

Szegedi Tudományegyetem, Természettudományi Kar
Környezettudományi doktori iskola, Természetvédelmi ökológia program

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

– doktori értekezés –

Markó Bálint

témavezető:

Gallé László

tanszékvezető egyetemi tanár, SZTE, Ökológiai Tanszék

Szeged

2005

„Abban a roppant képeskönyvben, amit a sétáló - kissé felszínesen, de a hagyományos értelemben - természetesnek mond, nyilván, minden igazán lényeges esemény, történés megmutatkozik, csak éppen mi nem tudunk jól titkosírást fejteni.”

(Juhász-Nagy Pál, 1984)

„Egy rovar társadalom működésének megértéséhez a következő központi kérdésre kell választ keresnünk: hogyan vezethet az egyedek gyakran véletlenszerűnek tűnő viselkedése egy determinisztikus mintázathoz a rovar társadalom egészének szintjén?”

(Pasteels és mtsai. 1987a)

Tartalom

1. Bevezetés	3. old.
Táplálkozási stratégiák	5. old.
Az optimalitás keresése és plaszticitás	8. old.
Kompetíció és táplálkozási stratégiák	15. old.
Nem területiális fajok plaszticitása – kérdések és hipotézisek	17. old.
2. Anyagok és módszerek	20. old
3. Eredmények	30. old.
Egyértelmű kettősségek: inter- és intraspecifikus változékonyság két hatékony rekrutáló, a <i>Myrmica rubra</i> és a <i>Myrmica ruginodis</i> táplálkozási stratégiájában	31. old.
Ösvények és ösvényen kívüliek: individualizmus, konzervativizmus és plaszticitás a <i>Formica cinerea</i> táplálkozási stratégiájában	46. old.
Véletlenszerűség és hatékony kommunikáció – különbségek és átfedések a <i>Lasius psammophilus</i> és a <i>Formica cinerea</i> táplálkozási stratégiájában, avagy a konfliktusmentes együttélés biztosítékai	63. old.
Plasztikus kiaknázás és kompetíciós viszonyok a <i>Formica balcanina</i> hangyafajnál	75. old.
4. Diskusszió	89. old.
5. Összefoglaló következtetések: az optimum keresése, a plasztikusság mértéke	105. old.
6. Köszönetnyilvánítás	110. old.
7. Irodalomjegyzék	111. old.
8. Összefoglalás	125. old.
9. Summary	130. old.
10. A doktori dolgozat témájából megjelent közlemények jegyzéke	135. old
11. Egyéb kapcsolódó tudományos közlemények jegyzéke	137. old

BEVEZETÉS

A hangyák (Formicidae) a társas rovarcsoportok közé tartoznak. Az euszociális életmód ismérvei: (1) átfedő nemzedékek megléte, (2) közös gondoskodás az utódnemzedékekről, valamint (3) reprodukzív munkamegosztás, azaz a szaporodóképes egyedek mellett a többi tevékenységet ellátó steril dolgozó kaszt kialakulása (lásd Móczár és Gallé 1983, Sudd és Franks 1987, Hölldobler és Wilson 1990, Gallé 1994). Az ismert euszociális rovarcsoportok köre jelentősen bővült az elmúlt időszakban: a redősszárnyú darazsak, a méhek és a termeszek mellett ma már ismertek társas levéltetvek (Aoki 1977), tripszek (Crespi 1992), valamint egy euszociális ormányosbogár faj is (Krebs és Simpson 1992). A hangyák sajátos jellegét erősíti azonban, hogy körükben az euszocialitás egyszer alakult ki ellentétben a többi csoporttal (kivételt a termeszek képeznek még), s ez egy relatív morfológiai egyöntetűséggel is párosul (Hölldobler és Wilson 1990). Sikereségük kulcsa egyértelműen euszociális életmódjuk, ami lehetővé teszi kolóniáik stabil fennmaradását, akár több évtizeden keresztül is (Sudd és Franks 1987, Hölldobler és Wilson 1990, Gallé 1994, Czechowski és mtsai. 1995). Az alig több mint 10.000 ismert hangyafaj (Bolton 1995) a Föld állati biomasszájának több mint 10%-át képezi (Hölldobler 1986, Hölldobler és Wilson 1990, Hölldobler 1991). Kolóniáik előfordulnak talajban, talajfelszínen, fatörzsekben, a fák lombkoronájában, kövek repedéseiben, gubacsokban vagy növények üreges belsejében, sőt, más hangyák fészkeiben is. Életmódjuk is változatos, hiszen vannak szövőhangyák, rabszolgatartók, paraziták, maggyűjtők, gombatermesztők, és nomád életmódú vándor hangyák is (Sudd és Franks 1987, Hölldobler és Wilson 1990). A különböző élőhelyekhez való nagyfokú alkalmazkodóképességük nagymértékben társas rendszerük plasztikusságának köszönhető.

Bár a hangyafajok többsége trópusi, szép számban találunk fajokat Európában is. A taxonómiai ismeretek fejlődésének köszönhetően az elmúlt időszakban az ismertnek tekintett európai faunában is újabb fajokra bukkantak (lásd Seifert 1988, 1992, Elmes és mtsai. 2002, Seifert 2002, Csősz és Seifert 2003, Csősz és Markó 2004). A taxonómiai ismeretek fejlődéséhez elsősorban a morfometriai módszerek és a molekuláris biológiai eszköztár igénybevétele vezetett. A valamikor alig 100 fajjal rendelkező magyar fauna (Gallé és mtsai. 1998) mára már túllépte a 130-at (Csősz szem. közl.), de a nagyobb területtel, és változatosabb életterekkel rendelkező, és csupán 78 fajosnak ismert román fauna (Paraschivescu 1978) is elérte mára a 120-at (Markó 1997a, b, 1998, 1999a, b, c, Csősz és mtsai. 2001, Markó és Csősz 2001, 2002, Markó és mtsai. előkészületben). A Kárpát-

medencében tehát feltehetően 160 körül lehet a hangyafajok száma, míg az Európában ismert fajok száma meghaladhatja a 250-300-at.

A taxonómiai ismeretek bővülése mellett töretlen fejlődés mutatkozik az ökológiai és viselkedésökológiai kutatások körében is. A molekuláris biológiai eszköztár felhasználása jelentős mértékben növelte a hangyák társas életmódjának alapját képező haplodiploid szaporodási rendszer sajátosságainak tanulmányozhatóságát (lásd Keller 1993, Seppä 1994, Seppä és Walin 1996). A XX. század elején dívó szuperorganizmus elmélet logikai béklyóitól megszabadulva ma már az individuum szerepét firtató vizsgálatok születnek, illetve az egyes hangyafajok, kolóniák szerepét is rugalmasabban kezelik a hangyaközösségeken belül (lásd Savolainen 1991, Gallé és mtsai. 1994, Detrain és mtsai. 1999, Herbers és Banschbach 1999, Depickère és mtsai. 2004, Dillier és Wehner 2004). Az önszerveződő rendszerek elméleti alapjainak alkalmazása a viselkedésökológiai kutatásokban pedig megvalósítja az átkötést az individuum egyszerű döntései és a koloniális szintű bonyolult mintázatok között, alternatívát ajánlva a szuperorganizmus elmélet bonyolult szabályozó mechanizmusokat feltételező összetettségével szemben (lásd Camazine és mtsai. 2001).

A dolgozók szaporodó képességének elvesztését ellensúlyozza a társas élet számtalan előnye, mint például az egyedek túlélésének nagyobb valószínűsége a közös utódgondozás és védelem következtében, és nem utolsósorban a közös táplálékszerzés sikeressége (Hölldobler 1986, Sudd és Franks 1987, Hölldobler és Wilson 1990, Hölldobler 1991, Gallé 1994). Mindezen tevékenységek közös elvégzése jelentős mértékben csökkenti az egyetlen egyedre eső energiaköltséget a szoliter életmódhoz képest. A társas élet hatékonyságát az egyedek közötti munkamegosztás is elősegíti. Ez lehet korfüggő, mely esetben az egyedek koruk előrehaladtával más és más munkaköröket látnak el (lásd Rosengren 1977a, Sudd és Franks 1987, Hölldobler és Wilson 1990, Bonabeau és mtsai. 1998, Ratnieks és Anderson 1999, Spaethe és Weidenmüller 2002, Depickère és mtsai. 2004a), valamint morfológiailag meghatározott, vagyis egymástól jelentős mértékben eltérő, bizonyos munkakörök ellátására specializálódott dolgozó alkaszok jelennek meg (Sudd és Franks 1987, Hölldobler és Wilson 1990). Különösen a népes kolóniák esetében előnyös az egyes munkakörök különböző feladatokra osztása (Hölldobler 1971, Abraham és Pasteels 1977, Dreller 1998, Ratnieks és Anderson 1999, Anderson és Ratnieks 2000, Anderson és mtsai. 2002, Hart és Ratnieks 2002, Mody és Linsenmair 2003, Röschard és Roces 2003). A táplálékszerzés is több feladatra bontható, mint (1) a táplálék feldarabolása, (2) kolóniához szállítása és (3) elraktározása vagy elosztása (Ratnieks és Anderson 1999). A feladatok tagolása az egyes egyedek specializálódása következtében a kolónia hatékonyságát növeli, mivel a specializálódás pontosabb munkavégzést jelent. Így a táplálkozási stratégia szempontjából releváns feladatokat külön egyedcsoportok végezhetik, lehetnek ún. keresők, szállítók és/vagy raktározók. Maguk a keresők is egyes esetben további csoportokra oszthatók: (1) ún. függetlenül tevékenykedő felfedezőkre és (2) a felfedezett források kiaknázására aktivált rekrutáltakra. Ez utóbbiak újfent tovább kategorizálhatók (1) tapasztalt kiaknázókra, melyeknek

alacsonyabb az aktiválási küszöbe, és (2) naivakra, melyek egyébként a kolóniában vagy annak környékén tevékenykednek (Dreller 1998, Biesmeijer és Ermers 1999, Biesmeijer és de Vries 2001).

Táplálkozási stratégiák

A hangyák sikeressége többek között táplálkozási stratégiáik hatékonyságában rejlik (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, Sudd 1987, Hölldobler és Wilson 1990, Schatz és mtsai. 1999, Sanders és Gordon 2002). A hangyák túlnyomó többsége mindenevő, viszonylag kevés specializált táplálékspektrummal rendelkező faj ismert. A mindenevő mérsékelt égövi fajok két típusú táplálékot igényelnek: állati fehérjét a kolónia növekedéséhez és szénhidrátot az energia utánpótlásához (Sudd 1987), s ez utóbbihoz levél- és gyökértetvek gondozása révén jutnak. A többi szociális hártásszárnýúhoz hasonlóan a hangyák is hazatérő keresők (*central place foragers*), azaz a táplálékot a kolóniából kiindulva keresik, majd ide is szállítják vissza, s itt fogyasztják vagy raktározzák el (Sudd és Franks 1987, Hölldobler és Wilson 1990). Ilyen módon a kolónia egyféle információs központként működik (Slaa és mtsai. 2003), ahol az egyedek a saját információikat átadhatják, s újakhoz is juthatnak.

A táplálék felkutatásának és szállításának módja változó. A legegyszerűbb stratégia az individuális keresés és szállítás, amennyiben az egyedek nem kommunikálják a felfedezett forrás helyét, s nem kooperálnak a forrás kiaknázásában (Sudd és Franks 1987, Beckers és mtsai. 1989, Hölldobler és Wilson 1990). Ez a stratégia azonban nem teszi lehetővé nagyméretű, egyetlen egyed által el nem szállítható táplálékdarab kezelését. Ilyen módon az individuális táplálékszerzés inkább a kis kolóniákkal rendelkező fajokra jellemző, ahol a mozgósítható egyedek alacsony száma önmagában behatárolja a csoportos szállítás, vagy azon fajokra, amelyek efemer készletekre specializálódtak, mint a sivatagi hangyák (Beckers és mtsai. 1989, Petrov 1990, Detrain és mtsai. 1999, Wehner és mtsai. 2004), ahol a homokfelszín magas hőmérséklete eleve megnehezíti a feromonális kommunikációt, és így a csoportos vadászatot.

A keresés az egyik legköltségesebb része a táplálékszerzésnek, s minden egyed érdeke a sikertelen keresés időtartamának csökkentése. Összköltsége a kolóniák nagyságával párhuzamosan nő, így tehát a legkézenfekvőbb megfelelően plasztikus rendszer kialakítása, amely jelentősen lecsökkentheti a fölösleges kereséssel elpazarolt időt. Egyes fajok, mint az *Ectatomma ruidum*, átmeneti stratégiával rendelkeznek: a 16 egyednél kisebb kolóniák egyedei individuálisan keresnek, míg a 21 egyednél nagyobb kolóniáknál feladatmegosztás jelenik meg az ún. vadászok és a szállítók között (Schatz és mtsai. 1999), de hasonló, a kolónianagyságtól függő váltások más fajoknál is ismertek (Thomas és Framenau 2005).

Az individuális keresés hátrányainak leküzdését szolgálja a kommunikáció (taktilis, akusztikus, feromonális) révén megvalósuló rekrutálás, azaz újabb egyedek bevonása egy forrás kiaknázásába (Hölldobler és Wilson 1970, Rosengren 1971, 1977a, Hölldobler és Möglich 1980, Hölldobler és Traniello 1980, Hölldobler és Wilson 1986, Sudd és Franks 1987, Hölldobler és Wilson 1990, de Biseau és mtsai. 1994, Grasso és mtsai. 1998, Jarau és mtsai. 2003, Slaa és mtsai. 2003). Ez nem csupán a táplálékforrás kiaknázásának sebességét növeli, hanem lehetővé teszi más kolóniákhoz tartozó, rivális egyedek távoltartását is (Grasso és mtsai. 1998, Slaa és mtsai. 2003). Mechanizmusuk alapján háromféle rekrutálási stratégia ismert hangyáknál, melyek szukcesszíven egymásra is épülhetnek.

1. A tandem (*tandem running*)

A legegyszerűbb és legközvetlenebb rekrutálási típus, és a legkevesebb új egyed bevonását eredményezi. A sikeres felfedező a kolóniához érve taktilis úton egy másik egyedet aktivál, majd a rekrutáló egyed visszaindul a felfedezett forráshoz, miközben néhány (általában 1-2) egyed követi őt szorosan, állandó kontaktust fenntartva a vezetővel – pl. folyamatosan dobolva csápjaikkal potrohán (Hölldobler és mtsai. 1973, Maschwitz és mtsai. 1974, Möglich és mtsai. 1974, Aron és mtsai. 1986, Pasteels és mtsai. 1987a, Sudd és Franks 1987, Hölldobler és Wilson 1990). A kommunikáció a vezető és a követő egyed között rövid hatósugarú feromon révén is megvalósulhat. Amennyiben azonban a vezetőt a követő elveszíti, akkor a forrás megtalálásának esélye nullára csökken, s a rekrutált egyed visszatér a kolóniához. Az új forrás megtalálási sikere egyébként nagy, de a forrás kiaknázásának hatékonysága s a rekrutálási ráta is alacsony (Pasteels és mtsai. 1987a).

2. Csoport-rekrutálás (*group recruitment*)

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 (Hölldobler és Wilson 1970, Hölldobler 1971, Abraham és Pasteels 1977, Markl és Hölldobler 1978, Abraham és Pasteels 1980, Sudd és Franks 1987, Beckers és mtsai. 1989, Hölldobler és Wilson 1990, de Biseau és mtsai. 1994, Jarau és mtsai. 2003). A csoport-rekrutálás révén lényegesen több egyedet lehet bevonni viszonylag rövid idő alatt. A *Tetramorium bicarinatum*-nál például átlagosan 5 egyed követi a rekrutálót (de Biseau és mtsai. 1994), de akár 10 egyedet is sikeresen elvezethet a rekrutáló a táplálékforráshoz.

3. Tömeg-rekrutálás (*mass recruitment*)

A leghatékonyabb rekrutálás, melynek azonban előfeltétele a csoport-rekrutálás (Pasteels és mtsai. 1987a, Sudd és Franks 1987, Beckers és mtsai. 1989, Hölldobler és Wilson 1990). Az előzőektől eltérően az újonnan bevont egyedek aktiválása indirekt módon is lehetséges. A bevont

egyedek száma ebben az esetben a legnagyobb, az aktivált egyedek ugyanis a maguk során szintén csoportos rekrutálásba kezdenek. Ugyanakkor a csoport-rekrutálástól függetlenül a kialakuló feromon ösvény önmagában is attraktánsként működik. A tömeg-rekrutálás tehát pozitív visszacsatolással működő autokatalitikus folyamat, hiszen minden sikeres rekrutált a kolóniához visszatérve újabb feromon ösvényt rak, s így az egyre növekvő koncentrációjú feromon egyre több egyedet vonz. E mechanizmus révén az egyedek száma exponenciálisan nő a táplálékforráson (Hölldobler és Wilson 1970, Markl és Hölldobler 1978, Pasteels és mtsai. 1987a, b, Sudd és Franks 1987, Beckers és mtsai. 1989, Hölldobler és Wilson 1990, de Biseau és mtsai. 1994, Jarau és mtsai. 2003, Mailleux és mtsai. 2003). Leállása egyszerű negatív visszacsatolás révén valósul meg amint elfogy a táplálék, illetve nem férnek már hozzá újabb egyedek (Pasteels és mtsai. 1987a). Egy táplálékforráson zajló kiaknázás dinamikája logisztikus modellel írható le, s a szigmoidális görbe felívelő szakasza a tömeges rekrutálás.

A három rekrutálási mód párhuzamosan is jelen lehet, bár a tandem inkább a kis kolóniákkal rendelkező fajokra jellemző, míg a csoport- és tömeg-rekrutálás a népes kolóniájú fajoknál van jelen (Pasteels és mtsai. 1987a, b, Beckers és mtsai. 1989, Jarau és mtsai. 2003, Mailleux és mtsai. 2003). Mivel egy fajnak különböző méretű kolóniái vannak, ezért a tömeg-rekrutálás jelenléte akár fajon belül is változó jellegű (Aron és mtsai. 1986, Beckers és mtsai. 1989, Mailleux és mtsai. 2003), mint a *Lasius niger*-nél, ahol kis kolóniáknál az egyedek inkább individuálisan keresnek, míg a nagy kolóniákra a tömeg-rekrutálás jellemző (Mailleux és mtsai. 2003). Intenzitása ugyanakkor akár a kolóniák adott helyen való megtelepedésének „régiségétől” vagy a terület minőségétől is függhet (Aron és mtsai. 1986). A rekrutálás mechanizmusának evolúciója feltételezhetően az egyedek közötti fizikai kontaktus eltűnése irányába haladt, vagyis a legfejlettebbnek az a rekrutálás tekinthető, melynek során az egyedek csupán indirekt módon, a feromonösvények révén rekrutálnak újabb egyedeket, mint a *Tapinoma erraticum*-nál (de Biseau és mtsai. 1994).

A fenti stratégiák elsősorban térben és időben változó források kiaknázására vonatkoznak. Ezekre a forrásokra alapoz az ún. opportunistá táplálkozási stratégia (Cherix és Rosengren 1980). Ezzel ellentétben a prediktív stratégia hosszú távon stabil forrásokra alapoz, melyeket állandó ösvények révén aknáznak ki a kolóniák (Cherix és Rosengren 1980, Hölldobler és Wilson 1990). A stabil táplálékforrások (pl. levéltetű kolóniák) birtoklása a legelőnyösebb, hiszen folyamatos gyarapodást tesznek lehetővé. Az ösvények kialakulása a már ismert mechanizmusokra alapozhat, azonban rajtuk, pontosan a források stabilitásának köszönhetően, állandó forgalom zajlik. Ilyen stratégiát csak a fejlett kommunikációs rendszerrel és erős kolóniákkal rendelkező fajoknál találunk, mint például az erdei vörös hangyák (*Formica s. str.*) (Rosengren 1971, 1977a, 1977b, Gallé 1978, Cherix és Rosengren 1980, Rosengren és mtsai. 1985, 1986), de ösvények ismeretesek a *Lasius fuliginosus*-nál (Hennaut-Riche és mtsai. 1980), egyes *Pheidole* (Hölldobler és Möglich 1980),

valamint levélvágó (Wetterer és mtsai. 1998, Burd és Aranwela 2003) és maggyűjtő fajoknál is (Detrain és Pasteels 2000). Az ösvények létrejötte és fennmaradása a hatékony feromonális kommunikáció mellett fejlett memóriát is kíván, hiszen akár több éven keresztül is fennmaradhatnak a téli inaktív periódustól függetlenül (Rosengren 1971, 1977a).

A fentiekől teljes mértékben eltérő, sajátos táplálkozási stratégiával rendelkeznek az időszakosan vonuló, nomád életmódú vándor hangyák (Sudd és Franks 1987, Hölldobler és Wilson 1990, Hirosawa és mtsai. 2000). Az egyedek egy fő ösvényen indulnak kereső útra, majd az ösvény folytonos elágazások révén egy legyezőszerű struktúrát alakít ki (Sudd és Franks 1987). A végpontokon kialakuló front nagy területet fésül át, s az egyedek kolóniához való visszatérése is egyszerű, hiszen a visszafele haladó feromonutak konvergálnak a kiindulási ponthoz.

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, Barta 2002, Mody és Linsenmair 2003, Slaa és mtsai. 2003, Wehner és mtsai. 2004). Feltételezhetjük, hogy információik alapján az egyedek optimalizálni próbálnak, azaz minél kisebb befektetés révén minél nagyobb nyereségre próbálnak szert tenni. Ez a feltételezés képezi az optimális táplálkozási elmélet alapját. Az elméletet a '60-as évek közepén főleg MacArthur és Pianka munkái alapozták meg. Az alapelv egyszerű: az egyedeknek minimális költség mellett maximális nyereség elérése a fontos, és ha több lehetséges megoldása van egy problémának, akkor a fenti arány értékei alapján eldönthető, hogy melyik a legjobb (Perry és Pianka 1997). Bármilyen kézenfekvő, kevésbé valószínű, hogy az optimalizáció során figyelembe vett tényezők csakis a táplálék jellemzői lennének, hiszen nem lehet elvonatkoztatni a nyereség mértékét megszabó más kényszerfeltételektől sem, mint a predációs és kompetíciós kockázattól (Perry és Pianka 1997, Szentesi és Török 1997, Detrain és mtsai. 1999, Korb és Linsenmair 2002, Jarau és mtsai. 2003), a kereső anatómiai-morfológiai feltételeitől (pl. egyes testrészek jellege, állapota), illetve fiziológiai potenciáljától (pl. véges memóriakapacitás) (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Barta 2002, Higginson és Barnard 2004). A táplálkozási viselkedést befolyásoló tényezőket három nagy csoportra lehet osztani (Perry és Pianka 1997): (1) külső tényezőkre, mint a táplálék elérhetősége, predációs kockázat, szociális interakciók, élőhelystruktúra, hőszabályozás lehetőségei, (2) belső tényezőkre, mint éhség, előzetes tapasztalatok, kor, nem, reprodukzív állapot, örökölt tulajdonságok, táplálékpreferencia, és (3) filogenetikai tényezőkre, mint érzékszervi limitáltság, morfológiai karakterek, fiziológiai paraméterek és viselkedési plaszticitás.

A nyereség is lebontható rögtöni és hosszú távú komponensre. Többnyire az első komponens túlhangsúlyozása jellemző, holott az egyed hosszú távú fitness növekedése (pl. szaporodásbeli siker) feltehetően fontosabb, mint a rögtöni nyereség (Perry és Pianka 1997, Szentesi és Török 1997, Creswell és mtsai. 2000, Barta 2002, Higginson és Barnard 2004). A fenti gondolatmenet alapján az optimális táplálkozási elmélet fejlődésében a kezdeti egyszerű, stabil modelleket fokozatosan felváltották a dinamikus modellek, amelyek az egyed választását előző döntéseitől, tapasztalataitól, illetve a környező kontextustól tették függővé (Barta és Giraldeau 1998, Beecham és Farnsworth 1998, Giraldeau és Caraco 2000, Korb és Linsenmair 2002, Pereira és mtsai. 2003). Az individuális modellek mellett megjelentek a csoportos táplálkozás problémájával foglalkozó, a játékelméletre nagymértékben alapozó elemzések is, amelyek elsősorban a keresgélő-potyázó stratégiák közötti vetélkedésről szólnak (Perry és Pianka 1997, Szentesi és Török 1997, Barta és Giraldeau 1998, Giraldeau és Caraco 2000, Barta 2002). Bár mindezen modellek elvezetnek az individuálistól a csoportos kontextusig, de a referencia továbbra is az egyed, a nyereséget továbbra is az egymással versengő individuumok szintjén mérik. Márpedig az euszociális rovarok esetében egyértelműen kétféle nyereséggel kell számolnunk, mely nem szükségszerűen esik egybe mindig: az individuum és a kolónia nyereségével. A feladatmegosztás sokszor az egyed szintjén például nem növeli egy tevékenység elvégzésének a hatékonyságát, viszont koloniális szinten összegződő hatékonyságnövelésről beszélhetünk (Ratnieks és Anderson 1999, Röschard és Roces 2003). Sajnos a táplálékszerzési optimalizálást taglaló legfrissebb monográfiák sem foglalkoznak érdemben az euszocialitás által felvetett problémákkal (lásd Giraldeau és Caraco 2000), erre vonatkozó elemzések csupán a társas rovarokról szóló szakirodalomban lelhetők fel.

Az individuum

Társas rovarok esetében is természetesen az individuum szintjén megvalósuló optimalizáció tanulmányozása a legkézenfekvőbb, hiszen ennek elméleti alapjai legegyszerűbbek (lásd Hölldobler 1971, Sudd és Franks 1987, Crist és Haefner 1994, Detrain és mtsai. 1999, Wolf és mtsai. 1999, Azcárate és Peco 2003, Torres-Contreras és Vasquez 2004). Az alkalmazott megközelítések egybeesnek az általános modellekkel (Creswell és mtsai. 2000, Torres-Contreras és Vasquez 2004): (1) hatékonyság-központú megközelítés, ahol a nyereséget a befektetett energiához képest kell maximalizálni, és (2) arány-központú megközelítés, amelynek alapján a nyereséget az igényelt kezelési időhöz ildomos viszonyítani. A hangyák esetében inkább az utóbbi tűnik megalapozottnak, mivel a kezelési idő minimalizálása egyúttal a predációs veszély csökkenésével is jár (Torres-Contreras és Vasquez 2004), s emellett, szemben a repüléssel, ahol az energetikai befektetés a jelentősebb, a földön kereső rovaroknál az idő jobb mérőeszköz, mint az energia (Sudd és Franks 1987, Detrain és mtsai. 1999).

A hazatérő kereső stratégia következtében társas rovaroknál a legnyilvánvalóbban optimalizációnak alávethető tényező a táplálékfolt távolsága a kolóniától (Detrain és mtsai. 1999, Creswell és mtsai. 2000, Jarau és mtsai. 2003, Torres-Contreras és Vasquez 2004). Hasonlóan fontos tényező a táplálék minősége és nagysága (Hölldobler 1971, Hölldobler és Möglich 1980, Crist és Haefner 1994, Detrain és mtsai. 1999, Creswell és mtsai. 2000, Detrain és Pasteels 2000, Mailleux és mtsai. 2000, Rastogi 2000, Burd 2001, Jarau és mtsai. 2003, Mailleux és mtsai. 2003, Mody és Linsenmair 2003, Cogni és Oliveira 2004) és a táplálék denzitása vagy a vele való találkozás gyakorisága (Traniello 1987, Detrain és mtsai. 1999, Schatz és mtsai. 1999, Sanders és Gordon 2002, Jarau és mtsai. 2003, Mailleux és mtsai. 2003). Az abszolút jellegű információknak azonban a feltételezettnél kisebb jelentősége, hiszen pl. a táplálék mennyiségi változásainak nyomon követése egy adott területen olyan jellegű komplex információfeldolgozási kapacitást igényel, amelyhez képest a relatív információk (pl. az abszolút denzitással szemben a találkozás frekvenciája) egyszerűbb kezelése a valószínűbb (Bonabeau és mtsai. 1998, Dreller és mtsai. 1999, Schatz és mtsai. 1999, Mailleux és mtsai. 2000). A fentiek mellett meghatározó lehet a kolónia nagysága (Jarau és mtsai. 2003, Halley és Burd 2004, Thomas és Framenau 2005), a lárvák mennyisége (Vaughan és Calderone 2002), az egyedek fiziológiai állapota (pl. a szociális gyomor telítettsége, éhezés) (Pasteels és mtsai. 1987b, Halley és Burd 2004), a raktározott táplálék mennyisége vagy az üres sejtek aránya, mint pl. házi méhnél (*Apis mellifera*) (Vaughan és Calderone 2002), a kompetitív (Traniello 1987, Detrain és mtsai. 1999, Jarau és mtsai. 2003) és a predációs nyomás (Korb és Linsenmair 2002), valamint a hőmérsékleti viszonyok is meghatározhatják például a táplálékkeresési távolságot (Cogni és Oliveira 2004), és az egyed egész élettartamára vonatkozó terhelés sem mellékes szempont (Traniello 1987, Creswell és mtsai. 2000, Higginson és Barnard 2003, Thomas és Framenau 2005).

Az individuális és a koloniális szint közötti kapcsolatot a rekrutálás biztosítja a legközvetlenebb módon, hiszen az egyed befolyásolja a koloniális szinten létrejövő mintázatot például azáltal, hogy dönt: rekrutál-e vagy sem (lásd Detrain és mtsai. 1999, Mailleux és mtsai. 2000). A rekrutálás intenzitását befolyásolja a táplálék minősége, mennyisége, sőt kimutatható, hogy a kompetíciós nyomás növekedése is nagyobb rekrutálási intenzitást eredményezhet egyes fajoknál (Detrain és mtsai. 1999, Mailleux és mtsai. 2000). Ilyen módon elmondható, hogy az egyedeknek nem kell a táplálékforrásra vonatkozó információkat különböző kommunikációs jelekkel kódolniuk, hanem a rekrutálási intenzitás ill. feromon koncentráció változtatásával képesek átadni.

A *Camponotus socius*-nál a táplálék minőségének romlásával a rekrutálási hajlandóság változik, s egy idő után individuális keresésre térnek át az egyedek. Az éhezés ugyanakkor jelentős mértékben növeli a rekrutálás hatékonyságát az aktiválási küszöb csökkenése révén (Hölldobler 1971). *Novomessor* fajoknál, amennyiben a táplálék meghalad egy bizonyos nagyságot, az egyedek a rekrutálás hatékonyságát jelentős mértékben növelik egy hangszignál révén, mintegy felerősítve a rekrutálást szolgáló egyéb ingerek hatását (Markl és Hölldobler 1978). A vándor hangyáknál a

szállítók száma és a táplálékdarab nagysága között szintén összefüggés van (Hirosawa és mtsai. 2000). A *Lasius niger*-nél pedig a cukoroldat cseppek nagysága korrelál pozitívan a feromon ösvény létrehozatalának hajlandóságával (Mailleux és mtsai. 2000). A rekrutálás mértékét méheknél is jelentős mértékben befolyásolja a táplálék mennyisége, denzitása, a kolónia nagysága és az inter- és intraspecifikus kompetíció (Jarau és mtsai. 2003).

Logikusnak tűnik, hogy az individuális szintű optimalizáció koloniális 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. Ez utóbbi viszont később akár a felfedező egyed táplálékfolthoz való hozzáférési esélyeit is csökkentheti, tehát újfent szuboptimális helyzetet eredményezhet az egyed szempontjából. Az egyedi és a kolónia szintű optimalitásnak az egybe nem esését jól illusztrálja az, hogy a levélvágó hangyák individuális szinten nem konformálódnak a prediktált optimumhoz, hanem szuboptimális módon viselkednek a szállított levéldarabok saját testsúlyhoz viszonyított arányát tekintve (Burd 2001). A mézelő méheknél is ismert, hogy az egyedek nem rögtöni optimalitást céloznak, mivel a táplálékszállítási ráta maximalizálása egységnyi kezelési időre nézve jelentős mértékben rontja a dolgozók fizikai állapotát hosszú távon, s rövid élettartamhoz vezet. Ilyen módon a látszólag szuboptimálisnak tűnő „ráérősebb” stratégiának is értelme van. Hasonlóan a korral előálló szárnyromlás is látszólag szuboptimális döntéshez vezethet, mivel a csökkent szárnyfelület nagyobb repülési energiát igényel, s így a gyengébb táplálék is elfogadhatóvá válik (Higginson és Barnard 2004).

A táplálékforrás távolságának a függvényében *Atta* fajoknál szállítóláncok alakulnak ki, s a táplálék szállítását szakaszonként valósítja meg több egyed (Röschard és Roces 2003). Bár első olvasatra az optimalizációt a szállítás hatékonyságában keresnénk, kimutatható, hogy a szállítás a táplálékdarabok átadási késése miatt több időt igényel. A gazdaságosság helyett azonban az informatív hipotézis tűnik helyesnek, mivel az átadási pontoknál a felhalmozódó levéldarabok révén a táplálékforrás minőségére vonatkozóan indirekt információkhoz jutnak az egyedek, ami koloniális szinten a különböző minőségű táplálékforrások közötti választást könnyíti meg (Röschard és Roces 2003). Hasonló láncok ismertek maggyűjtő hangyáknál (Reyes és mtsai. 1999) és méheknél is (Hart és Ratnieks 2002). Az informatív hipotézissel magyarázható az is, hogy a bemenő és kimenő forgalom nem válik el egymástól egy ösvényen, mert, bár hátrányosnak tűnik az ütközések haladást lassító hatása miatt, ilyen módon az egyedek folyamatosan információt nyernek a táplálékforrás minőségének változásairól (Burd és Aranwela 2003). A gazdaságosság hipotézisét támasztja alá a feladatmegosztás sajátossága a házi méhnél, ahol a keresők száma éppen csak elégséges a táplálék

felfedezéséhez, s a kiaknázók csak a források felfedezése után aktiválódnak, így a kolónia fölösleges „energiavesztesége” limitált (Dreller 1998). Ez a feltételezés érvényesnek tekinthető hangyákra is, hiszen tudvalevően az egyedeknek csupán egy csekély töredéke aktívan kereső (Traniello 1987, Hölldobler és Wilson 1990).

Az egyedek területhűsége szintén egyfajta optimalizálási tendencia, hiszen ez egy lehetséges módja a többé-kevésbé prediktábilis, de foltosan elhelyezkedő források kezelésének (Verron 1980, Traniello 1987, Azcárate és Peco 2003, Mody és Linsenmair 2003). Sivatagi hangyáknál az egyes egyedek területhűsége az illető folttal kapcsolatos előzetes pozitív tapasztalatok alapján nő, és ez korral stabilizálódik, vagyis az egyedek koruk előrehaladtával „választanak” egy adott szegmenst. Ez a konzervativizmus hozzájárul a koloniális sikerhez, hiszen a táplálékkeresők mintázatát a táplálék téreloszlásához igazítja (Wehner és mtsai. 2004). Az erdei vörös hangyáknál a területhűségnek egy sajátos formája is kialakulhat, az ún. ösvényhűség, s ez akár 97%-os is lehet egy adott ösvény esetében (Cherix és Rosengren 1980, Rosengren és mtsai. 1985), akárcsak a *Lasius fuliginosus*-nál (Hennaut-Riche és mtsai. 1980). Ez az ösvényhűség akár hosszabb időn keresztül is fennmaradhat *Formica s. str.* fajoknál, és a téli nyugalmi periódus sem törli (Cherix és Rosengren 1980).

Az optimalizáló kolónia

A koloniális életmód sajátosságai arra ösztönzik a felületes szemlélőt, hogy a szociális rovarok kolóniáit önálló egységekként, ún. szuperorganizmusokként kezeljék. Ennek megfelelően a kifejezetten kolóniaszintű optimalizációval foglalkozó vizsgálatok kezdetben azt a képzetet keltették, hogy a kolóniaszintű bonyolult mintázatok alapjánál komoly „tervezés” található (lásd Cheverton és mtsai. 1985 in Pasteels és mtsai. 1987b). E megközelítésben a véletlenszerűség nem szerepel a megengedhető tulajdonságok között, sőt, egyenesen hátrányosnak minősül. Ennek ellenére egyértelmű, hogy, különösen a nagy kolóniáknál, valamely mértékű randomitás megengedhető, hiszen könnyen ez lehet egy feladat végrehajtásának biztosítéka: ahol egyik egyed csődöt mond, ott a másinak sikerülhet akár indirekt módon (Pasteels és mtsai. 1987b).

A determinisztikus megközelítés dekonstrukcióját, vagyis az egyedi döntések és bonyolult koloniális mintázatok összekötését teszi lehetővé az önszerveződő rendszerek elméletének alkalmazása biológiai jelenségekre (lásd Camazine és mtsai. 2001). Az önszerveződés elmélete a mikroszkopikus szinten észlelt sztochasztikus folyamatok és a makroszkopikus szinten létrejövő determinisztikusnak tűnő mintázatok közötti kapcsolatok elemzését célozza. A kollektív mintázat nem egyszerűen az egyedi döntések összessége, hanem az egyedek közötti vagy az egyedek és környezetük közötti interakciókból alakul ki (Pasteels és mtsai. 1987b). A determinisztikus magyarázat alapján az egyes egyedek automataként viselkedve mindig ösztönösen pontos és precíz válaszokat adnak, vagyis bonyolult döntési algoritmusokkal rendelkeznek. Egy másik változat szerint

a döntéseket egyetlen egyed (pl. királynő) hozza a kapott lokális információkból egy globális tervet dolgozva ki, majd kommunikálva a dolgozók felé. Mindkét magyarázatot a háttérben levő bonyolultság teszi hiteltelenné egyes jelenségek esetében – pl. különböző minőségű források közötti kollektív választás. Az önszerveződés elmélete erre a bonyolultságra nyújt reális alternatívát: a kolónia „döntései” az egyedek lokális döntéseinek összességéből alakulnak ki, de az egyedeknek nincsenek globális információik, és komplex információk feldolgozásához szükséges kapacitással sem rendelkeznek, döntéseiket csupán előzetes tapasztalataik és lokális információk alapján hozzák (Pasteels és mtsai. 1987a, b, Pratt 1998, Biesmeijer és Ermers 1999, Detrain és mtsai. 1999, Mailleux és mtsai. 2000, Camazine és mtsai. 2001). Az individuum sokszor hibásnak, vagy konzervatívnak tűnő döntései érdekes módon hozzájárulhatnak egy kolónia plasztikus voltához (Beekman és mtsai. 2003, Wehner és mtsai. 2004). Ez a megközelítés nem csupán a táplálkozási stratégiák esetében alkalmazható sikerrel, de munka- és feladatmegosztási mintázatok (Bonabeau és mtsai. 1998, Detrain és mtsai. 1999, Reyes és mtsai. 1999, Anderson és mtsai. 2002), új fészekhelyek választása (Mallon és mtsai. 2001) és a kolónia védelme, sőt, méhek és darazsak esetében a lépek építése is magyarázható (Pratt 1998, Karsai és Péntes 2000).

A **hiba** lehetősége meghatározó tulajdonsága az önszerveződő jelenségeknek. A kommunikáció pontatlanságából származó hibáknak, melyek az egyed feromon ösvényről való letérését eredményezik, nagy szerepük lehet újabb táplálékforrások felfedezésében, hiszen ahol egy táplálékfolt megjelenik, annak közelében nagy valószínűséggel előfordulhat egy újabb (Pasteels és mtsai. 1987a, b, Biesmeijer és de Vries 2001). Nem mellékesen a forrás környékén megjelenő „elveszett” egyedek a potenciális kompetítorokkal, predátorokkal szembeni védekezés előőrseiként is működnek. Kimutatható, hogy az ösvénykövetési pontosság hangyáknál a 18-74% között változik (Pasteels és mtsai. 1987a), de a méhek táncnyelve is sokszor pontatlan (Weidenmüller és Seeley 1999, Biesmeijer és de Vries 2001). A rekrutálási pontosság adaptív tulajdonsága a kolóniáknak, hiszen hosszú távon prediktábilis források esetében a pontosság fokozása az előnyös, míg véletlenszerűen előforduló források esetében a valamilyen mértékű hiba válik előnyössé. Ehhez hasonlóan egyetlen forrás jelenléte esetében is a pontosság előnyös, azonban minél szétszórtabbak a foltok, annál előnyösebbé válnak a „zajos” kommunikációs rendszerek (Pasteels és mtsai. 1987a, b, Jarau és mtsai. 2003). Kis kolóniáknál a kommunikációs zaj ellenben mindig hátrányos, mivel lehetetlenné teszi a források hatékony kiaknázását. Az optimalizálás tehát egyúttal a pontosság és a pontatlanság közötti megfelelő kompromisszum megtalálását is jelenti.

A **pozitív visszacsatolás** szintén az önszerveződő jelenségek jellegzetessége. Két azonos táplálékforrás jelenléte esetében például az egyikre történő rekrutálás véletlenszerűen hatékonyabbá válhat a másikkal szemben, s ez a különbség autokatalitikus folyamatként erősödik fel. Az azonos források kiaknázásában megmutatkozó aszimmetria előnyös lehet, hiszen az egyik forrás kiaknázása ez által felgyorsul, míg a másik forrást ugyanakkor a csökkent szintű kiaknázás mintegy tartalékként

megtartja, s az első forrás mennyiségének csökkenésével ez utóbbira át lehet kapcsolni (Pasteels és mtsai. 1987a, b).

Két eltérő minőségű forrás közötti koloniális választás is egyszerű egyedi döntéseken alapul. Ebben az esetben a jobb minőségű forrásról visszatérő egyedek intenzívebben rekrutálnak, s így több egyedet aktiválnak, ami szintén pozitív visszacsatolással növeli a két forrás kiaknázásában megmutatkozó különbségeket (Pasteels és mtsai. 1987a, Biesmeijer és Ermers 1999, Mailleux és mtsai. 2000, Cogni és Oliveira 2004). Ilyen mechanizmusok méheknél is ismertek, itt is pozitív korrelációt találunk a feromon mennyisége és a táplálék minősége között (Biesmeijer és Ermers 1999, Jarau és mtsai. 2003, Slaa és mtsai. 2003).

Hasonló alapjai vannak a különböző távolságra elhelyezkedő azonos források közötti választásnak is: a közelebbi forrástól gyorsabban érnek vissza az egyedek, és rövidebb idő alatt rekrutálnak újabbakat, ami a rekrutáltak számának gyorsabb felfutását eredményezi a távolabbi forráshoz képest azonos időtartam alatt (Detrain és mtsai. 1999).

A **negatív visszacsatolás** szintén 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, ami leállítja a rekrutálást, mivel a táplálékhoz nem férő egyedek nem raknak feromon ösvényt a kolóniához visszatértükben (Halley és Burd 2004). A lép bizonyos celláinak az építése is negatív visszacsatolás révén áll le házi méhnél (Pratt 1998).

Az egyedek közötti direkt vagy indirekt kommunikáció csupán egy lehetséges útja a kolónia szintű optimalizációs mintázatok előidézésének. Nem csupán az egyedi szinteken megvalósuló, táplálkozási döntések járulhatnak hozzá a koloniális sikerhez, hanem a kolónia felépítése is lényeges (Rosengren és mtsai. 1985, Zakharov 1994, Azcárate és Peco 2003). A kolóniák költözése például hozzájárulhat újabb területek optimális kiaknázásához (Hölldobler és Wilson 1990, Banschbach és Herbers 1999, Brown 1999, Hirosawa és mtsai. 2000).

Az erdei vörös hangyáknál például az állandó ösvények mentén, vagy végpontjainál megjelenő, az anyafészekből leszakadással létrejövő fiókkolóniák révén kialakul egy decentralizált rendszer, mely a kommunikáció hatékonyságát növeli abban az esetben, ha a terület több szegmenséről érkeznek különböző jellegű információk (Rosengren és mtsai. 1985, Savolainen és Vepsäläinen 1989). Hasonló örösztok ismertek a *Lasius fuliginosus*-nál (Ratnieks és Anderson 1999), sőt *Myrmica* fajoknál is (Czechowski 1985, Wardlaw és Elmes 1996). A *Cataglyphis iberica* polikalik kolóniarendszere révén jelentős mértékben csökkenti az egyedek keresési távolságát (Banschbach és Herbers 1999, Cerda és mtsai. 2002). Ezek a rendszerek nemcsak a táplálkozási terület, hanem a védelmi potenciál növelését is eredményezik (de Vroey 1980, Rosengren és mtsai. 1985, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Zakharov 1994, Cerda és mtsai. 2002, Slaa és mtsai. 2003). Önmagában a táplálékmenyiség hosszú távú növekedése interkoloniális rendszerek létrejöttét

eredményezi koloniális „fúziók” révén, pl. a *Myrmica punctiventris*-nél (Herbers és Banschbach 1999). A poliandria vagy poligínia hatása sem elhanyagolandó, hiszen a különböző genetikai vonalhoz tartozó egyedek eltérő táplálékpreferenciákkal, illetve különböző ingerküszöbvel rendelkeznek bizonyos feladatok elvégzését illetően, ami nagy fokú plasztikusságot kölcsönözve növelheti egy kolónia sikerét (Dreller 1998, Beekman és mtsai. 2003, Myerscough és Oldroyd 2004).

Egy stratégia optimális voltát végső soron azonban nem csupán a befektetett energia megtérülési foka határozza meg, hanem a kompetitív és predációs kontextus is (de Vroey 1980, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Hölldobler és Wilson 1990, Savolainen 1990, 1991, Gallé 1994, Beecham és Farnsworth 1998, Herbers és Banschbach 1999, Williams és mtsai. 2001, Azcárate és Peco 2003, Slaa és mtsai. 2003). A társas rovarok, és ezen belül a hangyák esetében közismerten a legerősebb riválisok ugyanazon csoport kolóniái (Czechowski 1979, Vepsäläinen és Pisarski 1982, Hölldobler 1986, Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Elmes 1991, Hölldobler 1991, Savolainen 1991, Detrain és mtsai. 1999, Azcárate és Peco 2003). A nagyobb kompetíciós vagy predációs nyomásnak kitett forrásokról könnyebben lemondanak a hangyák (Czechowski 1985, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Savolainen 1991, Detrain és mtsai. 1999). A *Veromessor pergandei* maggyűjtő hangyafajnál például a táplálékspektrum kompetítorok jelenlétében szűkül, hiányukban szélesedik (Sudd és Franks 1987), de a *Myrmica* fajok és a *Formica fusca* táplálkozási stratégiája is jelentős változásokat mutat domináns fajok kolóniái közelében (Czechowski 1985, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Savolainen 1990, 1991).

Kompetíció és táplálkozási stratégiák

A kompetíció hasonló igényű fajok esetében a fajok ökológiai elkülönüléséhez vezethet a kompetitív kizárás elve alapján, és sajátos alkalmazkodások alakulhatnak ki a kompetíció hatásának minimalizálása végett (lásd Brown és Wilson 1956, Hardin 1960, Odum 1971, Krebs 1985). Mivel a hangyafajok többsége mindenevő ezért gyakran kisebb-nagyobb mértékű niche-átfedésre kerül sor közöttük, s ez erős interspecifikus típusú kompetícióhoz is vezethet (Gallé 1975, Czechowski 1979, Mabelis 1979, de Vroey 1980, Vepsäläinen 1980, Vepsäläinen és Pisarski 1982, Reznikova 1983, Czechowski 1985, Rosengren és mtsai. 1986, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Czechowski 1990b, Hölldobler és Wilson 1990, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Elmes 1991, Járdán és mtsai. 1993, Gallé 1994, Gallé és mtsai. 1994, Puntila és mtsai. 1994, Puntila és mtsai. 1996, Czechowski 1999, 2000, Vepsäläinen és mtsai. 2000, Czechowski és Vepsäläinen 2001, Mabelis 2003, Mody és Linsenmair 2003, Dillier és Wehner 2004), de az intraspecifikus összeütközések is legalább ennyire fontosak (Mabelis 1979, Petrov és Gallé 1980, Vepsäläinen és Pisarski 1982, Czechowski 1984, Czechowski 1985, Hölldobler és Wilson 1990, Gallé 1994, Czechowski és Yamauchi 1994, Devigne

és Detrain 2002). Ilyen módon két rivális faj együttélését akár a táplálkozási stratégiában megmutatkozó különbségek is lehetővé teszik (Sudd és Franks 1987, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Hölldobler és Wilson 1990, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Gallé 1994, Gallé és mtsai. 1994, Azcárate és Peco 2003, Jarau és mtsai. 2003), amint ez a *Formica fusca* és a *F. rufa* csoport fajainak együttélése esetében bizonyítható (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Savolainen 1991, Czechowski és Vepsäläinen 1999), vagy akár a vándor hangya fajok esetében is (Hirosawa és mtsai. 2000). A *Camponotus ligniperdus* és a *F. exsecta* együttélését a napi aktivitási ritmusukban mutatkozó különbségek teszik lehetővé (Czechowski és Pisarski 1988). A többi szociális rovarnál is megfigyelhetők hasonló mechanizmusok, például méheknél (Jarau és mtsai. 2003), illetve termeszeknél, ahol a táplálékkeresési területek folyamatos egymáshoz alakítása révén küszöbölhető ki az állandó konfliktus (Jmhasly és Leuthold 1999).

Hangyáknál egy sajátos lineáris kompetitív hierarchia ismert, melynek alapját a szociális szervezettség és a táplálkozási stratégia sajátosságai képezik (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990). A hierarchia három lépcsőfokú:

(1) a **szubmisszív** fajok csupán saját kolóniájukat védik, ide sorolják a *Myrmica* fajokat, a *Temnothorax* és a *Leptothorax* fajokat, valamint a *Serviformica* alnem képviselőit;

(2) az **agresszív** fajok kolóniájuk mellett a táplálékforrást is védik, például a *Lasius s. str.* fajok jelentős része, mint a *L. niger*, ezen kívül a *Tetramorium* fajok is ide sorolandók;

(3) és végül a **territoriális** fajok állnak a hierarchia csúcsán, ezek egy territóriumot védenek, s kolóniáik kizárják egymást térben és időben. Territoriális fajok közé tartoznak a *Formica s. str.*, a *Coptoformica* és a *Raptiformica* alnemek képviselői, de a *Lasius fuliginosus* is ide sorolható (Rosengren és mtsai. 1986, Czechowski és Pisarski 1988, Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Czechowski 1990a, Savolainen 1990, 1991, Vepsäläinen és mtsai. 2000). Egy kolónia territóriumának az általa őrzött területet tekinthetjük, amelyben a táplálékforrásokat és a közöttük levő területek egyaránt megtaláljuk. A territórium nagyságát és alakját számtalan dolog befolyásolja: a táplálék mennyisége és minősége, eloszlása a kolónia körül, a kolónia nagysága, állapota és az élőhely szerkezete, valamint a kompetíció (Czechowski 1979). Ez a hierarchia rugalmas, hiszen nem csupán a faji hovatartozás meghatározó, hanem a kolónia mérete is: ugyanazon faj nagy kolóniái erősebb kompetitív helyzetben vannak, mint kis kolóniái, melyek gyakran szubmisszívekként viselkednek (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Czechowski 1985, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Elmes 1991, Punttila és mtsai. 1996, Vepsäläinen és mtsai. 2000, Markó és Kiss nem köz.)

A kompetíció hatása leginkább a kolóniák elhelyezkedésében, valamint szerkezetében mutatkozik (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Rosengren és mtsai. 1986, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Czechowski és Yamauchi 1994, Gallé és mtsai. 1994, Punttila és mtsai. 1996, Banschbach és

Herbers 1999, Brown 1999, Dillier és Wehner 2004), hiszen a territoriális fajok nem tűnnek meg közelükben potenciális riválisokat, és a nem territoriális fajok is elsősorban a territórium szélén alapíthatnak kolóniákat (Czechowski 1979, Rosengren és mtsai. 1986, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Savolainen és Vepsäläinen 1989). A nem territoriális (főként szubmisszív) fajok együttélése territoriális fajokkal egyéb alkalmazkodások révén is lehetővé válik. Így a szubdomináns fajok akár a nap számukra szuboptimális periódusaira tehetik át aktivitásukat (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Savolainen és Vepsäläinen 1989), vagy térbeli aktivitásukat szűkíthetik, áttérve a talajfelszínről az avarban való keresésre, amint ez a *Myrmica ruginodis* esetében történik a *Formica polyctena* kolóniák közelében (Savolainen és Vepsäläinen 1989, Savolainen 1991). A *Myrmica* és a territoriális *Formica* fajok együttélését többek között a méretbeli különbségek és az eltérő klimatikus preferenciák is megkönnyítik (Vepsäläinen és Savolainen 1990). Domináns fajok jelenléte esetében a szubdomináns fajok egyedeinek viselkedése is változhat (Savolainen és Vepsäläinen 1989), vagy a táplálékspektrumuk a szuboptimális tartomány fele tolódhat el (Savolainen 1991). A nem territoriális fajok között zajló kompetíció azonban akár olyan „apró” részletre is hatással lehet, mint a rekrutálás intenzitása, amint ez a *Lasius niger* és a *M. sabuleti* kolóniák interferenciája esetében kimutatható. Ez esetben nem vonatkoztathatunk el attól, hogy a rekrutálás intenzívvé válása nem csupán a gyors kiaknázást szolgálja, hanem egyúttal a táplálékforrás védelmét is (de Vroey 1980). A területhűségnek sem elhanyagolható a szerepe, hiszen egy adott faj adott foltban való nagyfokú jelenléte a terület monopolizálásához, s ily módon területfelosztáshoz vezethet (Mody és Linsenmair 2003).

