

Szegedi Tudományegyetem  
Természettudományi és Informatikai Kar  
Környezettudományi Doktori Iskola  
Ökológiai Tanszék

**A táplálékszállító eszközhasználat jellegzetességei  
a bütyköshangyáknál (Myrmicinae)**

Doktori (PhD) értekezés

**Módra Gábor**

témavezető:

**Dr. Lőrinczi Gábor**

egyetemi adjunktus, SZTE, Ökológiai Tanszék

**Szeged**

2023

## Tartalomjegyzék

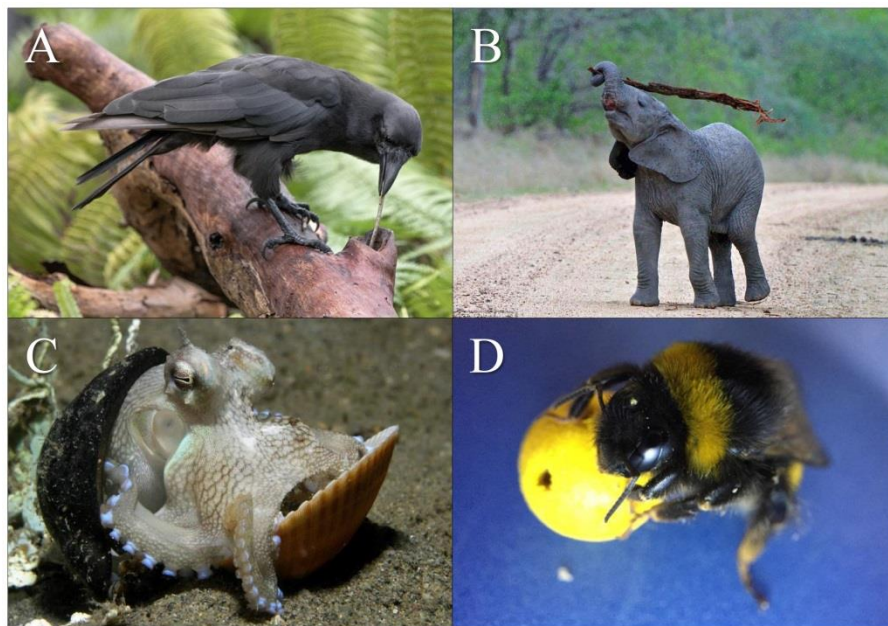
|  |    |
|--|----|
| 1. Bevezetés.....  | 4  |
| 1.1 Az eszközhasználatról általában.....   | 4  |
| 1.2 Eszközhasználat a hangyák körében .....  | 6  |
| 1.3 A hangyák táplálék szállító eszközhasználat.....   | 8  |
| 2. Célkitűzések és hipotézisek.....  | 14 |
| 3. Anyag és módszerek.....   | 18 |
| 3.1 Vizsgált fajok .....   | 18 |
| 3.2 Első vizsgálat: Valódi eszközhasználat vagy kétkomponensű viselkedés?.....   | 19 |
| 3.2.1 Kísérleti felállás.....  | 19 |
| 3.2.2 Adatelemzés .....  | 21 |
| 3.3 Második vizsgálat: Éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozásának hatása az eszközhasználó viselkedésre ..... | 23 |
| 3.3.1 Kísérleti felállás.....  | 23 |
| 3.3.2 Adatelemzés .....  | 23 |
| 3.4 Harmadik vizsgálat: Allospecifikus kompetítorok hatása az eszközhasználó viselkedésre .....                        | 24 |
| 3.4.1 Kísérleti felállás.....  | 24 |
| 3.4.2 Adatelemzés .....  | 25 |
| 3.5 Negyedik vizsgálat: Egyéni különbségek szerepe az eszközhasználó viselkedésben .....                               | 25 |
| 3.5.1 Kísérleti felállás.....  | 25 |
| 3.5.2 Adatelemzés .....  | 26 |
| 3.6 Ötödik vizsgálat: Két eszközhasználó faj összehasonlítása .....  | 26 |
| 3.6.1 Kísérleti felállás.....  | 26 |
| 3.6.2 Adatelemzés .....  | 28 |
| 4. Eredmények.....   | 29 |
| 4.1 Első vizsgálat: Valódi eszközhasználat vagy kétkomponensű viselkedés?.....   | 29 |
| 4.2 Második vizsgálat: Éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozásának hatása az eszközhasználó viselkedésre ..... | 32 |
| 4.3 Harmadik vizsgálat: Allospecifikus kompetítorok hatása az eszközhasználó viselkedésre .....                        | 34 |
| 4.4 Negyedik vizsgálat: Egyéni különbségek szerepe az eszközhasználó viselkedésben .....                               | 36 |
| 4.5 Ötödik vizsgálat: Két eszközhasználó faj összehasonlítása .....  | 38 |
| 5. Diskusszió .....  | 42 |
| 5.1 Első vizsgálat: Valódi eszközhasználat vagy kétkomponensű viselkedés?.....   | 42 |
| 5.2 Második vizsgálat: Éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozásának hatása az eszközhasználó viselkedésre ..... | 47 |
| 5.3 Harmadik vizsgálat: Allospecifikus kompetítorok hatása az eszközhasználó viselkedésre .....                        | 49 |
| 5.4 Negyedik vizsgálat: Egyéni különbségek szerepe az eszközhasználó viselkedésben .....                               | 52 |

|   |    |
|---|----|
| 5.5 Ötödik vizsgálat: Két eszközhasználó faj összehasonlítása ..... | 55 |
| 6. Összefoglaló .....   | 59 |
| 7. Summary .....  | 63 |
| 8. Irodalomjegyzék.....   | 67 |
| 9. Köszönetnyilvánítás .....  | 74 |
| 10. Függelék .....  | 75 |
| 11. A dolgozat témaköréből készült publikációk jegyzéke .....       | 81 |
| 12. Egyéb publikációk jegyzéke.....                                 | 82 |

## 1. Bevezetés

### 1.1 Az eszközhasználatról általában

Az eszközhasználat mint különleges viselkedésforma az elmúlt évszázad egyik gyakori kutatási témája volt az állatok kognitív képességeit feltáró vizsgálatoknak (St. Amant és Horton 2008). Elterjedését tekintve az eszközhasználó viselkedés az állatok országának (Animalia) négy törzsében, ezeken belül pedig kilenc osztályában van jelen (Mollusca: Gastropoda, Cephalopoda; Arthropoda: Arachnida, Malacostraca, Insecta; Echinodermata: Echinoidea; Chordata: Actinopterygii, Aves, Mammalia) (Bentley-Condit és Smith 2009) (**1. ábra**). Annak ellenére, hogy az eszközhasználat taxonómiaiilag széles körben elterjedt és potenciális előnyöket biztosít az eszközhasználó egyedek számára, a viselkedés összességében mégis ritka a fajok számát figyelembe véve (Hunt és mtsai. 2013). A nagyobb taxonómiai csoportok közül például egyáltalán nem fordul elő a soklábúak (Myriopoda), valamint a kétélttűek és a hüllők körében (Hunt és mtsai. 2013).



**1. ábra.** Különböző eszközhasználó fajok. **A:** Fagally segítségével rejtett táplálékhoz hozzáférő hawaii holló (*Corvus hawaiiensis*) (<https://medium.com/>); **B:** Hátát egy letört kéregdarabbal vakaró afrikai elefánt (*Loxodonta africana*) borjú (<https://www.dailymail.co.uk/>); **C:** Kagylóhéjat védőpajzsként használó polip (*Amphioctopus marginatus*) (<https://www.animalcognition.org/>); **D:** Cukros víz, mint jutalom reményében mesterséges golyócskát mozgó poszméh (*Bombus*) dolgozó (<https://arstechnica.com/>).

Az eszközhasználat különböző megjelenési formáit Bentley-Condit és Smith (2009) tíz kategóriába sorolja: (1) táplálék előkészítése; (2) táplálékkinyerés; (3) egyéb táplálékszerzés; (4) táplálékszállítás; (5) test tisztántartása és ápolása; (6) fajtársak csalogatása; (7) fészekkarbantartás; (8) ragadozók elleni védekezés; (9) agonista viselkedés; (10) egyéb. A vizsgálataik alapján az eszközhasználó fajok mintegy 85% csupán egy-egy kategóriában képviselteti magát, mindössze a főemlősök (Primates) és a verébalakúak (Passeriformes) rendjének képviselői közül kerülnek ki olyan fajok, melyek négy vagy több kategóriában is szerepelnek.

Az eszközhasználat leírására az elmúlt évtizedekben számos megfogalmazás született, amelyek közül napjainkban a leginkább elfogadott az Amant és Horton (2008) féle definíció. E szerint az eszközhasználat *„egy valamely szabadon manipulálható külső tárgy (= eszköz) irányított használata (1) egy másik, élő vagy élettelen objektum (beleértve magát az eszközhasználót is) fizikai tulajdonságának dinamikus kölcsönhatás révén történő megváltoztatására, vagy (2) az eszközhasználó és élő vagy élettelen környezete közötti információáramlás közvetítésére”* (St. Amant és Horton 2008). Ezen definíció fontos kritériuma a dinamikus kölcsönhatás, amely kiküszöbölte az előző definíciók által hagyott bizonytalanságokat. Ilyen volt például a csalival történő „horgászat” egyes madarak (pl. gémekek) esetében, melynek során a madár csalétekként használ valamilyen táplálékot, ám nem tartja azt folyamatosan a csőrében, hanem a víz felszínére helyezi, majd várja, hogy egy arra járó hal megközelítse (Ruxton és Hansell 2011). Problémát okoztak még a különböző építő jellegű viselkedések, mint például a fészeképítés. Ezen viselkedés során csupán ún. statikus kölcsönhatások jönnek létre az egyes objektumok (ti. a fészek anyagai) között, így a fészeképítést a fenti definíció alapján nem tekinthetjük valódi eszközhasználatnak (St. Amant és Horton 2008). A viselkedések egy másik típusa, melyeknél bár a fent említett dinamikus kölcsönhatás jelen van, ugyanakkor nincs cél, amelyet az egyed a dinamikus kölcsönhatás révén elérni kíván. Ilyen például, ha egy borz ásás közben maga mögé dobálja a kiásott földet. A fenti definíció utolsó és egyben hiánypótló része a korábbiakhoz képest az információáramlás közvetítése. Erre szolgál példaként a nyugati gorillánál (*Gorilla gorilla*) megfigyelt viselkedés, melynek során az állat egy faágat használ arra, hogy megállapítsa a víz mélységét, mielőtt egészen belemenne és átkelne a túlsó oldalra (Breuer és mtsai. 2005).

Hunt és mtsai. (2013) az eszközhasználat két fő típusát különítették el: az ún. sztereotip eszközhasználatot, amely tipikusan a gerinctelenek (pl. ízeltlábúak) és a halak esetében jellemző, valamint az ún. flexibilis eszközhasználatot, amely leginkább a madarak és emlősök sajátossága. A különböző gerinctelenek és a halak általában gyengébb kognitív

képességei miatt az eszközhasználat ezen csoportoknál erősen sztereotip jellegű, melyre jellemző, hogy általában széles körben elterjedt a fajok között, a viselkedés kialakulásához pedig gyenge szociális kapcsolatok is elegendőek, de gyakran ezek nélkül is megjelenik. Továbbá gyakori, hogy a viselkedés a génuszok szintjén jelenik meg (ld. pl. a lentebb tárgyalásra kerülő *Aphaenogaster* hangyagénusz fajait), valamint, hogy az eszközhasználat nagyon specifikus kontextusban figyelhető meg, kis variabilitással az egyedek között. A flexibilis eszközhasználat ezzel szemben ritkán jelenik meg több faj esetében, a kialakulásában pedig nagy szerepet játszanak a különböző tanulási folyamatok. A flexibilis eszközhasználók fejlett kognitív képességei miatt a lehetőségek adottak az eszközhasználat rugalmas alakítására, de ugyanakkor átfedések is megfigyelhetők a sztereotip eszközhasználattal.

## 1.2 Eszközhasználat a hangyák körében

Hangyáknál az eszközhasználat három megjelenési formája ismert. Az elsőt különböző levélfészkek-készítő fajoknál, így pl. szövőhangyáknál (*Oecophylla* spp.) figyelték meg, melyek az összehúzott levelekből készült fészkeiket a lárváik által termelt ragadós selyemfonállal ragasztják össze (Hölldobler és Wilson 1990). Ehhez a dolgozók a lárvákat a rágóik között tartják, miközben enyhe nyomással ösztönzik őket a váladék kiválasztására, mintha csak egy ragasztótubust használnának (**2. ábra**).



**2. ábra.** Egy ázsiai szövőhangya (*Oecophylla smaragdina*) dolgozója a rágói között tartott lárva segítségével ragasztja össze a fészekül szolgáló leveleket (<https://www.mindenpictures.com/>).

Az eszközhasználat második formája leggyakrabban egyes, száraz élőhelyen élő fajoknál (pl. *Dorymyrmex bicolor*, *Novomessor cockerelli*, *Messor capitatus*) van jelen, melyek a kompetítoraik fészekbejáratát torlaszolják el talajrögök, kavicsok, stb. segítségével, majd amíg a rivális kolónia dolgozói a kijutással bajlódnak, ők vetélytársak nélkül férhetnek hozzá a közelben lévő táplálékforrásokhoz (Möglich és Alpert 1979; Barton és mtsai. 2002; Grasso és mtsai. 2010) (**3. ábra**). Hasonló viselkedést dokumentáltak egyes gyepihangya (*Tetramorium*) fajoknál is, melyek kavicsokkal és talajszemcsékkel zárják el különböző karcsúméhek (*Halictidae*) fészekbejáratait, ill. „bombázzák” magukat a méheket (Lin 1964-1965; Schultz 1982). Az említett „bombázó” viselkedést megfigyelték a gyakori gyepihangyánál (*Tetramorium immigrans*) is, amely a berber lóhangya (*Camponotus barbaricus*) ellen használja ezt a taktikát (Schifani és mtsai. 2022).



**3. ábra.** A *Dorymyrmex bicolor* dolgozói, amint kavicsokat dobálnak le egy mézesbödönhangya (*Myrmecocystus*) kolónia fészekbejáratán, ezzel akadályozva meg, hogy a rivális kolónia táplálékkereső dolgozói elhagyhassák a fészeküket (Hölldobler és Wilson 1994).

Az eszközhasználat harmadik formája az ún. táplálék szállító eszközhasználat, amely egy viszonylag jól dokumentált viselkedés a gerinces eszközhasználók (madarak és főemlősök) körében, ám a gerinctelenek közül eddig mindössze a hangyáknál figyelték csak meg (Bentley-Condit és Smith 2009; Shumaker és mtsai. 2011). A viselkedés leginkább a karcsúhangyákra (*Aphaenogaster* spp.) jellemző, melyek különböző törmelékanyagokat (pl. talajszemcséket, levél- és fenyőtűdarabokat, stb.) helyeznek a folyékony jellegű táplálékokba, majd a folyadékkal bevont vagy átitatott eszközöket elszállítják a fészekbe, ahol a lárvák és a fészektársak is részesülhetnek az így megszerzett táplálékból (Fellers és Fellers



1976; Tanaka és Ono 1978; Fowler 1982; McDonald 1984; Agbogba 1985; Cerdá és mtsai. 1988; Banschbach és mtsai. 2006; Lőrinczi 2014; Maák és mtsai. 2017; Lőrinczi és mtsai. 2018; Maák és mtsai. 2020; Aupanun és mtsai. 2022) (4. ábra). Az *Aphaenogaster* génusz 205 leírt fajából eddig 11-ről tudjuk biztosan, hogy megfigyelhető náluk a fentebb leírt viselkedés (F1. táblázat). Ezen kívül hasonló eszközhasználatot figyeltek meg néhány más, szintén a bütyköshangyák (Myrmicinae) közé tartozó fajnál, mint a *Messor barbarus* (Durán 2011), *Messor structor* (Módra és mtsai. 2017), *Novomessor albisetosus* (McDonald 1984; Wetterer és mtsai. 2002), *Pogonomyrmex badius* (Morrill 1972), *Pogonomyrmex pencosensis* (Aranda-Rickert 2011), *Solenopsis invicta* (Barber és mtsai. 1989; Qin és mtsai. 2019), valamint a *Solenopsis richteri* (Zhou és mtsai. 2020).



4. ábra. Egy *Aphaenogaster mariae* dolgozó, amint talajszemcséket hord bele egy mézcseppbe (<https://www.alexanderwild.com/>).

### 1.3 A hangyák táplálékszallító eszközhasználatára

Fellers és Fellers 1976-ban megjelent munkájukban számoltak be először a hangyák táplálékszallító eszközhasználatáról, amikor megfigyelték ezt a viselkedést *Aphaenogaster rudis* kolóniákon. Azon felül, hogy leírták a viselkedést, kimutatták, hogy ez egy igen hatékony módja a táplálék fészekbe szállításának, valamint felvetették, hogy a túlgúnyos begy hiánya valószínűleg szerepet játszott a viselkedés kialakulásában (ld. lentebb). Vizsgálatuk során már táplálékba behelyezett és azzal átitatott, valamint még nem használt levelek tömege közötti különbséget mérték le, ezután pedig megtették ugyanezt a dolgozókkal is, a táplálkozás előtt és 1 órával utána. Egy *A. rudis* dolgozó átlagos tömege 1,28 mg-nak



(n=24) bizonyult, míg a dolgozók átlagos tömegének különbsége táplálkozás előtt és után mindössze 0,13 mg volt. Ezzel szemben a táplálékkal bevont és nem használt levelek tömegének különbsége átlagosan 1,38 mg volt, azaz a levelek segítségével a dolgozók több mint tízszer annyi táplálékot voltak képesek elszállítani, mint amennyit „belsőleg”, a begyükben. Tanaka és Ono (1978) hasonló méréseket végzett az *Aphaenogaster famelica* esetében, mely faj dolgozói a vizsgálatok szerint testtömegük 1,5-3,5-szeresét is képesek elszállítani homokszemcsék segítségével.

Azon felül, hogy ez egy hatékony táplálékszállítási viselkedés, a hangyák eszközhasználata számos flexibilis elemet tartalmaz, alkalmazkodik a különböző helyzetekhez, gyakran fajra jellemző egyedi módon. Az *Aphaenogaster senilis* kolóniákkal végzett kísérletekkel például kimutatták, hogy a hangyák eszközhasználatukat az eszközök nedvszívó képességének függvényében optimalizálják (Maák és mtsai. 2017). A vizsgálatok során hat mesterséges eszközt kínáltak fel a dolgozóknak, melyekből azok a legjobb nedvszívó képességű papírt használták a leggyakrabban, mind a táplálékra történő ráhordás, mind az elszállítás során. Ezenfelül azt is megfigyelték, hogy ez a preferencia az eszközök megismerése után, bizonyos idő elteltével alakult ki. Ugyanebben a vizsgálatban az *Aphaenogaster subterranea* esetében viszont azt találták, hogy a folyékony táplálékba történő eszközhordás során a dolgozók más szempontok szerint optimalizálnak, esetükben a legkönnyebben mozgatható eszközök voltak a leginkább preferáltak, ezzel feltehetőleg időt és energiát spórolva a táplálékgyűjtés során. Azt is megfigyelték emellett, hogy a dolgozók mind a ráhordás, mind az elszállítás során a felkínált táplálék viszkozitásának függvényében optimalizálták az eszközválasztásukat.

Szintén *A. subterranea* esetében vizsgálták, hogy hogyan változik az eszközpreferencia, ha a rendelkezésre álló eszközök közül a nehezebben mozgatható eszközök voltak közelebb a táplálékforrásként szolgáló csalétekhez (Lőrinczi és mtsai. 2018). Azt találták, hogy a dolgozók ekkor leginkább ezeket a közeli eszközöket részesítették előnyben, ezáltal minél hamarabb megkezdve a táplálékforrás kiaknázását. Hasonló optimalizációt figyeltek meg akkor is, amikor minden eszköz egyformán távol helyezkedett el a csalétektől, az így megnövekedett keresési idő miatt ugyanis a dolgozók általában az elsőként megtalált eszközt használták, függetlenül attól, hogy az egy könnyebben vagy nehezebben mozgatható eszköz volt. Az *A. subterranea* esetében még a szivacsdarabok kisebb, könnyebb darabokra történő feldarabolását is megfigyelték a táplálékra való ráhordásuk előtt (Maák és mtsai, 2017; Lőrinczi és mtsai. 2018), amely kimeríti az eszközkészítés fogalmát, amely definíció szerint „egy valamely objektum vagy egy már létező

eszköz olyan szerkezeti módosítása, amelynek révén az illető objektum eszközként vagy a már létező eszköz egy még hatékonyabb eszközként szolgálhat” (Shumaker és mtsai. 2011). Az eszközkészítés igen ritka az állatok körében, jóval ritkább, mint maga az eszközhasználat, valószínűleg mivel nagyban megnöveli az eszközhasználat folyamatának komplexitását (Hunt és mtsai. 2013).

A tágulékony és ezáltal nagy mennyiségű folyékony táplálék „belsőleg” történő szállítására alkalmas begy hiánya mellett számos eszközhasználó bűtyköshangya, így pl. a karcsúhangyák (*Aphaenogaster* spp.), aratóhangyák (*Pogonomyrmex* spp.), valamint a maggyűjtőhangyák (*Messor* spp.) nem rendelkeznek az orális trofallaxis képességével sem (Agbogba 1985), mely hiányosság miatt az eszközhasználat szelektív előnyt biztosíthat ezen csoportok számukra. A trofallaxis során a hangyák a begyükben (amelyet „szociális gyomornak” is neveznek) tárolt folyékony táplálék egy részét regurgitálják, majd átadják azt a fészektársaiknak. Minthogy ez a legtöbb hangyafajnál egy gyakori és hatékony módja a táplálék megosztásának (Meurville és LeBoeuf 2021), ezen alapvető képességnek a hiánya elősegíthette az olyan alternatív táplálékmegosztási formák kialakulását, mint amilyen a táplálékszállító eszközhasználat, azoknál a csoportoknál, ahol a trofallaxis másodlagosan eltűnt vagy elvesztette jelentőségét. Szintén jó példával szolgál erre a maggyűjtő viselkedés, amelynek során ugyancsak nincs szükség tágulékony begyre és a trofallaxis képességére sem, hiszen a magok egészben is jól szállíthatóak. A maggyűjtőhangyákról (*Messor* spp.) és aratóhangyákról (*Pogonomyrmex* spp.) ugyanakkor ismert, hogy a dolgozók használnak eszközöket a folyékony táplálékforrások kiaknázásakor, legalábbis mesterséges csalátkeken megfigyeltek esetükben ilyen viselkedést (Morrill 1972; Aranda-Rickert 2011; Durán 2011; Módra és mtsai. 2017).

Alcock (1972) szerint egy nem eszközhasználó viselkedés potenciálisan eszközhasználatná alakulhat a megfelelő ökológiai kontextusban a már meglévő hasonló viselkedés megváltozása révén. Egy potenciális prekursor viselkedése lehet az eszközhasználatnak a hangyák nagy részére jellemző védekező viselkedés, amelynek során a dolgozók befedik a fészük közelében található folyadékfelszíneket, megelőzve ezzel a fészektársaik beleragadását, belefulladását a folyadékba, pl. egy esőzés után felgyűlt tócsába (Wheeler 1910). Több vizsgálat is tesztelte ennek a védekező viselkedésnek a jelenlétét eszközhasználó fajok esetén tápláléknak nem minősülő folyékony anyagok (pl. víz, petrolátum) segítségével. A vizsgálatok egy részében a vízre nem történt eszközráhordás sem *A. rudis* (Fellers és Fellers 1976; Banschbach és mtsai. 2006), sem pedig *A. subterranea* (Agbogba 1985) esetében, még a fészük közelében sem. Ezzel szemben más kísérletekben,

bár kisebb intenzitásban, a vízre is megfigyeltek eszközhordást a *N. albisetosus* (McDonald 1984), valamint az *A. subterranea* (Lőrinczi és mtsai. 2018) esetében, mely utóbbi faj a korábbi terepi vizsgálatokban petrolátumra is hordott eszközöket (Lőrinczi 2014). Az *A. subterranea*nál kimutatták továbbá azt is, hogy a víz esetében a dolgozók inkább a nagyobb méretű eszközöket (pl. fenyőtűdarabokat) preferálták, amelyekkel gyorsan be lehetett fedni a folyadék felszínét, míg a hasonló viszkozitású táplálékok esetében inkább a könnyebben mozgatható, feltehetőleg jobb táplálékfelszívó hatással rendelkező talajrögöket preferálták (Lőrinczi és mtsai. 2018). A fészekbe történő eszköz visszaszállítást ugyanakkor sem vízről, sem petrolátumról nem dokumentáltak eddig egyetlen faj esetében sem, így továbbra is feltételezhetjük, hogy ennek a viselkedésnek a célja a védekezés, amely potenciális „előfutára” lehet a táplálékszállító eszközhasználatnak (Fellers and Fellers 1976).

Egyes vizsgálatok a karcshangyák (*Aphaenogaster* spp.) eszközhasználatának interspecifikus kompetícióban betöltött szerepét is hangsúlyozzák (Fowler 1982; Fellers és Fellers 1987; Banschbach és mtsai. 2006). Fowler (1982) vizsgálataiban kimutatta, hogy sokkal kevesebb más hangyafaj figyelhető meg olyan csalátkeken, amelyekbe az *Aphaenogaster fulva* dolgozói korábban már nagyszámú eszközt hordtak bele. Fowler arra a következtetésre jutott, hogy ezzel a típusú korai kolonizációval és a táplálék gyors befedésével a dolgozók képesek lehetnek megakadályozni fő kompetítoruk, az amerikai ragyogóhangya (*Prenolepis imparis*) dolgozóinak megjelenését a csalátkeken. Fellers és Fellers (1976) az *A. rudis* esetében hasonló megfigyelésekről számoltak be, és ugyancsak arra jutottak, hogy a csalátkekre ráhordott eszközök megakadályozhatják más hangyafajok kolonizációját a táplálékon. Ezenfelül azt is leírták, hogy a domináns hangyafajok (pl. *P. imparis*) dolgozói a táplálékra hordott eszközökkel nem törődtek, és az eszközökkel már befedett táplálékot sem fogyasztották, illetve szállították el. Ebben az esetben tehát adott a lehetőség a táplálékforrásról esetlegesen kizárt *Aphaenogaster* dolgozók számára, hogy később visszatérjenek és megkezdjék a táplálék eszközök segítségével történő fészekbe szállítását. Banschbach és mtsai. (2006) szintén arra a következtetésre jutottak, hogy kapcsolat van a táplálékforrást kolonizáló más hangyafajok dolgozóinak száma és az eszközhasználók által a táplálékra hordott eszközök száma között. Vizsgálatukban azt mutatták ki, hogy az *A. rudis* által monopolizált csalátkeken szignifikánsan több eszköz található, mint azokban, amelyeken a hangyák más fajokkal osztoztak.

Annak ellenére, hogy a karcshangyák (*Aphaenogaster* spp.) eszközhasználata a közelmúltban is számos vizsgálat tárgya volt (Lőrinczi 2014; Maák és mtsai. 2017; Lőrinczi és mtsai. 2018; Maák és mtsai. 2020), ismereteink a viselkedésről és annak eredetéről

meglehetősen limitáltak. Sőt, jelenleg nincs is közvetlen bizonyíték arra, hogy ez a viselkedés természetes körülmények között is megjelenik-e ezeknél a hangyáknál. A természetben az eszközök segítségével potenciálisan elszállítható táplálékok lehetnek az elpusztult, összezúzott gerinctelenek, illetve kisebb gerincesek kifolyó testnedvei, melyet mesterséges körülmények között Agbogba (1985) is megfigyelt a vizsgálataiban során. Ezenfelül azt is leírta, hogy mind az *A. subterranea*, mind az *A. senilis* dolgozói a táplálékként kapott rovarok hemolimfáját folyékony állapotban eszközök segítségével szállították el, majd később, miután az megszilárdult, egyszerűen kisebb darabokat törtek le belőle a rágóik segítségével. Egy másik lehetséges természetes előfordulása lehet az eszközhasználatnak a rothadó gyümölcsök nedvének elszállítása, melyet az *Aphaenogaster treatae*-nél figyelték meg (Fellers és Fellers 1976). Egy kísérlet során az *A. rudis* esetében vizsgálták a fészekbe visszatérő dolgozók által szállított táplálékot és más egyéb tárgyakat olyan esetben, amikor nem volt mesterséges táplálékforrás (csalétek) kihelyezve számukra a közelben. A dolgozók a legtöbb esetben valamilyen gerinctelen zsákmánnyal vagy annak darabjával érkeztek vissza a fészekhez, de az esetek 13,5 %-ban valamilyen eszközként is használható törmelékot szállítottak, amelyek akár valamilyen folyékony táplálékot is tartalmazhattak a felszínükön (Banschbach és mtsai. 2006).

