallé et al. 2014b). A mintavételek alapján a *F. fusca* a legnagyobb egyedszámú mindhárom típusú élőhelyen. A fenyves erdőfoltokban a *F. fusca* mellett a *Lasius platythorax* dolgozói kerültek nagy arányban a csapdába, a nyaras erdőfoltokban a

Myrmica sabuleti és *Lasius niger* emelhető ki, míg a szegélyterületeken a *F. fusca* mellett nagyobb relatív arány jellemzi a *Myrmica sabuleti* és *Tapinoma subboreale* fajokat.

2.2. A két célfaj populációira jellemző relatív közösségbeli egyedszám

A *F. fusca* egyedeinek száma a teljes gyűjtött anyag több mint 53%-át (2569 db egyed) tette ki, mindhárom élőhelyen ez a faj bizonyult legnagyobb egyedszámúnak. Ezzel szemben a *C. vagus* relatív közösségbeli egyedszám aránya alig haladta meg a gyűjtött anyag 2%-át (99 db egyed) és mindhárom élőhelyen hasonló arány volt jellemző erre a fajra. Az általunk felmért élőhelyek közül a szegélyterületeken működő talajcsapdákból került elő kis egyedszámban a *Formica rufa*, így az agresszív territoriális fajok kisebb relatív közösségbeli abundanciájának köszönhetően a szubmisszív fajok is nagyobb abundanciát értek el.

2.3. A fenyves és nyaras erdőfoltok, valamint a szegélyterületek hangyaközösségeinek diverzitása és a vegetáció struktúrájának szerepe

A fajok számában a nyárerdők nem tértek el szignifikánsan a fenyves erdőfoltoktól, ellenben a szegélyterületeknek már jelentősen eltérő közösségük van (Gallé et al. 2014b). A szegélyterületeken működő talajcsapdák anyagából került elő a legtöbb hangyafaj. A vegetáció szerkezete alapján a nyaras és fenyves erdőfoltok szignifikánsan különböznek a köztük kialakuló szegélyektől. Tehát a szegélyterületek vegetációs struktúrája és közössége is eltért a különböző faállományú erdőfoltoktól.

3. A két faj populációi koegzisztenciájának háttérmechanizmusai

3.1. A két faj táplálkozási stratégiáinak fő jellemzői, hasonlóságai és különbségei

A táplálékforrás felfedezésének idejét sem a táplálékforrás minősége, sem a kolóniák tápláltsági állapota nem befolyásolta egyik faj esetén sem.

A táplálék komplexitása nem befolyásolta a *F. fusca* dolgozók csalétek-látogatásának arányát, míg a *C. vagus* esetén az egyik tesztorozat (2011) szerint az összetett forrásokat nagyobb arányban látogatták dolgozói, másik alkalommal az eredmények szerint a *C. vagus* táplálkozását sem befolyásolta a táplálék komplexitása.

A *F. fusca* dolgozók esetén nem volt különbség az egyszerű és összetett táplálékon töltött időtartamban egyik vizsgálat alkalmával sem. A *C. vagus* dolgozók azonban az egyik tesztorozat (2011) alkalmával szignifikánsan hosszabb időt töltöttek az összetett táplálékforrásokon, míg a másik alkalommal (2012) az egyszerű táplálékforrásokon töltöttek hosszabb időt a dolgozói. A két faj dolgozói által táplálékon átlagosan eltöltött időt

összevetve látható, hogy általánosságban a *C. vagus* egyedek szignifikánsan rövidebb időt töltöttek a táplálékforrásokon, mint a *F. fusca* dolgozók.

Az éheztetett és jól táplált *F. fusca* kolóniák között nem volt különbség a csalik látogatottságában, míg *C. vagus* esetén az éheztetett kolóniák dolgozói szignifikánsan nagyobb arányban látogatták a csalikat. Az éheztetett *C. vagus* és *F. fusca* kolóniákat összehasonlítva látható, hogy a csalétek látogatottságában nem volt köztük szignifikáns különbség, viszont szignifikánsnak bizonyult a különbség a jól táplált *C. vagus* és *F. fusca* kolóniák között: a jól táplált *F. fusca* dolgozók látogatták nagyobb arányban a csaléteket.

