

**Nem territoriális hangyafajok (Hymenoptera: Formicidae)
táplálkozási stratégiájának plasztikus jellege**

– a doktori dolgozat tézisei –

Markó Bálint

témavezető:

Gallé László

tanszékvezető egyetemi tanár, SZTE, Ökológiai Tanszék

Szeged
2005

ELMÉLETI ALAPOK ÉS HIPOTÉZISEK

A hangyák sikerességének kulcsa egyértelműen euszociális életmódjuk, hiszen a különböző élőhelyekhez való nagyfokú alkalmazkodóképességük társas rendszerük plasztikusságának köszönhető, illetve táplálkozási stratégiáik hatékonysága is ennek tulajdonítható (Sudd és Franks 1987, Hölldobler és Wilson 1990). Minél rugalmasabb az alkalmazott táplálkozási stratégia, annál jobban alkalmazkodnak a kolóniák a változó körülményekhez, s ez fennmaradásuk esélyeit javítja (Pasteels és mtsai. 1987a, b). A táplálék felkutatásának és szállításának módja változó. A legegyszerűbb stratégia az individuális keresés és szállítás (Beckers és mtsai. 1989). Ez a stratégia azonban nem teszi lehetővé nagyméretű táplálékdarab kezelését. E hátrányok leküzdését szolgálja a rekrutálás (de Biseau és mtsai. 1994, Jarau és mtsai. 2003). Ez a táplálékforrás kiaknázásának sebességét növeli, és lehetővé teszi a riválisok távoltartását is (Slaa és mtsai. 2003). Háromféle rekrutálási stratégia ismert hangyáknál, melyek szukcesszíven egymásra is épülhetnek:

(1) A tandem a legegyszerűbb rekrutálási típus. A sikeres felfedező a kolóniához érve egy másik egyedet aktivál, majd visszaindul a felfedezett forráshoz, miközben a rekrutáltak követik őt szorosan, állandó kontaktust tartva fenn vele.

(2) A csoport-rekrutálás során a bevonandó egyedek aktiválása az előzőhöz hasonlóan közvetlen kontaktus révén történik, de a rekrutált egyedek nincsenek állandó fizikai kontaktusban a vezetővel, hanem egy többé-kevésbé diffúz rajban követik őt az általa folyamatosan rakott feromon ösvényen.

(3) A tömeg-rekrutálás a leghatékonyabb, előfeltétele a csoport-rekrutálás általában. Az előzőektől eltérően az újonnan bevont egyedek aktiválása indirekt módon is lehetséges. A kialakuló feromon ösvény önmagában is attraktánsként működik.

Az optimalitás keresése és plaszticitás

A táplálékkereső egyedeknek bizonyos döntéseket kell hozniuk keresés közben, s ezek közül a legfontosabbak: mikor, hol és mit keresni. A döntéseket előre „programozott” módon is hozhatják velük született preferenciák alapján, vagy előzetes tapasztalatok, ún. *személyes információk*, és a társaktól közvetlenül illetve közvetve nyert, ún. *publikus információk* is közrejátszhatnak (Bonabeau és mtsai. 1998, Wehner és mtsai. 2004). Feltételezhetjük, hogy információik alapján az egyedek optimalizálni próbálnak, azaz minél kisebb befektetés révén minél nagyobb nyereségre próbálnak szert tenni. A legnyilvánvalóbban optimalizációnak alávethető tényező a táplálékforrás távolsága a kolóniától (Detrain és mtsai. 1999, Torres-Contreras és Vasquez 2004), de hasonlóan fontos tényező lehet a táplálék minősége és nagysága (Detrain és mtsai. 1999, Mailleux és mtsai. 2003, Cogni és Oliveira 2004), a kolónia nagysága, a lárvák mennyisége, az egyedek fiziológiai állapota, és a kompetitív és a predációs nyomás (Pasteels és mtsai. 1987b, Thomas és Framenau 2005).

Logikusnak tűnik, hogy az individuális szintű optimalizáció kolonialis szinten is optimális mintázatot eredményez és ez fordítva is igaz. Valójában az individuális döntések egy cserekapcsolat eredményei: az egyedi szinten történő rögtöni optimalizálás és a kollektív kiaknázás révén, hosszabb távon megjelenő nyereség közötti kompromisszum (Detrain és mtsai. 1999). Bár egy frissen megtalált forrás esetében az egyed érdeke az, hogy minél több időt töltve megfelelő mennyiségű táplálékot gyűjtsön és maximalizálja a nyereség/befektetés arányt, de a kolónia szempontjából előnyösebb rögtön visszatérnie, és

minél több dolgozót mozgósítania. Az önszerveződés elmélete alapján a kialakuló kollektív mintázatok nem egyszerűen az egyedi döntések összességei, hanem az egyedek közötti vagy az egyedek és környezetük közötti interakciókból alakulnak ki (Pasteels és mtsai. 1987a, b, Camazine és mtsai. 2001). A hiba lehetősége meghatározó tulajdonság, mivel a kommunikáció pontatlanságából származó tévedéseknek, melyek az egyed feromon ösvényről való letérését eredményezik, nagy szerepük lehet újabb táplálékforrások felfedezésében (Pasteels és mtsai. 1987a, b). A pozitív visszacsatolás szintén lényeges, hiszen két eltérő minőségű forrás közötti koloniális „választás” esetében a jobb minőségű forrásról visszatérő egyedek intenzívebben rekrutálnak, ami növeli a két forrás kiaknázásában megmutatkozó különbségeket (Pasteels és mtsai. 1987a, Mailleux és mtsai. 2000, Cogni és Oliveira 2004). A negatív visszacsatolás újfent fontos szereppel rendelkezik (Bonabeau és mtsai. 1998): a rekrutálás leállása egy túlszűfolt táplálékfolton negatív visszacsatolás révén valósul meg: az egyedek egymással való ütközéseinek fokozódó gyakorisága kivált egy lavina-mechanizmust.