A témában megjelenő publikációk növekvő száma ellenére egyes szerzők továbbra is megkérdőjelezzik azt az elképzelést, hogy a talajdarabkák, növényi részek, stb. különböző folyadékokba hordása, majd azok elszállítása valódi eszközhasználatnak minősül-e. Még Hölldobler és Wilson (1990) is kritizálta ezt a nézetet híres könyvükben, a „hangyászok Bibliájának” is nevezett ‘The Ants’-ben, véleményük szerint ugyanis a fészek közelében mutatott ráhordó viselkedés csupán a folyadékfelszín befedésére szolgál, ezáltal megvédve a fészektársakat a folyadékba történő beleragadástól vagy belefulladásától. Durán (2011), aki a szakállas maggyűjtőhangya (*M. barbarus*) viselkedését vizsgálta mézet tartalmazó csalétek használatával, hasonló megállapításra jutott. Véleménye szerint az eszközök táplálékba hordása és a táplálékkal bevont eszközök elszállítása valójában két különálló folyamat. Ezen kétkomponensű viselkedés első része egy általános védekező reakció a beleragadás vagy belefulladás ellen, míg a második része, a táplálékkal bevont eszközök fészekbe történő visszaszállítása egy egyszerű táplálékszállító viselkedés. A szerző szerint a ráhordás és az elszállítás között eltelt, néha jelentős időmennyiség miatt szükségeszerű elkülöníteni ezt a két viselkedést, valamint szerinte az is a valódi eszközhasználat ellen szól, hogy gyakran különböző dolgozók végzik az eszközök ráhordását és elszállítását. Durán felhívja a figyelmet Agbogba (1985) megfigyeléseire is, miszerint a mézbe belekevert talajszemcsék nem

indították be a további eszközök ráhordását, ellenben azok elszállítását igen *A. subterranea* és *A. senilis* esetében.

Más kutatók munkái alapján viszont a hangyák eszközhordó és -elszállító viselkedése jóval összetettebb annál, mint ahogyan azt a fent körvonalazott hipotézis feltételezi. McDonald (1984) például a vizsgálatai során kimutatta, hogy a fészektől bizonyos távolságra a *N. albisetosus* dolgozói szelektíven reagáltak a különböző típusú folyadékokra, amelyeket csalétekként felkínált nekik. A fészektől távolabb elhelyezett, vizet tartalmazó csalétekre a dolgozók már nem hordtak eszközöket, de folytatták az eszközhordást az ugyanilyen távolságra elhelyezett mézes-vizes csalétekre. Más vizsgálatok ugyancsak arra jutottak, hogy a ráhordó viselkedés szelektív a nem tápláléknak minősülő folyadékok esetén. Mint arról fentebb már szó esett, néhány esetben elvétve történt ráhordás az ilyen folyadékokba (McDonald 1984; Lőrinczi 2014; Maák és mtsai. 2017; Lőrinczi és mtsai. 2018), míg más esetekben a hangyák egyáltalán nem vettek ezekről tudomást, még a fészük közvetlen közelében sem (Agbogba 1985; Banschbach és mtsai. 2006). Banschbach és mtsai. (2006) megfigyelték, hogy az *A. rudis* esetében a ráhordó és elszállító viselkedés egyaránt intenzívebb volt a fészek közelében, habár idővel alábbhagyott, melynek oka a kutatók szerint a hangyák jóllakottsága volt. Néhány nap elteltével ugyanis a dolgozók visszatértek, és újrakezdték a ráhordást, valamint a táplálékkal bevont eszközök csalétekről történő elszállítását is. Ez esetben tehát a hangyák eszközhasználatának intenzitása nagyban függött a kolónia táplálékszükségletétől, azaz céljuk nem a folyadék minél gyorsabb befedése lehetett, mint azt prediktálhatnánk, ha a ráhordást Durán (2011) elképzelésének megfelelően egy egyszerű védekező mechanizmusnak tekintenénk.

## 2. Célkitűzések és hipotézisek

Jelen dolgozatban bemutatott kutatásaim alapvető célja a vörös karcsúhangya (*Aphaenogaster subterranea*) táplálékszállító eszközhasználatának részletesebb feltárása, ill. a különböző bütyköshangya (*Myrmicinae*) fajok táplálékszállító eszközhasználatának az összehasonlítása volt. Kérdéseim az alábbi témák köré csoportosultak:

Első vizsgálat: Valódi eszközhasználat vagy kétkomponensű viselkedés?

**Kérdés:** Valódi eszközhasználatnak vagy kétkomponensű viselkedésnek minősül a vörös karcsúhangyánál (*A. subterranea*) megfigyelt táplálékszállító viselkedés?

**1. hipotézis:** A ráhordás célja az eszközök táplálékkal való bevonása a táplálék szállításának megkönnyítése érdekében.

**Predikciók:**

1. A folyékony táplálékra nagyobb mértékű ráhordás történik, mint a tápláléknak nem minősülő folyadéokra.
2. A fészektől távolabbi folyadékok esetén nagyobb mértékű ráhordás történik.
3. Az előzőleg már befedett folyadékfelszínre is történik ráhordás.
4. Az egészen kisméretű folyadékcseppekre is történik ráhordás.
5. A kolónia éhségi állapota hatással van a folyadékfelszínre való ráhordás intenzitására.

**2. hipotézis:** A ráhordás egy egyszerű védekezési reakció a folyadékba való beleragadás/belefulladás elkerülésére.

**Predikciók:**

1. Egyforma mértékű ráhordás történik a folyékony táplálékra és a tápláléknak nem minősülő folyadéokra.
2. A fészekhez közelebbi folyadékokra nagyobb mértékű ráhordás történik.
3. Az előzőleg már befedett folyadékfelszínre nem történik további ráhordás.
4. Az egészen kisméretű folyadékcseppekre nem történik ráhordás.
5. A kolónia éhségi állapotának nincs hatása a folyadékfelszínre való ráhordás intenzitására.



Második vizsgálat: Éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozásának hatása az eszközhasználó viselkedésre

**Kérdés:** Hatással lesz-e az éheztetési és jóllakatási periódusok többszöri egymást követő váltakozása a vörös karcsúhangya (*A. subterranea*) eszközhasználó viselkedésre?

**Hipotézis:** Az eszközhasználat a kolóniák éhségi állapotának, ill. előzetes tapasztalatának függvényében változik.

**Predikciók:**

1. A kolóniák éheztetett állapotában mind a ráhordott eszközök száma, mind az eszközhasználat intenzitása összességében magasabb lesz.
2. Az idő előrehaladtával a kolóniák éheztetett és jóllakatott állapotai közötti, eszközhasználatra vonatkozó különbségek lecsökkennek.

Harmadik vizsgálat: Allospecifikus kompetítorok hatása az eszközhasználó viselkedésre

**Kérdés:** Van-e hatása a különböző hangyakompetítoroknak a vörös karcsúhangya (*A. subterranea*) eszközhasználatára?

**Hipotézis:** A kompetítorok jelenléte egy stresszhelyzetet idéz elő, ami a táplálékrető viselkedés irányába tereli a dolgozókat.

**Predikciók:**

1. A kompetítorok jelenlétében a dolgozók kevesebb eszközt hordanak rá a folyékony táplálékra, ill. arról kevesebb táplálékkal bevont eszközt szállítanak el.
2. A kompetítorok jelenlétében a dolgozók a nagyobb méretű eszközöket preferálják a kisebbekkel szemben, főleg a ráhordás során.
3. A kompetítorok jelenlétében a csalétek felfedezése és az első ráhordási esemény között eltelt idő nem változik, az első ráhordási és az első elszállítási esemény között eltelt idő viszont kitolódik.

4. A gyengébb és/vagy kisebb méretű kompetítorok (*Formica fusca*, *Tetramorium cf. caespitum*) hatása kisebb mértékű, mint az erősebb és/vagy nagyobb méretű kompetítoroké (*Camponotus vagus*, *Formica polyctena*).

#### Negyedik vizsgálat: Egyéni különbségek szerepe az eszközhasználó viselkedésben

**Kérdés:** Vannak-e egyéni különbségek a vörös karcsúhangya (*A. subterranea*) dolgozói között az eszközhasználó viselkedésük tekintetében?

**Hipotézis:** Az egyes dolgozók szerepüknek, aktivitásuknak, stb. megfelelően különböző mértékben veszik ki a részüket az eszközhasználatból.

#### **Predikciók:**

1. A folyékony táplálékra való ráhordást a táplálékot elsőként felfedező dolgozó(k) kezdi(k) meg.
2. A dolgozók többsége az eszközök ráhordásában és elszállításában is részt vesz, bizonyos dolgozók viszont csak az egyik vagy csak a másik folyamatot végzik.
3. Az eszközhasználatban aktívabban résztvevő dolgozók többféle típusú eszközt használnak.

#### Ötödik vizsgálat: Két eszközhasználó faj összehasonlítása

**Kérdés:** Milyen különbségek vannak a mindenevő vörös karcsúhangya (*A. subterranea*) és a magfogyasztó maggyűjtőhangya (*Messor structor*) eszközhasználatában?

**Hipotézis:** A maggyűjtőhangyánál a specializált magfogyasztó életmód következtében az eszközhasználat egyszerűbb megvalósulása figyelhető meg.

#### **Predikciók:**

1. A maggyűjtőhangyák a folyékony táplálékra kevesebb eszközt hordanak rá, ill. arról kevesebb táplálékkal bevont eszközt szállítanak el.

2. A maggyűjtőhangyák a ráhordás és az elszállítás során nem mutatnak határozott preferenciát bizonyos eszköztípusok iránt.
3. A maggyűjtőhangyák az eszközök ráhordását kevésbé dinamikus, időben elnyújtott módon végzik.
4. A maggyűjtőhangyák az eszközök ráhordását követően jelentős időkéssel kezdik meg azok elszállítását.

### 3. Anyag és módszerek

#### 3.1 Vizsgált fajok

A **vörös karcsúhangya** (*Aphaenogaster subterranea*) (Latreille, 1798) (**F1. ábra A**) elterjedési területe nagyrészt Közép- és Dél-Európára korlátozódik, de jelen van a Krím-félszigeten, Anatóliában, Dél-Ukrajnában és a Kaukázusban is (Czechowski és mtsai. 2012). Élőhelyei legfőképp a mérsékelt nedves, meleg lombhullató erdők (Czechowski és mtsai. 2012, Seifert 2018), de előfordul fenyvesekben (Castracani és mtsai. 2010), ill. nyíltabb élőhelyeken is (Dekoninck és mtsai. 2007). Fészke mindig a talajszinten található, általában kövek, farönkök alatt, vagy közvetlenül a talajban, fák törzse közelében, de befészkelhet korhadt fába vagy ritkábban az avarba is (Lőrinczi 2011; Czechowski és mtsai. 2012; Seifert 2018). Kolóniái feltehetőleg egykirálynősek (monogínek), melyekben a dolgozók száma meghaladhatja a több ezret is (Stukalyuk és Radchenko 2011; Czechowski és mtsai. 2012). Ragadozó, ill. különböző, föld alatt élő szipókásokat látogat mézharmatjukért (Lőrinczi 2012; Seifert 2018), de emellett magvakat és elaioszómákat is fogyaszt (Bas és mtsai. 2009). Egyes megfigyelések szerint éjszakai életmódot folytat (Czechowski és mtsai. 2012; Seifert 2018). A génusz tagjaira jellemző sajátos viselkedés, hogy a dolgozók nem a feldarabolt táplálékkal etetik a lárvákat, hanem magukat a lárvákat helyezik rá a táplálékra (Buschinger 1973; Aupanun és mtsai. 2022).

A **maggyűjtőhangya** (*Messor structor*) (Latreille, 1798) (**F1. ábra B**) elterjedési területe magába foglalja a Mediterráneumot, Közép-Európa délebben fekvő régióit, Kis-Ázsiát, valamint a Közel-Kelet és Közép-Ázsia egyes területeit is (Czechowski és mtsai. 2012). Természetes élőhelyei leginkább a száraz és meleg, magforrásokban gazdag füves élőhelyek. Fészket a talajban építi, amelynek a felszínen általában nincs más nyoma, mint a kiásott talaj alkotta, alig látható gyűrű a fészkebejárat körül. Kolóniái gyakran többkirálynősek (poligínek) és több fészket foglalnak el (polidómuszosak), és akár több ezer dolgozóból is állhatnak (Seifert 2018). Táplálkozását tekintve elsődlegesen mag- és gyümölcssevő faj, de a maghiányos időszakokban étrendje kiegészülhet más növényi részekkel, ízeltlábúak tetemeivel vagy akár emlősök és madarak ürülékével is (Czechowski és mtsai. 2012; Seifert 2018). A génusz többi tagjához hasonlóan polimorfikus faj, a nagyméretű (major) dolgozóinak elsődleges feladata a magvak begyűjtése és felaprítása (Hölldobler és Wilson 1990).

## 3.2 Első vizsgálat: Valódi eszközhasználat vagy kétkomponensű viselkedés?

### 3.2.1 Kísérleti felállítás

A vizsgálat során nyolc *A. subterranea* kolóniával dolgoztunk, amelyek egyenként körülbelül 500-600 dolgozót, egyetlen királynőt, valamint különböző stádiumú ivadékokat (tojásokat, lárvákat és bábokat) tartalmaztak. A kolóniákat a nyugat-magyarországi Litér község (Veszprém megye) mellett elhelyezkedő Mogyorós-hegy lombelegyes feketefenyvesében (*Pinus nigra*) gyűjtöttük be. A kolóniák műanyag fészekdobozokban kerültek elhelyezésre (hosszúság (H) 28 cm × szélesség (SZ) 20 cm × magasság (M) 12 cm), melyekben a hangyák eredeti élőhelyéről gyűjtött talaj és különböző növényi anyagok (száraz fenyőtűk, levelek) szolgálták fészekanyag gyanánt. Minden fészekdoboz egy átlátszó műanyag csővel (kb. 1 cm-es átmérő és 5 cm-es hossz) csatlakozott egy nagyobb méretű arénához (H 60 cm × SZ 30 cm × M 15 cm), ahol a dolgozók a táplálékgyűjtést végezték, és amely a megfigyelések színhelyéül szolgált. A kolóniákat a lehetőségekhez mérten konstans körülmények között tartottuk (hőmérséklet  $24 \pm 4$  °C, 14:10 órás fény-sötét ciklus). Víz nap rendszerességgel, a fészekdobozok falára történő permetezéssel biztosítottuk a kolóniák részére, míg táplálékot kétnaponta kaptak, kivéve a kísérletek előtt, hogy fenntartsuk az érdeklődésüket a csalétekként felkínált táplálék iránt. A hangyák táplálása a Bhatkar és Whitcomb (1970) által kifejlesztett laboratóriumi hangyatáplálékkal történt.

A kísérletek kezdete minden nap reggel 8:30-ra esett, mivel a faj a természetes élőhelyén bimodális aktivitást mutat, egy reggeli és egy esti maximummal (Lőrinczi 2014). Egy adott kísérlet időtartama 3 óra volt, melyet ketten végeztünk (4-4 kolóniát figyelve). A kísérletek során a kolóniákat egyperces bontásokban figyeltük, azaz percenként váltottunk a következőre, ugyanarra a kolóniára pedig minden negyedik percben került újra sor. Vizsgálatunk négy különálló kísérletből állt (**1. táblázat**). Az első kísérletben a csalétekként felkínált folyadék típusának és az aréna bejáratától való távolságának hatását, a másodikban a folyadék hozzáférhetőségének hatását, a harmadikban a folyadékcsepp méretének hatását, míg a negyedikben a kolóniák éhségi állapotának hatását teszteltük kéthetes ciklusokban (összesen 6 héten keresztül) a dolgozók eszközhasználatára.

A kísérletek során kétfajta folyadékot, vizet és mézes vizet (méz és víz 1:3 arányú keverékét) használtunk csalétekként, melyeket egy kb. 4 cm-es átmérőjű, az arénában elhelyezett műanyag korongon kínáltunk fel a hangyáknak. Emellett a következő törmelékanyagokat mint potenciális eszközöket biztosítottuk a hangyák számára: kis

talajrögök (kb. 1 mm-es átmérő), nagy talajrögök (kb. 2 mm-es átmérő), fenyőtűdarabok (kb. 5 mm-es hosszúság), levéldarabok (kb. 5 mm-es átmérő) és szivacsdarabok (kb. 5 mm-es átmérő).

**1. táblázat.** A vizsgálat során használt kísérleti felállások.

|  | 1. kísérlet       |                   | 2. kísérlet                         |                               | 3. kísérlet      |                  | 4. kísérlet            |                        |                        |
|--|-------------------|-------------------|-------------------------------------|-------------------------------|------------------|------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
|  | 1. rész           | 2. rész           | 1. rész                             | 2. rész                       | 1. rész          | 2. rész          | 1. rész                | 2. rész                | 3. rész                |
| <b>Folyadék típusa</b>                         | mézes víz és víz  | mézes víz és víz  | mézes víz fenyőtűdarabokkal befedve | víz fenyőtűdarabokkal befedve | mézes víz        | víz              | mézes víz              | mézes víz              | mézes víz              |
| <b>Folyadék-csepp mérete</b>                   | 1-1 nagyobb csepp | 1-1 nagyobb csepp | egyetlen nagyobb csepp              | egyetlen nagyobb csepp        | 10 kisebb csepp  | 10 kisebb csepp  | egyetlen nagyobb csepp | egyetlen nagyobb csepp | egyetlen nagyobb csepp |
| <b>Folyadék távolsága az aréna bejáratától</b> | 20 cm             | 60 cm             | 40 cm                               | 40 cm                         | 40 cm            | 40 cm            | 40 cm                  | 40 cm                  | 40 cm                  |
| <b>Eszközök</b>                                | mind az 5 eszköz  | mind az 5 eszköz  | mind az 5 eszköz                    | mind az 5 eszköz              | mind az 5 eszköz | mind az 5 eszköz | fenyőtű darabok        | fenyőtű darabok        | fenyőtű darabok        |
| <b>Kolónia éhségi állapota</b>                 | normál            | normál            | normál                              | normál                        | normál           | normál           | normál                 | éhezett                | jóllakott              |

A kísérletek közül három esetében (1., 3. és 4. kísérlet) a folyadékokat egyetlen nagyobb csepp (kb. 0,5 ml-es térfogat és 2 cm átmérő) formájában helyeztük a műanyag korong közepére. Az 1. kísérlet során mindkét típusú csalétket egyidejűleg használtuk. A 2. kísérlet 1. részében a csalétek fenyőtűdarabokkal előre befedett mézes víz, míg a kísérlet 2. részében fenyőtűdarabokkal előre befedett víz volt. A folyadékfelszín befedéséhez összesen 10-12 fenyőtűdarabot használtunk. A 3. kísérlet 1. részében 10 kisebb méretű (kb. 1 mm-es átmérő), véletlenszerűen elhelyezett mézesvíz-cseppet kínáltunk fel a hangyáknak, míg a kísérlet 2. részében vízcseppeket ugyanilyen számban, méretben és elrendezésben. A vízcseppeket nagyjából 5 percenként pótolnunk kellett a párolgás miatt. A 4. kísérletben csak mézes vizet használtunk. A kísérlet első részét (kontrol) a kolóniák standard táplálása (kétnaponta történő etetés) mellett, a 2. részt egy 2 hetes éheztetési periódust követően, míg a 3. részt egy 2 hetes jóllakotási periódus után végeztük el, mely utóbbi során a laboratóriumi hangyatáplálék folyamatosan a kolóniák rendelkezésére állt.



Az 1. kísérlet 1. részében a csalétkeket 20 cm-re helyeztük el az aréna bejáratától, míg a kísérlet 2. részében ez a távolság 60 cm volt. Az összes többi (2-4.) kísérletben a csalétkek 40 cm-re voltak az aréna bejáratától.

Az 1-3. kísérletben mind az ötféle eszközt (kis és nagy talajrögöket, ill. fenyőtű-, levél- és szivacsdarabokat) biztosítottuk a hangyák számára. A kísérletekhez az eszközöket egyenlő arányban összekevertük (mindegyikből kb. 7 cm<sup>3</sup>-es mennyiséget használva), majd az így kapott keveréket helyeztük el a csalétkektől kb. 4 cm-re. A kísérletekhez azért keveréket használtunk, hogy elkerüljük a távolság hatását a dolgozók eszközválasztására (ld. Lőrinczi és mtsai. 2018). A 4. kísérletben csupán egyféle eszközt (fenyőtűdarabokat) használtunk, ugyanis itt nem a dolgozók eszközpreferenciájára, hanem az eszközhasználatuk intenzitására voltunk kíváncsiak. A kísérlet mindhárom részében 30-30 fenyőtűdarabot kínáltunk fel a hangyák számára, melyeket szintén 4 cm-re helyeztünk el a csalétektől, olyan elrendezésben, hogy azok a megfigyelések során könnyen megszámolhatóak legyenek.

Az 1-3. kísérlet során a következő adatokat rögzítettük: a csalétekbe eszközt hordó dolgozók számát, a csalétekről táplálékkal átítatott eszközt elszállító dolgozók számát, a csalétekbe behordott eszközök számát és típusát, valamint a csalétekről a fészekbe szállított eszközök számát és típusát. A 4. kísérlet kivétel volt, itt ugyanis azt jegyeztük fel, hogy körönként mennyi fenyőtűdarab maradt az eredetileg kihelyezett 30 darabból. Ezzel a kísérleti felállással könnyen tudtuk követni az eszközök fogyását a rövid (egyperces) megfigyelési periódusok ellenére is. Ugyanakkor sem a csalétekbe hordott, sem az arról elszállított fenyőtűdarabok pontos számának rögzítésére nem volt lehetőség, minthogy a dolgozók az eszközök ráhordását és elszállítását párhuzamosan végezték.

### **3.2.2 Adatelemzés**

Az első kísérlet esetében a csalétkekre hordott eszközök összesített számát a távolság és a csalétek típusának függvényében kevert lineáris modellekkel (GLMM, negatív binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés) elemeztük. A teljes modellünkben az aréna bejáratától való távolság (20 és 60 cm) és a csalétek típusa (víz, mézes víz) mint magyarázó faktorok szerepeltek. Külön modellekben elemeztük a csalétkekre ráhordott eszközök típusonkénti számát a csalétek típusa és az aréna bejáratától való távolság függvényében (GLMM, negatív binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés). Modelljeinkben az eszközök típusa (kis és nagy talajrög, fenyőtű, levél- és szivacsdarab), a csalétek típusa/távolság, valamint a két faktor interakciója mint magyarázó faktorok szerepeltek. Az előbbiekkal megegyező

modellkonstrukciókat alkalmaztunk a csalétkéről elszállított eszközök összesített és típusonkénti számának elemzésére is.

A második és harmadik kísérlet esetében a különböző csalétkekre ráhordott eszközök összesített számát kevert lineáris modellekkel (GLMM, negatív binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés) elemeztük. A teljes modellünkben a csalétek típusa mint magyarázó faktor szerepelt. Külön modellben elemeztük a csalétkekre hordott eszközök típusonkénti számát a csalétek típusának függvényében (GLMM, negatív binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés). Modellünkben az eszközök és a csalétek típusa mint magyarázó faktorok szerepeltek. Az előbbiekkal megegyező modellkonstrukciókat alkalmaztunk a csalétkéről elszállított eszközök összesített és típusonkénti számának elemzésére is.

A negyedik kísérlet esetében a fenyőtűdarabok csalétkekre hordásának ütemét Cox regresszióval elemeztük, míg a különböző kísérleti felállások során ráhordott eszközök számbeli különbségét kevert lineáris model (GLMM, binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés) segítségével hasonlítottuk össze. Modelljeinkben a kísérleti felállítás mint magyarázó faktor szerepelt. A csalétkéről elszállított eszközök számának pontos meghatározását a kísérleti felállítás nem tette lehetővé, így ennek az elemzéstől eltekintettünk.

Az adatelemzést itt is és a további vizsgálatoknál is az R szoftver segítségével végeztük (R Core Team 2019). A változóinkat szükség esetén log-transzformáltuk, hogy az elemzéshez szükséges feltételek (normalitás, ill. a varianciák homogenitása) teljesüljenek. A Poisson hibtagú modelljeink túlszóródása („overdispersion”) esetében negatív binomiális hibtagot használtunk (ld. Lindén és Mäntyniemi 2011). A kevert és általánosított kevert lineáris modelleket minden vizsgálatunknál az *lme4* csomag *glmer* (Poisson hibtag) vagy *glmer.nb* (negatív binomiális hibtag) függvényével építettük fel (Bates és mtsai. 2015). Ezen modellek esetében az automatizált modellszelekció a *dredge* függvény segítségével történt (*MuMIn* csomag, Bartoń 2013). A Cox regressziós elemzéseinket a *Coxme* csomag *coxme* függvényével végeztük. A lineáris modellek eltérő faktorszintjeinek páronkénti (post-hoc, Tukey HSD) összehasonlítására az *lsmeans* (*lsmeans* csomag; Lenth 2016) vagy az *emmeans* (*emmeans* csomag; Lenth 2022) függvényeket használtuk. Minden modellünk esetében a kolóniák száma mint random változó szerepelt. A további vizsgálatoknál (ld. 3.3.2, 3.4.2, 3.5.2 és 3.6.2 alfejezetek) csak a fentiekől való eltérések szerepelnek.

### **3.3 Második vizsgálat: Éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozásának hatása az eszközhasználó viselkedésre**

#### **3.3.1 Kísérleti felállítás**

A vizsgálat során tíz *A. subterranea* kolóniával dolgoztunk, amelyek származási helye, hozzávetőleges mérete és laboratóriumi tartási körülményei megegyeztek az előző vizsgálatnál leírtakkal, leszámítva a fészekdobozok és az arénák méretét (fészekdobozok: H 17 cm × SZ 17 cm × M 11,5 cm; arénák: H 17 cm × SZ 10,5 cm × M 4,5 cm).

A vizsgálat 6 héten keresztül zajlott, hetente váltva az éheztetést, amikor a hangyák csak vizet kaptak (2., 4. és 6. hét), és a jóllakatást (táplálékabőséget), melynek során a laboratóriumi hangyátáplálék (ld. Bhatkar és Whitcomb 1970) folyamatosan a kolóniák rendelkezésére állt (1., 3. és 5. hét). A kísérleti felállítás minden más tekintetben (csalétekként szolgáló folyadék típusa/keverési aránya/adagolása, ill. a felhasznált eszköz típusa/száma/elrendezése) megegyezett az előző vizsgálat 4. kísérleténél leírtakkal (ld. 3.2.1 fejezet), kivéve a csalétek és az eszközhalom távolságát az aréna bejáratától. Itt a csalétek kb. 13 cm-re az aréna bejáratától, az eszközök pedig az aréna legvégében, kb. 17 cm-re a bejáratától kerültek elhelyezésre.