3.2. A két faj kolóniáinak táplálkozási viselkedése kis léptékben

Camponotus vagus esetén nem tapasztalható szignifikáns összefüggés a csalik távolsága és a csalik látogatottsága között, vagyis ilyen léptékben a távolság nem befolyásolja a táplálkozási viselkedést. Az éheztetett *C. vagus* kolóniák ugyanolyan arányban látogatták a közelebbi és távolabbi csalikat, azonban a jól táplált kolóniák dolgozói a távoli csalikat már kisebb arányban látogatták, mint az éheztetett dolgozók (Kanizsai et al. 2011; Kanizsai 2012).

Formica fusca esetén szignifikáns negatív összefüggés figyelhető meg a csalik távolsága és látogatottsági aránya között. A kolóniák tápláltsági állapota szignifikánsan befolyásolta a táplálkozási viselkedést, hiszen a csalétek távolságának növekedésével csökkent azok látogatottsága mind az éheztetett, mind a jól táplált kolóniák esetén (Kanizsai et al. 2011; Kanizsai 2012).

3.3. A két faj dolgozóinak viselkedése kompetitív helyzetben

A *F. fusca* egyedek száma szignifikáns csökkenést mutatott a kihelyezett csaléteken a *C. vagus* dolgozók megjelenését követően, míg a *C. vagus* dolgozók száma szignifikánsan nőtt az aréna területén. A *C. vagus* egyértelműen kizárta a *F. fusca*-t a forrás hasznosításából. A megfigyelés során a 132 esetből csupán 13 alkalommal volt jelen egy csaléteken egyszerre *C. vagus* és *F. fusca* dolgozó is.

4. A *C. vagus* dolgozók közötti trofallaxisok

4.1. A táplálékgyűjtő dolgozók közötti trofallaxis gyakorisága

C. vagus esetén a csalétek óránkénti átlagos látogatottsága (csalétekre érkezések száma) és a trofallaxisok óránkénti átlagos száma ugyanazon kísérletek során hasonló értéket vesz fel, nem tapasztaltam szignifikáns különbséget sem az éheztetett, sem a jól táplált kolóniák esetén. Éheztetett kolóniáknál óránként átlagosan 158 trofallaxis történt a dolgozók között,

míg a jól táplált kolóniák dolgozói között átlagosan 68 trofallaktikus interakció volt az aréna területén.

4.2. A dolgozók közötti trofallaxisok óránkénti dinamikája

A trofallaxisok időbeli dinamikája hasonlóan alakult az éheztetett és jól táplált kolóniáknál, mindkét tápláltsági állapot esetén a dinamikát szignifikáns illeszkedésű polinom görbe írja le, felfutó ág, maximum és leszálló ág jellemzi a görbét. Ugyanakkor, az éheztetett kolóniáknál szignifikánsan több trofallaxis jellemző a dolgozók között az egyes öt perces intervallumok során, mint a jól táplált kolóniák dolgozói között (Kanizsai et al. 2014).

4.3. Az egyes interakciók időtartama és annak gyakorisági eloszlása

A trofallaxisok időtartama 1-181 mp között változott, az interakció átlagos időtartama 16,68 mp volt. A különböző időtartamú trofallaxisok gyakoriság-eloszlása az egy órán keresztül tartó kísérletek során exponenciális trendet mutat, mind az éheztetett, mind a jól táplált kolóniák esetén a rövid időtartamú interakciók gyakorisága volt magasabb. Jól táplált kolóniák esetén a rövid „informális” (1-10 mp) trofallaxis gyakorisága szignifikánsan magasabbnak bizonyult, mint éheztetett kolóniák esetén, míg a hosszú „regurgitációs” (10-180 mp) trofallaxis gyakorisága az éheztetett állapotban volt szignifikánsan magasabb. A két trofallaxis típus gyakorisága nem tért el szignifikánsan egymástól az éheztetett kolóniáknál, viszont a jól táplált kolóniáknál az informális trofallaxis gyakorisága szignifikánsan magasabb volt, mint a regurgitációs trofallaxis gyakorisága. A két trofallaxis típus egymáshoz viszonyított gyakorisági aránya szolgáltathat információt a táplálékgyűjtő dolgozók számára a kolónia aktuális tápláltsági állapotáról, elősegítve a változó körülményekhez való gyors alkalmazkodást (Kanizsai et al. 2014).