Kompetíció és táplálkozási stratégiák

Mivel a hangyafajok többsége mindenevő ezért gyakran kisebb-nagyobb mértékű niche-átfedésre kerül sor közöttük, s ez erős inter- és intraspecifikus kompetícióhoz vezethet. Két rivális faj együttélését pedig akár a táplálkozási stratégiában megmutatkozó különbségek is lehetővé teszik (Vepsäläinen és Savolainen 1990, Gallé 1994, Gallé és mtsai. 1994, Jarau és mtsai. 2003). Hangyáknál egy sajátos, három lépcsőfokú, lineáris kompetitív hierarchia ismert, melynek alapját a szociális szervezettség és a táplálkozási stratégia sajátosságai képezik (Vepsäläinen és Savolainen 1990): (1) a szubmisszív fajok csupán saját kolóniájukat védik, (2) az agresszív fajok a táplálékforrást is, míg (3) a territoriális fajok állnak a hierarchia csúcsán, ezek territóriumot tartanak fenn.

Nem territoriális fajok plaszticitása – kérdések és hipotézisek

Egy hangyaközösségben kétségtelenül a territoriális fajoké a főszerep. Jelentős mértékben befolyásolják a táplálék mennyiségét, minőségét és elérhetőségét, általában a többi, alárendelt faj táplálkozási stratégiáját. Jogos feltételeznünk, hogy a nem territoriális fajok sikerességének kulcsa valamilyen mértékű plasztikusság, amely lehetővé teszi a folyamatos alkalmazkodást változó hangyaközösségi körülményekhez (Pasteels és mtsai. 1987a, b, Detrain és mtsai. 1999). Egy faj táplálkozási stratégiáját csakis az adott ökológiai kontextusban lehet értelmezni. Ennek hiányában részleges, rosszul értelmezhető képet alakíthatunk ki az adott faj adott stratégiájáról (Savolainen és Vepsäläinen 1989, Detrain és mtsai. 1999, Cogni és Oliveira 2004). A kellő értelmezhetőségi keret megtartása érdekében a vizsgálatokat szabadföldi körülmények között végeztük, hiszen ez lehetővé teszi a természetes kompetitív körülmények megfelelő figyelembevételét is. A vizsgálat tárgyát képező problémaköröket a következő hipotézisekben fogalmaztuk meg.

- A kolónia „érdeke” a táplálékforrások felfedezési valószínűségének maximalizálása, így a táplálékkeresési erőfeszítésnek majdnem egyenletesnek kell lennie a kolónia körül.
- A kolóniák körül a keresés términtázatában megmutatkozó egyenetlenségek prediktálják az újonnan felfedezett források kiaknázásában megmutatkozó különbségeket.

- A kolóniák minden esetben a közeli forrásokat preferálják.
- A nem territoriális fajok kolóniai nem gyakorolnak negatív hatást más fajok keresési stratégiájára, de ez táplálékforrások jelenlétében esetlegesen változhat.
- A nem territoriális fajok státusuknak megfelelően viselkednek minden esetben.
- Nincsenek alapvető különbségek ugyanazon faj viselkedésében különböző hangyaközösségi körülmények között. Természetesen ez utóbbi hipotézis a plasztikusság tagadása, és csupán kiindulási alapként kezelhető.

ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

Tanulmányozott fajok

A ***Myrmica rubra*** (Linnaeus, 1758) a legközönségesebb európai fajok közé tartozik, alföldön és dombvidéken elsősorban erdőkben fordul elő, hegyvidéken általában a nedvesebb legelőkön, lápokban él. Nem territoriális és szubmisszív fajként ismert (Savolainen és Vepsäläinen 1989). Vizsgálatára Erdélyben került sor a Kolozsvár melletti Kisbács falu határában levő gyertyános-tölgyes erdőben (négy kolónia), illetve a Maros alsó szakaszánál található Bezdin kolostor melletti puhafás erdőszegélyen (négy kolónia).

A ***Myrmica ruginodis*** Nylander, 1846 a nedvesebb és hűvösebb élőhelyeket kedveli, elsősorban a dombvidéken fordul elő, az alföldekre nem jellemző. Szintén szubmisszív fajként ismert (Savolainen és Vepsäläinen 1989). Kolóniáit Erdélyben tanulmányoztuk a Maros megyei Székelykál falu határában levő elegyes erdőben (két kolónia), a Berecki havasokban, Ojtoz patak völgyében egy lucos ligetben (két kolónia), valamint a Hargita hegységben, Ördögtő láp mellett egy hegyi legelőn (négy kolónia) 2000 nyarán.

A ***Formica cinerea*** Mayr 1853 a nyílt homokos, laza talajú száraz gyepek és erdők jellegzetes faja (Czechowski és mtsai. 2002). Egyesek a territoriális fajok között említi (Czechowski 1999, Seifert 2002), de más vizsgálatok szubmisszív jellegeket mutattak ki e fajnál (Gallé 1991). Vizsgálatára a dél-finnországi Hanko-félsziget egyik homokdűne komplexumán került sor (tíz kolónia) 2002 nyarán.