Az adatrögzítést, melyet ketten végeztük (5-5 kolóniát figyelve), akkor kezdtük el, amikor az első dolgozó megtalálta a csalétket. Egy megfigyelés 30 másodpercig tartott, amelyet minden kolóniánál 2 és fél perccel később ismételtük 2 órán keresztül. A felvett adatok megegyeztek az előző vizsgálat 4. kísérleténél leírtakkal, azaz itt is azt rögzítettük, hogy körönként mennyi eszköz (fenyőtűdarab) fogyott el az eredetileg kihelyezett 30 darabból.

#### **3.3.2 Adatelemzés**

Az csalétekre hordott eszközök összesített számát a jóllakatott és éheztetett felállások esetében kevert lineáris modellekkel (GLMM, negatív binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés) elemeztük. A modellünkben az eszközök száma mint függő változó, a kezelés típusa (éheztetett vs. jóllakatott) pedig mint magyarázó faktor szerepeltek. Külön modellekben hasonlítottuk össze a három éheztetett és a három jóllakatott felállást (GLMM, negatív binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés). Modelljeinkben az eszközök száma mint függő változó, valamint a 3-3 (éheztetett vs. jóllakatott) felállás mint magyarázó

faktor szerepeltek. A fenyőtűdarabok csalétkekre hordásának ütemét Cox regresszióval elemeztük. Ez utóbbi esetekben is az előbbiekkal megegyező modellkonstrukciókat alkalmaztunk úgy az összesített, mint az éheztetett és jóllakatott felállásonkénti összehasonlítások során. A további részletekért lásd a 3.2.2. alfejezet utolsó bekezdését.

### **3.4 Harmadik vizsgálat: Allospecifikus kompetítorok hatása az eszközhasználó viselkedésre**

#### **3.4.1 Kísérleti felállítás**

A vizsgálat során az előzőkhöz hasonlóan tíz *A. subterranea* kolóniával dolgoztunk. A kolóniák származási helye, hozzávetőleges mérete és laboratóriumi tartási körülményei itt is megegyeztek a legelső vizsgálatnál leírtakkal, kivéve a fészekdobozok és az aréna méretét, amelyek ugyanakkorák voltak, mint az előző (második) vizsgálatnál.

A legelső vizsgálatához hasonlóan csalétkként mézes vizet (méz és víz 1:3 arányú keverékét) használtunk, melyet egy 0,5 ml térfogatú és 2 cm-es átmérőjű csepp formájában helyeztünk egy kb. 4 cm-es átmérőjű műanyag korongra, kb. 13 cm-re az aréna bejáratától. A hangyák számára ötféle eszközt biztosítottunk: kis talajrögöket (kb. 1 mm-es átmérő), nagy talajrögöket (kb. 2 mm-es átmérő), fenyőtűdarabokat (kb. 5 mm-es hosszúság), levéldarabokat (kb. 5 mm-es átmérő) és szivacsdarabokat (kb. 5 mm-es átmérő). Az eszközöket egyenlő arányban összekeverve az aréna legvégében, kb. 17 cm-re az aréna bejáratától helyeztük el.

A kísérletek során négy potenciális kompetítor hangyafajt használtunk, melyek a következők voltak: kormos rabszolghangya (*Formica fusca*), gyepihangya (*Tetramorium cf. caespitum*), fekete lóhangya (*Camponotus vagus*) és kis vöröshangya (*Formica polyctena*). A vizsgálatot egy kontrol kísérlettel kezdtük, amelynek során nem volt jelen kompetítor az arénában, majd a továbbiakban külön-külön mind a négy kompetítor jelenlétével megismételtük a kísérletet, a *T. cf. caespitum* esetében 10-10 dolgozóval, míg a többi, nagyobb testméretű faj esetében 5-5 dolgozóval. Az egyes kísérletek között egy hét szünetet tartottunk. Az idegen dolgozókat a kísérlet kezdetén helyeztük el az arénákban, a csalétek behelyezését követően, amikor az *A. subterranea* kolóniák fészekdobozza még zárva volt. Ez utóbbiakat csupán akkor nyitottunk ki, amikor az idegen dolgozók már kissé megnyugodtak.

Az adatrögzítést itt is akkor kezdtük el, amikor az első *A. subterranea* dolgozó megtalálta a csalétket. A megfigyeléseket ugyanúgy ketten végeztük, 5-5 kolóniát figyelve.

Egy megfigyelés 30 másodpercig tartott, amelyet minden kolóniánál 2 és fél perccel később ismételtük 2 órán keresztül. A megfigyelések során rögzítettük a mézes vízbe belehordott, ill. a csalétekről a fészekbe szállított, táplálékkal átítatott eszközök számát és típusát is.

### 3.4.2 Adatelemzés

A csalétekre hordott összesített eszközök számát a négy potenciális kompetitor hangyafaj (*F. fusca*, *T. cf. caespitum*, *C. vagus* és *F. polycytena*) jelenlétében és hiányában (kontrol) kevert lineáris modellekkkel (GLMM, negatív binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés) elemeztük. A modellünkben az eszközök száma mint függő változó, a kezelés típusa (kontrol és négy kompetitor) pedig mint magyarázó faktor szerepeltek. Külön modellekben hasonlítottuk össze az eszköztípusonként a csalétekre hordott eszközök számát (GLMM, negatív binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés). Modelljeinkben az eszközök száma mint függő változó, a kezelés típusa pedig mint magyarázó faktor szerepeltek. Az előbbiekkkel megegyező modellkonstrukciókat alkalmaztunk a csalétekről elszállított eszközök összesített és típusonkénti számának elemzésére is. A további részletekért lásd a 3.2.2. alfejezet utolsó bekezdését.

## 3.5 Negyedik vizsgálat: Egyéni különbségek szerepe az eszközhasználó viselkedésben

### 3.5.1 Kísérleti felállítás

A vizsgálat során nyolc *A. subterranea* kolóniával dolgoztunk, amelyek származási helye, hozzátvetőleges mérete és laboratóriumi tartási körülményei megegyeztek a korábbi vizsgálatoknál leírtakkal. Az egy hetes akklimatizációs idő lejárta után kolóniánként egy-egy alkalóniát hoztunk létre, melyek 20-20 egyedi színkóddal jelölt dolgozóból, valamint 5-10 lárvából álltak. A dolgozók kiválasztása véletlenszerűen történt, részben a fészek belsejéből származó, részben a fészek perifériás részein tartózkodó dolgozók közül. A dolgozók jelölését eltérő színű Edding márkájú alkoholos filctollak segítségével végeztük. Az alkalóniákat műanyag fészekdobozokban (H 12,5 cm × SZ 8,5 cm × M 7,5 cm) helyeztük el, melyekben egy 5 cm × 5 cm-es, folyamatosan nedvesen tartott szivacskendőt, valamint ennek a tetejére, hogy azt félig lefedje, egy 6 cm átmérőjű és 1,5 cm magas, az alkalóniák számára fészkelőhelyül szolgáló műanyag kupakot helyeztünk el. Minden fészekdoboz egy

átlátszó műanyag csővel (kb. 1 cm-es átmérő és 5 cm-es hossz) csatlakozott a fészekdobozzal megegyező méretű arénához, ahol a dolgozók a táplálékgyűjtést végezték.

A csalétekként szolgáló mézes víz keverési aránya és adagolása, ill. a hangyák számára biztosított eszközök típusa és elrendezése ugyanaz volt, mint az előző (harmadik) vizsgálat esetén. A csalétek a bejáratától kb. 8 cm-re, míg az eszközhalmok az aréna legvégében, kb. 12 cm-re az aréna bejáratától kerültek elhelyezésre.

Minden alkalóniával három ismétlést végeztünk. A kísérletek során videokamerákkal rögzítettük az eseményeket, majd a felvételek első három óráját elemeztük ki. Az elemzés során feljegyeztük az első ráhordási és elszállítási esemény idejét, a mézes vízbe behordott, ill. abból a fészekbe szállított, táplálékkal átítatott eszközök számát és típusát, valamint, hogy melyik egyedileg jelölt dolgozó végezte az adott feladatot.

Sajnos a vizsgálat során a nyolc alkalóniából négyenél a dolgozók nagy része elpusztult, így csupán a másik négy megmaradt alkalóniáról sikerült felhasználható mennyiségű adatot nyernünk.

### **3.5.2 Adatelemzés**

A ráhordott és elszállított eszközök számának kapcsolatát kolónia és egyedi szinten Spearman-féle rangkorrelációval elemeztük. A dolgozók által a csalétekre hordott és elszállított eszköz számának hatását az eszköztípusok számára kevert lineáris modellekkel (GLMM, Poisson hibatag, maximum likelihood illesztés) elemeztük. Modelljeinkben az eszközök típusa (kis és nagy talajrög, fenyőtű, levél- és szivacsdarab) mint függő változó, az eszközök száma pedig mint magyarázó faktor szerepeltek. Mindkét modellünk esetében a kolóniák száma mint random változó szerepelt. A további részletekért lásd a 3.2.2. alfejezet utolsó bekezdését.

## **3.6 Ötödik vizsgálat: Két eszközhasználó faj összehasonlítása**

### **3.6.1 Kísérleti felállítás**

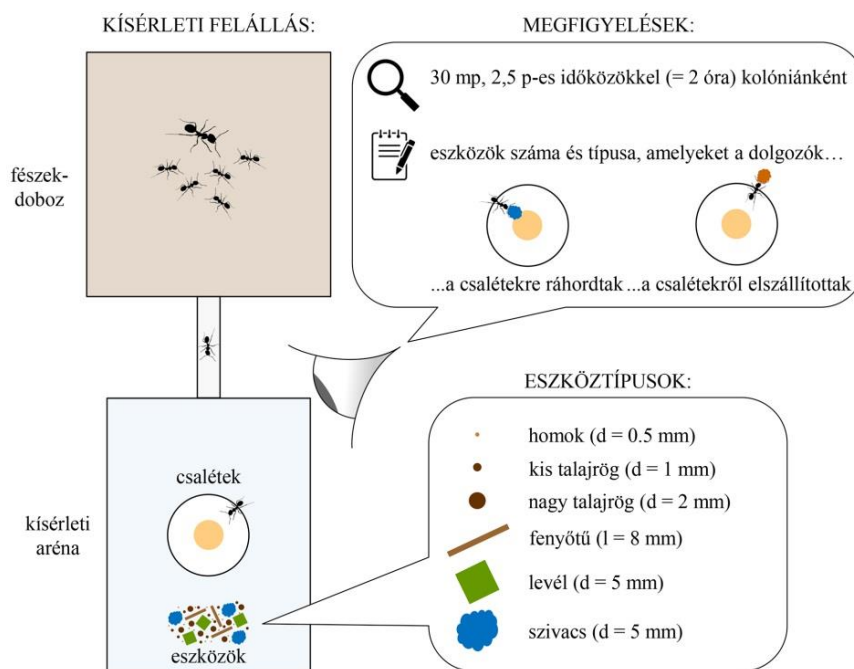
A vizsgálat során 5-5 laborban nevelt kolóniával dolgoztunk mind az *A. subterranea*, mind a *M. structor* esetében. Mindegyik kolónia körülbelül 25-40 dolgozóból és egyetlen királynőből állt. A hangyákat műanyag fészekdobozokban (H 12 cm × SZ 12 cm × M 10 cm)



helyeztük el, melyekben biztosítottunk számukra a fészkeléshez szükséges anyagokat (talaj, avar). A fészekdobozokat egy átlátszó műanyag csővel (kb. 1 cm-es átmérő és 5 cm-es hossz) csatlakoztattuk az arénákhoz (H 13,5 cm × Sz 10 cm × M 7,5 cm), melyek a megfigyelések színhelyéül szolgáltak. A kolóniák egyéb tartási körülményei megegyeztek az előző vizsgálatoknál leírtakkal.

Csalétekként az előző vizsgálatokhoz hasonlóan mézes vizet (méz és víz 1:3 arányú keverékét) használtunk, melyet egy 0,5 ml térfogatú csepp formájában helyeztünk egy kb. 4 cm-es átmérőjű műanyag korongra. A csalétek az aréna közepén, kb. 7 cm-re az aréna bejáratától kerültek elhelyezésre (**5. ábra**). A hangyák számára hatféle eszközt biztosítottunk: homokszemeket (kb. 0,5 mm-es átmérő), kis talajrögöket (kb. 1 mm-es átmérő), nagy talajrögöket (kb. 2 mm-es átmérő), fenyőtűdarabokat (kb. 5 mm-es hosszúság), levéldarabokat (kb. 5 mm-es átmérő) és szivacsdarabokat (kb. 5 mm-es átmérő). Az eszközöket itt is egyenlő arányban összekevertük (minden eszköztípusból kb. 7 cm<sup>3</sup>-es mennyiséget használva), az eszközhalmokat pedig a csalétektől kb. 4 cm-re helyeztük el.

Az adatrögzítés módja és a felvett adatok megegyeztek a második és harmadik vizsgálatnál leírtakkal.



**5. ábra.** Az összehasonlító vizsgálat menetét bemutató sematikus ábra.

### 3.6.2 Adatelemzés

A hangyafajok és a különböző típusú eszközök hatását a csalétkekre ráhordott eszközök számára kevert lineáris modell (GLMM, Poisson hibatag, maximum likelihood illesztés) segítségével elemeztük. A modellben az eszközök típusa (homok, kis és nagy talajrög, fenyőtű, levél- és szivacsdarab), a hangyafaj (*A. subterranea*, *M. structor*), valamint a kettő interakciója mint magyarázó faktorok, a kolónia pedig mint random faktor szerepeltek. Hasonló modellel elemeztük a hangyafajok és a különböző eszközök hatását a csalétkéről elszállított eszközök számára (GLMM, Poisson hibatag, maximum likelihood illesztés). A modellben az eszközök típusa, a hangyafaj, valamint a kettő interakciója mint magyarázó faktorok, a kolónia pedig mint random faktor szerepeltek.

A különböző eszközök csalétkekre való ráhordási dinamikáját Cox regressziós modell segítségével elemeztük. A modellben az eszközök típusa, a hangyafaj, valamint a kettő interakciója mint magyarázó faktorok, a kolónia pedig mint random faktor szerepeltek.

A két hangyafaj közötti, az eszközökkel történő táplálékelszállításhoz köthető időbeli különbségeket randomizációs modellekkel hasonlítottuk össze. Külön modellekben hasonlítottuk össze az eszközök csalétkekre való ráhordásának és ezeknek a fészekbe szállításának a megkezdési idejét, valamint a kettő között eltelt időt is. A fajok kolóniánkénti értékeiből, azok összes lehetséges kombinációjával megegyező számú véletlenszerű modellt építettünk. A döntésünket az összesített eredmények alapján kapott p értékek segítségével hoztuk meg.

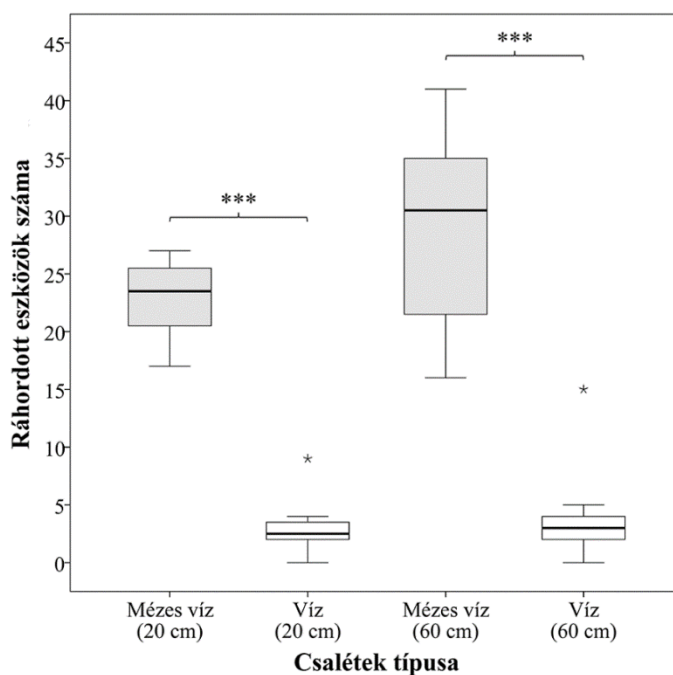
A randomizációs modellek esetében az összes lehetséges kombinációk számát a  $CombN$  függvénnyel, míg az értékek összes véletlenszerű kombinációját a  $Combset$ , valamint a  $vsetdiff$  függvényekkel kaptuk meg (*DescTools* csomag, Signorell és mtsai. 2020; *vecsets* csomag, Witthoft 2018). A további részletekért lásd a 3.2.2. alfejezet utolsó bekezdését.

## 4. Eredmények

### 4.1 Első vizsgálat: Valódi eszközhasználat vagy kétkomponensű viselkedés?

#### 1. kísérlet: A folyadék típusának és a távolság hatása

Az *A. subterranea* dolgozók távolságtól függetlenül szignifikánsan több eszközt hordtak bele a mézes vízbe, mint a vízbe ( $z=13,11$ ;  $p<0,001$ ), és ugyancsak több eszköz került az aréna bejáratától távolabb (60 cm) elhelyezett csalétkékbe, mint a bejáratához közelebbiekbe (20 cm) ( $z=2,10$ ;  $p<0,05$ ) (6. ábra). A mézes víz esetében a kis talajrögök voltak a leggyakrabban használt eszközök ( $5,69<z<9,11$ ;  $p<0,05$ ), míg a másodikkak a nagy talajrögök bizonyultak ( $2,72<z<4,49$ ;  $p<0,05$ ). A többi eszköz használati preferenciájában nem volt kimutatható szignifikáns különbség ( $-1,93<z<-0,32$ ;  $0,30<p<1,00$ ).



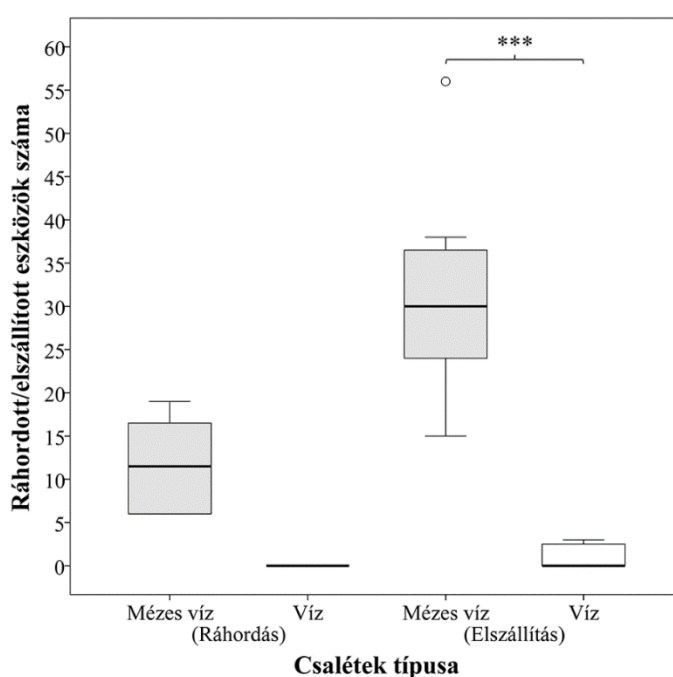
**6. ábra.** Az *Aphaenogaster subterranea* dolgozók által a kétféle csalétkre ráhordott eszközök száma, amikor a csalétek 20, ill. 60 cm-re helyezkedtek el az aréna bejáratától (\*\*\*:  $p<0,001$ ).

Míg a mézes víz esetében intenzív elszállítást figyeltünk meg, addig a vízről egyetlen eszközt sem szállítottak el a dolgozók. Az aréna bejáratától távolabbi csalétekről szignifikánsabb több táplálékkal átítatott eszköz került elszállításra, mint a közelebbiekről ( $z=3,66$ ;  $p<0,001$ ). Az elszállítás során a leggyakrabban használt eszközök a kis és a nagy

talajrögök voltak ( $6,70 < z < 12,74$ ;  $p < 0,001$ ), míg a többi eszköz preferenciájában nem volt kimutatható szignifikáns különbség ( $-2,10 < z < -0,88$ ;  $0,22 < p < 0,90$ ).

## 2. kísérlet: Az előre befedett folyadékok hatása

Az előre befedett mézes vízzel ellentétben a dolgozók az előre befedett vízbe nem hordtak további eszközöket (7. ábra). A mézes víz esetében a legkevésbé preferált eszközök a nagy talajrögök és a fenyőtűdarabok, azaz a legnehezebb eszközök voltak ( $-4,13 < z < -3,43$ ;  $p < 0,05$ ), míg a többi eszköz preferenciájában nem volt kimutatható szignifikáns különbség ( $0,41 < z < 1,40$ ;  $0,63 < p < 0,99$ ).

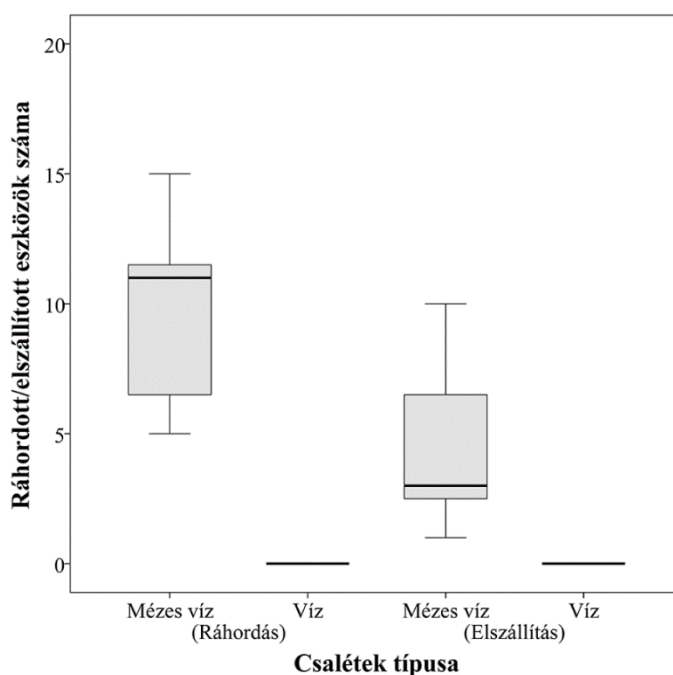


**7. ábra.** Az *Aphaenogaster subterranea* dolgozók által a kétféle csalétekre ráhordott és onnét elszállított eszközök száma, amikor a csalétek előre be voltak fedve fenyőtűdarabokkal (\*\*\*:  $p < 0,001$ ).

A dolgozók összességében szignifikánsan több eszközt szállítottak el a mézes vízről, mint a vízről ( $z=9,53$ ;  $p < 0,001$ ) (7. ábra). Fontos ugyanakkor megjegyezni, hogy az a néhány eszköz, amely a vízről került elszállításra sosem jutott el a fészekig, ugyanis a dolgozók már az arénában eldobálták őket. A mézes víz esetében a fenyőtűdarabok voltak a leggyakrabban elszállított eszközök ( $4,51 < z < 6,70$ ;  $p < 0,001$ ), míg a többi eszköz preferenciájában nem volt kimutatható szignifikáns különbség ( $0,59 < z < 3,03$ ;  $0,09 < p < 0,98$ ).

### 3. kísérlet: A kisméretű folyadékcseppek hatása

A kisméretű mézesvíz-cseppekkel ellentétben a dolgozók a kisméretű vízcseppekre egyetlen eszközt sem hordtak rá (**8. ábra**). A mézesvíz-cseppek esetében a legkevésbé preferált eszközök a nagy talajrögök voltak ( $-3,64 < z < -2,76$ ;  $p < 0,05$ ). A többi eszköz preferenciájában nem volt kimutatható szignifikáns különbség ( $0,17 < z < 2,58$ ;  $0,07 < p < 1,00$ ), bár a dolgozók előnyben részesítették a kis talajrögöket a fenyőtűdarabokkal szemben ( $z = 3,68$ ;  $p < 0,01$ ).



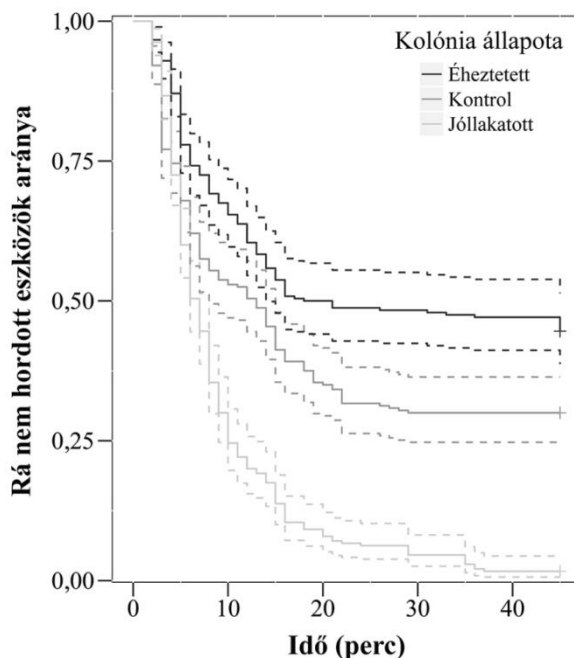
**8. ábra.** Az *Aphaenogaster subterranea* dolgozók által a kétféle csalétekre ráhordott és onnét elszállított eszközök száma, amikor a csalétek kis cseppek formájában voltak felkínálva a hangyáknak.

Eszközök elszállítása csak a mézesvíz-cseppekről történt. Ennek során a leginkább preferált eszközök a kis talajrögök voltak ( $3,19 < z < 3,49$ ;  $p < 0,05$ ), bár a kis talajrögök és a fenyőtűdarabok preferenciájában nem volt kimutatható szignifikáns különbség ( $z = 1,42$ ;  $p = 0,62$ ).

### 4. kísérlet: A kolónia éhségi állapotának hatása

A kolóniák éhségi állapota jelentős hatással volt az eszközhordás intenzitására és a ráhordott eszközök számára (**9. ábra**). A kolóniák jóllakatottsága esetén mind az eszközhordás intenzitása ( $7,03 < z < 10,96$ ;  $p < 0,001$ ), mind a ráhordott eszközök (fenyőtűdarabok) száma szignifikánsan magasabb volt ( $6,73 < z < 8,23$ ;  $p < 0,001$ ), mint a

kolóniák éheztetett és kontrol állapotában. Hasonlóképpen, amikor a kolóniák éheztetve voltak, mind az eszközhordás intenzitása ( $z=-4,25$ ;  $p<0,001$ ), mind a ráhordott eszközök száma szignifikánsan alacsonyabb volt ( $z=-3,82$ ;  $p<0,001$ ), mint a kontrol állapotban.

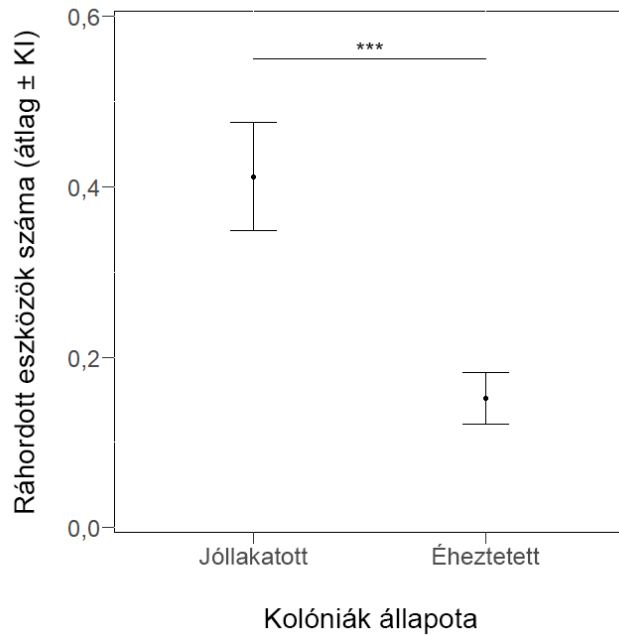


**9. ábra.** Az eszközhordás dinamikája az *Aphaenogaster subterranea* kolóniáinak különböző éhségi állapotában (éheztetett, kontrol, jóllakatott). Az x tengelyen az eltelt idő, az y tengelyen pedig a rendelkezésre álló (még rá nem hordott) eszközök (fenyőtűdarabok) aránya látható. A szaggatott vonalak a megfelelő függvény 95%-os konfidencia határait mutatják.