Nem territoriális fajok plaszticitása – kérdések és hipotézisek

Az előzőek értelmében, egy hangyaközösségben kétségtelenül a territoriális fajoké a főszerep. Jelentős mértékben befolyásolják a táplálék mennyiségét, minőségét és elérhetőségét, általában a többi, alárendelt faj táplálkozási stratégiáját, és nem utolsósorban kolóniáik térbeli elhelyezkedését is. Míg a territoriális fajok territóriumai nem fednek át, addig a nem territoriális fajok táplálékkeresési területei átfedhetnek, és térben és időben hosszú távon nem stabilak (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és mtsai. 1989). Jogos feltételeznünk, hogy a nem territoriális fajok sikerességének és kolóniális stabilitásának kulcsa valamilyen mértékű plasztikusság, amely lehetővé teszi a folyamatos alkalmazkodást változó hangyaközösségi körülményekhez. Az optimalizációt a nem territoriális fajok esetében nem kezelhetjük minden körülmények között azonos megoldást kínáló, stabil szabályokkal működő folyamatként, hanem plasztikus egyedi viselkedések folyamatos interakciójának változó eredményeként, mely a különböző körülmények között lehetővé teszi a megfelelő megoldás kialakulását (Pasteels és mtsai. 1987a, 1987b, Detrain és mtsai. 1999). Ezek a megoldások nem optimálisak minden esetben, más körülmények között akár szuboptimálisak is lehetnek, sőt, egyenesen hátrányosak. Az alapkérdés

tehát az, hogy a plasztikusság milyen mérvű, és az optimalitás milyen paraméterekre vonatkoztatható – például mozgási gyorsaság, keresési és kiaknázási távolság, mennyiség, kompetitív interakciók kimenete, stb. E gondolatmenet alapján egy nem territoriális faj plasztikussága nem egyszerűen az egyed szintjén nyilvánul meg, hanem az egyedi döntésekből összeálló koloniális mintázatokban mutatkozik meg leginkább. Egy nem territoriális faj koloniális szintű plasztikusságának mértéke a lokálisan optimálisnak tekinthető döntések skálájának szélessége. A fokozott plasztikusság a kolónia sikerességéhez járul hozzá, és ez nem csak a kolónia nagyságában jelenhet meg, hanem stabilitásában is.

Egy faj táplálkozási stratégiáját tehát csakis az adott ökológiai kontextusban lehet értelmezni. Ennek hiányában részleges, rosszul értelmezhető képet alakíthatunk ki egy adott faj adott stratégiájáról (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Pasteels és mtsai. 1987b, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Banschbach és Herbers 1999, Detrain és mtsai. 1999, Azcárate és Peco 2003, Cogni és Oliveira 2004). Az előző fejezetekben bemutatott jelenségek alapján egy nem territoriális faj táplálkozási stratégiájának plasztikussága több szempont szerint is vizsgálható: a kereső egyedek száma és eloszlása térben és időben, ezzel kapcsolatban az új források felfedezésének illetve kiaknázásának sikeressége, azonos és különböző források közötti választások jellemzői, a többi fajra és kolóniára való indirekt és direkt hatások jellege. Jelen vizsgálat az egyedi döntésekből és aktivitásból összeálló koloniális mintázatok magyarázatára, értelmezésére, a kialakult stratégia optimalitásának elemzésére koncentrál. A kellő értelmezhetőségi keret megtartása érdekében a vizsgálatokat szabadföldi körülmények között viteleztük ki, hiszen ez lehetővé teszi a természetes kompetitív körülmények megfelelő figyelembevételét is.

A fentiek alapján a vizsgálat tárgyát képező problémaköröket a következő nullhipotézisekben fogalmaztuk meg.

(a) A kolónia „érdeke” a táplálékforrások felfedezési valószínűségének maximalizálása, így opportunista táplálkozási stratégia esetén (azaz stabil táplálékforrás hiányában) a táplálékkeresési erőfeszítésnek majdnem egyenletesnek kell lennie a kolónia körül. Ez biztosítaná, hogy bármilyen megjelenő új forrás felfedezése megfelelően nagy valószínűséggel bírjon. A képet módosítaná stabil táplálékforrások jelenléte, vagy akár negatív kompetitív hatások, amelyek kizárnák az egyedeket a kolónia körüli terület egyes szegmenseiről. A táplálékkeresési erőfeszítés a kereső egyedek számában fejezhető ki.

(b) A kolóniák körül a keresés términtázatában megmutatkozó egyenetlenségek prediktálják az újonnan felfedezett források kiaknázásában megmutatkozó eltéréseket, vagyis a táplálék felfedezési sikere előre jelezhető. E logika alapján több, azonos minőségű forrás együttes jelenléte

esetében a források kiaknázásában megmutatkozó különbségek is a felfedezési mintázathoz idomulnak, s a kolónia több forrást is kiaknáz párhuzamosan.

(c) A kolóniák minden esetben a közeli forrásokat preferálják, hiszen így lehet maximalizálni a költség/nyereség arányt, s egyúttal növelni a kiaknázási folyamat biztonságát kompetitív konfliktusok, vagy predáció esetén.

(d) A nem territoriális fajok kolóniái nem gyakorolnak negatív hatást más fajok keresési stratégiájára, s így egyéb fajok térbeli eloszlása a kolóniák körül semmiféle különbséget nem mutat a kolóniától való távolság függvényében, azaz nem alakul ki egy interspecifikus gátlási zóna a kolóniák körül. Ez a kapcsolat táplálékforrások jelenlétében esetlegesen változhat.

(e) A nem territoriális fajok státusuknak megfelelően viselkednek minden esetben: relatíve kevés táplálékforrást dominálnak, és csakis a magasabb rangú fajok hiányában, ezekkel szemben sohasem képesek egy forrást elhódítani. Ez a szubdomináns viselkedés a konfliktusok kimenetelében is megmutatkozik.

(f) Nincsenek alapvető különbségek ugyanazon faj viselkedésében különböző hangyaközösségi körülmények között, a nem territoriális fajok mindig alárendelt helyzetűek, és minden esetben ennek megfelelően viselkednek. Természetesen ez utóbbi hipotézis a plasztikusság tagadása, és, mint ilyen, csupán kiindulási alapként kezelhető.

Vizsgálatunk szempontjai között fontos helyet foglal el több különböző, illetve azonos minőségű forrás közötti választás optimalitásának elemzése, s a döntések egyezése az euszociális rovarok táplálékkeresési stratégiájában észlelt önszerveződő jelenségek jellegeivel.

ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

A tanulmányozott fajok

A tanulmányozandó fajokat a következő szempontok alapján választottuk ki:

- (1) széles európai elterjedésű, és széles élőhely választású közönséges fajok legyenek, hiszen így feltehetően különböző életkörülmények között és hangyaközösségekben képesek fennmaradni;
- (2) közepes vagy nagy méretű kolóniákkal rendelkezzenek;
- (3) legyenek mindenevők;
- (4) egymástól taxonómiai és morfológiailag különbözzenek.

A fenti szempontoknak megfelelő fajok *a priori* plasztikusnak tekinthetők ökológiai ismerveik alapján, így ezzel párhuzamosan a viselkedésbeli rugalmasság feltételezése is indokolt. A fajok közötti különbségek ugyanakkor a nagyobb skálájú interspecifikus összehasonlításokat is lehetővé teszik.

A célfajok a Formicidae család két legnagyobb európai alcsaládjába tartoznak. A Myrmicinae alcsaládot a *Myrmica rubra* és a *M. ruginodis* képviseli, míg a Formicinae alcsaládból a *Formica cinerea*, a *F. balcanina* és a *Lasius psammophilus* fajokat tanulmányoztuk.

A *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758) a legközönségesebb európai fajok közé tartozik, Ázsia palearktikus részén is előfordul, Észak-Amerikában adventív (Seifert 1988, Elmes és Keller 1993, Radchenko és mtsai. 1997, Czechowski és mtsai. 2002). Euritóp és higrofil, s egyike a legtoleránsabb *Myrmica* fajoknak, akár antropogén zónákban is megtelepedhet, például városi parkokban vagy kertekben (Seifert 1988, 1993a, Czechowski és mtsai. 1995, Radchenko és mtsai. 1997, Czechowski és mtsai. 2002). Alföldön és dombvidéken elsősorban erdőkben fordul elő, de az árnyékosabb, félig nyitott erdőszéleken is megtalálható, hegyvidéken általában a nedvesebb legelőkön, lápokban él (Elmes 1982, Seifert 1988, Czechowski és mtsai. 1990, Elmes 1991, Elmes és Keller 1993, Seifert 1993a, Markó 1997a, Radchenko és mtsai. 1997, Glaser 1998, Czechowski és mtsai. 2002, Markó és Kiss 2002, Markó és mtsai. 2004). Erdőkben és erdőszéleken kolóniáit talajban, vagy üreges, földön heverő ágakban, farönkökben alakítja ki, lápokban elsősorban a szárazabb mohadombokban fészkel. A kolóniák mérete néhány száz és 5-6000 egyed között változik (Elmes 1980, 1991, Wardlaw és Elmes 1996, Radchenko és mtsai. 1997, Walin és mtsai. 2001). Fakultatív poligínia és ezzel kapcsolt többfészkes (*polikalik*) kolóniaszerkezet jellemzi, valamint kolóniahasadással való kolóniaalapítás (Elmes 1980, Czechowski 1984, Elmes és Keller 1993, Seppä és Walin 1996, Radchenko és mtsai.

1997, Walin és Seppä 2001, Walin és mtsai. 2001). A poligínia-monogínia kettősséggel párhuzamosan a királynőknél is megfigyelhetünk egy morfológiai differenciálódást: a poligín, nagy kolóniákban a rendes méretű királynők mellett számos esetben kisebb, méreteikben dolgozókhoz hasonlító, ún. mikrogín ivaros nőstények jelennek meg, míg a monogín kolóniák inkább az ún. makroginékkal jellemezhetők. A mikrogín változatot nemrég külön parazita fajként írták le *M. microrubra* néven (Seifert 1993b). Hatékony, feromonális alapú kommunikációs rendszerrel rendelkezik (Abraham és Pasteels 1977, 1980, Beckers és mtsai. 1989), ami az újonnan felfedezett táplálékforrások kiaknázását tömeg-rekrutálás révén teszi lehetővé. Mindenevő, és a ragadozás mellett gyakran megfigyelhető levéltetű kolóniákon (Czechowski 1985, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Radchenko és mtsai. 1997). Fajtársaihoz hasonlóan nem territoriális és szubmisszív fajként ismert (Czechowski 1985, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Elmes 1991, Vepsäläinen és mtsai. 2000). Terepi vizsgálatára Erdélyben került sor a Kolozsvár melletti Kisbács falu határában levő gyertyános-tölgyes erdőben, illetve a Maros alsó szakaszánál található Bezdin kolostor melletti puhafás erdőszegélyen (részletesen lásd *Eredmények 1. fejezet*).

A *Myrmica ruginodis* Nylander, 1846 a *M. rubra* testvérfaja, s hozzá hasonlóan széles elterjedésű, egész Európában és a Távol-Kelet egyes régióiban is fellelhető, politopikus faj (Seifert 1988, Elmes és Keller 1993, Seifert 1993a, Czechowski és mtsai. 1995, Radchenko és mtsai. 1997, Czechowski és mtsai. 2002). A két faj morfológiai és elterjedésszerű hasonlósága mellett ökológiai igényekben is jelentős mértékben átfed, de a *M. rubra*-hoz képest a *M. ruginodis* nedvesebb és hűvösebb élőhelyeket kedvel. Valószínűleg a leginkább hidegtűrő az európai *Myrmica* fajok közül, ezért elsősorban a dombvidéken fordul elő, s az alföldekre nem jellemző (Mabelis 1977, Elmes 1982, Elmes és Wardlaw 1983, Seifert 1988, Elmes 1991, Elmes és Keller 1993, Seifert 1993a, Saaristo 1995, Niemelä és mtsai. 1996, Punttila és mtsai. 1996, Wardlaw és Elmes 1996, Markó 1997a, Radchenko és mtsai. 1997, Glaser 1998, Vepsäläinen és mtsai. 2000, Czechowski és mtsai. 2002, Markó és mtsai. 2004). A domb- és hegyvidéken azonban mindkét faj megtalálható, s a dombvidéken át is fednek, habár lokálisan többé-kevésbé kizárják egymást (Cherix és Higashi 1979, Seifert 1988, Czechowski és Pisarski 1990, Czechowski és mtsai. 1990, Elmes 1991, Saaristo 1995, Markó 1997a, Glaser 1998, Markó és mtsai. 2004). Hegyvidéken testvérfajához hasonlóan legelőkön, lápokban előfordul, de, ellentétben a *M. rubra*-val, fenyőerdőkben is gyakori (Seifert 1988, Czechowski és mtsai. 1990, Seifert 1993a, Czechowski és mtsai. 1995, Radchenko és mtsai. 1997, Markó 1999a, Czechowski és mtsai. 2002). Úgy tűnik a lápokban szintén többé-kevésbé lokálisan egymást kiszorító fajpárként viselkednek, ami közvetetten kompetíciós kapcsolatokra enged következtetni (Markó és mtsai. 2004). Kolóniai testvérfajához hasonlóak, noha általában valamivel kisebbek. Fakultatív poligíniával nála is találkozunk, habár ritkábban és kevesebb királynővel, s a kolóniahasadás is előfordul (Elmes 1980, Seifert 1988, Elmes 1991, Elmes és Keller 1993, Seppä 1994, Wardlaw és

Elmes 1996, Radchenko és mtsai. 1997, Walin és Seppä 2001, Walin és mtsai. 2001). A királynők esetében itt is jelentkezik egy morfológiai differenciálódás, azonban ezt nem tekintik faji szintűnek, csupán ökológiai alkalmazkodás eredményének (Seifert 1988, Radchenko és mtsai. 1997, Czechowski és mtsai. 2002). A *M. rubra*-hoz hasonlóan hatékony rekrutáló, s az újonnan felfedezett táplálékforrás kiaknázását tömeg-rekrutálás révén végzi (Abraham és Pasteels 1977, Beckers és mtsai. 1989). Mindenevő, táplálékspektruma megegyezik a *M. rubra*-éval (Czechowski 1985, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Radchenko és mtsai. 1997). Szintén nem territoriális, szubmisszív fajként ismert (Czechowski 1985, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Elmes 1991, Vepsäläinen és mtsai. 2000). Kolóniáit Erdélyben tanulmányoztuk a Maros megyei Székelykál falu határában levő elegyes erdőben, a Berecki havasokban, Ojtoz patak völgyében egy lucos ligetben, valamint a Hargita hegységben, Ördögtő láp mellett egy hegyi legelőn (részletesen lásd *Eredmények 1. fejezet*).

A *Formica cinerea* Mayr 1853 a *Serviformica* alnem tagja. A nyílt, napos, homokos, laza talajú száraz gyepek és erdők jellegzetes faja, a tengerparti dűnéktől a nyitott fenyőerdőig mindenhol előfordulhat a Nyugat-Palearktikumban, Kelet-Európától Nyugat-Szibériáig (Collingwood 1971, 1979, Czechowski és mtsai. 2002, Seifert 2002). Közép-Kelet és dél-európai előfordulása kérdőjeles, itt fajcsoportjának más tagjai helyettesítik. Kolóniái a laza talajban találhatóak, a felszínen csupán krátterszerű nyílások látszanak, s nagy mélységig lehatoló és kiterjedt földalatti járatokat épít (Pawlikowski és Pawłowicz 1984, Seifert 1993a, Czechowski és Rotkiewicz 1997, Czechowski és mtsai. 2002, Seifert 2002). A kolóniák mono- vagy poligínek (Lindström és mtsai. 1996). Ez utóbbiak gyakran nagy kiterjedésű, népes többfészkes kolóniarendszerre alakulhatnak (Zakharov 1994, Lindström és mtsai. 1996, Czechowski és mtsai. 2002, Seifert 2002), s új kolóniák alapítására kolóniahasadással, vagy megtermékenyített szárnyas fiatal királynők révén önállóan is sor kerülhet (Czechowski és mtsai. 2002, Seifert 2002). Hasonló szerkezetű, népes kolóniák nem jellemzőek a *Serviformica* fajok többségére, csupán szorosan vett rokoni körére, a *cinerea* fajcsoportra (Zakharov 1994, Seifert 2002). Főleg ragadozó, de levéltetű kolóniák gondozásával is foglalkozik, s a gondozott levéltetvekhez állandó, népes ösvények vezetnek. E tulajdonságában is egyedi, a *Serviformica* alnemen belül csupán a *cinerea* fajcsoport tagjainál találunk hasonló viselkedést, mely egyébként az agresszív, és főleg territoriális hangyafajok jellemzője. Kommunikációs és rekrutálási stratégiájáról keveset tudunk, de az ösvények megléte hatékony kommunikációs rendszer meglétét feltételezi. Ezt erősíti az a tény, hogy nagyobb táplálékdarabok szállítása kooperáció révén történik (Seifert 2002). Kompetitív hierarchiában elfoglalt helye nem tisztázott: egyesek a territoriális fajok között említi (Pisarski és Vepsäläinen 1989, Czechowski 1999, Seifert 2002), de ugyanakkor más vizsgálatok szubmisszív jellegeket mutattak ki e fajnál (Gallé 1991). Meglehetősen vitatott kompetitív helyzete

eleve feltételezi viselkedésének plasztikus jellegét. Vizsgálatára a dél-finnországi Hanko-félsziget egyik homokdűne komplexumán került sor (részletesen lásd *Eredmények 2. fejezet*).

A *Formica balcanina* Petrov & Collingwood 1993 a *F. cinerea* fajcsoport tagja, alig több mint tíz éve választották le *F. cinerea*-ról. Bár elkülönítő morfológiai jellegei a dél-európai populációknál különösen erősek, észak fele haladva bizonyos átmeneti formák is megfigyelhetők (Seifert 1993a, Seifert 2002, saját megf.). Mindezek alapján Seifert (2002) nemrég összevonta a *F. cinerea*-val, valamint kelet-európai vikáriáns testvérfajával a *F. imitans*-szal. A morfológiai jellegek heterogenitása alapján azonban e fenti összevonás helyessége még további kutatásokra szorul, így (és tekintettel a vizsgálat időpontjában fennálló önálló faji státusára is) külön fajként kezeljük a továbbiakban. Leírása idején elsősorban dél-európai elterjedésűnek tekintették, ezen belül is tipikus balkáni fajnak. Romániában nemrég mutatták ki jelenlétét (Markó 1997b, 1998), s feltételezhetően a *F. cinerea*-ról szóló adatok nagy része valójában a *F. balcanina*-ra vonatkozik. A törzsfajhoz hasonlóan a laza talajú, vagy száraz helyeket kedveli, és a homokdűnétől a folyópartokig mindenhol előfordul, akár az alacsonyabb hegyvidéken is, amennyiben az illető terület napnak kitett és száraz. Különösen gyakori zavart, antropogén élőhelyeken, pl. városokban, vasutak és országutak mentén (Petrov és Collingwood 1993, Markó 1997b, 1998, Csősz és mtsai. 2001). Ellentétben a *F. cinerea*-val erdőkből még nem jelezték előfordulását. Kolóniáinak szerkezete hasonló a *F. cinerea*-hoz, nehezen körülhatárolhatóak, valószínűleg kolóniahasadással is terjed. Zavarás-toleranciája és kolonialis tulajdonságai alapján egyértelműen invazív fajnak tekinthető, annál érdekesebb, hogy a rendelkezésre álló adatok alapján az Erdélyi Szigethegységtől nyugatra, Magyarországon már ritka, itt a törzsfaj gyakoribb, s a városokat is inkább a *Serviformica* alnem más fajai jellemzik (például *F. cunicularia*, *F. rufibarbis*, saját megf.). Talajfelszínen ragadozó életmódot folytat, s bár a levéltetű gondozás nála is megtalálható, az ösvények jelenléte nem olyan gyakori (Petrov és Collingwood 1993, saját megf.). Rekrutálási stratégiája nem ismert, sem kompetitív helyzete, bár életmódjából egyértelműen kitűnik a nem territoriális jelleg. Tanulmányozására Erdélyben került sor a Maros megyei Székelykál faluban, egy szőlős határában, valamint a Kolozs megyei Kissebes falu mellett található kőbánya meddőhányóin (részletesen lásd *Eredmények 4. fejezet*).

A *Lasius psammophilus* Seifert 1992 fajt nemrég választották le a *L. alienus* fajról, egész Európában előfordul Skandináviától Dél-Európáig (Seifert 1992, Czechowski és mtsai. 2002). Romániában nemrég fedezték fel (Markó nem köz.). Száraz, gyérfüves területek oligotóp faja, főleg a homokos talajt kedveli, s így a homokdűnéken nagyon gyakori (Seifert 1992, 1993a, Czechowski és mtsai. 2002, szem. megf.). A hasonló élőhelyeken előforduló *F. cinerea*-hoz hasonlóan kiterjedt földalatti fészkeket épít, melyek nyílásai krátterszerűek, s az alagutak akár 120 cm mélyre is lehatolhatnak, illetve vízszintesen 10-30 cm-re is elnyúlhatnak a felszín alatt (Nielsen 1972, Seifert 1992, Czechowski és Rotkiewicz 1997, Czechowski és mtsai. 2002). A zavarást jól tűri, s így a

homokfelszínen, laza talajon beinduló szekundér szukcessziós folyamatok jellegzetes pionír faja, kolóniáinak sűrűsége a növényzet záródásával párhuzamosan egyre inkább csökken (lásd *L. alienus* in Gallé 1978, in Gallé 1980, 1990, 1991, in Járdán és mtsai. 1993, in Gallé és mtsai. 1994). Monogín kolóniákkal rendelkezik, de gyakran több, egymással összeköttetésben levő, saját kijáratokkal rendelkező fészkekből álló ún. fészkek-komplexumokat alkot (*L. alienus* in Brian és mtsai. 1965, in Nielsen 1972). Mindenevő, gyökértetvek mézharmatával, illetve kisebb rovarokkal táplálkozik. Feltételezhetően rokonfajaihoz hasonlóan fejlett rekrutálási rendszerrel rendelkezik. Eleddig e faj kompetitív hierarchiában elfoglalt helyével kevés tanulmány foglalkozott, egyes vizsgálatok alapján (*L. alienus* in Gallé 1991, 1994) agresszív fajként kezelhető alapfeltevésként, bár szubmisszív viselkedésére utaló megfigyelések is vannak (Czechowski és mtsai. 2002). Kifejezetten sikeres fajnak tekinthető az általa nagy denzitásban benépesített területeken (*L. alienus* in Gallé 1991, 1994). Tanulmányozására a *F. cinerea*-hoz hasonlóan Finnországban, a Hanko félsziget egyik homokdűne komplexumán került sor (részletesen lásd *Eredmények 3. fejezet*).

Egyedek tér-idő eloszlása a kolóniák körül

A bevezetésben megfogalmazottak alapján a vizsgált hangyafajok táplálkozási stratégiájának kolonialis plasztikusságát kívántuk tanulmányozni. Ehhez azonban a tanulmányozott fajokhoz tartozó egyedek viselkedését szükséges vizsgálni kolóniáik körül. A különböző hangyafajok táplálkozási sikerének, valamint kommunikációs stratégiájának vizsgálatára, illetve a különböző fajok közötti interakciók tanulmányozására a leggyakrabban használt módszer mesterséges táplálékforrások (ún. csalétkek) kihelyezése, és az ezeken megjelenő egyedek faji hovatartozásának, dinamikájának és viselkedésének megfigyelése (Czechowski 1979, Cherix és Bourne 1980, de Vroey 1980, Vepsäläinen és Pisarski 1982, Czechowski 1985, Aron és mtsai. 1986, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Czechowski 1990a, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Gallé 1991, Járdán és mtsai. 1993, Czechowski és Yamauchi 1994, de Biseau és mtsai. 1994, Gallé és mtsai. 1994, Bestelmeyer és mtsai. 2000, Rastogi 2000, Berghoff és mtsai. 2002, Azcárate és Peco 2003, Mody és Linsenmair 2003, Orr és mtsai. 2003, Torres-Contreras és Vasquez 2004). Ez a módszer ugyanakkor lehetővé teszi a különböző hangyafajok adott hangyaközösségen belüli kompetíciós helyzetének tisztázását is, mivel a nagyméretű és viszonylag stabil táplálékforrásokat érdemes védeni, ezzel szemben a kisebb, könnyen elmozdíthatókat nem minden esetben (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989, Czechowski 1990a, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Gallé 1991, Járdán és mtsai. 1993, Gallé 1994, Gallé és mtsai. 1998, Bestelmeyer és mtsai. 2000, Mody és Linsenmair 2003). Ennek eredményeképpen az egyébként nehezen, többnyire csupán közvetett módon felderíthető kompetitív kapcsolatok a csalétkéken megfigyelhető közvetlen interakciók formájában jelenítődnek meg, és a csalétkéken kialakuló dominanciaviszonyok a hangyaközösségen belüli hierarchiának a tükröződései. A fajok táplálékkeresési területének határai, illetve a táplálkozási

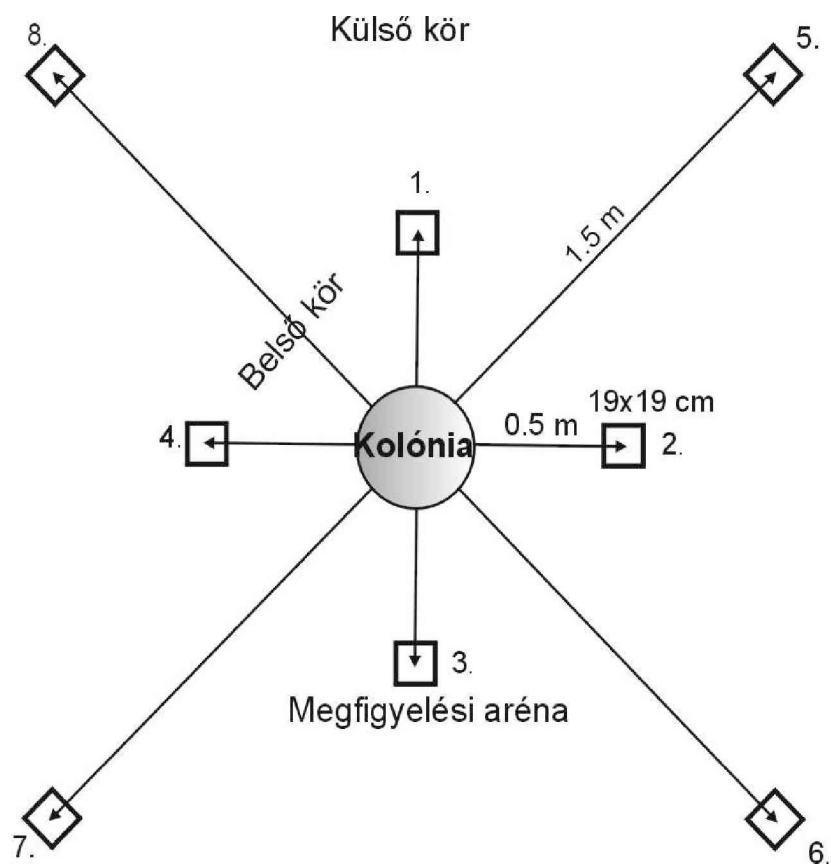
stratégiában a fajok között megmutatkozó különbségek is jól körvonalazhatók (Czechowski 1979, de Vroey 1980, Vepsäläinen és Pisarski 1982, Czechowski 1985, Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Gallé 1991, Savolainen 1991, Járdán és mtsai. 1993, Gallé 1994), valamint a táplálkozási stratégia önszerveződő jellegeit is mesterséges táplálékforrás kihelyezése révén lehet felderíteni (lásd Pasteels és mtsai. 1987a, b). Csalétkék kihelyezését használják hangyafajok denzitásának becslésére is (Bestelmeyer és mtsai. 2000, Braschler és Baur 2003, Izhaki és mtsai. 2003), bár ilyen jellegű használhatósága kétségbe vonható, hiszen egyes, egyébként a területen jelenlévő szubmisszív hangyafajok általában alulképviseltek csalétkéken, s így az őket kiszorító domináns hangyafajok túlbecslésének veszélye forog fenn.

A kizárólag mesterséges táplálékforrások alkalmazása révén végzett vizsgálatok azonban csupán részleges képet adnak egy adott faj táplálkozási és kompetitív stratégiájáról, hiszen a valóságban ilyen jellegű táplálékforrások ritkák, így a kapott eredmények is az ennek megfelelő torzításokat tartalmazzák. A csalétkezés módszerének egyoldalú használata az ezek hiányában fennálló (esetlegesen eltérő) mintázatok elfedését eredményezheti. A fenti gondok különös hangsúllyal merülnek fel nem territoriális és szubmisszív fajok tanulmányozásakor, hiszen, amint már említettük, az erősebb fajok kiszoríthatják a csalétkéről ezeket a fajokat. Ilyen módon ezek a források, mennyiségileg véges jellegükből is fakadóan, csupán egyes, az őket elfoglaló hangyafajok viselkedésének elemzését teszik lehetővé, elsősorban a domináns fajokét (Izhaki és mtsai. 2003). Ugyanakkor mesterségesen kihelyezett táplálékforrások hosszú távú (pl. több napig tartó) használata akár a környéken található egyes fajok populációs és koloniális szerkezetében is változásokat okozhat (Elmes 1991, Bansbach és Herbers 1999, Herbers és Bansbach 1999). Ezek alapján egy hangyafaj táplálkozási stratégiájának elemzésekor javallott a csalétek nélküli (ún. *nudum*), természetes állapot vizsgálata is, hiszen így kaphatunk megfelelő képet az illető fajok táplálékkeresési viselkedéséről. Nem utolsósorban ez teszi lehetővé a csalétek jelenléte által okozott hatások felmérését, valamint egy faj táplálkozási stratégiájában megmutatkozó váltások megvilágítását is.

A fentiek értelmében nyolc 19 cm²-es, négyzet alakú területet (a továbbiakban *aréna*) jelöltünk ki a vizsgált fajok kolóniai körül csalétek hiányában, s rendszeresen rögzítettük az itt áthaladó egyedek faji hovatartozását és számát, valamint az egyedek között fellépő negatív interakciók jellegét. A kereső egyedek mintázatát a kolóniától való távolság függvényében vizsgáltuk, így az arénák a vizsgált kolónia szélétől való távolság alapján két körbe szerveződtek. Az első aréna helyét véletlenszerűen jelöltük ki a kolónia szélétől fél méterre. A többi arénát az elsőhöz viszonyítva a következő szabályok alapján helyeztük ki (1. ábra):

- belső kör: az 1. és 3. arénák által meghatározott tengely a 2. és 4. arénákat összekötő tengelyt 90°-ban metszi a kolónia közepén, az arénák középpontja 0,5 méterre található a kolónia szélétől;
- külső kör: az 5. és 7. arénák által meghatározott tengely a 6 és 8. arénákat összekötő tengelyt 90°-ban metszi a kolónia közepén, az arénák középpontja 1,5 méterre van a kolónia szélétől;

- a külső és a belső körök arénái által meghatározott tengelyek egymást 45° -ban metszik a kolónia közepén, tehát az arénák nem fednek át.



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

A megfigyeléseket a nap folyamán három periódusra osztottuk, minden periódus 220 percig tartott. Az arénákat 20 percenként vizsgáltunk periódusonként, s a megfigyelések arénánként 1-1 percig tartottak, vagyis minden periódus 11 ellenőrzésből állt arénánként. Az első periódus 8^{00} órakor kezdődött és 11^{40} -kor fejeződött be, a következő 12^{40} -tól 16^{20} -ig tartott, míg az utolsó 17^{20} -kor kezdődött és 21^{00} órakor ért véget. Ez a tér-időbeli elrendezése a megfigyeléseknek lehetővé tette az adatmennyiség maximalizálását az adott körülmények között minimális zavarás mellett.

A nudum megfigyelési napot követően másnap az arénák közepére csalétkeket helyeztünk ki. A hangyák táplálékpreferenciájában fellépő szezonális változásokat elkerülendő a csalétkeket állati fehérje és szénhidrátok keverékéből tanácsos összeállítani (Sudd 1987, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Gallé 1991, Gallé és mtsai. 1994, Czechowski és Yamauchi 1994, Gallé 1994, Bestelmeyer és mtsai. 2000). Ennek megfelelően enyhe sós vízben áztatott, tört tonhalszeletek és poliflorális méz keverékét alkalmaztuk (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Bestelmeyer és mtsai. 2000). A csalétkeket matt, zöld színű, kerek műanyag lapokra helyeztük, ezek átmérője az arénák oldalának fele, azaz 9,5 cm volt, s a lapokat

rögzítettük a talajhoz vízszintes állapotban. A táplálék mennyisége és helyzete a csaléteklapon azonos volt minden esetben – kb. 3,5 cm átmérőjű foltok a csaléteklap közepén –, így az egyetlen *a priori* meghatározott változó, amely a csalétek kiaknázási mintázatát befolyásolhatta, a kolónia szélétől való távolság volt (Detrain és mtsai. 1999). A csaléteket az ellenőrzési periódusok előtt tíz perccel helyeztük ki, majd a periódusok végén a csaléteklappal együtt begyűjtöttük. Minden periódusban új csalétek anyagot használtunk, s a lapokat, a kihelyezést megelőzően, mindig letisztítottuk vízzel, majd megszáritottuk.

A fenti módszerek mellett esetenként más, specifikus vizsgálati eljárásokat is alkalmaztunk, ezek részletezésére az *Eredmények* fejezetben térünk ki.

Közismert, hogy egyes hangyafajok táplálékkeresési aktivitását befolyásolják a klimatikus változások (Gallé 1975, Hennaut-Riche és mtsai. 1980, Hölldobler és Möglich 1980, Elmes 1982, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Gallé 1994, Markó 1999a). Ennek értelmében a megfigyelésekkel párhuzamosan, minden húsz perces sorozat elején rögzítettük a talajfelszín hőmérsékletét napon és árnyékban (amennyiben a viszonyok változóak voltak), valamint a levegő relatív páratartalmát is hasonló körülmények között a talajfelszín fölött közvetlenül higanyos technikai hőmérő (0-100°C) és Digitron SP3R elektronikus termo-higrométer segítségével. A továbbiakban az aktivitás elemzésénél a napon vagy az árnyékban mért adatokat vettük figyelembe kolóniánként, annak megfelelően, hogy az arénák többsége napon vagy árnyékban volt az adott húsz perces megfigyelési sorozatban

A nudum vizsgálatok alatt az egyes egyedek koloniális hovatartozását lehetetlen volt megállapítani, mivel semmiféle jelölést sem használhattunk a természetes körülmények megzavarása nélkül – a *Myrmica* fajok pl. a nagyobb fokú zavarásra akár a kolónia elköltöztetésével is reagálhatnak (lásd Banschbach és Herbers 1999, saját megf.). Más, a tanulmányozott fajhoz tartozó, de nem vizsgált kolóniák eltávolítása szintén nem volt lehetséges lényeges zavarás nélkül. Így a nudum megfigyelések többnyire a célfajhoz tartozó egyedek aktivitására vonatkoznak a vizsgált kolóniák körül, amely adatok ugyanakkor a célfajok aktivitásának tanulmányozására alkalmasak, valamint a keresési mintázat térbeli jellemzőinek vizsgálatát is lehetővé teszik.

A csalétkes vizsgálatok esetében az adott csalétket domináló egyedek koloniális hovatartozását könnyűszerrel ki lehetett deríteni a dolgozók érkezési és távozási iránya alapján. Az egyes csaléteket abban az esetben tekintettük monopolizáltnak, ha a csalétket egy adott hangyafaj dominálta rekrutálás révén, illetve a rekrutálás első szakasza után is az egyedszám-túlsúlyt fenntartotta. Természetesen a csalétek akár „tulajdonost” is válthattak egy adott periódusban vagy periódusonként, mely esetben az adott csalétket mindkét fajnál feltűntettük, mint általa elfoglalt forrást.

A negatív interakciók kimenetelének minősítésében két tényező játszott fontos szerepet: a kezdeményező fél kiléte és a konfliktusból győztesen kikerülő (azaz a másik felet elűző) egyed faji hovatartozása. Kétféle negatív interakció típust rögzítettünk: (1) **közvetlen agressziót**, melynek során

mindkét fél agresszív fizikai kontaktusba lépett egymással (bár az érintkezés előtt el is menekülhetett a megtámadott fél), valamint (2) **elriadást**, melynek során az egyik fél elszalad a másik féltől, annak ellenére, hogy a másik fél semmiféle agresszív viselkedésformát nem mutat, illetve nem is veszi észre az elriadó felet. Ez utóbbi esetben a fizikai kontaktus is többnyire arra korlátozódik, hogy az elriadó egyed megérinti a másik hangya valamely testrészét, de amaz, a maga során, nem létesít fizikai kontaktust az előzővel.

Az azonos helyen tanulmányozott kolóniák több mint öt méterre helyezkedtek el egymástól minden esetben, mely távolság elkerülhetővé tette a kolóniák aktivitásának egymással való átfedését, hiszen a *Myrmica* fajok táplálékkereső aktivitásának nagyobb része többnyire a kolóniájuk körüli kb. 3 méteres sugarú körre szorítkozik (Vepsäläinen és Savolainen 1990).

A hangyák faji hovatartozásának meghatározása a legtöbb esetben terepen történt rögtöni határozással. Ezt segítette az adott élőhely típusok hangyafaunájának előzetes ismerete (Gallé 1991, Markó 1997a, 1997b, Markó 1998, Markó 1999a, Kiss és Mátis 2002, Markó és mtsai. 2004). Emellett a problémásabb, terepen nehezebben meghatározható fajokból a lehetőségek szerint gyűjtöttünk a családok kihelyezését követő napokban (a családok kihelyezése során erre nem keríthettünk sort zavarás nélkül), s a mikroszkópos meghatározás során a jelenleg elfogadott határozókulcsokat használtuk (Kutter 1977, Collingwood 1979, Agosti és Collingwood 1987, Seifert 1988, 1992, 1996, Petrov és Collingwood 1993, Czechowski és mtsai. 2002), illetve a *Tetramorium* fajok esetében Csősz és Radchenko előkészületben levő határozókulcsát használtuk.

Statisztikai feldolgozás

A kereső aktivitás klimatikus tényezőktől való függését többszörös lineáris regresszió elemzéssel vizsgáltuk. Mivel az egyedszámadatok statisztikailag nem függetlenek egymástól arénánként a húsz perces vizsgálatsorozatokon belül, ezért az aktivitás elemzésénél az adatokat kolóniánként összevontuk minden húsz perces időszakra, majd átlagoltuk, s a továbbiakban az egy perc alatt egy arénában észlelt egyedek számát használtuk. Amennyiben az így kapott adatsor nem volt normál eloszlású (Kolmogorov-Smirnov teszttel vizsgáltuk minden esetben), akkor $\log_{10}$ -transzformáció segítségével normalizáltuk az adathalmazt.

A vizsgált fajok egyedeinek kolónia körüli tér-idő eloszlása a táplálékforrások felfedezési valószínűségeinek tér-idő mintázatát jellemzi az adott fajhoz tartozó kolónia körül. Az egyedek eloszlását több módszerrel is elemeztük. A belső illetve a külső kör arénaiban megfigyelt egyedek arénánkénti átlagegyedszámát Mann-Whitney U-teszt segítségével (kétoldali teszt, $n = 33$ megfigyelés) hasonlítottuk össze, illetve a két körre nézve külön-külön összevetettük a különböző arénaiban megfigyelt egyedek számát Kruskal-Wallis nem-paraméteres ANOVA segítségével ($n = 4$ aréna/kör). A kereső tevékenység intenzitásának napi stabilitását illetve változékonyságát egy adott foltban (arénában) a Shannon-Wiener entrópiából ($\log_2$) számított kiegyenlítettség értékkel

jellemeztük arénánként, majd ebből kolóniánként átlagértéket számolva ($n = 8$ aréna) megállapíthattuk egy adott kolónia körül az illető faj kereső aktivitásának egyenletességét.

A csalétek kiaknázási mintázatának prediktabilitását Spearman rang-korrelációval vizsgáltuk korreláltatva a nudumban arénánként észlelt egyedszámokat az adott arénába másnap kihelyezett csaléteken észlelt egyedszámokkal ($n = 8$ aréna ill. csalétek). Hasonlóképpen vizsgáltuk a csalétek kiaknázási mintázatának stabilitását a három megfigyelési periódusra nézve. Ez esetben a periódusonként a különböző csaléteken megfigyelt egyedszámokat használtuk fel ($n = 8$ csalétek).

A fentiek mellett bizonyos adatsorok elemzésére kétmintás t-tesztet, egyutas varianciaanalízist, Wilcoxon páros előjeltesztet és χ^2 -tesztet használtunk, illetve esetenként Pearson korrelációelemzést Spearman rang-korreláció helyett. Paraméteres tesztek alkalmazásánál minden esetben Kolmogorov-Smirnov tesztet vizsgáltuk az adatsorok normalitását.

A statisztikai elemzések kivitelezésénél az SPSS 9.0 és a Statistica 6.0 számítógépes programcsomagokat alkalmaztuk.

EREDMÉNYEK

- Egyértelmű kettősségek: inter- és intraspecifikus változékonyság két hatékony rekrutáló, a *Myrmica rubra* és a *Myrmica ruginodis* táplálkozási stratégiájában **31. old.**
- Ösvények és ösvényen kívüliek: individualizmus, konzervativizmus és plaszticitás a *Formica cinerea* táplálkozási stratégiájában **46. old.**
- Véletlenszerűség és hatékony kommunikáció – különbségek és átfedések a *Lasius psammophilus* és a *Formica cinerea* táplálkozási stratégiájában, avagy a konfliktusmentes együttélés biztosítékai **63. old.**
- Plasztikus kiaknázás és kompetíciós viszonyok a *Formica balcanina* hangyafajnál **75. old.**

EGYÉRTELMŰ KETTŐSSÉGEK: INTER- ÉS INTRASPECIFIKUS VÁLTOZÉKONYSÁG KÉT HATÉKONY REKRUTÁLÓ, A *MYRMICA RUBRA* ÉS A *MYRMICA RUGINODIS* TÁPLÁLKOZÁSI STRATÉGIÁJÁBAN

A *M. rubra* és a *M. ruginodis* fajok morfológiailag, élőhely preferencia és szociális struktúra szempontjából is nagyon hasonlóak, ún. testvérfajok (lásd *Anyagok és módszerek* fejezet). Így természetesen felmerül annak a lehetősége, hogy a két faj táplálkozási és kompetitív stratégiája is bizonyos mértékben hasonlít. A továbbiakban a stratégiák fajon belüli plasztikus jellege mellett a két faj viszonylatában e specifikus kérdést is tanulmányoztuk.

Mindkét faj esetében nyolc kolóniát tanulmányoztunk, arra törekedve, hogy a kolóniák különböző élőhelyekről származzanak, hiszen így a vizsgálat lehetővé teszi ugyanazon faj viselkedésének összevetését különböző hangyaközösségi körülmények között. Ennek megfelelően négy *M. rubra* kolóniát tanulmányoztunk a Maros folyó töltésének külső oldalán egy puhafás erdő (*Aceri-Fraxinetum*) szélén Bezdinnél (Arad megye, 100 m) 2000 júliusában, valamint szintén négy kolóniát egy dombvidéki gyertyános-tölgyes erdőben (*Carpineto-Quercetum*) Kolozsvár mellett Kisbács falu határában (Kolozs megye, 360 m) 2000 szeptemberében. A *M. ruginodis* esetében négy kolóniát tanulmányoztunk egy hegyvidéki legelőn a Hargita hegységben Ördögtónál (Hargita megye, 1180 m) 2000 augusztusában, valamint négy erdei kolóniát is vizsgáltunk, mégpedig két kolóniát egy dombvidéki gyertyános-tölgyesben (*Carpineto-Quercetum*) Székelykál falu határában (Maros megye, 400 m) 2000 augusztusában, és két kolóniát egy lucos-jegenyefenyős ligetben (*Abieto-Piceetum*) a Berecki havasokban az Ojtoz patak völgyében (Kovácsa megye, 780 m). Ez utóbbi két kolónia esetében nem kerülhetett sor a csalétkes vizsgálatok utolsó, délutáni-esti periódusára, mivel egy kitaró esőzés meggátolta a vizsgálatok folytatását.

A keresés tér-idő mintázata

Egyik faj esetében sem volt kimutatható egyértelmű kapcsolat a klimatikus viszonyok és a kereső egyedek aktivitása között csalétkes hiányában. A *Myrmica rubra* aktivitását a talajfelszín hőmérséklete és a relatív páratartalom egyértelműen csupán a bezdini erdőszéli kolóniák esetében befolyásolta (1. táblázat, Markó és Kiss 2002). A hőmérséklet növekedése csökkentette az aktivitást, míg a relatív páratartalom általában ellenkező hatással bírt. Ennek következtében a kereső aktivitás reggel intenzív, majd egy déli csökkenés után estére, amikor a hőmérséklet alacsonyabb a forró déli időszakhoz képest, az aktivitás újra erőteljesebbé válik. A keresési aktivitást kevésbé befolyásolták a

klimatikus változások a kisbácsi erdőben, s mindkét klimatikus tényező inkább aktivitás-fokozó hatással rendelkezett, amennyiben kimutatható volt hatása (1. táblázat).

1. táblázat. Szignifikáns kapcsolatok a *M. rubra* kereső egyedek aktivitása és a klimatikus tényezők (a talajfelszín hőmérséklete és a levegő relatív páratartalma) között – többszörös regresszió elemzés, $n = 33$.

Kolónia	Klimatikus tényezők	beta, t	R ² , F
Kisbács			
A	°C	0,67, 1,26	0,18, 4,49*
	RH%	1,07, 2,03	
Bezdin			
A	°C	-0,56, -4,81***	0,78, 57,71***
	RH%	0,41, 3,52**	
B	°C	-0,49, -2,99**	0,62, 27,58***
	RH%	0,37, 2,28*	
C	°C	-0,58, -3,61**	0,58, 22,93***
	RH%	0,25, 1,58	
D	°C	-0,21, -1,06	0,54, 20,28***
	RH%	0,57, 2,84**	

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,000$

A *M. ruginodis* keresési aktivitását még kevésbé befolyásolták az időjárási tényezők napszakos változásai csalétek hiányában. A többszörös regresszió elemzés csupán egyetlen esetben, az ojtózi B kolóniánál mutatott szignifikáns összefüggést e változások és az aktivitás között ($R^2 = 0,43$, $F = 13,36$, $p = 0,000$). A hőmérséklet pozitívan befolyásolta az aktivitást ($b = 0,53$, $t = 3,92$, $p = 0,000$), míg a relatív páratartalom ellentétes hatással bírt ($b = -0,34$, $t = -2,53$, $p < 0,01$). Általában a kereső egyedek egész nap aktívak voltak, kivéve a hideg reggeleket és esti időszakokat. Az aktivitás viszonylagos stabil jellege erdei kolóniák esetében az erdő klimatikus változásokat tompító hatásának tulajdonítható, hiszen a naptól és szélétől többé-kevésbé zárt térben nem érvényesülnek a nyílt területen nap közben észlelhető nagy klimatikus változások. A hegyi legelőn levő kolóniáknál viszont pontosan az akár percről-percre változó, de többnyire mégis hűvös körülmények tették lehetővé az állandó aktivitást napközben.

Az elvárásoknak megfelelően általában több kereső egyed volt a kolóniákhoz közeli arénákban a *M. rubra* esetében csalétek hiányában (2. táblázat, Markó és Kiss 2002, Kiss és Markó 2003). Ez a különbség az arénák között különösen élesen mutatkozott meg a kisbácsi kolóniáknál, míg az egyedek többé-kevésbé egyenletes eloszlása érvényes két esetben Bezdinnél (C és D). Ez utóbbi valószínűleg a nagy kolónia-sűrűségnek köszönhető, amint ezt később a csalétek megfigyelések is igazolták. A *M. ruginodis* esetében a helyzet nem volt egyértelmű: az ördögtői kolóniáknál az egyedek száma magasabb volt a kolóniák közelében, ellentétben a többi kolóniával. Megemlítendő, hogy a *M. ruginodis* egyedszáma általában alacsonyabb volt, mint testvérfajáé (2. táblázat, Markó és Kiss 2002, Kiss és Markó 2003). Következésképpen a források felfedezésének

valószínűsége a tanulmányozott *Myrmica* fajok által nagyobb volt a kolóniákhoz közeli foltokban a *M. rubra* esetében, ellentétben a *M. ruginodis*-szal.

2. táblázat. A *M. rubra* és *M. ruginodis* egyedek eloszlása a tanulmányozott kolóniák körül a kolóniáktól való távolság függvényében (belső vs. külső kör) csalétkek hiányában, valamint az azonos távolságra található arénákban zajló kereső aktivitás kiegyenlítetttsége (Kruskal-Wallis ANOVA) és a látogatott arénák száma zárójelben.

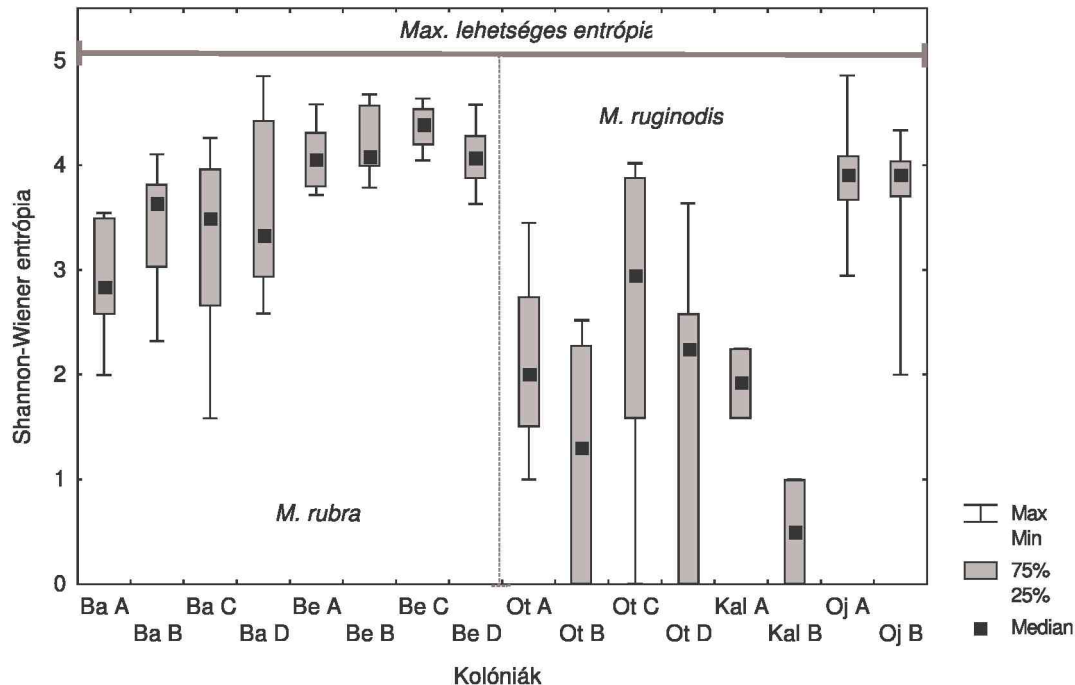
Kolónia	Átlagegyedszám (<i>SD</i>)		Mann-Whitney z	Kruskal-Wallis χ^2 , (látogatott arénák)	
	Belső	Külső		Belső	Külső
<i>Myrmica rubra</i>					
Kisbács					
A	0,35 (0,33)	0,15 (0,2)	-2,69**	2,82 (4)	9,14* (3)
B	0,31 (0,23)	0,65 (0,35)	-4***	4,76 (4)	1,59 (4)
C	0,62 (0,43)	0,21 (0,18)	-4,26***	13,03** (4)	7,43 (4)
D	1,46 (0,51)	0,33 (0,36)	-6,35***	68,96*** (4)	4,26 (4)
Bezdin					
A	1,59 (1,15)	0,98 (0,99)	-2,41*	16,49** (4)	4,16 (4)
B	1,91 (1,06)	0,99 (0,7)	-3,71***	37,14*** (4)	6,86 (4)
C	2,12 (1,04)	1,62 (1,09)	-1,88	16,28** (4)	3,69 (4)
D	1,14 (0,82)	1,33 (0,89)	-0,73	8,81* (4)	21,32*** (4)
<i>Myrmica ruginodis</i>					
Ördögtő					
A	0,24 (0,22)	0,04 (0,09)	-4,15***	9,58* (4)	7,52 (2)
B	0,09 (0,19)	0,07 (0,13)	-0,27	7,3 (3)	9,83* (3)
C	0,42 (0,29)	0,07 (0,13)	-4,89***	6,26 (4)	7,06 (3)
D	0,24 (0,22)	0,02 (0,07)	-4,66***	7,98* (4)	1,03 (3)
Székelykál					
A	0,02 (0,07)	0,04 (0,11)	-0,78	9,14* (1)	15,47** (1)
B	0,03 (0,08)	0,01 (0,06)	-0,85	2,05 (3)	6,04 (1)
Ojtoz					
A	0,62 (0,46)	1,36 (0,55)	-4,75***	2,23 (4)	73,54*** (4)
B	0,87 (0,54)	0,51 (0,29)	-2,74**	5,7 (4)	15,98** (4)

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,000$

Az egyedek különböző arénák közötti eloszlásában megmutatkozó egyenetlenségek a keresési erőfeszítésben megmutatkozó térbeli különbségeket tükrözik, adott esetben a térpreferencia meglétét. *M. rubra* egyedeket majdnem minden arénában megfigyelhettünk (2. táblázat, Markó és Kiss 2002). Ugyanakkor a Kruskal-Wallis elemzés eredményei alapján a kolóniákhoz közel az egyedek eloszlása egyenetlen, míg a kolóniáktól távoli foltokban általában kiegyenlített (2. táblázat). Testvérfaja esetében nem fedeztünk fel semmiféle egyértelmű mintázatot a kiegyenlítetttség viszonylatában. Kereső egyedek általában a belső kör minden arénájában megfordultak ugyanakkor, de lényegesen ritkábban figyelhettünk meg hangyákat a távoli foltokban (2. táblázat).

A kereső egyedek fluxusának stabilitását egy adott foltban a Shannon-Wiener entrópia segítségével tanulmányoztuk. A *M. rubra* aktivitásának intenzitása arénánként nagyfokú stabilitást mutatott, míg változékonyság és ezzel kapcsolt kiegyenlítetttség jellemezte testvérfaját (2. ábra).

Természetesen az ellenkező esetre is volt példa mindkét faj esetében: alacsony értékekre a kisbácsi *M. rubra* kolóniák esetében, és magas értékekre az ojtózi *M. ruginodis* kolóniáknál (2. ábra).