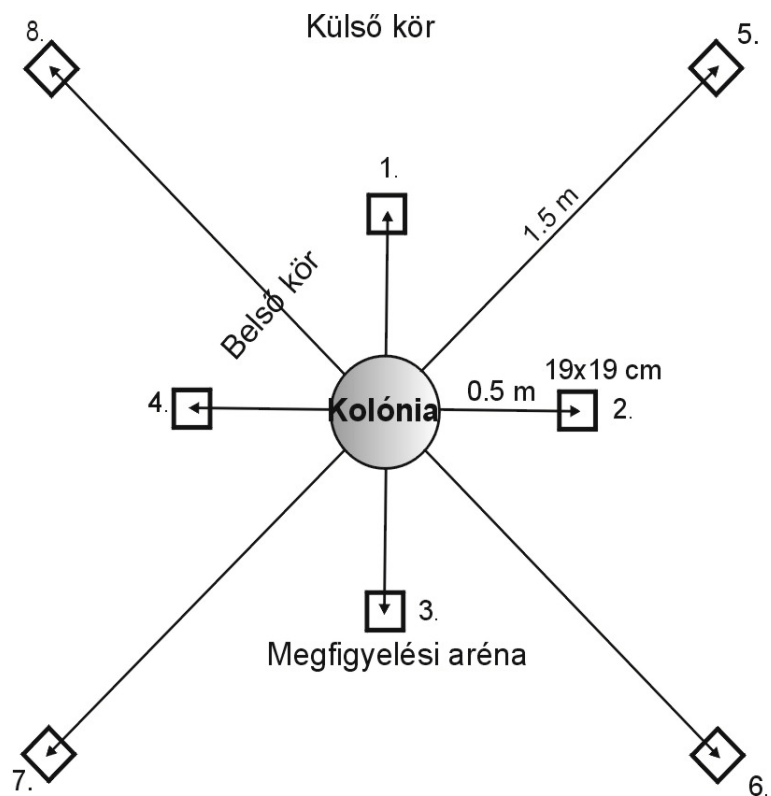
A ***Formica balcanina*** Petrov & Collingwood 1993 fajt Romániában nemrég mutatták ki. A laza talajú, száraz helyeket kedveli, és a homokdűnétől a folyópartokig mindenhol előfordul, akár az alacsonyabb hegyvidéken is. Kompetitív helyzete nem ismert, bár életmódjából egyértelműen kitűnik a nem territoriális jelleg. Tanulmányozására Erdélyben került sor a Maros megyei Székelykál faluban, egy szőlős határában (négy kolónia), valamint a Kolozs megyei Kissebes falu mellett található kőbánya meddőhányóin (négy kolónia) 2001 nyarán.

A ***Lasius psammophilus*** Seifert 1992 faj egész Európában előfordul (Seifert 1992). Száraz, gyérfüves területek faja, főleg a homokos talajt kedveli (Seifert 1992). Egyes vizsgálatok alapján (*L. alienus* in Gallé 1991, 1994) agresszív fajként kezelhető alapfeltevésként, bár szubmisszív viselkedésére utaló megfigyelések is vannak (Czechowski és mtsai. 2002). Tanulmányozására Finnországban, a Hanko félsziget egyik homokdűne komplexumán került sor (három fészek-komplexum) 2002 nyarán.

Egyedek tér-idő eloszlása a kolóniák körül

A különböző hangyafajok táplálkozási sikerének, valamint kommunikációs stratégiájának vizsgálatára, illetve a különböző fajok közötti interakciók tanulmányozására a leggyakrabban használt módszer mesterséges táplálékforrások kihelyezése, és az ezeken megjelenő egyedek faji hovatartozásának, dinamikájának és viselkedésének megfigyelése (Gallé 1991, de Biseau és mtsai. 1994, Gallé és mtsai. 1994, Mody és Linsenmair 2003, Torres-Contreras és Vasquez 2004). A csalétkezés módszerének egyoldalú használata az ezek hiányában fennálló (esetlegesen eltérő) mintázatok elfedését eredményezheti. Ezek alapján egy hangyafaj táplálkozási stratégiájának elemzésekor javallott a családok nélküli (ún. *nudum*), természetes állapot vizsgálata is. Nyolc négyzet alakú területet jelöltünk ki a vizsgált fajok kolóniai körül családok hiányában (1. ábra), s rendszeresen rögzítettük az itt áthaladó egyedek faji hovatartozását és számát, valamint az egyedek között fellépő negatív

interakciók jellegét minden aréna esetében megfigyelésként egy percre. Első nap csalétek hiányában, majd ezt követően csalétek jelenlétében végeztük megfigyeléseinket reggel 8⁰⁰-tól este 9⁰⁰-ig három periódusban. Minden megfigyelés-sorozat elején rögzítettük a talajfelszín hőmérsékletét, valamint a levegő relatív páratartalmát a talajfelszín fölött közvetlenül.



1. ábra. Az arénák elrendezése a tanulmányozott kolónia körül.

ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK ÖSSZEFOGLALÁSA

1. Aktivitás és klimatikus tényezők

A hangyák aktivitását jelentős mértékben befolyásolják a klimatikus tényezők (Gallé 1975, Fernández-Escudero és Tinaut 1998). A klimatikus tényezők és az aktivitás közötti közvetlen összefüggés elsősorban nyílt élőhelyeken élő fajoknál feltételezhető, ahogy ezt eredményeink is bizonyítják: a *L. psammophilus*, a *F. balcanina* és a *F. cinerea* esetében egyértelműen klimatikus tényezőktől függ a keresők aktivitása, míg a *M. ruginodis*-nál csekély mértékben. Az élőhelyek nyílt vagy zárt jellegének eltérő hatását a *M. rubra* esete illusztrálja, ahol a nyílt élőhelyen vizsgált bezdini populációnál kimutatható a hőmérséklet és a páratartalom hatása, míg ugyanazon faj zárt erdőben élő kolóniai esetében kevésbé vagy egyáltalán nem. A *F. cinerea* ösvényein zajló forgalom nem függ oly mértékben a hőmérséklet és a relatív páratartalom változásaitól. Mindez feltehetően az ösvények célpontjául szolgáló forrás stabilitásának és kiszámíthatóságának köszönhető, mely kifizetődővé teszi a szuboptimális klimatikus körülmények közötti kiaknázást is. A táplálékforrások elérhetőségének aktivitásmódosító hatása tetten érhető a *L. psammophilus* esetében is, ahol a csalétkék megjelenése eltolhatja az aktivitást az egyébként nem kedvelt tartományok felé. A különböző hangyafajok eltérő klimatikus preferenciáinak fontos szerepe lehet a kiélezett kompetíció elkerülésében (Fernández-Escudero és Tinaut 1998). Ez teszi lehetővé az együttélést a *F. cinerea* és a *L. psammophilus* esetében többek között.