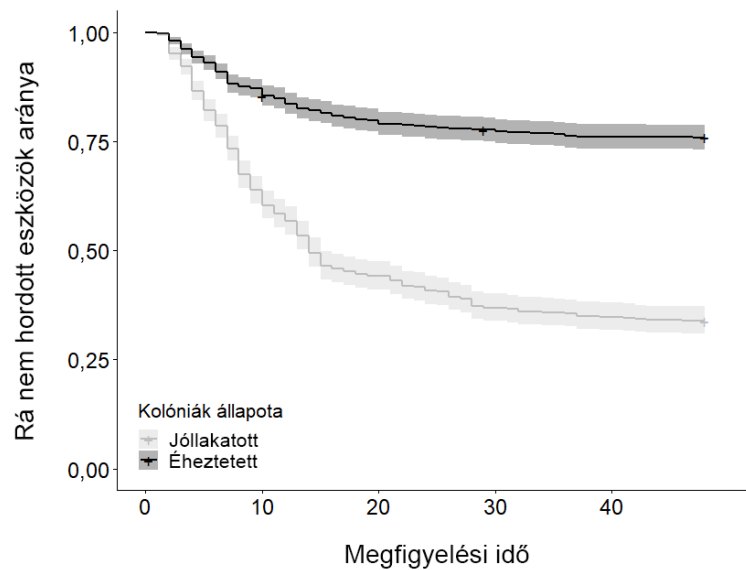
#### 4.2 Második vizsgálat: Éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozásának hatása az eszközhasználó viselkedésre

Amikor a kolóniák éheztetve voltak, a dolgozók összességében szignifikánsan kevesebb eszközt (fenyőtűdarabot) hordtak rá a csalétkekre, mint a kolóniák jóllakatott állapotában ( $z=-9,323$ ;  $p<0,001$ ) (**10. ábra**), illetve mindezt szignifikánsan kisebb intenzitással (azaz lassabban) is tették ( $z=-17,13$ ;  $p<0,001$ ) (**11. ábra**).

A jóllakatási periódusok (1., 3. és 5. hét) között a ráhordott eszközök számának tekintetében nem volt kimutatható szignifikáns különbség ( $-1,44<z<1,00$ ;  $0,32<p<0,90$ ), míg a ráhordás intenzitásában csupán az első és az ötödik hét között ( $z=3,55$ ;  $p<0,01$ ), az utóbbinál intenzívebb (gyorsabb) ráhordással. A többi hét között nem volt szignifikáns a különbség ( $-1,88<z<-1,83$ ;  $0,15<p<0,16$ ).



**10. ábra.** A ráfordott eszközök (fenyőtűdarabok) átlagos száma (mintából számolt átlagok, 95%-os konfidencia intervallum) az *Aphaenogaster subterranea* kolóniáinak jóllakatott és éheztetett állapotában.



**11. ábra.** Az eszközhordás dinamikája az *Aphaenogaster subterranea* kolóniáinak jóllakatott és éheztetett állapotában. Az x tengelyen az eltelt idő, az y tengelyen pedig a rendelkezésre álló (még rá nem hordott) eszközök (fenyőtűdarabok) aránya látható. A sátozott területek a megfelelő függvény 95%-os konfidencia határait mutatják.

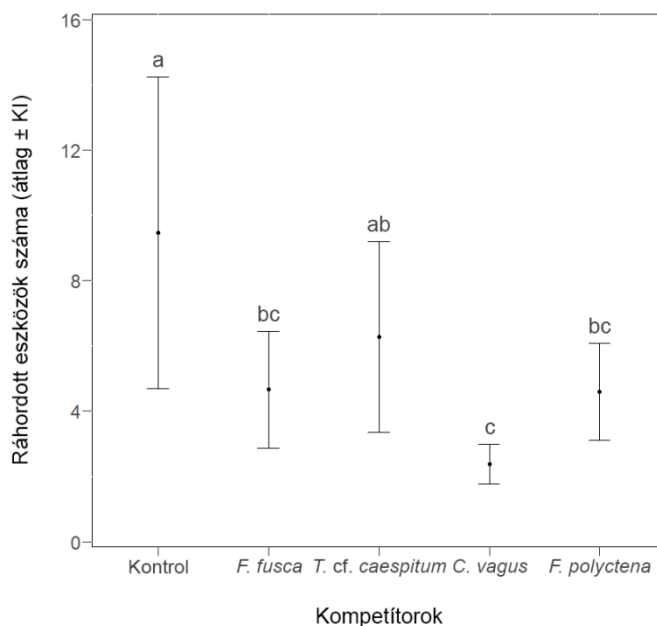
Az éheztetési periódusok (2., 4. és 6. hét) között a ráfordott eszközök számát tekintve csak a második és a negyedik hét között volt szignifikáns a különbség, az előbbinél nagyobb számú eszköz ráfordásával ( $z=3,25$ ;  $p<0,01$ ). A többi hét között nem volt kimutatható szignifikáns különbség ( $-1,80 < z < 1,68$ ;  $0,17 < p < 0,21$ ). A ráfordás intenzitásának tekintetében

szintén a második héten voltak a legaktívabbak a kolóniák, jóval intenzívebb (gyorsabb) ráhordást mutatva, mint a negyedik ( $z=5,20$ ;  $p<0,001$ ) és a hatodik ( $z=3,87$ ;  $p<0,001$ ) héten. A negyedik és hatodik hét között ugyanakkor nem volt szignifikáns a különbség ( $z=-2,01$ ;  $p=0,09$ ).

### 4.3 Harmadik vizsgálat: Allospecifikus kompetítorok hatása az eszközhasználó viselkedésre

#### *Ráhordott eszközök száma*

Az *A. subterranea* dolgozók összességében szignifikánsan kevesebb eszközt hordtak rá a csalétkekre a kompetítorok jelenlétében, mint azok hiányában ( $-5,32<z<-2,82$ ;  $0,001<p<0,01$ ). Ez alól csupán a *T. cf. caespitum* jelenlétében végzett kísérlet képezett kivételt, amely nem különbözött szignifikánsan a kontrol állapottól ( $z=-1,65$ ;  $p=0,10$ ) (**12. ábra**). A kompetítorokat összehasonlítva csak a *T. cf. caespitum* és a *C. vagus* között találtunk szignifikáns különbséget ( $z=3,71$ ;  $p<0,01$ ), az előbbi jelenlétében szignifikánsan több eszköz ráhordásával az *A. subterranea* dolgozók részéről. A többi kompetítor között nem volt kimutatható szignifikáns különbség e tekintetben ( $-2,50<z<2,55$ ;  $0,08<p<1,00$ ).

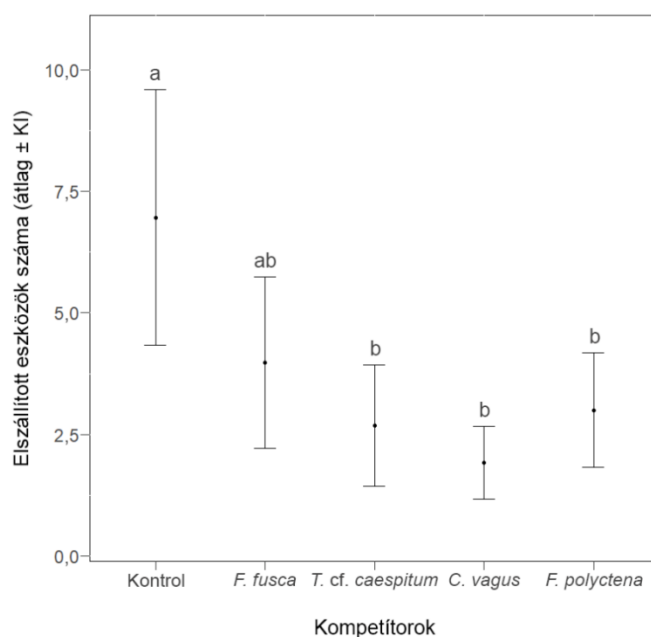


**12. ábra.** Az *Aphaenogaster subterranea* dolgozók által a kontrol kísérletben, ill. a különböző kompetítorok jelenlétében ráhordott eszközök átlagos száma (mintából számolt átlagok, 95%-os konfidencia intervallum). Az eltérő betűjelek szignifikáns különbséget ( $p<0,05$ ) jelölnek.



### Elszállított eszközök száma

Az *A. subterranea* dolgozók összességében szignifikánsan kevesebb táplálékkal átítatott eszközt szállítottak el a csalétkekről a kompetítorok jelenlétében, mint azok hiányában ( $-4,16 < z < 2,72$ ;  $0,001 < p < 0,01$ ), kivéve a *F. fusca*-t, amelynél csak marginálisan szignifikáns volt a különbség ( $z = -1,92$ ;  $p = 0,054$ ) (13. ábra). A különböző kompetítorokat összehasonlítva nem volt kimutatható szignifikáns különbség az elszállított eszközök számában ( $-1,49 < z < 2,31$ ;  $0,12 < p < 0,99$ ).



**13. ábra.** Az *Aphaenogaster subterranea* dolgozók által a kontrol kísérletben, ill. a különböző kompetítorok jelenlétében elszállított eszközök átlagos száma (mintából számolt átlagok, 95%-os konfidencia intervallum). Az eltérő betűjelek szignifikáns különbséget ( $p < 0,05$ ) jelölnek.

### Eszközpreferencia a ráhordás során

A kis talajrögből az *A. subterranea* dolgozók szignifikánsan kevesebbet hordtak rá a csalétkekre a kompetítorok jelenlétében a kontrol állapothoz képest ( $-8,86 < z < 4,02$ ;  $p < 0,001$ ), ismét csak a *T. cf. caespitum*ot kivéve, amelynél nem volt szignifikáns a különbség ( $z = -1,82$ ;  $p = 0,07$ ). A nagy talajrögből a dolgozók szignifikánsan kevesebbet hordtak a *F. fusca* ( $z = -2,14$ ;  $p < 0,05$ ) és a *C. vagus* ( $z = -3,89$ ;  $p < 0,001$ ) jelenlétében, míg a *T. cf. caespitum* ( $z = -1,73$ ;  $p = 0,08$ ) és a *F. polycytena* ( $z = -0,47$ ;  $p = 0,64$ ) esetében nem találtunk szignifikáns különbséget. A fenyőtű- ( $-0,93 < z < 1,12$ ;  $0,26 < p < 0,89$ ) és a levéldarabok ( $-1,83 < z < -0,78$ ;  $0,07 < p < 0,44$ ) ráhordását tekintve nem volt szignifikáns különbség egyik kompetítor jelenlétében sem a kontrol állapothoz képest. A szivacsdarabokból a *C. vagus* jelenlétében

szignifikánsan többet hordtak rá a csalétkekre a dolgozók a kontrolhoz képest ( $z=2,29$ ;  $p<0,05$ ), míg a többi kompetitor jelenlétében nem volt szignifikáns a különbség ( $-1,36<z<1,74$ ;  $0,08<p<0,17$ ).

#### *Eszközpreferencia az elszállítás során*

Az elszállítás során a kis talajrögből ( $-5,84<z<-2,37$ ;  $0,001<p<0,05$ ) és a nagy talajrögből ( $-4,65<z<-2,14$ ;  $0,001<p<0,05$ ) szignifikánsan kevesebbet szállítottak el a dolgozók a kompetitorok jelenlétében, mint azok hiányában. A többi eszköz, így a fenyőtű- ( $-0,70<z<1,65$ ;  $0,10<p<1,00$ ), levél- ( $-1,55<z<-0,73$ ;  $0,12<p<0,47$ ), ill. a szivacsdarabok ( $-1,91<z<1,25$ ;  $0,06<p<0,84$ ) esetében nem volt kimutatható szignifikáns különbség.

#### *Eszközráhordás és -elszállítás kezdete*

Sem a csalétkek felfedezése és az első ráhordási esemény között eltelt idő, ( $0,97<t<1,90$ ;  $0,06<p<0,48$ ), sem az első ráhordási és az első elszállítási esemény között eltelt idő ( $-1,25<t<0,38$ ;  $0,22<p<0,89$ ) tekintetében nem volt szignifikáns különbség a kontrol állapot és a kompetitorok jelenlétében végzett kísérletek között.

### **4.4 Negyedik vizsgálat: Egyéni különbségek szerepe az eszközhasználó viselkedésben**

#### *Eszközhasználat alkolónia szinten*

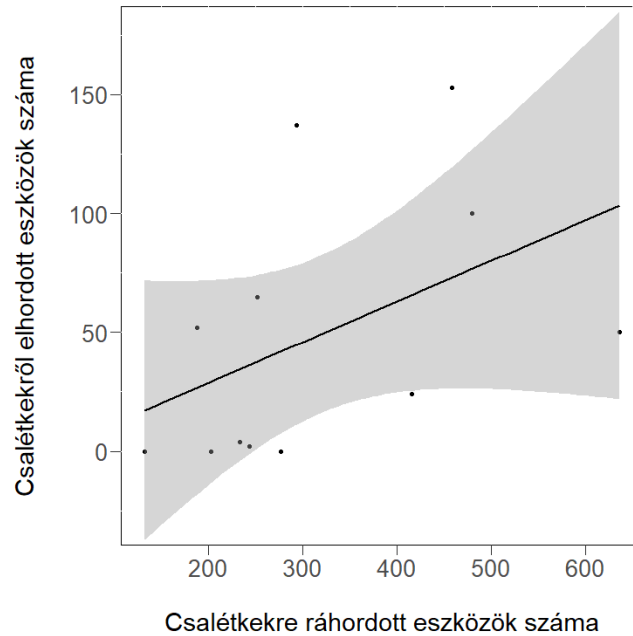
A ráhordott és elszállított eszközök száma marginálisan szignifikánsan korrelált ( $\rho=0,57$ ;  $p=0,05$ ), azaz a dolgozók minél több eszközt hordtak rá a csalétkekre, annál több táplálékkal átítatott eszközt is szállítottak el azokról ( $z=4,00$ ;  $p<0,001$ ; GLMM:  $z=4,00$ ;  $p<0,001$ ) (**14. ábra, F2. táblázat**).

A csalétkek felfedezése és az első ráhordási esemény között eltelt idő átlagosan  $11,8 \pm 9,2$  perc ( $n=12$ ), az első ráhordási és az első elszállítási esemény között eltelt idő pedig  $48,1 \pm 11,1$  perc ( $n=9$ ) volt (**F2. táblázat**).

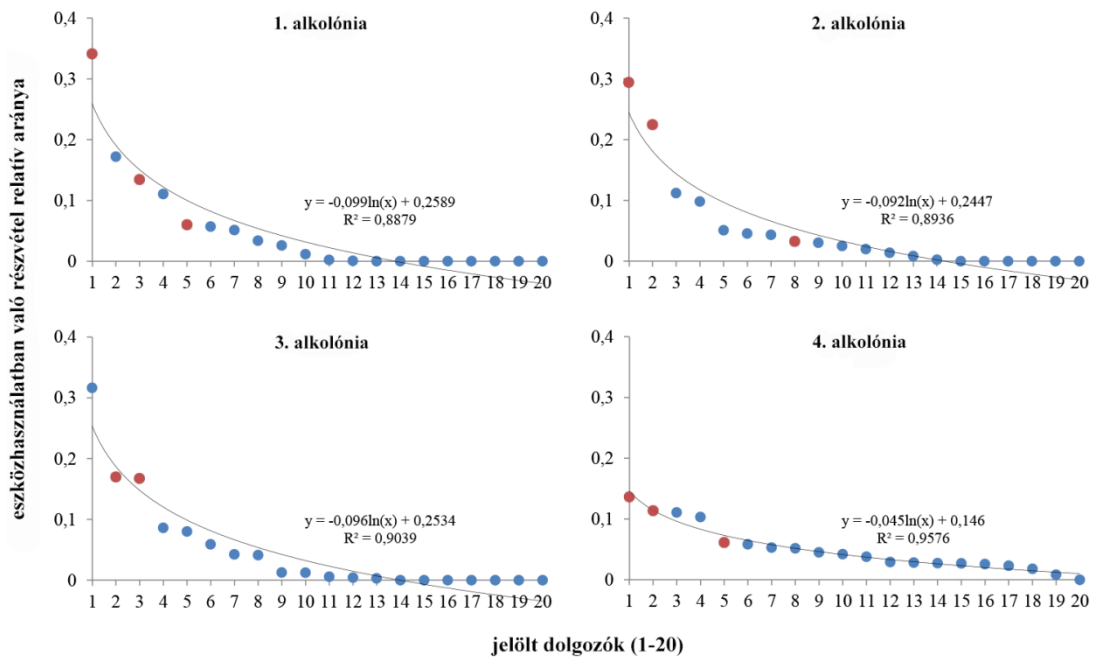
Mind a ráhordás, mind az elszállítása során a leginkább preferált eszköz a kis talajrög volt, a ráhordás során a használt eszközök 80%-át, az elszállítás során pedig azok 79%-át kitevé (**F3-4. táblázatok**).

*Eszközhasználat egyedi szinten*

Bár mindegyik alkalónia esetében a dolgozóknak legalább a fele részt vett az eszközök ráhordásában és elszállításában, a legtöbb eszközhasználati esemény csupán néhány dolgozóhoz volt köthető (15. ábra).



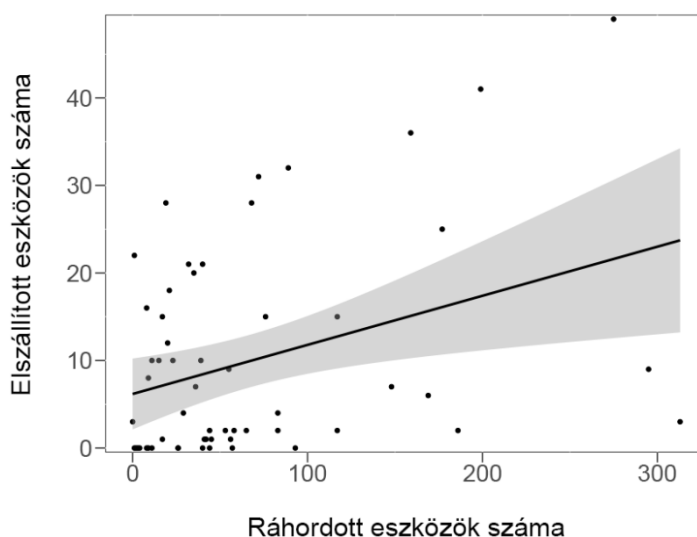
**14. ábra.** Az *Aphaenogaster subterranea* dolgozók által a csalétkekre ráhordott és onnét elszállított eszközök száma közötti összefüggés alkalónia szinten. A sátirozott terület a megfelelő függvény 95%-os konfidencia intervallumának felel meg.



**15. ábra.** Az *Aphaenogaster subterranea* dolgozók eszközhasználatban való részvételének relatív aránya a négy alkalóniában. A piros körök a ráhordást megkezdő dolgozókat jelzik.

Általában az a dolgozó, amely megtalálta a csalétket, szinte rögtön, a felfedezést követő 1-2 percen belül el is kezdte az eszközök ráhordását, mindössze két esetben történt meg, hogy a ráhordás kezdete jobban kitolódott, és magát a ráhordást nem a csalétket felfedező dolgozó kezdte meg (**F2. táblázat**). Az eszközhasználó dolgozók leggyakrabban mind az eszközök ráhordásában, mind azok elszállításban részt vettek, csupán ritkábban fordult elő, hogy egy-egy dolgozó csak az egyik vagy csak a másik folyamatot végezte.

Az egyénileg ráhordott és elszállított eszközök száma szignifikánsan korrelált ( $\rho=0,29$ ;  $p<0,05$ ) (GLMM:  $z=2,68$ ;  $p<0,01$ ), azaz minél több eszközt hordtak rá a csalétekre az egyes dolgozók, annál több táplálékkal átítatott eszközt is szállítottak el azokról (**16. ábra**). Továbbá kimutatható volt, hogy az egyes dolgozók minél több eszköz ráhordását és elszállítását végezték, annál több típusú eszközt is használtak ennek során ( $z=5,78$ ;  $p<0,001$ ).



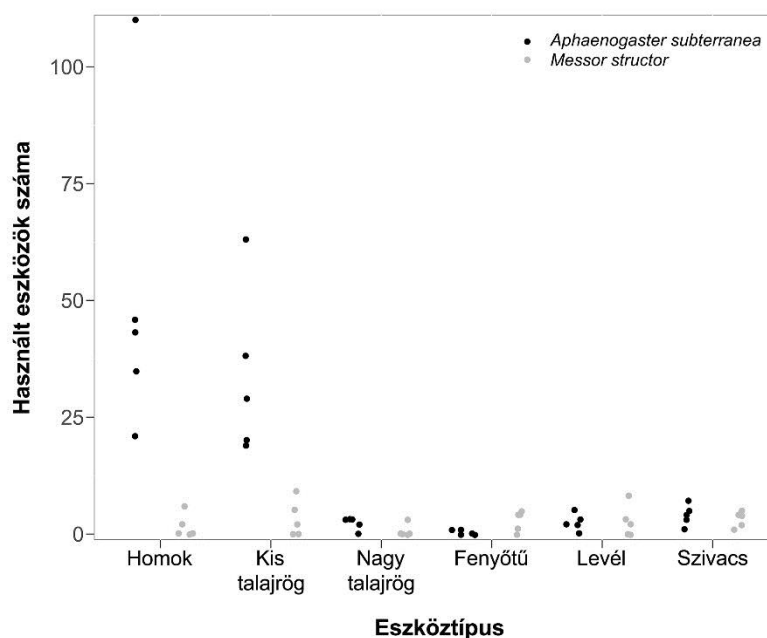
**16. ábra.** Az *Aphaenogaster subterranea* dolgozók által a csalétekre ráhordott és onnét elszállított eszközök száma közötti összefüggés egyedi szinten. A sátozott terület a megfelelő függvény 95%-os konfidencia intervallumának felel meg.

#### 4.5 Ötödik vizsgálat: Két eszközhasználó faj összehasonlítása

##### *Ráhordott és elszállított eszközök száma*

Összességében az *A. subterranea* dolgozók szignifikánsan több eszközt hordtak a mézes vízbe, mint a *M. structor* dolgozók (GLMM  $z = 9,33$ ;  $p<0,001$ ) (**17. ábra**). A *M. structor* dolgozók szignifikánsan kevesebb homokszemet ( $z=-9,33$ ;  $p<0,001$ ), kis talajrögöt ( $z=-8,45$ ;  $p<0,001$ ) és nagy talajrögöt ( $z=-1,98$ ;  $p=0,047$ ) hordtak a csalétekbe, mint

az *A. subterranea* dolgozók. Ezzel ellentétben a fenyőtűdarabokból a *M. structor* dolgozók hordtak szignifikánsan többet a csalétekbe ( $z=2,58$ ;  $p<0,01$ ). A levél- és szivacsdarabok használatában nem volt szignifikáns különbség a két faj között ( $0,21<z<0,64$ ;  $p>0,526$ ).



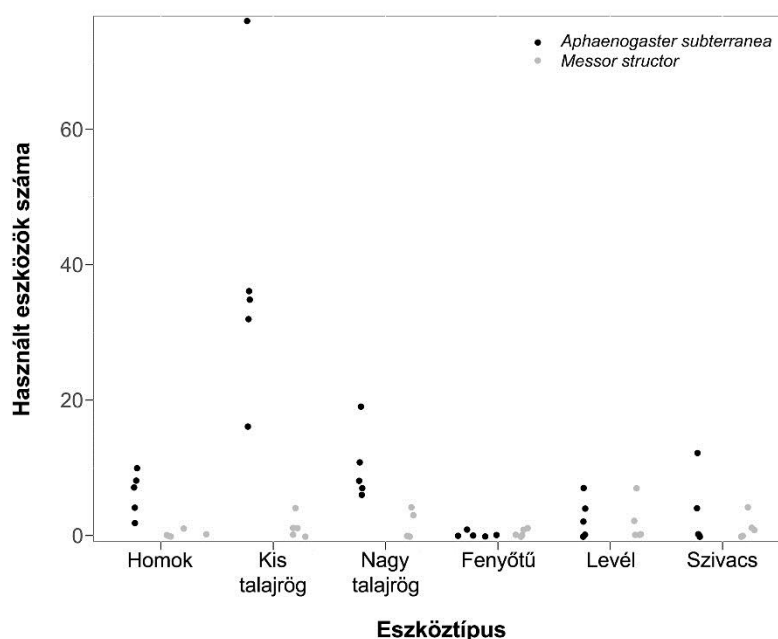
**17. ábra.** Az *Aphaenogaster subterranea* (fekete pontok) és a *Messor structor* (szürke pontok) dolgozói által a mézes vízbe hordott különböző eszközök száma.

Az *A. subterranea* dolgozók összességében szignifikánsan több táplálékkal átítatott eszközt szállítottak el a csalétekről, mint a *M. structor* dolgozók ( $z=4,49$ ;  $p<0,001$ ) (**18. ábra**). Az *A. subterranea* esetében szignifikánsan több homokszem ( $z=4,486$ ;  $p<0,001$ ), kis talajrög ( $z=8,433$ ;  $p<0,001$ ), nagy talajrög ( $z=4,943$ ;  $p<0,001$ ) és szivacsdarab ( $z=2,058$ ;  $p=0,039$ ) került elszállításra, mint a *M. structor* esetében. Az elszállított fenyőtűdarabok és levelek mennyiségét tekintve ezzel szemben nem volt kimutatható szignifikáns különbség a két faj között ( $-0,57<z<0,85$ ;  $p>0,395$ ).

### *Eszközpreferencia*

Az *A. subterranea* esetében a ráhordás során a homokszemek voltak a leginkább preferált eszközök ( $2,98<z<10,11$ ;  $0,001<p<0,035$ ), a kis talajrögök pedig a második leggyakrabban használt eszközök ( $6,21<z<8,45$ ;  $p<0,001$ ) (**17. ábra**). A többi eszköz preferenciájában nem volt szignifikáns különbség ( $-2,35<z<2,22$ ;  $p>0,176$ ). A *M. structor* esetében ezzel szemben nem találtunk szignifikáns különbséget a különböző eszközök ráhordási preferenciájában ( $2,65<z<2,65$ ;  $p>0,086$ ).

A táplálékkal átítatott eszközök elszállítás során az *A. subterranea* esetében a kis talajrögök voltak a legpreferáltabb eszközök ( $5,32 < z < 9,65$ ;  $p < 0,001$ ), ezeket követték a nagy talajrögök és a homokszemek, ám ezen két eszköz preferenciájában nem találtunk szignifikáns különbséget ( $z = 2,19$ ;  $p = 0,240$ ) (**18. ábra**). A többi eszköz preferenciájában szintén nem volt kimutatható szignifikáns különbség ( $0,56 < z < 2,72$ ;  $p > 0,071$ ). Az *A. subterranea*-val ellentétben a *M. structor* dolgozók nem mutattak preferenciát egyik eszköz iránt sem ( $-1,94 < z < 1,57$ ;  $p > 0,381$ ), habár homokszemekből szignifikánsan kevesebbet szállítottak el, mint a többi eszközből ( $-4,15 < z < -3,74$ ;  $p < 0,01$ ).