A trofallaxisok időtartamát a kolónia tápláltsági állapota mellett szignifikánsan befolyásolta az interakciókban résztvevő partnerek száma, valamint a partnerek méreteloszlása is.

4.4. A résztvevő partnerek száma

Éheztetett kolóniák esetén 2-5 dolgozó vett részt az interakciókban, az elemzésre került 745 eset 88,05 %-ában két partner között zajlott a trofallaxis. Jól táplált kolóniák esetén 2-3 dolgozó között történt trofallaktikus interakció, az elemzésre került 407 eset 98,5 %-ában két partner vet részt a trofallaxisban. Kettőnél több dolgozó ritkán vesz részt az interakcióban, ilyen esetekben mindig két egyed kezd regurgitációba és később csatlakoznak a további dolgozók.

4.5. A résztvevő partnerek méreteloszlása

A két partner között zajló interakciók nagy része a közepes méretű dolgozók (M-M) között ment végbe mindkét tápláltsági állapotú kolónia esetén, míg legkisebb számban a legnagyobb méretű partnerek (L-L) között történt trofallaxis az aréna területén.

A felmérések szerint a legnagyobb méretkategóriába tartozó dolgozó (L) kezdeményezte a trofallaxist az „S-L” és „M-L” partnerméret-eloszlás esetén az esetek több mint 60 %-ában, ezzel szemben az „S-M” partnerek esetén a kisebb méretű egyed (S) kezdeményezte az interakciót az esetek több mint 60 %-ában.

4.6. Az interakciók gyakorisága, időtartama, valamint a partnerek méreteloszlása a kolóniák tápláltsági állapotától függően

Az éheztetett és jól táplált kolóniák között szignifikáns különbség volt tapasztalható az öt perces intervallumok során mért trofallaktikus interakciók átlagos számát tekintve, több interakció jellemző az éheztetett kolóniáknál. A kolónia tápláltsági állapota jelentősen befolyásolta a trofallaxisok átlagos időtartamát, az éheztetett kolóniáknál szignifikánsan hosszabb ideig tartottak az interakciók a dolgozók között. A kolónia tápláltsági állapotának nem volt szignifikáns hatása a partnerek méreteloszlására.

4.7. A trofallaxisok szerepe a dolgozók közötti információáramlásban, valamint a táplálkozás optimalizálásában

A kolónia tápláltsági állapota szignifikánsan befolyásolta a trofallaxisok gyakoriságát, valamint az interakciók átlagos időtartamát. Ezzel szemben a kolónia állapotának nem volt hatása az interakciók óránkénti dinamikájára, a különböző időtartamú trofallaxisok gyakoriság-eloszlására, az interakciókban résztvevő partnerek számára, valamint a partnerek méreteloszlás-gyakoriságára. Az éheztetett állapotú kolóniák dolgozói között nagyobb arányban fordultak elő extrém hosszúságúnak mondható trofallaxisok (több, mint 60 mp), viszont a rövid időtartamú interakciók mindkét kolóniaállapot esetén gyakoribbak voltak. A kísérletek eredménye arra utal, hogy a rövid trofallaxisok inkább a kolóniatagok közötti információcserét szolgálják, míg a hosszú interakciók célja elsődlegesen a táplálékmegosztás. A két trofallaxis típus egymáshoz viszonyított aránya eltérően alakult a különböző tápláltsági állapotú kolóniáknál. Míg éheztetett dolgozók között egyenlő arányban fordult elő az “informális” és “regurgitációs” trofallaxis, jól táplált kolóniák dolgozói között az “informális” típus aránya volt magasabb. A táplálékgyűjtő dolgozók közötti trofallaxisok révén megvalósul az információáramlás a táplálék helyzetéről, minőségéről és a kolónia igényeiről, mely elősegíti a *C. vagus* kolóniák optimális táplálkozási viselkedését. A két trofallaxis típus

egymáshoz viszonyított gyakorisági aránya szolgáltathat információt a táplálékgyűjtő dolgozók számára a kolónia aktuális tápláltsági állapotáról, elősegítve a változó körülményekhez való gyors alkalmazkodást.