2. A felfedezési valószínűségek eloszlása térben

Az egyedek téreloszlása a források felfedezési valószínűségét mutatja egy adott foltra és egy adott időszakra vonatkozóan (Detrain és mtsai. 1999, Mody és Linsenmair 2003). Az eredmények alapján egyértelművé vált majdnem minden esetben, hogy a tanulmányozott fajok denzitása általában nagyobb kolóniáik közelében. Kivétel a *L. psammophilus*, ahol az egyedek minimális aktivitása a keresés erősen esetleges jellegét hangsúlyozza. Az egyedek eloszlása többnyire kiegyenlítetlenebb volt a kolóniák közelében: a kolóniák közvetlen környékén feltehetően csak csökkent mértékben zajlik aktív keresés, s ezen a zónán az egyedek többsége többé-kevésbé körülhatárolható kijáró ösvényeken halad át, és csupán a kolóniától bizonyos távolságra kezdenek el keresni (Verron 1980, Mody és Linsenmair 2003, Wehner és mtsai. 2004). A *M. rubra* esetében azt tapasztaltuk, hogy a kolóniától távoli foltok lefedettsége kiegyenlített többnyire, a többi fajnál is általában az egyenlenségek mérsékeltebbek a kolóniáktól távolabbi foltokon.

3. A siker prediktabilitása

A kolóniák közelében észlelt nagyobb egyedsűrűség a közeli források erőteljesebb kiaknázását prediktálja. Bár a *M. rubra*, a *F. cinerea* és a *F. balcanina* esetében egyaránt jellemző volt a források többségének felfedezése, még e fajok esetében sem volt egyértelmű a közeli források intenzívebb kiaknázása. A *M. rubra* felfedezési mintázata csupán részben prediktábilis, és úgy tűnik, egyedül e faj esetében beszélhetünk a közeli források viszonylagos elsőségéről. A *M. ruginodis* ezzel szemben lényegesen esetlegesebb stratégiával rendelkezik, egyes esetekben még kolóniaihoz közeli forrásokat sem fedez fel, s még abban az esetben is intenzívebben aknáz ki távoli csalétket, amikor ezzel párhuzamosan közeli források kiaknázása is zajlik. Teljes mértékű esetlegességgel azonban a *L. psammophilus*-nál találkozunk, hiszen a kolóniai körül végzett kísérletek során

egyetlen forrás felfedezésére és kiaknázására sem került sor, míg a *F. cinerea* kolóniák körül általa kiaknázott források változó távolságra helyezkedtek el a kiaknázó *L. psammophilus* fészektől.

4. Riválisok

A vizsgált fajok többnyire domináltak kolóniáik körül. A csalétkék megjelenése jelentős mértékben fokozta a különböző hangyafajok aktivitását, ami az egyedszám-viszonyok változásában is megmutatkozott (Savolainen és Vepsäläinen 1988). A célfajok dominanciája kolóniáik körül sokszor annak ellenére is fennállt, hogy erősebb kompetitorok szomszédsága mást prediktált. Így a *M. rubra* dominált csalétkék jelenlétében Kisbácsban annak ellenére, hogy egy *Formica rufa* kolónia alig tíz méterre helyezkedett el kolóniáitól. Ennek ellenkezőjére is van azonban példa, ahogy ezt az ördögtói *M. ruginodis* kolóniák körüli vizsgálatok illusztrálják: a csalétkék megjelenése általában fokozta ugyan a *M. ruginodis* aktivitását, de a domináns *Manica rubida* jelenlétét még hangsúlyosabbá tette. Érdekes kettősségre bukkantunk a *F. balcanina* esetében is: a kissebesi populációnál a *Tetramorium caespitum* dominanciáját eredményezte a csalétkék megjelenése, míg a székellykái populáció esetében nem került sor dominanciaváltásra e két faj között.

A nagyméretű források megjelenése egy fakultatív interspecifikus gátlási zóna megjelenését is eredményezi egyes fajok kolóniái körül, pl. a *M. rubra* és *F. cinerea* esetében. Hasonló jellegű térbeli gátlás eddig elsősorban territoriális fajok esetében volt ismert (Savolainen 1990). A *M. ruginodis* és a *M. rubra* esetében indirekt bizonyítékok szintén vannak az egymásra vonatkozó térbeli gátlásra, ami elsősorban a kereső egyedek eloszlásában mutatkozik meg. A *L. psammophilus* együttélését riválisával, a *F. cinerea*-val a vizsgált homokdűnéken a napi aktivitásbeli különbségek mellett térbeli szegregáció is lehetővé teszi. A legfőbb riválisok a vizsgált fajok többségénél saját fajtársaik, s velük szemben szintén egyértelmű gátlási zóna alakul ki csalétkék jelenlétében. A gátlási zónák létrejöttére kétféle magyarázat lehetséges: (1) közvetlen negatív találkozások nyomán kialakuló aktív inter- és intraspecifikus kerülés; (2) illetve lehet a következménye annak, hogy egy adott faj kolóniáit csakis riválisaitól optimális távolságra tudja létrehozni, és stabilan fenntartani (Savolainen 1991).

5. Kompetíciós siker és rang

A kompetíció egyike a legfontosabb közösségalakító mechanizmusoknak hangyák esetében, (Vepsäläinen és Savolainen 1990, Gallé 1994). A riválisokkal szembeni sikeresség elsősorban a dominált források számában, és ezek kolónia körüli helyzetében mutatkozik meg.

A források többségét a ***M. rubra*** dominálta kolóniái körül. Vizsgálataink során a *M. rubra* még közismerten agresszív fajokkal szemben is tudott nyerni, noha eddig minden esetben szubmisszív fajként kezelték (Vepsäläinen és Savolainen 1990). Konfliktusos viselkedése alapján inkább agresszív fajnak tekinthető ellentétben az eddig elfogadottakkal.