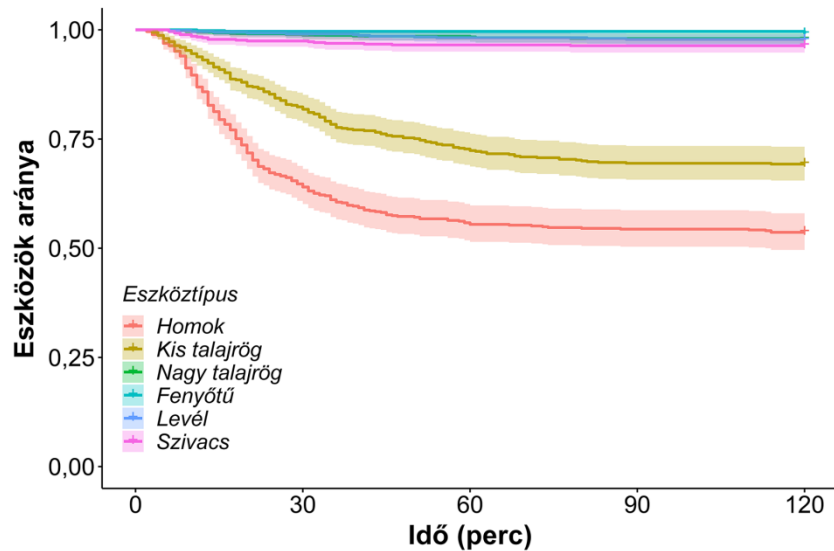
**18. ábra.** Az *Aphaenogaster subterranea* (fekete pontok) és a *Messor structor* (szürke pontok) dolgozói által a mézes vízről elszállított különböző eszközök száma.

#### *Eszközhasználat intenzitása*

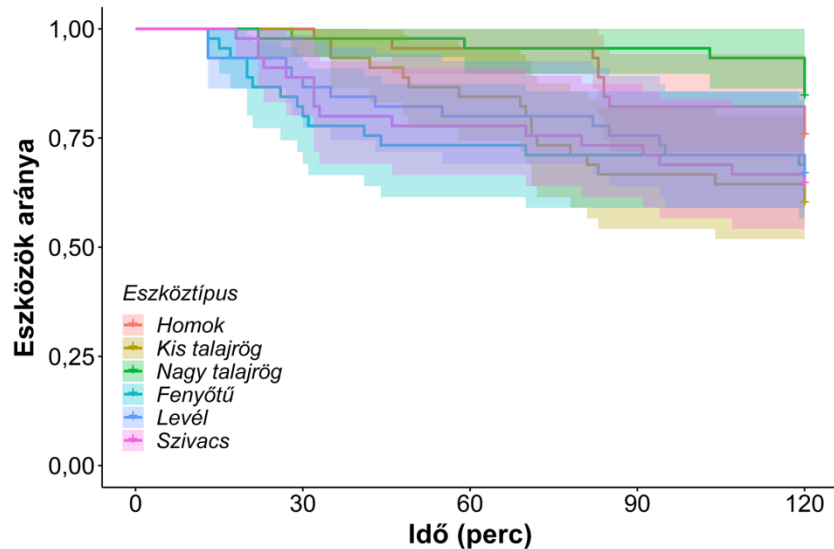
Az eszközök ráhordásának intenzitását (azaz a csalétekre egységnyi idő alatt ráhordott eszközök számát) tekintve az *A. subterranea* dolgozók szignifikánsan gyorsabbnak bizonyultak, mint a *M. structor* dolgozók ( $z = 3,55$ ;  $p < 0,001$ ). Előbbiek a homokszemeket ( $6,54 < z < 12,85$ ;  $p < 0,001$ ) és a kis talajrögöket ( $8,26 < z < 9,89$ ;  $p < 0,001$ ) szignifikánsan gyorsabban hordták rá a csalétekre, mint a többi eszközt (**19. ábra**). Ezzel szemben a *M. structor* esetében nem volt kimutatható szignifikáns különbség a különböző eszközök használatának az intenzitásában ( $-2,01 < z < 2,21$ ;  $p > 0,231$ ) (**20. ábra**).

#### *Eszközráhordás és -elszállítás kezdete*

A csalétek felfedezésének és a ráhordás megkezdésének az idejét összehasonlítva az *A. subterranea* dolgozók szignifikánsan hamarabb kezdték még a ráhordást, mint a *M. structor* dolgozók ( $p < 0,001$ ). Ugyanez volt kimutatható az első eszközhordás és az első elszállítás között eltelt idő összehasonlítása esetén is ( $p < 0,001$ ).



**19. ábra.** Az eszközhordás dinamikája az *Aphaenogaster subterranea* esetében. Az x tengelyen az eltelt idő, az y tengelyen pedig a rendelkezésre álló (rá nem hordott) eszközök aránya látható. A sátirozott területek a megfelelő függvény 95%-os konfidencia intervallumának felelnek meg.



**20. ábra.** Az eszközhordás dinamikája a *Messor structor* esetében. Az x tengelyen az eltelt idő, az y tengelyen pedig a rendelkezésre álló (rá nem hordott) eszközök aránya látható. A sátirozott területek a megfelelő függvény 95%-os konfidencia intervallumának felelnek meg.

## 5. Diskusszió

### 5.1 Első vizsgálat: Valódi eszközhasználat vagy kétkomponensű viselkedés?

Eredményeink alátámasztják hipotézisünket, miszerint az *A. subterranea*-nál megfigyelt viselkedés, melynek során a hangyák különböző törmelékanyagokat hordanak bele a folyékony táplálékba, majd a táplálékkal impregnált anyagokat szállítják el a fészükbe, valódi eszközhasználatnak, nem pedig egy két különálló folyamatból (egy általános védekező reakcióból és egy egyszerű táplálékszállításból) álló viselkedésnek minősül. A kísérleteink során a dolgozók egyértelműen különbséget tettek a folyékony táplálék (mézes víz) és a tápláléknak nem minősülő folyadék (víz) között, valamint sokkal több energiát fektettek a fészüktől távolabb elhelyezkedő mézesvíz-cseppek eszközökkel történő kiaknázásába. Ezenfelül a dolgozók olyan folyadékokba is hordtak eszközöket, amelyek valószínűleg nem hordozták magukban a beleragadás vagy befulladás veszélyét, mint amilyen a fenyőtűdarabokkal előre befedett mézes víz vagy a nagyon apró mézesvíz-cseppek. Végül pedig a kolóniák éhségi állapota szintén jelentős hatással volt a hangyák eszközhordásának intenzitására és a ráhordott eszközök számára, igaz nem olyan módon, mint ahogyan azt előzetesen feltételeztük.

A kísérleteink során a hangyák határozott preferenciát mutattak a csalétekként felkínált mézesvíz-cseppek iránt a vízcseppekkel szemben. Ez ellentmond annak a hipotézisnek, miszerint a hangyáknál megfigyelhető törmelékráhordás a különböző folyadékfelszínekre egy egyszerű védekező viselkedésnek tekinthető, hiszen annak ellenére, hogy a két folyadék egyszerre volt felkínálva a dolgozók számára, azok szignifikánsan több eszközt hordtak a mézes vízbe, mint a vízbe. Eredményeink hasonlóak a más vizsgálatokban tapasztaltakéhoz, melyekben az olyan tápláléknak nem minősülő folyadékokra, mint a víz vagy a petrolátum a ráhordás nem, vagy nem minden esetben valósult meg (McDonald 1984; Banschbach és mtsai. 2006; Lőrinczi 2014; Maák és mtsai. 2017; Lőrinczi és mtsai. 2018). Ha azt feltételezzük, hogy a dolgozók fenyegetésként tekintenek a különféle folyadékokra, így a felszínük befedése a beleragadás vagy befulladás elkerülését szolgálja, akkor mindkét csalétek esetén ugyanolyan (vagy legalábbis hasonló) mértékű ráhordást kellett volna tapasztalnunk. A mézes víz vízzel szembeni preferenciáját magyarázhatná természetesen a két folyadék viszkozitásának különbözősége (ti. hogy a viszkozusabb mézesvíz-cseppek nagyobb fenyegetést jelentenek a dolgozók számára, így intenzívebb ráhordást váltanak ki belőlük), ugyanakkor a korábbi vizsgálatok (ld. Lőrinczi és mtsai. 2018) alapján a viszkozitás nincs



jelentős hatással az *A. subterranea* eszközhordására, legalábbis a folyékony táplálékok (mézes víz és méz) esetében. Mindezek alapján tehát azt feltételezhetjük, hogy a dolgozók kifejezetten azzal a céllal hordanak eszközöket a mézes vízbe, mert azt kiaknázandó táplálékforrásnak tekintik, következésképpen az eszközhordás nem egy védekező reakció a veszélyforrást jelentő folyadékokkal szemben, hanem a hangyák táplálékszerző viselkedésének szerves részét képezi.

Az alaphipotézisünknek megfelelően a hangyák szignifikánsan több eszközt hordtak a fészektől távolabbi családokba, mint a fészekhez közelebb esőkbe. Ez az eredmény konzisztens az ún. „központi helyre gyűjtögetés” („central place foraging”) teóriával (Orians és Pearson, 1979), mely szerint a fészektől, mint a kolónia központi helyétől növekvő távolságra a dolgozók próbálják maximalizálni a visszaszállított táplálék mennyiségét annak érdekében, hogy ezzel ellensúlyozzák a fészektől nagyobb távolságban történő kereséssel járó költségeket. Más szavakkal, egy dolgozónak jobban megéri több időt és/vagy energiát fektetnie a táplálékkeresésbe, ha már eleve nagyobb távolságot megtett a fészektől a kiaknázandó táplálékforrásig. Ezt a kapcsolatot már Davidson (1978) is megfigyelte a magvakkal táplálkozó ráncos aratóhangya (*Pogonomyrmex rugosus*) esetében, melynek dolgozói a fészektől távolabbi erősebb preferenciát mutattak a nagyobb magvak felé a kisebbekkel szemben. Schmid-Hempel (1984) hasonló mintázatot figyelt meg a sivatagi fűrgehangyánál (*Cataglyphis bicolor*), amely sokkal kitartóbban keresgélt táplálék után olyan helyeken, amelyek távolabbi estek a fészektől. Az eredményeink magyarázatára ugyanakkor egy másik lehetőség is felmerül, amely az *Aphaenogaster* fajok kompetitív képességével áll kapcsolatban, ezen fajok ugyanis a hangyák kompetitív hierarchia szerinti osztályozása alapján általában a szubdomináns vagy szubordinált kategóriába esnek (Fellers 1987; Cerdá és mtsai. 1997; Holway 1999; Stukalyuk és Radchenko 2011). Minthogy a fészektől távolabbi eső táplálékforrásokat sokkal nagyobb eséllyel találhatják meg más, gyakran dominánsabb hangyafajok, az *Aphaenogaster* dolgozók gyors reagálása és a táplálék eszközökkel történő gyors befedése kulcsfontosságú lehet a sikerük érdekében. Itt fontos megjegyezni, hogy az eszközök folyékony táplálékba való hordása más célt is szolgálhat a táplálékszállításán kívül. Több terepi vizsgálat során is megfigyelték, hogy más hangyafajok képviselői sokkal kisebb eséllyel fedezik fel és monopolizálják azokat a táplálékforrásokat, amelyeket az *Aphaenogaster* dolgozók előtte befedtek eszközökkel (Fowler 1982; Banschbach és mtsai. 2006; Lőrinczi 2014). Még abban az esetben is, ha a domináns kompetitorok elűzik az *Aphaenogaster* dolgozókat a táplálékról, utóbbiak később visszatérhetnek, és elhordhatják a

más fajok által ignorált táplálékkal átítatott eszközöket, mint azt az *A. rudis* esetében is megfigyelték (Fellers és Fellers 1976).

Agbogba (1985) eredményeivel ellenében, az általunk előzőleg eszközökkel (fenyőtűdarabokkal) befedett mézesvíz-cseppek szintén kiváltották az eszközhordást az *A. subterranea* esetében, míg az ugyanígy befedett vízcseppeket a dolgozók teljes mértékben ignorálták. Ennek a magyarázatára két lehetőség is felmerülhet. Az egyik lehetőség, hogy a dolgozók próbálták még jobban befedni a veszélyesnek vélt folyadékfelszínt, ám ebben az esetben, hasonlóan a fentiekhez, a két csalétek esetén hasonló mértékű ráhordást kellett volna tapasztalnunk. A másik lehetséges magyarázat, hogy a további eszközök ráhordása a táplálékforrás hatékonyabb kiaknázását szolgálhatta. Feltételezhető, hogy a fenyőtűdarabok között lévő kisméretű szabad folyadékfelszínek további eszközök ráhordására ösztönözték a dolgozókat, miáltal azok maximalizálni tudták a táplálékon lévő eszközök számát, főleg a kisebbeket és könnyebben mozgathatókat. A fenyőtűdarabok ugyanis a relatíve nagy méretük miatt sokkal nehezebben kezelhetőek, mint más, kisebb és mobilisabb eszközök (pl. kis talajrögök, szivacsdarabok), a sebesség pedig feltehetőleg kulcsfontosságú szerepet játszik az *A. subterranea* táplálékszerzése során. A korábbi vizsgálatok során már kimutatták, hogy az *A. subterranea* dolgozók optimalizálják az eszközválasztásukat, ezáltal minimalizálva a befektetett időt és energiát, így számukra a leginkább preferált eszközök általában az olyan kisméretű és könnyen mozgatható eszközök, mint például a kis talajrögök (Maák és mtsai. 2017; Lőrinczi és mtsai. 2018). Ez a preferencia a jelen vizsgálat során is megmutatkozott, ugyanis a dolgozók jobban előnyben részesítették a könnyebben mozgatható eszközöket a nagyobbakkal és nehezebbekkel szemben. Az eszközválasztás optimalizációja magyarázatot adhat arra is, hogy Agbogba (1985) kísérletében miért nem váltott ki további eszközráhordást a méz és talajszemcsék keveréke az *A. subterranea* esetében, hiszen ott már eleve a dolgozók számára kedvező méretű és tömegű eszközök voltak jelen a csalétken.

Az alaphipotézisünknek megfelelően a hangyák a kis cseppekben felkínált folyadékokba is hordtak eszközöket, de ebben az esetben is csak a mézesvíz-cseppekre, a vízcseppeket, csakúgy, mint a második kísérleti felállásban, ignorálták a dolgozók. Ezek a mézesvíz-cseppek olyan kis méretűek voltak, hogy a dolgozók mindössze egy-két eszközt tudtak csak elhelyezni rajtuk (**F2. ábra**). A méretükből következően a hangyák feltehetőleg nem tekintettek veszélyforrásként ezekre az apró cseppekre, ennek megfelelően, ha az eszközráhordás csupán egy általános védekező mechanizmus lenne, akkor azt vártuk volna, hogy a mézesvíz-cseppekből a dolgozók egyszerűen csak táplálkoznak, anélkül, hogy eszközöket hordanak rájuk. Ezek az eredmények, valamint korábbi megfigyeléseink,

miszerint a dolgozók a szinte már alig látható folyékonytáplálék-maradványokra is hordanak eszközöket, megerősítik azt, hogy nem a beleragadás vagy belefulladás veszélye, hanem a táplálékszerzés igénye az, ami kiváltja a ráhordó viselkedést a folyékony táplálék jelenlétében. Eredményeink egy másik fontos aspektusa, hogy talán magyarázatot adhatnak a táplálékszállító eszközhasználat ökológiai kontextusára, azaz, hogy ez hogyan és miért alakult ki, ill. milyen helyzetekben fordul elő a hangyák természetes élőhelyein. Annak ellenére ugyanis, hogy magát a viselkedést már évtizedekkel ezelőtt megfigyelték, a mai napig nincs közvetlen bizonyítékunk arra, hogy ez egy általánosan előforduló jelenség lenne a természetben. Fellers és Fellers (1976) ugyan leírták, hogy a rothadó gyümölcsök leve, ill. ízeltlábúak testnedvei előidézték az eszközhordást különböző *Aphaenogaster* fajoknál, sőt, mi is megfigyeltük az *Aphaenogaster beccarii* esetében, hogy kettétört lisztkukacra is hordtak rá eszközöket (Módra, személyes megfigyelés), ugyanakkor az ilyen típusú táplálékforrások természetben történő relatíve ritka előfordulása megkérdőjelezi fontosságukat az eszközhasználat evolúciójában. Így például a sérült vagy nemrégiben elpusztult ízeltlábúak hemolimfája nagyon hamar megalvad, ezután pedig a hangyák egyszerűen darabokat harapnak ki belőle (Agbogba, 1985), vagy egyszerűen az egész tetemet egyben szállítják vissza a fészekbe (Lőrinczi, személyes megfigyelés). A különböző szipókások (pl. levéltetvek, pajzstetvek, kabócák) által kiválasztott mézharmat, amely egy általánosan hozzáférhető táplálékforrás a legtöbb hangya számára (Hölldobler és Wilson, 1990; Delabie 2001), ugyanakkor egy lehetséges magyarázattal szolgálhat az eszközhasználat természetes előfordulására. Minthogy a növényekről a talajra lecsepegő mézharmat fontos táplálékul szolgálhat az *Aphaenogaster* fajok számára is, egy ilyen jellegű táplálékforrás hatékony kiaknázásának igénye nagyban hozzájárulhatott az eszközhasználat kialakulásához a földtörténeti múltban. Megfigyeléseink, miszerint a hangyák a kisméretű táplálékcsoppecre is hordanak eszközöket, megerősítik ezt a hipotézist.

Ugyancsak az alaphipotézissel összhangban, a kolóniák éhségi állapota jelentősen befolyásolta a hangyák eszközhordásának intenzitását és a ráhordott eszközök számát, bár pont fordítva, mint ahogyan azt előfeltételeztük. Minthogy az *Aphaenogaster* fajoknál az eszközökkel történő táplálékszállítás egy jóval hatékonyabb módja a folyékony táplálék szállításának, mint a begyben („belsőleg”) történő tápláléktranszport, így azt feltételeztük, hogy amikor a kolóniák éheztenek, akkor a megnövekedett táplálékigény miatt a dolgozók jóval intenzívebb ráhordást fognak végezni, és nagyobb számú eszközt is használnak fel, mint a kolóniák kontrol vagy jóllakatott állapotában. Ezzel ellentétben, mind az eszközhordás intenzitása, mind a ráhordott eszközök száma szignifikánsan magasabbnak

bizonyult a kolóniák jóllakatottsága esetén az éheztetett és kontrol állapotukhoz képest. Az egyik lehetséges magyarázat, hogy a hosszú éheztetés után a dolgozók először a saját szénhidrátszükségletüket próbálták kielégíteni a táplálék eszközökkel történő elszállítása előtt. Az ehhez hasonló, hosszú éhezést követő megnövekedett táplálkozási idő jól ismert más hangyafajok esetében is (Josens és Roces 2000). Számos esetben megfigyelhető volt, hogy a mézes vízbe eszközöket hordani próbáló *A. subterranea* dolgozók a táplálkozó fészektársaik falába ütköztek, és csak úgy tudták az eszközöket a folyadékba helyezni, ha előbb átverekedték magukat a tömegben. Egy másik lehetséges magyarázat az eszközhordás intenzitásának és a ráhordott eszközök számának növekedésére a kolóniák jóllakatott állapotában a fentebb már említett táplálékrejtő viselkedés lehet, amely a fölös, ám a későbbiekben szükség esetén kiaknázható táplálék kompetitorok előli elrejtését szolgálhatja. Hasonló megfigyelésekről számoltak be a *S. invicta* esetében is, mely faj kolóniáinak mézet kínáltak fel azok különböző tápláltsági állapotában (Barber és mtsai. 1989). Amikor a kolóniákat éheztettek, a dolgozók helyben elfogyasztották a felkínált mézet, míg a kolóniák jóllakatottsága esetén a dolgozók különböző törmelékanyagokat hordtak a fészükből a mézbe, majd néhány órával vagy nappal később szállították el a mézzel bevont eszközöket a fészükbe. Qin és mtsai. (2019) hasonló megfigyelésekről számoltak be ugyanennél a fajnál, és kimutatták, hogy a *S. invicta* dolgozók, ha jóllakottak, szilárd táplálékok esetében is mutatják ezt a táplálékrejtő viselkedést. Egy harmadik lehetséges magyarázat, hogy miután a kolóniák megtapasztalnak egy elhúzódó éhezést, azzal kompenzálják, hogy nagyobb mértékben aknáznak ki egy táplálékforrást, felkészülve ezzel egy következő éhezési periódusra. Hasonló viselkedést figyeltek meg a fészektársaik tetemeivel táplálkozó kis vöröshangya (*Formica polyctena*) esetében is a kolóniáik éhezési stresszt követő jóllakatott állapotában (Maák és mtsai. 2020). A kolóniák jóllakatottsága esetén a dolgozók a felkínált tetemek nagy részét elszállították a fészekbe, ahol aztán azok elfogyasztásra kerültek, méghozzá sokkal nagyobb arányban, mint az éheztetés előtti periódusban. Fontos ugyanakkor hangsúlyozni, hogy annak ellenére, hogy eredményeinket nehéz interpretálni, azok még így is az alternatív (kétkomponensű viselkedés) hipotézis ellen szólnak. Ha ugyanis az eszközhordás egy általános védekezési reakció lenne a különböző folyadékokba való beleragadás vagy belefulladás ellen, akkor, függetlenül a kolóniák aktuális éhségi állapotától, mindhárom kísérleti felállás esetén hasonló intenzitású és mértékű eszközhordást kellett volna tapasztalnunk.

Jóllehet eredményeink nem zárják ki annak lehetőségét, hogy az eszközhordás elsődleges funkciója a táplálék kompetitorok elől való elrejtése, több megfigyelésünk is arra

utal, hogy a viselkedés fő célja sokkal inkább a táplálékszállítás elősegítése lehet, legalábbis a vizsgált fajnál. Így például a kolóniák standard táplálása mellett (kétnaponta történő etetés) a dolgozók néhány óra alatt képesek teljesen elszállítani a felkínált mézesvíz-cseppet a kapott eszközök segítségével (Módra, személyes megfigyelés). Ezenfelül, az eszközök ráhordása és elszállítása párhuzamosan zajló folyamatok ennél a fajnál, ami különösen hatékonyá teszi a táplálékszerzést, ugyanis amikor szabad folyadékfelszínek jelennek meg az elszállított eszközök helyén, arra a dolgozók nagyon hamar újabb eszközöket hordanak. A korábbi vizsgálatok alapján ráadásul az *A. subterranea* eszközhasználata nagymértékben flexibilis, ugyanis a dolgozók eszközválasztása nagyban függ a felkínált folyadék típusától, a táplálék és az eszközök távolságától, az eszközök hozzáférhetőségétől, sőt még attól is, hogy egy dolgozó éppen ráhordást vagy elszállítást végez az adott csalétken (Lőrinczi és mtsai. 2018). Így például a tápláléknak nem minősülő folyadékok befedésére a dolgozók inkább a nagyobb méretű eszközöket használják, míg ezzel szemben a folyékony táplálékok jelenlétében a kisebb és könnyebben hordható eszközök iránt mutatnak erős preferenciát. Ezenfelül a dolgozók képesek megtanulni, hogy hogyan tegyék még hatékonyabbá az egyes eszközök (például a szivacsdarabok) használatát azzal, hogy átalakítják (feldarabolják) őket, ezáltal növelve meg a kezelhetőségüket. Kérdés mindazonáltal, hogy vajon a hangyák különbözőképpen viselkednek-e akkor, ha egy tápláléknak nem minősülő folyadékfelszín kell befedniük (védekezésükkel a beleragadás vagy belefulladás ellen) vagy valamilyen folyékony táplálékot kell elrejtetniük a kompetítoraik elől. Természetesen fennállhat annak is lehetősége, hogy az eszközhordás kontextustól függően kettős funkciót tölt be, azaz egyes esetekben lehetővé teszi a táplálék befedését és megőrzését, míg más esetekben a táplálék azonnali visszaszállítását a fészekbe.

## **5.2 Második vizsgálat: Éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozásának hatása az eszközhhasználó viselkedésre**

Tekintve, hogy az előző vizsgálatunk negyedik (éheztetéses) kísérletének eredményeit nehezen tudtuk interpretálni, ezért megismételtük a kísérleti felállást úgy, hogy 6 héten át, hetente váltogattuk az éheztetési és a jóllakatási periódusokat. Kíváncsiak voltunk egyrészt arra, hogy a korábbi kísérlet eredményei valósak-e, másrészt arra, hogy az eszközhordás mintázata megváltozik-e a hetek előrehaladtával, feltételezve, hogy a hangyák megszokják az éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozását. Vizsgálatunk a korábbi kísérlettel

megegyező, ám az első predikciónkkal ellentétes eredményt adott, azaz a kolóniák éheztetett állapotában a dolgozók összességében szignifikánsan kevesebb eszközt hordtak rá a csalétkekre, ill. mindezt kisebb intenzitással (lassabban) tették, mint a kolóniák jóllakatottsága esetén. A második predikciónkkal ellentétben nem találtunk jelentős különbségeket a ráhordott eszközök számának és a ráhordás intenzitásának tekintetében sem az éheztetési, sem a jóllakatási periódusok között.

Jelen vizsgálatunk megerősíteni látszik a korábbi kísérlet eredményeit, miszerint a kolóniák éhségi állapota jelentős hatással van az *A. subterranea* dolgozók eszközhasználatára, bár a predikciónkkal ellentétben a ráhordott eszközök száma, ill. az eszközhasználat intenzitása nem a kolóniák éheztetett, hanem azok jóllakatott állapotában volt a legmagasabb. Mindezek alapján valószínűleg konzisztens viselkedésnek tekinthető, hogy amikor éheznek a kolóniák, akkor a dolgozók kevésbé aktívak az eszközhasználat terén, míg, ha jóllakottak, nagyobb aktivitást mutatnak e tekintetben, hasonlóan a tűzhangyáknál (*Solenopsis* spp.) megfigyelt mintázathoz (Barber és mtsai. 1989; Qin és mtsai. 2019). Ennek legvalószínűbb oka a táplálékrajtító viselkedésben keresendő, amely a fentiekben már részletesen tárgyalásra került (ld. 5.1 fejezet), de természetesen nem vethető el a többi lehetséges magyarázat sem, mint az egyéni szénhidrátszükséglet kielégítése, ill. a táplálékforrás nagyobb mértékű kiaknázása egy hosszabb éhezési periódust követően.

A 6 héten át, hetente történő éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozása ellenére nem találtunk jelentős különbségeket a ráhordott eszközök számának és a ráhordás intenzitásának tekintetében sem az éheztetési, sem a jóllakatási periódusok között, azaz a kolóniák éheztetett és jóllakatott állapotai közötti különbségek mindvégig megmaradtak. Predikciónkat arra alapoztuk, hogy a dolgozók esetleg felismerik, majd megtanulják az éheztetési és jóllakatási hetek periodikus váltakozásának mintázatát, és ennek megfelelően változtatnak majd eszközhasználatukon, ami a hetek előrehaladtával a kolóniák éheztetett és jóllakatott állapotai közötti különbségek lecsökkenéséhez vezet majd. Más hangyáknál ugyanis megfigyelték már korábban, hogy a dolgozók képesek néhány nap alatt megtanulni, hogy mikor kapnak táplálékot, sőt még azt is, hogy az mennyi ideig lesz számukra elérhető (Cammaerts és Cammaerts 2016). A tapasztalatszerzés előnyeit jól demonstrálja Langridge és mtsai. (2004) vizsgálata, amelyben kimutatták, hogy a ligeti kéreghangya (*Leptothorax albipennis*) kolóniái az új fészkelőhelyre való költözések során képesek jelentősen lerövidíteni az ehhez szükséges időt, ha a kolónia tagjai már kellő tapasztalatot szereztek a korábbi költözések alkalmával. Az *A. subterranea* dolgozók tehát feltehetőleg képesek felismerni a táplálék elérhetőségének időbeli mintázatát és azt memorizálni, ám kérdés, hogy

ehhez hány és milyen időközönkénti ismétlésre van szükségük. Lehetséges, hogy a vizsgálatunkban túl sok idő telt el az egyes éheztetési és jóllakatási periódusok között, és egy ilyen mintázatot a dolgozók csak jóval hosszabb idő alatt lennének képesek megtanulni, bár természetesen az sem teljesen kizárható, hogy ezek a változások eleve nem is tükröződnek egyértelműen az eszközhasználó viselkedésükben.