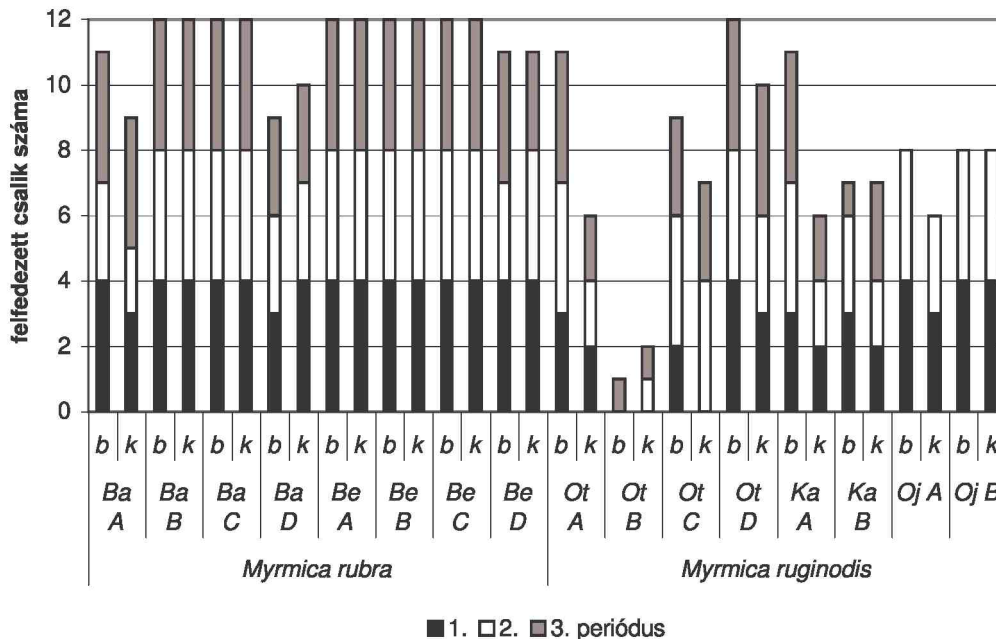
2. ábra. A kereső egyedek fluxusának egyenletessége a tanulmányozott kolóniák körül (Shannon-Wiener entrópia, $n = 33$ megfigyelés/nap) csalétek hiányában. A maximális lehetséges entrópiaérték: 5,04 ($n = 8$ aréna). Rövidítések: Ba - Kisbács, Be - Bezdin, Ot - Ördögtő, Kal - Székelykál, Oj - Ojtó.

A felfedezési siker előre jelezhetősége

Általában minden csalétket felfedeztek a *M. rubra* egyedek, főleg a belső körön találhatóakat (3. ábra, Markó és Kiss 2002), és a csalétket egész nap folyamán látogatták. Ezzel ellentétben a felfedezési siker alacsonyabb volt a *M. ruginodis* esetében még a közeli csalétek esetében is. Az ojtózi kolóniák kivételével, a távoli csalétket nem látogatták folyamatosan a *M. ruginodis* egyedek. Különösen alacsony volt a felfedezési siker az ördögtői B és C kolóniák esetében.

Elvárásaink alapján a nudumban megfigyelt téreloszlásbeli sajátosságoknak a csalétek jelenlétében is jelentkezniük kell, hogy előrejelezhetőségről beszéljünk. A kiaknázási mintázat előrejelezhetőségét vizsgálva korreláltattuk a csalétek hiányában az arénakon megfigyelt összegyedszámokat a csaléteken megfigyelt összegyedszámokkal (Spearman rang-korreláció, $n = 8$ aréna ill. csalétek). A *M. rubra* esetében prediktabilitást csupán a kisbácsi kolóniák esetében figyelhettük meg az A, C és D kolóniáknál ($r \geq 0,71$, $p < 0,05$, Markó és Kiss 2002). A kiaknázási mintázat napi stabilitása szintén a fenti kisbácsi kolóniáknál, valamint a bezdini D kolóniánál volt

bizonyítható ($r \geq 0,75$, $p < 0,05$, $n = 8$ családok), figyelembe véve a három megfigyelési periódus mindhárom lehetséges kombinációját a csalátkeken megfigyelt összegyedszámok összevetése esetén. Emellett a kiaknázási mintázat hasonló volt az első és a harmadik megfigyelési periódusnál a bezdini B kolóniánál ($r = 0,91$, $p < 0,01$).



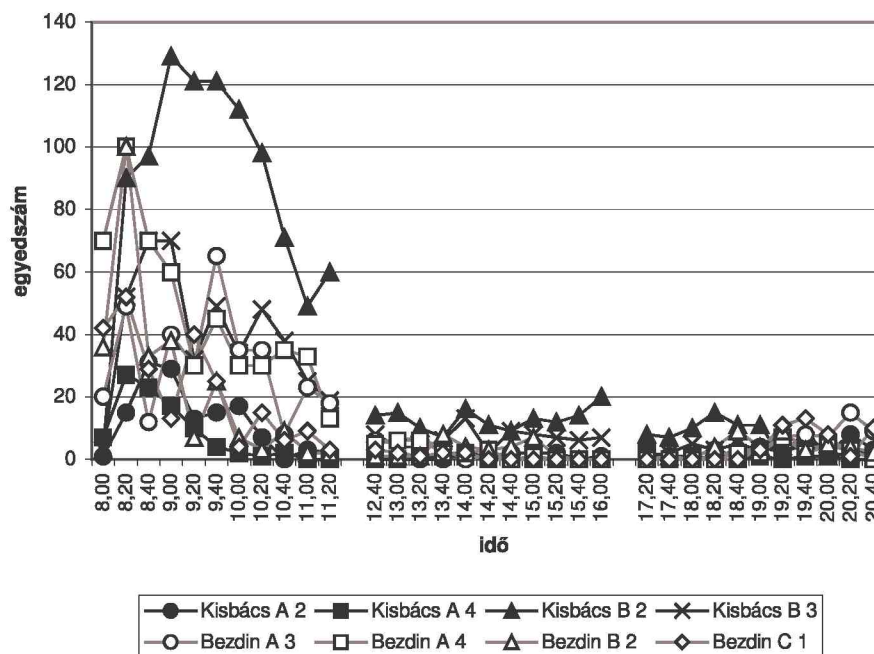
3. ábra. A *M. rubra* és *M. ruginodis* egyedek által felfedezett csalátkek száma és helye (b – belső, k – külső) a tanulmányozott kolóniák körül a három periódusban. Az ojtózi kolóniák esetében nem került sor csalátkek kihelyezésére a harmadik megfigyelési periódusban. Rövidítések: Ba – Kisbács, Be – Bezdin, Ot – Ördögtó, Ka – Székelykál, Oj – Ojtoz.

A *M. ruginodis*-nál majdnem teljességgel hiányoztak az egyértelmű összefüggések a keresési és a kiaknázási mintázat között. A csalátkek kiaknázási mintázata periódusról periódusra változott, s ennek megfelelően a kiaknázási mintázat stabilitása csak a székelykál A kolónia esetében kimutatható ($r = 0,9$, $p < 0,01$), és csupán időszakos stabilitást találtunk a székelykál B ($r = 0,95$, $p = 0,000$, 1. vs. 2. periódus) s az ördögtói A kolóniánál ($r = 0,88$, $p < 0,01$, 2. vs. 3. periódus).

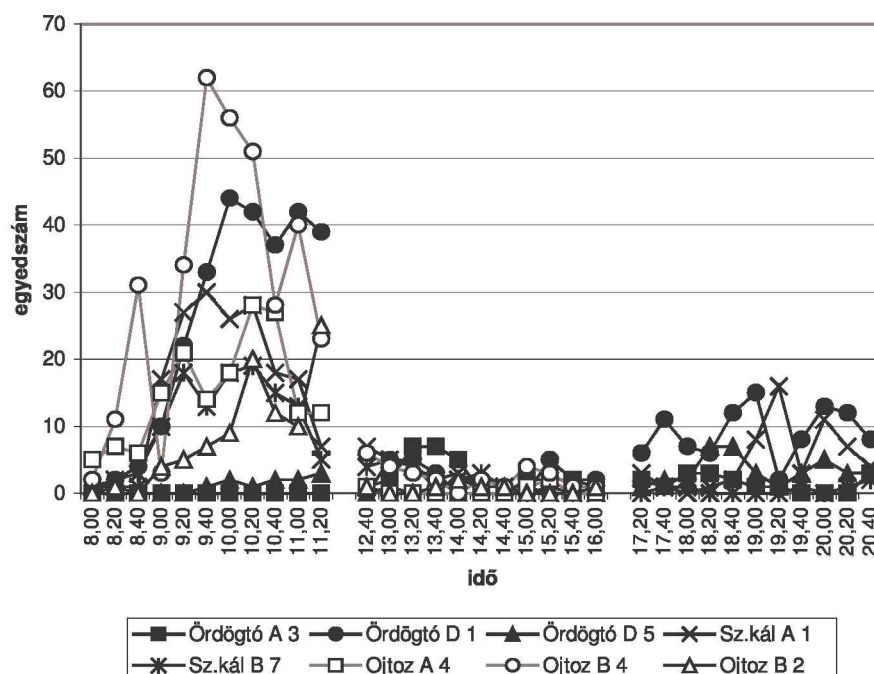
Felfedezési siker és optimalizálás

A *Myrmica* fajok közismertek hatékony kommunikációs stratégiájukról (Abraham és Pasteels 1977, Beckers és mtsai. 1989, Markó és Kiss 2002, Kiss és Markó 2003), ami lehetővé teszi a stabil források gyors dominálását és kiaknázását. A csalátkek kiaknázási dinamikája jellegzetes mintázatot mutatott mindkét faj esetében (4-5. ábra). A kiaknázás első szakasza exponenciális, kb. 1 óra alatt érte el a maximumot az egyedszám, majd egy kis esés után az egyedszám másfél órára többé-kevésbé

stabilizálódott (plató), s ezek után egy drasztikus esés mutatkozott. Ez a minimális kiaknázási állapot többé-kevésbé stabilan fennmaradt a hátramaradó időszakban.

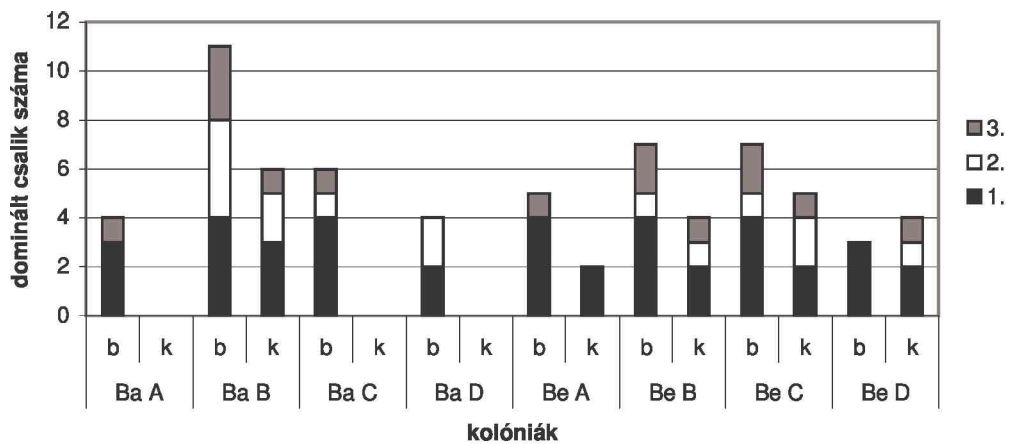


4. ábra. A csalétkeken zajló kiaknázási dinamika változása a nap folyamán a *M. rubra* esetében. Reprezentatív esetek, a kolóniák neve után a csalétkek sorszáma következik.

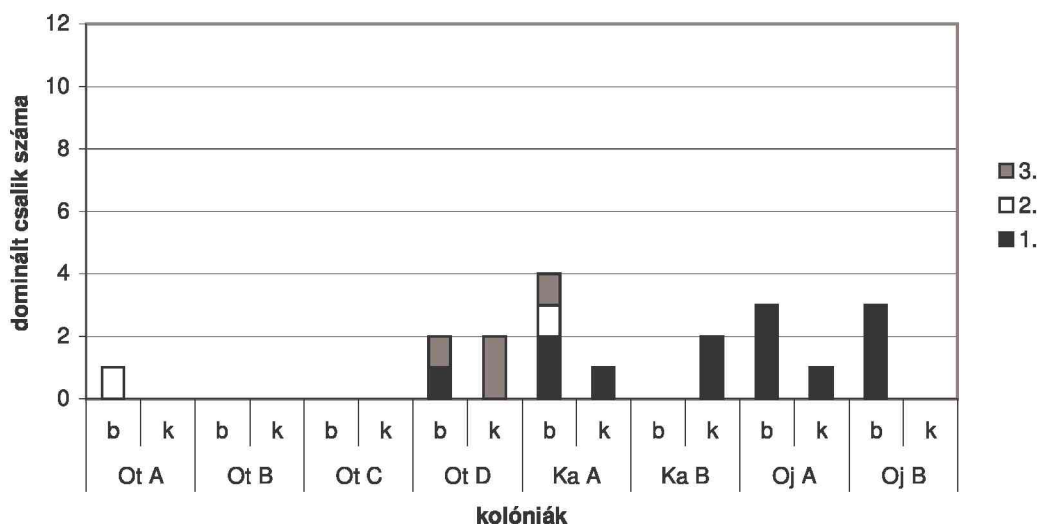


5. ábra. A csalétkeken zajló kiaknázási dinamika változása a nap folyamán a *M. ruginodis* esetében. Reprezentatív esetek, a kolóniák neve után a csalétkek sorszáma következik.

A belső kör csalétkeit többnyire a tanulmányozott kolóniák dominálták a *M. rubra* esetében (6. ábra). A *M. ruginodis*-nál, különösen az ördögtói kolóniáknál, a dominált csalétek száma alacsony volt (7. ábra, Kiss és Markó 2003). Rekrutálásra elsősorban az első periódusban került sor. A két faj között jól észrevehető különbség is volt: a *M. rubra* kolóniák egész nap folyamán dominálták a csaléteket (6. ábra) – még ha kevesebbet is, mint az első periódusban –, míg a *M. ruginodis* kolóniák sokkal hamarabb telítődtek táplálékkal, röviddel a csalétek kiaknázásának elkezdése után (7. ábra). Ez a különbség a két faj kolóniai közötti méretbeli különbségekből is adódhat.



6. ábra. A tanulmányozott *M. rubra* kolóniák által dominált csalétek száma és helye (b – belső, k – külső kör) a három megfigyelési periódusban. Rövidítések: Ba – Kisbács, Be – Bezdin.



7. ábra. A tanulmányozott *M. ruginodis* kolóniák által dominált csalétek száma és helye (b – belső, k – külső kör) a három megfigyelési periódusban. Az ojtozi kolóniák esetében nem került sor csalétek kihelyezésére a harmadik megfigyelési periódusban. Rövidítések: Ot – Ördögtó, Ka – Székelykál, Oj – Ojtoz.

A véletlenszerűség szintén jellegzetessége a *M. ruginodis* táplálkozási stratégiájának: gyakran csupán a második, vagy néha csak a harmadik periódusban kezdte el egyes csalétek kiaknázását. Azt vártuk, hogy amennyiben azonos mennyiségi és minőségi jellemzőkkel bíró források jelennek meg a kolóniától különböző távolságra, akkor, természetes módon, a kolóniák optimalizálnak és a közeli csalétek kiaknázása lesz intenzívebb. A *M. ruginodis* rácsfolt erre a feltételezésre, amint azt a székelnyi B kolónia körüli vizsgálatok eredményei illusztrálják. Ebben az esetben két távoli csalétek kiaknázására került sor (7. ábra). Majdnem azonos volt a helyzet az ördögtői D kolóniánál, ahol a második periódusban két külső körön elhelyezkedő csalétket aknázott ki a tanulmányozott kolónia, s csupán egyet a belső körrel. Az ördögtői kolóniákat egyébként a rekrutálás alacsony gyakorisága jellemezte (7. ábra).

A riválisok

A tanulmányozott *Myrmica* fajok dominálták számbelileg kolóniáik környékét csalétek hiányában (3-4. táblázat), és ezen a csalétek megjelenése sem változtatott lényegesen. Kivételt csupán az ördögtői *M. ruginodis* kolóniák képeztek, ahol a *Manica rubida* dominanciája még kihangsúlyozottabbá vált csalétek jelenlétében (Kiss és Markó 2003).

A tanulmányozott *Myrmica* fajok és a többi faj kereső aktivitása közötti kapcsolatot külön vizsgáltuk a belső és a külső körre nézve. Semmilyen szignifikáns kapcsolatra nem bukkantunk a kisbácsi *M. rubra* kolóniáknál sem a csalétek hiányában, sem jelenlétükben (Kiss és Markó 2002), de a bezdini kolóniák esetében erős negatív kapcsolat mutatható ki csalétek jelenlétében (Spearman r , $n = 33$ megfigyelés): $r \leq -0,53$, $p = 0,000$ a belső, és $r \leq -0,42$, $p < 0,05$ a külső kör esetében minden kolóniánál. Csalétek hiányában csak az A kolóniánál fedeztünk fel szignifikáns negatív kapcsolatot Bezdinben (Spearman $r = -0,47$, $p < 0,01$, $n = 33$).

A *M. ruginodis* és a többi faj aktivitása közötti kapcsolat gyengébb (Kiss és Markó 2002). Csak az ördögtői B kolóniánál fedeztünk fel szignifikáns összefüggést csalétek hiányában (Spearman $r = -0,41$, $p < 0,05$, $n = 33$). Csalétek jelenlétében két esetben bukkantunk szignifikáns negatív kapcsolatra: az ördögtői A kolóniánál a külső és a D kolóniánál a belső körben (Spearman $r \leq -0,43$, $p < 0,05$, $n = 33$). Érdekes módon pozitív kapcsolatot is találtunk az ojtói A kolóniánál a belső és a külső körben egyaránt, és a B kolóniánál a külső körben (Spearman $r \geq 0,56$, $p < 0,01$, $n = 22$).

Általában más fajok egyedeinek téreloszlásában nem fedeztünk fel különbségeket a kolóniától való távolság függvényében nudumban néhány eset kivételével (Mann-Whitney U-teszt, $n = 33$): (1) a *M. rubra* esetében a kisbácsi A és a bezdini D kolóniáknál ($z \leq -2,39$, $p < 0,05$), (2) a *M. ruginodis* esetében az ördögtői D és az ojtói A kolóniáknál ($z \leq -4,85$, $p < 0,001$). Mindegyik fenti esetben a kolóniához közeli arénákban alacsonyabb volt az idegen fajokhoz tartozó egyedek száma.

3. táblázat. Különböző hangyafajok átlagegyedszáma (SD) a tanulmányozott *Myrmica rubra* kolóniák körül csalétek hiányában és jelenlétében (cs – csalétek).

Fajok és kolóniák	A		B		C		D	
	nudum	cs	nudum	cs	nudum	cs	nudum	cs
Bezdin								
<i>Myrmica rubra</i>	1,28 (0,97)	18,33 (23,4)	1,45 (0,79)	14,76 (19,77)	1,87 (0,92)	18,58 (19,64)	1,24 (0,74)	10,23 (11,32)
<i>Temnothorax sp.</i>	0,03 (0,06)	-	0,03 (0,06)	0,53 (0,31)	0,03 (0,12)	0,03 (0,07)	0,01 (0,04)	0,16 (0,17)
<i>Tapinoma sp.</i>	0,09 (0,11)	0,43 (0,61)	0,003 (0,02)	0,03 (0,05)	0,01 (0,03)	-	0,03 (0,06)	-
<i>Formica cunicularia</i>	0,27 (0,21)	1 (0,87)	0,04 (0,08)	0,26 (0,25)	0,03 (0,06)	0,3 (0,43)	0,04 (0,07)	0,13 (0,19)
<i>F. fusca</i>	0,21 (0,16)	0,22 (0,3)	0,03 (0,07)	0,06 (0,08)	0,11 (0,13)	0,3 (0,5)	0,06 (0,12)	0,09 (0,24)
<i>Lasius niger</i>	0,04 (0,08)	0,06 (0,11)	0,01 (0,03)	0,01 (0,03)	0,09 (0,11)	0,01 (0,04)	0,22 (0,18)	4,11 (3,21)
Kisbács								
<i>Myrmica rubra</i>	0,26 (0,22)	4,02 (4,04)	0,24 (0,14)	15,4 (12,67)	0,42 (0,24)	4,43 (3,14)	0,84 (0,27)	14,61 (10,43)
<i>Temnothorax sp.</i>	0,03 (0,05)	0,003 (0,02)	0,01 (0,03)	0,003 (0,02)	-	0,02 (0,05)	0,03 (0,06)	0,15 (0,14)
<i>Stenamma debile</i>	0,003 (0,02)	0,003 (0,02)	0,003 (0,02)	0,003 (0,02)	-	-	-	-
<i>Formica fusca</i>	0,09 (0,12)	0,51 (0,37)	0,01 (0,04)	0,003 (0,02)	-	-	-	-
<i>F. rufa</i>	0,17 (0,14)	0,43 (0,4)	0,01 (0,03)	-	-	-	-	-
<i>Lasius platythorax</i>	-	-	-	0,01 (0,05)	0,003 (0,02)	-	0,003 (0,02)	-

A nagyméretű stabil táplálékforrások jelenléte kihangsúlyozottabbá tette a különbségeket a belső és a külső kör között, s így a más fajokhoz tartozó egyedek száma általában nagyobb volt a tanulmányozott kolóniáktól távol (Kiss és Markó 2003). A *M. rubra* esetében a más fajokhoz tartozó egyedek száma nagyobb volt a külső kör csalétekein többnyire Bezdinben az A, B és D kolóniáknál (Mann-Whitney U-teszt, $n = 33$, $z \leq -2,44$, $p < 0,05$). Ezzel szemben a kisbácsi kolóniáknál szignifikáns különbségek nem mutatkoztak. A *M. ruginodis* esetében a más fajokhoz tartozó egyedek száma egyértelműen magasabb volt a külső körben Ördögtónál a B, C és D kolóniáknál (Mann-Whitney U-teszt, $n = 33$, $z \leq -3,22$, $p < 0,01$). Ojtoznál ez a különbség csak az A kolónia esetében volt kimutatható (Mann-Whitney U-teszt, $n = 22$, $z = -4,03$, $p = 0,000$). Érdekes módon a viszony pont fordított előjelű volt a székelykáli B kolóniánál (Mann-Whitney U-teszt, $n = 33$, $z = -2,76$, $p < 0,01$).

A leggyakoribb fajok esetében a términtázat sajátosságait külön is elemeztük fajonként. *M. rubra* kolóniák körül csalétek hiányában csak két faj esetében találtunk szignifikáns különbségeket (Mann-Whitney U-teszt, $n = 33$, $z \leq -3,87$, $p = 0,000$): a *Formica rufa*-nál a kisbácsi A kolóniánál ($\text{átlag}_{\text{belső}} = 0,04$, $\text{átlag}_{\text{külső}} = 0,28$) és a *Lasius niger* esetében a bezdini D kolóniánál ($\text{átlag}_{\text{belső}} = 0,12$, $\text{átlag}_{\text{külső}} = 0,32$). Mindkét fajra az egyedszámok növekedése volt jellemző a kolóniától való távolodás függvényében. A különbségek csalétek jelenlétében valamennyire felerősödtek. Érdekes módon a

territoriális vagy agresszív fajok (Czechowski 1979, Vepsäläinen és Pisarski 1982, Czechowski 1985, Savolainen és mtsai. 1989, Punttila és mtsai. 1996, Vepsäläinen és mtsai. 2000), mint a *F. rufa*, *L. niger* vagy *Tapinoma* sp. mind a kolóniáktól távoli csalétket kolonizálták, míg a nem territoriális fajok, mint a *Temnothorax* sp. vagy *F. fusca* esetében néha ennek ellenkezője érvényesült (5. táblázat).

4. táblázat. Különböző hangyafajok átlagegyedszáma (SD) a tanulmányozott *Myrmica ruginodis* kolóniák körül csalétkék hiányában és jelenlétében (cs – csalétek).

Fajok és kolóniák	A		B		C		D	
	nudum	cs	nudum	cs	nudum	cs	nudum	cs
Ördögtó								
<i>Myrmica ruginodis</i>	0,14 (0,13)	0,53 (0,41)	0,07 (0,1)	0,04 (0,08)	0,25 (0,17)	0,28 (0,22)	0,16 (0,16)	2,42 (2,06)
<i>M. scabrinodis</i>	-	0,003 (0,02)	0,14 (0,18)	0,03 (0,11)	-	-	0,003 (0,02)	0,14 (0,18)
<i>M. schencki</i>	0,01 (0,05)	0,01 (0,04)	0,01 (0,03)	0,01 (0,03)	0,003 (0,02)	0,01 (0,05)	0,04 (0,07)	0,09 (0,13)
<i>Manica rubida</i>	-	-	0,7 (0,43)	6,38 (5,3)	0,17 (0,18)	0,2 (0,22)	0,15 (0,15)	0,2 (0,36)
<i>Leptothorax</i> sp.	0,04 (0,07)	0,06 (0,08)	0,07 (0,1)	0,003 (0,02)	0,12 (0,16)	-	0,33 (0,27)	0,28 (0,31)
<i>Tetramorium</i> sp.	-	-	-	0,003 (0,02)	-	-	-	-
<i>Camponotus herculeanus</i>	-	-	-	0,003 (0,02)	-	-	-	-
<i>Formica lemani</i>	-	-	0,16 (0,2)	0,88 (0,64)	0,04 (0,08)	0,34 (0,29)	0,04 (0,1)	0,76 (0,68)
<i>F. cunicularia</i>	-	-	0,003 (0,02)	-	-	-	-	-
<i>F. sanguinea</i>	-	-	-	-	0,01 (0,03)	0,034 (0,09)	-	-
	Székelykál				Ojtoz			
	A		B		A		B	
<i>M. ruginodis</i>	0,03 (0,07)	4,09 (4,21)	0,04 (0,08)	2,72 (2,67)	1 (0,37)	4,91 (5,47)	0,69 (0,32)	5,07 (5,28)
<i>M. schencki</i>	-	-	-	-	0,43 (0,25)	4,37 (5,01)	-	-
<i>Temnothorax</i> sp.	0,003 (0,02)	0,12 (0,24)	-	0,43 (0,41)	0,01 (0,03)	-	0,01 (0,04)	0,005 (0,02)
<i>Camponotus herculeanus</i>	-	-	-	-	0,01 (0,03)	0,01 (0,03)	0,003 (0,02)	-
<i>Formica lemani</i>	-	-	-	-	0,14 (0,15)	0,83 (0,5)	-	0,02 (0,05)

A *M. ruginodis* kolóniák körül szintén számos esetben találtunk szignifikáns különbségeket csalétkék hiányában (6. táblázat). Többnyire az agresszív fajok, mint pl. a *Manica rubida*, vagy a potenciálisan rivális fajok, mint a *Myrmica schencki* a kolóniától távolabb voltak nagyobb egyedszámban jelen (Kiss és Markó 2003). A nem territoriális, szubmisszív fajok (pl. *Leptothorax* sp., *Temnothorax* sp., *Formica lemani*, stb.) ebben az esetben sem mutattak egységes térbeli preferenciát, vagy éppen az agresszív fajokkal teljesen ellentétes tendenciák jellemezték őket.

Csaláttek jelenlétében a különbségek kihangsúlyozottabbá váltak, s ez esetben még a szubmisszív fajok is kevésbé gyakran jelentek meg a kolóniákhoz közeli forrásokon (6. táblázat).

5. táblázat. Szignifikáns különbségek idegen hangyafajok eloszlásában a tanulmányozott *M. rubra* kolóniák körül csaláttek jelenlétében (Mann-Whitney U-teszt). Átlagegyedszámok a belső és a külső körben (SD zárójelben, n = 33).

Fajok és kolóniák	Belső kör	Külső kör	z
Kisbács			
A			
<i>Formica rufa</i>	0,06 (0,12)	0,81 (0,76)	-6,14***
<i>F. fusca</i>	0,78 (0,61)	0,23 (0,27)	-3,72***
Bezdn			
A			
<i>Tapinoma sp.</i>	0,01 (0,04)	0,85 (1,19)	-4,81***
<i>Lasius niger</i>	0,01 (0,04)	0,12 (0,19)	-3,19**
B			
<i>Temnothorax sp.</i>	0,21 (0,25)	0,84 (0,55)	-4,84***
D			
<i>Temnothorax sp.</i>	0,25 (0,26)	0,06 (0,15)	-3,35***
<i>L. niger</i>	2,97 (3,62)	5,23 (3,75)	-3,12**

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,000$

6. táblázat. Szignifikáns különbségek idegen hangyafajok eloszlásában a tanulmányozott *M. ruginodis* kolóniák körül csaláttek hiányában és jelenlétében (Mann-Whitney U-teszt). Átlagegyedszámok a belső és a külső körben (SD zárójelben, n = 33).

Fajok és kolóniák	Nudum			Csaláttek		
	belső	külső	z	belső	külső	z
Ördögtő						
A						
<i>Leptothorax sp.</i>	0,07 (0,13)	0,01 (0,04)	-2,5*	0,07 (0,12)	0,04 (0,09)	-1,46
B						
<i>M. scabrinodis</i>	0,26 (0,34)	0,01 (0,06)	-4,14***	-	-	-
<i>Manica rubida</i>	0,07 (0,13)	1,3 (0,84)	-6,85***	2,54 (3,39)	10,21 (7,6)	-4,95***
<i>Leptothorax sp.</i>	0,03 (0,1)	0,1 (0,16)	-2,36*	-	-	-
C						
<i>Manica rubida</i>	0,07 (0,14)	0,26 (0,31)	-3,09**	0,11 (0,19)	0,29 (0,41)	-1,85
<i>Formica lemani</i>	0,02 (0,09)	0,06 (0,11)	-1,96*	0,09 (0,14)	0,59 (0,55)	-4,22***
D						
<i>M. scabrinodis</i>	-	-	-	0	0,28 (0,35)	-4,68***
<i>M. schencki</i>	-	-	-	0	0,19 (0,26)	-4,52***
<i>Manica rubida</i>	0,1 (0,15)	0,2 (0,23)	-2,06*	0,35 (0,73)	0,04 (0,13)	-1,45
<i>Leptothorax sp.</i>	0,44 (0,41)	0,23 (0,28)	-2,26*	0,14 (0,23)	0,42 (0,52)	-2,38*
<i>F. lemani</i>	0,01 (0,04)	0,07 (0,17)	-2*	0,04 (0,09)	1,48 (1,34)	-5,56***
Öjtoz						
A						
<i>M. schencki</i>	0,1 (0,15)	0,77 (0,45)	-6,24***	1,26 (1,29)	7,48 (9,22)	-2*
<i>F. lemani</i>	0,09 (0,17)	0,19 (0,22)	-2,2*	0,31 (0,28)	1,35 (0,81)	-4,77***

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,000$

7. táblázat. A különböző fajok által felfedezett és dominált csalétek száma és helyzete (belső, külső) a tanulmányozott *M. rubra* kolóniák körül. A három egymást követő periódusban ugyanott elhelyezett forrásokat külön kezeltük (n = 24 csalétek/kolónia). Rövidítések: tanulm. – tanulmányozott, felf. – felfedezett, dom. – dominált.

Fajok és kolóniák	A		B		C		D	
	felf.	dom.	felf.	dom.	felf.	dom.	felf.	dom.
Bezdin								
tanulm. <i>M. rubra</i>	12, 12	5 ^{3*} , 2 ²	12, 12	7 ⁵ , 4 ³	12, 12	7 ¹ , 5 ⁵	12, 11	4 ¹ , 4 ⁴
idegen <i>M. rubra</i>		4, 6		5, 9		2, 12		8, 1
<i>Temnothorax sp.</i>	-	-	7, 6	-	3, 2	-	9, 5	-
<i>Tapinoma sp.</i>	1, 7	-	2, 0	-	-	-	-	-
<i>Formica cunicularia</i>	11, 11	-	11, 8	-	9, 8	-	6, 6	-
<i>F. fusca</i>	7, 7	-	3, 5	-	10, 6	-	5, 4	-
<i>Lasius niger</i>	1, 4	-	1, 1	-	1, 0	-	7, 6	3, 4
Kisbács								
tanulm. <i>M. rubra</i>	11, 6	4, 0	12, 9	11, 6 ²	12, 12	6 ¹ , 0	9, 10	4, 0
idegen <i>M. rubra</i>		0, 3		0, 6		3, 2		3, 3
<i>Temnothorax sp.</i>	1, 0	-	1, 0	-	3, 0	-	8, 5	-
<i>Stenamma debile</i>	0, 1	-	0, 1	-	-	-	-	-
<i>F. fusca</i>	12, 3	-	0, 1	-	-	-	-	-
<i>F. rufa</i>	4, 9	0, 1	-	-	-	-	-	-
<i>Lasius platythorax</i>	-	-	0, 2	-	-	-	0, 3	-

*idegen *M. rubra* kolóniákkal közösen dominált csalétek száma

Kompetitív siker

Idegen *M. rubra* kolóniák inkább külső körön levő csaléteket monopolizálták (n = 32), ellentétben a tanulmányozott kolóniákkal (n = 28), s kevésbé voltak sikeresek a közeli csalétek kiaknázásában a tanulmányozott kolóniákhoz képest (n = 25 vs. 46, 7. táblázat): $\chi^2 = 4,34$, $p < 0,05$, $df = 1$. Érdekes módon a párhuzamosan két *M. rubra* kolónia által is kiaknázott csalétek száma, meglehetősen magas volt, különösen a bezdini kolóniák esetében. A *M. rubra* mellett csupán a *Lasius niger* és a *Formica rufa* fajoknak sikerült hatékonyan kiaknázniuk a forrásokat, azonban e két faj is, többnyire a távoli csaléteket kolonizálta (7. táblázat, Kiss és Markó 2003).

Idegen *M. ruginodis* kolóniák kizárólagosan külső körön elhelyezkedő csaléteket monopolizáltak (n = 11), míg a tanulmányozott kolóniák többnyire a belső körön található csaléteket aknázták ki tömegesen (n = 13), és ritkábban a külső körön levőket (n = 7, 8. táblázat): $\chi^2 = 12,31$, $p = 0,000$, $df = 1$ (Kiss és Markó 2003). Csupán egyetlen csalétek esetében figyeltük meg két *M. ruginodis* kolónia általi párhuzamos kiaknázást. Az ördögtői kolóniáknál viszont egyetlen idegen kolóniát sem fedeztünk fel. Itt a csaléteket többnyire az agresszív *Manica rubida* faj foglalta el, míg a *M. ruginodis* olyan kolóniák körül volt csupán sikeres, ahol vagy teljességgel hiányzott a *Manica rubida*, vagy alacsony egyedszámban volt jelen. A *M. ruginodis* által elfoglalt csalétek száma azonban ez esetekben is nagyon alacsony volt (8. táblázat). Érdekes módon még a közismerten szubmisszív *Formica lemani* is képes volt rövid időre dominálni néhány csalétket az ördögtői

kolóniák körül, de az ojtózi kolóniáknál is sikeresen dominált egy csalétket. A *F. lemani* mellett a *M. schencki* szintén dominált csalétket Ojtoznál, és a szubmisszív *Temnothorax sp.* is sikeres volt a székellykái kolóniák körül (8. táblázat). Az idegen fajok által monopolizált csalétkek többnyire szintén a külső körön helyezkedtek el, érdekes kivételt csupán a *Temnothorax sp.* képezett, melyet egy belső körön elhelyezkedő csalétken figyelhattunk meg Székellykálban (Kiss és Markó 2003).

A két tanulmányozott *Myrmica* faj között egyértelmű különbségek mutatkoznak: a *M. rubra* úgy tűnik, dominált kolóniái körül, míg a *M. ruginodis* „megengedte” más fajoknak, még szubmisszívoknak is, akár kolóniáihoz közeli csalétket kiaknázását is.

8. táblázat. A különböző fajok által felfedezett és dominált csalétkek száma és helyzete (belső, külső) a tanulmányozott *M. ruginodis* kolóniák körül. A három egymást követő periódusban ugyanott elhelyezett forrásokat külön kezeltük (n = 24 csalétek/kolónia). Rövidítések: tanulm. – tanulmányozott, felf. – felfedezett, dom. – dominált.

Fajok és kolóniák	A		B		C		D	
	felf.	dom.	felf.	dom.	felf.	dom.	felf.	dom.
Ördögtő								
tanulm. <i>M. ruginodis</i>	11, 6	1, 0	1, 1	-	9, 3	-	12, 10	2, 2
<i>M. scabrinodis</i>	0, 1	-	3, 0	-	-	-	0, 7	-
<i>M. schencki</i>	0, 3	-	0, 2	-	0, 3	-	0, 4	-
<i>Manica rubida</i>	-	-	8, 10	2, 5	4, 4	-	2, 1	0, 1
<i>Leptothorax sp.</i>	4, 2	-	0, 1	-	-	-	5, 9	-
<i>Tetramorium sp.</i>	-	-	0, 1	-	-	-	-	-
<i>Camponotus herculeanus</i>	-	-	0, 1	-	-	-	-	-
<i>Formica lemani</i>	-	-	12, 11	0, 1	4, 9	-	3, 8	0, 2
<i>F. cunicularia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>F. sanguinea</i>	-	-	-	-	2, 0	-	-	-
Székellykál								
Ojtoz								
tanulm. <i>M. ruginodis</i>	11, 6	4, 1*	7, 7	0, 2	8, 6	3, 1	8, 8	3, 1
idegen <i>M. ruginodis</i>		0, 5		0, 1		0, 2		0, 3
<i>M. schencki</i>	-	-	-	-	6, 6	1, 2	-	-
<i>Temnothorax sp.</i>	2, 3	-	3, 4	1, 0	-	-	0, 1	-
<i>C. herculeanus</i>	-	-	-	-	0, 2	-	-	-
<i>F. lemani</i>	-	-	-	-	10, 11	0, 1	0, 2	-

*idegen *M. ruginodis* kolóniával közösen dominált csalétkek száma

Konfliktusok

Csalétket hiányában is megfigyelhattunk néhány agresszív interakciót, de csupán intraspecifikus összeütközésekre került sor és csupán a bezdini *M. rubra* kolóniák körül: tizenegy ilyen esetet figyelhattunk meg az A, négyet a B kolóniánál és egy-egy esetre került sor a C és a D kolóniáknál (Kiss és Markó 2003). A *M. rubra* előzőekben jelzett magas egyedszáma eleve növelte az intraspecifikus összeütközések valószínűségét, így nem meglepő, hogy ezekre sor került.

A csalétek jelenlétében jelentősen megnőtt a konfliktusok száma (9. táblázat), s ezek többsége intraspecifikus volt mindkét faj esetében, habár a fajgazdag élőhelyeken, mint például Ördögtó vagy Ojtoz, az interspecifikus konfliktusok száma is különösen nagy volt (Kiss és Markó 2003). A rivális *M. ruginodis* kolóniák hiányát Ördögtónál az intraspecifikus konfliktusok hiánya is megerősíti.

9. táblázat. A *M. rubra* vagy *M. ruginodis* egyedekkel konfliktusba keveredett egyéb fajok egyedszáma a tanulmányozott kolóniák körül csalétek jelenlétében, valamint a konfliktusok végeredménye (v – *M. rubra* vagy *M. ruginodis* egyedekkel szemben elvesztett konfliktusok, ny – a fenti fajokkal szemben megnyert konfliktusok).

Fajok és kolóniák		A	B	C	D
<i>Myrmica rubra</i>					
Bezdin					
<i>M. rubra</i>		29	74	42	17
<i>Temnothorax sp.</i>	v	-	14	2	8
<i>Tapinoma sp.</i>	v	9	-	-	-
<i>Formica fusca</i>	v	6	7	9	8
<i>F. cunicularia</i>	v	35	2	14	11
<i>Lasius niger</i>	v	1	-	2	2
	ny	-	-	-	13
Kisbács					
<i>M. rubra</i>		8	12	2	1
<i>F. fusca</i>	v	14	-	-	-
<i>F. rufa</i>	ny	1	-	-	-
<i>Myrmica ruginodis</i>					
Ördögtó					
<i>Manica rubida</i>	ny	-	1	2	3
<i>Leptothorax sp.</i>	v	1	-	-	2
<i>F. lemani</i>	v	-	-	-	1
	ny	-	-	-	3
		Székelykál		Ojtoz	
		A	B	A	B
<i>M. ruginodis</i>		5	-	2	1
<i>M. schencki</i>	v	-	-	2	-
	ny	-	-	4	-
<i>Temnothorax sp.</i>	v	3	-	-	-
<i>F. lemani</i>	v	-	-	10	-

A *M. rubra* interspecifikus konfliktusait általában ez a faj nyerte, kivételt csupán az agresszív vagy territoriális fajokkal (*Lasius niger*, *Formica rufa*) való interakciók képeztek. Ennek ellenére néha még a *L. niger*-rel szemben is tudott győzni (Kiss és Markó 2003). Ellentétben testvérfajával, a *M. ruginodis* nem csupán az olyan agresszív fajokkal szemben veszített gyakran, mint pl. *Manica rubida*, hanem más, hasonló rangú riválisokkal, mint pl. a *M. schencki*, vagy akár szubmisszív fajokkal szemben is, mint a *F. lemani* Ördögtónál. Ennek ellenére a *F. lemani*-val való konfliktusokat

általában megnyerte a *M. ruginodis* az ojtózi kolóniák körül. A *M. ruginodis* érdekes kettősséggel jellemezhető: míg a konfliktusokat többnyire elveszítette Ördögtónál, általában nyertesként mutatkozott a többi kolóniánál: $\chi^2 = 7,03$, $p < 0,01$, $df = 1$ (Kiss és Markó 2003).

Az intraspecifikus agressziók esetében szignifikánsan több esetre került sor a távoli csalátkeken a *Myrmica rubra* esetében a bezdini A, C és D kolóniák körül (Mann-Whitney U-teszt, $z \leq -2,52$, $p < 0,01$, $n = 33$). Hasonlóan több interspecifikus interakcióra került sor a távoli csalátkeken a bezdini C és D kolóniáknál (Mann-Whitney U-teszt, $z \leq -3,25$, $p = 0,000$, $n = 33$), míg a kisbácsi A kolóniánál ennek fordítottja történt (Mann-Whitney U, $z = -3,18$, $p = 0,000$, $n = 33$). A *M. ruginodis* esetében nem voltak hasonló, téreloszlásbeli különbségek a konfliktusok helyszínét illetően.

A két testvérfaj az intra- vagy interspecifikus konfliktusokra való hajlandóságában is különbözik (Kiss és Markó 2003): a *M. rubra* sokkal gyakrabban vett részt konfliktusokban, s ezek szignifikánsan nagyobb része volt intraspecifikus (185 intra- vs. 158 interspecifikus), mint a *M. ruginodis* esetében (8 intra- vs. 30 interspecifikus): $\chi^2 = 14,8$, $p = 0,000$, $df = 1$.

ÖSVÉNYEK ÉS ÖSVÉNYEN KÍVÜLIEK: INDIVIDUALIZMUS, KONZERVATIVIZMUS ÉS PLASZTICITÁS
A *FORMICA CINEREA* TÁPLÁLKOZÁSI STRATÉGIÁJÁBAN

A *F. cinerea*-ra jellemző levéltetű kolóniák gondozása, s ezekhez az állandó forrásokhoz stabil ösvényeket alakít ki, melyek hosszú időn keresztül fennmaradhatnak (Czechowski és Markó közl. alatt). Az ösvények nem csupán a levéltetvek mézharmatának begyűjtését szolgálják, de a fákról gubacsszűnyogokat, vagy esetlegesen akár levéltetveket is zsákmányolnak a hangyák. Ösvényeket majdnem minden kolónia esetében megfigyelhettünk a vizsgálat helyszínén, s ilyen módon ezeknél a kolóniáknál *a priori* két eltérő forrástípust kiaknázó egyedcsoport különíthető el: az ösvények révén a stabil táplálékforrást kiaknázó, illetve a talajfelszínen szabadon vadászó egyedek csoportja. Az ösvények jelenléte az általános hipotézisek mellett egy specifikus kérdés megfogalmazásához vezetett: valóban létezik-e az *a priori* megállapított két csoport, beszélhetünk-e feladatmegosztásról a táplálékszerző egyedek között? Azaz a stabil táplálékforráshoz vezető ösvényen mozgó egyedek részt vesznek-e a csalétek által képviselt újonnan megjelenő források kiaknázásában, vagy ezeket a szabadon keresők aknázzák ki elsősorban? Amennyiben a két csoport valóban elkülönül, úgy a csalétek kihelyezése nem befolyásolja szükségszerűen az ösvényeken zajló forgalmat.

A fentiek mellett a táplálékmennyiség hatását is vizsgáltuk. Feltételeztük, hogy egy vagy több azonos minőségű táplálékforrás jelenléte egy kolónia körül eltérő hatást vált ki. Két lehetséges forgatókönyv vázolható, s mindkét esetben az egy forrásra eső egyedek száma a mérőeszköz: (1) egyetlen forrás arányaiban nagyobb kiaknázó aktivitást vált ki, mint több azonos mennyiségű, mivel a több irányból a kolóniába beérkező információ diffúzzá, tehát pontatlanná teszi a kiaknázást, és a kolónia telítődése is hamarabb áll be; (2) nagyobb számú táplálékforrás intenzívebb kiaknázást eredményez, mivel az esetleges területhűségük miatt máshová nehezebben mozgósítható, szabadon kereső egyedek nagyobb arányban vesznek részt a kiaknázásban. Természetesen az előzőekben ismertetett feladatmegosztás hipotézissel kapcsolatban felvethető, hogy az efemer táplálékforrások számuk függvényében eltérő hatást gyakorolhatnak az ösvényeken zajló forgalomra.

A *F. cinerea* kolóniákat a dél-finnországi Hanko félszigeten található Tvärminne falu melletti homokdűne komplexumon vizsgáltuk. A többé-kevésbé szabad homokfelszínen elhelyezkedő kolóniák ideális vizsgálati lehetőséget biztosítottak, hiszen a minimális növényzeti borítás lehetővé tette akár egyes egyedek követését is.

Összesen kilenc *F. cinerea* kolóniát tanulmányoztunk (1., 2., 3., 5., 8., 11., 24., 25. és 28. sz. kolóniákat – a számokat a későbbi referenciák érdekében tartottuk meg). A kolóniák a szabad

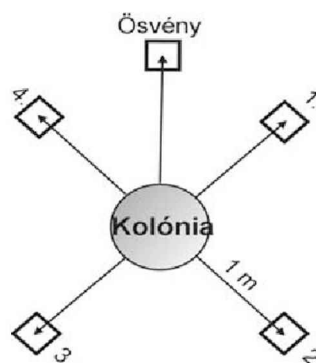
homokfelszínen elhelyezkedő kisebb-nagyobb nyíláscsoportokból álltak, s a nyílások által lefedett terület változó méretű volt. Számos esetben a kolóniák szerkezete akár néhány hét alatt is megváltozhatott (lásd köv. fejezet, 25. kolónia). A vizsgálatok során egy egymáshoz nagyon közel álló kolóniákból álló ún. kolónia-komplexumot is vizsgáltunk (26. sz. komplexum). Tekintve, hogy ebben az esetben nem egy egységes kolóniáról volt szó, az itt végzett nudum és csalétkes megfigyelések eredményeit csupán a *F. cinerea* kompetitív viszonyainak tanulmányozására használhattuk fel. A kolóniák diffúz szerkezetét figyelembe véve szükséges volt a kolóniák önállóságának megállapítására. E célból agresszivitás teszteket végeztünk a szomszédos kolóniák egyedei között egy adott kolóniához tartozó jelölt és egy másik kolóniához tartozó három nem jelölt egyed felhasználásával (Markó és mtsai. előkészületben). Nagyobb kolóniák esetében kolónián belüli teszteket is végeztünk a különböző nyíláscsoportok között. A jelölt és nem jelölt egyedek között zajló interakciók alapján minősítettük a szomszédok közötti viszonyt. Az eredmények egyértelműen bizonyították, hogy minden általunk vizsgált kolónia önálló egység, kivételt csupán a már említett 26. kolónia-komplexum képezett, ahol a többé-kevésbé elkülönülő részek egymással szemben felfokozott agresszivitást mutattak.

Az *Anyagok és módszerek* fejezetben ismertetett általános eljárások mellett sajátos módszereket is alkalmaztunk, melyeket az alábbiakban ismertetünk.

A keresési stratégia tér-idő mintázatának hosszú távú stabilitását két kolónia esetében, a 24. és a 25. kolóniánál vizsgáltuk. Ezeknél a kolóniáknál a nudum megfigyeléseket öt alkalommal ismételtük meg öt napos különbségekkel 2002 júliusában. Az arénákban kereső egyedek számának rögzítése mellett az utolsó négy alkalommal a kolóniák ösvényein zajló forgalmat is vizsgáltuk egy-egy arénát helyezve az ösvényekre fél méterre a kolóniák területének szélétől. Mindkét kolónia egy ösvénnyel rendelkezett.

A nagyméretű, efemer táplálékforrások jelenlétének és mennyiségének hatását az ösvényeken zajló forgalomra a különböző számú csalétkéken és az ösvényeken zajló aktivitás párhuzamos megfigyelése teszi lehetővé. A csalétkék kihelyezését két kísérleti felállásban végeztük. Az első esetben egyetlen csalétket helyeztünk el a kolónia területének szélétől egy méterre az ösvény irányával ellentétes irányban, kizárva az átfedést a két különböző forrás fele zajló forgalom között. A második felállásban négy csalétket helyeztünk ki szintén egy méterre a kolónia határától, egymástól azonos távolságra (8. ábra). Ez esetben két szabálynak kellett megfelelnie az alkalmazott elrendezésnek: (a) az ösvényen zajló forgalommal, és (b) az egymással való átfedés minimalizálása. A csalétkéken zajló kiaknázás megfigyelésével párhuzamosan az ösvények forgalmát is vizsgáltuk egy arénát helyezve egy méterre a kolónia szélétől. A megfigyeléseket délelőtt (8⁰⁰ és 12⁰⁰ óra között) vagy délután (17⁰⁰ és 20⁰⁰ óra között) végeztük, mivel az előzetes dinamikai vizsgálatok (lásd a továbbiakban, Markó és Czechowski 2004) azt mutatták, hogy ekkor a legaktívabb a *F. cinerea*. A

megfigyeléseket 15 perces időközönként végeztük egy percig vizsgálva az egyedek számát a csalátkeken és az arénákban. Egy megfigyelés-sorozat 12 megfigyelésből állt, egy esetben 16-ból.



8. ábra. A négy csalátke és az ösvényen levő aréna elhelyezése a vizsgált *F. cinerea* kolóniák körül.

A négy csalátkes kísérleteket két ismétlésben végeztük el a 3. és az 5. kolóniáknál 2002 július 15-én és 18-án 9⁰⁰ és 12⁰⁰, valamint 8⁰⁰ és 11⁰⁰ óra között. Egy alkalommal került sor kísérletre a 8. és 11. kolóniáknál 2002 július 17-én 8⁰⁰ és 11⁰⁰, a 24. és a 25. kolóniáknál 2002 július 18-án 17³⁰ és 20³⁰, valamint a 28. kolóniánál 2002 augusztus 4-én 18⁰⁰ és 21⁰⁰ óra között.

Az egy csalátkes megfigyelésekre a 8. és a 11. kolóniáknál 2002 július 25-én 8⁰⁰ és 11⁰⁰, a 24. és a 25. kolóniáknál 2002 augusztus 2-án 17³⁰ és 20³⁰, a 3. és a 11. kolóniáknál (ismétlés) 2002 augusztus 5-én 8⁰⁰ és 12⁰⁰ és a 28. kolóniánál 2002 augusztus 13-án 18⁰⁰ és 21⁰⁰ óra között került sor. Az 5. kolóniánál nem került sor egy csalátkes kísérletre, mivel egy közeli *Formica sanguinea* kolónia időközben megtámadta és kirabolta ezt a kolóniát.

Napi dinamika és mikroklimatikus hatások

A *F. cinerea* egyedek egész nap aktívak voltak a tanulmányozott kolóniák körül csalátkek hiányában. Az aktivitási csúcs délelőtt 9⁰⁰ és 10⁰⁰, illetve 16⁰⁰ és 18⁰⁰ között volt (9. ábra). A hűvösebb reggeli és esti időszakot, valamint a forróbb déli periódust, amikor a homokfelszín hőmérséklete meghaladhatta a 45°C-ot, általában az aktivitás csökkenése jellemezte (Markó és Czechowski 2004). A dinamikai görbék alakja alapján a klimatikus változások és az aktivitás közti erős kapcsolat volt várható. Valóban, a kilenc kolóniára vonatkozó adatok feldolgozása többszörös regresszió elemzéssel azt mutatta, hogy a homokfelszín hőmérsékletének, valamint a relatív páratartalomnak a változásai befolyásolhatják a *F. cinerea* aktivitását (10. táblázat), habár ez a kapcsolat nem minden esetben volt szignifikáns. Az aktivitásra általában pozitív hatást gyakorolt a hőmérséklet emelkedése, míg a relatív páratartalom növekedése többnyire az aktivitás csökkenését eredményezte.

10. táblázat. A *F. cinerea* egyedek aktivitása és a klimatikus tényezők (homokfelszín hőmérséklete és a levegő relatív páratartalma) közötti szignifikáns összefüggések csalétek hiányában az arénákban; többszörös regresszió analízis, $n = 33$ megfigyelés az esetek többségében.