Ugyanazon faj különböző populációi egyértelműen eltérő viselkedést is mutathatnak, mint a ***M. ruginodis*** esetében. A székellykái és ojtózi kolóniák körül többnyire e faj dominált, ellenben Ördögtónál még más szubmisszív is sikeresebbek voltak a *M. ruginodis*-nál. E kettősség táplálkozási és kompetitív viselkedésében is tükröződik. Alárendelt viselkedése az ördögtói populációnál feltehetően a *Manica rubida* gátló hatásának tudható be. A nagyobb és agresszívebb *Manica rubida* jelenlétében a *M.*

ruginodis számára a konfliktuskerülő stratégia a megfelelő. Ennek értelmében a *M. ruginodis* inkább az individuális táplálékkeresést választja, amely a konfliktusok valószínűségét csökkenti szemben a tömeges kiaknázással (Detrain és mtsai. 1999, Thomas és Framenau 2005). A *M. ruginodis*-t eddig egyértelműen szubmisszív fajként kezelték (Elmes 1991, Vepsäläinen és mtsai. 2000), de eredményeink e faj viselkedésében inkább egy kettősségre világítanak rá.

Idegen fajok csupán mozaikosan fordulnak elő *F. cinerea* kolóniák körül. Az előzetes várakozásokkal ellentétben a *M. schencki* és a *L. psammophilus* képes nyerni a *F. cinerea*-val szemben, ha tömegesen van jelen a csalétken, amit e fajokra jellemző hatékony tömeg-rekrutálás tesz lehetővé. Ugyanakkor a territoriális *F. rufa* fészkek szomszédsága nem hat aktivitására, sőt, állandó összeütközésekre sem kerül sor e két faj között. Az összeütközések hiánya elsősorban a két faj által preferált élőhely gyökeresen elütő jellegéből fakadhat. Úgy tűnik, a *F. cinerea* territoriális tendenciákkal rendelkező faj, mely azonban más fajok erőfölénye esetén könnyen szubmisszív viselkedést ölt magára.

Minden szempontból átmeneti a *L. psammophilus* viselkedése. Bár a vele való konfliktusok többségét a *F. cinerea* nyeri, ennek ellenére, ha a csalétken már megfelelő számban van jelen a *L. psammophilus*, akkor a konfliktusok kimenetele számára kedvezően változik, tehát kompetíciós helyzete a szubmisszív és az agresszív jellegek ötvözetét mutatja.

A *F. balcanina* szintén nagy fokú kompetitív plasztikussággal jellemezhető. Bár nudum helyzetben dominált, de csalétkék jelenlétében számos kolónia körül már az agresszívként ismert *Tetramorium*-ok (Czechowski 1979, Savolainen és Vepsäläinen 1988) uralták a terepet. A kissebesi populáció esetében a *T. caespitum*-mal szembeni alárendelt helyzete a vesztes konfliktusok nagy arányában is megmutatkozott. Bár a csalétkék többségét a székelykáli kolóniáknál sem a *F. balcanina* aknázza ki, de itt egyértelműen dominálta a közösséget. A *F. balcanina* viselkedése átmenetinek tekinthető a szubmisszív és agresszív között az egyik populációnál, míg inkább agresszív a székelykáli populáció esetében.

6. Optimalizáció és önszerveződés

Az elmélet egyértelműen közeli források intenzívebb kiaknázását prediktálják, amit egyébként alátámaszt az egyedek eloszlása a kolóniák körül. Eredményeink az optimális mintázat egyértelmű kialakulását nem támasztják alá, csupán a *M. rubra* esetében. Tőle eltérően viselkedik a *M. ruginodis*, ahogy ezt a székelykáli és az ördögtői helyzet is bizonyítja. Látszólag megmagyarázhatatlan, hogy bár közeli forrást is felfedez egy kolónia, mégis a távoli forrást aknázza ki. Valójában ennek két lehetséges magyarázata is van (Detrain és mtsai. 1999, Mody és Linsenmair 2003): (1) kis kolóniák esetében, ha már megtörtént egy adott forrásra a rekrutálás, nem áll elegendő szabad kereső a rendelkezésre egy alternatív forrás előtérbe hozásához; (2) amennyiben a kompetíciós nyomás nagy az adott területen, akkor megéri akár távoli forrást is kiaknázni. Tekintve, hogy a *M. ruginodis*-nál a kereső egyedek alacsony száma kis kolóniaméretre utal, illetve, hogy a kompetíciós nyomás is elég nagy, a fentiekben bemutatott mindkét magyarázat érvényesnek tekinthető az ördögtői populáció esetében. A székelykáli kolóniáknál feltehetően a kis kolóniaméret magyarázza a kialakult mintázatot.

A kompetíciós nyomás esik nagyobb súllyal a latba a *L. psammophilus* esetében. E fajnál a kommunikáció nagy pontossága is fontos, ami ugyan az alternatív források csökkent felfedezési valószínűségét eredményezi (Detrain és mtsai. 1999), de lehetővé teszi a megtalált forrás mielőbbi biztosítását (Slaa és mtsai. 2003). A *F. balcanina*-nál

szintén a kompetíciós nyomás az egyik magyarázó tényező a szuboptimális választásokra, és a kommunikáció deficitese volta is hozzájárul a dominanciavesztéshez. Feltételezhetően a forró és nyitott talajfelszín kedvelő *F. balcanina* esetében a pontosabb és hatékonyabb rekrutálást lehetővé tevő feromonális kommunikáció nem túl fejlett.

A *F. cinerea* általában minden csalétket felfedezett, de meglepően keveset aknázott ki, s eközben távoli forrásokat részesített előnyben közeliakkal szemben. Kolóniai egyértelműen népesek voltak és kompetíciós nyomás sem nehezedett rá, még a *F. rufa* által körülvevett kolóniák esetében sem. Ezt a sajátos mintázatot kétféleképpen magyarázhatjuk: (1) a kiaknázott távoli csalétkék közelebb voltak egy aktív ösvényhez; (2) a távoli csalétkéket fedezték fel a dolgozók hamarabb, ami egy nagyobb rekrutálási hatékonyságot eredményezett a többi forráshoz képest. Ez utóbbi eset különösen akkor érvényes, ha egy hangyafaj elsődlegesen nem feromonok révén rekrutál, ami feltételezhetően igaz a *F. cinerea* esetében, mivel a forró homokfelszínen a feromonösvények életideje igen csekély.