### **5.3 Harmadik vizsgálat: Allospecifikus kompetitorok hatása az eszközhasználó viselkedésre**

A vizsgálatunk során kapott eredmények csupán részben támasztják alá hipotézisünket, miszerint a különböző kompetitorok jelenléte által kiváltott stresszhelyzet jelentős hatással van az *A. subterranea* dolgozók eszközhasználatára, és a táplálékretjő viselkedés irányába tolja el azt. A kompetitorok jelenlétében összességében csökkent a ráhordott és elszállított eszközök száma, valamint a dolgozók eszközpreferenciájában is történt változás. A dolgozók ugyanakkor nem részesítették egyértelműen előnyben a nagyobb méretű eszközöket a kisebbekkel szemben, jóllehet szignifikánsan kevesebb kis talajrögöt használtak, mint a kontrol állapotban. A kontrol állapothoz képest sem a csalétek felfedezése és az első ráhordási esemény között eltelt idő, sem az első ráhordási és az első elszállítási esemény között eltelt idő tekintetében nem volt különbség, így a harmadik predikciónk csak részben teljesült. A negyedik predikciónkkal ellentétben a kompetitor típusának (erős, gyenge) és/vagy méretének (kicsi, nagy) nem volt jelentős hatása a dolgozók eszközhasználatra.

A predikciónknak megfelelően a kompetitorok jelenlétében az *A. subterranea* dolgozók szignifikánsan kevesebb eszközt hordtak rá a csalétekre, ill. szállítottak el azokról a kontrol állapottal összehasonlítva. Feltételeztük, hogy a kompetitorok (különösen a *C. vagus* és a *F. polycytena*) negatív hatással lesznek az *A. subterranea* dolgozók eszközhasználatára, hiszen az idegen dolgozók jelenléte egyrészt felbolydítja a kolóniát, ami jelentősen akadályozza majd az eszközhordás és -szállítás folyamatát, másrészt a rezidens dolgozók a táplálékforrás kiaknázása helyett a fészük és a táplálék védelmét fogják előtérbe helyezni. Számos korábbi vizsgálatban kimutatták, hogy a domináns hangyafajok abundanciájuknak, nagyfokú agresszivitásuknak, stb. köszönhetően erős kompetíciós nyomást gyakorolhatnak a szubordinált fajokra, jelentősen korlátozva azok hozzáférését a különböző kiegészítőkhöz (Fellers 1987; Cerdá és mtsai. 1998; Savolainen és Vepsäläinen 1988; Bestelmeyer 2008).

Tekintve azonban, hogy a vizsgálatunkban az *A. subterranea* dolgozók jelentős számbeli fölényükből fakadóan viszonylag gyorsan végeztek a kompetitorokkal, a ráhordott és elszállított eszközök számának csökkenésének hátterében sokkal inkább a dolgozók által máskülönben leginkább preferált kis talajrög használatának csökkenése – mint feltételezett optimalizáció – állhat (ld. alább).

Bár a predikciónkkal ellentétben az *A. subterranea* dolgozók nem részesítették egyértelműen előnyben a nagyobb méretű eszközöket a kisebbekkel szemben, szignifikánsan kevesebb kis talajrögöt használtak a kontrol állapothoz képest mind a ráhordás, mind az elszállítás során. Ahogyan azt már a korábbi vizsgálatok is kimutatták, az *A. subterranea* dolgozók képesek optimalizálni az eszközválasztásukat a változó körülményeknek megfelelően, így például, amikor a dolgozók olyan folyadékfelszínnel találkoznak, amit igrkeeznek minél gyorsabban befedni, akkor általában a nagyobb méretű eszközöket részesítik előnyben (Lőrinczi és mtsai. 2018). Tekintve, hogy egy kompetitorokkal teli élőhelyen a táplálékforrás minél rövidebb idő alatt történő kiaknázása kulcsfontosságú lehet a kolóniák számára, a vizsgálatunkban megfigyelt változás a dolgozók eszközpreferenciájában feltehetőleg szintén egyfajta optimalizáció lehet, hiszen a nagyobb méretű eszközökből kevesebbre van szükség a táplálék befedéséhez. A táplálék eszközökkel történő gyors befedésének több előnye is lehet az *Aphaenogaster* fajok számára. Fellers és Fellers (1976) vizsgálata szerint az *A. rudis* dolgozók által a táplálékforrásként szolgáló csalétekre hordott eszközökkel más hangyafajok dolgozói nem törődtek, sőt a már teljesen befedett táplálékot sem fogyasztották, ill. szállították el. Hasonló megfigyelésekről számolt be Fowler (1982) is, aki a vizsgálataiban kimutatta, hogy az *A. fulva* dolgozók által eszközökkel befedett csaléteken kevesebb más fajhoz tartozó hangya jelent meg. A táplálék befedésével az *Aphaenogaster* dolgozók tehát nem csak a már jelenlévő kompetitorok által észlelhető táplálékmennyiséget csökkenthetik, hanem annak az esélyét is, hogy a táplálékforrást további más hangyafajok is felfedezzék. A táplálék eszközökkel történő gyors befedésének egy további előnye, hogy ezáltal lehetővé válik annak elraktározása, hiszen a dolgozók akár napokkal később is visszatérhetnek a ráhordott eszközökért, és elszállíthatják azokat, ahogyan azt már számos fajnál megfigyelték (Fellers és Fellers 1976; Banschbach és mtsai. 2006; Qin és mtsai. 2019; Zhou és mtsai. 2020).

A csalétek felfedezése és az első ráhordási esemény, ill. az első ráhordási és az első elszállítási esemény között eltelt idő tekintetében nem volt különbség a kompetitorok jelenlétében végzett kísérletek és a kontrol állapot között, így a predikciónknak csak az első fele teljesült. Ahogyan azt vártuk, még a más fajhoz tartozó dolgozók jelenléte okozta



stresszhelyzetben sem tolódik ki jelentősen a csalétkék felfedezésétől számított első ráhordási esemény időpontja, ugyanis még ilyenkor is a táplálékba történő eszközhordás az elsődleges reakció a dolgozók részéről. Ennek hátterében elsősorban az állhat, hogy az *A. subterranea*-nál általában az a dolgozó, amelyik elsőként fedezi fel a táplálékforrást rögtön el is kezd abba eszközöket hordani, még azelőtt, hogy további fészektársakat rekrutálna (ld. 5.4. fejezet). Ez egy erős kompetíciós helyzetben különösen előnyös lehet, hiszen az így elrejtett táplálékért a dolgozók később még akkor is visszatérhetnek, ha a kompetítorok esetleg kizárnák őket a táplálékforrásról. A predikciók második fele, miszerint a kompetítorok jelenlétében az első ráhordási és az első elszállítási esemény között eltelt idő kitolódik, nem teljesült. Feltételezésünket arra alapoztuk, hogy a dolgozók a táplálék gyors befedésére és ezáltal a kompetítorok előli elrejtésére fognak törekedni, és emiatt csupán jóval később kezdik meg az eszközök elszállítást. Lehetséges persze, hogy így is történt volna, de a *C. vagus*-on kívül a többi kompetítorral a rezidens dolgozók viszonylag gyorsan végeztek, így mire utóbbiak megkezdték az eszközök elszállítást már egyáltalán nem voltak jelen kompetítorok az arénában. Az első elszállítási esemény időpontjának kitolódásához tehát valószínűleg sokkal több idegen dolgozóra vagy legalábbis azok folyamatos zavaró jelenlétére lett volna szükség a csalétkék körül.

Bár összességében a kompetítorok jelenléte hatással volt az *A. subterranea* dolgozók által ráhordott és elszállított eszközök számára, ill. eszközpreferenciájára, a kompetítor típusának (erős, gyenge) és/vagy méretének (kicsi, nagy) tekintetében nem találtunk jelentős különbségeket. Eredetileg azt vártuk, hogy az erősebb és nagyobb méretű kompetítorok, mint a *C. vagus* és a *F. polycytena* jelenléte nagyobb mértékű zavarást fog jelenti a rezidens dolgozókra, mint az olyan kisebb méretű vagy gyengébb kompetítoroké, mint a *T. cf. caespitum* és a *F. fusca*, ám eredményeink nem támasztották alá a predikciónkat. Mindössze az utóbbi két faj jelenlétében végzett kísérletek eredményei utalnak arra, hogy az *A. subterranea* dolgozók képesek valamilyen szinten különbséget tenni a kompetítorok között, ugyanis az eszközhordás során a *T. cf. caespitum*, az eszközök elszállításkor pedig a *F. fusca* hatása bizonyult a leggyengébbnek. Valószínűleg a két faj dolgozói ilyen kis egyedszámban, valamint a méretbeli (*T. cf. caespitum*) és kompetíciós képességekben (*F. fusca*) meglévő különbségek miatt nem jelentettek komoly fenyegetést a rezidens dolgozók számára, amelyek nagyon gyorsan végeztek is velük a kísérletek során. Az eredményeink alapján úgy tűnik tehát, hogy az *A. subterranea* dolgozók nem tesznek egyértelmű különbséget a más fajhoz tartozó dolgozók között, ha azok csupán kis egyedszámban vannak jelen, vagy legalábbis ez nem tükröződik jelentősen az eszközhasználó

viselkedésükben. Természetes körülmények között valószínűleg más eredményeket kaptunk volna, hiszen ez esetben a kompetítor faj dolgozói is tudtak volna további fészektársakat rekrutálni, ezáltal erősebb kompetíciós nyomást gyakorolva a vizsgált fajra.

Bár eredményeink csupán részben támasztják alá, hogy a különböző kompetítorok jelenléte által kiváltott stresszhelyzet jelentős hatással van az *A. subterranea* eszközhasználatára, nem zárhatjuk ki annak lehetőségét, hogy a domináns hangyafajokkal történő interakcióik szerepet játszhattak az eszközhasználat ma ismert formájának kialakulásában. Az olyan szubordinált fajok körében, mint amilyenek tipikusan az *Aphaenogaster* génusz tagjai (Fellers 1987; Cerdá és mtsai. 1997; Holway 1999; Stukalyuk és Radchenko 2011), számos stratégia figyelhető meg, melyekkel ezen fajok a domináns hangyafajokkal képesek együtt élni. Ilyen például a nagyfokú hőmérsékleti tolerancia, amely lehetővé teszi, hogy a szubordinált faj dolgozói akkor is aktívak tudjanak maradni, amikor a domináns faj kevésbé aktív vagy teljesen inaktív (Fellers 1989; Bestelmeyer 1997; Cerdá és mtsai. 1997, 1998; Lessard és mtsai. 2009). Egy másik ilyen tulajdonság a jó felfedező képesség, azaz amikor a szubordinált faj úgy tud érvényesülni a dominánsakkal szemben, hogy ügyesebben, és ezáltal hamarabb fedezi fel a különböző táplálékforrásokat (Wilson 1971; Fellers 1987; Davidson 1998). Az *A. subterranea*-nál és más *Aphaenogaster* fajoknál megfigyelt táplálék szállító eszközhasználat, hasonlóan az előbb felsorolt stratégiákhoz, jelentősen növelheti ezen fajok kompetíciós képességeit a domináns hangyafajokkal szemben, ráadásul mindez párosulva egyéb, a szubordinált fajokra jellemző előnyös tulajdonságokkal (pl. jó felfedező képesség) komoly adaptív előnyt jelenthet számukra a táplálékszerzés során.

#### **5.4 Negyedik vizsgálat: Egyéni különbségek szerepe az eszközhasználó viselkedésben**

Vizsgálatunk eredményei megerősítik hipotézisünket, miszerint az *A. subterranea*-nál a dolgozók a közöttük lévő egyéni különbségek következtében különböző mértékben vesznek részt az eszközhasználatban. Bár a dolgozók jelentős része végzett ráhordást és/vagy szállítást, a legtöbb eszközhasználati esemény csupán néhány dolgozóhoz volt köthető. Predikcióinkkal megegyezően (1) az eszközök ráhordását szinte minden esetben a csalétket elsőként felfedező dolgozók kezdték meg, még azelőtt, hogy további fészektársakat rekrutáltak volna; (2) a dolgozók többsége mind az eszközök ráhordásában, mind azok elszállításában részt vett, bár akadtak olyan dolgozók is, amelyek csak az egyik vagy csak a másik folyamatot végezték; (3) az egyes dolgozók minél aktívabban vettek részt az

eszközhasználatban, azaz minél több eszköz ráhordását és elszállítását végezték, annál többféle eszköztípust használtak ennek során.

Noha a vizsgált *A. subterranea* alkalóniáknál a legtöbb eszközhasználati esemény a táplálékkereső dolgozók egy kisebb, aktívabb csoportjához volt köthető, valószínűleg minden dolgozó képes erre a feladatra, hiszen volt olyan alkalónia, ahol bár különböző mértékben, de szinte az összes dolgozó részt vett az eszközök ráhordásában és/vagy szállításában. Ez összhangban van a korábbi vizsgálatokkal, melyek szerint a vizsgált *Aphaenogaster* fajoknál az eszközhasználat genetikailag erősen determinált, azaz a teljesen tapasztalatlan (naiv) dolgozók is képesek azt elvégezni (Tanaka és Ono 1978), a szociális tanulásnak pedig, eltérően más eszközhasználó társas rovaroktól, pl. poszméhektől (Alem és mtsai. 2016), nincs szerepe a viselkedésben (Maák és mtsai. 2020). Az, hogy a legtöbb eszközhasználati esemény csupán néhány dolgozóhoz volt köthető megerősíti a korábbi terepi vizsgálatokat, melyek szerint az *A. subterranea*-nál az eszközhasználó dolgozók csak egy kis részét teszik ki a csalátkeken megjelenő táplálékkereső dolgozóknak (Lőrinczi 2014). Maák és mtsai. (2020) az *A. senilis* esetében ugyancsak azt találták, hogy az eszközhasználatban a dolgozók különböző mértékben vesznek részt, sőt, hasonlóan az *A. subterranea*-hoz, csupán a dolgozók egy kis része használ aktívan eszközöket. Banschbach és mtsai. (2006) vizsgálata szerint az *A. rudis*-nál az eszközhasználat szintén egy olyan speciális feladat, amelyet adott időben a dolgozóknak csupán egy kisebb csoportja végez, ugyanis a ráhordást végző dolgozók száma, szemben a táplálékkereső dolgozók össz-számával, nem növekszik együtt a kolóniamérettel. Fontos megjegyezni, hogy mindössze néhány aktív eszközhasználó dolgozó is nagyon gyorsan képes eszközökkel befedni a táplálékot (Banschbach és mtsai. 2006; Lőrinczi 2014; Módra, személyes megfigyelés), mely valószínűleg hozzájárul ahhoz, hogy a dolgozók egy kis része is elegendő a feladat elvégzéséhez. Az *A. senilis* esetében azt is leírták, hogy ha az eszközhasználatban aktívan résztvevő egyedek kísérletesen eltávolításra kerülnek, akkor ezek helyét rögtön átveszi egy másik, addig akár inaktív dolgozó (Maák és mtsai. 2020). A képesség, hogy bármelyik dolgozó képest elvégezni ezt a feladatot adaptív előnyöket hordozhat magában, hiszen a hangyáknál a táplálékkereső dolgozók körében sokkal magasabb a mortalitás, mint a fészekben tevékenykedő társaiknál (Schmid-Hempel & Schmid-Hempel 1984). Ha tehát egy ráhordást végző dolgozó elpusztul, és a helyét át tudja venni egy másik jelenlévő dolgozó, az kétségkívül egy előnyös tulajdonság.

Vizsgálatunkban szinte minden esetben a csalétket elsőként felfedező dolgozók kezdték meg az eszközök ráhordását, ráadásul többnyire ezen dolgozók közül kerültek ki a legaktívabb eszközhasználók is, tehát a jó felfedező képesség feltehetőleg nagyban erősítheti

a hajlamot az eszközhasználatra. Más hangyafajok esetében is ismert, hogy bizonyos személyiségjegyek valószínűsíthetők, hogy milyen feladatokban vesz részt egy adott dolgozó, így például a berkihangyánál (*Leptothorax acervorum*) azok a dolgozók, amelyek kevesebbet pihennek, azaz aktívabbak a fészken belül (ti. többet mozognak és lépnek interakcióba más dolgozókkal) egyben jobb felfedező képességgel és nagyobb fokú agresszivitással is rendelkeznek, mint fészektársaik (Kühbandner és mtsai. 2014). Az *A. senilis* esetében is leírták, hogy az eszközhasználók leginkább az olyan személyiségjegyekkel rendelkező dolgozók közül kerülnek ki, mint a jó felfedező képesség vagy az erősebb érdeklődés a táplálék iránt (Maák és mtsai 2020). Érdekes különbség ugyanakkor, hogy az *A. subterranea*-val szemben az *A. senilis* esetében a ráhordást általában nem a csalétket elsőként felfedező dolgozók kezdték meg, ráadásul nem is azonnal, hanem átlagosan mintegy 15 perccel a csalétket felfedezését követően (Maák és mtsai. 2020). Lehetséges, hogy az általunk vizsgált fajnak egy az *A. senilis*-énél erősebb kompetíciós környezetben kell érvényesülnie, ezért kezdik meg szinte rögtön a táplálékot elsőként felfedező dolgozók az eszközök ráhordását, még azelőtt, hogy további fészektársakat rekrutálnának a táplálékforráshoz.

A predikciónknak megfelelően, és egyben összhangban az első vizsgálatunk eredményeivel, miszerint nem egy kétkomponensű viselkedésről, hanem valódi eszközhasználatról van szó, a dolgozók többsége mind az eszközök ráhordásában, mind azok elszállításban részt vett, bár akadtak olyan dolgozók is, amelyek csak az egyik vagy csak a másik folyamatot végezték. Az *A. senilis* esetében ugyancsak nem volt kimutatható ilyen típusú munkamegosztás a dolgozók között, ugyanis legalább egy részük mindkét folyamatban részt vett, sőt ezek a dolgozók ugyanúgy szállítottak vissza a fészekbe szilárd táplálékot (tücsöklábakat) is, tehát még kifejezetten az eszközhasználatra történő specializáció sem volt jellemző esetükben (Maák és mtsai. 2020). Hasonló eredményekről számoltak be az *A. rudis*-szal végzett vizsgálatokban is, ahol szintén nem tapasztaltak olyat, hogy bizonyos dolgozók rendre csak ráhordást, mások pedig csak elszállítást végeztek volna (Banschbach és mtsai 2006). Egyedül az *A. famelica* esetében írtak le munkamegosztást a dolgozók között e tekintetben (Tanaka és Ono 1978), így könnyen lehet, hogy egy fajspecifikus jellegről van szó. Lehetséges persze az is, hogy természetes körülmények között, valamint teljes kolóniák vizsgálata esetén más eredményeket kaptunk volna, tekintve azonban, hogy az *Aphaenogaster* fajok dolgozói monomorfikusak, azaz sem méretben, sem morfológiailag nem különböznek egymástól jelentősen, így aligha számíthatnánk erőteljes specializációra a különböző, eszközhasználatához köthető feladatok terén.

Az eszközhasználatban aktívabban résztvevő dolgozók a predikciónkkal megegyezően többféle típusú eszközt is használtak, amely alighanem nagyban meggyorsíthatja az eszközhordás, és így a táplálékforrás kiaknázásának folyamatát. Sok esetben megfigyelhető, hogy egy-egy *A. subterranea* dolgozó akár perceket is eltölthet az eszközök között, többet is a rágói közé fogva, mielőtt kiválasztana egy megfelelőt, amelyet ezután a csalétekre helyez (Módra, személyes megfigyelés). Tekintve, hogy a gyorsaság fontos tényező a faj táplálékszerzése során (Lőrinczi és mtsai. 2018), így valószínűleg az, hogy a ráhordást legintenzívebben végző dolgozók kevésbé válogatnak az eszközök között, előnyös személyiségjegye lehet. Bár a leginkább preferált eszköznek jelen vizsgálat során is a kis talajrög bizonyult, a legaktívabb eszközhasználók feltehetőleg optimalizálják az eszközválasztásukat, és a nagyobb méretű, nehezebben mozgatható eszközöket választják abban az esetben, ha azokat találták meg elsőként és/vagy ha azok könnyebben hozzáférhetőek (Lőrinczi és mtsai 2018). Kiemelendő, hogy az eszközhasználatban aktívabban résztvevő dolgozók nem csak a ráhordásban „jeleskedtek”, hanem az elszállítás során is ezek bizonyultak a legaktívabbnak, ugyanis szignifikáns korrelációt kaptunk az egyénileg ráhordott és elszállított eszközök száma között, azaz minél több eszközt hordtak rá a csalétekre az egyes dolgozók, annál több eszközt is szállítottak el azokról. Ennek oka valószínűleg ugyancsak az lehet, amiről az előzőekben már szó esett, azaz, hogy ezek a dolgozók nem specializálódtak sem az eszközök ráhordására, sem azok elszállítására, hanem összességében a táplálék eszközök segítségével történő begyűjtése lehet a feladatuk.

## 5.5 Ötödik vizsgálat: Két eszközhasználó faj összehasonlítása

Bár korábban is ismert volt, hogy az *Aphaenogaster* és *Messor* génuszok képviselői eszközöket használhatnak a folyékony jellegű táplálékok elszállítására (ld. pl. Fellers és Fellers 1976; Durán 2011; Maák és mtsai. 2017; Módra és mtsai. 2017), ezidáig egyetlen olyan vizsgálatot sem végeztek, amely a két taxon eszközhasználatát hasonlította volna össze. Annak ellenére, hogy a vizsgált kolóniák nagyfokú varianciát mutattak mindkét faj esetében, eredményeink megerősítik hipotézisünket, miszerint a mindenevő *A. subterranea* számos különbséget mutat eszközhasználatában a nagyrészt magfogyasztó *M. structor*-hoz képest. Így például az *A. subterranea* dolgozói szignifikánsan több eszközt hordtak a felkínált mézes vízbe, ill. szignifikánsan több eszközt is szállítottak el onnét, mint a *M. structor* dolgozók, valamint az eszközpreferencia is eltért a két faj esetében; míg az *A. subterranea* dolgozói a

kisebb eszközöket preferálták a nagyobbakkal szemben, addig a *M. structor* dolgozói nem mutattak határozott preferenciát egyik eszköz iránt sem. Ezenfelül jelentős különbség volt az eszközhasználat intenzitásában is a két faj között; az *A. subterranea* esetében az eszközhordás szignifikánsan gyorsabbnak bizonyult, valamint mind az eszközhordás, mind az eszközök elszállítása szignifikánsan hamarabb kezdődött meg, mint a *M. structor* esetében.

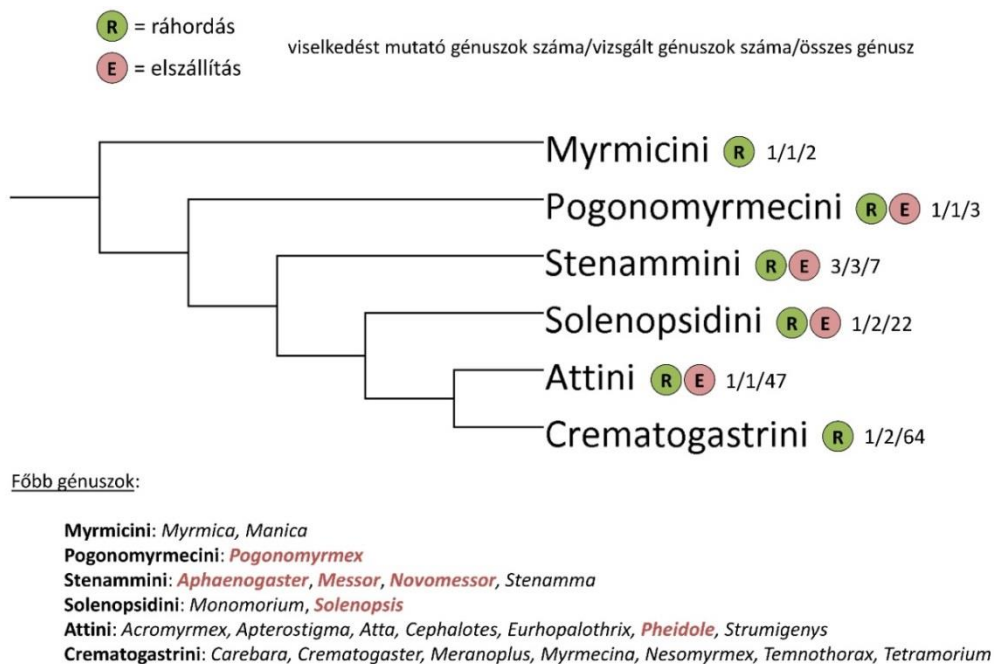
Mint ahogyan arról a korábbi fejezetekben már szó esett, az eszközök gyors és intenzív ráhordása és elszállítása szelektív előnyt biztosíthat az *A. subterranea* számára az interspecifikus kompetícióban, egyrészt mivel az eszközök segítségével a dolgozók még azelőtt képesek a táplálékforrásokat kiaknázni, mielőtt a domináns kompetítorok monopolizálnák azokat, másrészt pedig mert a táplálék gyors befedésével lehetőség nyílik annak elrejtésére a kompetítorok elől. Annak ellenére, hogy a *M. structor* dolgozói is szállítottak vissza táplálékkal átítatott eszközöket a fészükbe, ez a folyamat koránt nem volt olyan gördülékeny és folyamatos, mint a hasonló méretű *A. subterranea* kolóniák esetében. Míg az *A. subterranea* dolgozói a felkínált mézes vizet teljesen elszállították az 5 órás vizsgálat végére, addig a *M. structor*-nál a táplálék nagy része megmaradt. Ennek oka valószínűleg az lehet, hogy a maggyűjtő hangyák esetében nem létfontosságú, hogy a folyékony táplálékból a lehető leggyorsabban a legnagyobb mennyiséget mobilizálják, szemben egy mindenevő fajjal, amely rendszeresen aknáz ki folyékony táplálékforrásokat (pl. mézharmatot). Mindezek ellenére az eszközhasználat a maggyűjtő hangyák számára is lehet adaptív értékű, különösen, ha például a kolóniáik más jellegű táplálékforrások hasznosítására kényszerülnek rá azokban az időszakokban, amikor nem állnak számukra rendelkezésre begyűjthető magvak (ld. Seifert 2018).

Az *A. subterranea* dolgozói a homokszemeket és a kis talajrögöket preferálták a nagyobb eszközökkel szemben, és ezeket az eszközöket szignifikánsan gyorsabban is hordták rá a csalétekre, mint a többi eszközt. Ez az eredmény összhangban van a korábbi vizsgálatoknál leírtakkal, melyekben az *A. subterranea* dolgozók szintén a legkönnyebben mozgatható eszközöket használták a leggyakrabban, valószínűleg azért, hogy maximalizálni tudják az eszköszállítás sebességét (Maák és mtsai. 2017; Lőrinczi és mtsai. 2018). A homokszemek (kb. 0,5 mm-es átmérő) és kis talajrögök (kb. 1 mm-es átmérő) mérete éppen az *A. subterranea* dolgozók maximális rágónyitási szélességének tartományába (0,8-1,2 mm) esik (Oliveras és mtsai. 2005), ami lehetővé teszi számukra ezen eszközök hatékonyabban kezelését a nagyobb méretű eszközökkel szemben. Bár a ráhordás során a dolgozók nagyban preferálták a homokszemeket, az elszállítás során már a kis talajrögök voltak a leggyakrabban

használt eszközök. Ez az eredmény ugyancsak konzisztens a korábbi vizsgálatokkal, melyek kimutatták, hogy az *A. subterranea* dolgozói két lépcsőben optimalizálják az eszközhasználatukat, először az eszközök táplálékra való ráhordásakor, majd ezt követően a táplálékkal impregnált eszközök elszállítása során (Lőrinczi és mtsai. 2018). Az *A. subterranea*-val ellentétben a *M. structor* dolgozói nem mutattak határozott preferenciát egyik eszköz iránt sem, sem a ráhordás, sem az elszállítás során. Ennek oka feltehetőleg az lehet, amiről fentebb már szó esett, azaz esetükben, a maggyűjtő életmódjukból adódóan, az eszközökkel történő táplálékszerzés nem annyira jelentős, ezáltal pedig az eszközhasználatuk sem olyan hatékony, mint a mindenevő *Aphaenogaster* fajoknál.