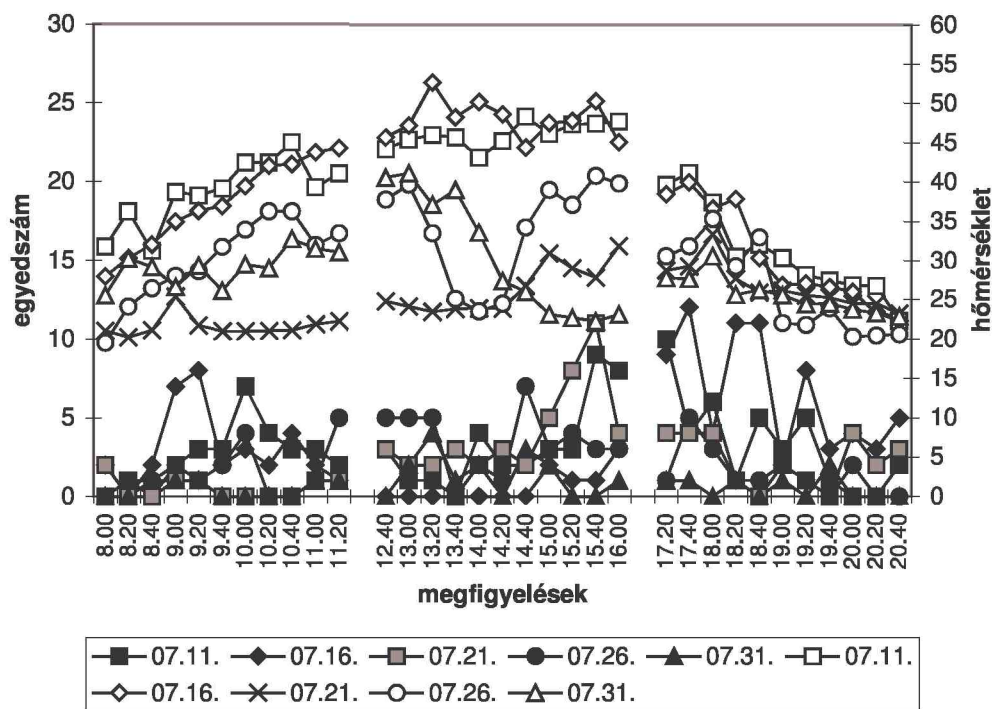
Kolónia		Klimatikus tényező	beta, t	R ² , F
1 $n = 18$		°C	-	n.sz.
		RH%	-	
2		°C	0,15, 0,42	0,33, 9,06***
		RH%	-0,47, -1,26	
3 $n = 22$		°C	0,3, 0,68	0,28, 5,2*
		RH%	-0,3, -0,67	
5 $n = 22$		°C	0,03, 0,1	0,6, 17,15***
		RH%	-0,77, -2,31*	
8		°C	1,2, 2,96**	0,36, 10,26***
		RH%	0,65, 1,59	
11		°C	1,26, 1,9	0,34, 9,15***
		RH%	0,68, 1,04	
24	július 11.	°C	-	n.sz.
		RH%	-	
	július 16.	°C	-	n.sz.
		RH%	-	
	július 21.	°C	-0,1, -0,27	0,21, 5,28*
		RH%	-0,6, -1,51	
	július 26.	°C	-	n.sz.
		RH%	-	
25	július 31.	°C	-	n.sz.
		RH%	-	
	július 11.	°C	-	n.sz.
		RH%	-	
	július 16.	°C	-0,71, -1,09	0,19, 4,77*
		RH%	0,49, 1,4	
	július 21.	°C	-0,17, -0,47	0,39, 11,38***
		RH%	0,63, 2,45*	
28	július 26.	°C	0,58, 3,98***	0,29, 7,72**
		RH%	0,06, 0,25	
	július 31.	°C	-	n.sz.
		RH%	-	

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,000$

A kereső aktivitás klimatikus tartományát a 25. kolónia esetében elemeztük, ugyanis a nudum vizsgálatok öt ismétlése hatékony becslést tett lehetővé (a napi átlagok átlaga = 0,29 egyed/aréna és megfigyelés, SD = $\pm 0,12$, $n = 165$ megfigyelés, összegyedszám = 336). Az aktivitás átlaghőmérséklete öt napra nézve 33,12°C (SD = $\pm 4,93$), a relatív páratartalom átlagos értéke 37,02% (SD = $\pm 16,74$) volt. Mindkettő azt mutatja, hogy a *F. cinerea* a melegebb és szárazabb periódusokat kedveli a tanulmányozott területen.

A kolónia körül zajló keresési aktivitással ellentétben az ösvények forgalma intenzívebb volt, amint azt a 25. kolóniára vonatkozó adatok mutatják: a napi átlagok átlaga = 8,16 egyed/megfigyelés, SD = $\pm 6,86$, $n = 4$ nap, az összegyedszám = 1078. Ugyanakkor a többszörös regresszió elemzés eredményei nem támasztják alá a klimatikus változások egyértelmű hatását az ösvények forgalmára. Ilyen hatásokra csupán a 25. kolóniánál bukkantunk három esetben ($R^2 \geq 0,15$, $F \geq 3,84$, $p < 0,05$):

július 16-án, ($\beta_{\text{hőm}} = -2,08$, $\beta_{\text{RH}} = -1,68$, $t \leq -2,83$, $p < 0,01$), július 21-én ($\beta_{\text{hőm}} = 0,05$, $\beta_{\text{RH}} = -0,41$, n.sz.) és július 26-án ($\beta_{\text{hőm}} = 0,72$, $\beta_{\text{RH}} = 0,77$, $t \geq 2,53$, $p < 0,05$). Az ösvényeken zajló forgalom négy napi átlagos hőmérsékleti értéke $29,65^{\circ}\text{C}$ ($\text{SD} = \pm 3,44$), míg a relatív páratartalom átlagos értéke $43,71\%$ ($\text{SD} = \pm 18,2$) volt. Mindezek egyértelműen különböznek az arénákban észlelt aktivitás klimatikus tartományától: az aktivitás az alacsonyabb hőmérsékleti, illetve a magasabb relatív páratartalmi értékek felé tolódik el, vagyis az ösvényeken mozgó egyedek a kolónia körül zsákmányt keresők számára „szuboptimálisnak” tekinthető tartományokban is aktívak.



9. ábra. A *F. cinerea* egyedek dinamikája (sötét szimbólumok) az arénákban csalétek hiányában és a hőmérsékleti változások a 25. kolónia körül öt különböző napon (üres szimbólumok). Az megfigyelésenkénti átlagegyedszámot ábrázoltuk ($n = 33$ megfigyelés).

Az arénákban megfigyelt aktivitási mintázat stabilitásának vizsgálatára a 24. és a 25. kolóniáknál végzett nudum megfigyelések ötszöri ismételése révén került sor. Az aktivitás dinamikáját a belső és a külső kör arénái esetében külön-külön vetettük össze Spearman rang-korrelációval ($n = 33$ megfigyelés, 4 aréna átlagával számolva körönként). Az eredmények nem erősítették meg a stabilitás feltételezését: az öt napos megfigyelésből felállítható tíz lehetséges kombinációból egyetlen esetben sem találtunk szignifikáns hasonlóságot a 24. kolóniánál, és csupán egyetlen szignifikáns korrelációra bukkantunk mindkét kör esetében a 25. kolóniánál. A keresési aktivitás sajátos, a hasonló klimatikus körülmények ellenére is kolóniánként különböző jellegét alátámasztja a 24. és a 25. kolóniák azonos napi aktivitása között megmutatkozó szignifikáns hasonlóságok alacsony száma:

csupán július 11-én és 16-án találtunk hasonló aktivitási mintázatot (Pearson $r \geq 0,46$, $p < 0,01$, $n = 33$ megfigyelés).

A kereső egyedek számának állandóságának, vagyis a keresési intenzitás stabilitásának vizsgálatát a kereső egyedek számának összehasonlítása révén végeztük a belső és a külső körre külön-külön az öt napos nudum megfigyelések alapján. A keresési intenzitás egyértelműen különbözött mindkét körben a 25. kolóniánál (Kruskal-Wallis $\chi^2 \geq 18,2$, $p = 0,000$), míg csupán a belső körben különbözött a 24. kolóniánál (Kruskal-Wallis $\chi^2 = 16,82$, $p = 0,000$).

Az ösvények esetében nagyobb fokú stabilitásra számítottunk, tekintve a célpontul szolgáló források állandóságát. Ennek ellenére az aktivitás dinamikája mind a négy napon eltérő volt ugyanannál a kolóniánál (Pearson r n.sz. a hat lehetséges kombinációból mindkét kolóniánál). Érdekes módon a keresési intenzitás a 24. kolóniánál stabil volt (ANOVA $F = 0,55$, $p = \text{n.sz.}$, $n = 33$ megfigyelés), de szignifikáns különbségek mutatkoztak a 25. kolóniánál (ANOVA = 108,98, $p = 0,000$, $n = 33$ megfigyelés, 10. ábra).

11. táblázat. A *F. cinerea* egyedek eloszlása a vizsgált kolóniák körül a kolóniáktól való távolság függvényében csalétek hiányában. Az egyedek számát összevontuk külön-külön a belső és a külső körre megfigyelésként, majd átlagoltuk a Mann-Whitney U-teszt esetében ($n = 33$ megfigyelés az esetek többségében, két-oldali). A egyedek arénák közötti eloszlásának kiegyenlítettségét Kruskal-Wallis nem-paraméteres ANOVA-val teszteltük külön a két kör arénáira ($n = 33$ megfigyelés az esetek többségében, $n_{b,k} = 4$).

Kolónia	Belső	Külső	Mann-Whitney z	Kruskal Wallis χ^2	
				Belső	Külső
1, $n = 18$	2,68 (1,40)	0,30 (0,29)	-5,01***	39,26***	3,41
2	0,48 (0,38)	0,76 (0,57)	-1,98*	14,51**	6,84
3, $n = 22$	0,25 (0,28)	0,43 (0,34)	-1,85	6,14	23,54***
5, $n = 22$	0,18 (0,23)	0,19 (0,34)	-0,33	12,48**	14,84**
8	0,95 (0,65)	0,10 (0,19)	-6,12***	67,65***	7,27
11	0,98 (0,60)	0,63 (0,40)	-2,47*	27,87***	18,62***
24	júl. 11.	0,21 (0,26)	0,17 (0,22)	-0,52	3,51
	júl. 16.	0,17 (0,25)	0,10 (0,18)	-1,02	15,7***
	júl. 21.	0,20 (0,25)	0,14 (0,21)	-1,08	11,82**
	júl. 26.	0,46 (0,41)	0,11 (0,13)	-4,33***	26,48***
	júl. 31.	0,62 (0,60)	0,13 (0,17)	-3,88***	51,52***
25	júl. 11.	0,57 (0,58)	0,19 (0,22)	-3,29**	31,1***
	júl. 16.	0,68 (0,74)	0,17 (0,23)	-3,36**	27,6***
	júl. 21.	0,54 (0,59)	0,03 (0,09)	-5,25***	19,93***
	júl. 26.	0,45 (0,41)	0,08 (0,13)	-4,33***	43,63***
	júl. 31.	0,15 (0,19)	0,04 (0,10)	-2,71*	12,63**
28	0,56 (0,37)	0,41 (0,32)	-1,71	66,9***	100,09***

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,000$

A keresés términtázata

A *F. cinerea* egyedek általában nagyobb számban voltak jelen a kolóniákhoz közeli arénákban csalétek hiányában (11. táblázat, Markó és Czechowski 2004), habár a 2. kolónia

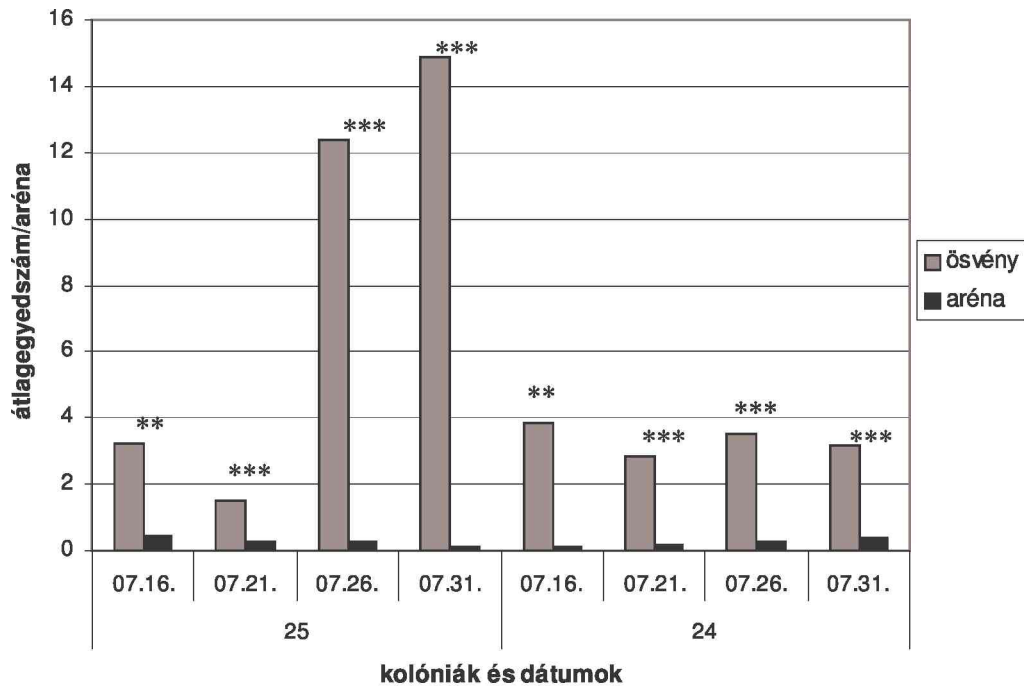
esetében ennek fordítottja volt érvényes. A 2. kolónia azonban egy kicsi, alig három nyílásból álló kolónia, melynek közvetlen szomszédságában számos idegen kolónia volt, s ezek fokozottabb aktivitása magyarázza a fenti mintázatot. Az egyedek eloszlása ugyanakkor sokkal egyenetlenebb volt a kolóniák közelében, mint a távoli arénákon (11. táblázat, Markó és Czechowski 2004). Vagyis az új táplálékforrások felfedezési valószínűsége valamivel kiegyenlítettebb a kolóniáktól távol. A fentiek alapján valószínűsíthető, hogy az egyedek a kolóniákból adott irányokban távoznak, majd a kolóniáktól távolabb egyéni kereső utakra térnek, ezért válik kiegyenlítettebbé az eloszlás.

A keresési intenzitás térbeli stabilitását a kolóniák körül a 24. és a 25. kolóniák esetében elemeztük korrelálva az arénákban észlelt napi átlagegyedszámokat az öt nap nudum ismétlés között. Hasonlóságot csupán két esetben találtunk (Spearman $r \geq 0,71$, $p < 0,05$, $n = 8$ aréna) a tíz lehetséges kombinációból a 25. kolóniánál. Ezzel ellentétben a mintázat az esetek többségében majdnem azonos volt a 24. kolóniánál (kilenc esetben a tíz lehetséges kombinációból Spearman $r \geq 0,73$, $p < 0,05$, $n = 8$). Ennek értelmében a keresési intenzitás stabilitása inkább kolóniális, mintsem faji jellegnek tekinthető, amint erre már a napi dinamikában megmutatkozó különbségek és hasonlóságok is rávilágítottak.

A stabil (levéltetű kolóniák) és az efemer (pl. rovarok a homokfelszínen) táplálékforrások kiaknázási/keresési intenzitásában jelentős különbségek mutatkoznak. Az egyedek száma mindig magasabb volt az ösvényeken, mint az arénákban (10. ábra), s ez egyértelműen a stabil táplálékforrások prioritását hangsúlyozza. A fenti különbséget az egyedek fluxusának relatíve nagy kiegyenlítetttsége (Shannon-Wiener entrópia) is mutatja az ösvényeken: (1) 24. kolóniánál az átlagos kiegyenlítetttség = 0,86, SD = $\pm 0,03$; (2) 25. kolóniánál az átlagos kiegyenlítetttség = 0,91, SD = $\pm 0,08$ ($n = 4$ nap mindkét kolóniánál). Az arénákban kevésbé volt kiegyenlített a keresők fluxusa: (1) 24. kolóniánál átlagos kiegyenlítetttség a belső körre nézve = 0,8, SD = $\pm 0,07$, átlagos kiegyenlítetttség a külső körre nézve = 0,72, SD = $\pm 0,05$; (2) 25-ös kolóniánál átlagos kiegyenlítetttség a belső körre nézve = 0,83, SD = $\pm 0,04$, átlagos kiegyenlítetttség a külső körre nézve = 0,63, SD = $\pm 0,14$ ($n = 5$ nap mindkét kolóniánál). A kiegyenlítetttségi értékeket összevetve szignifikáns különbséget találunk mindkét kolóniánál (Kruskal-Wallis ANOVA, $df = 2$): $\chi^2 \geq 7,49$, $p < 0,05$. Úgy tűnik, hogy a keresők fluxusának kiegyenlítetttsége az ösvényektől a távoli foltokig csökken.

Táplálékkeresési siker és előrejelezhetősége

A csalétkék többségét a tanulmányozott *F. cinerea* kolóniák fedezték fel, főleg a közeli csalétkéket (12. táblázat), kivétel csupán a 2. kolónia, mely csupán egyetlen közeli forrást fedezett fel és dominált. Rekrutálás többnyire a közeli csalétkéken fordult elő, de ennek ellenkezőjére is volt példa (5., 11. és 28. kolónia), s ez egy megfelelő optimalizálási stratégia hiányára utalhat.



10. ábra. A *F. cinerea* átlagegyedszáma arénákban és az ösvényeken csalétek hiányában a 25. és a 24. kolóniák körül (Mann-Whitney U-teszt, ** $z < -3$, $p < 0,01$, *** $z < -3,5$, $p = 0,000$, $n = 33$ megfigyelés).

12. táblázat. A tanulmányozott *F. cinerea* kolóniák által felfedezett és dominált csalétek száma és elhelyezkedése (b – belső, k – külső), valamint a riválisok által dominált csalétek száma és helye. A 26. kolónia-komplexumra vonatkozó eredményeket is feltüntettük.

Kolónia	A vizsgált kolónia által felfedezett	A vizsgált kolónia által dominált	Rivális kolónia által dominált	Más faj által dominált
1	mind	b = 2*	-	-
2	b = 1	b = 1	b = 3, k = 4	-
3	b = 4, k = 3	b = 1	k = 1	-
5	mind	k = 1*	-	k = 1
8	b = 3, k = 2	b = 2*	k = 2	k = 2
11	mind	b = 1, k = 2*	-	-
24	b = 3, k = 2	b = 1	-	b = 1
25	b = 4, k = 3	b = 2	-	k = 1
26	mind	b = 4, k = 2	-	k = 2
28	mind	b = 2, k = 1*	-	k = 1

* egy csalétek ösvény mellett

Érdekes, hogy csupán néhány csalétket aknáztak ki a kolóniák rendszeresen, habár a homokfelszínen rendelkezésre álló táplálékforrások szűkös volta ennek ellentétét feltételezte. Egyes távolabbi csalétek nagyobb mértékű kiaknázását a kolóniákhoz közelebbi csalétekkel szemben kétféleképpen magyarázhatjuk: (1) ezen csalétek közelebb voltak egy már létező ösvényhez, és az

ösvényen zajló intenzív forgalom mellékhatásaként jelentkezett a rekrutálás (pl. 5. és 11. kolóniáknál), (2) ezeket a csalétket fedezték fel a dolgozók hamarabb és/vagy nagyobb számban, ami egy nagyobb rekrutálási hatékonyságot eredményezett a többi forráshoz képest, s a rekrutálás intenzitása fenn is maradt hosszú távon (pl. 28. kolónia, s a második távoli csalétek a 11. kolóniánál). A rekrutálás révén intenzíven kiaknázott források alacsony száma a felfedezett csalétekhez képest, illetve a kiaknázott távoli források relatíve nagy száma mind arra utal, hogy a *F. cinerea* nem túl jó optimalizáló, s rekrutálási stratégiája sem a legmegfelelőbb hatékonyságát tekintve.

A kiaknázási mintázat prediktabilitásának vizsgálatát korrelációelemzéssel végeztük (Spearman r , $n = 8$ aréna/csalétek): összevetettük az arénákban észlelt napi átlagegyedszámot az ugyanott később elhelyezett csaléteken megfigyelt átlagegyedszámmal. Az eredmények nem támasztották alá a kiaknázási mintázat prediktabilitását, szignifikáns eredményeket csupán néhány esetben találtunk: a 11., a 24. és a 28. kolóniánál ($r \geq 0,81$, $p < 0,05$). Mindemellett a kiaknázási mintázat stabilnak mutatkozott egész napra nézve, amint azt a csaléteken megfigyelt átlagegyedszámok megfigyelési periódusok közötti korrelációja bizonyította: $r \geq 0,78$, $p < 0,05$ minden lehetséges kombinációra az 1., 2., 5., 8., 11., 24. és 28. kolóniáknál. Kivételt csupán a 25. kolónia képezett (az 1. vs. 3. ill. 2. vs. 3. megf. periódus $r \geq 0,77$, $p < 0,05$), valamint a 3. kolónia (az 1. vs. 2. megf. periódus $r \geq 0,73$, $p < 0,05$), ahol nem minden esetben találtunk szignifikáns hasonlóságot.

Csalétek és ösvények: feladatmegosztás?

A négycsalétkes kísérletek során a *F. cinerea* majdnem minden csalétket felfedezett a tanulmányozott kolóniák körül, kivéve egy forrást a 11. és kettőt a 28. kolóniánál. Az egy csalétek jelenlétében végzett megfigyelések esetében a csalétket nem fedezték fel a 24. és a 28. kolóniáknál. Mindezek a *F. cinerea* keresési stratégiájának tökéletlenségét jelzik.

Feltételeztük, hogy a csaléteken zajló aktivitás negatívan befolyásolja az ösvényen végbemenő forgalmat a kereső egyedek fokozatos átcsábítása révén a csalétekre a rekrutálás előrehaladtával. A Spearman rang-korreláció analízis azonban nem mutatott ki semmiféle szignifikáns negatív kapcsolatot a két típusú forráson zajló forgalom között. Csupán a 11. kolóniánál találtunk nehezen értelmezhető szignifikáns pozitív kapcsolatokat: a négy csalétek vs. ösvény esetben, és a második egycsalétkes kísérlet vs. ösvény esetében ($r \geq 0,64$, $p < 0,05$, $df = 12$ ill. 16).

Általános szabályokat nem tudtunk megfogalmazni a *F. cinerea* kolóniák kétféle táplálékforrásra (stabil vs. efemer nagyméretű) vonatkozó preferenciáját illetően. Egyes esetekben az egyedek száma magasabb volt a csaléteken (mind az egy, mind a négycsalétkes kísérleteknél), de ennek ellenkezőjére is akadt példa (13. táblázat). Az egyöntetűség hiányát jelzi a Wilcoxon páros előjelteszt eredménye, amely szintén nem támasztja alá az egyértelmű különbségeket a csalétek és

az ösvények között: $z = -1,01$, n.sz. az egy csalétek vs. ösvény, illetve $z = -0,65$, n.sz. a négy csalétek vs. ösvény összehasonlítás esetében.

13. táblázat. A *F. cinerea* átlagegyedszáma (*SD*) csaléteken és ösvényeken egy illetve négy csalétek jelenlétében. ($n = 12$ megfigyelés a legtöbb esetben). Az egy csalétkes megfigyelésre nem került sor az 5. kolóniánál. Az adatokat összevontuk a négy csalétkes megfigyelések esetében.

Kolónia	Egy csalétek		Négy csalétek	
	ösvény	csalétek	ösvény	csalétek
3	17,62 (7,27)*	0,06 (0,25)*	21,58 (6,33)	5,75 (2,77)
			23,5 (3,48)	6,5 (3,85)
5	-	-	10,92 (4,01)	4,58 (2,06)
			13,42 (3,73)	1,83 (1,58)
8	2,17 (1,7)	30,67 (28,96)	1,83 (1,53)	30,25 (20,39)
11	15,08 (5,12)	7,5 (2,39)	28,83 (5,84)	115 (62,37)
	13,81 (7,16)*	15,37 (14,48)*		
24	2,17 (2,04)	0	2,33 (0,98)	13,67 (3,52)
25	15 (4,55)	3,83 (2,32)	4,41 (2,02)	84,75 (37,42)
28	2 (1,59)	0	1,92 (1,16)	5,08 (4,29)

* $n = 16$

14. táblázat. Az ösvényeken zajló forgalom átlagos intenzitása (*SD*) egy és négy csalétek jelenlétében (kétmintás t-teszt és ANOVA). Az adatokat összevontuk, amennyiben két ösvény volt kolóniánként.

Kolónia	Átlagegyedszám (<i>SD</i>) ösvényeken		Összehasonlítás
	egy csalétek jelenléte	négy csalétek jelenléte	
3	17,62 (7,24)	21,58 (6,33)	ANOVA $F = 3,43^*$
		23,5 (3,48)	
5	-	13,42 (3,73)	-
		10,92 (1,16)	
8	2,17 (1,7)	1,83 (1,53)	$t = 0,51$
11	13,81 (7,16)	28,83 (5,84)	ANOVA $F = 22,87^{***}$
	15,08 (5,12)		
24	2,16 (2,04)	2,33 (0,98)	$t = -0,25$
25	15 (4,55)	4,42 (2,02)	$t = 7,36^{***}$
28	2 (1,59)	1,91 (1,16)	$t = 0,15$

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,001$

Feltételeztük, hogy a táplálékforrások számának változása hatással van az ösvényeken zajló forgalomra: (1) vagy a több alternatív forrás jelenléte, vagy (2) a kereső egyedek koncentrációja egyetlen forrásra csökkentheti jobban a forgalmat az ösvényeken. Ennek ellenére e tekintetben sem fedeztünk fel egyértelmű tendenciát (14. táblázat). Habár a 3. és a 11. kolóniára vonatkozó adatok a második változatot támasztották alá, a 25. kolónia esetében az első változat helyessége tűnik valószínűnek (14. táblázat). A megfigyelt mintázatok koloniális stabilitását bizonyítja az egyes ismétlések közötti lényeges különbségek hiánya is: a 3. és az 5. kolóniáknál a négy csalétkes beállítás ismétlései esetében (kétmintás t-teszt, $t \leq 1,58$, n.sz., $df = 22$), valamint a 11. kolóniánál az egy csalétkes kísérletek ismétlésénél (kétmintás t-teszt $t = 0,52$, n.sz., $df = 26$).

15. táblázat. A *F. cinerea* összegyedyszáma négy ill. egy csalétek jelenlétében és az eloszlás kiegyenlítettége négy csalétek esetében (Shannon-Wiener entrópia, max. entrópia = 2). Az egy csalétekre vonatkozó sorokat szürkével jelöltük.

Kolónia	Csalétek				Össz	H _{Sh}	Kiegyenlítetttség
	1.	2.	3.	4.			
3	14	35	2	18	69	1,61	0,81
	20	14	7	37	78	1,77	0,88
	1	-	-	-	1	-	-
5	5	11	27	12	55	1,76	0,88
	1	5	4	12	22	1,61	0,8
8	131	138	131	94	494	1,98	0,99
	368	-	-	-	368	-	-
11	336	359	-	80	775	1,14	0,57
	246	-	-	-	246	-	-
	90	-	-	-	90	-	-
24	66	1	31	66	164	1,55	0,78
	0	-	-	-	0	-	-
25	110	290	361	256	1017	1,89	0,95
	46	-	-	-	46	-	-
28	46	0	0	15	61	0,8	0,4
	0	-	-	-	0	-	-

A csalétkeken megfigyelt egyedek száma általában nagyobb volt négy forrás jelenlétében, mint az egycsalétkes kísérleteknél (15. táblázat, Wilcoxon páros előjelteszt $z = -1,99$, $p < 0,05$). Ennek ellenére a forrásonkénti átlagos egyedszámban nem volt jelentős különbség (Wilcoxon páros előjelteszt $z = -1,15$, n.sz.). A négy csalétek párhuzamos kiaknázása általában változó mértékben volt kiegyenlített: egyes csalétkeket inkább kedveltek, másokat elhanyagoltak (15. táblázat). A legkiegyenlítettebb mintázatot a nagy 25. és 8. kolóniáknál észleltük, ugyanakkor a legkevésbé kiegyenlített mintázatot is a hasonló méretű 11. és 28. kolóniáknál figyelhettük meg. Ennek alapján elutasítható az a feltételezés, hogy a nagy kolóniák nagyobb kereső potenciálja egyenletesebb kiaknázási mintázatot eredményez, szemben a kisméretű kolóniákkal, melyek kisebb potenciáljukból fakadóan kevesebb forrásra tudnak koncentrálni.

Fakultatív gátlási zóna

Négy hangyafaj fordult elő gyakrabban a *F. cinerea* kolóniák körül: *F. cinerea*, *Lasius psammophilus*, *Temnothorax tuberum* és *Myrmica schencki* (16. táblázat). Emellett más fajok is megjelentek lényegesen kisebb egyedszámban és gyakorisággal, mint: *F. sanguinea* az 1. kolóniánál (átlag = 0,02 nudumban ill. 0,005 csalétkeken), *L. niger* a 2. kolóniánál csalétkeken (átlag = 0,005), *Tetramorium caespitum* a 26. kolónia-komplexumnál (átlag = 0,004 nudumban ill. 1,24 csalétek jelenlétében), *F. fusca* a csalétek jelenlétében a 26. kolónia-komplexumnál (átlag = 0,03) és az 5. kolóniánál (átlag = 0,01), *M. ruginodis* csalétek jelenlétében az 5. kolóniánál (átlag = 0,003).

Természetesen a más fajokhoz tartozó egyedek száma magasabb volt általában csalétek jelenlétében, s a fentiekből az is kitűnik, hogy más, a csalétek hiányában nem észlelt fajok is megjelentek ekkor, mint *L. niger*, *F. fusca* és *M. ruginodis*. A 3., a 24. és a 25. kolóniák körül azonban szinte kizárólagosan csak *F. cinerea* fordult elő.

16. táblázat. A leggyakoribb hangyafajok megfigyelésenkénti átlagegyedszáma (*SD*, *n* = 33 megfigyelés a legtöbb esetben) csalétek hiányában és jelenlétében a tanulmányozott *F. cinerea* kolóniák körül. Rövidítések: *n* – nudum, *cs* – csalétek.

Kolónia		<i>Formica cinerea</i>		<i>Lasius psammophilus</i>		<i>Temnothorax tuberum</i>		<i>Myrmica schencki</i>	
		<i>n</i>	<i>cs</i>	<i>n</i>	<i>cs</i>	<i>n</i>	<i>cs</i>	<i>n</i>	<i>cs</i>
1		1,49 (0,8)	11,44 (9,73)	0,01 (0,03)	0,1 (0,23)	-	-	-	-
2		0,62 (0,4)	3,87 (1,5)	0,003 (0,02)	-	0,04 (0,08)	0,07 (0,09)	0,003 (0,02)	-
3		0,34 (0,23)	10,89 (5,42)	-	-	-	-	-	-
5		0,19 (0,22)	2,86 (1,84)	-	1,03 (1,33)	0,01 (0,04)	0,01 (0,03)	0,005 (0,03)	0,14 (0,17)
8		0,53 (0,38)	6,76 (4,74)	0,03 (0,05)	3,73 (1,58)	-	-	-	-
11		0,8 (0,36)	28,19 (11,8)	-	-	-	-	-	-
24	július 11.	0,19 (0,19)	1,11 (2,01)	-	3,61 (4,62)	-	-	-	-
	július 16.	0,14 (0,16)	-	-	-	-	-	-	-
	július 21.	0,17 (0,18)	-	-	-	-	-	-	-
	július 26.	0,29 (0,19)	-	-	-	-	-	-	-
	július 31.	0,37 (0,33)	-	0,004 (0,02)	-	-	-	-	-
25	július 11.	0,38 (0,32)	3,36 (3,01)	-	3,11 (4,74)	-	-	-	-
	július 16.	0,42 (0,44)	-	-	-	-	-	-	-
	július 21.	0,29 (0,3)	-	-	-	-	-	-	-
	július 26.	0,27 (0,24)	-	-	-	-	-	-	-
	július 31.	0,1 (0,12)	-	-	-	-	-	-	-
26		0,16 (0,14)	9,28 (5,5)	-	-	0,01 (0,03)	0,19 (0,18)	0,01 (0,04)	2,1 (3,6)
28		0,49 (0,24)	2,26 (1,23)	-	-	0,03 (0,08)	0,04 (0,09)	0,5 (0,12)	3,64 (6,47)

Csalétek hiányában a más fajokhoz tartozó egyedek téreloszlása a tanulmányozott kolóniák körül nem mutatott különbségeket a kolóniák szélétől való távolság szempontjából. Csupán a 8. kolóniánál volt szignifikánsan több más fajhoz tartozó egyed a külső körben (átlag_{belső} = 0 egyed, átlag_{külső} = 0,05 egyed, Mann-Whitney U-teszt, *z* = -2,77, *p* < 0,01, *n* = 33 megfigyelés). A helyzet azonban gyökeresen megváltozott csalétek jelenlétében: a más fajokhoz tartozó egyedek száma egyértelműen nagyobb volt a távoli forrásokon a 2. és a 24. kolóniák kivételével (17. táblázat).

17. táblázat. Idegen fajok egyedeinek eloszlása, átlagos egyedszáma a tanulmányozott *F. cinerea* kolóniák körül (*SD*), $n = 33$ megfigyelés az esetek többségében.

Kolónia	Belső	Külső	Mann-Whitney z
1, $n = 22$	0	0,21 (0,48)	-2,59**
2, $n = 22$	0,12 (0,18)	0,03 (0,08)	-1,84
3	0	0	-
5	0,04 (0,12)	0,26 (0,31)	-3,53***
8, $n = 22$	0	7,45 (3,15)	-6,07***
24	7,22 (9,24)	0	-4,85***
25	0,01 (0,06)	6,2 (9,48)	-4,43***
28	0,15 (0,24)	7,27 (12,94)	-3,36**

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,000$

18. táblázat. Különböző hangyafajok abszolút gyakorisága csaléteken a tanulmányozott *F. cinerea* kolóniák körül (a felfedezett csalétek száma a belső vs. külső körben zárójelben, $n = 8$ csalétek $\times$ 33 megf. = 264 megf./kolónia). Rövidítések: F. cin. – *F. cinerea*, F. san. – *F. sanguinea*, F. fus. – *F. fusca*, L. psa. – *Lasius psammophilus*, L. nig. – *L. niger*, T. tub. – *Temnothorax tuberum*, M. sch. – *Myrmica schencki*, M. rug. – *M. ruginodis*, T. caes. – *Tetramorium caespitum*.

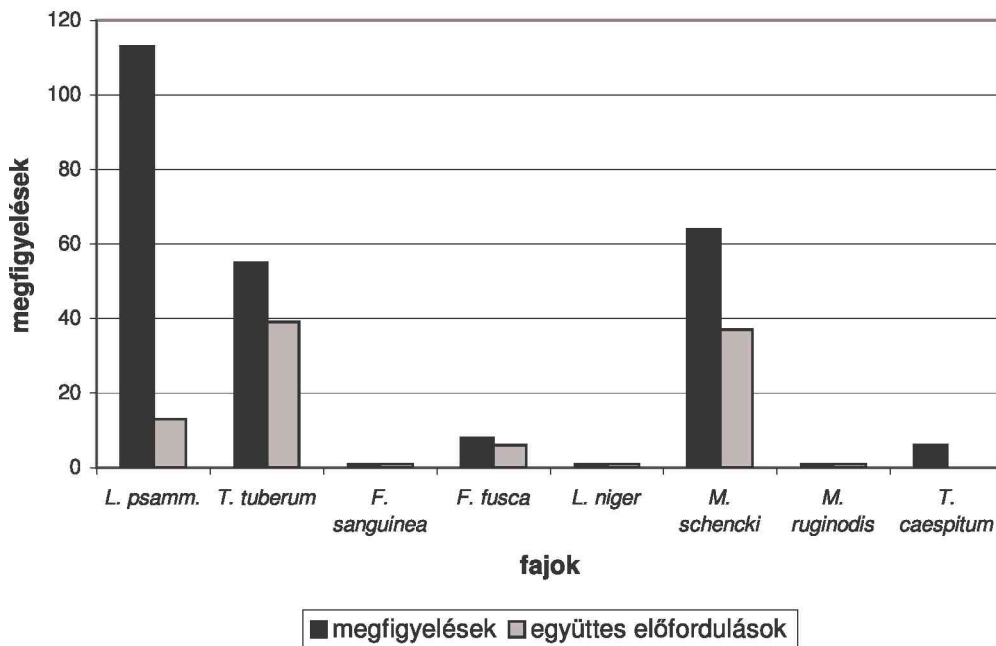
Kolónia	F. cin.	F. san.	F. fus.	L. psa.	L. nig.	T. tub.	M. sch.	M. rug.	T. caes.
1*	143 (8)	1 (0,1)	-	8 (0,3)	-	-	-	-	-
2*	139 (8)	-	-	-	1 (1,0)	13 (3,2)	-	-	-
3	225 (8)	-	-	-	-	-	-	-	-
5	153 (8)	-	2 (1,0)	27 (0,1)	-	2 (1,0)	19 (1,1)	1 (0,1)	-
8*	119 (8)	-	-	38 (0,2)	-	-	-	-	-
11*	176 (8)	-	-	-	-	-	-	-	-
24	58 (3,2)	-	-	20 (2,0)	-	-	-	-	-
25	164 (4,3)	-	-	20 (1,1)	-	-	-	-	-
26**	186 (8)	-	-	-	-	31 (0,2)	17 (1,1)	-	6 (0,1)
28	165 (8)	-	6 (3,2)	-	-	9 (2,1)	28 (2,2)	-	-

* $n = 176$, ** kolónia-komplexum

A csaléteken a *F. cinerea* fordult elő leggyakrabban (18. táblázat): a megfigyelések 66,78%-ában volt jelen ez a faj (1528 esetben az összesen 2288 megfigyelésből). Őt követte a *L. psammophilus*, majd a *T. tuberum* és a *M. schencki* (18. táblázat, 11. ábra). A *F. cinerea*-val való közös előfordulások aránya relatíve magas volt a legtöbb faj esetében, a *L. psammophilus* és a *Tetramorium caespitum* kivételével (11. ábra), melyek mintha kerültek volna (vagy őket kerülte) a *F. cinerea*-t (Czechowski és Markó közl. alatt). Mindenesetre egyetlen idegen faj sem fordult elő konstans módon *F. cinerea* kolóniák körül, hanem általában fajonként különböző kolóniák köré koncentráltak. Ez alól a *L. psammophilus* képezett valamelyest kivételt (18. táblázat, Markó és Czechowski 2004).

Amint az előzőekből kiviláglott, a *F. cinerea* fedezte fel és dominálta a csalétek többségét, de esetlegesen egyéb fajok is sikerrel monopolizáltak forrásokat, mint a *L. psammophilus*, *M. schencki* vagy *Tetramorium caespitum* (Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó közl. alatt). Ezen csalétek többnyire a *F. cinerea* kolóniáktól távol helyezkedtek el (12. ábra), egy *L. psammophilus* által monopolizált forrás kivételével a 24. kolóniánál. Ez utóbbi csalétket a *F. cinerea*

egyáltalán nem fedezte fel, és valószínűleg ez tette lehetővé a *L. psammophilus* számára a zavartalan kiaknázását egy közeli csaléteknek. Idegen *F. cinerea* kolóniák csak három kolónia körül monopolizáltak csaléteket. A kisméretű 2. kolónia ebből a szempontból is sajátos: a csalétek többségét idegen *F. cinerea* kolóniák dominálták.



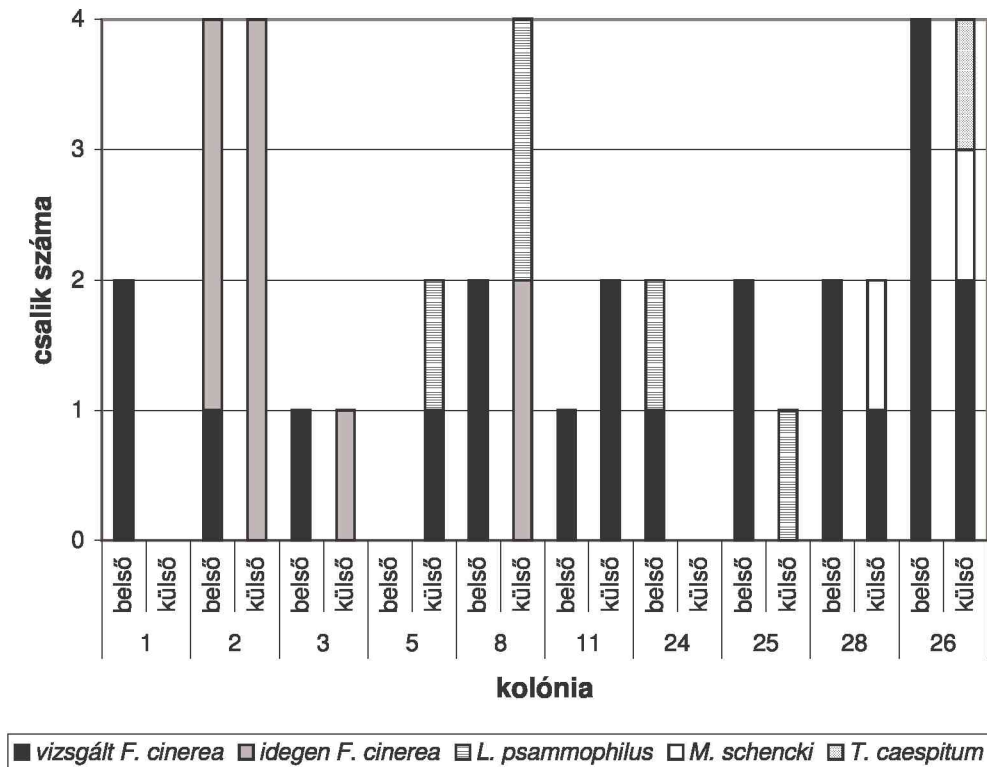
11. ábra. Idegen fajok előfordulásának abszolút száma és az együttes előfordulások száma a *F. cinerea*-val a csaléteken a tanulmányozott kolóniák körül.

Az idegen fajok által elfoglalt csalétek eloszlása (12. ábra) egy interspecifikus gátlási zóna létrejöttét támasztja alá, de ezzel párhuzamosan egy intraspecifikus negatív hatás is felfedezhető az idegen *F. cinerea* kolóniák által monopolizált források elhelyezkedése alapján. A csalétkes kísérletek eredményei megerősítik, hogy a *F. cinerea* legerősebb riválisa önmaga, de a *L. psammophilus* szerepe sem elhanyagolható (Markó és Czechowski 2004).

Konfliktusok

Közvetlen konfliktusokra ritkán került sor csalétek hiányában. A *F. cinerea* egyedszám-dominanciája következtében inkább intraspecifikus összeütközések előfordulását vártuk, ennek ellenére, meglepő módon, interspecifikus konfliktusra is sor került: négy agresszív találkozást figyeltünk meg az elvileg agresszívebb *F. sanguinea*-val, és hármat a *M. schencki*-vel. Ezekre távoli arénákban került sor, s mindegyik a *F. cinerea* győzelmével végződött. A 25. kolóniánál a *F. cinerea*-

k egy alkalommal egy *Camponotus sp.* egyedet üldöztek el a kolónia területéről. A *F. sanguinea*-val és a *M. schencki*-vel való összeütközések csalétek hiányában egyértelműen előzetes konfliktusokra utalnak a fajok között. Egy alkalommal a *F. cinerea* rajtaütését is megfigyelhettük egy *L. psammophilus* fészekre a 3. kolónia mellett (lásd a következő fejezetben bővebben, Markó és Czechowski 2004). Intraspecifikus konfliktusokra szintén sor került a *F. cinerea* kolóniák körül csalétek hiányában: két illetve három összeütközést figyeltünk meg a belső ill. a külső kör arénáin.



12. ábra. A különböző fajok által dominált csalétek száma és helye a tanulmányozott *F. cinerea* kolóniák körül.

A csalétek által jelképezett nagyméretű ideiglenes táplálékforrások megjelenése a konfliktusok lehetőségét is megnövelte (19. táblázat). Az összeütközések többsége intraspecifikus volt, s ezekre, úgy tűnik, a kolóniától való távolságtól függetlenül, bárhol sor kerülhetett. Interspecifikus konfliktusokra többnyire a kolóniáktól távoli csaléteken került sor, ami egyúttal korrelált a más fajokhoz tartozó egyedek téreloszlásával. Az interspecifikus konfliktusokat általában a *F. cinerea* nyerte, kivételt csupán néhány összeütközés képez a *L. psammophilus*-szal és a *M. schencki*-vel. Még a *F. sanguinea* egyedek is vesztesen kerültek ki az összeütközésekből. A négy csalétkes megfigyelések hasonló eredményekkel jártak: két összeütközést a *F. rufa*-val szemben nyert meg a *F. cinerea* (Czechowski és Markó közl. alatt), és 40-et a *M. schencki*-vel szemben, míg csak kettőt veszített el ez utóbbival szemben.

19. táblázat. Különböző fajok *F. cinerea*-val való interakcióinak gyakorisága csalátkeken, a résztvevő egyedek száma. Rövidítések: ny – a *F. cinerea*-val szemben megnyert, v – a *F. cinerea*-val szemben elvesztett konfliktusok.

Fajok		Közvetlen agresszió		Elriadás	
		belső	külső	belső	külső
<i>F. cinerea</i>		26	23	7	2
<i>F. sanguinea</i>	v	2	2	-	1
<i>F. fusca</i>	v	6	-	2	-
<i>L. psammophilus</i>	ny	-	2	-	1
	v	-	6	-	2
<i>M. schencki</i>	ny	-	4	5	-
	v	3	21	-	7
<i>T. tuberum</i>	v	-	4	2	3

Az elriadás, a negatív interakciók másik formája, is gyakori volt (19. táblázat). Elsősorban olyan esetekben fordult elő, amikor valamely faj egyedei már tömegesen jelen voltak egy csalátken, és a folyamatos kiaknázás megindult. Habár többnyire a *F. cinerea* volt az a faj, amelytől elriadtak a hangyák, ennek ellenkezőjét is megfigyelhettük. Így a *F. cinerea* a forrásokon tömegesen kiaknázó *L. psammophilus*-tól vagy *M. schencki*-től riadt el néha (Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó közl. alatt). Az egy csalátkes megfigyelések esetében egyetlen ilyen jellegű interakcióra került sor a *F. cinerea* egyedek között, és egy alkalommal egy *T. tuberum* egyed riadt el a *F. cinerea*-tól a négy csalátkes kísérletek során.

A *F. cinerea* intraspecifikus agressziójának különleges megnyilvánulása a ritualizált csoportos összeütközés (Czechowski és Markó közl. alatt). Ez a jelenség nem ismeretlen más fajoknál sem, pl. a *Myrmecocystus mimicus*-nál (Hölldobler 1986, Sudd és Franks 1987), ahol a vértelen erődemonstráció a tömeges konfliktus kialakulását gátolja meg. A *F. cinerea*-nál hasonlóan többnyire akkor került sor, ha egy csalátket két kolónia nagyjából azonos időben fedezett fel. Ilyenkor a kolóniák közül általában az egyik – többnyire az idegen, hiszen e kolónia volt motiváltabb, mivel a célkolóniától eltérően más forrás kiaknázására nem volt lehetősége – rekrutálás révén próbálta biztosítani a csalátke fölötti „tulajdonjogot” egy diffúzan felfejlődő csapattal. A csapat többnyire nem a kiaknázással foglalkozott, hanem őrszolgálatot látott el, esetlegesen közvetlen konfliktusba keveredve a rivális kolóniától érkező egyedekkel. A rivális kolónia a maga során szintén hasonló őrszolgálatot „szervezésével” válaszolt. A konfliktus többnyire ritualizált volt, a rivális csapatok kerültek a tömeges verekezésben torkolló összecsapásokat, bár agresszív interakciókra sor kerülhetett. A konfliktusban inkább a megfélemlítés játszotta a főszerepet, az apróbb összekapások révén a két csapat felmérte egymás potenciálját, majd a vesztes fél visszahúzódott. A visszavonulás után sem szűnt meg a nyertes jelenlétének folyamatos monitorizálása, időnként még megjelentek egyedek a vesztes kolóniától. Ezzel párhuzamosan természetesen a nyertes fél részéről is ott maradtak az őrk. A kiaknázó tevékenység csupán a csalátke fölötti uralom „biztosítása” után indult meg. Valószínűleg az agresszív konfliktus elkerülését az is lehetővé teszi, hogy a többnyire

vesztes célkolónia eleve kevésbé volt „motivált” a csalétek megtartásában, egyrészt mivel ez csak egy potenciális célpont volt az amúgy is már felfedezett többi csalétek mellett, s ilyen módon lényegesen kevesebb egyedet lehetett mozgósítani kiaknázására és védelmére, másrészt a kérdéses forrás távolsága miatt is, hiszen az ily módon vitatott csalétek kivétel nélkül távoliak voltak.

Ilyen konfliktusra két kolóniánál került sor. A 3. kolóniánál az 5. csalétek dominanciája körül bontakozott ki egy konfliktus. A szomszédos 6. kolónia egyedei már reggel 9⁰⁰ körül felfedezték a csalétket, majd a célkolóniától érkező egyedekkel való konfliktusok nyomán 11⁰⁰-kor egy őrcsapat érkezett, amely biztosította a csalétek feletti uralmat. Érdekes módon a megfigyelések újraindítása a következő periódusban *tabula rasa* állapotot kreált, legalábbis a 3. kolónia számára, amely 13⁴⁰-kor egy őrző csapatot küldött a csalétekhez, de végül a disputa 14⁰⁰ körül egyértelműen a 6. kolónia dominanciájának megerősödésével ér véget. A 8. kolóniánál szintén egy távoli forrás, a 6. csaléteknél került sor hasonló disputára. Itt a rivális 27. kolónia 10⁰⁰ körül egy őrző csapattal próbálta biztosítani dominanciáját, s ez 40 perc leforgása alatt sikerült is, ezek után már konfliktusokra sem kerül sor.

VÉLETLENSZERŰSÉG ÉS HATÉKONY KOMMUNIKÁCIÓ – KÜLÖNBSÉGEK ÉS ÁTFEDÉSEK A *LASIUS PSAMMOPHILUS* ÉS A *FORMICA CINEREA* TÁPLÁLKOZÁSI STRATÉGIÁJÁBAN, AVAGY A KONFLIKTUSMENTES EGYÜTTÉLÉS BIZTOSÍTÉKAI*

A *L. psammophilus* és a *F. cinerea* közötti kapcsolatot illetően nagyon kevés adat áll rendelkezésünkre [Gallé (1991) megfigyelései]. Azonos élőhely típust kedvelnek, ezért gyakran egymás szomszédságában is előfordulnak, s mivel kolóniáik meglehetősen kiterjedtek is lehetnek, jogosnak tűnik a feltételezés, hogy e két faj között kompetíciónak kell lennie. A kompetitív kapcsolat erejét növelhetik a táplálékszegény körülmények, melyek általában a két faj által kedvelt homokdűnéket jellemzik (Czechowski és Markó közl. alatt), s ezt a kolóniák nagyságából fakadó felfokozott táplálékigény is megsokszorozza.

Egy szokatlanul nagy *L. psammophilus* fészkek-komplexumot fedeztünk fel 2001-ben egy hasonlóképpen nagy *F. cinerea* kolónia közvetlen közelében, alig egy méterre tőle. E közeli szomszédság egy évvel később is fennállt látszólag konfliktusmentesen. A szokatlan helyzet a következő specifikus kérdéseket vetette fel:

(1) Milyen mértékben fed át a két faj aktivitása térben és időben?

(2) Milyen mértékben befolyásolja a *F. cinerea* jelenléte a *L. psammophilus* aktivitását, illetve milyen mértékben érvényes ennek fordítottja?

(3) Hogyan viszonyul a két faj egymáshoz táplálkozási siker szempontjából?

(4) Vannak-e közvetlen interakciók a két faj között?

Összefoglalva: mi teszi lehetővé, hogy e két, feltételezhetően kompetíciós kapcsolatban levő faj kolóniái ilyen közelségben fennmaradjanak?

A megfigyeléseket az előző fejezetben ismertetett dél-finnországi homokdűnéken végeztük 2001 júniusában és 2002 július-augusztusában. A vizsgálat területén összesen 30 hangyafaj ismert, s ezek közül a *L. psammophilus* és a *F. cinerea* fajok a leggyakoribbak a kolóniák sűrűsége tekintetében (lásd előző fejezet is).

A *L. psammophilus* esetében a fészkek diffúz határokkal rendelkeznek, ezért általában csak nyílás-aggregátumokat lehet elkülöníteni, melyek valószínűleg több, egymással kapcsolatban levő fészkekhez, vagy akár kolóniához tartoznak (Brian és mtsai. 1965, Nielsen 1972, Gallé 1980, Gallé

* jelen fejezetben taglalt eredmények teljes terjedelmükben megjelentek a következő közleményben: 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.

1991, saját megf.). Ennek következtében ezeket az aggregátumokat nem különálló kolóniákként, hanem fészek-komplexumokként ildomos kezelni. Jelen esetben két fészek-komplexumot tanulmányoztunk: az A fészek-komplexum (továbbiakban A-komplexum, 13.a. és c. ábra) a 25. *F. cinerea* kolónia (lásd előző fejezet és a 13.a-d. ábra) közvetlen közelében helyezkedett el, míg a B fészek-komplexum (továbbiakban B-komplexum, 14. ábra) képezte a kontroll kolóniát, mivel a legközelebbi *F. cinerea* kolónia (24. kolónia, lásd előző fejezet) 26 méterre feküdt tőle. Az A- és B-komplexumok szintén 26 méterre helyezkedtek el egymástól. Hasonlóképpen kontroll-kolóniaként kezeltük a 24. *F. cinerea* kolóniát, mivel ennek szomszédságában nem volt nagy *L. psammophilus* fészek-komplexum.

Az A-komplexum és a 25. kolónia közötti távolság érdekes ingadozásokat mutatott: 2001 júliusában 90 cm volt, míg 2002 június 29-én 136, illetve július 10-én 133 cm-re nőtt, s a legnagyobb távolságot, 233 cm-t 2002 augusztus 14-én figyelhattuk meg. Az A-komplexumnál a távolsággal párhuzamosan a kijáratok számában és a komplexum struktúrájában is jelentős változás ment végbe (13.a. és c. ábra). Központi, kompakt része nagy vonalakban ugyanolyan maradt 2002-ben is, azonban a felső szélén újabb nyílások jelentek meg. Területe szintén nőtt: 6,5 m²-ről (2001) 8,64 m²-re (2002). A B-komplexum (14. ábra) viszonylag kevés nyílással rendelkezett, és területe sem volt túl nagy, kb. 1 m². Mindezek mellett a *L. psammophilus* fészek-komplexumok átlagos mérete sokkal inkább a B-komplexum méretével megegyező, semmint az A-komplexuméval.