7. Feladatmegosztás a *F. cinerea*-nál

A különböző számú csalétkékkel végzett vizsgálatok érdekes fényt vetnek e faj táplálékkeresési stratégiájára. Az ösvények jelenléte természetesen hozzá előtérbe a feladatmegosztás létének lehetőségét (Anderson és Ratnieks 2000). Az eredmények megerősítik, hogy az ösvényeken haladó egyedek konzervatívak, nem mozgósíthatók más forráshoz, ami lehetővé teszi a stabil forrás hosszú távú monopolizálását, biztosítva a kolónia állandó növekedését (Anderson és Ratnieks 2000).

Mi hát az optimum? Feltételezhetően ökológiai kontextusából kiragadva egy adott faj stratégiáját nem ismerhetjük meg teljességében, és ennek következtében erre az egyszerűnek tűnő kérdésre sem válaszolhatunk kielégítően. A kompetitív kontextus beemelése megfelelően magyaráz szuboptimálisnak tűnő mintázatokat, és lehetővé teszi a rálatást egy adott faj viselkedésének plasztikus vagy rigid jellegére is. Mint láthatjuk a nem territoriális fajok táplálkozási stratégiája nem jellemezhető egyértelmű kategóriákkal, egyedi és ebből fakadóan kolonialis viselkedésük változékonysága teszi lehetővé, hogy mind domináns, mind szubdomináns helyzetben fennmaradjanak. Az egyedek egyszerű szabályokon alapuló viselkedése és döntései, melyek akár szuboptimálisnak tűnhetnek első pillantásra, kolóniaszinten optimális mintázatot eredményezhetnek, s erre, megfelelő szempontok beemelése révén, fényt deríthetünk.

- Anderson, C., Boomsma, J. J., Bartholdi III, J. J. (2002): Task partitioning in insect societies: bucket brigades. – *Insectes Sociaux* 49: 171-180.
- Anderson, C., Ratnieks, F. L. W. (2000): Task partitioning in insect societies: novel situations. – *Insectes Sociaux* 47: 198-199.
- Beckers, R., Goss, S., Deneubourg, J.-L., Pasteels, J. M. (1989): Colony size, communication and ant foraging strategy. – *Psyche* 96(3-4): 239-256.
- Bonabeau, E., Theraulaz, G., Deneubourg, J.-L. (1998): Fixed response thresholds and the regulation of division of labor in insect societies. – *Bulletin of Mathematical Biology* 60: 753-807.
- Camazine, S., Deneubourg, J.-L., Franks, N., Sneyd, J., Theraulaz, G., Bonabeau, E. (2001): Self-organization in biological systems. – Princeton University Press, Woodstock, 538 pp.
- Cogni, R., Oliveira, P. S. (2004): Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant, *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). – *Insectes Sociaux* 51: 123-130.
- Czechowski, W. (1979): Competition between *Lasius niger* (L.) and *Myrmica rugulosa* Nyl. (Hymenoptera: Formicidae). – *Annales Zoologici* 34(14): 437-451.
- Czechowski, W. (1999): *Lasius fuliginosus* (Latr.) on a sandy dune – its living conditions and interference during raids of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). – *Annales Zoologici*, 49: 117-123
- Czechowski, W., Radchenko, A., Czechowska, W. (2002): The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. – Museum and Institute of Zoology, Polish Academy Sciences, Warsaw, 200 pp.
- de Biseau, J. C., Schuiten, M., Pasteels, J. M., Deneubourg, J.-L. (1994): Respective contributions of leader and trail during recruitment to food in *Tetramorium bicarinatum* (Hymenoptera: Formicidae). – *Insectes Sociaux* 41: 241-254.
- Detrain, C., Deneubourg, J.-L., Pasteels, J. M. (1999): Decision-making in foraging by social insects. – In: Detrain, C. (szerk.): Information Processing in Social Insects. Birkhäuser Verlag, Basel, p. 331-354.
- Dillier, F.-X., Wehner, R. (2004): Spatio-temporal patterns of colony distribution in monodomous and polydomous species of North African desert ants, genus *Cataglyphis*. – *Insectes Sociaux* 51: 186-196.
- Elmes, G. W. (1991): The social biology of *Myrmica* ants. – *Actes Coll. Insectes Sociaux* 7: 17-34.
- Fernández-Escudero, I., Tinaut, A. (1998): Heat-cold dialectic in the activity of *Proformica longiseta*, a thermophilous ant inhabiting a high mountain (Sierra Nevada, Spain). – *Int. J. Biometeorol.* 41: 175-182.
- Gallé, L. (1975): Factors stabilizing the ant populations (Hymenoptera: Formicidae) in the grass associations of the Tisza basin. – *Tiscia* 10: 61-66.
- Gallé, L. (1991). Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. – *Holarctic Ecology*, 14: 31-37.
- Gallé, L. (1994): Formicoidea közösségek szerveződése – József Attila Tudományegyetem, Ökológiai Tanszék; Szeged, pp. 1-126.
- Gallé, L., Kovács, É., Hevér, A. (1994): Pattern transformation of ant colonies in a successional sandy grassland. – *Memorabilia Zoologica* 48: 81-90.
- Hölldobler, B., Wilson, E. O. (1990): The ants. – The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1-732 pp.
- Jarau, S., Hrnčir, M., Schmidt, V. M., Zucchi, R., Barth, F. G. (2003): Effectiveness of recruitment behavior in stingless bees (Apidae, Meliponini). – *Insectes Sociaux* 50: 365-374.
- Mailleux, A.-C., Deneubourg, J.-L., Detrain, C. (2003): How does colony growth influence communication in ants?. – *Insectes Sociaux* 50(1): 24-31.
- Mody, K., Linsenmair, K. E. (2003): Finding its place in a competitive ant community: leaf fidelity of *Camponotus sericeus*. – *Insectes Sociaux* 50: 191-198.