A disszertáció témájából született publikációk

- Kanizsai O., Kaholek B., Gallé L. (2011): Small-scale foraging by *Camponotus vagus* and *Formica fusca* (preliminary results). *Entomologica Romanica*, vol. 16, pp. 57-58.
- Kanizsai O. (2012): The possible role of the different foraging behaviour of *Formica fusca* and *Camponotus vagus* (Hymenoptera: Formicidae) in promoting their plesiobiotic associations. *Acta Scientiarum Transylvanica*, vol. 20, pp. 5-20.
- Kanizsai O., Lőrinczi G., Gallé L. (2013): Nesting Associations without Interdependence: A Preliminary Review on Plesiobiosis in Ants. *Psyche*, Article ID 238602, 9 pages, doi:10.1155/2013/238602.
- Kanizsai O., Maák I., Lőrinczi G. (2014): The effect of laboratory colony condition on the trophallactic interactions of *Camponotus vagus* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* (közlésre elfogadva).
- Gallé L., Kanizsai O., Maák I., Lőrinczi G. (2014): Close nesting association of two ant species in artificial shelters: Results from a long-term experiment. *Acta Zoologica Academia Scientiarum Hungaricae* (közlésre benyújtva).
- Gallé R., Kanizsai O., Ács V., Molnár B. (2014b): FUNCTIONING OF ECOTONES- Spiders and ants of edges between native and non-native forest plantations. *Polish Journal of Ecology* (közlésre elfogadva).
- 2011. 4. Central European Workshop of Myrmecology (CEWM): Small-scale foraging by *Camponotus vagus* and *Formica fusca* (preliminary results) (poszter)
- 2012. 4. Kárpát-medencei Műrmekológus Szimpózium (MÜSZI): A pleziobiotikus kapcsolatban lévő *Formica fusca* (Linnaeus, 1758) és *Camponotus vagus* (Scopoli, 1763) kolóniák koegzisztenciája és a pleziobiózis kialakulásának lehetséges háttértényezői (előadás)
- 2012. 5. Congress European Sessions of the I.U.S.S.I.: The coexistence of the plesiobiotically associated colonies of *Formica fusca* and *Camponotus vagus* (poszter)

- 2012. (12.06.) Tudományos szeminárium (Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék): A pleziobiózis, valamint a hangyafajok közötti asszociációk formái. A *Formica fusca* és a *Camponotus vagus* fajok közötti pleziobiózis vizsgálata.

Egyéb myrmekológiai témájú előadás és közlemény

- 2009. 8. Magyar Ökológus Kongresszus: Hangyaközösségek hosszútávú állapottranszformációja homokpusztai gyepen (előadás)
- 2010. 16. International Union for the Study of Social Insects (IUSI): Thirty years' trends in ant colony density in sandy grassland (poszter)
- 2010. 3. Kárpát-medencei Műrmekológus Szimpózium (MŰSZI): *Myrmecinosporidium durum*, egy különös hangyapatogén (előadás)
- Kanizsai O., Gallé R., Gallé L. (2009): Perception of spatial patchiness by ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae). *Tiscia*, vol. 37, pp. 3-7.
- Kanizsai O., Dürdő H., Szőnyi G., Gallé L. (2009): Hangyaközösségek hosszútávú dinamizmusa a bugaci pusztán. In: Gallé L. (szerk.): *Entomológia: kutatás, szemléletformálás, ismeretterjesztés*. Szeged, 2009, pp. 38-54.