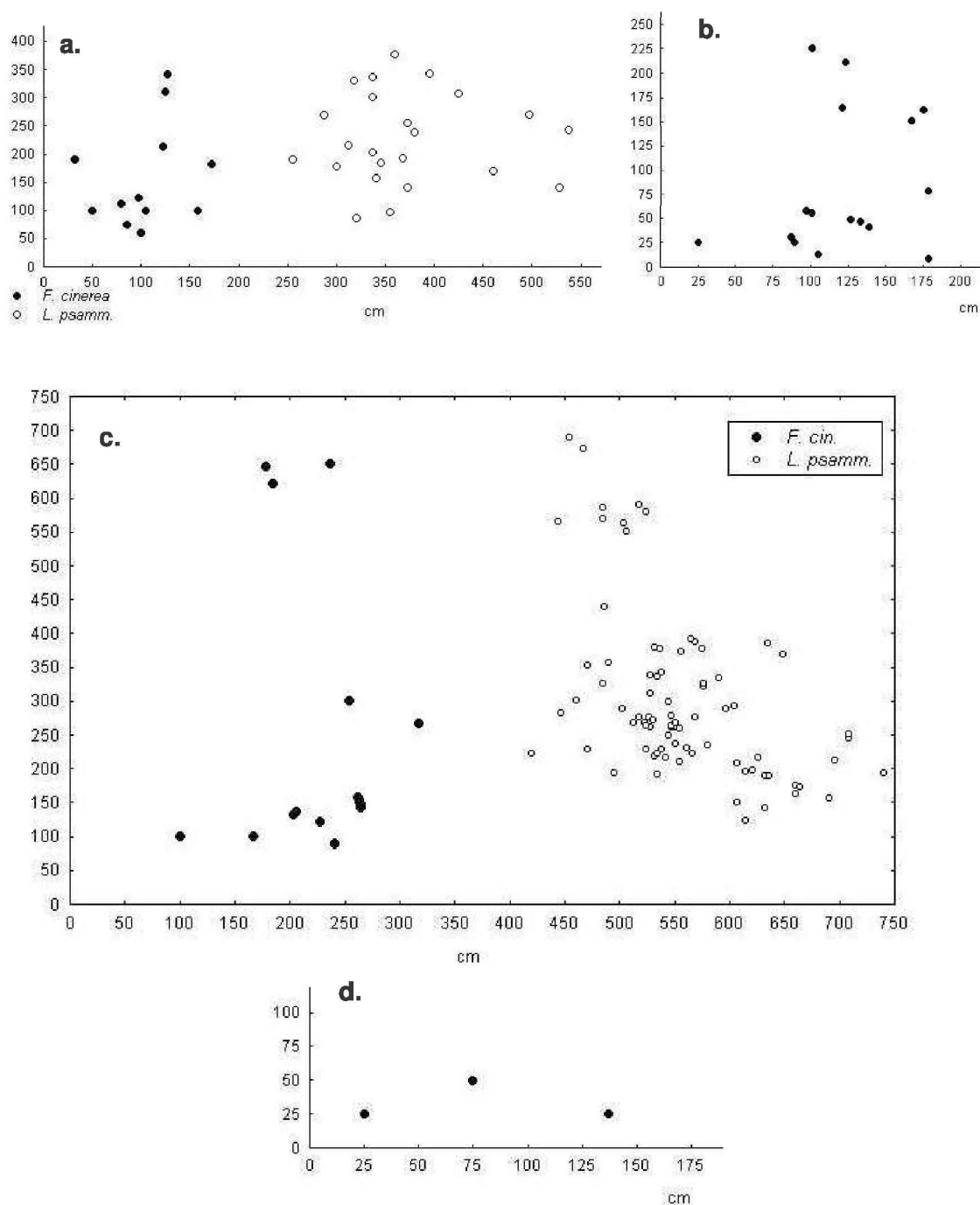
A 25. *F. cinerea* kolónia esetében szintén nagy változásokat figyelhattunk meg. Kijáratainak száma jelentős mértékben változott (13.a-d. ábra), s ezzel párhuzamosan mérete is: 3,6 m²-ről (2001) 2,5 (2002 június), majd ezt követően 2,7 m²-re (2002 július). A legnagyobb változásra 2002 augusztusában került sor, amikor területe 0,7 m²-re csökkent. Ilyen mérvű változások azonban nem mennek kivételszámba *F. cinerea* kolóniák esetében (Czechowski és Rotkiewicz 1997, saját megf.).

Részleges adatgyűjtésre egy harmadik *L. psammophilus* fészek-komplexumnál (C) is sor került, ennek szomszédságában a 8. *F. cinerea* kolónia helyezkedett el (lásd előző fejezet), s 150 cm volt a távolság a két faj legközelebbi kijáratai között. A C- és a B-komplexum kb. 400 méter távolságra helyezkedett el egymástól.

A 25. és a 24. kolónia körül öt alkalommal megismételt nudum vizsgálatsorozat különösen jó becsléseket tett lehetővé. Emellett minden más, az előző fejezetben megjelölt *F. cinerea* kolónia környékéről gyűjtött adatot felhasználtunk a két faj közötti különbség és átfedés vizsgálatához. E kolóniák szintén kontrollként működtek, hiszen (az előzőekben említett 8. kolónia kivételével) nem rendelkeztek *L. psammophilus* fészek-komplexum szomszéddal.

A *L. psammophilus* A- és B-komplexumok körül az *Anyagok és módszerek* fejezetben már taglaltak szerint arénákat helyeztünk el. Ugyanakkor előzetes vizsgálatok során megfigyeltük, hogy a *L. psammophilus* aktivitása térben és időben szegregált, azaz a nyílások közvetlen környékén végbemenő aktivitás nem esik egybe a tényleges kereső aktivitással. A bejáratokban gyakran csak a behulló homokszemeket kihordó egyedek jelennek meg a kereső aktivitás szempontjából egyébként

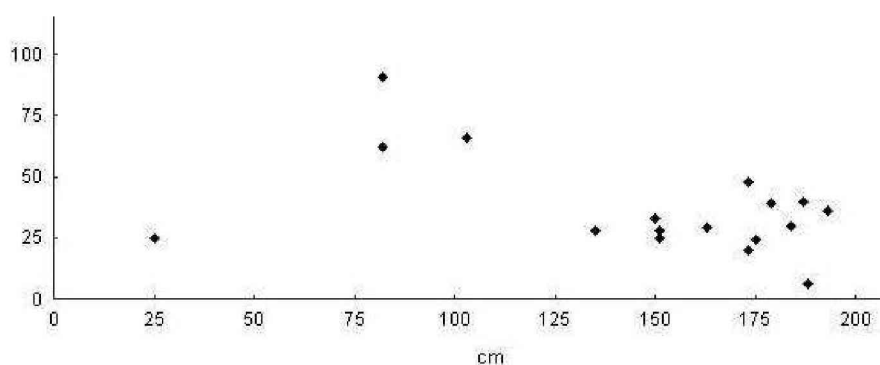
inaktív periódusokban A faj nappali aktivitásának pontos jellemzése végett a bejáratokban megjelenő egyedek számát külön rögzítettük négy-négy nyílás esetében az A- és B-komplexumoknál. Az így vizsgált bejáratok a belső kör arénáihoz voltak közel, és a megfigyeléseket az arénákhoz hasonlóan



13. ábra. A *L. psammophilus* A-komplexum változásai: (a) A-komplexum (üres jelek) és a szomszédos 25. *F. cinerea* kolónia (tömör jelek) 2001 júliusban; (b) a 25. *F. cinerea* kolónia 2002 június 29-én; (c) az A-komplexum és a 25. kolónia 2002 július 10-én; (d) a 25. kolónia 2002 augusztus 14-én.

egy perces időtartammal végeztük nyílásonként a belső arénák megfigyelésével párhuzamosan. Mindamellet az arénákon kívül az A- és B-komplexumok területén megjelenő, kereső *F. cinerea* és *L. psammophilus* egyedek számát is rögzítettük egy perces megfigyelések keretében 20 perces időközönként. A nudum és a csalétkes megfigyelésekre 2002 július 23-án és 24-én került sor az A- és B-komplexumnál.

A *F. cinerea*-kolóniák vizsgálata során az A- és B-komplexumoktól eltérően, a nyílásokban tevékenykedő egyedek megfigyelésére nem került sor.



14. ábra. A *L. psammophilus* B-komplexum térképe 2002 július 22-én.

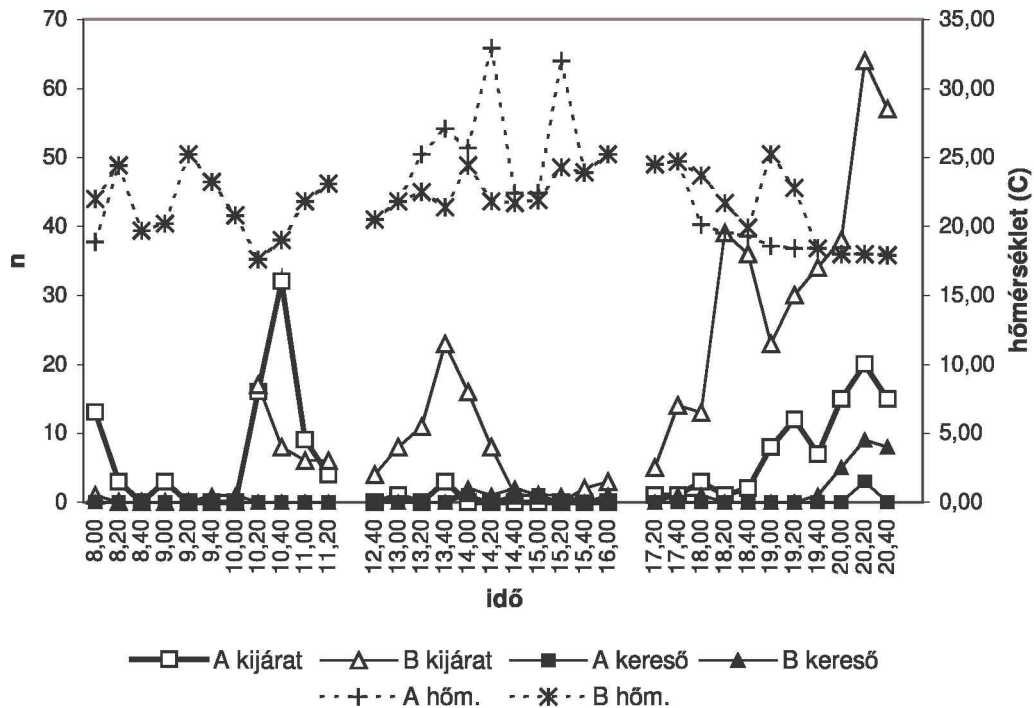
Időbeli átfedések

Lasius psammophilus

A *L. psammophilus* egyedek aktivitása nagyon alacsony volt az A- és B-komplexumok körül nudum helyzetben. A megfigyelések 264 perces időtartama alatt csak két ill. három egyedet figyeltünk meg a 2. ill. a 3. arénában az A- ill. B-komplexumok körül. A komplexumok területén megfigyelt egyedek száma ugyanakkor valamivel magasabb volt: 6 ill. 35 kereső egyedet figyeltünk meg az A- ill. B-komplexumok területén (átlag = 0,02 egyed/perc, SD = $\pm 0,07$ az A-komplexumnál, átlag = 0,13 egyed/perc, SD = $\pm 0,27$ a B-komplexumnál).

Az egyedek aktivitása a kijáratokban sokkal intenzívebb volt (15. ábra): összesen 169 egyedet figyeltünk meg az A- (átlag = 1,28 egyed/kijárat és perc, SD = $\pm 1,89$) és 468 egyedet a B-komplexumnál (átlag = 3,54 egyed/kijárat és perc, SD = $\pm 4,29$). Mivel az arénákban túl alacsony volt az egyedek száma, csupán a kijáratokban mozgó egyedek aktivitását elemezhetjük a klimatikus tényezők változásának függvényében. A többszörös regresszió analízis eredményei alapján ($R^2 = 0,37$, $F = 10,28$, $p = 0,000$ az A-, és $R^2 = 0,18$, $F = 4,54$, $p < 0,05$, a B-komplexumnál, $n = 33$) a hőmérséklet emelkedése negatívan befolyásolja az egyedek aktivitását a kijáratokban: (1) A-komplexum beta = -0,62, $t = -4,4$, $p = 0,000$; (2) B-komplexum beta = -0,53, $t = -3,01$, $p < 0,01$. A páratartalom változásai

kevésbé voltak fontosak: (1) A-komplexum $\beta = 0,14$, $t = 0,99$, n.sz.; (2) B-komplexum $\beta = -0,25$, $t = -1,43$, n.sz.



15. ábra. A *L. psammophilus* egyedek aktivitása. A kijáratokban tevékenykedő egyedek számát összevontuk ($n = 4$ kijárat) komplexumonként. A kereső egyedek számát megfigyelésenként vontuk össze ($n = 33$), és minden olyan egyedet figyelembe vettünk, amelyet a komplexumok területén megfigyeltünk.

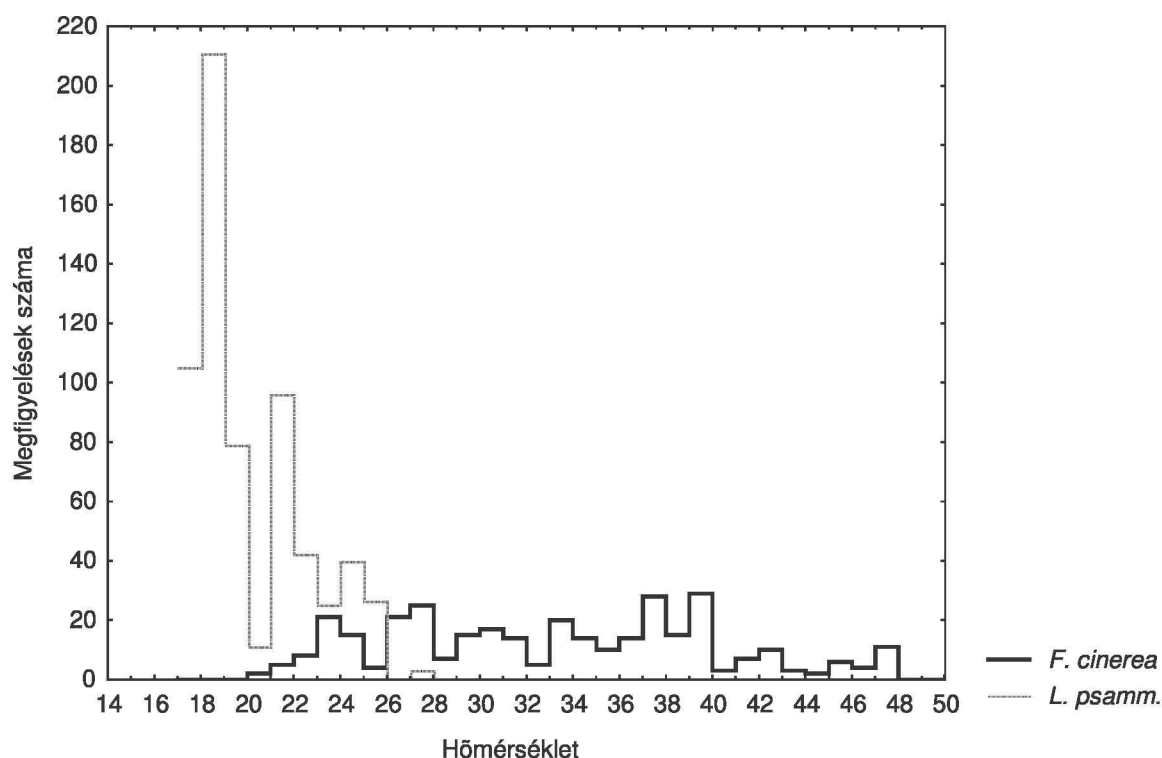
A kijáratokban mozgó egyedek aktivitása változó volt (15. ábra), főleg az alacsony hőmérsékleti tartományban volt intenzív $20,06^{\circ}\text{C}$ átlagos hőmérsékletnél ($\text{SD} = \pm 2,44$, $n = 637$), s $17-18^{\circ}\text{C}$ -nál csúcsosodott (16. ábra), illetve magas relatív páratartalomnál $71,18\%$ átlagos érték körül ($\text{SD} = \pm 13,5$, $n = 637$) (17. ábra). Az egyedek majdnem egész nap aktívak lehettek a nyílások környékén (15. ábra), mivel a csökkenő hőmérséklet szignálként szolgálhat a bejáratok tisztántartására, ugyanis a magasabb hőmérséklet hatására kiszáradó homokszemek könnyen beomlanak, és betömik a nyílásokat. A táplálékkeresési aktivitás ezzel ellentétben a nap vége felé kezdődött csupán.

A *F. cinerea* kolóniák körül észlelt *L. psammophilus* egyedek aktivitása megerősíti a fentieket. Összesen 26 egyedet figyeltünk meg az arénákban (21 ill. 5 egyedet *F. cinerea* kolóniák illetve *L. psammophilus* fészkek-komplexumok körül), és az aktivitás átlagos hőmérsékleti értéke $20,84^{\circ}\text{C}$ ($\text{SD} = \pm 5,31$), míg az átlagos relatív pártartalmi érték $74,77\%$ ($\text{SD} = \pm 16,55$) volt. A kereső egyedek alacsony száma miatt azonban a továbbiakban csak a nyílásokban mozgó egyedekre vonatkozó adatokat használhattuk a *F. cinerea*-val való összevetésre.

Azt vártuk, hogy a csalétkék jelenléte megváltoztatja az egyedek aktivitás-mintázatát. Valóban a kereső egyedek száma jelentős mértékben megnőtt: összesen 270-et figyeltünk meg tíz csalétken a tanulmányozott *L. psammophilus* fészkek-komplexumok és a *F. cinerea* kolóniák körül. A klimatikus preferenciák elemzésénél, kizárandó a rekrutálás hatását a csalétkéken végbemenő egyedszám-változásra, csak a prezencia-abszencia viszonyokat vettük figyelembe. Így az aktivitás átlaghőmérséklete 25,37°C (SD = $\pm 5,32$, n = 114), míg az átlagos relatív páratartalom 53,26% (SD = $\pm 14,43$, n = 114) volt, ami egyértelmű eltolódást mutatott a csalétkék hiányában észlelt klimatikus preferenciákhoz képest a magasabb hőmérsékleti (a maximális érték 36,2 vs. 27,1°C nudumban), és az alacsonyabb relatív páratartalmi értékek (a maximális érték 25 vs. 44% nudumban) felé.

Formica cinerea

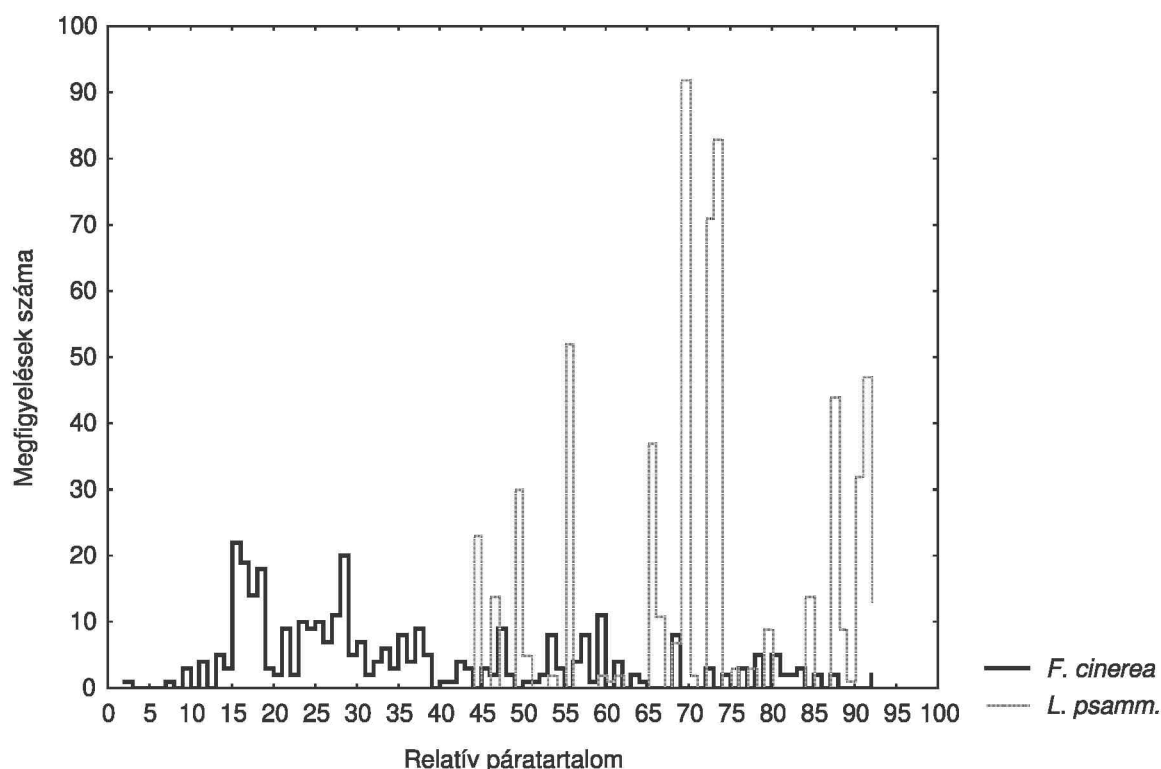
A *F. cinerea* dolgozók kereső aktivitásának klimatikus függését elemezve kiderült, hogy a homokfelszín hőmérsékletében és a levegő relatív páratartalmában beálló változások jelentős mértékben befolyásolják a keresési dinamikát (lásd az előző fejezetet). Az aktivitást általában fokozta a hőmérséklet emelkedése, míg a relatív páratartalom többnyire ellenkező hatással volt.



16. ábra. A *L. psammophilus* (a nyílásokban tevékenykedő egyedek az A- és a B-komplexumnál) és *F. cinerea* (a 25. kolóniánál kereső egyedek) aktivitásának hőmérsékleti tartománya.

A kereső aktivitás 9⁰⁰ és 10⁰⁰ körül csúcsosodott délelőtt, valamint délután 4⁰⁰ és 6⁰⁰ között nyáron, amikor a hőmérséklet általában 30° és 40°C között volt (16. ábra). A nap végén a hőmérséklet

csökkenésével párhuzamosan az aktivitás is lecsökkent. Ugyanakkor a nap közepén is beállt egy csökkenés, amikor a hőmérséklet gyakran meghaladta a 45°C-ot a homokfelszínen. A klimatikus preferenciákat a 25. kolónia esetében vizsgáltuk, mivel a nudum megfigyelések öt ismétlése jó közelítési lehetőséget biztosított (napi átlag = 0,29 egyed/aréna és perc, SD = $\pm 0,12$, n = 165, összegyűjtés = 336). Minden egyedi adat összesítésével az átlagos hőmérsékleti érték 33,22°C (SD = $\pm 6,93$, n = 336), míg a relatív páratartalom átlagértéke 35,73% (SD = $\pm 20,62$, n = 336) volt.



17. ábra. A *L. psammophilus* (a nyílásokban tevékenykedő egyedek az A- és a B-komplexumnál) és *F. cinerea* (a 25. kolóniánál kereső egyedek) aktivitásának relatív páratartalom tartománya.

Lasius psammophilus vs. *Formica cinerea*

A két faj klimatikus preferenciáinak összevetése azt mutatja, hogy a *F. cinerea* kereső egyedek magasabb hőmérsékletet (Mann-Whitney U-teszt $z = -24,52$, $p = 0,000$, $n_{Lps} = 637$, $n_{Fc} = 336$) (16. ábra) és alacsonyabb relatív páratartalmat (Mann-Whitney U-teszt $z = -20,49$, $p = 0,000$, $n_{Lps} = 637$, $n_{Fc} = 336$) (17. ábra) preferálnak nudum esetben. Nagyméretű táplálékforrások megjelenése esetében ugyanakkor a *L. psammophilus* aktivitása eltolódhat a *F. cinerea* által preferált tartomány felé.

A *L. psammophilus* aktivitásának összehasonlítása az A-komplexum (a 25. *F. cinerea* kolónia szomszédja) és a B-komplexum (kontroll, *F. cinerea* szomszéd nélkül) között lehetővé tette a *F. cinerea* szomszédság hatásának felmérését a *L. psammophilus*-ra. A *L. psammophilus* aktivitása

azonos dinamikával jellemezhető az A- és B-komplexumnál egyaránt (Pearson $r = 0,53$, $p = 0,000$, $n = 33$), de az egyedek száma magasabb volt a kontroll B-komplexumnál (Mann-Whitney U-teszt $z = -2,41$, $p < 0,05$, $n_{1,2} = 33$, 15. ábra).

A *L. psammophilus* jelenléte által a *F. cinerea* aktivitására gyakorolt hatást a *F. cinerea* dinamikájának összehasonlítása tette lehetővé a 24. (kontroll, *L. psammophilus* fészek-komplexum szomszédság nélküli) és a 25. kolóniák (az A-komplexum szomszédja) körül. Az esetek többségében a két kolónia kereső aktivitásának dinamikája nem korrelált azonos napokon (lásd előző fejezet). A *L. psammophilus* jelenlétének gátló (kisebb *F. cinerea* aktivitás a 25. kolónia körül), illetve fokozó (nagyobb *F. cinerea* aktivitás) hatását nem támasztotta alá a Mann-Whitney U-teszt eredménye (20. táblázat). A két kolónia körül zajló aktivitásban megmutatkozó különbségek előjelének változása egyéb tényezők hatását valószínűsíti.

20. táblázat. A *F. cinerea* aktivitásának összehasonlítása a 25. és 24. kolóniáknál nudum állapotban ($n = 33$, kétoldali teszt). Viszony: $>/<$ – több/kevesebb egyed a 25. kolóniánál, mint a 24. kolóniánál.

Dátum	Átlagok viszonya	Mann-Whitney U, z	Pearson r
július 11.	>	-2,51*	0,5**
július 16.	>	-3,01**	0,46**
július 21.	>	-1,77	0,23
július 26.	<	-0,76	0,19
július 31.	<	-4,02***	0,07

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,000$

Térbeli átfedések

Lasius psammophilus

Egyetlen *L. psammophilus* egyedet figyeltünk meg a 25. kolónia körüli arénákban az öt napos nudum vizsgálat alatt. Mindez azt sugallja, hogy a *L. psammophilus* nagyon ritkán hatol be a *F. cinerea* kolónia körüli területekre a közelségtől függetlenül. A *L. psammophilus* egyedek alacsony száma ($n = 20$ egyed) más *F. cinerea* kolóniák körül nudum megfigyelések során még inkább megerősíti a fentieket. Ráadásul az egyedek többségét ($n = 15$) külső körön elhelyezkedő arénákban figyeltük meg.

A fentieknek megfelelően *L. psammophilus* egyedek elsősorban a külső körön elhelyezett csalátkeken jelentek meg *F. cinerea* kolóniák körül. A *L. psammophilus* által megtalált tíz csalátkekből hét a külső körön helyezkedett el. Ez a dominált csalátkekre is vonatkozik: négy csalátke az ötből a külső körön helyezkedett el (lásd előző fejezet, 12. ábra).

Az A- és B-komplexumok körüli csalátke kísérletsorozat érdekes eredménnyel járt: csupán egyetlen *L. psammophilus*-t figyeltünk meg az A-komplexum körül. Ez annál is inkább meglepő, mivel a 25. kolónia környékén az előzőekben végzett csalátke kísérletek esetében a *L. psammophilus*

dominált egy másik csalétket (21. táblázat). Megjegyzendő azonban, hogy ez a csalétket egy *L. psammophilus* kijáratától 8 cm-re helyezkedett el.

A csalétek jelenléte a *L. psammophilus* aktivitását térben is szélesítheti. Míg nudum megfigyelések esetében csak kilenc arénában észleltünk *L. psammophilus*-t, addig összesen tizenegy csalétket találtak meg *L. psammophilus* egyedek. Azonban figyelembe véve azt a tényt, hogy csak öt esetben esett egybe a csalétek helye az előzőleg látogatott arénákéval, azt a következtetést vonhatjuk le, hogy a faj keresési stratégiáját nagy mértékű véletlenszerűség jellemzi. Ezt alátámasztja a dominált csalétek és a kiaknázó fészkek közötti távolságban megmutatkozó variabilitás (21. táblázat): néhány cm és 2 méter között változhatott a csalétek kolonizáló nyílásoktól való távolsága. E változékonyság ismeretében feltételezhetjük, hogy a *L. psammophilus*-nak minden csalétket meg kellett volna találnia, és dominálnia kellett volna az A- és B-komplexumok körül, holott ez nem következett be. A keresési stratégia furcsa, véletlenszerű jellegét emeli ki az a tény is, hogy a 24. kolónia körül a *L. psammophilus* által dominált 3. csalétek majdnem kétszer távolabb volt a kiaknázó fészkenyílástól, mint a 6. csalétek (45 cm), azonban a *L. psammophilus* dolgozók ez utóbbit mégsem fedezték fel, holott a rövidebb távolság optimálisabb kiaknázást tett volna lehetővé.

21. táblázat. *L. psammophilus* által elfoglalt csalétek *F. cinerea* kolóniák körül: (1) a *L. psammophilus* bejárat és a csalétek közötti távolság, (2) a csaléteken észlelt maximális egyedszám.

<i>F. cinerea</i> kolónia	Csalétek	Távolság (cm)	Max. egyedszám
25.	5.	8	120
24.	3.	95	100
5.	8.	187-188	52
8.	8.	150	43
8.	5.	4	14

22. táblázat. *F. cinerea* egyedek jelenléte a *L. psammophilus* A-komplexumhoz közel és tőle távol eső csaléteken a komplexum körül végzett csalétkes kísérletek során. Konstancia = előfordulások száma/megfigyelések száma (=33).

Csalétek	1	2	3	4	5	6	7	8
Távolság a <i>F. cinerea</i> kolóniától	távol	távol	közel	közel	távol	távol	közel	közel
Konstancia	0	0,06	0,36	0,18	0	0,51	0,94	0,09
Átlag	0	0,06	0,52	0,18	0	0,88	17,57	0,06
Max. egyedszám	0	1	2	1	0	4	37	1

Formica cinerea

A *F. cinerea* kereső egyedek términtázata a kolóniájuk körül szintén elemzés tárgyát képezte. Az egyedek száma általában csökkent a kolóniától távolodva (lásd előző fejezet, 11. táblázat), különösképpen a *L. psammophilus* fészkek-komplexumok szomszédságában levő 25. és a 8. kolóniák esetében. Ez a mintázat csalétek jelenlétében is fennállt (lásd előző fejezet).

A *L. psammophilus*-szal ellentétben a *F. cinerea* egyedeket nagy gyakorisággal figyelhattunk meg csalátkeken az A-komplexum körül, sőt a 25. kolóniához legközelebbi csalátken (7-es sz.) még rekrutálásra is sor került. Mindamellett a *F. cinerea* egyedek jelenléte itt is csak a kolóniájukhoz közeli forrásokon volt többé-kevésbé stabil (22. táblázat), és csupán a 7. csalátke kiaknázása volt folyamatos.

Lasius psammophilus vs. *Formica cinerea*

A *F. cinerea* egyedek términtázatában egyértelmű különbségek mutatkoztak a *L. psammophilus* komplexumok szomszédságában levő *F. cinerea* kolóniák esetében (8. és 25. kolóniák): itt mindig kevesebb *F. cinerea* volt a külső kör arénáiban csalátkek hiányában (lásd előző fejezet, 11. táblázat), ami nem volt feltétlenül érvényes a többi, kontrollnak is tekinthető *F. cinerea* kolónia esetében. Arra is kíváncsiak voltunk, hogy a 25. és a 8. kolóniák esetében vajon a *L. psammophilus* komplexumokhoz közeli foltokban ugyanannyi *F. cinerea* egyed található-e, mint a tőlük távoliakban. A közeli és távoli arénák száma 4-4 volt (2+2 a külső + belső körön a kolónia mindkét oldalán), és az egyedszámadatokat ennek megfelelően vontuk össze megfigyelésenként mindkét kolónia esetében. Az eredmények alapján elmondható, hogy a *L. psammophilus* komplexumokhoz közeli arénákban valóban kevesebb *F. cinerea* található az esetek túlnyomó többségében, mint a tőle távoli arénákban (Mann-Whitney U-teszt, $n = 33$ megfigyelés): $z \leq -3$, $p < 0,01$ a 25. kolóniánál négy esetben az öt napból, és $z = -3,6$, $p < 0,01$ a 8. kolóniánál.

A fentiekkel összhangban *F. cinerea* egyedeket ritkán figyelhattunk meg az A-komplexum területén csalátkek hiányában. A komplexum egész területén megfigyelt *F. cinerea* egyedek napi átlaga hat napos összesítésben lényegesen alacsonyabb volt (átlag = 0,14 egyed/perc, $SD = \pm 0,13$, $n = 6$, min = 0, max = 0,24 egyed/perc), mint a *F. cinerea* egyedek arénánkénti napi átlaga öt napos összesítésben (július 23-án csak az A-komplexumot vizsgáltuk) a 25. kolónia körül (átlag = 2,33 egyed/perc, $SD = \pm 1,01$, $n = 5$, min = 0,78, max = 3,39 egyed/perc) nudum megfigyelések idején. Ezek alapján a hipotézis, mely szerint a *F. cinerea* közelsége közvetlenül gátolhatná az A-komplexum aktivitását igencsak valószínűtlennek tűnik.

A 8. kolónia esetében, mely a *L. psammophilus* C-komplexum szomszédságában helyezkedett el, két aréna a külső körről a C-komplexum területén volt. Az itt megfigyelt *F. cinerea*-k száma szintén nagyon alacsony volt: 3 ill. 6 egyedet figyeltünk meg a két arénában csalátkek hiányában egész nap folyamán.

A csalátkek kihelyezése sem változtatott jelentősen ezen a helyzeten. Mindkét, *L. psammophilus* komplexummal szomszédos *F. cinerea* kolónia esetében (8. és 25. sz.), a *L. psammophilus* komplexumhoz közeli csalátkeket nem kolonizálták oly hatékonyan a *F. cinerea* egyedek, mint a távolabbiakat (Mann-Whitney U-teszt $z \geq 4,42$, $p < 0,01$, $n = 33$ a 25. a 8. kolóniánál). Az A-komplexum körüli csalátkes kísérletek szintén alátámasztották ezt a képet, hiszen *F. cinerea* egyedeket többnyire a kolóniájukhoz közeli forrásokon találtunk (22. táblázat), rekrutálást pedig

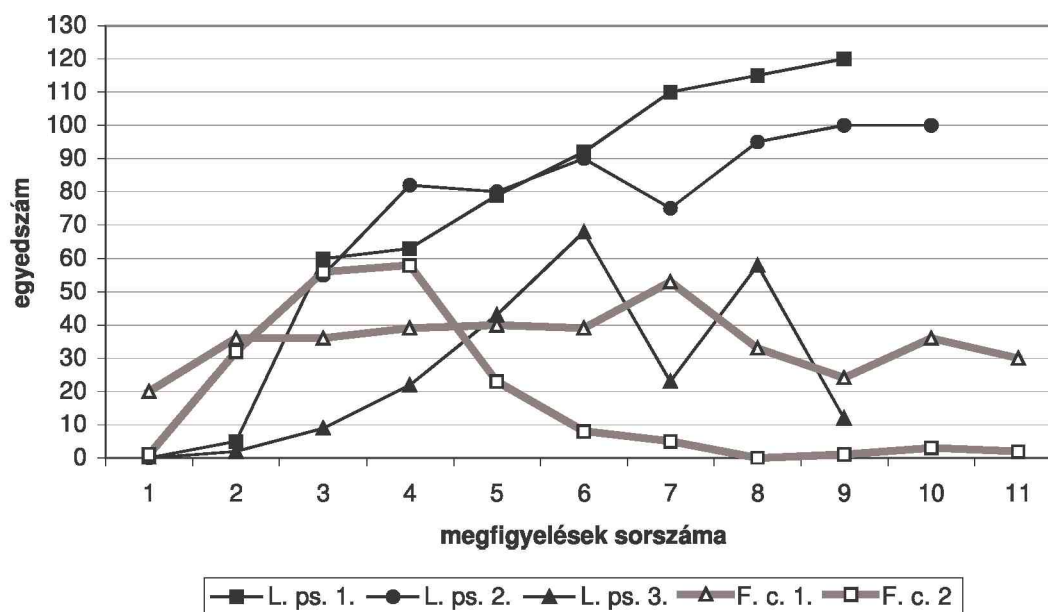
kifejezetten csak a hozzájuk legközelebbi csalétken (7. sz.) figyelhattunk meg, amely 23 cm-re volt a legközelebbi *F. cinerea* nyílástól.

23. táblázat. Mindkét faj jelenléte a *F. cinerea* kolóniák körül elhelyezett csalétkeken, és a különböző típusú interakciók (egyzettség).

Fajok	A megf. absz. gyakorisága (források száma)	Elfoglalt források száma	Az előf. absz. gyakorisága (források száma)	Békés együttélések absz. gyakorisága	A riválistól elűzve	Interspecifikus agresszió
<i>L. psammophilus</i>	114 (10)	5	13 (8)	9	8	2
<i>F. cinerea</i>	1453 (78)	74			1	5

Táplálékkeresési siker és interakciók

A csalétkes kísérletek egyértelműen azt mutatták, hogy a *F. cinerea* a legsikeresebb a források megtalálása és dominálása terén (23. táblázat). Ennek ellenére a *L. psammophilus* rekrutálási stratégiája hatékonyabb volt: maximális egyedszáma lényegesen nagyobb volt csalétkéken, mint a *F. cinerea*-é (18. ábra). A *L. psammophilus* jobb kommunikáción alapuló rekrutálási stratégiája lehetővé tette, hogy akár egyetlen dolgozó is mozgósítani tudjon megfelelően sok egyedet a felfedezett csalétek távolságától függetlenül.



18. ábra. A kiaknázási dinamika csalétkéken. *L. psammophilus*: 1 – 25. kolónia, 5. csalétek, este, 2 – 24. kolónia, 3. csalétek, este, 3 – 24. kolónia, 3. csalétek, délelőtt; *F. cinerea*: 1 – 8. kolónia, 3. csalétek, délelőtt, 2 – 24. kolónia, 4. csalétek, délelőtt.

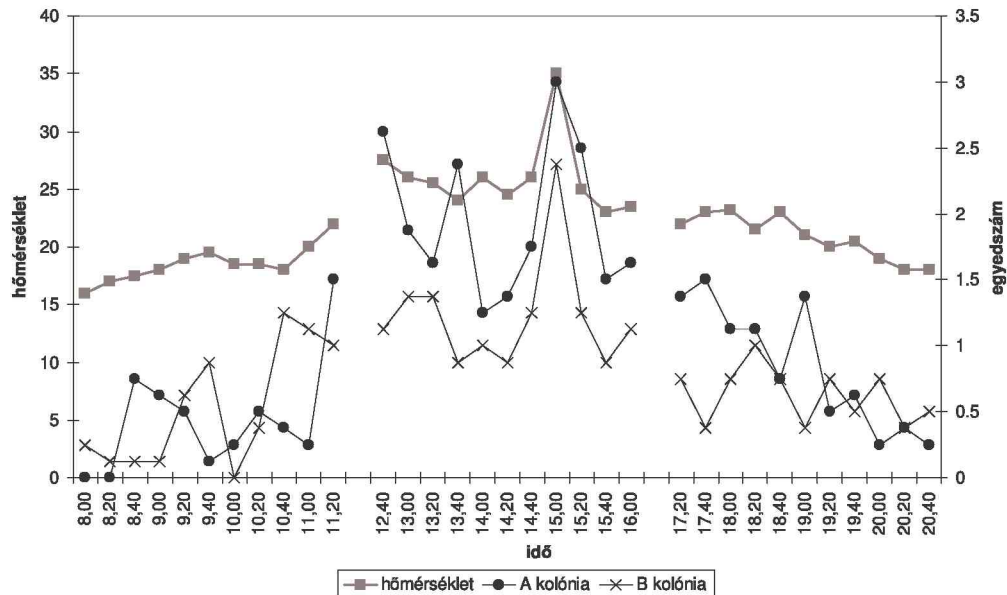
A kevés számú agresszív interakciót, melyre sor került csalátkeken, általában a *F. cinerea* nyerte (24. táblázat), bár kivételesen ennek ellenkezője is előfordulhatott. Ha azonban a *L. psammophilus* már monopolizált egy forrást, akkor a *F. cinerea* nem tudott közbelépni általában, dominanciája ellenére sem. Ilyen esetekben gyakran kölcsönös interakcióra sem került sor, hanem a *F. cinerea* dolgozók általában elriadtak a *L. psammophilus* egyedektől.

Csalátkek hiányában egyszer figyeltük meg a *F. cinerea* agresszióját *L. psammophilus* irányába. A konfliktus egy zsákmánydarab miatt robbant ki: egy pókot cipelő *F. cinerea* dolgozó visszatértében kolóniájához (3. kolónia) beleesett egy *L. psammophilus* kijáratba 2002. július 10-én. A *L. psammophilus*-ok rögtön megtámadták a *F. cinerea*-t betolakodónak véelve. A nyílás közelében található más *F. cinerea* dolgozókat riasztotta a megtámadott által kibocsátott hangyasav, s míg néhányan a segítségére siettek, más egyedek a 3. kolónia irányába távoztak. Kevesebb, mint fél óra alatt egy diffúz *F. cinerea* csapat jött a kolónia felől a harcolók segítségére, az előző fejezetben már ismertetett őjáratokhoz hasonlóan. A küzdelem rögtön elkezdődött, de a nagy méretbeli különbségek előnyben részesítették a *L. psammophilus*-t, hiszen a támadó *F. cinerea* egyedekre ráakaszkodó védőkön a támadók ritkán tudtak fogást találni. Így tulajdonképpen a csata vereséggel végződött a *F. cinerea* szempontjából. Még egy-két *F. cinerea* egyed is elpusztult a harc során, míg a *L. psammophilus* fészek látszólag veszteség nélkül úszta meg a harcot. A konfliktus végét a *L. psammophilus* nyílás beomlása jelentette, az így keletkező apró kráter körül csak néhány *F. cinerea* egyed maradt őrködni. A *L. psammophilus* nyílás még július 18-án, több mint egy héttel a konfliktus után is zárva volt, és semmi jel nem utalt aktivitásra. Így veszteségei és pillanatnyi veresége ellenére tulajdonképpen a *F. cinerea* elérte, hogy a *L. psammophilus* feladja egy kijáratát, legalábbis egy ideig, vagyis hosszú távon győztesként került ki a konfliktusból. Említésre méltó, hogy ez a *L. psammophilus* kijárat 567 cm-re volt a 3. kolónia legközelebbi kijáratától, s így nyugodtan feltételezhetjük, hogy amennyiben konfliktusra került volna sor bármikor is a 25. kolónia és a szomszédos A-komplexum között, vagy a 8. kolónia és a szomszédos C-komplexum között, akkor minden bizonnyal a *F. cinerea* arra kényszeríthette volna előbb-utóbb a *L. psammophilus* fészkeket, hogy arrébb költözzenek, vagy legalábbis az aktivitás csökkenését idézte volna elő a nyílások egy részénél egy bizonyos időre, a fenti konfliktushoz hasonlóan.

PLASZTIKUS KIAKNÁZÁS ÉS KOMPETÍCIÓS VISZONYOK A *FORMICA BALCANINA* HANGYAFAJNÁL

A *F. balcanina* közismerten a zavart élőhelyeket kedveli, s különösképpen a laza talajú területeken található nagy denzitásban (Markó 1998). A nagyfokú antropogén zavarásnak kitett területek mellett (pl. városok), folyópartokon, gyér növényzettel fedett sivatagos területeken is előfordulhat. Ezt a kettősséget próbáltuk tükrözni a vizsgálat céljából kiválasztott kolóniák esetében is. Négy kolóniát vizsgáltunk a romániai Kissebes falu (Kolozs megye, 500 m) mellett található kőbánya néhány éve felhagyott meddőhányóin. Bár ebben az esetben állandó zavarásról nem beszélhetünk, de, tekintve, hogy a meddőhányók felszínét még mindig alig borítja növényzet (főleg kakukkfű – *Thymus sp.*), illetve a kavicsos salakon egészen vékony talajréteg található, még mindig a zavarás hosszú távú hatása érződik. Ez a hangyafauna összetételében is tükröződik (Kiss és Mátis 2002), hiszen a zavarástűrő/kedvelő *F. balcanina* és *Tetramorium caespitum* dominálja egyértelműen a hangyaközösséget. Két kolónia vizsgálatára (A és B a továbbiakban) 2001 júniusában került sor. Újabb két kolóniát (C és D a továbbiakban) tanulmányoztunk csalétkes hiányában 2001 júliusában, de a beálló erős esőzés miatt a megfigyelés sorozatot meg kellett szakítanunk 12 megfigyelés után. Ennek ellenére ezt az adatsort is felhasználtuk a továbbiakban egyes elemzéseknél. E két kolónia körül újabb megfigyelés sorozatra került sor 2001 augusztus elején, ezúttal a megfigyelés sorozat az első megfigyelés (8^{00} - 8^{20}) kivételével teljes volt csalétkes hiányában és jelenlétében egyaránt. További kolóniákat vizsgáltunk a fentitől eltérő élőhelyen, a szintén erdélyi Székelykál falu (Maros megye, 400 m) területén található egyik szőlős déli kitettséggű teraszának felső szélén. Bár ez a terület is zavartnak tekinthető, hiszen a szőlőt időszakonként kapálják, illetve a szélén kaszálnak, de a laza, homokos talajréteget, illetve a növényzetet ezen kívül alapvetően nem éri jelentős antropogén behatás. Ennek megfelelően az itt kialakuló hangyaközösség sokkal természetesebb képet mutat, amint azt a vizsgálatok is igazolták. Az eddig azonosított fajok (Markó nem közölte) alapján elmondható, hogy egy tipikus melegkedvelő, szubmediterrán jellegű hangyaközösség alakult itt ki. Jellemző módon a *F. balcanina* a szőlős szélén a kapálás és kaszálás folytán létrejött, növényzettel gyérebben borított területen található nagyobb denzitásban. Összesen négy kolóniát vizsgáltunk, kettő esetében (A és B a továbbiakban) sikerült teljes megfigyelés-sorozatot végezni csalétkes hiányában és jelenlétében egyaránt 2001 június közepén, azonban a fennmaradt két kolónia (C és D a továbbiakban) körül csupán nudum vizsgálatokat végeztünk 2001 szeptember elején (31 megfigyelésre került sor), a csalétkes kísérleteket a beálló esőzés lehetetlenné tette. A nudum

adatsorok azonban így is jelentős segítséget nyújtottak a táplálékkeresési mintázat elemzésében a kolóniák körül.



19. ábra. A *F. balcanina* dinamikája (megfigyelésenkénti átlagegyedszám) a talajfelszín hőmérsékletének változásával párhuzamosan a szélekelykái A és B kolóniáknál nudumban.

Klimatikus hatások és términtázat

A *F. balcanina* melegkedvelő faj, és ez a kereső aktivitás dinamikájában is megmutatkozott (19. ábra). Reggel az aktivitás gyenge volt a kolóniák körül, majd a hőmérséklet emelkedésével párhuzamosan fokozódott, s végül a déli csúcs után a hőmérséklet csökkenésével együtt újra csökkent az esti mélypontig. Eltérően a *F. cinerea*-tól itt nem tapasztalhattunk déli visszaesést, valószínűleg annak köszönhetően, hogy a hőmérséklet nem ért el szélsőségesen magas, 50°C körüli értékeket. Az egyszerű grafikus elemzés által előrejelzett összefüggéseket a többszörös regresszió analízis egyértelműen megerősítette (24. táblázat), hiszen csupán egyetlen kolónia esetében nem volt szignifikáns az összefüggés az aktivitás és a klimatikus tényezők között. A hőmérséklet hatása hangsúlyosabb a páratartaloméhoz képest. A páratartalom növekedése negatívan hat az aktivitásra, a hőmérséklet emelkedése viszont fokozza a kereső tevékenységet.

A kereső egyedek száma egyértelműen nagyobb volt a kolónia közelében (25. táblázat), s ez a különbség többnyire szignifikáns volt. Ugyanakkor az egyedek arénák közötti eloszlása valamivel kiegyenlítetlenebb volt a kolóniákhoz közeli foltokban, mint a távoliakban (25. táblázat). A kolóniáktól távolodva a keresési erőfeszítés nem válik egyenletessé a kolóniákhoz közeli foltokhoz képest, csupán a foltok lefedésében megmutatkozó különbségek mérséklődnek. A különböző foltokban kifejtett keresés intenzitása sem mutat stabil jelleget (20. ábra), a kolóniák többségénél az

egyedszám-fluxus változó, főleg a székelykáli kolóniáknál, csupán a kissebesi C és D kolóniák mutatnak stabilitást. Ennek értelmében a keresési aktivitás nem csupán térben mutat kiegyenlítettlen képet, de az egyes foltokon keresztül haladó forgalom intenzitása is időben változónak minősül.

24. táblázat. A *F. balcanina* aktivitása és a klimatikus tényezők (homokfelszín hőmérséklete és a levegő relatív páratartalma) közötti összefüggések csalétek hiányában; többszörös regresszió analízis.

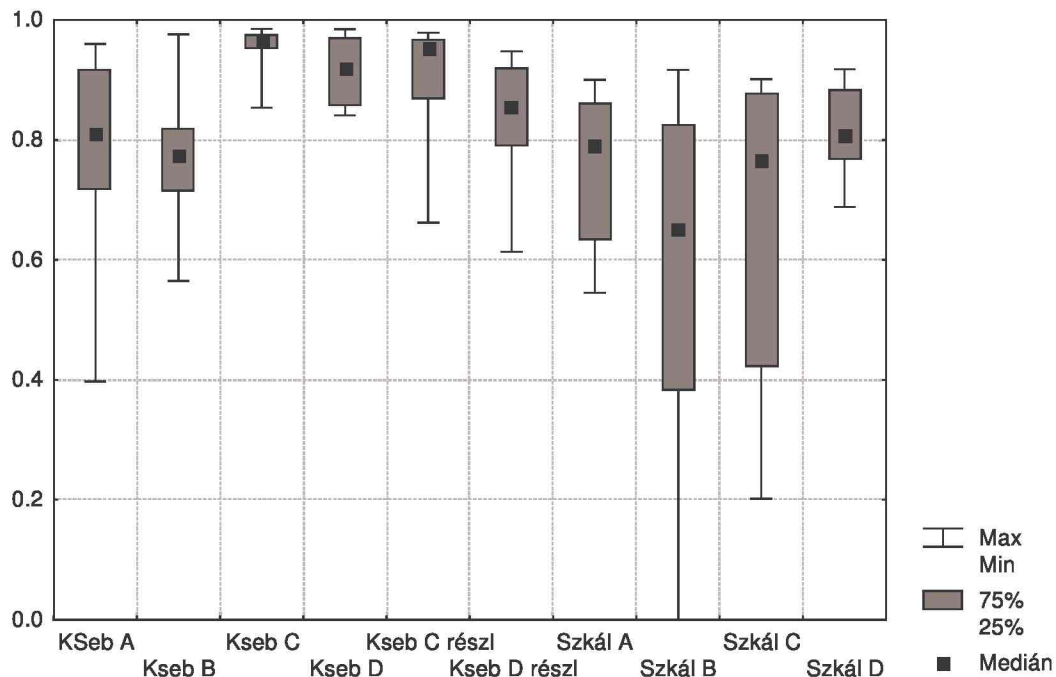
Kolónia	Klimatikus tényező	beta, t	R ² , F
KISSEBES			
A n = 33	°C	0,68, 3,79**	0,35, 9,58**
	RH%	0,1, 0,58	
B n = 33	°C	0,8, 4,69***	0,39, 11,24***
	RH%	0,38, 2,2*	
C n = 12	°C	-	n.sz.
	RH%	-	
D n = 12	°C	1,08, 3,61**	0,6, 9,33**
	RH%	0,39, 1,29	
C ism. n = 32	°C	0,55, 2,45*	0,45, 13,8***
	RH%	-0,18, -0,79	
D ism. n=32	°C	0,37, 1,36	0,28, 6,99**
	RH%	-0,23, -0,86	
SZÉKELYKÁL			
A n = 33	°C	0,66, 3,11**	0,78, 58,56***
	RH%	-0,24, -1,13	
B n = 33	°C	1, 3,7*	0,65, 30,88***
	RH%	0,2, 0,73	
C n = 31	°C	0,35, 2,72*	0,89, 123,94***
	RH%	-0,63, -4,95***	
D n = 31	°C	0,83, 3,69**	0,66, 30,16***
	RH%	0,002, 0.01	

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,001$

25. táblázat. A *F. balcanina* egyedek eloszlása a kolóniáktól való távolság függvényében nudumban. Az egyedek számát összevontuk külön-külön a belső és külső körre megfigyelésenként, majd átlagoltuk a Mann-Whitney U-teszt esetében (n = 33 megf. az esetek többségében). A egyedek arénák közötti eloszlásának kiegyenlítetttségét Kruskal-Wallis ANOVA-val teszteltük külön a két kör arénáira ($n_{b,k} = 4$ aréna).

Kolónia	Belső	Külső	Mann-Whitney z	Kruskal Wallis χ^2	
				Belső	Külső
KISSEBES					
A, n = 33	1,92 (0,84)	0,66 (0,44)	-5,93***	54,54***	29,46***
B, n = 33	1,49 (0,54)	0,57 (0,43)	-5,66***	74***	7,72
C, n = 12	4,04 (0,76)	1,62 (0,6)	-4,17***	18,38***	14,14**
D, n = 12	2,27 (0,8)	1,31 (0,8)	-2,64**	24,88***	10,94*
C, n = 32	6,21 (1,4)	2,55 (0,73)	-6,59***	27,82***	38,04***
D, n = 32	4,01 (1,23)	1,95 (0,94)	-5,36***	86,03***	35,33***
SZÉKELYKÁL					
A, n = 33	1,31 (0,96)	0,84 (0,76)	-2,01*	20,4***	30,7***
B, n = 33	0,96 (0,76)	0,63 (0,38)	-1,54	64,57***	52,9***
C, n = 31	2,1 (1,35)	0,98 (0,89)	-3,24**	48,37***	40,97***
D, n = 31	3,85 (2,45)	0,91 (0,9)	-4,45***	36,99***	1,65

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,001$



20. ábra. A *F. balcanina* egyedek arénánkénti keresési intenzitásának kiegyenlítetttsége a vizsgált kolóniák körül – Shannon-Wiener entrópia. A max.entrópia érték 5,04 a kissebesi valamint a székelkályi A és B kolóniáknál; 3,58 ill. 5 a kissebesi C és D kolóniáknál részleges ill. teljes vizsgálatnál; 4,9 a székelkályi C és D kolóniák esetében. Rövidítések: Kseb – Kissebes, Szkál – Székelkály.

Táplálékkeresési siker és prediktabilitás

A tanulmányozott *F. balcanina* kolóniák egyedei minden csalétket felfedeztek (26. táblázat), de az általuk rekrutálással egyértelműen dominált csalétek száma meglepően alacsony. Az a tény, hogy a kolóniáktól távolodva a kereső egyedek száma csökken tükröződik a vizsgált kolóniák által dominált csalétek térbeli elhelyezkedésében is, hiszen a dominált források többnyire a kolóniákhoz közeli (26. táblázat). Ugyanakkor egyes kolóniák távoli forrásokat is domináltak, s ezzel párhuzamosan csupán egy-két közeli csalétket aknáztak ki, ami némileg árnyalja az előbbi képet: a kolóniák korántsem „tudtak” optimalizálni a kiaknázott források kolóniától való távolságát illetően.