- Pasteels, J. M., Deneubourg, J.-L., Goss, S. (1987a): Transmission and amplification of information in a changing environment: the case of insect societies. – In: Prigogine, I., Sanglier, M. (szerk.): *Law of Nature and Human Conduct*. G.O.R.D.E.S., Bruxelles. p. 129-156.
- Pasteels, J. M., Deneubourg, J.-L., Goss, S. (1987b): Self-organization mechanisms in ant societies (I): Trail recruitment to newly discovered food sources. – In: Pasteels, J. M., Deneubourg, J.-L. (szerk.): *From individual to collective behaviour in social insects*. Les Treilles Workshop. Birkhäuser Verlag, Basel. p. 155-175.
- Savolainen, R. (1990): Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polycтена*. – *Ecological Entomology*, 15: 79–85.
- Savolainen, R. (1991): Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 1-7.
- Savolainen, R., Vepsäläinen, K. (1988). A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. – *Oikos*, 51: 135-155.
- Savolainen, R., Vepsäläinen, K. (1989). Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polycтена*. – *Oikos*, 56: 3-16.
- Seifert, B. (1992): A Taxonomic Revision of the Palaearctic members of the Ant Subgenus *Lasius s. str.* (Hymenoptera: Formicidae). – *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 66(5): 1-67.
- Seifert, B. (2002): A taxonomic revision of the *Formica cinerea* group (Hymenoptera: Formicidae). – *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 74(2): 245-272.
- Slaa, E. J., Wassenberg, J., Biesmeijer, J. C. (2003): The use of field-based social information in eusocial foragers: local enhancement among nestmates and heterospecifics in stingless bees. – *Ecological Entomology* 28: 369-379.
- Sudd, J. H., Franks, N. R. (1987): *The behavioural ecology of ants*. Blackie & Son Ltd.; Glasgow and London. pp. 1-206.
- Thomas, M. L., Framenau, V. W. (2005): Foraging decisions of individual workers vary with colony size in the greenhead ant *Rhytidoponera metallica* (Formicidae, Ectatomminae). – *Insectes Sociaux* 52: 26-30.
- Torres-Contreras, H., Vásquez, R. A. (2004): A field experiment on the influence of load transportation and patch distance on the locomotion velocity of *Dorymyrmex goetschi* (Hymenoptera, Formicidae). – *Insectes Sociaux* 51: 265-270.
- Vepsäläinen, K., Savolainen, R. (1990): The effect of interference by Formicine ants on the foraging of *Myrmica*. – *Journal of Animal Ecology* 59: 643-654.
- Vepsäläinen, K., Savolainen, R., Tiainen, J., Vilén, J. (2000): Successional changes of ant assemblages after ditching of bogs. – *Annales Zoologici Fennici* 37: 135-149.
- Verron, H. (1980): Division du travail et comportement préférentiel dans une société du fourmis *Lasius niger*. – In: Cherix, D. (szerk.): *Ecologie des insectes sociaux*. IUSSI - section française; Lausanne. p. 101-106.
- Wehner, R., Meier, C., Zollikofer, C. (2004): The ontogeny of foraging behaviour in desert ants, *Cataglyphis bicolor*. – *Ecological Entomology* 29: 240-250.

Közlemények

- Markó, B.** (1998): Six new ant species (Hymenoptera: Formicidae) for the Romanian myrmecofauna. – *Entomologica romanica* 3: pp. 119-123.
- Markó, B., Kiss, K.** (2002): Searching for food in the ant *Myrmica rubra* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) – How to optimize? In: Tomescu, N., Popa, V. (szek.): *In Memoriam "Professor Dr. Doc. Vasile Gh. Radu" Corresponding member of Romanian Academy of Sciences*, Cluj University Press, Kolozsvár, Románia, pp. 157-168.
- Kiss, K., **Markó, B.** (2003): Az intra- és interspecifikus kapcsolatok plaszticitása a *Myrmica rubra* (L., 1758) és a *Myrmica ruginodis* (Nyl., 1846) hangyafajoknál (Hymenoptera: Formicidae). – *Múzeumi Füzetek* 12: 131-148 (Kolozsvár, Románia).
- Markó, B., Czechowski, W.** (2004): *Lasius psammophilus* Seifert and *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) on sand dunes: conflicts and coexistence. – *Annales Zoologici* 54(2): 365-378 (Varsó, Lengyelország).
- Markó, B., Kiss, K., Gallé L.** (2004): Mosaic structure of ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in Eastern Carpathian marshes: regional versus local scales. – *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 50(2): 77-95 (Budapest, Magyarország).
- Czechowski, W., **Markó, B.** (közl. alatt): Competition between *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) and co-occurring ant species, with special reference to *Formica rufa* L.: direct and indirect interferences – *Polish Journal of Ecology*. (Varsó, Lengyelország)

Előadások megjelent kivonatokkal

- Markó, B.**, Forráskihasználási hatékonyság és optimalizáció a *Formica balcanina*-nál (Hymenoptera: Formicidae). In: *Szünzoológiai Szimpózium*, Budapest, **2000.04.13-14**, p. 17.
- Markó, B., Kiss, K., Gallé, L.**, Tőzeglápok hangyamozaikjai a Keleti-Kárpátokban. / Ant-mosaics in peat-bog marshes in the Eastern Carpathians. In: *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. Fasc. 11/1 (Vth Hungarian Ecological Congress – Abstracts of the lectures and posters)*, Debrecen, **2000.10.25-27**, p. 328.
- Markó, B., Kiss, K., Jónás, B.**, Táplálékkeresési és -kiaknázási mintázatok plaszticitása a *Myrmica rubra* (L.) és a *Myrmica ruginodis* Latr. hangyafajoknál (Hymenoptera: Formicidae). In: *2. Kolozsvári Biológus Napok, Kivonatkiötet*, Kolozsvár, **2001.03.23-25**, pp. 17-18.
- Markó, B., Kiss, K.**, Foraging strategies of *Myrmica rubra* and *Myrmica ruginodis* (Hymenoptera, Formicidae): predictability and plasticity. In: *Proc. of the 2001 Berlin Meeting of the European Sections of IUSSI, Abstract Volume*, Berlin, **2001.09.25-29**, p. 30.
- Hajdu, L., **Markó, B.**, Táplálékkeresés számítógépes szimulációja a *Myrmica rubra* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) hangyafajnál: véletlenszerűség és irányítottság – előtanulmány. In: *3. Kolozsvári Biológus Napok, Kivonatkiötet*, Kolozsvár, **2002.04.12-14.**, p. 10.
- Kiss, K., **Markó, B.**, Táplálékforrás indukált intra- és interspecifikus agresszió a *Myrmica rubra* (Linné, 1758) nem territoriális hangyafajnál (Hymenoptera: Formicidae). In: *Erdélyi Múzeum Egyesület Természettudományi és Matematikai Szakosztályának Évi Tudományos Ülésszaka, Kivonatkiötet*, Marosvásárhely, **2002.10.26.**, p. 7.
- Kiss, K., **Markó, B.**, Kolóniaméretfüggő táplálékkeresési- és kiaknázási stratégia a *Formica exsecta* Nyl. hangyafajnál (Hymenoptera: Formicidae) – esettanulmány. In: *IV. Kolozsvári Biológus Napok, Kivonatkiötet*, Kolozsvár, **2003.03.28-29.**, p. 23.
- Markó, B.**, Intraspecifikus agresszió a *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) hangyafajnál: szomszédok és idegenek. In: *IV. Kolozsvári Biológus Napok, Kivonatkiötet*, Kolozsvár, **2003.03.28-29.**, p. 29.