Összefoglalva tehát elmondható, hogy a mindenevő *A. subterranea*-nál az eszközhordás és -elszállítás egy jóval flexibilisebb és hatékonyabb folyamat, mint a magfogyasztó *M. structor* esetében, amelyet egy kevésbé összetett és dinamikus eszközhasználat jellemez. Ha figyelembe vesszük az eszközhhasználó taxonok relatíve magas számát a Myrmicinae alcsalád olyan bazális nemzetségeiben, mint a Pogonomymecini és a Stenammini (**21. ábra**), akkor valószínűsíthető, hogy az elsőként divergálódó Myrmicini nemzetség testvércsoportját képező, a Myrmicinae fennmaradó részét magába foglaló klád közös ősnél ez a viselkedés már jelen lehetett. Ez alapján feltételezhető, hogy a táplálékszállító eszközhhasználát a *Messor* fajoknál egy ősi (pleziomorf) jelleg lehet, amely a *Messor* és *Aphaenogaster* génezusok középső miocénben (kb. 16 millió évvel ezelőtt) történő szétválása (ld. Ward és mtsai. 2015) után sem tűnt el teljesen azon taxonoknál, amelyek magfogyasztó életmódra tértek át. Az ehhez hasonló „maradványviselkedések” nem ritkák az állatok körében, ilyen például az *Aspidoscelis* tejugénusz egyes szűznemző fajainál megfigyelhető álkopuláció a nőstények között (Cole 1975), a holt fákat kolonizáló szűbogararak (*Ips*) élő fákból élő fajokhoz hasonló csoportosulása (Robins és Reid 1997), a fjordlandi pingvin (*Eudyptes pachyrhynchus*) félenksége az alacsony predációs nyomás ellenére (Ellenberg és mtsai. 2015), vagy a pókoktól és kígyóktól való félelem embernél (New és German 2015). Bár úgy tűnik, hogy a maggyűjtő hangyafajoknál a táplálékszállító eszközhhasználát elveszítette jelentőségét, a viselkedés potenciális előnyei (pl. a folyékony táplálékforrások kiaknázásának lehetősége a maghiányos időszakokban) lehetővé tették, hogy az egy bizonyos szinten mégis fennmaradjon afféle viselkedésmaradványként. Érdekes e tekintetben, hogy az *Aphaenogaster* fajokkal szemben, de hasonlóan a közelrokon *Novomessor*-okhoz, a *Messor* génezus tagjainál az eszközhhasználát egy másik típusa is előfordul, amikor a dolgozók talajrögökkel, kavicsokkal, stb. torlaszolják el a rivális kolóniák fészekbejáratát (Grasso és mtsai. 2010, Barton és mtsai. 2002). A három génezus rokonsági

viszonyait figyelembe véve (ld. Ward és mtsai. 2015; DeMarco és Cognato 2015) ugyanakkor feltételezhetjük, hogy az *Aphaenogaster* fajok is képesek lehetnek más típusú eszközhasználatra, és csupán ezek erős kontextus-függősége miatt nem figyelték meg még náluk korábban ezt a viselkedést. A fentiek mindenesetre jól mutatják milyen változatos megjelenési formái lehetnek a bütökshangyák eszközhasználatának, amely egyben rengeteg további megválaszolandó kérdést is felvet. Így például továbbra sem tisztázott, hogy vajon az *Aphaenogaster* fajokra jellemző flexibilis és hatékony táplálékszállító eszközhasználat széleskörűen elterjedtnek tekinthető-e a mindenevő eszközhasználó hangyafajok körében, vagy ez csupán kifejezetten a génusz tagjaira jellemző egyedi viselkedés. A táplálékszállító eszközhasználat sajátosságainak vizsgálata más bütökshangya génuszok képviselőinél segíthet e kérdés megválaszolásában, míg a viselkedés alcsaládon belüli elterjedési mintázatának feltárása mélyebb betekintést nyújthat az eszközhasználat kialakulásába és evolúciójába.



**21. ábra.** A bütökshangyaformák (Formicidae: Myrmicinae) nemzetségeinek leszármazási viszonyai (Ward és mtsai. 2015 alapján), feltüntetve mind a törmelékráhordás és -elszállítás elterjedtségét az egyes nemzetségeken belül, mind az egyes nemzetségek főbb génuszait, kiemelve azokat, amelyek legalább egy fajánál leírták már a táplálékszállító eszközhasználat előfordulását.



## 6. Összefoglaló

Az eszközhasználat egy ritka és különleges viselkedés, amely gyakran volt az állatok kognitív képességeit vizsgáló kutatások fókuszában az elmúlt száz évben. Bár a legtöbb eszközhasználó faj a gerincesek, köztük az emlősök és a madarak közül kerül ki, számos példát láthatunk az eszközhasználatra más taxonok, így például a rovarok képviselőinél is. Az eszközhasználó viselkedés egyik tipikus megjelenési formája az ún. táplálékszállító eszközhasználat, amelyet a nem gerinces állatok körében eddig mindössze a hangyáknál (Hymenoptera: Formicidae), főleg a karcsúhangyáknál (*Aphaenogaster* spp.) figyeltek meg. Ennek során a dolgozók különféle törmelékanyagokat helyeznek a különböző, folyékony jellegű táplálékokba, majd a táplálékkal bevont vagy átítatott törmeléket szállítják vissza a fészükbe. A viselkedés több szempontból is előnyös ezeknek a hangyáknak, ugyanis a tágulékony begy hiányában is nagy mennyiségű táplálék „külsőleg” történő elszállítását teszi lehetővé, valamint kompetíciós előnyökkel is jár, mivel a ráhordott eszközök megakadályozhatják más hangyafajok kolonizációját az így elrejtett táplálékon. Bár a hangyák táplálékszállító eszközhasználatára az utóbbi években számos vizsgálat tárgya volt, a témában még mindig sok kérdés vár tisztázásra, sőt egyes szerzők még azt is megkérdőjelezik, hogy valódi eszközhasználatnak minősül-e ez a viselkedés.

Kutatásunk alapvető célja az *Aphaenogaster* génusz egyetlen őshonos hazai képviselőjének, a vörös karcsúhangya (*Aphaenogaster subterranea*) táplálékszállító eszközhasználatának részletesebb feltárása volt, valamint ennek összehasonlítása más bütyköshangya (Myrmicinae) fajok eszközhasználatával. Vizsgálataink során laborban végzett manipulációs kísérletekkel teszteltük, hogy (1) a törmelékrahordás és -szállítás valódi eszközhasználatnak vagy kétkomponensű viselkedésnek minősül-e, azaz hogy a ráhordás célja az eszközök táplálékkal való bevonása a táplálék szállításának megkönnyítése érdekében vagy, ahogyan azt egyes szerzők állítják, egy egyszerű védekezési reakció a folyadékokba történő beleragadás vagy belefulladás ellen; (2) hatással lesz-e az éheztetési és jóllakatási periódusok többszöri (6 héten át, hetente történő) váltakozása a dolgozók eszközhasználatára, azaz hogy változik-e a ráhordott eszközök száma és az eszközhordás intenzitása a kolóniák éhségi állapotának, ill. előzetes tapasztalatának függvényében; (3) hatással lesznek-e a különböző típusú (gyengébb/erősebb, kisebb/nagyobb méretű) hangyakompetitorok az eszközhasználatra, azaz hogy a kompetitorok jelenléte képes-e olyan stresszhelyzetet előidézni, ami a táplálékszállítás helyett a táplálékrejtő viselkedés irányába tereli a dolgozókat; (4) vannak-e egyéni különbségek a dolgozók között az eszközhasználó

viselkedésük tekintetében, azaz hogy az egyes dolgozók szerepkörüknek, aktivitásuknak, stb. megfelelően különböző mértékben veszik-e ki a részüket az eszközhasználatból; (5) milyen különbségek vannak a mindenevő *A. subterranea* és a magfogyasztó maggyűjtőhangya (*Messor structor*) eszközhasználatában, azaz hogy a specializált táplálkozásmód következtében az eszközhasználatnak egy az *A. subterranea*-nál egyszerűbb megvalósulása figyelhető-e meg a *M. structor*-nál.

Az első vizsgálatunk eredményei alapján az *A. subterranea*-nál megfigyelt viselkedés valódi eszközhasználatnak minősül, azaz a törmelékráfordás nem egy egyszerű védekező reakciónak tekinthető a beleragadás vagy belefulladás veszélyét jelentő folyadékokkal szemben, hanem a táplálékszerzést szolgálja. A kísérleteink során a dolgozók egyértelműen különbséget tettek az egyszerre felkínált folyékony táplálék (mézes víz) és a tápláléknak nem minősülő folyadék (víz) között, előbbibe szignifikánsan több eszközt hordva, valamint, összhangban az ún. „központi helyre gyűjtögetés” („central place foraging”) teóriával, sokkal több energiát fektettek a fészektől távolabb elhelyezkedő mézesvíz-cseppek eszközökkel történő kiaknázásába. Ezenfelül a dolgozók olyan folyékony táplálékokba is hordtak eszközöket, amelyek valószínűleg nem hordozták magukban a beleragadás vagy belefulladás veszélyét, mint amilyen a fenyőtűdarabokkal előre befedett mézes víz vagy a nagyon apró mézesvíz-cseppek, míg ezzel szemben a hasonló módon felkínált vízcseppeket teljesen ignorálták. Végül pedig a kolóniák éhségi állapota szintén jelentős hatással volt a hangyák eszközhasználatára, bár a ráhordott eszközök száma, ill. az eszközhordás intenzitása nem a kolóniák éheztetett, hanem azok jóllakatott állapotában volt a legmagasabb. Ennek magyarázata lehet, hogy a hosszú éheztetés után a dolgozók először a saját szénhidrátszükségletüket próbálták kielégíteni a táplálék eszközökkel történő elszállítása előtt, vagy a táplálékrejtő viselkedés, amely a fölös, ám a későbbiekben szükség esetén kiaknázható táplálék kompetítorok előli elrejtését szolgálhatja.

A második vizsgálatunk eredményei alapján hipotézisünk, miszerint az *A. subterranea*-nál az eszközhasználat a kolóniák éhségi állapotának, ill. előzetes tapasztalatának függvényében változik, csupán részben nyert igazolást. A korábbi kísérlet eredményeivel összhangban a kolóniák éheztetett állapotában a dolgozók szignifikánsan kevesebb eszközt hordtak rá a csalétkekre, ill. mindezt kisebb intenzitással (lassabban) tették, mint a kolóniák jóllakatottsága esetén. Mindezek alapján valószínűleg konzisztens viselkedésnek tekinthető, hogy amikor éheznek a kolóniák, a dolgozók kevésbé aktívak az eszközhasználat terén, míg ha jóllakottak, nagyobb aktivitást mutatnak e tekintetben, melynek legvalószínűbb oka a táplálékrejtő viselkedés lehet, de természetesen nem vethető el a többi

lehetséges magyarázat sem (pl. egyéni szénhidrátszükséglet kielégítése). A 6 héten át, hetente történő éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozása ellenére nem találtunk jelentős különbségeket a ráhordott eszközök számának és a ráhordás intenzitásának tekintetében sem az éheztetési, sem a jóllakatási periódusok között, azaz a kolóniák éheztetett és jóllakatott állapotai közötti különbségek mindvégig megmaradtak. Ez arra utal, hogy a dolgozók nem képesek felismerni és megtanulni az éheztetési és jóllakatási hetek periodikus váltakozásának mintázatát ilyen rövid idő alatt, vagy legalábbis ez nem tükröződik jelentősen az eszközhasználó viselkedésükben.

A harmadik vizsgálatunk során kapott eredmények csupán részben támasztják alá hipotézisünket, miszerint a különböző kompetitorok jelenléte által kiváltott stresszhelyzet jelentős hatással van az *A. subterranea* dolgozók eszközhasználatára, és a táplálékrajtó viselkedés irányába tolja el azt. A kompetitorok jelenlétében összességében csökkent a ráhordott és elszállított eszközök száma, valamint a dolgozók eszközpreferenciájában is történt változás. A dolgozók ugyanakkor nem részesítették egyértelműen előnyben a nagyobb méretű eszközöket a kisebbekkel szemben, jóllehet szignifikánsan kevesebb kis talajrögöt használtak a kontrol állapothoz képest mind a ráhordás, mind az elszállítás során. Ez feltehetőleg egyfajta optimalizáció lehet a részükről, hiszen a nagyobb méretű eszközökkel gyorsabban befedhető és ezáltal elrejthető a táplálék a kompetitorok elől. A kontrol állapothoz képest nem volt kimutatható különbség a csalétek felfedezése és az első ráhordási esemény között eltelt idő tekintetében, ami jól mutatja, hogy a kompetitorok jelenléte okozta stresszhelyzetben is a táplálékba történő eszközhordás az elsődleges reakció a dolgozók részéről, hiszen az így elrejtett táplálékért később még akkor is visszatérhetnek, ha a kompetitorok esetleg kizárnák őket a táplálékforrásról. Az első ráhordási és első elszállítási esemény között eltelt idő tekintetében szintén nem volt kimutatható különbség a kompetitorok jelenlétében végzett kísérletek és a kontrol állapot között, vélhetően azért, mert mire a dolgozók megkezdték az eszközök elszállítását, addigra más dolgozók már végeztek a kompetitorokkal. A kompetitor típusának (erős, gyenge) és/vagy méretének (kicsi, nagy) nem volt jelentős hatása a dolgozók eszközhasználatra, amelynek oka az lehet, hogy a kompetitorok csupán kis egyedszámban voltak jelen, így nem jelentettek olyan mértékű fenyegetést a dolgozók számára, mint természetes körülmények között tették volna.

A negyedik vizsgálatunk eredményei alapján hipotézisünk, miszerint az *A. subterranea*-nál a dolgozók a közöttük lévő egyéni különbségek következtében különböző mértékben vesznek részt az eszközhasználatban, beigazolódott. A legtöbb eszközhasználati esemény csupán a táplálékkereső dolgozók egy kisebb, aktívabb csoportjához volt köthető,

jóllehet valószínűleg minden dolgozó képes erre a feladatra, hiszen volt olyan alkalom, ahol szinte az összes dolgozó hordott és/vagy szállított eszközöket. Az eszközök ráhordását csaknem minden esetben a csalétket elsőként felfedező dolgozók kezdték meg, még azelőtt, hogy további fészektársakat rekrutáltak volna, ráadásul többnyire ezen dolgozók közül kerültek ki a legaktívabb eszközhasználók is, tehát a jó felfedező képesség, mint személyiségjeggyel feltehetőleg nagyban erősítheti a hajlamot az eszközhasználatra. A dolgozók többsége mind az eszközök ráhordásában, mind azok elszállításában is részt vett, tehát e tekintetben nem alakult ki munkamegosztás közöttük, bár akadtak olyan dolgozók is, amelyek csak az egyik vagy csak a másik folyamatot végezték. Az egyes dolgozók minél aktívabban vettek részt az eszközhasználatban, azaz minél több eszköz ráhordását és elszállítását végezték, annál többféle eszköztípust használtak ennek során, amely alighanem nagyban meggyorsíthatja az eszközhordás, és így a táplálékforrás kiaknázásának folyamatát.

Az utolsó, ötödik vizsgálatunk eredményei megerősítik hipotézisünket, miszerint a mindenevő *A. subterranea* számos különbséget mutat eszközhasználatában a nagyrészt magfogyasztó *M. structor*-hoz képest. Az *A. subterranea* dolgozói szignifikánsan több eszközt hordtak a felkínált mézes vízbe, ill. szignifikánsan több eszközt is szállítottak el róla, mint a *M. structor* dolgozók. Az eszközpreferencia is eltért a két faj esetében; míg az *A. subterranea* dolgozók a kisebb eszközöket preferálták a nagyobbakkal szemben, addig a *M. structor* dolgozói nem mutattak határozott preferenciát egyik eszköz iránt sem. Ezenfelül jelentős különbség volt kimutatható az eszközhasználat intenzitásában is a két faj között; az *A. subterranea* esetében az eszközhordás szignifikánsan gyorsabbnak bizonyult, valamint mind az eszközhordás, mind az eszközök elszállítása szignifikánsan hamarabb kezdődött meg, mint a *M. structor* esetében. A két faj eszközhasználatában való különbségek oka valószínűleg abban keresendő, hogy a maggyűjtő hangyák esetében nem létfontosságú, hogy egy folyékony táplálékból nagy mennyiséget mobilizáljanak, szemben egy mindenevő fajjal, amely alighanem rendszeresen aknáz ki folyékony táplálékforrásokat (pl. mézharmatot). Mindezek ellenére az eszközhasználat a maggyűjtő hangyák számára is lehet adaptív értékű, ha például a kolóniáik más jellegű táplálékforrások hasznosítására kényszerülnek rá azokban az időszakokban, amikor nem állnak számukra rendelkezésre begyűjthető magvak.

## 7. Summary

Tool use is a rare and peculiar behaviour which has been a focus of research on animal cognitive abilities in the past century. While tool-using species are most common among vertebrates, including mammals and birds, many examples of tool use can be seen in other taxa as well, such as insects. One of the many types of tool-using behaviour is the so-called foraging tool use, which has so far only been observed in ants (Hymenoptera: Formicidae), particularly in *Aphaenogaster* species, among non-vertebrate animals. During this behaviour, workers drop various kinds of debris into liquid foods, and then they carry the food-soaked debris back to nest. This behaviour is advantageous for these ants in several ways; it enables the external transport of large amounts of liquid food even in the absence of an expandable crop, and also provides competitive advantages, as tool dropping can prevent other ant species from colonizing the food source that had been buried. Although the foraging tool use in ants has been the subject of many studies in the recent years, there are still many questions on the subject to be answered, and some authors even question whether this behaviour can be considered as true tool use.

Our research aimed to explore in more detail the tool-using behaviour of *Aphaenogaster subterranea*, the only native Hungarian representative of the genus *Aphaenogaster*, and to compare it with that of other myrmicine species. We used manipulative laboratory experiments to test whether (1) debris dropping and retrieving behaviour constitute true tool use or represent a two-component behaviour, i.e., whether the purpose of debris dropping is to cover the food with tools in order to facilitate food transport or, as some authors claim, a simple defensive response against entanglement or drowning in liquids; (2) the repeated alternations of starvation and satiation periods (repeated weekly for 6 weeks) affect the tool-using behaviour of workers, i.e., whether the rate and the intensity of tool dropping changes according to the nutritional condition and previous experience of colonies; (3) the different types (i.e., weaker/stronger, smaller/larger) of ant competitors affect the tool-using behaviour of workers, i.e., whether the presence of competitors creates a stressful situation that directs workers towards food burying instead of food transport; (4) there are individual differences among workers in terms of their tool-using behaviour, i.e., whether individual workers participate in dropping and retrieving of tools to varying degrees according to their tasks, activity level, etc.; (5) there are differences in the tool-using behaviour between the omnivorous *A. subterranea* and the granivorous *Messor structor*,

i.e., whether *M. structor* has a simpler tool-using behaviour due to strategy as compared to *A. subterranea*.

Based on the results of our first study, the foraging behaviour observed in *A. subterranea* constitutes true tool use, i.e., debris dropping is not a simple defensive response against liquids that pose a risk of becoming entangled or drowning but serves to obtain food. During our experiments, workers clearly distinguished between liquid food (honey-water) and non-food liquid (water) when offered at the same time, dropping significantly more tools into the former, and, in line with the central place foraging theory, they invested more effort in exploiting honey-water located farther from the nest. In addition, workers continued tool dropping into liquids that were unlikely to pose a risk of becoming entangled or drowning, such as drops of honey-water previously covered with pine needles or very small droplets of honey-water, while droplets of water that were similarly offered were completely ignored. Lastly, the nutritional condition of colonies had a significant effect on the tool-using behaviour of workers, although the rate and intensity of tool dropping was highest in the satiated state of colonies, and not when they were starved. This can be explained by assuming that after a long starvation period, workers first tried to satisfy their own sugar needs before transporting food via tools, or by the food-burying behaviour, which may serve to conceal excess food from competitors for future exploitation.

Based on the results of our second study, our hypothesis that the tool-using behaviour in *A. subterranea* varies depending on the nutritional condition and previous experience of colonies was only partially confirmed. In accordance with the results of our former experiment, workers dropped significantly fewer tools into liquid baits when colonies were starved, and the intensity of tool dropping was lower (slower) than in the satiated state of colonies. Therefore, there may be a consistent pattern that when colonies are starving, workers are less active in tool use, while when colonies are satiated, workers show greater activity in this respect. The most likely reason for this is the food-burying behaviour, although other possible explanations cannot be ruled out (e.g., satisfying individual carbohydrate needs). Despite the many repeated alternations of starvation and satiation periods, there were no significant differences in the rate and intensity of tool-dropping neither among the starved nor among the satiated periods, that is, the differences between the starved and satiated states of colonies remained consistent. This indicates that workers are unable to recognize and learn the pattern of periodic alternations between starvation and satiation in such a short period of time, or at least this is not significantly reflected in their tool-using behaviour.

The results of our third study partially support our hypothesis that the stress situation caused by the presence of different competitors has a significant effect on the tool-using behaviour of *A. subterranea* workers, shifting it towards the food-burying behaviour. Overall, the number of tools dropped and retrieved decreased in the presence of competitors, and there was a change in the tool preference of workers as well. However, workers did not show a clear preference for larger tools over smaller ones, although significantly fewer small soil grains were used when dropping and retrieving tools as compared to the control condition. This could be a form of optimization, as food can be buried more quickly with larger tools and thereby hidden from competitors. Compared to the control condition, there was no significant difference in the time interval between the discovery of the bait and the first dropping event. This clearly shows that even in a stress situation caused by the presence of competitors, tool dropping is the primary response of workers to liquid foods, as they can return later for the concealed food even if competitors exclude them from the food source. There was also no significant difference in the time interval between the first dropping and the first retrieving event between the experiments performed in the presence with competitors and the control condition, probably because by the time workers started retrieving tools, other workers had already killed the competitors. The type (strong, weak) and/or size (small, large) of competitors did not have a significant effect on the tool-using behaviour of workers, which may be due to the fact that competitors were present only in small numbers, so they did not pose as much of a threat to workers as they would have under natural conditions.

Based on the results of our fourth study, our hypothesis that individual differences among workers in *A. subterranea* lead to varying degrees of participation in tool use was confirmed. Most of the tool use events were linked to a smaller, more active group of foraging workers, although it is likely that every worker is capable of this task, as there was a colony where almost all workers dropped and/or retrieved tools. Tool dropping was initiated in almost all cases by workers that first discovered the food baits before recruiting additional nestmates, and the most active tool users were often among these workers, suggesting that high exploratory activity as a personality trait may greatly enhance the tendency for using tools. The majority of workers were involved in both dropping and retrieving tools, so there was no division of labour among them in this respect, although there were workers that only performed one or the other of these tasks. The more actively individual workers participated in tool use, i.e. the more tools they dropped and retrieved, the more types of tools they used, which is likely to greatly accelerate the process of tool usage and thus the exploitation of food sources.

The results of our fifth and final study confirm our hypothesis that the omnivorous *A. subterranea* shows many differences in the nature of its tool-using behaviour when compared to the mainly granivorous *M. structor*. The workers of *A. subterranea* dropped significantly more tools into honey-water baits and also retrieved significantly more of these tools than the workers of *M. structor*. The preference for certain tools also differed in the two species; while the workers of *A. subterranea* preferred smaller tools over larger ones, the workers of *M. structor* did not show a clear preference for any tools. In addition, significant differences were found in the rate of tool usage between the two species; tool dropping was significantly faster in *A. subterranea*, and both the dropping and retrieving of tools started significantly earlier than in *M. structor*. The reason for the differences in the tool-using behaviour between the two species is likely that for harvester ants it is not essential to mobilize large quantities of liquid food, in contrast to an omnivorous species that probably regularly utilizes liquid food sources (such as honeydew). However, tool use may still have some adaptive value for harvesting ants, when, for example, their colonies need to utilize other types of food sources during periods of seeds shortage.



## 8. Irodalomjegyzék

- Agbogba C. (1985): Observations on foraging of liquid sugar and insect body fluids by two species of *Aphaenogaster*: *A. senilis* and *A. subterranea* (Hym. Formicidae). *Insectes Sociaux* **32**, 427–434.
- Alcock J. (1972): The evolution of the use of tools by feeding animals. *Evolution* **26**, 464–473.
- Alem S., Perry C. J., Zhu X., Loukola O. J., Ingraham T., Søvik E. és Chittka L. (2016): Associative mechanisms allow for social learning and cultural transmission of string pulling in an insect. *PLOS Biology* **14**, e1002564.
- Aranda-Rickert A. (2011): Ecología de la dispersión de semillas por hormigas en *Jatropha excisa* Griseb. (Euphorbiaceae). Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, 199 pp.
- Aupanun S., Jaitrong W. és Ito F. (2022): Colony composition and behavioral characteristics of the myrmicine ant, *Aphaenogaster rugulosa*, an endemic species to Yonagunijima Island, the westernmost point of Japan (Hymenoptera: Formicidae). *Tropics* **30**(4), 63–70.
- Banschbach V. S., Brunelle A., Bartlett K. M., Grivetti J. Y. és Yeaman R. L. (2006): Tool use by the forest ant *Aphaenogaster rudis*: ecology and task allocation. *Insectes Sociaux* **53**, 463–471.
- Barber J. T., Ellgaard E. G., Thien L. B. és Stack A. E. (1989): The use of tools for food transportation by the imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Animal Behaviour* **38**, 550–552.
- Barton K. E., Sanders N. J. és Gordon D. M. (2002): The effects of proximity and colony age on interspecific interference competition between the desert ants *Pogonomyrmex barbatus* and *Aphaenogaster cockerelli*. *American Midland Naturalist* **148**, 376–382.
- Bartoń K. (2013): MuMIn: Multi-model inference. R Package Version 1.9.13. Available from: <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bas J. M., Oliveras J. és Gómez C. (2009): Myrmecochory and short-term seed fate in *Rhamnus alaternus*: Ant species and seed characteristics. *Acta Oecologica* **35**, 380–384.

- Bates D., Maechler M., Bolker B. és Walker S. (2015): Lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.0-5. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Bentley-Condit V. K. és Smith E. O. (2009): Animal tool-use: current definitions and an updated comprehensive catalog. *Behaviour* **147**, 185–221.
- Bestelmeyer B. T. (1997): Stress tolerance in some Chacoan do-lichoderine ants: implications for community organization and distribution. *Journal of Arid Environments* **35**, 297–310.
- Bestelmeyer B. T. (2008): The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology* **69**(6), 998–1009.
- Bhatkar A. és Whitcomb W. H. (1970): Artificial diet for rearing various species of ants. *Florida Entomologist* **53**, 229–232.
- Breuer T., Ndoundou-Hockemba M. és Fishlock V. (2005): First observation of tool use in wild gorillas. *PLoS Biology* **3**(11), e380.
- Buschinger A. (1973): Transport und Ansetzen von Larven an Beutestücke bei der Ameise *Aphaenogaster subterranea* (Latr.) (Hym., Formicidae). *Zoologischer Anzeiger* **190**, 63–66.
- Cammaerts M.-C. és Cammaerts R. (2016): Ants Can Expect the Time of an Event on Basis of Previous Experiences. *International Scholarly Research Notices*, 9473128.
- Castracani C., Grasso D. A., Fanfani A. és Mori A. (2010): The ant fauna of Castelporziano Presidential Reserve (Rome, Italy) as a model for the analysis of ant community structure in relation to environmental variation in Mediterranean ecosystems. *Journal of Insect Conservation* **14**, 585–594.
- Cerdá X., Bosch J., Alsina A. és Retana J. (1988): Dietary spectrum and activity pattern of *Aphaenogaster senilis* (Hymenoptera: Formicidae). *Annales de la Société Entomologique de France* **24**, 69–75.
- Cerdá X., Retana J. és Cros S. (1997): Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology* **66**, 363–374.
- Cerdá X., Retana J. és Cros S. (1998): Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology* **12**, 45–55.