Az arénákban és a nekik megfelelő csaléteken észlelt átlagegyedszámok összevetése (Spearman rang-korreláció) a kiaknázási mintázat előre nem jelezhető jellegét látszik megerősíteni. Csupán a kissebesi A és a székelkályi B kolónia esetében találtunk szignifikáns hasonlóságot a két mintázat között ($r \geq 0,762$, $p < 0,05$).

A kiaknázási mintázat nem mutatott egyértelműen stabil jelleget: csak a kissebesi C kolóniánál találtunk egész napra vonatkoztatható stabil kiaknázási mintázatot (Spearman $r \geq 0,78$, $p < 0,05$ mindhárom periódusra) periódusonként összevetve a *F. balcanina* átlagegyedszámát a csaléteken ($n = 8$ csalétek). Részleges stabilitást mutatott a források kiaknázása a kissebesi A

kolóniánál ($r \geq 0,76$, $p < 0,05$, 1. vs. 2. ill. 3. periódus) és a B kolóniánál, ahol csupán a 2. és a 3. periódus mintázata mutatott hasonlóságot ($r = 0,87$, $p < 0,01$).

26. táblázat. A tanulmányozott *F. balcanina* kolóniák által felfedezett és rekrutálás által dominált csalétek száma és helye (b – belső, k – külső), valamint a riválisok által dominált csalétek száma és helye.

Kolónia	A vizsgált kolónia által felfedezett	A vizsgált kolónia által dominált	Rivális kolónia által dominált	Más faj által dominált
Kissebes				
A	b = 4, k = 4	b = 1, k = 1	b = 1	b = 1, k = 1
B	b = 4, k = 4	b = 2, k = 1	-	b = 3, k = 3
C	b = 4, k = 4	b = 4	k = 3	k = 1
D	b = 4, k = 4	b = 2	k = 2	b = 3, k = 2
Székelykál				
A	b = 4, k = 4	b = 4*, k = 3*	b = 1*, k = 2*	b = 2, k = 3**
B	b = 4, k = 4	b = 2, k = 1	k = 1	b = 2, k = 3

* egy forrást közösen dominált a vizsgált és egy idegen *F. balcanina* kolónia

** egy csalétket két idegen faj közösen dominált

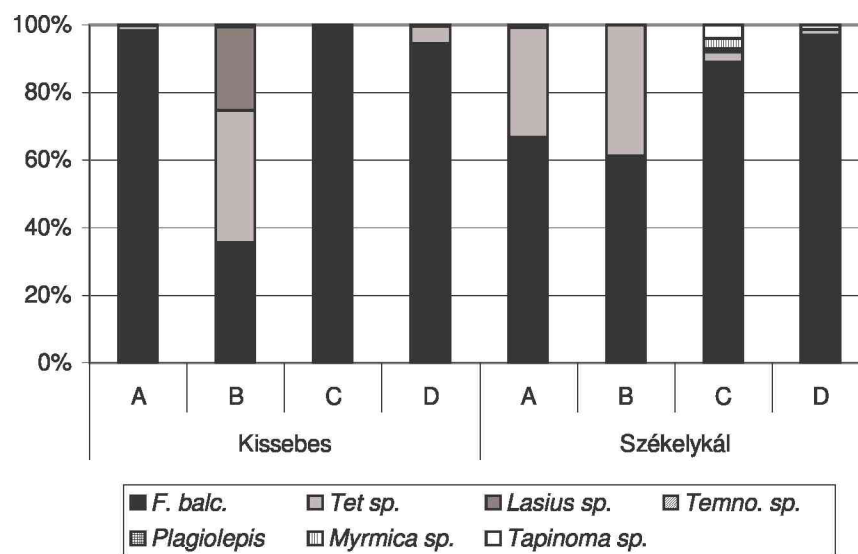
27. táblázat. A leggyakoribb hangyafajok megfigyelésenkénti átlagegyedszáma (SD) arénánként v. csalétkenként (n = 33 megf. a legtöbb esetben) csalétek hiányában és jelenlétében a tanulmányozott *F. balcanina* kolóniák körül: n – nudum, cs – csalétek, n.cs. – nem volt csalétkes megfigyelés.

Fajok és kolóniák	A		B		C		D	
	n	cs	n	cs	n	cs	n	cs
Kissebes								
<i>Formica balcanina</i>	1,29 (0,55)	2,6 (1,65)	1,03 (0,37)	1,63 (1,12)	4,38 (0,91)	6,19 (2,82)	2,98 (0,96)	8,3 (3,99)
<i>Tetramorium caespitum</i>	0,02 (0,05)	1,42 (2,31)	1,14 (1,01)	8,32 (4,29)	0,01 (0,05)	8,08 (4,57)	0,16 (0,21)	10,1 (4,24)
<i>Lasius niger</i>	0,003 (0,02)	-	0,72 (0,31)	0,93 (1,82)	-	-	-	-
<i>Temnothorax sp.</i>	-	-	0,01 (0,04)	0,56 (0,85)	-	-	-	-
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	-	-	-	0,11 (0,18)	-	-	-	-
<i>Myrmica sabuleti</i>	-	-	0,004 (0,02)	-	0,01 (0,05)	0,03 (0,08)	0,01 (0,04)	0,03 (0,1)
Székelykál								
<i>Formica balcanina</i>	1,08 (0,81)	5,39 (4,01)	0,79 (0,48)	2,54 (1,53)	1,54 (1,04)	n. cs.	2,38 (1,55)	n. cs.
<i>Tetramorium cf. rhenanum</i>	0,53 (0,29)	0,59 (1,01)	0,5 (0,33)	1 (1,46)	0,05 (0,09)	n. cs.	0,04 (0,08)	n. cs.
<i>Tapinoma erraticum</i>	0,01 (0,04)	0,79 (1,61)	-	0,01 (0,04)	0,07 (0,13)	n. cs.	0,03 (0,07)	n. cs.
<i>Myrmica sp.</i>	-	-	-	-	0,05 (0,08)	n. cs.	0,004 (0,02)	n. cs.
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	-	-	-	0,52 (1,51)	0,02 (0,05)	n. cs.	-	n. cs.

Riválisok és kompetíciós siker

A tanulmányozott *F. balcanina* kolóniák körül egyértelműen ez a faj dominált csalétek hiányában (27. táblázat, 21. ábra), de ugyanakkor nagy gyakorisággal volt jelen a *Tetramorium sp.*. Ezt a két faj követték lényegesen kisebb egyedszámban és gyakorisággal egyéb fajok. A kissebesi C és D kolóniák körül végzett részleges nudum vizsgálatok alatt is a *F. balcanina* dominanciáját figyeltük meg (C kolónia: átlag = 2,83, SD = $\pm 0,49$ / D kolónia: átlag = 1,79, SD = $\pm 0,64$), a *Tetramorium caespitum* igen alacsony egyedszámban volt jelent (C kolónia: átlag = 0,01, SD = $\pm 0,04$ / D kolónia = 0,07, SD = $\pm 0,08$).

A székelykál kolóniák körül, az élőhely természetközeli voltának köszönhetően, egyéb fajok is előfordultak szórványosan csalétek hiányában is, mint: az A kolóniánál egy *F. fusca* egyedet figyeltünk meg egy távoli arénában, a B kolóniánál egy *Messor structor*-t és három *Temnothorax* egyedet egy ill. két távoli arénában, a C kolóniánál három *Lasius* egyedet, egy *Solenopsis fugax*-ot és egy *Camponotus piceus*-t egy-egy távoli arénában, valamint a D kolóniánál egy *Myrmica schencki*-t szintén egy távoli arénában.

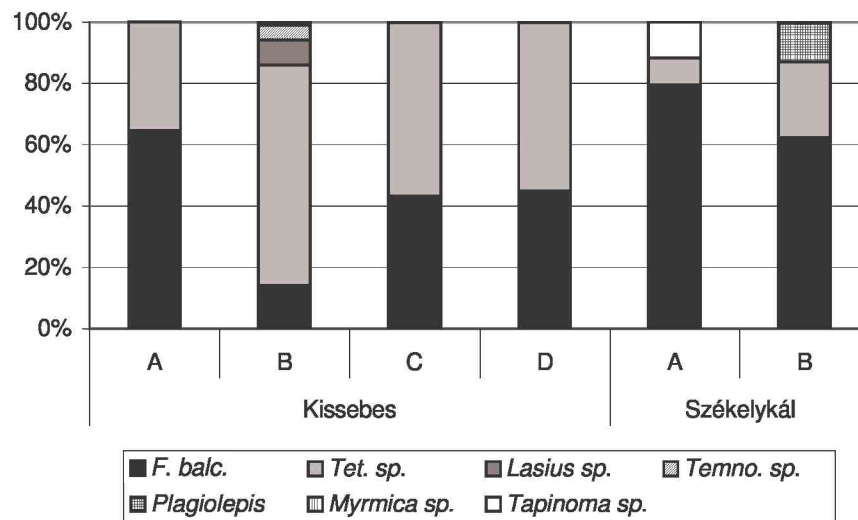


21. ábra. Különböző hangyafajok előfordulási gyakorisága (megfigyelésenkénti átlagegyedszámok alapján) a tanulmányozott *F. balcanina* kolóniák körül nudumban.

A csalétek jelenléte jelentősen árnyalta a fenti képet, elsősorban a kissebesi kolóniáknál, ahol a *Tetramorium caespitum* jelenléte több nagyságrenddel megnőtt és a kolóniák többsége körül egyértelműen dominált számbelileg. Érdekes módon Székelykálban a *F. balcanina* fenntartotta a *status quo*-t ezzel szemben (27. táblázat, 22. ábra). Természetesen a csalétek a többi faj

viszonylatában is fontos változásokat idéztek elő egyeseknek növelve jelenlétét, illetve bizonyos fajok a csalátkeken nem jelentek meg egyáltalán.

A tanulmányozott kolóniák körül észlelt más fajok dinamikája csekély mértékben mutatott bármiféle kapcsolatot a *F. balcanina* napi dinamikájával csalátke hiányában. Az arénánkénti és percenkénti átlagegyedszámok Spearman rang-korrelációs vizsgálata a kissebesi kolóniáknál semmiféle összefüggést nem bizonyított. A székelykáli kolóniák esetében egyértelmű negatív összefüggést találtunk a *Tetramorium cf. rhenanum* és a *F. balcanina* között az A és B kolóniáknál ($r \leq -0,36$, $p < 0,05$, $n = 33$). Emellett a *Myrmica* sp. és a *F. balcanina* napi dinamikája is ellentétes jellegekkel rendelkezett a C kolóniánál ($r \leq -0,39$, $p < 0,05$, $n = 31$), akárcsak a *Tapinoma erraticum*-é a D kolónia körül ($r = -0,47$, $p < 0,01$, $n = 31$).



22. ábra. Különböző hangyafajok előfordulási gyakorisága (megfigyelésenkénti átlagegyedszámok alapján) a tanulmányozott *F. balcanina* kolóniák körül csalátkeken.

Az idegen fajok téreloszlása nem mutatott egyöntetű képet, amennyiben együtt kezeljük őket. Csalátke hiányában az idegen fajokhoz tartozó egyedek száma között nincs szignifikáns különbség a *F. balcanina* kolóniák szélétől való távolság függvényében (28. táblázat). Kivételt csupán a székelykáli B és D kolónia képez, ahol a külső körben szignifikánsan több más fajhoz tartozó egyed volt. Ezzel szemben viszont ugyanitt az A kolóniánál pontosan ennek ellenkezőjét tapasztaltuk. A helyzet megváltozott csalátke jelenlétében, de korántsem olyan egyértelműen, mint várható volt (28. táblázat). Bár a kissebesi kolóniák többségénél szignifikánsan kevesebb más fajhoz tartozó egyed fordult elő a *F. balcanina* kolóniákhoz közeli forrásokon, ugyanott a B kolóniánál ennek fordítottját találtuk. A nudum megfigyeléseknek ellentmondani látszik a téreloszlásbeli különbségek hiánya csalátke jelenlétében a székelykáli kolóniáknál (28. táblázat).

28. táblázat. Egyéb fajok egyedeinek eloszlása (megfigyelésenkénti átlagegyedszámok átlaga, SD zárójelben) a tanulmányozott *F. balcanina* kolóniák körül. n. cs. – nem volt csalétkes megfigyelés

Kolónia	Nudum			Csalétek		
	Belső	Külső	Mann-Whitney z	Belső	Külső	Mann-Whitney z
KISSEBES						
A, n = 33	0,04 (0,11)	0,02 (0,09)	-0,82	0,22 (0,85)	2,62 (4,2)	-2,1*
B, n = 33	1,88 (1,75)	1,89 (0,78)	-0,61	12,5 (7,56)	7,36 (6,28)	-2,65**
C, n = 12	0	0,02 (0,07)	-1	n. cs.	n. cs.	n. cs.
D, n = 12	0,04 (0,1)	0,12 (0,17)	-1,38	n. cs.	n. cs.	n. cs.
C, n = 32	0,01 (0,06)	0,04 (0,13)	-0,52	0,01 (0,04)	16,23 (9,06)	-7,3***
D, n = 32	0,23 (0,36)	0,11 (0,15)	-1,4	7,8 (4,69)	12,47 (4,74)	-3,58***
SZÉKELYKÁL						
A, n = 33	0,76 (0,52)	0,33 (0,27)	-3,52***	0,86 (1,35)	1,91 (3,31)	-0,26
B, n = 33	0,2 (0,22)	0,82 (0,6)	-5,31***	1,2 (2,2)	1,88 (3,63)	-1,36
C, n = 31	0,2 (0,29)	0,22 (0,28)	-0,52	n. cs.	n. cs.	n. cs.
D, n = 31	0,02 (0,1)	0,14 (0,21)	-2,76**	n. cs.	n. cs.	n. cs.

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,001$

29. táblázat. Szignifikáns különbségek egyes rivális fajok egyedeinek térbeli eloszlásában (a megfigyelésenkénti átlagegyedszámok átlaga, SD zárójelben) a tanulmányozott *F. balcanina* kolóniák körül. n. cs. – nincs csalétkes megfigyelés

Kolónia	Nudum			Csalétek		
	Belső	Külső	Mann-Whitney z	Belső	Külső	Mann-Whitney z
KISSEBES						
A						
Tetramorium	0,04 (0,11)	0	-2,05*	0,22 (0,85)	2,62 (4,2)	-2,1*
B						
Tetramorium	1,81 (1,79)	0,48 (0,42)	-3,05**	11,17 (6,41)	5,48 (3,27)	-3,53***
Lasius	0,04 (0,12)	1,4 (0,63)	-7,2***	0	1,86 (3,64)	-4,68***
Temnothorax	-	-	-	1,11 (1,69)	0,01 (0,06)	-3,8***
Plagiolepis	-	-	-	0,22 (0,34)	0,01 (0,04)	-3,82***
C						
Tetramorium	-	-	-	0,01 (0,04)	16,16 (9,14)	-7,11***
Myrmica	-	-	-	0	0,06 (0,17)	-2,31*
D						
Tetramorium	-	-	-	7,78 (4,7)	12,43 (4,81)	-3,54***
SZÉKELYKÁL						
A						
Tetramorium	0,76 (0,52)	0,3 (0,25)	-3,91***	-	-	-
B						
Tetramorium	0,2 (0,22)	0,8 (0,6)	-5,21***	-	-	-
Tapinoma	-	-	-	0	0,03 (0,08)	-2,05*
Plagiolepis	-	-	-	0	1,04 (3,02)	-2,77**
D						
Tapinoma	0	0,06 (0,14)	-2,31*	n. cs.	n. cs.	n. cs.

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p = 0,000$

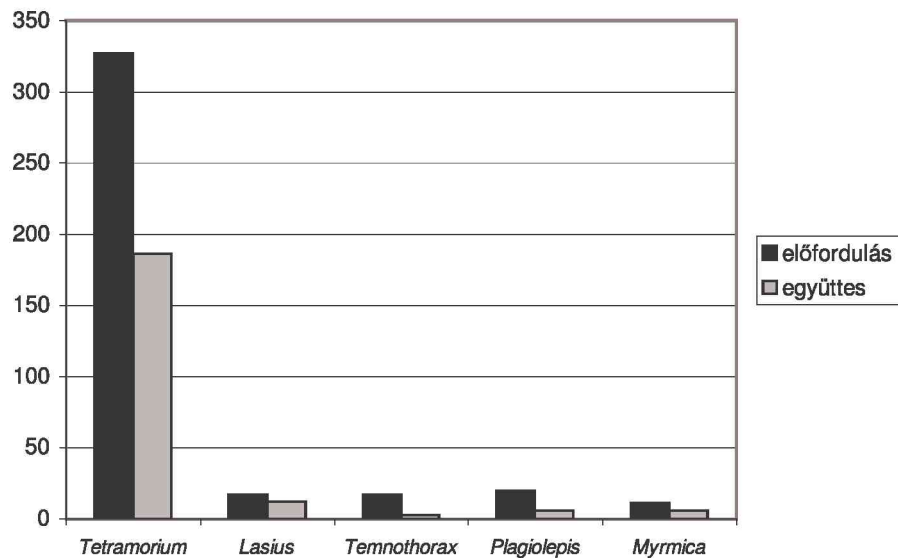
Fajonkénti lebontásban a kép sokkal értelmezhetőbbé válik (29. táblázat), hiszen kivülálglik, hogy legkevésbé negatív – sőt paradoxális módon akár pozitívként értelmezhető – hatással a

Tetramorium egyedekre van a *F. balcanina* kolóniák közelsége. Ugyanakkor az agresszív fajként ismert *Tapinoma erraticum* és a *Lasius* fajok valamivel nagyobb számban vannak jelen a kolóniáktól távol. A csalétek megjelenése azonban a helyzetet furcsamód nem teszi egyértelművé: a *Tetramorium* sp. ambivalens viselkedése megfoszt az általánosítás lehetőségétől (29. táblázat). Érdekes módon még az olyan szubmisszív fajok is, mint a *Plagiolepis* és a *Temnothorax* fajok nagyobb egyedszámban jelenhetnek meg a *F. balcanina* kolóniák közvetlen közelében elhelyezett forrásokon. Valószínűleg ezek kis testmérete miatt tűrte el őket a lényegesen nagyobb mértékben a *F. balcanina* a kolóniáihoz közel. Hasonló jelenséget Gallé (szem. közl.) is tapasztalt a *F. polycтена* és a *Temnothorax* sp. viszonyában. Az előzőektől eltérően az agresszív *Lasius* fajok és a *Tapinoma erraticum* ezúttal is a távolabbi forrásokon jelenik meg szignifikánsan magasabb számban.

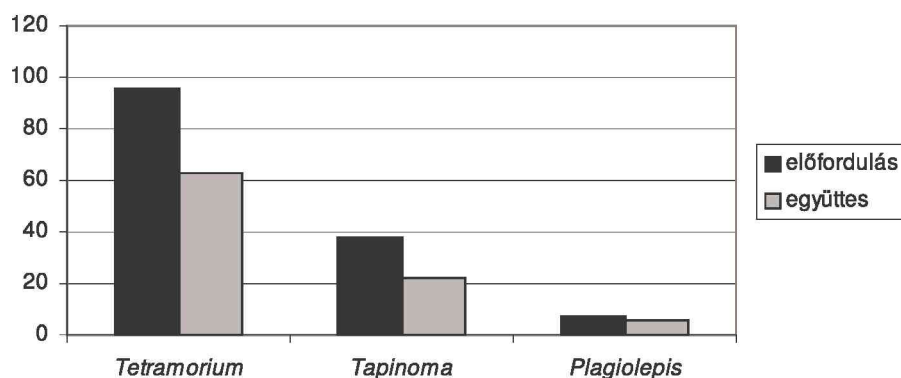
30. táblázat. A különböző hangyafajok abszolút gyakorisága csaléteken (a felfedezett csalétek száma a belső és a külső körben) a tanulmányozott *F. balcanina* kolóniák körül (n = 8 csalétek x 33 megfigyelés = 264 megfigyelés/kolónia, kivétel Kissebes C és D, ahol n = 256). Rövidítések: F. balc. – *Formica balcanina*, Tet. sp. – *Tetramorium* sp., Temno. – *Temnothorax* sp., Plagio. – *Plagiolepis pygmaea*, Myrmica – *Myrmica* sp., Tapi – *Tapinoma erraticum*.

Kolónia	<i>F. balc.</i>	<i>Lasius</i> sp.	<i>Tet</i> sp..	<i>Temno.</i>	<i>Plagio.</i>	<i>Myrmica</i> sp.	<i>Tapi.</i>
Kissebes							
A	203 (8)	-	18 (1, 1)	-	-	-	
B	162 (8)	17 (0, 1)	126 (4, 3)	17 (1, 1)	20 (2, 1)	-	
C	234 (8)	-	38 (1, 2)	-	-	5 (0, 1)	
D	191 (8)	-	145 (3, 4)	-	-	6 (2, 1)	
Székelykál							
A	214 (8)	-	39 (4, 2)	-	-	-	34 (3, 2)
B	176 (8)	-	57 (8)	-	7 (0, 1)	-	4 (0, 1)

A különböző fajok által felfedezett csalétek téreloszlása (30. táblázat), illetve a különböző fajok előfordulási gyakorisága a forrásokon is heterogén képet mutatott. A *F. balcanina* és a *Tetramorium* sp. közötti furcsa, némileg ellentmondásos viszony fennállását megerősítik a csalétkes kísérletek, hiszen a *Tetramorium*-ok által látogatott források jó néhány esetben a belső körön helyezkedtek el, illetve egy „szélsőséges” esetben (Székelykál B kolónia) az összes csalétket látogatták. A különböző fajok forrásokon való abszolút előfordulását összevetve a *F. balcanina*-val való együttes előfordulás gyakoriságával (23-24. ábra) azt várhatnánk, hogy egyes fajok csakis a *F. balcanina* hiányában forduljanak elő csaléteken, amennyiben erős és állandóan fennálló negatív kapcsolat van közöttük. Ennek ellenére megállapíthatjuk, hogy a legtöbb faj esetében az együttes előfordulási arány viszonylag magas (23. ábra). Még az agresszív *Lasius niger* is viszonylag gyakran fordul elő *F. balcanina*-val együtt. Természetesen az együttes előfordulás során ettől függetlenül akár összetűzésekre is sor kerülhetett.



23. ábra. Idegen fajok abszolút gyakorisága csaléteken és együttes előfordulása a *Formica balcanina*-val Kissebesen a tanulmányozott A, B, C és D kolóniák körül (összevont adatok). Rövidítések: előfordulás = abszolút gyakoriság, együttes = együttes előfordulás *F. balcanina*-val.

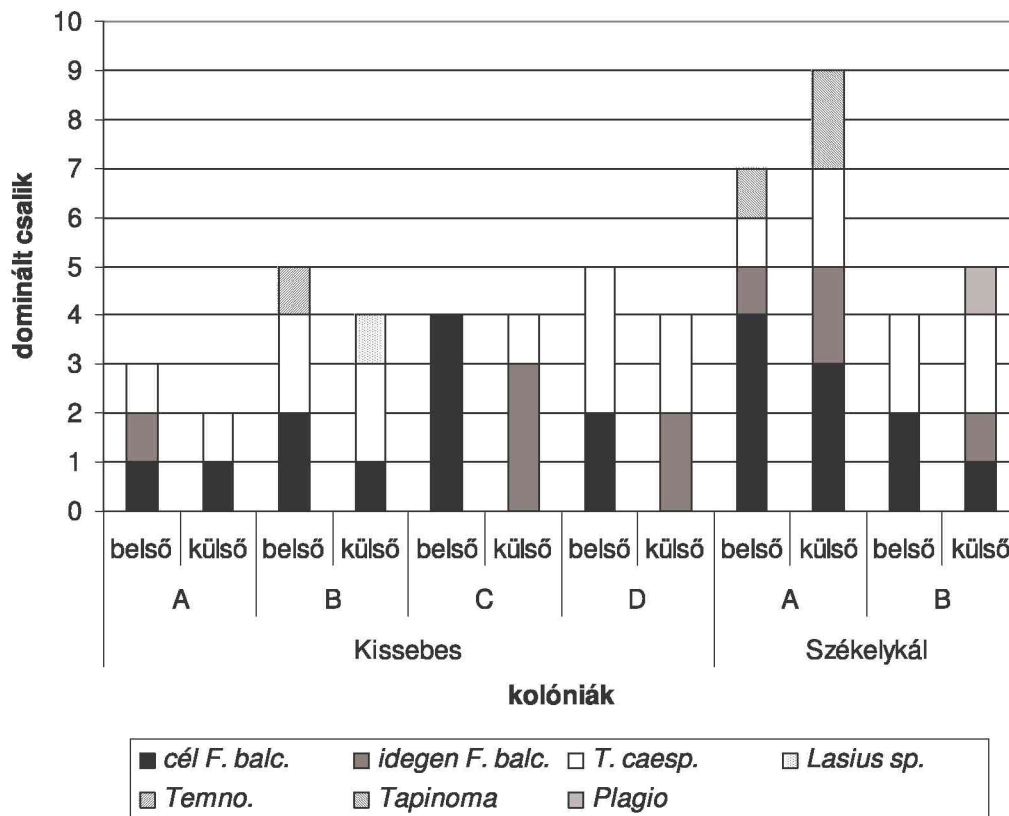


24. ábra. Idegen fajok abszolút gyakorisága csaléteken és együttes előfordulása a *Formica balcanina*-val Székelykálban a tanulmányozott A és B kolóniák körül (összevont adatok). Rövidítések: előfordulás = abszolút gyakoriság, együttes = együttes előfordulás *F. balcanina*-val.

Siker és konfliktusok

A nudumban kapott eredmények alapján a *F. balcanina* dominanciáját prediktáltuk a csaléteken. Ennek ellenére egyértelművé vált, hogy a *Tetramorium sp.* képes fordítani a kockán. Ez a faj egyértelműen túlsúlyban volt a csaléteken a kissebesi kolóniák körül, illetve némileg megerősödött jelenléte Székelykálban is (27. táblázat, 25. ábra). Rivális *F. balcanina* kolóniák is

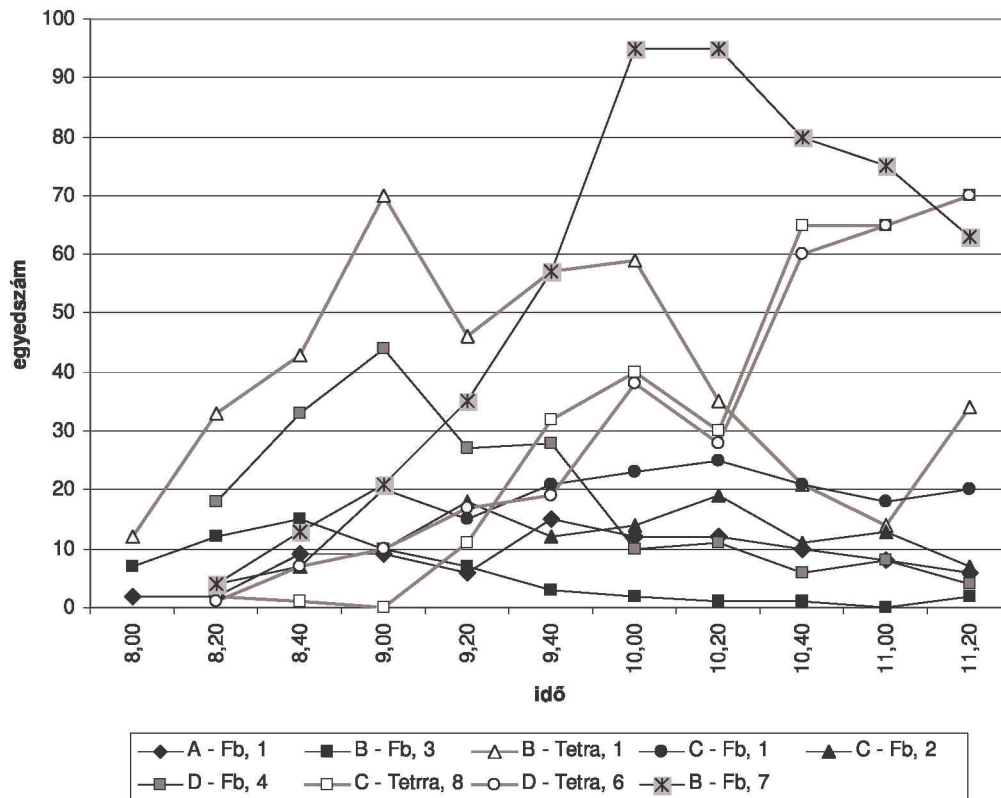
jelentős számú forrást uraltak. Számos esetben még a kolóniákhoz közeli csalétket is sikerrel monopolizálták idegen *F. balcanina* vagy *Tetramorium* kolóniák. Különösen szélsőséges példa erre a kissebesi D kolónia, ahol a csalétek többségét *Tetramorium*-ok aknázták ki. Azonban akár a szubmisszív *Temnothorax* sp. is sikerrel dominált közeli csalétket. Az agresszív *Tapinoma erraticum* tömeges jelenléte a székelykáli A kolónia esetében szintén egyértelműen jelzi, hogy a *F. balcanina* saját kolóniai körül nem kifejezetten sikeres a források megtartásában.



25. ábra. A különböző fajok által dominált csalétek száma és helye tanulmányozott *F. balcanina* kolóniák körül.

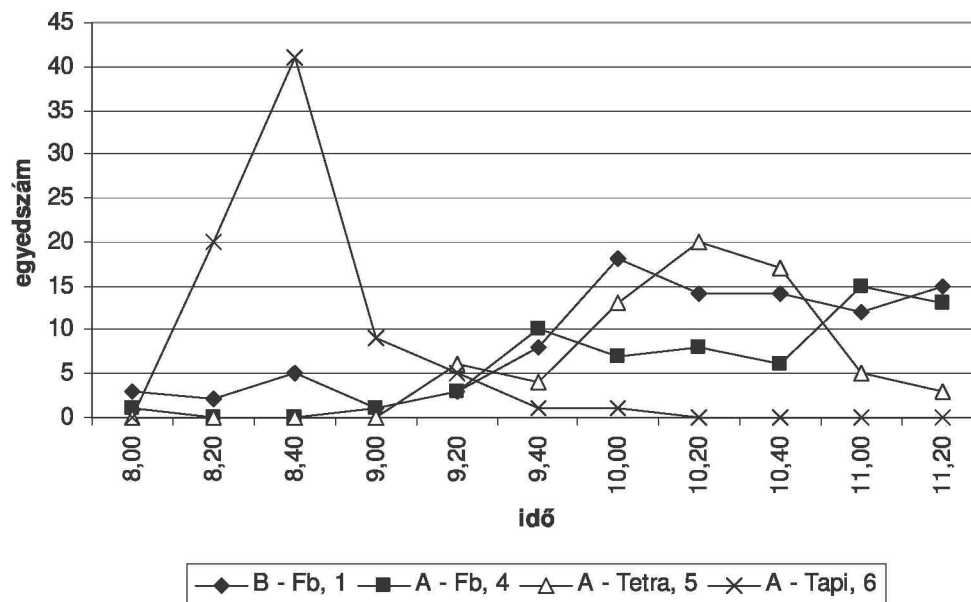
A *F. balcanina* rekrutálási stratégiájának, kommunikációs rendszerének kevésbé hatékony volta akadályozhatja ugyanakkor a csalétek fölötti monopólium biztosítását, ha egyedszáma lassabban fut fel csaléteken, mint a többi fajé (Markó és Czechowski 2004). Mivel rekrutálásra főként az első periódusba került sor, ezért erre a periódusra vonatkozó néhány reprezentatív egyedszámgörbe (26-27. ábra) megerősíteni látszik a fenti felvetés helyességét. A fő rivális *Tetramorium* sp. hatékony kommunikációs stratégiája eredményeképpen e faj egyedszámának a változása a forrásokon a tömeg-rekrutálásra jellemző szigmoid görbéhez hasonló. Ezzel szemben a *F. balcanina* egyedszáma az általa dominált forrásokon lassú, inkább lineárisan növekvő tendenciát mutat, ami a kommunikáció és a rekrutálás deficitese voltára utal, s a kiaknázás hangsúlyosabban

individuális jellegére. Csupán abban az esetben találtunk igen hatékony, tömeg-rekrutálásra utaló kiaknázási mintázatot a *F. balcanina*-nál, ha idegen kolónia monopolizált egy adott forrást (26. ábra, 6. görbe). Feltételezhetjük, hogy amennyiben egy kolónia csupán egyetlen forrásra koncentrál, akkor a rekrutálás hatékonysága nő, míg több forrás párhuzamos kiaknázása csökkenti ezt a hatékonyságot.



26. ábra. A kiaknázás dinamikája csaléteken a tanulmányozott *F. balcanina* kolóniák körül *F. balcanina* és *Tetramorium caespitum* által dominált forrásokon Kissebesen a délelőtti periódusban. A 6. görbe egy idegen *F. balcanina* által dominált csaléteken zajló dinamikát jelöl. Rövidítések: A, B, C, D – kolóniák neve, Fb – *F. balcanina*, Tetra – *T. caespitum*, számok – a csalétek sorszámai.

A fenti heterogén kép a kompetitív kapcsolatok intenzitását prediktálja. Konfliktusokat már csalétek hiányában is megfigyeltünk, ami egyértelműen felfokozott kompetíciós helyzetre utal. Intraspecifikus agressziókra Kissebesen és Székelykálban egyaránt sor került: Kissebesen egy esetre a belső körben és ötre a külső körben, míg Székelykálban csupán a külső körben került sor két konfliktusra. Interspecifikus agressziót csupán a *Tetramorium sp.* egyedekkel szemben figyelhetünk meg, s ezek minden esetben a *F. balcanina* egyértelmű győzelmével értek véget. Két konfliktusra került sor a belső kör arénáiban és egyre a külső körben Kissebesen, míg Székelykálban a belső körben csupán egy agresszív találkozást figyelhetünk meg, és hármat a külső körben.



27. ábra. A kiaknázás dinamikája *F. balcanina*, *Tetramorium cf. rhenanum* és *Tapinoma erraticum* által dominált csalátkeken Székelykálban a délelőtti periódusban. Rövidítések: A, B – kolóniák neve, Fb – *F. balcanina*, Tetra – *T. cf. rhenanum*, Tapi – *Tapinoma erraticum*, számok – a csalátkek számai.

A nudumban észlelt interakciók alapján csalátkeken a legtöbb összeütközésre előreláthatóan saját fajtársakkal illetve a *Tetramorium sp.* egyedekkel szemben kerülhet sor. Valóban az intraspecifikus konfliktusok nagyon gyakoriak voltak a csalátkeken (31. táblázat). Az interspecifikus konfliktusok számát tekintve jelentős eltérés mutatkozott azonban a két terület kolóniái között (31. táblázat). Míg Kissebesen például az interspecifikus nyílt agressziók száma dominált (98 vs. 46 intraspecifikus), addig Székelykálban pontosan a fordított kép alakult ki (33 vs. 53 intraspecifikus): $\chi^2 = 19,35$, $p = 0,000$ ($df = 1$). Ez egyértelműen arra utal, hogy a kissebesi kolóniák körül az intraspecifikus versengést háttérbe szorították más fajok, s elsősorban a *T. caespitum*-mal való konfliktusok domináltak.

Érdekes módon az interspecifikus konfliktusok helyében is eltérés mutatkozott a két terület kolóniái között. Kissebesen a legtöbb direkt agresszióra a távoli (62 vs. 36 közeli) csalátkeken került sor, míg Székelykálban a közeli csalátkeken figyeltük meg a legtöbb összeütközést (12 vs. 21 közeli): $\chi^2 = 7,27$, $p < 0,01$ ($df = 1$). Az intraspecifikus nyílt konfliktusok helyszínei mindkét terület kolóniái esetében egyértelműen a távoli csalátkek voltak (Kissebes: 16 közeli vs. 30 távoli; Székelykál: 19 közeli vs. 34 távoli), s ebben a két terület között nem mutatkozott különbség ($\chi^2 = 0,01$, n.sz., $df = 1$). Mindez arra is visszavezethető, hogy idegen *F. balcanina* kolóniák eleve többnyire a távoli csalátkeken jelentek meg (25. ábra), így itt adódott elsősorban lehetőség a konfliktusra. Ez a tény viszont újfent megerősíti egy intraspecifikus gátlási zóna meglétét.

31. táblázat. Különböző fajok *F. balcanina*-val való interakcióinak gyakorisága csalátkeken, a résztvevő egyedek száma (ny – a *F. balcanina*-val szemben megnyert, v – a *F. balcanina*-val szemben elvesztett konfliktusok).

Fajok		Közvetlen agresszió		Elriadás	
		belső	külső	belső	külső
Kissebes					
<i>Formica balcanina</i>		16	30	4	10
<i>Tetramorium caespitum</i>	ny	28	43	30	47
	v	7	12	-	-
<i>Lasius niger</i>	ny	-	6	-	2
	v	-	1	-	-
<i>Temnothorax sp.</i>	v	-	-	1	-
<i>Plagiolepis pygmaea</i>	v	1	-	-	-
Székelykál					
<i>Formica balcanina</i>		19	34	4	2
<i>F. fusca</i>	v	-	4	-	-
<i>Tetramorium cf. rhenanum</i>	v	15	6	1	-
<i>Tapinoma erraticum</i>	v	6	2	1	2

A legpregnansabb kettősség a *F. balcanina* interspecifikus viselkedésében mutatkozott. Míg a székelykáli kolóniáknál minden interspecifikus konfliktusból győztes félként került ki, addig a kissebesi kolóniáknál többnyire a rivális fajok nyertek (77 nyertes vs. 21 elvesztett nyílt konfliktus), s ez a csalátkekről elriasztott egyedek számában is megmutatkozott. A *F. balcanina* alárendeltsége különösképpen a *Tetramorium caespitum*-mal szemben volt hangsúlyos Kissebesnél, mivel Székelykálban egyértelműen dominált. Az a tény, hogy az agresszív *Lasius niger* többnyire nyerni tudott a *F. balcanina*-val szemben nem meglepő, viszont Székelykálban a *Tapinoma erraticum*-mal való konfliktusok *F. balcanina* számára pozitív kimenetele újfent a faj ambivalens viselkedését jelzi. Bár a fentiek alapján a *F. balcanina* források fölötti dominanciája volt várható az idegen fajokkal szemben Székelykálban, a dominált források aránya mégsem különbözött lényesen a két populáció között ($\chi^2 = 0,01$, n.sz., df = 1).

DISZKUSSZIÓ

Bármely hangyafaj táplálkozási stratégiájának elemzése során meg kell határoznunk az individuális és koloniális összetevőit a létrejött mintázatoknak, valamint az ökológiai, és ezen belül is főként a hangyaközösségi feltételeket, melyek között az adott stratégia érvényesült (Cogni és Oliveira 2004). Nem territoriális fajokra elsősorban az opportunist és sztochasztikus stratégia jellemző, hiszen a nagyméretű stabil táplálékforrásokat a territoriális fajok általában kisajátítják, amennyiben az adott hangyaközösségben jelen vannak. Mivel vizsgált fajaink lokálisan és európai skálán is gyakoriak, eredményeink alapján lehetőségünk nyílik e fajok, és rajtuk keresztül általában a nem territoriális fajok stratégiai plasztikusságának bizonyos mértékű jellemzésére.

Keresési mintázatok időben és térben

Napi dinamika

A hangyák aktivitását jelentős mértékben befolyásolják a klimatikus tényezők (lásd Gallé 1975, Hölldobler és Möglich 1980, Elmes 1982, Czechowski 1985, Sudd 1987, Fernández-Escudero és Tinaut 1998, Markó és Kiss 2002, Cogni és Oliveira 2004, Markó és Czechowski 2004). Az aktivitás azonban nem feltétlenül változik szoros összefüggésben a klimatikus tényezőkkel, hiszen bizonyos fajok csak adott klimatikus tartományokban aktiválódnak e tartományon belül pedig az adott faj belső aktivitási ritmusa, a fényviszonyok, a táplálékmenyiség, vagy akár a kompetitív és predációs kontextus is meghatározhatja a dinamikát. 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 (Markó és Kiss 2002, Markó és Czechowski 2004). Az élőhelyek nyílt vagy zárt jellegének eltérő hatását a legjobban a *M. rubra* esete illusztrálja, ahol a nyílt élőhelyen vizsgált populációnál egyértelműen kimutatható a hőmérséklet és a páratartalom hatása, míg ugyanazon faj zárt erdőben élő kolóniái esetében kevésbé vagy egyáltalán nem (Markó és Kiss 2002).

Az őrdögtői réten vizsgált *M. ruginodis* kolóniáknál a klimatikus hatások és az aktivitás közötti közvetlen összefüggések hiánya valószínűleg a gyorsan változó hegyvidéki körülményeknek köszönhető, illetve, mint azt a későbbi csalétkes vizsgálatok is igazolták, akár a *M. ruginodis*-ra

nehezedő kompetitív nyomás is módosíthatja az aktivitást (Kiss és Markó 2003). A *F. cinerea* esetében említésre méltó, hogy nem csupán klimatikus változások, hanem más, valószínűleg belső, koloniális tényezők is hatnak az aktivitásra, amint ezt az azonos napon vizsgált kolóniák közötti különbségek is illusztrálják. Legkésebb bizonyíték más tényezők fontosságára azonban az ösvényeken zajló forgalom esetében körvonalazható, mely, úgy tűnik, nem függ oly mértékben a hőmérséklet és a relatív páratartalom változásaitól, s az észlelt mintázat néha koloniális szinten konzervatív akár egy hónapnyi időszakra nézve is. Mindez feltehetően az ösvények célpontjával szolgáló forrás stabilitásának és kiszámíthatóságának köszönhető, mely kifizetődővé teszi a szuboptimális klimatikus körülmények közötti kiaknázást is. Ezzel szemben a szabad talajfelszínen való keresés sikeressége a két *Formica* faj esetében a hőmérséklet emelkedésétől függ, hiszen az itt előforduló források, pl. rovartetemek, mennyisége a hőmérséklettel párhuzamosan nőhet, illetve a zsákmányállatok aktivitását negatívan befolyásolhatja a két *Formica* faj számára még elviselhető magas hőmérséklet és alacsony páratartalom, akárcsak a termofil *Proformica longiseta* esetében (Fernández-Escudero és Tinaut 1998). A túl magas hőmérséklet (50°C) azonban már szuboptimálisnak számít (Markó és Czechowski 2004). A táplálékforrások elérhetőségének aktivitásmódosító hatása érhető tetten a *L. psammophilus* esetében is, ahol a csalétek megjelenése eltolhatja az aktivitást az egyébként nem kedvelt tartományok felé (Markó és Czechowski 2004).

A különböző hangyafajok eltérő klimatikus preferenciáinak fontos szerepe lehet a kiélezett kompetíció elkerülésében (Czechowski és Pisarski 1988, Fernández-Escudero és Tinaut 1998, Orr és mtsai. 2003). Ez teszi lehetővé az együttélést a *F. cinerea* és a *L. psammophilus* esetében (Markó és Czechowski 2004), s ehhez hasonló jelenséggel találkozunk a *M. rubra* és a *Lasius niger* (Czechowski 1985), valamint a *Camponotus ligniperda* és a *F. exsecta* fajpár esetében is (Czechowski és Pisarski 1988). Posztkompetitív niche-szegregációra utal viszont az a tény, hogy a *M. ruginodis* aktivitása negatívan korrelál más fajok dinamikájával az ördögtői B kolóniánál, ahol a legerősebb a ránehezedő interspecifikus kompetíciós nyomás. Hasonló mechanizmus eredményezi a *F. fusca* és a *Myrmica* fajok aktivitásának eltolódását territoriális *Formica* fajok jelenlétében (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Savolainen 1990, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Savolainen 1991, Czechowski és Vepsäläinen 1999).

Térpreferenciák

Az egyedek téreloszlása a források felfedezési valószínűségét mutatja egy adott foltra és egy adott időszakra vonatkozóan (Detrain és mtsai. 1999, Azcárate és Peco 2003, Mody és Linsenmair 2003, Wehner és mtsai. 2004). A felfedezési valószínűség a kolóniától való távolsággal csökkenhet, s emellett azt is feltételeztük, hogy azonos távolságra levő foltok keresők általi lefedettségük kiegyenlített lesz, mivel így a legbiztosabb bármilyen efemer táplálékforrás (pl. rovartetem)

felfedezése (Czechowski 1985). Márpedig nem territoriális, és adott körülmények között szubdomináns fajok efemer források felhasználására alapoznak jelentős mértékben. A legjobb stratégia tehát a források gyors és hatékony felfedezése a hierarchiában magasabb rangú fajok előtt (de Vroey 1980, Vepsäläinen és Pisarski 1982, Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen 1991, Czechowski és Vepsäläinen 1999). Természetesen a feltételezett ideális állapotnak a reális helyzet sokszor csak részben felel meg, hiszen akár előzetes pozitív vagy negatív tapasztalatok is előidézhetnek bizonyos térszegmens iránti preferenciát, s a tapasztalatokon alapuló térpreferencia jelentős mértékben csökkenti a keresés költségét (Sudd és Franks 1987). Preferencia esetében viszont várható, hogy egy adott foltban a keresési intenzitás viszonylag stabil legyen.

Az eredmények alapján egyértelművé vált majdnem minden esetben, hogy a tanulmányozott fajok denzitása valóban nagyobb kolóniáik közelében. Kivétel a *L. psammophilus*, ahol az egyedek minimális aktivitása a keresés erősen esetleges jellegét hangsúlyozza (Markó és Czechowski 2004). A *M. rubra* bezdini populációja esetében feltehetően a magas kolóniadenzitás eredményezte a nagy egyedsűrűséget a kolóniák közötti ütközőzónákban, s ez vezetett a közeli és a távoli foltok azonos lefedettségéhez egyes kolóniák körül (Markó és Kiss 2002, Kiss és Markó 2003).

Az egyedek eloszlása általában kiegyenlítetlenebb volt a kolóniák közelében (Markó és Kiss 2002, Markó és Czechowski közl. alatt). 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. Ilyen stratégia ismeretes a sivatagi *Cataglyphis* fajoknál, ahol az egyedek a kolóniáktól távolodva egyre szélesebb zónát fednek le, a kiindulási irányok pedig előző pozitív tapasztalatokon alapulnak (Dillier és Wehner 2004, Wehner és mtsai. 2004). Hasonló ösvények ismertek a *Pheidole militicida*-nál (Hölldobler és Möglich 1980), az *Atta cephalotes*-nél (Hölldobler és Wilson 1986), a *Camponotus sericeus*-nál (Mody és Linsenmair 2003), s a *Lasius niger*-nél is ismert a területhűség (Verron 1980).

A *M. rubra* esetében egyértelműen azt tapasztaljuk, hogy a kolóniától távoli foltok lefedettsége kiegyenlített többnyire (Markó és Kiss 2002). A többi fajnál is általában az egyenetlenségek mérsékeltebbek a kolóniához közeli foltokhoz képest, ami arra utal, hogy itt már szélesebb körű kereső aktivitás zajlik. Az egyenetlenségek a kolónia körüli foltok időben eltérő táplálékellátottságára is utalhatnak (Biesmeijer és Ermers 1999, Detrain és mtsai. 1999, Azcárate és Peco 2003, Mody és Linsenmair 2003). A *F. cinerea*-ra jellemző nagyfokú kiegyenlítetlenség összefüggésben lehet a keresés különösen nagy költségével a szabad homokfelszínen, ami szintén megzavaró tényező, s ez előidézi a *F. cinerea* csak bizonyos, előzetes pozitív tapasztalat alapján preferált sávokban való keresését (Creswell és mtsai. 2000, Wehner és mtsai. 2004).

A keresési intenzitás stabilitása foltonként változó jelleget mutat. A *M. rubra* esetében többnyire nagyfokú a stabilitás (Markó és Kiss 2002), míg a *M. ruginodis* esetében csökkent mértékű, csupán az ojtózi populáció esetében magasabb. A magyarázat egyszerűnek tűnik: nagyobb

egyedszámú kolóniák körül stabilabb intenzitású kereső aktivitást tapasztalunk, mivel nagyobb mennyiségű kereső egyed mozgósítható a nap folyamán, s ezek viszonylag stabilan fedik le a foltokat, míg a kis kolóniák (pl. *M. ruginodis* Székelykálban és Ördögtónál) körül foltonként és periódusonként változik a kereső egyedek száma. A *F. cinerea* és a *F. balcanina* esetében is a keresési intenzitás térbeli stabilitása inkább koloniális, mintsem faji jellegnek tekinthető. A különböző típusú források eltérő hatása ez esetben is megmutatkozik, hiszen a *F. cinerea* ösvényein mindig intenzívebb és kiegyenlítettebb a napi forgalom a kolóniák körüli foltokban zajló kereséssel szemben.

A siker prediktabilitása

A kolóniák közelében észlelt nagyobb egyedsűrűség a kolóniához közeli források erőteljesebb kiaknázását prediktálja, míg a különböző foltok lefedettségében észlelt egyenetlenségek a források eltérő gyorsaságú felfedezését és kiaknázási intenzitását jelezték előre. Hiszen ha egy foltban több egyed keres, az ott előforduló táplálékot is többen és hamarabb fedezik fel, ami intenzívebb kiaknázáshoz vezet. Ideális esetben tehát a keresők stabil térpreferenciája a kiaknázási mintázatot prediktábilissá teszi. Vizsgálatunk eredményei azonban azt bizonyítják, hogy a felfedezési és kiaknázási mintázat nem előrejelezhető, számos esetben még a közeli források preferenciális kiaknázása sem igazolódik be.

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 egyértelműen prediktálható 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 (Markó és Kiss 2002, Kiss és Markó 2003). 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, tehát a váltás lehetősége megvan (Kiss és Markó 2003). Pasteels és mtsai. (1987a, b) vizsgálatai alapján egy kifizetődőbb (pl. jobb, közelebbi) forrás késői felfedezése is idővel váltást idéz elő a kolóniáknál a kevésbé kifizetődőbb forrásról laboratóriumi körülmények között. Úgy tűnik, ez nem minden esetben történik így, főleg nem természetes körülmények között, ahol erre a váltásra egy teljes nap sem volt elég.

Teljes mértékű esetlegességgel azonban a *L. psammophilus*-nál találkozunk, hiszen a kolóniai körül végzett kísérletek során egyetlen forrás felfedezésére és kiaknázására sem került sor. Keresési sikerének furcsa, véletlenszerű jellegét bizonyítja a *F. cinerea* kolóniák körül kiaknázott források változó távolsága kolóniáitól. Sikeres rekrutálási stratégiája azonban hatékonyan kompenzálja gyenge felfedezési sikerét (Markó és Czechowski 2004).

A források kiaknázási intenzitásában fennálló különbségek tehát időben változhatnak. Stabil mintázatról úgy tűnik csak a *M. rubra* és a *F. cinerea* esetében beszélhetünk, a *M. ruginodis* és a *F. balcanina* esetében a kiaknázási mintázat valóban változó, egyik periódusról a másikra válhatnak a kolóniák, ami arra utal, hogy e két faj esetében viszonylag rövid idő (a periódusok közötti 1 óra) elég a folthúség gyengüléséhez, ami változást eredményezhet a kiaknázási mintázatban. A váltások azonban nem föltétlenül járultak hozzá optimálisabb kiaknázási términtázat kialakulásához, amint ez a *M. ruginodis*-nál is tapasztalható volt.

A riválisok térben és időben

A vizsgált fajok többnyire domináltak kolóniáik körül, sokszor még csalétkék jelenlétében is. Bebizonyosodott, hogy a csalétkék megjelenése jelentős mértékben fokozza a különböző hangyafajok aktivitását, ami az egyedszám-viszonyok változásában is megmutatkozik (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Kiss és Markó 2003). A célfajok dominanciája kolóniáik körül sokszor annak ellenére is fennállt, hogy erősebb kompetítorok szomszédsága mást prediktált. Így a *M. rubra* dominált csalétkék jelenlétében Kisbácsban annak ellenére, hogy egy *Formica rufa* kolónia alig tíz méterre helyezkedett el az A és B kolóniáktól (Kiss és Markó 2003). Ezt a furcsa helyzetet a *F. rufa* csökkent mértékű érdeklődése is eredményezhette e területek iránt, amit egyébként az általa felfedezett illetve kiaknázott források alacsony száma is megerősített. A fentiek 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 (Kiss és Markó 2003). Ez utóbbi a B kolónia körül a *M. ruginodis* aktivitásának drasztikus csökkenését idézte elő, illetve minimalizálta az aktivitás fokozódását a C kolóniánál. Érdekes kettősségre bukkantunk a *F. balcanina* esetében is: a kissebesi populációnál a *Tetramorium caespitum* dominanciáját eredményezte a csalétkék megjelenése, míg a székellykői populáció esetében nem került sor dominanciaváltásra.

A rivális fajok között ugyan aktivitásbeli különbségek is lehetnek, mint arról már az előzőekben szó esett, azonban a nagyméretű források megjelenése egy fakultatív interspecifikus gátlási zóna megjelenését is eredményezi egyes fajok kolóniái körül, mint a *M. rubra* (Kiss és Markó 2003) és *F. cinerea* esetében. Hasonló jellegű térbeli gátlás eddig elsősorban territoriális fajok esetében volt ismert, ahol egy territoriális faj kolóniája változó körben (3-30 m) gátolta akár a szubmisszív kolóniák fejlődését akár aktivitását, sokszor ki is irtva ezeket (Cherix és Bourne 1980, Rosengren és mtsai. 1985, Rosengren és mtsai. 1986, Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Savolainen 1990, Savolainen 1991). 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 (Markó és mtsai. 2004). A gátlási zóna

eredményeink alapján akár rivális fajtól függetlenül is jelentkezhetett, de számos esetben külön faji szinten is azonosítható volt, elsősorban az agresszív vagy territoriális fajokra vonatkozóan. Így *M. rubra* kolóniák körül a *Tapinoma sp.*, a *Lasius niger* és a *Formica rufa* fajok inkább e kolóniáktól távol voltak aktívak és tőlük távoli csalátkeket is monopolizáltak (Kiss és Markó 2003). A szubmisszív fajok esetében (pl. *Temnothorax sp.* és *F. fusca* [Savolainen és Vepsäläinen 1988, Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Savolainen 1991, Punttila és mtsai. 1996]) néha ennek ellentéte érvényesült, amire a magyarázat pontosan a fenti agresszív fajok elkerülésében kereshető, de akár az is feltételezhető, hogy ezeket a fajokat nem tekinti riválisnak a *M. rubra*. Hasonlóan, a *M. ruginodis* esetében is a domináns fajok vagy a potenciális riválisok (pl. *M. schencki*) a kolóniától távolabb voltak aktívabbak, míg a szubmisszív fajokról (pl. *F. fusca*, *Temnothorax sp.*, *Leptothorax sp.*) ez nem mondható el.