- Kiss, K., **Markó, B.**, Táplálékforrás indukált intra- és interspecifikus agresszió a *Myrmica rubra* (Linné) és a *Myrmica ruginodis* Nylander nem territoriális hangyafajoknál (Hymenoptera: Formicidae). In: *Romániai Doktoranduszok Szövetségének IV. Tudományos Konferenciája, Kivonatfüzet*, Kolozsvár, **2003.04.11-12.**, p. 47.
- Markó, B.**, A táplálékkeresési és –forráskiaknázási stratégia plaszticitása a *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) hangyafajnál. In: *6. Magyar Ökológus Kongresszus*, Gödöllő, **2003.08.27-29**, kiegészítés 3.
- Markó, B.**, Indirekt bizonyítékok a munkamegosztásra a *Formica cinerea* non-territoriális hangyafajnál dél-finnországi homokdűnéken. In: *I. Kárpát-medencei Mürmekológiai Szimpózium*, Szeged, **2004.11.26-27**, p. 8.
- Markó, B.**, Plastic foraging strategy in *Formica balcanina* Petrov & Collingwood 1993. In: Central European Workshop on Myrmecology, České Budějovice, **2005.04.24-25**, p. 17.

EGYÉB KAPCSOLÓDÓ TUDOMÁNYOS PUBLIKÁCIÓK

- Markó, B.** (1997): Különböző típusú erdők hangyaközösségének összehasonlító vizsgálata. – *Múzeumi Füzetek* **6**: 183-189.
- Markó, B.** (1997). Contribution to the knowledge of the Ant-Fauna (Hymenoptera: Formicoidea) of the Crisul-Repede River-Valley. In: Sárkány-Kiss, A., Hamar, J. (szerk.): *The Cris/Körös Rivers' Valleys - Tiscia Monograph Series*, Szeged, pp. 345-352.
- Markó, B.** (1998): Adatok a Sebes-Körös ártér hangyafaunájának ismeretéhez. – *Collegium Biologicum* **1**: pp.13-19.
- Markó, B.** (1998): Ízeltlábú erdők, avagy tíz erdő ízeltlábú közösségeinek összehasonlító vizsgálata - módszertani tanulmány. – *Collegium Biologicum* **2**: pp. 63-74.
- Markó, B.** (1999). Contribution to the knowledge of the myrmecofauna of the River Somes valley. In: Sárkány-Kiss, A., Hamar, J. (szerk.): *The Somes/Szamos River Valley - Tiscia Monograph Series*, Szeged, pp. 297-302.
- Markó, B.** (1999). Ant community succession and diversity changes in spruce forest clearcuts in Eastern Carpathians, Rumania. In: Tajovsky, K., Pizl, V. (szerk.): *Soil Zoology in Central Europe – the 5th CEWSZ (Central European Workshop on Soil Zoology)*, České Budějovice, pp. 203-210.
- Markó, B.** (1999): New ant taxa (Hymenoptera: Formicidae) in the Romanian fauna. – *Entomologica romanica* **4**: pp. 95-98.
- Gallé, L., Gallé, R., **Markó, B.**, Mikó, I., Sárkány-Kiss, A. (2000): Habitat correlates of ground invertebrate assemblages in a flood plain landscape complex. In: Gallé, L., Körmöczy, L. (szerk.): *Ecology of River Valleys - Tiscia Monograph Series*, Szeged, pp. 31-36.
- Markó, B.**, Csősz, S. (2001): Nine new ant species in the Romania fauna (Hymenoptera: Formicidae): morphology, biology, and distribution. – *Entomologica romanica* **6**: pp. 127-132.
- Csősz, S., **Markó, B.**, Gallé, L. (2001): Ants (Hymenoptera: Formicidae) of Stana Valley (Romania): Evaluation of the Effectiveness of a Myrmecological Survey. – *Entomologica romanica* **6**: pp. 121-126.
- Csősz, S., **Markó, B.**, Kiss, K., Tartally, A., Gallé, L. (2002): The ant fauna of the Fertő-Hanság National Park (Hymenoptera: Formicoidea). In: *The fauna of the Fertő-Hanság National park* – Hungarian Natural History Museum, Budapest, pp. 617-629.
- Markó, B.**, Csősz, S. (2002): Die europäischen Ameisenarten (Hymenoptera: Formicidae) des Hermannstädter (Sibiu, Rumänien) Naturkundemuseums I.: Unterfamilien Ponerinae, Myrmicinae und Dolichoderinae. – *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* **94**: pp. 109-121.
- Markó, B.**, Csősz, S. (2004): Redescription of *Tetramorium hungaricum* Rösler, 1935, a related species of *T. caespitum* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae). – *Myrmekologische Nachrichten / Myrmecological News* **6**: pp. 49-59.