- Cole C. J. (1975): Evolution of parthenogenetic species of reptiles. In: Reinboth R. (ed.): *Intersexuality in the animal kingdom*. Springer, Berlin, 340–355.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W. és Vepsäläinen K. (2012): *The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland with reference to the myrmecofauna of Europe*. MIZ PAS, Warszawa, Poland, 496 pp.
- Davidson D. W. (1978): Experimental Tests of the Optimal Diet in Two Social Insects. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **4**(1), 35–41.
- Davidson D. W. (1998): Resource discovery versus resource domination in ants: a functional mechanism for breaking the trade-off. *Ecological Entomology* **23**, 484–490.
- Dekoninck W., De Koninck H., Baugnée J.-Y. és Maelfait J.-P. (2007): Ant biodiversity conservation in Belgian calcareous grasslands: active management is vital. *Belgian Journal of Zoology* **137**, 137–146.
- Delabie J. H. C. (2001): Trophobiosis between Formicidae and Hemiptera (Sternorrhyncha and Auchenorrhyncha): an overview. *Neotropical Entomology* **30**, 501–516.
- DeMarco B. B. és Cognato A. I. (2015): Phylogenetic analysis of *Aphaenogaster* supports the resurrection of *Novomessor* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* **108**, 201–210.
- Durán J. M. G. (2011): Liquid food transport by means of solid items in *Messor barbarus* (Linnaeus, 1767), with a reconsideration of the so called “tool use behavior” in ants (in Spanish with English abstract). *Iberomyrmex* **3**, 9–20.
- Ellenberg U., Edwards E., Mattern T., Hiscock J. A., Wilson R. és Edmonds H. (2015): Assessing the impact of nest searches on breeding birds – a case study on Fiordland crested penguins (*Eudyptes pachyrhynchus*). *New Zealand Journal of Ecology* **39**, 231–244.
- Fellers J. H. (1987): Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology* **68**, 1466–1478.
- Fellers J. H. (1989): Daily and seasonal activity in woodland ants. *Oecologia* **78**, 69–76.
- Fellers J. H. és Fellers G. M. (1976): Tool use in a social insect and its implications for competitive interactions. *Science* **192**, 70–72.
- Fowler H. G. (1982): Tool use by *Aphaenogaster* ants: a reconsideration of its role in competitive interactions. *Bulletin New Jersey Academy of Science* **27**, 81–82.

- Grasso D. A., Mori A., Giovannotti M. és Le Moli F. (2010): Interspecific interference behaviours by workers of the harvesting ant *Messor capitatus* (Hymenoptera Formicidae). *Ethology Ecology & Evolution* **16**, 197–207.
- Holway D. A. (1999): Competitive mechanisms underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology* **80**, 238–251.
- Hölldobler B. és Wilson E. O. (1990): *The ants*. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA, 732 pp.
- Hölldobler B. és Wilson E. O. (1994): *Journey to the Ants: A Story of Scientific Exploration*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA, 228 pp.
- Hunt G. R., Gray R. D. és Taylor A. H. (2013): Why is tool use rare in animals? In: Sanz C. M., Call J., Boesch C. (eds.): *Tool use in animals: cognition and ecology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 89–118.
- Josens R. B. és Roces F. (2000): Foraging in the ant *Camponotus mus*: nectar-intake rate and crop filling depend on colony starvation. *Journal of Insect Physiology* **46**, 1103–1110.
- Kühbandner S., Modlmeier A. P. és Foitzik S. (2014): Age and ovarian development are related to worker personality and task allocation in the ant *Leptothorax acervorum*. *Current Zoology* **60**(11), 392–400.
- Langridge E. A., Franks N. R. és Sendova-Franks A. B. (2004): Improvement in collective performance with experience in ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **56**, 523–529.
- Lenth R. V. (2016): Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *Journal of Statistical Software* **69**(1), 1–33.
- Lenth R. V. (2022): emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.8.2, <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- Lessard J. P., Dunn R. R. és Sanders N. J. (2009): Temperature-mediated coexistence in temperate forest ant communities. *Insectes Sociaux* **56**, 149–156.
- Lin N. (1964-65): The use of sand grains by the pavement ant, *Tetramorium caespitum*, while attacking halictine bees. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* **59-60**, 30–34.
- Lindén A. és Mäntyniemi S. (2011): Using the negative binomial distribution to model overdispersion in ecological count data. *Ecology* **92**, 1414–1421.

- Lőrinczi G. (2011): Density and spatial pattern of nests in sub-Mediterranean ground-dwelling ant communities (Hymenoptera: Formicidae). *Community Ecology* **12**(1), 51–57.
- Lőrinczi G. (2012): A novel association between *Aphaenogaster subterranea* (Hymenoptera: Formicidae) and the nymphs of *Reptalus panzeri* (Hemiptera: Cixiidae). *European Journal of Entomology* **109**(4), 509–515.
- Lőrinczi G. (2014): Some notes on the tool-using behaviour of the ant, *Aphaenogaster subterranea* (Hymenoptera: Formicidae). *Tiscia* **40**, 17–24.
- Lőrinczi G., Módra G., Juhász O. és Maák I. (2018): Which tools to use? Choice optimization in the tool-using ant, *Aphaenogaster subterranea*. *Behavioral Ecology* **29**(6), 1444–1452.
- Maák I., Lőrinczi G., Quinquis P. L., Módra G., Bovet D., Call J. és d'Ettorre P. (2017): Tool selection during foraging in two species of funnel ants. *Animal Behaviour* **123**, 207–216.
- Maák I., Roelandt G. és d'Ettorre P. (2020): A small number of workers with specific personality traits perform tool use in ants. *eLife* **9**, e61298.
- Maák I., Tóth E., Lenda M., Lőrinczi G., Kiss A., Juhász O., Czechowski W. és Torma A. (2020): Behaviours indicating cannibalistic necrophagy in ants are modulated by the perception of pathogen infection level. *Scientific Reports* **10**(1), 17906.
- McDonald P. (1984): Tool use by the ant, *Novomessor albisetosus* (Mayr). *Journal of the New York Entomological Society* **92**, 156–161.
- Meurville M-P. és LeBoeuf A. C. (2021): Trophallaxis: the functions and evolution of social fluid exchange in ant colonies (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* **31**, 1–30.
- Módra G. (2018): Tool use in the ant subfamily Myrmicinae. Abstracts of UNKP Conference. *Acta Biologica Szegediensis* **62**(1), p. 109.
- Módra G., Lőrinczi G. és Maák I. (2017): Az eszközhasználat főbb jellegzetességei és adaptációs mechanizmusai a Myrmicinae hangyaalcsaládban. In: Koncz I. és Szova I. (eds.): *A 15 éves PEME XV. PhD - Konferenciájának előadásai*. Professzorok az Európai Magyarországért Egyesület, Budapest, 67–74.
- Morrill W. L. (1972): Tool using behaviour of *Pogonomyrmex badius* (Hymenoptera: Formicidae). *Florida Entomologist* **55**, 59–60.

- Möglich M. H. J. és Alpert G. D. (1979): Stone dropping by *Conomyrma bicolor*: a new technique of interference competition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **6**, 105–113.
- New J. J. és German T. C. (2015): Spiders at the cocktail party: An ancestral threat that surmounts inattentive blindness. *Evolution and Human Behavior* **36**(3), 165–173.
- Oliveras J., Bas J. M. és Gómez C. (2005): Reduction of the ant mandible gap range after biotic homogenization caused by an ant invasion (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **45**, 1–10.
- Orians G. H. és Pearson N. E. (1979): On the theory of central place foraging. In: Horn D. J., Stairs G., Rodger D. M. (eds.): *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, Columbus, 155–177.
- Qin W., Chen X., Hooper-Bùi L. M., Cai J., Wang L., Sun Z., Wen X. és Wang C. (2019): Food-burying behavior in red imported fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *Peer Journal* **7**, e6349.
- R Core Team (2019). R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria). R Foundation for Statistical Computing. Available from: <http://www.Rproject.org/>.
- Robins G. és Reid M. (1997): Effects of density on the reproductive success of pine engravers: is aggregation in dead trees beneficial? *Ecological Entomology* **22**, 329–334.
- Ruxton G. és Hansell H. M. (2011): Fishing with a Bait or Lure: A Brief Review of the Cognitive Issues. *Ethology* **117**(1), 1–9.
- Savolainen R. és Vepsäläinen K. (1988): A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* **51**, 135–155.
- Seifert B. (2018): *The Ants of Central and North Europe*. Tauer, Germany: Iultra Verlags- und Vertriebsgesellschaft, 407 pp.
- Schifani E., Castracani C., Giannetti D., Spotti F. A., Mori A. és Grasso D. A. (2022): Tool use in pavement battles between ants: first report of *Tetramorium immigrans* (Hymenoptera, Formicidae) using soil-dropping as an interference strategy. *Insectes Sociaux* **69**, 355–359.
- Schmid-Hempel P. (1984): Individually different foraging methods in the desert ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **14**, 263–271.

- Schmid-Hempel P. és Schmid-Hempel R. (1984): Life duration and turnover of foragers in the ant *Cataglyphis bicolor* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux* **31**, 345–360.
- Schultz G. W. (1982): Soil-dropping behavior of the pavement ant, *Tetramorium caespitum* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) against the alkali bee (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **55** (2), 277–282.
- Shumaker R. W., Walkup K. R. és Beck B. B. (2011): *Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA, 304 pp.
- Signorell A., Aho K., Alfons A., Anderegg N., Aragon T., Arppe A., Baddeley A., Bartoń K., Bolker B. és Borchers H. W. (2020): DescTools: tools for descriptive statistics. R package version 0.99.34.
- St. Amant R. és Horton T. E. (2008): Revisiting the definition of tool use. *Animal Behaviour* **75**, 1199–1208.
- Stukalyuk S. V. és Radchenko V. G. (2011): Structure of multi-species ant assemblages (Hymenoptera, Formicidae) in the Mountain Crimea. *Entomological Review* **91**, 15–36.
- Tanaka T. és Ono Y. (1978): The tool use by foragers of *Aphaenogaster famelica*. *Japanese Journal of Ecology* **28**, 49–58.
- Ward P. S., Brady S. G., Fisher B. L. és Schultz T. R. (2015): The evolution of myrmicine ants: phylogeny and biogeography of a hyperdiverse ant clade (Hymenoptera: Formicidae) *Systematic Entomology* **40**, 61–81.
- Wetterer J. K., Himler A. G. és Yospin M. M. (2002): Forager size, load size, and resource use in an omnivorous ant, *Aphaenogaster albisetosa* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* **39**, 335–343.
- Wheeler W. M. (1910): *Ants: Their structure, development, and behavior*. New York, USA: Columbia University Press, 266 pp.
- Wilson E. O. (1971): *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, USA, 548 pp.
- Witthoft C. (2018): vecsets: Like base: sets tools but keeps duplicate elements. R package version 1.2.1., <https://CRAN.R-project.org/package=vecsets>.
- Zhou A., Du Y. és Chen J. (2020): Ants adjust their tool use strategy in response to foraging risk. *Functional Ecology* **34**(12), 2524–2535.

## 9. Köszönetnyilvánítás

Elsősorban szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, **Dr. Lőrinczi Gábornak**, aki idejét és energiáját nem sajnálva támogatott a doktori képzésem során, nélküle ez a dolgozat nem születhetett volna meg.

Köszönettel tartozom a Szegedi Tudományegyetem Ökológiai Tanszék összes munkatársának, különösen **Dr. Maák István Eleknek**, hogy munkájával és észrevételeivel segített.

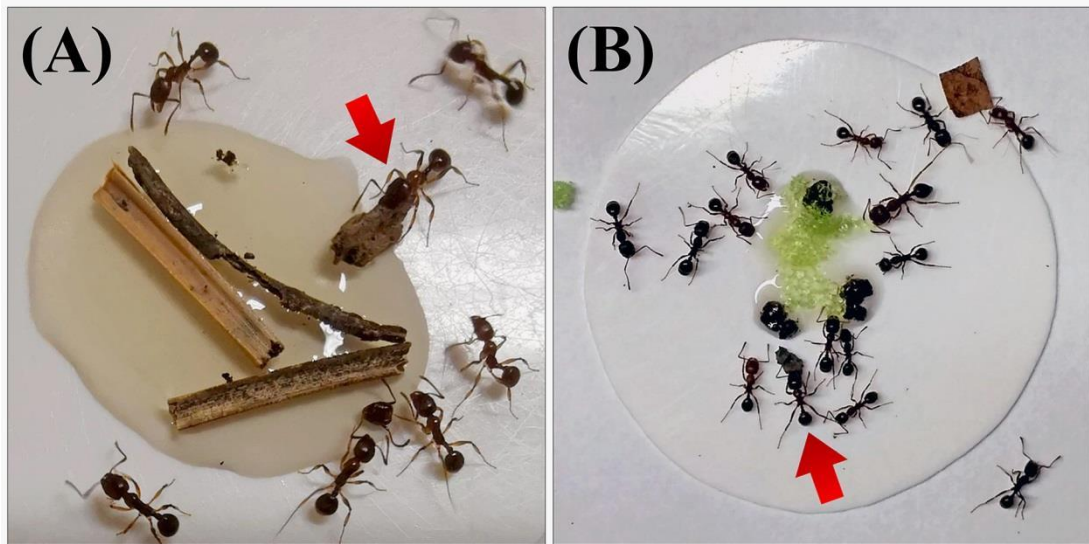
Végül, de nem utolsó sorban köszönöm családomnak, akik mindig támogattak az életem során, bármibe is fogtam. Külön köszönet illeti **Dr. Finta Reginát**, feleségemet, akire mindig számíthattam bármivel is fordultam hozzá.



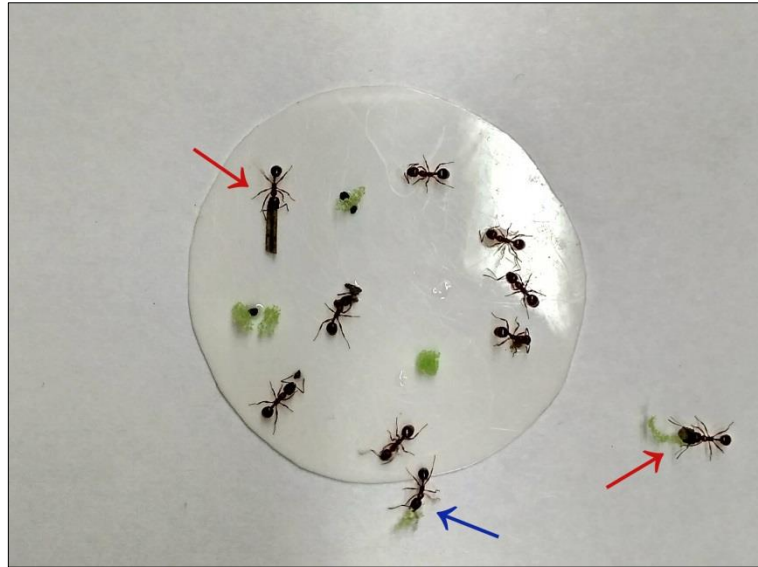
## 10. Függelék

1. táblázat. Az eddig leírt, táplálékszerző eszközhasználatot mutató *Aphaenogaster* fajok.

| <b>faj</b>  | <b>első leíró</b>       |
|---|-------------------------|
| <i>Aphaenogaster beccarii</i> Emery, 1887             | Módra 2018              |
| <i>Aphaenogaster famelica</i> (Smith, 1874)           | Tanaka és Ono 1978      |
| <i>Aphaenogaster feae</i> Emery, 1889                 | Módra 2018              |
| <i>Aphaenogaster fulva</i> Roger, 1863                | Fellers és Fellers 1976 |
| <i>Aphaenogaster iberica</i> Emery, 1908              | Módra 2018              |
| <i>Aphaenogaster rudis</i> Wesson & Wesson, 1940      | Fellers és Fellers 1976 |
| <i>Aphaenogaster rugulosa</i> Watanabe & Yamane, 1999 | Aupanun és mtsai. 2022  |
| <i>Aphaenogaster senilis</i> Mayr, 1853               | Agbogba 1985            |
| <i>Aphaenogaster subterranea</i> (Latreille, 1798)    | Agbogba 1985            |
| <i>Aphaenogaster tennesseensis</i> (Mayr, 1862)       | Fellers és Fellers 1976 |
| <i>Aphaenogaster treatae</i> Forel, 1886              | Fellers és Fellers 1976 |



1. ábra. Mézesvíz-cseppet kiaknázó *Aphaenogaster subterranea* (A) és *Messor structor* (B) dolgozók. A piros nyilak a folyadékba törmelékbe hordó dolgozókat mutatják.



**2. ábra.** A kisméretű mézesvíz-cseppekbe eszközöket hordó (vörös nyilak), ill. a cseppekről elszállítást végző *Aphaenogaster subterranea* dolgozók (kék nyíl).

2. táblázat. A jelölt *Aphaenogaster subterranea* alkolóniákkal végzett kísérletek táblázatos eredményei.

| alkolónia | kísérlet | összes dolgozó <sup>1</sup> | ráhor-dást végzők <sup>2</sup> | elszál-lítást végzők <sup>3</sup> | ráhor-dást és elszál-lítást is végzők <sup>4</sup> | nem esz-közhasz-nálók <sup>5</sup> | felderítő kezd el-hordani? <sup>6</sup> | felderítő kezd el-szállítani? <sup>7</sup> | ráhor-dás kezdete <sup>8</sup> | elszállítás kezdete <sup>9</sup> | ráhor-dott eszközök száma | elszállított eszközök száma |
|-----------|----------|-----------------------------|--------------------------------|-----------------------------------|--|------------------------------------|---|--|--------------------------------|----------------------------------|---------------------------|-----------------------------|
| I.        | 1.       | 7                           | 0,14                           | 0,00                              | 0,14   | 0,71                               | N                                       | N  | 19                             | 104                              | 243                       | 2                           |
|           | 2.       | 8                           | 0,00                           | 0,13                              | 0,88   | 0,00                               | I                                       | N  | 1                              | 29                               | 480                       | 100                         |
|           | 3.       | 12                          | 0,17                           | 0,00                              | 0,75   | 0,08                               | I                                       | N  | 2                              | 27                               | 458                       | 153                         |
| II.       | 1.       | 14                          | 0,29                           | 0,07                              | 0,57   | 0,07                               | I                                       | I  | 1                              | 20                               | 416                       | 24                          |
|           | 2.       | 3                           | 0,67                           | 0,00                              | 0,00   | 0,33                               | I                                       | -  | 1                              | -                                | 277                       | 0                           |
|           | 3.       | 2                           | 1,00                           | 0,00                              | 0,00   | 0,00                               | N                                       | -  | 112                            | -                                | 132                       | 0                           |
| III.      | 1.       | 12                          | 0,42                           | 0,00                              | 0,25   | 0,33                               | I                                       | I  | 1                              | 102                              | 233                       | 4                           |
|           | 2.       | 3                           | 0,67                           | 0,00                              | 0,00   | 0,33                               | I                                       | -  | 1                              | -                                | 203                       | 0                           |
|           | 3.       | 6                           | 0,00                           | 0,00                              | 1,00   | 0,00                               | I                                       | I  | 1                              | 57                               | 636                       | 50                          |
| IV.       | 1.       | 19                          | 0,11                           | 0,26                              | 0,58   | 0,05                               | I                                       | N  | 1                              | 29                               | 252                       | 65                          |
|           | 2.       | 14                          | 0,07                           | 0,07                              | 0,36   | 0,50                               | I                                       | N  | 1                              | 46                               | 188                       | 52                          |
|           | 3.       | 18                          | 0,06                           | 0,11                              | 0,67   | 0,17                               | I                                       | N  | 1                              | 19                               | 293                       | 137                         |

<sup>1</sup>Összes, az arénában a megfigyelés ideje (2,5 óra) alatt megforduló dolgozók száma (a 20 jelölt egyedből).

<sup>2</sup>Kizárólag ráhor-dást végző dolgozók relatív aránya.

<sup>3</sup>Kizárólag elszállítást végző dolgozók relatív aránya.

<sup>4</sup>Ráhor-dást és elszállítást is végző dolgozók relatív aránya.

<sup>5</sup>Nem eszközhasználó dolgozók relatív aránya.

<sup>6</sup>Ráhor-dást a csalétket felfedező dolgozó kezdi meg? (I: igen, N: nem)

<sup>7</sup>Elszállítást a csalétket felfedező dolgozó kezdi meg? (I: igen, N: nem, -: nem történt eszközszállítás)

<sup>8</sup>Első ráhor-dási esemény ideje (perc) a csalétek felfedezésétől számítva.

<sup>9</sup>Első szállítási esemény ideje (perc) a ráhor-dás megkezdésétől számítva.

**3. táblázat.** Az egyedi jelöléses kísérletek során az *Aphaenogaster subterranea* dolgozók által a csalátkekre ráhordott eszközök száma eszköztípusonként. KR: kis talajrög; NR nagy talajrög; F: fenyőtűdarab; L: levéldarab, SZ: szivacsdarab.

| alkolónia     | kísérlet  | KR   | NR  | F  | L   | SZ | Össz.       |
|---------------|-----------|------|-----|----|-----|----|-------------|
| <b>I.</b>     | <b>1.</b> | 217  | 9   | 0  | 17  | 0  | 243         |
|               | <b>2.</b> | 435  | 24  | 5  | 16  | 0  | 480         |
|               | <b>3.</b> | 441  | 7   | 1  | 8   | 1  | 458         |
| <b>II.</b>    | <b>1.</b> | 388  | 19  | 2  | 7   | 0  | 416         |
|               | <b>2.</b> | 248  | 14  | 2  | 11  | 2  | 277         |
|               | <b>3.</b> | 113  | 8   | 6  | 5   | 0  | 132         |
| <b>III.</b>   | <b>1.</b> | 194  | 7   | 15 | 14  | 3  | 233         |
|               | <b>2.</b> | 183  | 9   | 5  | 5   | 1  | 203         |
|               | <b>3.</b> | 618  | 6   | 2  | 7   | 3  | 636         |
| <b>IV.</b>    | <b>1.</b> | 208  | 21  | 13 | 7   | 3  | 252         |
|               | <b>2.</b> | 138  | 20  | 11 | 6   | 13 | 188         |
|               | <b>3.</b> | 244  | 27  | 4  | 14  | 4  | 293         |
| <b>Össz.:</b> |           | 3427 | 171 | 66 | 117 | 30 | <b>3811</b> |

**4. táblázat.** Az egyedi jelöléses kísérletek során az *Aphaenogaster subterranea* dolgozók által a csalátkekről elszállított eszközök száma eszköztípusonként. KR: kis talajrög; NR nagy talajrög; F: fenyőtűdarab; L: levéldarab, SZ: szivacsdarab.

| alkolónia     | kísérlet  | KR  | NR  | F | L  | SZ | Össz.      |
|---------------|-----------|-----|-----|---|----|----|------------|
| <b>I.</b>     | <b>1.</b> | 1   | 1   | 0 | 0  | 0  | 2          |
|               | <b>2.</b> | 85  | 11  | 1 | 3  | 0  | 100        |
|               | <b>3.</b> | 140 | 12  | 0 | 1  | 0  | 153        |
| <b>II.</b>    | <b>1.</b> | 17  | 7   | 0 | 0  | 0  | 24         |
|               | <b>2.</b> | 0   | 0   | 0 | 0  | 0  | 0          |
|               | <b>3.</b> | 0   | 0   | 0 | 0  | 0  | 0          |
| <b>III.</b>   | <b>1.</b> | 2   | 2   | 0 | 0  | 0  | 4          |
|               | <b>2.</b> | 0   | 0   | 0 | 0  | 0  | 0          |
|               | <b>3.</b> | 45  | 4   | 0 | 1  | 0  | 50         |
| <b>IV.</b>    | <b>1.</b> | 40  | 22  | 2 | 1  | 0  | 65         |
|               | <b>2.</b> | 34  | 15  | 1 | 1  | 1  | 52         |
|               | <b>3.</b> | 98  | 30  | 2 | 5  | 2  | 137        |
| <b>Össz.:</b> |           | 462 | 104 | 6 | 12 | 3  | <b>587</b> |

## 11. A dolgozat témaköréből készült publikációk jegyzéke

**Módra G.**, Maák I., Lőrincz Á. és Lőrinczi G. (2022): Comparison of foraging tool use in two species of myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* **69**, 5–12.

**Módra G.**, Maák I., Lőrincz Á., Juhász O., Kiss P. J. és Lőrinczi G. (2020): Protective behavior or ‘true’ tool use? Scrutinizing the tool use behavior of ants. *Ecology and Evolution* **10**(24), 13787–13795.

Lőrinczi G., **Módra G.**, Juhász O. és Maák I. (2018): Which tools to use? Choice optimization in the tool-using ant, *Aphaenogaster subterranea*. *Behavioral Ecology* **29**(6), 1444–1452.

Maák I., Lőrinczi G., Quinquis P. L., **Módra G.**, Bovet D., Call J. és d'Ettorre P. (2017): Tool selection during foraging in two species of funnel ants. *Animal Behaviour* **123**, 207–216.

Előkészületben:

**Módra G.**, Maák I. és Lőrinczi G.: Individual differences in the tool-using behaviour of the ant, *Aphaenogaster subterranea*.

**Módra G.**, Maák I. és Lőrinczi G.: The effect of competitive pressure and periodic food stress on the tool-using behaviour of ants.

## 12. Egyéb publikációk jegyzéke

- Gallé R., Tölgyesi Cs., Torma A., Bátori Z., Lőrinczi G., Szilassi P., Gallé-Szpisjak N., Kaur H., Makra T., **Módra G.** és Batáry P. (2022): Matrix quality and habitat type drive the diversity pattern of forest steppe fragments. *Perspectives in Ecology and Conservation* **20**(1), 60–68.
- Csathó A. I., Gallé L., Lőrinczi G., Tartally A., Báthori F., Kovács É., Maák I., Markó B., **Módra G.**, Nagy Cs., Somogyi A. Á. és Csősz S. (2021): A hazánkban előforduló és az ismertebb külföldi hangyafajok magyar nevei. *Állattani közlemények* **106**(1-2), 47–102.
- Trigos-Peral G., Juhász O., Kiss P. J., **Módra G.**, Tenyér A. és Maák I. (2021): Wood ants as biological control of the forest pest beetles *Ips* spp.. *Scientific Reports* **11**(1), 17931.
- Bátori Z., Lőrinczi G., Tölgyesi Cs., **Módra G.**, Juhász O., Aguilon D. J., Vojtkó A., Valkó O., Deák B., Erdős L. és Maák I. (2020): Karstic Microrefugia Host Functionally Specific Ant Assemblages. *Frontiers in Ecology and Evolution* **8**, e613738.
- Bátori Z., Vojtkó A., Keppel G., Tölgyesi Cs., Čarni A., Zorn M., Farkas T., Erdős L., Kiss P. J., **Módra G.** és Breg V. M. (2020): Anthropogenic disturbances alter the conservation value of karst dolines. *Biodiversity and Conservation* **29**(2), 503–525.
- Juhász O., Bátori Z., Trigos-Peral G., Lőrinczi G., **Módra G.**, Bóni I., Kiss P. J., Aguilon D. J., Tenyér A. és Maák I. (2020): Large- and small-scale environmental factors drive distributions of ant mound size across a latitudinal gradient. *Insects* **11**(6), 350.
- Bátori Z., Vojtkó A., Maák I. E., Lőrinczi G., Farkas T., Kántor N., Tanács E., Kiss P. J., Juhász O., **Módra G.**, Tölgyesi Cs., Erdős L., Aguilon D. J. és Keppel G. (2019): Karst dolines provide diverse microhabitats for different functional groups in multiple phyla. *Scientific Reports* **9**, 7176.
- Hardeep K., Torma A., Gallé-Szpisjak N., Šeat J., Lőrinczi G., **Módra G.** és Gallé R. (2019): Road verges are important secondary habitats for grassland arthropods. *Journal of Insect Conservation* **23**, 899–907.