A *L. psammophilus* együttélését riválisával, a *F. cinerea*-val a vizsgált homokdűnéken a napi aktivitásbeli különbségek mellett térbeli szegregáció is lehetővé teszi (Markó és Czechowski 2004). Hasonló mechanizmust találunk a *Camponotus ligniperda* és a *F. exsecta* közeli szomszédsága esetében is (Czechowski és Pisarski 1988), de feltehetően ez játszhat közre a *F. rufa* és a *F. cinerea* együttélésében is (Czechowski és Markó közl. alatt). A *L. psammophilus* inkább a rivális faj kolóniáitól távoli foltokban és forrásokon aktív. A vizsgált szomszédos *F. cinerea* és *L. psammophilus* kolóniák esetében kimutatható, hogy a *F. cinerea* is inkább a szomszédjától távol eső foltokban aktívabb. A *F. cinerea* érdektelenségének és furcsa keresési stratégiájának kulcsfontosságát a *L. psammophilus* fennmaradása szempontjából, az általa sikeresen monopolizált és interferenciamentesen kiaknázott, *F. cinerea* kolóniához közeli csalátkeket példája is jól illusztrálja (Markó és Czechowski 2004).

A *F. cinerea*-hoz hasonlóan a *F. balcanina*-nál is egy fakultatív gátlási zóna megjelenését vártuk, azonban az eredmények ezt nem támasztották alá egyértelműen. A fajok többségére nagyon vegyesen hatnak kolóniái: egyes esetben kizárják őket, máskor ennek ellenkezőjére kerül sor. Ez az ambivalens helyzet elsősorban a *Tetramorium*-ok esetében kihangsúlyozott. Ez a furcsa állapot, illetve a nagy *F. balcanina* és *Tetramorium caespitum* kolóniák közötti minimális távolság a kissebesei populációnál arra utal, hogy természetes körülmények között, már méretéből adódóan is, e két faj feltételezhetően eltérő táplálékpreferenciával és viselkedéssel rendelkezik, s ez lehetővé teszi a viszonylag békés és stabil együttélést (Czechowski és Pisarski 1988, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Savolainen 1991, Markó és Czechowski 2004). A két faj közötti különbségek nem annyira hangsúlyosak azonban, hogy a csalátkek megjelenése ne eredményezzen konfliktusokat. A viselkedésben és méretben már hasonlóbb, agresszív *Tapinoma erraticum* és *Lasius niger* esetében viszont megfigyelhető egy térbeli eltolódás a távoli foltok irányába.

A legfőbb riválisok a vizsgált fajok többségénél saját fajtársaik, s velük szemben egyértelmű gátlási zóna alakul ki csalátkek jelenlétében. Rivális kolóniák főként (vagy kizárólag, mint a *M.*

ruginodis esetében [Kiss és Markó 2003]) távoli csalétket domináltak. Csupán a *L. psammophilus* esetében nem figyeltünk meg intraspecifikus rivalitást, de ez valószínűleg csökkent aktivitásának köszönhető a vizsgálati időszakban (nappal) (Markó és Czechowski 2004). Az ördögtói *M. ruginodis* kolóniák esetében szintén hiányzott az intraspecifikus rivális, de e faj esetében az intraspecifikus konfliktusok alacsony aránya a többi populáció esetében a kolóniák közötti rivalitás csökkent jelentőségére világít rá (Kiss és Markó 2003), amit eddig is feltételeztek (Wardlaw és Elmes 1996).

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, hiszen a szuboptimális távolságra alapított kolóniákat vagy elpusztítják az erősebb riválisok – akár közvetlenül, akár közvetve az erős kompetíciós nyomás eredményezte alacsony táplálékmenyiség révén –, vagy idővel elköltöznak optimális távolságra (Czechowski 1979, Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Elmes 1991, Savolainen 1991, Banschbach és Herbers 1999). A közeli forrásokon megfigyelt interspecifikus konfliktusok azt jelzik, hogy ez a távolság korántsem nagyobb a szükséges minimumnál minden esetben (lásd *F. balcanina* és *Tetramorium* sp.), csupán intraspecifikus szinten, habár hasonló források tömeges és hosszú távú jelenléte valószínűleg módosítaná a kolóniák egymáshoz viszonyított helyzetét (Herbers és Banschbach 1999).

Kompetíciós siker és rang

A kompetíció egyike a legfontosabb közösségalkotó mechanizmusoknak hangyák esetében, kiélezett helyzetben akár a kolóniák költözésére vagy eltűnésére is sor kerülhet (Czechowski 1979, Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Czechowski 1990b, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Elmes 1991, Gallé 1991, Járdán és mtsai. 1993, Gallé 1994, Banschbach és Herbers 1999, Brown 1999, Dillier és Wehner 2004). A riválisokkal szembeni sikeresség elsősorban a dominált források számában, és ezek kolónia körüli helyzetében mutatkozik meg. A források hiányában illetve jelenlétében kialakuló konfliktusok kimenetele is erre utal, míg a csalétek hiányában fellépő konfliktusok eleve felfokozott kompetíciós helyzetet valószínűsítene (Czechowski 1979, Kiss és Markó 2003, Mabelis 2003, Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó közl. alatt). Egy faj helye a hierarchiában a fenti ismeretek függvényében könnyűszerrel behatárolható (lásd de Vroey 1980, Czechowski 1985, Savolainen és mtsai. 1989).

A források többségét a *M. rubra* dominálta kolóniái körül, s érdekes módon számos csalétket közösen használt ki rivális kolóniákkal együtt elsősorban a bezdini populációnál. Ennek fényében

érthető a nudum helyzetben észlelt intraspecifikus konfliktusok magas aránya, ami egyébként szokványos e a fajnál (Czechowski 1984, 1985).

A *M. rubra* és a *Lasius niger* csalátkeken való találkozásai Czechowski (1985) megfigyelései alapján mindig az első vereségével végződtek, habár a *M. rubra* általában hamarabb megtalálta ezeket a forrásokat, viszont a csalátkeket nem védte a *L. niger*-rel szemben. Hozzá hasonlóan rokonfaja, a *M. rugulosa* és a *L. niger* csalátkeken való találkozásai szintén a *L. niger* győzelmét eredményezték (Czechowski 1979, de Vroey 1980). Ennek ellenére vizsgálataink során a *M. rubra* még a közismerten agresszív *Tapinoma*-t is elűzte, sőt néha a *L. niger*-rel szemben is nyerni tudott, noha eddig minden esetben szubmisszív fajként kezelték (Czechowski 1985, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Elmes 1991, Puntila és mtsai. 1996, Vepsäläinen és mtsai. 2000). A *M. sabuleti* szintén képes dominálni a *L. niger*-rel szemben adott helyzetben (de Vroey 1980), így nem teljesen meglepő a *M. rubra* és a *L. niger* viszonyának alakulása.

A *M. rubra* konfliktusos viselkedése egyértelműen arra utal, hogy sokkal inkább agresszív fajnak tekinthető ellentétben az eddig elfogadottakkal (Kiss és Markó 2003). Czechowski (1984, 1985) vizsgálatai is valamelyest alátámasztják ezt, ugyanis csalátkek hiányában észlelt sikeres agressziót *M. rubra* részéről *L. niger* kolónia ellen, ami eredményeinkhez hasonlóan szintén e faj agresszív jellegét erősíti. További kérdéseket vet fel az a tény, hogy agresszív tendenciái ellenére a *F. rufa* közelsége nem hat gátlóan a *M. rubra*-ra a kisbácsi A és B kolóniánál, míg eddigi vizsgálatok egyértelműen a *F. rufa* csoport negatív hatását bizonyították (Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Savolainen 1990, Vepsäläinen és Savolainen 1990). E fajcsoport minimum 5-10 méteres körzetben kizárja a *Myrmica* kolóniákat, kicsit távolabb pedig egyértelműen befolyásolja aktivitásukat, például az avarfelszínről avarban kereső aktivitásra való áttérésre készítve a *Myrmica*-kat (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és Vepsäläinen 1989, Savolainen 1990, Vepsäläinen és Savolainen 1990). Czechowski (1990b) vizsgálatai azonban ennek ellenkezőjére is hoznak példát, bizonyítva, hogy a *F. polyctena* csupán 2-3 méteres körzetben pusztítja el a *M. rubra* fészkeket kolóniája körül. Jelen esetben elképzelhető, hogy a *F. rufa* kolónia hatása szezonálisan változik: erősebb a táplálékban szegény periódusokban (pl. tavasszal), és gyengébb, vagy nem érzékelhető a táplálékban gazdagabb időszakban (pl. nyáron), hiszen hasonló változások a *F. rufa* csoport fajainak intraspecifikus kapcsolataiban is előállnak (Mabelis 1979). A hatás szezonálitása a maga során szezonális váltásokat idézhet elő a *M. rubra* táplálékkeresési stratégiájában, s ezt a jövőben mindenképpen érdemes firtatni.

Ugyanazon faj különböző populációi egyértelműen eltérő viselkedést is mutathatnak, mint a *M. ruginodis* esetében. A székelykáli és ojtózi kolóniák körül többnyire e faj dominál, ellenben Ördögtónál még a *F. lemani* is sikeresebb volt a *M. ruginodis*-nál. A sikerességben megmutatkozó kettősség viselkedésében is tükröződik, s erre a megfigyelt konfliktusok kimenetele is utal (Kiss és

Markó 2003). Míg a székellykái populációnál a *M. ruginodis* domináns szerepet játszik, s ez a *M. schencki*-vel szembeni vesztes konfliktusok ellenére az ojtózi populációra is érvényes, addig az ördögtői kolóniák esetében kétségtelenül alárendelt helyzetben van, hiszen az egyébként általa máskor elűzött, szubmisszív *F. lemani*-val (Punttila és mtsai. 1996, Vepsäläinen és mtsai. 2000) szemben is veszített. Ez az alárendelt viselkedés feltehetően a *Manica rubida* gátló hatásának tudható be (Kiss és Markó 2003). E faj domináns viselkedése a *M. rubra*-val és a *M. scabrinodis*-szal szemben ismert (Le Masne 1965 in de Vroey 1980), s vizsgálataink is ezt erősítik. A *Manica rubida* uralja a hangyaközösséget Ördögtónál, és mivel viselkedésben és méretben a *M. ruginodis* áll hozzá a legközelebb, ez a faj képviselheti a legfőbb riválist (Savolainen és Vepsäläinen 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990). A két faj közötti hasonlóságra világít rá az a tény, hogy kísérletes alapon akár heterospecifikus kolóniák is kialakíthatók a két faj között (Vienne és mtsai. 1995). A *Manica rubida* territoriális *Formica* fajok általi kizárása szintén a *Manica rubida* magas kompetíciós rangjára utal (Cherix és Bourne 1980). A táplálékdarabok fölött a *Manica rubida*-val esetlegesen kialakuló konfliktusok ilyen körülmények között a *M. ruginodis* számára rosszul sülnének el, akár kolóniáik kiirtásával is járhatnak (Elmes 1991), ezért a *M. ruginodis* számára a konfliktuskerülő stratégia a megfelelő. Ennek értelmében a *M. ruginodis* inkább az individuális táplálékkeresési stratégiát választja, amely a konfliktusok valószínűségét csökkenti szemben a tömeges kiaknázással járó találkozásokkal (Detrain és mtsai. 1999, Thomas és Framenau 2005). Ezt a felfedezett források számával szemben a kiaknázott források különösen alacsony száma is megerősíti. Elképzelhető, hogy a *Manica rubida* hatása a *M. ruginodis* által választott táplálékdarabok minőségében (gyengébb) és mennyiségében (kisebb) is tükröződik, amint ez egyes szubmisszív fajok esetében történi domináns fajok jelenlétében (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Savolainen 1990, 1991, Detrain és mtsai. 1999), vagy akár a keresés időszakában, éjszakai aktivitásra kényszerítve a *M. ruginodis*-t, ami a *Myrmica* fajoknál amúgy sem ritka (Vepsäläinen és Savolainen 1990). A territoriális *Formica* fajok, bár avarban kereső aktivitásra készítetik a *M. ruginodis*-t, ezen kívül úgy tűnik nem hatnak a kolóniák struktúrájára jelentős mértékben (Savolainen és Vepsäläinen 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Punttila és mtsai. 1996), kérdés tehát, hogy a *Manica rubida* hatása vajon megmutatkozik-e a kolóniák nagyságában és egyéb jellemzőiben.

Habár e fajt testvérfajával nagyjából azonosan kezelték eddig, eredményeink alapján a különbségek szembeötlők: míg a *M. rubra* dominál kolóniái körül és egyértelműen agresszív fajként nyilvánul meg, addig a *M. ruginodis* hangyaközösségi körülményektől függően hol szubmisszív, hol agresszív fajként viselkedik, s táplálékkeresési stratégiája is ennek megfelelően módosul az individuális, illetve csökkent rekrutálási hatékonyságútól a hatékony csoport- és tömeg-rekrutálással jellemezhetőig (Kiss és Markó 2003). A rekrutálás intenzitásának fajon belüli rugalmassága egyértelműen hozzájárul egy adott faj sikerességéhez változó körülmények között (de Biseau és

mtsai. 1994). Eddig a *M. ruginodis*-t egyértelműen szubmisszív fajként kezelték (Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Elmes 1991, Puntila és mtsai. 1996, Vepsäläinen és mtsai. 2000), míg eredményeink inkább egy kettősségre világítanak rá e faj viselkedésében. A fenti ambivalencia azt a kérdést is felveti, hogy vajon hogyan viselkedik e faj testvérfajának jelenlétében, hiszen e két faj között negatív kapcsolat feltételezhető az eddigi vizsgálatok alapján (Elmes 1991, Vepsäläinen és mtsai. 2000, Markó és mtsai. 2004).

Idegen fajok csupán mozaikosan fordulnak elő *F. cinerea* kolóniák körül, „legstabilabb” szomszédnak a *L. psammophilus* tekinthető. A *Myrmica schencki*-vel és a *Formica sanguinea*-val való nyertes összeütközések csalétkek hiányában e faj domináns jellegét erősítik, s e konfliktusok jelenléte a kompetitív helyzet kiélezettségére utal, mely valószínűleg a homokfelszínen található táplálékforrások szűkösségéből fakadhat, illetve, a *F. cinerea* köréből előszeretettel rabszolgákat szerző *F. sanguinea* esetében például mindenképpen, előzetes negatív tapasztalatokra (Czechowski és Rotkiewicz 1997, Mabelis 2003). A források jelenléte növeli a konfliktusok számát, s interspecifikus összeütközésekre elsősorban a kolóniáktól távol került sor. Az előzetes várakozásokkal szemben 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 (Markó és Czechowski 2004). Bár közsímet, hogy egyes agresszív fajok esetében az agresszivitás mértéke a rivális faj egyedeinek számának növekedésével fokozódik, mint a *L. niger* esetében a *M. rubra*-val szemben (Czechowski 1985), a *F. cinerea*-nál ennek ellentétét tapasztaltuk. A *F. cinerea* számára pozitív kimenetelű interspecifikus konfliktusok magas aránya, valamint a *F. rufa*-val és a *F. sanguinea*-val szembeni egyértelműen nyertes konfliktusok e faj viselkedésének furcsa, ambivalens jellegét emelik ki az *M. schencki*-vel és a *L. psammophilus*-szal szemben elvesztett összeütközések fényében. Ezt erősíti az a tény, hogy bár a 26. és 28. kolóniákat több *F. rufa* kolónia is körülveszi olyan távolságra (kb. 15-20 m), mely e faj táplálékkeresési körzeténél lényegesen kisebb (100 m [Savolainen és Vepsäläinen 1988]), a *F. rufa* mégsem hat a *F. cinerea* aktivitására, sőt, szórványos esetektől eltekintve állandó összeütközésekre sem kerül sor e két faj között (Czechowski és Markó közl. alatt). Az összeütközések hiánya elsősorban a két faj által preferált élőhely gyökeresen elütő jellegéből fakadhat: napos, száraz, nyílt a *F. cinerea* esetében és hűvösebb, zárt a *F. rufa*-nál. A homokfelszínen zajló szukcesszió előrehaladtával azonban a helyzet változhat, hiszen a növényzet fokozatos záródásával párhuzamosan a *F. rufa* kerül egyre inkább előnybe (Czechowski és Markó közl. alatt). A növényzet strukturális tulajdonságai ugyanis jelentős mértékben meghatározzák a hangyaközösségek szerkezetét és ez által a fajok közötti kapcsolatokat is (Czechowski 1985, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Gallé 1990, 1991, Gallé és mtsai. 1991, Járdán és mtsai. 1993, Gallé 1994, Gallé és mtsai. 1994, Mabelis 1994, Gallé és mtsai. 1998, Markó 1999a, Gallé és mtsai. 2000, Azcárate és Peco 2003). Ez felveti a kutatások folytatásának egy lehetséges irányát: a két

rivális *Formica* faj viselkedésének átalakulása az élőhely változásával párhuzamosan az interferenciazónákban.

Bár a *F. cinerea* kompetitív státusa kérdéses, hiszen Gallé (1991) szubmisszív fajként kezeli, míg mások inkább territoriális vagy agresszív fajként (Pisarski és Vepsäläinen 1988, Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Seifert 2002), valójában az ellentmondás csupán látszólagos, hiszen pl. Gallé (1991) vizsgálata *L. psammophilus* által dominált közegben történt, s ez valószínűleg a *F. cinerea* viselkedését is jelentős mértékben befolyásolta, akárcsak a mi esetünkben, ha a *L. psammophilus* már tömegesen volt jelen egy adott csalétken (Markó és Czechowski 2004). Úgy tűnik, a *F. cinerea* territoriális tendenciákkal rendelkező faj, mely azonban más fajok erőfölénye esetén könnyen szubmisszív viselkedést ölt magára (Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó közl. alatt).

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, és viselkedése is agresszívabb (Markó és Czechowski 2004). A tér-időbeli interferencia hiánya teszi lehetővé a két faj viszonylag békés együttélését, de rivális hangyafajok együttéléséhez a táplálkozási stratégiában mutatkozó különbségek is jelentős mértékben hozzájárulnak (Vepsäläinen és Pisarski 1982, Savolainen és mtsai. 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Gallé 1994, Cogni és Oliveira 2004, Markó és Czechowski 2004). A *L. psammophilus* kompetíciós viselkedése a szubmisszív és az agresszív jellegek ötvözetét mutatja, mely az adott kiaknázási feltételek függvényében változik (Markó és Czechowski 2004). A *F. cinerea* kolóniák körül végzett kísérletek alapján hasonló átmeneti viselkedés jellemzi az ugyanott előforduló *M. schencki* kolóniákat is (Czechowski és Markó közl. alatt).

A *F. balcanina* a *M. ruginodis*-hoz és a *L. psammophilus*-hoz hasonlóan szintén nagy fokú kompetitív plasztikussággal jellemezhető. Bár nudum helyzetben dominál, de csalétkes 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 nem csupán az elfoglalt csalétkes számában mutatkozott meg, hanem a vesztes konfliktusok nagy arányában is. Bár a csalétkes többségét a székelykáli kolóniáknál sem a *F. balcanina* aknázza ki, de itt egyértelműen dominálta a közösséget, legalábbis a konfliktusok terén. Ugyancsak ennél a populációnál volt egyedül eltérő a nagy riválisok (*Tetramorium* cf. *rhenanum*, *Myrmica* sp., *Tapinoma erraticum*) aktivitása a *F. balcanina*-tól nudumban. Az idegen fajok hangsúlyos jelenléte a belső kör csalétkesin magyarázza a *F. balcanina* optimalizálásának hiányát a kiaknázott források kolóniától való távolságát tekintve (Detrain és mtsai. 1999): erre nem volt lehetőség, tekintve a „foglalt” csalétkes számát és helyét. Bár a *F. balcanina* és a *Tetramorium*

együttélése alapvetően lehetetlennek tűnik a fenti kiélezett helyzet ismeretében, valójában természetes körülmények között az együttélést jelentős különbségek tehetik lehetővé:

(1) a keresési távolság több méter a *F. balcanina*-nál (szem. megf.), alig 1-2 m a *Tetramorium*-nál (Pasteels és mtsai. 1987b);

(2) a kommunikációs hatékonyság alacsony a *F. balcanina*-nál (lásd eredmények), magas a *Tetramorium*-nál (Pasteels és mtsai. 1987b)

(3) méretkülönbségükből adódóan a *F. balcanina* a *Tetramorium*-ok számára túl nagy táplálékdarabokat is képes individuálisan kezelni.

Mindent összevetve a *F. balcanina* viselkedése átmenetinek tekinthető a szubmisszív és agresszív között az egyik populációnál, míg inkább agresszív a székelykáli populáció esetében.

A különböző populációk eltérő viselkedése különböző hangyaközösségi, de akár élőhelybeli körülményeknek is betudható (Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó közl. alatt). A territoriális fajok hiánya is átrendeződésekhez vezethet a kompetitív hierarchiában, de az abiotikus körülmények is meghatározó szerephez juthatnak. A fentiekkel magyarázható pl. a *Formica lemani*, vagy a *Tetramorium* fajok domináns helyzete adott körülmények között (Savolainen és Vepsäläinen 1988). Rivális fajok együttélését ugyanakkor nem csak az eltérő klimatikus preferenciák illetve élőhelyigények teszik lehetővé (Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó közl. alatt), hanem a táplálkozási és kommunikációs stratégiában megmutatkozó, egyébként aprónak tűnő különbségek is (de Biseau és mtsai. 1994, Perry és Pianka 1997, Hirosawa és mtsai. 2000, Azcárate és Peco 2003, Jarau és mtsai. 2003, Markó és Czechowski 2004).

Optimalizáció és ön-szerveződés

A táplálékkeresés során létrejövő koloniális mintázatok alapvetően egyszerű egyedi döntések egymásra tevődésének eredményeként értelmezhetőek (Pasteels és mtsai. 1987a, b, Savolainen 1991, de Biseau és mtsai. 1994, Bonabeau és mtsai. 1998, Biesmeijer és Ermers 1999, Detrain és mtsai. 1999, Dreller és mtsai. 1999, Burd 2001, Beekman és mtsai. 2003, Mailleux és mtsai. 2003, Mody és Linsenmair 2003, Röschard és Roces 2003, Depickère és mtsai. 2004b, Halley és Burd 2004). Az így kialakuló globális mintázatok várhatóan sok szempontból optimálisak, hiszen számos egyszerű szabály hat ebbe az irányba (Hölldobler és Möglich 1980, Aron és mtsai. 1986, Pasteels és mtsai. 1987a, b, de Biseau és mtsai. 1994, Detrain és mtsai. 1999, Rastogi 2000, Mody és Linsenmair 2003, Cogni és Oliveira 2004, Depickère és mtsai. 2004b, Torres-Contreras és Vasquez 2004):

(1) közelebbi forrásról rövidebb idő alatt érkeznek vissza az egyedek, és ennek megfelelően hamarabb tudnak újabb kiaknázókat mozgósítani, ami hosszú távon a közeli forrás nagyobb fokú kiaknázásához vezet a távolihoz képest;

(2) a közelebbi forráshoz vezető feromonösvény stabilabb (rövidebb idő alatt felújítható), és a forrásmegtalálási pontosság is nagyobb ennek következtében, mint egy távoli forrás esetében, ami a közeli források választásához vezet újfent;

(3) a jobb minőségű források nagyobb mértékű rekrutálást váltanak ki, ami szintén optimális választást eredményez;

(4) a közeli forrást jobban lehet védeni, mert esetleges intra- vagy interspecifikus konfliktus esetén gyorsabban mozgósíthatók újabb egyedek a forrás védelmére.

A fentiek egyértelműen közeli források intenzívebb kiaknázását prediktálják, hasonlóan az egyedek eloszlásához a kolóniák körül, valamint a nudumban észlelt alacsonyabb kompetíciós nyomáshoz. Az eddig végzett csalétkes kísérletek többsége is a fenti elvárást erősítette (lásd Pasteels és mtsai. 1987a, b, de Biseau és mtsai. 1994, Bonabeau és mtsai. 1998, Detrain és mtsai. 1999, Dreller és mtsai. 1999, Depickère és mtsai. 2004b, Halley és Burd 2004), csupán kevés tanulmány nem támasztotta ezt egyértelműen alá (Czechowski és Yamauchi 1994, Mody és Linsenmair 2003). Az optimális mintázat kialakulásának hátterében egyértelműen a kommunikációs hatékonyságot vélték meghúzódní, habár a kommunikáció túlzott pontossága jelentős mértékben csökkenti újabb források felfedezésének a valószínűségét, s ezért különösen olyan fajok, kolóniák esetében, melyek efemer forrásokat aknázni ki a jó forrás nullánál nagyobb elhagyási rátája előnyös (Beekman és mtsai. 2003). Az egyedeknek megéri más, akár gyengébb minőségű forrásokat is kiaknázni, hiszen ha a legjobb forrással kimerül, akkor lehetséges a gyors átkapcsolás újabbakra. Vagyis a konzervatív, a gyengébb minőségű forrásokat elhagyni nem akaró egyedek jelenléte egy kolóniánál valójában a kolónia rugalmas jellegét erősíti (Beekman és mtsai. 2003). Ezt találtuk mi is, hiszen a tanulmányozott kolóniák kereső egyedei más, a kolónia által nem monopolizált forrásokon is jelent voltak a csalétkes vizsgálatok során.

Eredményeink az optimális mintázat egyértelmű kialakulását nem támasztják alá, csupán a *M. rubra* esetében. Tőle jelentős mértékben eltérően viselkedik a *M. ruginodis*, ahogy ezt a szélekelykái 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, melyek ugyanakkor nem zárják ki egymást (Detrain és mtsai. 1999, Mailleux és mtsai. 2003, Mody és Linsenmair 2003):

(1) kis kolóniák esetében, ahol eleve alacsony a keresők száma, ha már megtörtént egy adott forrásra a rekrutálás, akkor már nem áll elegendő szabad kereső a rendelkezésre egy alternatív forrás előtérbe hozásához, mivel a többség konzervatív viszonyul a biztos forráshoz;

(2) amennyiben a kompetíciós nyomás nagy általában az adott területen, akkor megéri akár távoli forrást is kiaknázni, amennyiben abban a foltban nincs jelen a kompetítor.

A gyenge kompetítor *Camponotus sericeus*-nál ismert, hogy egy biztos forrás iránti hűség az egyetlen módja a forrás folyamatos biztosításának (Mody és Linsenmair 2003). Maggyűjtő

hangyáknál a már elfoglalt foltokra viszont rivális fajok kevésbé hatolnak be (Azcárate és Peco 2003), s ez szintén az utolsó változatot támasztja alá.

A kis kolóniaméret egyúttal az individuális keresési stratégia előtérbe kerülését is eredményezheti, mint a *L. niger*-nél (Mailleux és mtsai. 2003), hiszen a kolónia mérete szociális rovaroknál pozitívan korrelál a kommunikációs hatékonysággal és a keresési távolsággal (Beckers és mtsai. 1989, Jarau és mtsai. 2003). 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 ördögtojói populáció esetében. A székelykáli kolóniáknál feltehetően a kis kolóniaméret magyarázza a kialakult mintázatot, azaz, hogy egy távoli forrás intenzív kiaknázása egész nap alatt fennállt szemben az egyébként felfedezett közeli forrásokkal (Székelykál B kolónia), hiszen itt kompetíciós nyomásról nem beszélhetünk.

A kompetíciós nyomás esik nagyobb súllyal a latba a *L. psammophilus* esetében. E fajnál a kommunikáció nagy fokú pontossága is fontos tényező, hiszen ez is az alternatív források csökkent felfedezési valószínűségét eredményezi a „szükséges hiba” minimalizálása révén (Pasteels és mtsai. 1987a, b, Detrain és mtsai. 1999, Beekman és mtsai. 2003). A fokozott pontosság azonban lehetővé teszi egy kistestű és egyébként konfliktusos magatartásában nem túl sikeres fajnak a megtalált forrás mielőbbi biztosítását (Slaa és mtsai. 2003). A csekély mennyiségű táplálék megfelelő kiaknázását biztosítja közvetve a kolóniák nagy területet lefedő struktúrája is, amely egyúttal a védelmi potenciált növeli (Rosengren és mtsai. 1985, Cerda és mtsai. 2002, Dillier és Wehner 2004). Feltételezhetően a *F. cinerea* kolóniáinak elnyúló, diszperz szerkezete is hasonló okokból előnyös. Emellett lerövidítve a forrásokig megteendő utat csökkenti a keresők magas hőmérséklet általi károsodását, akárcsak sivatagi hangyák esetében (Cerda és mtsai. 2002, Dillier és Wehner 2004).

A *F. balcanina*-nál szintén a kompetíciós nyomás lehet az egyik magyarázó tényező a szuboptimális választásokra, különösen a kissebisi kolóniáknál. E fajnál viszont a kommunikáció deficitese volta is hozzájárul a dominanciavesztéshez. Feltételezhetően a forró és nyitott talajfelszínt kedvelő *F. balcanina* esetében a pontosabb és hatékonyabb rekrutálást lehetővé tevő feromonösvények révén történő kommunikáció nem túl fejlett, ez azonban még további tanulmányozásra vár.

A *F. cinerea* általában minden csalétket felfedezett, de csak meglepően keveset aknázott ki, s eközben távoli forrásokat előnyben részesített közeliakkal szemben. Kolóniái egyértelműen népesek voltak és kompetíciós nyomás sem nehezedett rá, még a *F. rufa* által körülvelt kolóniák esetében sem (Czechowski és Markó közl. alatt). Ezt a sajátos mintázatot kétféleképpen magyarázhatjuk:

(1) a kiaknázott távoli csalétek közelebb voltak egy már létező ösvényhez, és az ösvényen zajló intenzív forgalom mellékhatásaként jelentkezett a rekrutálás (pl. 5. és 11. kolóniáknál);

(2) ezeket a csalátkeket fedezték fel a dolgozók hamarabb és/vagy nagyobb számban, ami egy nagyobb rekrutálási hatékonyságot eredményezett a többi forráshoz képest, s a rekrutálás intenzitása fenn is maradt hosszú távon.

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 feromon ösvények életideje igen csekély. Ilyen körülmények között a közvetlen csoport-rekrutálás tűnik a legvalószínűbbnek. A rekrutálás révén intenzíven kiaknázott források alacsony száma a felfedezett csalátkekekhez képest, illetve a kiaknázott távoli források relatíve nagy száma mind arra utal, hogy a *F. cinerea* nem túl jó optimalizáló az adott körülmények között.

A különböző számú csalátkekkel végzett vizsgálatok érdekes fényt vetnek e faj táplálékkeresési stratégiájára. Az ösvények jelenléte természetesen hozzá előtérbe a feladatmegosztás létének lehetőségét (Ratnieks és Anderson 1999, Anderson és Ratnieks 2000, Mody és Linsenmair 2003), s egyúttal felveti a kérdést, hogy új táplálékforrások megjelenése a homokfelszínen milyen hatással lehet az ösvények forgalmára. 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 (Rosengren 1971, 1977a, b, Grasso és mtsai. 1998, Ratnieks és Anderson 1999, Anderson és Ratnieks 2000, Mody és Linsenmair 2003). Az ösvényeken haladók ösvényhűsége feltételezhetően nagy, hiszen ismert, egyes fajok esetében ez akár a 90%-ot is meghaladhatja, mint a *Lasius fuliginosus*-nál (Hennaut-Riche és mtsai. 1980). Az ösvényhűség mellett fontos tényező lehet az egyedek különböző feladatok elvégzésére vonatkozó ingerküszöbében fennálló különbség is (Verron 1980, Bonabeau és mtsai. 1998, Ratnieks és Anderson 1999), hiszen az ösvényeken haladók nehezebb mozgósíthatósága más táplálékforrásra akár magasabb ingerküszöbüknek is köszönhető, mivel a jó minőségű táplálékkal való állandó kontaktusuk révén feltételezhetően hiperstimulus szükséges mozgósításukra ellentétben a változó minőségű és időszakos táplálékkal találkozó homokfelszínen keresőkkel. Akár az egyedek korral előálló konzervatív viselkedése is előidézhetheti a feladatmegosztást. A hasonló életmódú *Cataglyphis bicolor*-nál a fiatal keresők random módon keresnek, míg koruk előrehaladtával egyre nagyobb fokú területűség jelenik meg náluk, s viszonylag kevés sikeres kereső út is elégséges a hűség kialakulásához (Wehner és mtsai. 2004). A különböző típusú kereső között genetikai különbségek is fennállhatnak, pl. különböző apai vonalakhoz tartozhatnak, ami az eltérő típusú aktivitásra való hajlamban is megnyilvánulhat (Dreller 1998). Ilyen módon a kérdés az, hogy a fentiek közül vajon melyik folyamat eredményeképpen dől el, hogy egy adott egyed ösvényen vagy szabad homokfelszínen keres? A fenti mechanizmusok egymásra tevődése is elképzelhető.

A több forrással végzett kísérletek egy másik típusú feladatmegosztásra is felhívják a figyelmet: a csalátkekre rekrutált egyedek nagy része egyértelműen a kolónia „tartalékából” és nem a homokfelszínen keresők közül származik, hiszen a csalátkeken észlelt egyedek száma jóval

meghaladja a homokfelszínen csaletek hiányában észlelteket. Ilyen módon a *F. cinerea*-nál három különböző típusú táplálékkereső egyed létezését valószínűsíthetjük: (1) ösvények révén kiaknázók (*trunk trail foragers*), (2) szabadon keresők (*scouts*), és (3) mozgósítható tartalékos kiaknázók (*recruits*). Ez utóbbiak lehetnek időszakosan „pihenő” keresők (tapasztalt rekrutáltak) és teljesen friss, naiv rekrutáltak. Ez a típusú feladatmegosztás, melynek korfüggő alapjai is lehetnek, megfelelően plasztikussá teszik a kolóniát (Bonabeau és mtsai. 1998, Schatz és mtsai. 1999, Biesmeijer és mtsai. 2001, Depickère és mtsai. 2004a). A kategóriák közötti határok elmosódottságát, a potenciális átmeneteket, és átjárhatóságot mindenképpen érdemes a továbbiakban céltanulmányokkal firtatni (Biesmeijer és mtsai. 2001), hiszen felmerül a kérdés, vajon miért nem mozgósítható ez a tartalék az ösvények révén való keresésre, vagy ha igen, akkor milyen mértékben. Az *Aphaenogaster cockerelli* sivatagi faj esetében is az elérhető források denzitása és minősége függvényében változik a keresők és kiaknázók egyedszáma (Sanders és Gordon 2002). Ez a latens dolgozó tömeg a *F. cinerea*-nál a kolónia aranytartalékát képezve bárhova mozgósítható akár konfliktus, akár új forrás felfedezése esetén, mint jelen vizsgálatnál történt.

Bár a *F. cinerea* keresési stratégiája távolról sem tökéletes, ahogy azt a fel nem fedezett források száma is bizonyítja, fontos kiemelnünk, hogy hasonló méretű és mennyiségű időszakos táplálékforrások megjelenése a szabad homokfelszínen nem szokványos (Czechowski 1979), így feltételezhető, hogy természetes körülmények között a *F. cinerea* táplálékkeresési stratégiája pontosan a fenti feladatmegosztásból fakadóan sikeresebb. Ezt támasztja alá kolóniáinak nagy mérete és hosszú távú stabilitása, ami egyébként a feladatmegosztás létrejötte szempontjából is kulcsfontosságú (Hart és Ratnieks 2002).

A csalétkes kísérletek során tapasztalt választási mintázatok nem egyértelműen távolságoptimalizáló magyarázata felveti a kérdést, hogyan lehetséges, hogy e problémát célzó vizsgálatok többsége mégis a távolság optimalizálását bizonyítja. A magyarázat a kísérleti felállásban rejlik: míg e vizsgálatok többsége laboratóriumi körülmények között egy fajjal zajlott (lásd Pasteels és mtsai. 1987a, b, de Biseau és mtsai. 1994, Detrain és mtsai. 1999), addig jelen vizsgálatokra terepi körülmények között került sor, ami előtérbe hozza a heterogén környezet és a hangyaközösségi viszonyok fontosságát (Mody és Linsenmair 2003).

ÖSSZEFOGLALÓ KÖVETKEZTETÉSEK: AZ OPTIMUM KERESÉSE, A PLASZTIKUSSÁG MÉRTÉKE

Amennyiben egy adott mintázat megfelel az elvárt optimumnak, az még nem föltétlenül jelenti, hogy az elvárásaink alapját képező elméletnek történő egyértelmű megfelelésről van szó, hiszen egy mintázat kialakuláshoz az általunk feltételezettektől eltérő tényezők is hozzájárulhatnak, különösen természetes körülmények között, amikor a figyelembe veendő hatások száma jelentősen megnő (Gallé 1994, Anderson és mtsai. 2002). A fenti gondolatmenethez kapcsolódóan egy táplálkozási viselkedés optimális jellegét nem elég a laboratóriumi kísérletekből származtatott olyan egyszerű tényezők, mint a távolság és a táplálékminőség függvényében vizsgálni. Az elemzés során a terepi körülményekből származtatható egyéb tényezőket is figyelembe kell vennünk, mint a klimatikus hatások, komplex intra- és interspecifikus nyomás, az adott faj kompetitív stratégiájának rugalmassága adott körülmények között, de akár az egyed fiziológiai állapota is meghatározó lehet (Pasteels és mtsai. 1987a, b, Slaa és mtsai. 2003, Higginson és Barnard 2004). Egy faj stratégiájának plasztikussága éppen döntéseinek változékonyságában mérhető, illetve azok változó szempontú optimális jellegében.

A források távolsága az egyik legnyilvánvalóbban optimalizálandó tényező. Úgy tűnik, nagyon egyszerű mechanizmus játszhat közre ez esetben, hiszen eleve a kolóniához közelebb több kereső egyed van, vagyis a források felfedezésének valószínűsége nagyobb a kolóniák közelében. Ez a mintázat az egyedek véletlenszerű mozgása alapján is kialakulhat, amint ezt egyszerű számítógépes szimuláció is bizonyítja (Hajdu és Markó, nem közölt), tehát semmiféle komplex viselkedésbeli hátteret nem szükséges feltételeznünk. Az egyedek kolónia körüli eloszlásában megmutatkozó kiegyenlítetlenségek preferált sávok vagy ún. kijáró ösvények létét bizonyítják egyes fajoknál.

A vizsgált fajok egyedeinek eloszlása a kolóniák körül nincs feltétlenül hatással a többi faj eloszlására csalétek hiányában, csupán egyes esetekben jön létre interspecifikus gátlási zónát. A fenti mintázat felerősödik csalétek jelenlétében, s intra- és interspecifikus szinten egyaránt jól detektálható gátlási zóna jön létre. Ez egyértelműsíti, hogy a hangyák téreloszlása jelentős mértékben a rivális kolóniák helyzetének függvénye.

Az egyedek eloszlásában megmutatkozó szabályosságok ellenére a kiaknázási mintázat mégsem volt optimális, ami egyéb mechanizmusokra irányítja a figyelmet, mint például a kommunikáció hatékonysága. A hatékony kommunikáció felgyorsítja egy adott táplálékforrás kiaknázását, de ugyanakkor a nagyfokú pontosság csökkenti újabb források felfedezésének esélyét

(lásd Pasteels és mtsai. 1987a, b). Éppen emiatt a két véglet között kell megtalálni a megfelelő kompromisszumot. Úgy tűnik a skála ebből a szempontból is széles. A *M. rubra* az egyetlen, amely hatékony kommunikációs stratégiájának és nagy egyedszámának köszönhetően valóban optimális mintázatot alakít ki. A többi faj stratégiája jelentős mértékben eltér. A *L. psammophilus* képezi a pozitív végletet, ami a kommunikáció pontosságát illeti, ez viszont meggátolja új, adott esetben közeli források felfedezését, cserében viszont a felfedezett forrás gyors biztosítását teszi lehetővé. A *M. ruginodis* a hatékony rekrutálás és az individuális táplálkozási stratégia alkalmazása között ingadozik, annak függvényében, hogy jelen van-e egy erősebb kompetitor. Mint ismeretes a kolónia mérete befolyásolja a kommunikációs viselkedést: kis kolónia individuális stratégiát, nagy kolónia tömeg-rekrutálást alkalmaz (Beckers és mtsai. 1989, Mailleux és mtsai. 2003). Feltételezhető, hogy a vizsgált *M. ruginodis* populációk esetében a különböző mértékű kompetíciós nyomás a kolóniák méretében is megmutatkozhat, ami előidézhethet szintén a fenti dualizmust. Kérdés, hogy a kompetíciós nyomás közvetve a kolóniák méretén keresztül, vagy közvetlenül, az egyedek viselkedésének gátlása révén hat a táplálkozási stratégiára, vagy akár mindkettő révén.

A vizsgált *Formica* fajoknak sem a kommunikáció hatékonyság, sem a pontosság nem erős oldala. Ez feltehetően adaptív jelleg, hiszen az általuk benépesített nyílt élőhelyeken a preferált magas hőmérsékleti periódusok nem teszik lehetővé a hatékony feromonális alapú kommunikációt, valamint a talajfelszínen általuk keresett táplálékforrások mérete (hőségtől elhullott rovarok) sem igényli a csoportos szállítást. Emellett aktivitási csúcsuk idején a riválisok nem túl aktívak. Hogy kommunikációs stratégiájuk bizonyos fokú fejlettséggel rendelkezik, azt a *F. cinerea* állandó ösvényei is bizonyítják. Kommunikációjuk pontatlansága ugyan lehetővé teszi új források felfedezését, de alacsony hatékonysága meggátolja ezek megfelelő, távolság szempontjából is optimális kiaknázását.

A kompetíciós nyomás egyike a legfontosabb, és mégis a legkevésbé figyelembe vett tényezőknek a hangyák táplálkozási stratégia elemzésénél. A kompetíció kiiktatása, vagyis laboratóriumi kísérletek segíthetnek ugyan bizonyos mechanizmusok, mint téreloszlás, kommunikációs sajátosságok felderítésére, de a változó kompetíciós kontextus kiiktatása révén a belőle fakadó változékonyságot is eltüntetik. Feltételezhetjük például, hogy a *M. ruginodis* kolóniák laboratóriumi körülmények között nem mutatják a *Manica rubida* jelenlétében létrejött viselkedést. Bár a kompetíciós siker kulcsának eddig főleg a jó rekrutálási képességet (Slaa és mtsai. 2003) és az agresszív viselkedést tekintették, valójában ugyanúgy a siker kulcsa a megfelelő mértékű konfliktuskerülő magatartás, illetve akár a tömeg-rekrutáló magatartásról az individuális jellegű keresésre való csatlakozás képessége is, hiszen mindkettő csökkenti az egyedek épségét veszélyeztető, s rajta keresztül a kolónia fennmaradási esélyét csökkentő konfliktusok valószínűségét.

Ismert, hogy a táplálékforrások szűkössége a kompetíció egyik fő kiváltója hangyáknál (Sudd és Franks 1987, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Gallé 1994), s ezt a konfliktusok számának jelentős

megugrása is illusztrálja a csaléteken. A források kihelyezésének egyik legjelentősebb következménye, hogy a kolóniák jelentős része körül intra- és interspecifikus gátlási zónák alakultak ki, ami megdönti azt a hipotézist, mely szerint az agresszív, de főként a szubmisszív fajok csakis kolóniáikat és esetleg (mint az agresszívek) táplálékforrásaikat védik. A territóriumok értelmezésének nehézségére már Hölldobler és Wilson (1990) is felhívta a figyelmet, hiszen szerintük efemer források kiaknázása is tér-idő territóriumok kialakulásához vezethet, s ezt a mi vizsgálataink is valamelyest alátámasztják. A gátlási zónák faji szintre lebontva elsősorban az agresszív fajokkal szemben voltak hangsúlyosak, felvetve azt a hipotézist, hogy a különböző hangyakolóniák térbeli helyzetét eleve meghatározza más, hasonló rangú fajok kolóniáinak helyzete, s a létrejövő hangyamozaikok (Markó és mtsai. 2004) valójában folyamatos átrendeződések eredményei. A mozaikok tér-idő dinamikája a továbbiakban szintén tanulmányozásra szorul, habár a folyamatosan vándorló kolóniák identitásának azonosítása komoly nehézséget képez például a *Myrmica* fajoknál (Seppä és Walin 1996, Herbers és Banschbach 1999).

A kompetíció fontossága egy faj táplálkozási stratégiájának alakításában nem hangsúlyozható eléggé. Paradoxális módon bár a hangyafajokra vonatkozó kompetíciós vizsgálatok többsége alapvetően a különböző hangyafajok bizonyos mértékű kompetitív plasztikusságáról is beszámol, s a szociális szervezettség szintjét nevezi meg alapvető fontosságúnak (lásd Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Savolainen 1991), ennek ellenére a vizsgálatok eredménye mégis faji szintű kategorizálás. Márpedig a kompetitív hierarchia túl rigid értelmezése magyarázat nélkül hagyja a fajok plasztikus viselkedését riválisaikkal szemben (Czechowski 1985, Kiss és Markó 2003, Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó közl. alatt).

A kompetíciós viselkedés plasztikussága nagymértékben kontextusfüggő, s ez populációszintű vagy lokális. A *M. ruginodis* és a *F. balcanina* viselkedésében megmutatkozó agresszív-szubmisszív váltások inkább populációs körülményektől függenek, ezzel szemben a *L. psammophilus* vagy a *F. cinerea* viselkedésének változásai egyértelműen a lokális kontextusnak feleltethetők meg, az adott foltban tartózkodó riválisok és fajtársak számának függvényei.

Bár jól értelmezhető lineáris és egyértelmű hierarchiákat várnánk, eredményeink nem támasztják alá ennek létét, hiszen a vizsgált fajok sokszor veszíteni és nyerni is tudtak más fajokkal szemben. Ezt ékesen bizonyítják a *F. cinerea* és *L. psammophilus*, a *F. cinerea* és *M. schencki*, valamint a *F. balcanina* és *Tetramorium sp.* közötti konfliktusok. Az így kialakuló, a lineáristól jelentős mértékben eltérő komplex kompetitív rendszer az adott hangyaközösség stabilitását szolgálja, ellentétben a lineáris struktúrától, mely negatívan hat a fajgazdagságra (Savolainen és Vepsäläinen 1989).

Eredményeink új fényt vetnek a vizsgált fajok kompetitív státusára. Így eltérően az eddig elfogadottakkal a *M. rubra* inkább agresszív fajként nyilvánult meg, míg a *M. ruginodis* hol

szubmisszív, hol agresszív tendenciákkal jellemezhető, ráadásul stratégiája is ennek megfelelően módosul az individuális és a tömeg-rekrutáló között. A *M. rubra* esetében feltehetően szintén létezik egy szubmisszív-agresszív kettősség, hiszen más kísérletek eredményei is erre utalnak (Czechowski 1984, 1985). A *F. cinerea* egyértelműen agresszív, ráadásul territoriális tendenciákkal rendelkezik, de helyzetfüggően akár lokálisan szubmisszívként is viselkedhet. A *L. psammophilus* inkább szubmisszív, de lokálisan agresszívan is megnyilvánulhat, míg a *F. balcanina* viselkedése az agresszív és a szubmisszív között ingadozik. A testvérfajok között megmutatkozó különbségek újfent felhívják a figyelmet a sematikus, sokszor teljes fajcsoportokra vonatkozó kategorizáció veszélyeire.

Megdölni látszik az a hipotézis is, mely szerint agresszív fajok kizárják egymás kolóniáit egy bizonyos távon belül (Pisarski és Vepsäläinen 1989), amint ezt a *Tetramorium* és *F. balcanina*, illetve a *L. psammophilus* és *F. cinerea* kolóniák esete bizonyítja. Feltehetően számos mechanizmus járul hozzá természetes körülmények között az együttéléshez az aktivitásbeli különbségektől a táplálékspektrumbeli eltérésekig. Vizsgálataink azt is cáfolják, hogy a szubmisszív fajok nem védik táplálékforrásaikat, hiszen a *F. lemani*-tól a *M. schencki*-ig számos példa volt ennek ellenkezőjére.

A kompetitív helyzet ismeretében számos, a távolságoptimalizáló elméletre rácsafoló, és ezért szuboptimálisnak ható koloniális mintázat is érthetővé válik. Úgy tűnik, hogy a kompetitív nyomás csökkentése, és a kiaknázás biztonsága lényegesen fontosabb tényező, mint csupán a források távolsága. Ez magyarázza az ördögtői *M. ruginodis* kolóniák, a *F. balcanina* és a *L. psammophilus* sokszor szuboptimálisnak tekinthető döntéseit. Az első kettő a kompetitív nyomás hatására a távolabbi foltokat választja, ha azokon nincs kompetitor. A *L. psammophilus* ezzel szemben a kommunikáció pontosságának növelésével éri el egy forrás biztosítását.

Mindezen stratégiák bár szuboptimálisnak tűnnek a források távolsága és az ebből eredő energiaköltség szempontjából, valójában optimálisak a sokkal költségesebb (mortalitási tényezőként ható) intenzív kompetíció szempontjából. Ilyen körülmények között valódi szuboptimális mintázatról csupán két esetben beszélhetünk: (1) a *M. ruginodis* székelykáli B kolóniája esetében, ahol az alacsony kompetíciós nyomás ellenére egy távoli csalétket aknázott ki intenzíven a kolónia, habár a közeliakat is felfedezte, valamint (2) a *F. cinerea*-nál, ahol szintén gyakran előfordult a fenti helyzet. Míg az első esetben feltehetően a kolóniák alacsony egyedszáma és a hatékony meg pontos rekrutálás együttes hatása nyomán előálló egyedi konzervativizmus lehet a háttérben (lásd *Diszkusszió*), a második esetben az ösvények illető forrásokhoz való közelsége és az alacsony kommunikációs hatékonyság eredményezheti a szuboptimális mintázatot.

A *F. cinerea* esetében észlelt feladatmegosztás szintén adaptív jellegű: az ösvényeken haladók konzervatív viszonyulása a homokfelszínen megjelenő forrásokhoz elősegíti az ösvények célpontjául szolgáló állandó források folyamatos biztosítását. Ezt a tendenciát az ösvények aktivitásának jóval stabilabb jellege is megerősíti. A kérdés az, hogy milyen mechanizmusok vannak a feladatmegosztás háttérben: egyedi genetikai különbségek, fiatalkori fixáció vagy akár egyéni

táplálékpreferencia? A csalétkéken minden faj esetében megjelenő, a nudum állapotnál lényegesen magasabb kiaknázó tömeg azt mutatja, hogy a kolóniák megfelelően nagy tartalékkal rendelkeznek, mivel az aktívan keresők számát érdemes optimálisan alacsony szinten tartani, hiszen ez a dolgozók életidejét is hosszabbítja (Dreller 1998).

Mi hát az optimum? Feltehetően 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 rálátást 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 koloniális 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. Az egyedi viselkedés rugalmas jellege kolóniaszintű plasztikusságot eredményez változó körülmények közepette, mely lehetővé teszi a kolónia túlélését (Pasteels és mtsai. 1987a, b, Savolainen 1991, Schatz és mtsai. 1999).

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Másodéves egyetemistaként kezdtem el hangyákkal foglalkozni, faunisztikával és ökológiával egyaránt. Akkor tanárom, dr. Sárkány-Kiss Endre segítségével vettem fel a kapcsolatot Dr. prof. Gallé Lászlóval az akkor még József Attila Tudományegyetem Ökológiai Tanszékének vezetőjével. Gallé tanár úr a kezdetektől felkarolt, és ettől az időszaktól kezdve szinte állandó vendége lettem az Ökológiai Tanszéknek. Tanácsainak és szakmai irányításának köszönhetően sikerült jelen doktori dolgozat alapját képező munkát kiviteleznem, és neki köszönhetően mondhatom el ma, hogy hangyásznak tartom magam, és hogy ebben örömemet is lelem. Köszönöm segítségét, biztatását, tanácsait és türelmét munkám és nem utolsósorban személyem iránt.

Dr. Wojciech Czechowski (Lengyel Tudományos Akadémia Állattani Intézete, Varsó), mint szerzőtársam is különösen nagy segítségemre volt ötleteivel és tanácsaival. Köszönettel tartozom dr. Riitta Savolainen-nek és dr. Kari Vepsäläinen-nek a Helsinki Egyetemről a finnországi terepmunka során nyújtott segítségért és tanácsaikért. Terepmunkám során különösképpen nagy segítségemre volt Kiss Klára szerzőtársam (SZTE, Szeged), továbbá munkám előmenetelét jelentős mértékben segítette Csősz Sándor (MTM, Budapest), Fülöp Dávid (SZTE, Szeged), Gallé Róbert (SZTE, Szeged), Jónás Béla (Kolozsvár), Macalik Kunigunda (BBTE, Kolozsvár), dr. Margóczi Katalin (SZTE, Szeged), Mikó István (Rovarparazitológiai Labor, Kőszeg), a Nagy család (Székelykál), dr. Pénzes Zsolt (SZTE, Szeged), Rudner József (Szeged), Ruprecht Eszter (BBTE, Kolozsvár), dr. Sárkány-Kiss Endre (BBTE, Kolozsvár), Szabó Anna (BBTE, Kolozsvár) és kollégám dr. Ujvárosi Lujza (BBTE, Kolozsvár), aki számtalan alkalommal helyettesített óráimon a PhD-képzés idején és utána is, ha erre megkértem. Köszönet nekik.

Finnországi terepkutatásaimat a Román Oktatási Minisztérium Külföldi Tanulmányok Irodájának kutatási ösztöndíja (O.N.B.S.S., Bukarest) támogatta. A kézirat előkészítése alatt a Magyar Tudományos Akadémia Arany János Alapítványának (Budapest) ösztöndíjasa voltam, de e munka során a Magyar Oktatási Minisztérium Határon Túli Magyarok Főosztályának posztgraduális (2002 és 2004) és az MTA Domus Hungarica kutatási ösztöndíjai (2004 és 2005), valamint a Román Kutatási Ügynökség (A.N.S.T.I.) 6203/B27/2000-es kutatási ösztöndíja egyaránt segített.

És végül, de nem utolsósorban köszönet menyasszonyomnak, Nagy Emőkének megértéséért, türelméért és aktív hozzájárulásáért munkámhoz, valamint szüleimnek, akik fantáziát látva kutatásaimban végig támogattak egyetemista korom óta zokszó nélkül megértéssel. Nélkülük e munka nem készült volna el.

IRODALOMJEGYZÉK

- Abraham, M., Pasteels, J. M. (1977): Nest-moving behaviour in the ant *Myrmica rubra*. – Proc. of the 8th Int. Congress IUSSI, Wageningen, The Netherlands: 286.
- Abraham, M., Pasteels, J. M. (1980): Social behaviour during nest-moving in the ant *Myrmica rubra* L. (Hym. Form.). – *Insectes Sociaux* 27(2): 127-147.
- Agosti, D., Collingwood, C. A. (1987): A provisional list of the Balkan ants (Hym. Formicidae) with a key to the worker caste. II. Key to the worker caste, including the European species without the Iberian. – *Mitt. der Schweizer. Ent. Ges. / Bulletin de la Soc. Ent. Suisse* 60: 261-293
- 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.
- Aoki, S. (1977): *Colophina clematis* (Homoptera, Pemphigidae), an aphid species with soldiers. – *Kontyu*, 45: 276- 282.
- Aron, S., Pasteels, J. M., Deneubourg, J.-L., Boeve, J. L. (1986): Foraging recruitment in *Leptothorax unifasciatus*: the influence of foraging area familiarity and the age of the nest-site. – *Insectes Sociaux* 33(3): 338-351.
- Azcárate, F. M., Peco, B. (2003): Spatial patterns of seed predation by harvester ants (*Messor* Forel) in Mediterranean grassland and scrubland. – *Insectes Sociaux* 50: 120-126.
- Banschbach, V. S., Herbers, J. M. (1999): Nest movements and population spatial structure of the forest ant *Myrmica punctiventris* (Hymenoptera: Formicidae). – *Annals of the Entomological Society of America* 92(3): 414-423.
- Barta, Z. (2002): Optimális táplálkozás és csoportos élet. – In: Barta, Z., Liker, A., Székely, T. (szerk.): *Viselkedésökológia. Modern irányzatok*. Osiris Kiadó, Budapest. p. 28-50.
- Barta, Z., Giraldeau, L.-A. (1998): The effect of dominance hierarchy on the use of alternative foraging tactics: a phenotype-limited producing-scrounging game. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 217-223.
- Beckers, R., Goss, S., Deneubourg, J.-L., Pasteels, J. M. (1989): Colony size, communication and ant foraging strategy. – *Psyche* 96(3-4): 239-256.
- Beecham, J. A., Farnsworth, K. D. (1998): Animal foraging from an individual perspective: an object orientated model. – *Ecological Modelling* 113: 141-156.
- Beekman, M., Oldroyd, B. P., Myerscough, M. R. (2003): Sticking to their choice - honey bee

- subfamilies abandon declining food sources at a slow but uniform rate. – *Ecological Entomology* 28: 233-238.
- Berghoff, S. M., Weissflog, A., Linsenmair, K. E., Hashim, R., Maschwitz, U. (2002): Foraging of a hypogaecic army ant: a long neglected majority. – *Insectes Sociaux* 49: 133-141.
- Bestelmeyer, B. T., Agosti, D., Alonso, L. E., Roberto, C., Brandao, F., Brown Jr., W. L., Delabie, J. H. C., Silvestre, R. (2000): Field techniques for the study of ground-dwelling ants. An overview, description and evaluation. – In: Agosti, D., Majer, J. D., Alonso, L. E., Schultz, T. R. (szerk.): *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington. p. 122-144.
- Biesmeijer, J. C., de Vries, H. (2001): Exploration and exploitation of food sources by social insect colonies: a revision of the scout-recruit concept. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49: 89-99.
- Biesmeijer, J. C., Ermers, M. C. W. (1999): Social foraging in stingless bees: how colonies of *Mellipona fasciata* choose among nectar sources. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 129-140.
- Bolton, B. (1995): A new general catalogue of the ants of the world. – The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 504 pp.
- 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.
- Braschler, B., Baur, B. (2003): Effects of experimental small-scale grassland fragmentation on spatial distribution, density, and persistence of ant nests. – *Ecological Entomology* 28: 651-658.
- Brian, M. V., Hibble, J., Stradling, D. J. (1965): Ant pattern and density in a southern English heath. – *Journal of Animal Ecology*, 34: 545-555.
- Brown, M. J. F. (1999): Nest relocation and encounters between colonies of the seed-harvesting ant *Messor andrei*. – *Insectes Sociaux* 46: 66-70.
- Brown, W. L., Wilson, E. O. (1956): Character displacement. – *Systematic Zoology* 5: 49-64.
- Burd, M. (2001): Leaf tissue transport as a function of loading ratio in the leaf-cutting ant *Atta cephalotes*. – *Ecological Entomology* 26: 551-556.
- Burd, M., Aranwela, N. (2003): Head-on encounter rates and walking speed of foragers in leaf-cutting ant traffic. – *Insectes Sociaux* 50(1): 3-8.
- 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.
- Cerda, X., Dahbi, A., Retana, J. (2002): Spatial patterns, temporal variability, and the role of multi-nest colonies in a monogynous Spanish desert ant. – *Ecological Entomology* 27: 7-15.
- Cherix, D., Bourne, J. D. (1980): A field study on a super-colony of the red wood ant *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory Arthropodes (spiders, harvestmen and ants). – *Revue suisse Zool.* 87(4): 955-973.

- Cherix, D., Higashi, S. (1979): Distribution verticale des fourmis dans le Jura vaudois et recensement préliminaire des bourdons (Hymenoptera, Formicidae et Apidae). – *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* 74(356): 315-324.
- Cherix, D., Rosengren, R. (1980): Estimation de la fidélité sur pistes et de l'âge des fourrageuses chez *Formica lugubris* Zett. dans le Jura suisse, par la méthode de coloration au spray. – In: Cherix, D. (szerk.): *Ecologie des insectes sociaux*. IUSI section française, Lausanne: 61-69.
- 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.
- Collingwood, C. A. (1971): A Synopsis of the Formicidae of North Europe. – *The Entomologist* 104: 150-176.
- Collingwood, C. A. (1979): The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 8, pp. 1-174.
- Crespi, B. J. (1992): Eusociality in Australian gall thrips. – *Nature* 359:724-726.
- Cresswell, J. E., Osborne, J. L., Goulson, D. (2000): An economic model of the limits to foraging range in central place foragers with numerical solutions for bumblebees. – *Ecological Entomology* 25: 249-255.
- Crist, T. O., Haefner, J. W. (1994): Spatial model of movement and foraging in harvester ants (*Pogonomyrmex*) (II): the roles of environment and seed dispersion. – *Journal of Theoretical Biology* 166: 315-323.
- Csősz, S., Markó, B. (2004): Redescription of *Tetramorium hungaricum* Rösler, 1935, a related species of *T. caespitum* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae). – *Myrmecologische Nachrichten* 6: 49-59.
- 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: 121-126.
- Csősz, S., Seifert, B. (2003): *Ponera testacea* Emery, 1895 Stat n. - A Sister Species of *P. coarctata* (Latreille, 1802) (Hymenoptera, Formicidae). – *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 49(3): 201-214.
- Czechowski, W. (1979): Competition between *Lasius niger* (L.) and *Myrmica rugulosa* Nyl. (Hymenoptera: Formicidae). – *Annales Zoologici* 34(14): 437-451.
- Czechowski, W. (1984): Colony fission and intraspecific contests in *Myrmica laevinodis* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). – *Annales Zoologici* 38(4): 99-109.
- Czechowski, W. (1985): Competition between *Myrmica laevinodis* Nyl. and *Lasius niger* (L.) (Hymenoptera, Formicoidea). *Annales Zoologici*, 39: 153-173.
- Czechowski, W. (1990a): Intraspecific conflict in *Formica exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). – *Memorabilia Zoologica* 44: 71-81.
- Czechowski, W. (1990b): Aggression of *Formica aquilonia* Yarr. to *Camponotus ligniperdus* (Latr.)

- (Hymenoptera, Formicidae) under the conditions of artificial colonization. – *Memorabilia Zoologica* 44: 83–91.
- 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. (2000): Interference of territorial ant species in the course of raids of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). – *Annales Zoologici*, 50: 35–38.
- Czechowski, W. (2001): Mixed colony of *Formica pratensis* Retz. + *Formica cinerea* Mayr + *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae) and its presumed origin. – *Annales Zoologici*, 51: 205–209.
- Czechowski, W., Godzińska, E. J., Kozłowski, M. W. (2002): Rescue behaviour shown by workers of *Formica sanguinea* Latr., *F. fusca* L. and *F. cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) in response to their nestmates caught by an ant lion larva. – *Annales Zoologici*, 52: 423–431.
- Czechowski, W., Markó, B. (közlés 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*.
- Czechowski, W., Pisarski, B. (1988): Inter- and intraspecific competitive relations in *Camponotus ligniperdus* (Latr.) (Hymenoptera, Formicidae). – *Annales Zoologici*, 41: 355–381.
- Czechowski, W., Pisarski, B. (1990): Ants (Hymenoptera, Formicoidea) of linden-oak-hornbeam forests and thermophilous oak forests of the Mazovian Lowland. I. Nest density. – *Fragmenta Faunistica* 34(9): 133–141.
- Czechowski, W., Pisarski, B., Czechowska, W. (1990): Ants (Hymenoptera, Formicoidea) of moist meadows on the Mazovian Lowland. – *Fragmenta Faunistica* 34(4): 47–60.
- Czechowski, W., Pisarski, B., Yamauchi, K. (1995): Succession of ant communities (Hymenoptera, Formicidae) in moist pine forests. – *Fragmenta Faunistica* 38(24): 447–488.
- Czechowski, W., Radchenko, A., Czechowska, W. (2002): The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. – Museum and Institute of Zoology, Polish Academy Sciences, Warsaw, 200 pp.
- Czechowski, W., Rotkiewicz, W. (1997): Relations between *Formica sanguinea* Latr. and *Formica cinerea cinerea* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) – an unusual form of dulosis. – *Annales Zoologici*. 47: 469–478.
- Czechowski, W., Vepsäläinen, K. (1999): Plesiobiosis between *Formica fusca* L. and *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae). – *Annales Zoologici* 49(1-2): 125–127.
- Czechowski, W., Vepsäläinen, K. (2001): *Formica rufa* L. indirectly protects *F. fusca* L. against *F. sanguinea* Latr. raids (Hymenoptera, Formicidae). – *Annales Zoologici*, 51: 113–119.
- Czechowski, W., Yamauchi, K. (1994): Intraspecific relations in *Cardiocondyla nuda* (Mayr) (Hymenoptera, Formicoidea). – *Memorabilia Zoologica* 48: 39–54.
- 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.
- de Vroey, C. (1980): Relations interspécifique chez les fourmis. – In: Cherix, D. (szerk.): *Ecologie des insectes sociaux*. IUSSI - section française; Lausanne. p. 107-113.
- Depickère, S., Fresneau, D., Deneubourg, J.-L. (2004a): Dynamics of aggregation in *Lasius niger* (Formicidae): influence of polyethism. – *Insectes Sociaux* 51: 81-90.
- Depickère, S., Fresneau, D., Detrain, C., Deneubourg, J.-L. (2004b): Marking as a decision factor in the choice of a new resting site in *Lasius niger*. – *Insectes Sociaux* 51: 243-246.
- 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.
- Detrain, C., Pasteels, J. M. (2000): Seed preferences of the harvester ant *Messor barbarus* in a mediterranean mosaic grassland (Hymenoptera: Formicidae). – *Sociobiology* 35(1): 35-48.
- Devigne, C., Detrain, C. (2002): Collective exploration and area marking in the ant *Lasius niger*. – *Insectes Sociaux* 49: 357-362.
- 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.
- Dreller, C. (1998): Division of labor between scouts and recruits: genetic influence and mechanisms. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 43: 191-196.
- Dreller, C., Page Jr., R. E., Fondrk, M. K. (1999): Regulation of pollen foraging in honeybee colonies: effects of young brood, stored pollen, and empty space. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45: 227-233.
- Elmes, G. W. (1980): Queen numbers in colonies of ants of the genus *Myrmica*. – *Insectes Sociaux* 27(1): 43-60.
- Elmes, G. W. (1982): The phenology of five species of *Myrmica* (Hym. Formicidae) from South Dorset, England. – *Insectes Sociaux* 29(4): 548-559.
- Elmes, G. W. (1991): The social biology of *Myrmica* ants. – *Actes Coll. Insectes Sociaux* 7: 17-34.
- Elmes, G. W., Keller, L. (1993): Distribution and ecology of queen number in ants of the genus *Myrmica*. – In: Keller, L. (szerk.): *Queen number and sociality in insects*. Oxford University Press, Oxford, p. 294-307.
- Elmes, G. W., Radchenko, A., Aktaş, N. (2002): Four new *Myrmica* species (Hymenoptera: Formicidae) from Turkey. – *Annales Zoologici* 52(1): 157-171.
- Elmes, G. W., Wardlaw, J. C. (1983): A comparison of the effect of temperature on the development of large hibernated larvae of four species of *Myrmica* (Hym. Formicidae). – *Insectes Sociaux* 30(1): 106-118.
- 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. (1978): Data on the ecological energetics of *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera: Formicidae) in the psammophile ecosystems of the Southern Hungarian Plain. – *Acta Biologica Szeged* 24(1-4): 97-104.
- Gallé, L. (1978): Dispersion of the nests of an ant species (Hymenoptera: Formicidae). – *Acta Biologica Szeged* 24(1-4): 105-109.
- Gallé, L. (1980): Dispersion of high density ant populations in sandy soil grassland ecosystems. – *Acta Biologica Szeged*, 26: 129-135.
- Gallé, L. (1990): Assembly of sand-dune forest ant communities. – *Memorabilia Zoologica* 44: 1-6.
- 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., Csősz, S., Tartally, A., Kovács, É. (1998): A check-list of Hungarian ants (Hymenoptera: Formicidae). – *Folia Entomologica Hungarica* 59: 213-220
- Gallé, L., Györffy, Gy., Hornung, E., Körmöczi, L., Szőnyi, G., Kerekes, J. (1991): Response of different ecological communities to experimental perturbations in a sandy grassland. – Terrestrial and aquatic ecosystems – in: Ravena, O. (szerk.): Terrestrial and Aquatic Ecosystems, Perturbation and Recovery. Ellis Horwood, Chichester, pp. 193-197.
- Gallé, L., Kovács, É., Hevér, A. (1994): Pattern transformation of ant colonies in a successional sandy grassland. – *Memorabilia Zoologica* 48: 81-90.
- Gallé, L., Körmöczi, L., Hornung, E., Kerekes, J. (1998): Structure of ant-assemblages in a middle-european successional sand-dune area. – *Tiscia*, 31: 19-28.
- 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., Körmöczi, L. (szerk.): *Ecology of River Valleys - Tiscia Monograph Series*, Szeged, pp. 31-36.
- Giraldeau, L.-A., Caraco, T. (2000): Social foraging theory. Princeton University Press; Princeton, pp. 1-362.
- Glaser, F. (1998): Die Ameisenfauna des Arzler Kalvarienberges bei Innsbruck (Tirol, Österreich). – *Ber. nat.-med. Verein, Innsbruck* 85: 257-286.
- Grasso, D. A., Mori, A., Le Moli, F. (1998): Chemical communication during foraging in the harvesting ant *Messor capitatus* (Hymenoptera, Formicidae) – *Insectes Sociaux* 45: 85-96.
- Halley, J. D., Burd, M. (2004): Nonequilibrium dynamics of social groups: insights from foraging Argentine ants. – *Insectes Sociaux* 51: 226-231.

- Hardin, G. (1960): The competitive exclusion principle. – *Science*, 131: 1292–1297.
- Hart, A. G., Ratnieks, F. L. W. (2002): Task-partitioned nectar transfer in stingless bees: work organisation in a phylogenetic context. – *Ecological Entomology* 27: 163–168.
- Hennaut-Riche, B., Josens, G., Pasteels, J. M. (1980): L'approvisionnement du nid chez *Lasius fuliginosus*: pistes, cycles d'activité et spécialisation territoriale des ouvrière. – In: Cherix, D (szerk.): *Ecologie des insectes sociaux*. IUSSI – section française; Lausanne. p. 71–78.
- Herbers, J. M., Banschbach, V. S. (1999): Plasticity of social organization in a forest ant species. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45(6): 451–465.
- Higginson, A. D., Barnard, C. J. (2004): Accumulating wing damage affects foraging decisions in honeybees (*Apis mellifera* L.). – *Ecological Entomology* 29: 52–59.
- Hirosawa, H., Higashi, S., Mohamed, M. (2000): Food habits of *Aenictus* army ants and their effects on the ant community in a rain forest of Borneo. – *Insectes Sociaux* 47(1): 42–49.
- Hölldobler, B. (1971): Recruitment behavior in *Camponotus socius* (Hym. Formicidae). – *Z. vergl. Physiologie* 75: 123–142.
- Hölldobler, B. (1986): Konkurrenzverhalten und Territorialität in Ameisenpopulationen. – In: Eisner, T., Hölldobler, B., Lindauer, M. (szerk.): *Chemische Ökologie Territorialität Gegenseitige Verständigung* (Information Processing in Animals, vol. 3). Gustav Fischer Verlag; New York. p. 25–70.
- Hölldobler, B. (1991): Soziale Verständigung und territorialer Konflikt in Ameisenpopulationen. – *Naturwissenschaftlicher Rundschau* 44(2): 43–52.
- Hölldobler, B., Möglich, M. (1980): The foraging system of *Pheidole militica* (Hymenoptera: Formicidae). – *Insectes Sociaux* 27(3): 237–264.
- Hölldobler, B., Möglich, M., Maschwitz, U. (1973): *Bothroponera tesserinoda* (Formicidae) Tandemlauf beim Nestumzug. – *Encyclopaedia cinematographica* : 3–14.
- Hölldobler, B., Traniello, J. F. A. (1980): The pygidial gland and chemical recruitment communication in *Pachycondyla* (= *Termitopone*) *laevigata*. – *Journal of Chemical Ecology* 6(5): 883–893.
- Hölldobler, B., Wilson, E. O. (1970): Recruitment trails in the harvester ant *Pogonomyrmex badius*. – *Psyche* 77(4): 385–399.
- Hölldobler, B., Wilson, E. O. (1986): Nest area exploration and recognition in leafcutter ants (*Atta cephalotes*). – *Journal of Insect Physiology* 32(2): 143–150.
- Hölldobler, B., Wilson, E. O. (1990): The ants. – The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1–732 pp.
- Izhaki, I., Levey, D. J., Silva, W. R. (2003): Effects of prescribed fire on an ant community in Florida pine savanna. – *Ecological Entomology* 28: 439–448.
- Jarau, S., Hrncir, M., Schmidt, V. M., Zucchi, R., Barth, F. G. (2003): Effectiveness of recruitment behavior in stingless bees (Apidae, Meliponini). – *Insectes Sociaux* 50: 365–374.
- Járdán, Cs., Gallé, L., Margóczy, K. (1993): Ant assemblage composition in a successional Hungarian

- sand dune area. – *Tiscia* 27: 9-15.
- Jmhasly, P., Leuthold, R.H. (1999): Foraging territories of *Macrotermes bellicosus* and mutual territory dynamics between *M. bellicosus* and *M. subhyalinus* (Isoptera: Termitidae).. – *Sociobiology* 34(1): 22-34.
- Juhász-Nagy, P. (1984): Beszélgetések az Ökológiáról. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.
- Karsai I., Péntes, Zs. (2000): Optimality of cell arrangement and rules of thumb of cell initiation in *Polistes dominulus*: a modeling approach. – *Behavioral Ecology* 11: 387-395.
- Keller, L. (szerk.) (1993): Queen number and sociality in insects. Oxford University Press; Oxford
- Kent, D. S., Simpson, J. A. (1992). Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera: Curculionidae). – *Naturwissenschaften* 79:86-87.
- Keynäs, K. (1996): Miljön i förändring. – *Västnyländsk Årsbok*, 20: 56–76.
- Kilpiäinen, A., Valkeila, E., Vesajoki, H., Wuoreninne, H. (1977): Samettimuurahaisen. –*Suomessa Luonnontutkija*, 81: 129–133.
- 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.
- Kiss, K., Mátis, A. (2002): Párhuzamos szukcessziós folyamatok - növényzet és hangyaközösségek - a kőbányák meddőhányóin. – *Collegium Biologicum* 4: 23-39.
- Korb, J., Linsenmair, K. E. (2002): Evaluation of predation risk in the collectively foraging termite *Macrotermes bellicosus* . – *Insectes Sociaux* 49: 264-269.
- Krebs, Ch. J. (1985): Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Harper & Row, New York.
- Kutter, H. (1977): Hymenoptera. Formicidae. – *Insecta Helvetica* 6, pp. 1-297.
- Lindström, K., Berglind, S.-Å., Pamilo, P. (1996): Variation of colony types in the ant *Formica cinerea*. – *Insectes Sociaux*, 43: 329–332.
- Mabelis, A. A. (1977): Artenreichtum von Ameisen in einigen Waldtypen. – in: Tüxen, R. (szerk.): Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde, pp. 187-208. Vaduz.
- Mabelis, A. A. (1979): Wood ant wars: the relationship between aggression and predation in the red wood ant. – *Netherlands Journal of Zoology* 29: 451–620.
- Mabelis, A. A. (1984): Interference between wood ants and other ant species (Hymenoptera, Formicidae). – *Netherlands Journal of Zoology*, 34: 1–20.
- Mabelis, A. A. (1994): Flying as a survival strategy for wood ants in a fragmented landscape (Hymenoptera, Formicidae). – *Memorabilia Zoologica* 48: 147-170.
- Mabelis, A. A. (2003): Do *Formica* species (Hymenoptera: Formicidae) have a different attack mode? – *Annales Zoologici* 53(4): 667-668.

- Mailleux, A.-C., Deneubourg, J.-L., Detrain, C. (2000): How do ants assess food volume? – *Animal Behaviour* 59: 1061-1069.
- Mailleux, A.-C., Deneubourg, J.-L., Detrain, C. (2003): How does colony growth influence communication in ants?. – *Insectes Sociaux* 50(1): 24-31.
- Mallon, E. B., Pratt, S. C., Franks, N. R. (2001): Individual and collective decision-making during nest site selection by the ant *Leptothorax albipennis*. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 50: 352-359
- Markl, H., Hölldobler, B. (1978): Recruitment and food-retrieving behavior in *Novomessor* (Formicidae, Hymenoptera). II. Vibration signals. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 4: 183-216.
- Markó, B. (1997a): Különböző típusú erdők hangyaközösségének összehasonlító vizsgálata. – *Múzeumi Füzetek* 6: 183-189.
- Markó, B. (1997b): Contribution to the knowledge of the ant-fauna (Hymenoptera, Formicidae) of the Crișul Repede river valley. – In: Sárkány-Kiss, A., Hamar, J. (szerk.): The Criș/Körös Rivers' Valleys. A study of the geography, hydrobiology and ecology of the river system and its environment. Tiscia; Szolnok-Szeged-Târgu Mureș. p. 345-352.
- Markó, B. (1998): Six new ant species (Hymenoptera: Formicidae) for the Romanian myrmecofauna. – *Entomologica Romanica* 3: 119-123.
- Markó, B. (1999a): Ant community succession and diversity changes in spruce forest clearcuts in Eastern Carpathians, Rumania. – In: Tajovský, K., Pizl, V. (szerk.): Soil Zoology in Central Europe. - Proceedings of the 5th Central European Workshop on Soil Zoology. Institute of Soil Biology. Academy of Sciences of the Czech Republic; České Budějovice. p. 203-210.
- Markó, B. (1999b): Contribution to the knowledge of the myrmecofauna of the River Someș Valley. – In: Sárkány-Kiss, A., Hamar, J. (szerk.): The Someș/Szamos River Valley. A study of the geography, hydrobiology and ecology of the river system and its environment. Tiscia; Szolnok-Szeged-Târgu Mureș. p. 297-301.
- Markó, B. (1999c): New ant taxa (Hymenoptera: Formicidae) in the Romanian fauna. – *Entomologica Romanica* 4: 95-98.
- Markó, B., Csősz, S. (2001): Nine new ant species in the Romanian fauna (Hymenoptera: Formicidae): morphology, biology and distribution. – *Entomologica Romanica* 6: 127-132.
- Markó, B., Csősz, S. (2002): Die europäischen Ameisenarten (Hymenoptera: Formicidae) des Hermannstädter (Sibiu, Romania) Naturkundemuseums I.: Unterfamilien Ponerinae, Myrmicinae und Dolichoderinae. – *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 94: 109-121.
- 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.

- Markó, B., Kiss, K. (2002): Searching for food in the ant *Myrmica rubra* (L.) (Hymenoptera: Formicidae) - How to optimize? – In: Tomescu, N., Popa, V. (szerk.): In memoriam “Professor Dr. Doc. Vasile Gh. Radu” corresponding member of Romanian Academy of Sciences. Cluj University Press, Cluj-Napoca. p. 157-168.
- Markó, B., Kiss, K., Gallé, L. (2004): Mosaic Structure of Ant Communities (Hymenoptera: Formicidae) in Eastern Carpathian Marshes: Regional versus Local Scales – *Acta Zool. Acad. Sci. Hun.* 50(2): 77–95.
- Maschwitz, U., Hölldobler, B., Möglich, M. (1974): Tandemlaufen als Rekrutierungsverhalten bei *Bothroponea tesserinoda* Forel (Formicidae: Ponerinae). – *Z. Tierpsychol.* 35: 113-123.
- Móczár, L., Gallé, L. (1983): A rovarok társas viselkedésének formái. – In: Vida G. (szerk.): Evolúció III. – Natura, Budapest, 152-175.
- Mody, K., Linsenmair, K. E. (2003): Finding its place in a competitive ant community: leaf fidelity of *Camponotus sericeus*. – *Insectes Sociaux* 50: 191-198.
- Möglich, M., Hölldobler, B., Maschwitz, U. (1974): *Camponotus sericeus* (Formicidae) Tandemlauf beim Nestumzug. – *Encyclopaedia cinematographica*: 3-18.
- Myerscough, M. R., Oldroyd, B. P. (2004): Simulation models of the role of genetic variability in social insect task allocation. – *Insectes Sociaux* 51: 146-152.
- Nielsen, M. G. (1972): Aboveground activity of the ant *Lasius alienus* (Först.) (Hymenoptera: Formicidae). – *Natura Jutlandica*, 16: 83–94.
- Niemelä, J., Haila, Y., Punttila, P. (1996): The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. – *Ecography* 19: 352-368.
- Odum, E. P. (1971): Fundamentals of ecology. W.B. Sanders Co., Philadelphia, 574 pp.
- Orr, M. R., Dahlsten, D. L., Benson, W. W. (2003): Ecological interactions among ants in the genus *Linepithema*, their phorid parasitoids, and ant competitors. – *Ecological Entomology* 28: 203-210.
- Palmgren, P. (1972): Studies on the spider populations of the surroundings of the Tvärminne Zoological Station, Finland. – *Commentationes Biologicae. Societas Scientiarum Fennica*, 52: 1–133.
- Paraschivescu, D. (1978): Elemente balcanica în mirmecofauna R. S. România. – *Nymphaea* 6: 463-474
- 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.
- Pawlikowski, T., Pawłowicz, G. (1984): Konstrukcja podziemnych gniazd *Formica cinerea cinerea* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) w wybranych murawowych siedliskach wydumowych. – *Acta Universitatis Nicolai Copernici, Biologia*, 26: 37–46.
- Pereira, H. M., Bergman, A., Roughgarden, J. (2003): Socially Stable Territories: the negotiation of space by interacting foragers. – *The American Naturalist* 161(1): 143-152.
- Perry, G., Pianka, E. R. (1997): Animal foraging: past, present and future. – *Trends in Ecology and Evolution* 12(9): 360-364.
- Petrov, I. Z. (1990): Observations on the feeding strategy in the desert ant *Cataglyphis cursor* Fonscolombe (Hymenoptera, Formicidae). – *Arh. biol. nauka* 42(1-2): 83-90.
- Petrov, I. Z., Collingwood, C. A. (1993): *Formica balcanina* n. sp., a new species related to the *Formica cinerea*-group (Hymenoptera: Formicidae). – *Eur. J. Entomol.* 90: 349-354.
- Petrov, I. Z., Gallé, L. (1980): Nest distribution of the ant *Cataglyphis c. aenescens* (Nyl.) (Hymenoptera, Formicidae) in Deliblato sandy area (Yugoslavia). – *Ekologija* 21(2): 135-148.
- Pisarski, B. (1982): Territoires et territorialisme de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. – *Memorabilia Zoologica*, 38: 163–203.
- Pisarski, B., Vepsäläinen, K. (1989): Competition hierarchies in ant communities (Hymenoptera, Formicidae). – *Annales Zoologici* 42(13): 321-329.
- Pratt, S. C. (1998): Decentralized control of drone comb construction in honey bee colonies. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 193-205
- Puntila, P., Haila, Y., Niemelä, J., Pajunen, T. (1994): Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings. – *Annales Zoologici Fennici* 31: 131-144.
- Puntila, P., Haila, Y., Tukia, H. (1996): Ant communities in taiga clearcuts: habitat effects and species interactions. – *Ecography* 19: 16-28.
- Radchenko, A., Czechowski, W., Czechowska, W. (1997): The Genus *Myrmica* Latr. (Hymenoptera, Formicidae) in Poland - a survey of species and a key for their identification. – *Annales Zoologici* 47(3-4): 481-500.
- Rastogi, N. (2000): Prey concealment and spatiotemporal patrolling behaviour of the Indian tree ant *Oecophylla smaragdina* (Fabricius). – *Insectes Sociaux* 47: 92-93.
- Ratnieks, F. L. W., Anderson, C. (1999): Task partitioning in insect societies. – *Insectes Sociaux* 46: 95-108.
- Reyes, J. L., Haeger, J. F. (1999): Sequential co-operative load transport in the seed-harvesting ant *Messor barbarus*. – *Insectes Sociaux* 46: 119-125.
- Reznikova, Zh. I. (1983): Mezhdvidovye otnosheniya murav'ev. – *Nauka*, Novosibirsk, 206 pp.
- Rosengren, R. (1969): Notes regarding the growth of a polycalic nest system in *Formica uralensis* Ruzsky. – *Notulae Entomologicae*, 49: 211–230.

- Rosengren, R. (1971): Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). – *Acta Zoologica Fennica* 133: 1-106.
- Rosengren, R. (1977a): Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group) I. Age polyethism and topographic traditions. – *Acta Zoologica Fennica* 149: 1-30.
- Rosengren, R. (1977b): Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group) II. Nocturnal orientation and diet periodicity. – *Acta Zoologica Fennica* 150: 1-30.
- Rosengren, R., Cherix, D., Pamilo, P. (1985): Insular ecology of the red wood ant *Formica truncorum* Fabr. I. Polydomous nesting, population size and foraging. – *Mitt. der Schweizer. Ent. Ges. / Bulletin de la Soc. Ent. Suisse* 58: 147-175.
- Rosengren, R., Cherix, D., Pamilo, P. (1986): Insular ecology of the red wood ant *Formica truncorum* Fabr. II. Distribution, reproductive strategy and competition. – *Mitt. der Schweizer. Ent. Ges. / Bulletin de la Soc. Ent. Suisse* 59: 63-64.
- Röschard, J., Roces, F. (2003): Cutters, carriers and transport chains: Distance-dependent foraging strategies in the grass-cutting ant *Atta vollenweideri*. – *Insectes Sociaux* 50(3): 237-244.
- Saaristo, M. I. (1995): Distribution maps of the outdoor myrmicid ants (Hymenoptera, Formicidae) of Finland, with notes on their taxonomy and ecology. – *Entomologica Fennica* 6: 153-162.
- Sanders, N. J., Gordon, D. M. (2002): Resources and flexible allocation of work in the desert ant, *Aphaenogaster cockerelli*. – *Insectes Sociaux* 49: 371-379.
- Savolainen, R. (1990): Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polyctena*. – *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 polyctena*. – *Oikos*, 56: 3-16.
- Savolainen, R., Vepsäläinen, K., Wuorenrinne, H. (1989): Ant assemblages in the taiga biome: testing the role of territorial wood ants. – *Oecologia*, 81: 481–486.
- Schatz, B., Lachaud, J. P., Beugnon, G., Dejean, A. (1999): Prey Density and polyethism within hunting workers in the neotropical ponerine ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera, Formicidae).. – *Sociobiology* 34(3): 605-618.
- Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F. M., Konrad, H., Markó, B., Csósz, S., Heller, G., Christian, E., Stauffer, C. (leadva): More than one species of *Messor* harvester ants in Central Europe? (Hymenoptera: Formicidae) – *European Journal of Entomology*.
- Seifert, B. (1988): A Taxonomic Revision of the *Myrmica* Species of Europe, Asia Minor, and Caucasia (Hymenoptera, Formicidae). – *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz*, 62(3): 1–75.

- 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. (1993a): Die freilebende Ameisenarten Deutschlands (Hymenoptera: Formicidae) und Angaben zu deren Taxonomie und Verbreitung. – *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 67(3): 1-44.
- Seifert, B. (1993b): Taxonomic description of *Myrmica microrubra* n. sp. - a social parasitic ant so far known as the microgyne of *Myrmica rubra* (L.). – *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 67(5): 9-12.
- Seifert, B. (1996): Ameisen: beobachten, bestimmen. Naturbuch Verlag; Augsburg. pp. 352.
- Seifert, B. (2002): A taxonomic revision of the *Formica cinerea* group (Hymenoptera: Formicidae). – *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseums Görlitz* 74(2): 245-272.
- Seppä, P. (1994): Sociogenetic organization of the ants *Myrmica ruginodis* and *Myrmica lobicornis*. Number, relatedness and longevity of reproducing individuals. – *Journal of Evolutionary Biology* 7: 71-95.
- Seppä, P., Walin, L. (1996): Sociogenetic organization of the red ant *Myrmica rubra*. – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 38: 207-217.
- 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.
- Spaethe, J., Weidenmüller, A. (2002): Size variation and foraging rate in bumblebees (*Bombus terrestris*). – *Insectes Sociaux* 49: 142-146.
- Sudd, J. H. (1987): Individual and mixed diet strategy in ants. – In: Pasteels, J. M., Deneubourg, J.-L. (szerk.): From individual to collective behaviour in social insects. Les Treilles Workshop, Birkhäuser Verlag; Basel p. 81-92.
- Sudd, J. H., Franks, N. R. (1987): The behavioural ecology of ants. Blackie & Son Ltd.; Glasgow and London. pp. 1-206.
- Szentesi, Á., Török, J. (1997): Állatökológia. Kovásznai Kiadó; Budapest. pp. 364.
- 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.
- Traniello, J. F. A. (1987): Social and individual responses to environmental factors in ants. – In: Pasteels, J. M., Deneubourg, J.-L. (szerk.): From individual to collective behaviour in social insects. Les Treilles Workshop, Birkhäuser Verlag; Basel p. 63-80.

- Vaughan, D. M., Calderone, N. W. (2002): Assessment of pollen stores by foragers in colonies of the honey bee *Apis mellifera* L.. – *Insectes Sociaux* 49: 23-27.
- Vepsäläinen, K. (1980): Modes of competition in ants. – *Insectes Sociaux*, 27: 281-284.
- Vepsäläinen, K., Pisarski, B. (1982): Assembly of island ant communities. – *Annales Zoologici Fennici* 19: 327-335.
- 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. IUSI - section française; Lausanne. p. 101-106.
- Vienne, C., Errard, C., Lenoir, A. (1995): Species polyethism in heterospecific groups of Myrmicinae ants. – *Ethology Ecology & Evolution* 7: 133-146.
- Walín, L., Seppä, P. (2001): Resource allocation in the red ant *Myrmica ruginodis* - an interplay of genetics and ecology. – *Journal of Evolutionary Biology* 14: 694-707.
- Walín, L., Seppä, P., Sundström, L. (2001): Reproductive allocation within a polygyne, polydomous colony of the ant *Myrmica rubra*. – *Ecological Entomology* 26: 537-546.
- Wardlaw, J. C., Elmes, G. W. (1996): Exceptional colony size in *Myrmica* species (Hymenoptera: Formicidae). – *The Entomologist* 115(3): 191-196.
- Wehner, R., Meier, C., Zollikofer, C. (2004): The ontogeny of foraging behaviour in desert ants, *Cataglyphis bicolor*. – *Ecological Entomology* 29: 240-250.
- Weidenmüller, A., Seeley, T. D. (1999): Imprecision in waggle dances of the honeybee (*Apis mellifera*) for nearby food sources: error or adaptation? – *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 190-199.
- Wetterer, J. K., Gruner, D. S., Lopez, J. E. (1998): Foraging and nesting ecology of *Acromyrmex octospinosus* (Hymenoptera: Formicidae) in a Costa Rican tropical dry forest. – *Florida Entomologist* 81(1): 61-67.
- Williams, I. S., Jones, T. H., Hartley, S. E. (2001): The role of resources and natural enemies in determining the distribution of an insect herbivore population. – *Ecological Entomology* 26: 204-211.
- Wolf, T. J., Ellington, C. P., Begley, L. S. (1999): Foraging costs in bumblebees: field conditions cause large individual differences. – *Insectes Sociaux* 46: 291-295.
- Zakharov, A. A. (1994): Primary and secondary federations in ants. – *Memorabilia Zoologica* 48: 279-292.

ÖSSZEFOGLALÁS

A hangyák a társas életmódú rovarcsoportok közé tartoznak, és sikerességük többek között táplálkozási stratégiáik hatékonyságában rejlik (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 táplálékkereső egyedeknek bizonyos döntéseket kell hozniuk keresés közben, s ezek közül a legfontosabbak: mikor, hol és mit keresni. Feltételezhetjük, hogy információik alapján az egyedek optimalizálnak, azaz minél kisebb befektetés révén minél nagyobb nyereségre próbálnak szert tenni. A legnyilvánvalóbban optimalizációnak alávetendő tényező a táplálékfolt távolsága a kolóniától, a táplálék minősége és nagysága (Detrain és mtsai. 1999, Mailleux és mtsai. 2003, Cogni és Oliveira 2004). Fontos befolyásoló tényező lehet azonban a kolónia nagysága vagy a kompetitív és a predációs nyomás is (Pasteels és mtsai. 1987b, Detrain és mtsai. 1999, Vaughan és Calderone 2002, Halley és Burd 2004, Thomas és Framenau 2005). Mivel a hangyafajok többsége mindenevő ezért gyakran kisebb-nagyobb mértékű niche-átfedésre kerül sor közöttük, s ez erős inter- és intraspecifikus kompetícióhoz vezethet (Czechowski 1984, Czechowski 1990b, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Gallé 1994, Gallé és mtsai. 1994 Vepsäläinen és mtsai. 2000, Devigne és Detrain 2002, Dillier és Wehner 2004). Hangyáknál egy sajátos lineáris kompetitív hierarchia ismert, mely három lépcsőfokú (lásd Savolainen és Vepsäläinen 1988, Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Vepsäläinen és Savolainen 1990): (1) a **szubmisszív** fajok csupán saját kolóniájukat védik; (2) az **agresszív** fajok a táplálékforrást is védik; (3) és végül a **territoriális** fajok egy territóriumot védenek.

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 (Detrain és mtsai. 1999). A vizsgálat tárgyát képező problémaköröket a következő nullhipotézisekben fogalmaztuk meg:

- (a) A kolónia „érdeke” a táplálékforrások felfedezési valószínűségének maximalizálása.
- (b) A kolóniák körül a keresés términtázatában megmutatkozó egyenetlenségek prediktálják az újonnan felfedezett források kiaknázásában megmutatkozó eltéréseket.
- (c) A kolóniák minden esetben a közeli forrásokat preferálják.

(d) A nem territoriális fajok kolóniái nem gyakorolnak negatív hatást más fajok keresési stratégiájára.

(e) A nem territoriális fajok státusuknak megfelelően viselkednek minden esetben.

(f) Nincsenek alapvető különbségek ugyanazon faj viselkedésében különböző hangyaközösségi körülmények között.

Összesen öt nem territoriális, gyakori európai faj táplálkozási stratégiáját vizsgáltuk kolóniái körül: *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758), *M. ruginodis* Nylander, 1846, *Formica cinerea* Mayr 1853, *F. balcanina* Petrov & Collingwood 1993 – melyet nemrég mutattunk ki Romániában (Markó 1998) – és *Lasius psammophilus* Seifert 1992. A különböző hangyafajok táplálkozási sikerének, illetve a különböző fajok közötti interakciók tanulmányozására a leggyakrabban használt módszer mesterséges táplálékforrások kihelyezése (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Czechowski 1990a, Gallé 1991, de Biseau és mtsai. 1994, Azcárate és Peco 2003, Torres-Contreras és Vasquez 2004). A kizárólag mesterséges táplálékforrások alkalmazása révén végzett vizsgálatok azonban csupán részleges képet adnak, hiszen a valóságban ilyen jellegű táplálékforrások ritkák. Megfigyeléseinket a vizsgált fajok kolóniái körül csalétek hiányában, majd csalétek jelenlétében egyaránt végeztük, követve az egyedek közötti negatív interakciók minőségét és kimenetelét is, valamint a klimatikus tényezők változását.

(1) A klimatikus tényezők és az aktivitás közötti közvetlen összefüggés nyílt élőhelyeken élő fajoknál bizonyítható: a *L. psammophilus*, a *F. balcanina* és a *F. cinerea* esetében egyértelműen klimatikus tényezőtől függ a keresők aktivitása (Markó és Kiss 2002, Markó és Czechowski 2004), míg a *M. ruginodis*-nál csekély mértékben. Az élőhelyek nyílt vagy zárt jellegének eltérő hatását a *M. rubra* esete illusztrálja, ahol a nyílt élőhelyen egyértelműen, míg ugyanazon faj zárt erdőben élő kolóniái esetében kevésbé vagy egyáltalán nem mutatható ki klimatikus hatás (Markó és Kiss 2002). A különböző hangyafajok eltérő klimatikus preferenciáinak fontos szerepe lehet a kiélezett kompetíció elkerülésében (Fernández-Escudero és Tinaut 1998, Orr és mtsai. 2003). Ez teszi lehetővé az együttélést a *F. cinerea* és a *L. psammophilus* esetében (Markó és Czechowski 2004).

(2) Az eredmények alapján egyértelművé vált majdnem minden esetben, hogy a tanulmányozott fajok denzitása általában nagyobb kolóniáik közelében (Markó és Kiss 2002, Kiss és Markó 2003, Markó és Czechowski 2004). Kivétel a *L. psammophilus*, ahol az egyedek minimális aktivitása a keresés erősen esetleges jellegét hangsúlyozza (Markó és Czechowski 2004). 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, Dillier és Wehner 2004, Wehner és mtsai. 2004).

(3) A kolóniák közelében észlelt nagyobb egyedsűrűség a kolóniához közeli források erőteljesebb kiaknázását prediktálja. Bár a *F. cinerea* és a *F. balcanina* esetében egyaránt jellemző volt a források többségének felfedezése, még e fajok esetében sem volt egyértelműen prediktálható a közeli források intenzívebb kiaknázása (Kiss és Markó 2003, Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó közl. alatt). A *M. rubra* esetében beszélhetünk a közeli források viszonylagos elsőbbségéről (Markó és Kiss 2002, Kiss és Markó 2003). 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 (Kiss és Markó 2003). Teljes mértékű esetlegességgel a *L. psammophilus*-nál találkozunk, hiszen a kolóniai körül végzett kísérletek során egyetlen forrás felfedezésére és kiaknázására sem került sor, viszont *F. cinerea* kolóniák körül sikeresen kiaknázott forrásokat (Markó és Czechowski 2004).

(4) A csalétkék megjelenése jelentős mértékben fokozta a különböző hangyafajok aktivitását (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Kiss és Markó 2003). A célfajok dominanciája kolóniáik körül sokszor annak ellenére is fennállt, hogy erősebb kompetítorok szomszédsága mást prediktált (Kiss és Markó 2003). A fentiek 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 és hatását még hangsúlyosabbá tette (Kiss és Markó 2003). Érdekes kettősségre bukkantunk a *F. balcanina* esetében: a kissebesi populációnál a *Tetramorium caespitum* dominanciáját eredményezte a csalétkék megjelenése, míg a székelnyi populáció esetében nem került sor dominanciaváltásra. A nagyméretű források megjelenése egy fakultatív interspecifikus gátlási zóna megjelenését eredményezi egyes fajok kolóniai körül, mint a *M. rubra* (Kiss és Markó 2003) és *F. cinerea* esetében (Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó közl. alatt). A *L. psammophilus* együttélését riválisával, a *F. cinerea*-val a vizsgált homokdűnéken a napi aktivitásbeli különbségek mellett térbeli szegregáció is lehetővé teszi (Markó és Czechowski 2004).

(5) A riválisokkal szembeni sikeresség elsősorban a dominált források számában, és ezek kolónia körüli helyzetében mutatkozik meg, valamint a konfliktusok kimenetelében. Vizsgálataink során a *M. rubra* még az agresszív fajokkal szemben is nyerni tudott, noha eddig minden esetben szubmisszív fajként kezelték (Czechowski 1985, Savolainen és Vepsäläinen 1988, Vepsäläinen és Savolainen 1990, Punttila és mtsai. 1996), így konfliktusos viselkedése alapján inkább agresszív fajnak tekinthető (Kiss és Markó 2003). Ugyanazon faj különböző populációi egyértelműen eltérő viselkedést is mutathatnak a *M. ruginodis* esetében. E fajt eddig szubmisszív fajként kezelték

(Pisarski és Vepsäläinen 1989, Savolainen és mtsai. 1989, Elmes 1991, Punttila és mtsai. 1996, Vepsäläinen és mtsai. 2000), míg eredményeink inkább egy kettősségre világítanak rá e faj viselkedésében: a szubmisszív és az agresszív között változik helyzete.

Idegen fajok csupán mozaikosan fordulnak elő *F. cinerea* kolóniák körül. Az előzetes várakozásokkal ellentétben szubmisszív fajok is képesek nyerni a *F. cinerea*-val szemben, ha tömegesen vannak jelen a csalétken (Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó közl. alatt). A *F. cinerea* territoriális tendenciákkal rendelkező faj, mely azonban más fajok erőfölénye esetén könnyen szubmisszív viselkedést ölt magára (Markó és Czechowski 2004, Czechowski és Markó közl. alatt).

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. Kompetíciós viselkedése a szubmisszív és az agresszív jellegek ötvözetét mutatja (Markó és Czechowski 2004).

A *F. balcanina* szintén nagy fokú kompetitív plasztikussággal jellemezhető. Bár nudum helyzetben dominált, de csalétek jelenlétében számos kolónia körül már az agresszívként ismert *Tetramorium*-ok (Czechowski 1979, Savolainen és Vepsäläinen 1988) uralták a terepet. A *F. balcanina* viselkedése átmenetinek tekinthető a szubmisszív és agresszív között az egyik populációnál, míg inkább agresszív a székelykáli populáció esetében.

(6) A különböző számú csalétekkel végzett vizsgálatok érdekes fényt vetnek a *F. cinerea* 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 (Grasso és mtsai. 1998, Mody és Linsenmair 2003).

A táplálékkeresés során létrejövő koloniális mintázatok alapvetően egyszerű egyedi döntések egymásra tevődésének eredményeiként értelmezhetőek (Pasteels és mtsai. 1987a, b, de Biseau és mtsai. 1994, Bonabeau és mtsai. 1998, Mody és Linsenmair 2003, Röschard és Roces 2003, Depickère és mtsai. 2004b). Eredményeink a távolságoptimalizáló mintázat egyértelmű kialakulását nem támasztják alá, csupán a *M. rubra* esetében. Tőle jelentős mértékben eltérően viselkedik a *M. ruginodis*. Látszólag megmagyarázhatatlan, hogy bár közeli forrást is felfedez egy kolóniája, 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 nem áll elegendő szabad kereső a rendelkezésre egy alternatív forrás előtérbe hozásához; (2) amennyiben a kompetíciós nyomás nagy általában az adott területen, akkor megéri akár távoli forrást is kiaknázni. A kompetíciós nyomás esik nagyobb

súllyal a latba a *L. psammophilus* esetében. E fajnál a kommunikáció nagy pontossága is fontos, hiszen ez lehetővé teszi a megtalált forrás mielőbbi biztosítását (Slaa és mtsai. 2003, Markó és Czechowski 2004). A *F. balcanina*-nál szintén a kompetíciós nyomás lehet az egyik magyarázó tényező a szuboptimális választásokra. E fajnál viszont a kommunikáció deficitese volt is hozzájárul a dominanciavesztéshez. A *F. cinerea* általában minden csalétket felfedezett, de csak meglepően keveset aknázott ki, s eközben távoli forrásokat előnyben részesített közeleiekkel szemben (Markó és Czechowski 2004). Kolóniái egyértelműen népesek voltak és kompetíciós nyomás sem nehezedett rá, még a *F. rufa* által körülvevett kolóniák esetében sem (Czechowski és Markó közl. alatt). Ezt a sajátos mintázatot kétféleképpen magyarázhatjuk: (1) a kiaknázott távoli csalétkék közelebb voltak egy már létező ösvényhez; (2) ezeket a csalétkéket fedezték fel a dolgozók hamarabb vagy nagyobb számban, ami egy nagyobb rekrutálási hatékonyságot eredményezett a többi forráshoz képest.

Mi hát az optimum? Feltehetően 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 rálátást egy adott faj viselkedésének plasztikus vagy rigid jellegére is. A nem territoriális fajok táplálkozási stratégiája nem jellemezhető egyértelmű kategóriákkal, egyedi és ebből fakadóan koloniális 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.

SUMMARY

Ants are eusocial insects, and their success lies in the efficiency of their foraging strategy amongst others (Hölldobler and Wilson 1990). The more plastic the applied foraging strategy is the more adaptable a colony becomes to changing conditions (Pasteels et al. 1987a, b). Foraging individuals make several choices during foraging, e.g. when and where to forage, and what to search for. Supposedly individuals optimize and try to obtain more profit with less cost. The distance of the food source seems to be the most obvious factor to optimize (Detrain et al. 1999, Mailleux et al. 2003, Cogni and Oliveira 2004), but other important factors should be also taken into consideration as the size of the colony, or the competitive and predatory pressure (Pasteels et al. 1987b, Detrain et al. 1999, Vaughan and Calderone 2002, Halley and Burd 2004, Thomas and Framenau 2005). The majority of ants are polyphagous, and considerable niche-overlap can occur among them, which causes strong inter- and intraspecific competition (Czechowski 1984, Czechowski 1990b, Vepsäläinen and Savolainen 1990, Gallé 1994, Gallé et al. 1994 Vepsäläinen et al. 2000, Devigne and Detrain 2002, Dillier and Wehner 2004). Ants are arranged in a linear competition hierarchy on the basis of the social organization of the colony and foraging characteristics (see Savolainen and Vepsäläinen 1988, Pisarski and Vepsäläinen 1989, Savolainen et al. 1989, Vepsäläinen and Savolainen 1990): (1) submissive species, which defend their colony, (2) aggressive species, which defend the food source as well, (3) and territorial species, which sustain and defend a territory.

Territorial species are the top dominants in ant communities. These species influence the quantity and quality, as well as the availability of food sources, and generally the foraging strategy of non-territorial species. Thus it is plausible to assume that a certain degree of plasticity is the key to success in non-territorial species, which plasticity allows these species to survive and prosper in different ant communities (Detrain et al. 1999). The following hypotheses were studied in our study:

- (a) The colony maximizes the probability of food discovery.
- (b) The spatial distribution of foragers around a colony predicts the discovery and exploitation pattern of food sources.
- (c) Colonies prefer close sources to distant sources.
- (d) Colonies of non-territorial species do not influence negatively the distribution of other species.
- (e) Non-territorial species always behave accordingly.
- (f) Non-territorial species have rigid behaviour irrespective of the composition of the community.

The foraging strategy of five non-territorial, widely distributed European ant species were studied: *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758), *M. ruginodis* Nylander, 1846, *Formica cinerea* Mayr 1853, *F. balcanina* Petrov & Collingwood 1993 – recently identified in Romania (Markó 1998) –, and *Lasius psammophilus* Seifert 1992. The most frequently applied method for the study of foraging success and competitive behaviour of an ant species is the observation of foragers on artificial food sources (Savolainen and Vepsäläinen 1988, Czechowski 1990a, Gallé 1991, de Biseau et al. 1994, Azcárate and Peco 2003, Torres-Contreras and Vasquez 2004). Nevertheless the exclusive use of baits offers only a distorted view on the foraging strategy of a given species, as large food sources represented by baits rarely occur in nature. The observation of the foraging strategy of the studied species was carried out in the absence and in the presence of baits, as well. During the observations the negative interactions between individuals were recorded, as well as the climatic conditions.

(1) The effect of climatic conditions on the activity of ants could be demonstrated mostly in species inhabiting open areas, as *L. psammophilus*, *F. balcanina*, and *F. cinerea* (Markó and Kiss 2002, Markó and Czechowski 2004), and to a lesser extent in *M. ruginodis*. The different effect caused by the nature of habitat can be detected in *M. rubra*, where colonies living in open habitat are clearly influenced by changes in climatic factors as temperature and relative air humidity, whereas the same would not stand for colonies inhabiting forests. Differences in climatic preferences are at the base of peaceful coexistence in many ant species (Fernández-Escudero and Tinaut 1998, Orr et al. 2003), as in the case of *F. cinerea* and *L. psammophilus* (Markó and Czechowski 2004).

(2) The density of foragers of the studied species was higher close to their colonies in the majority of the cases (Markó and Kiss 2002, Kiss and Markó 2003, Markó and Czechowski 2004), with the exception of *L. psammophilus*, where the minimum activity of the foragers underlined the accidental character of this species' foraging strategy, as well as its preference for the cooler periods of the day (e.g. evening, early morning) (Markó and Czechowski 2004). The observations suggest that individuals leave the immediate vicinity of the colony on diffuse exit paths, and thorough foraging activity begins only at a certain distance from a colony (Verron 1980, Dillier and Wehner 2004, Wehner et al. 2004).

(3) The higher density of foragers in the immediate vicinity of colonies predicts the sooner discovery of food sources close to colonies, as well as the more enhanced exploitation of these sources. Although the majority of baits were discovered both by *F. cinerea* and *F. balcanina* still the exploitation pattern of baits was not as optimal as predicted (Kiss and Markó 2003, Markó and Czechowski 2004, Czechowski and Markó in press). The clear priority of close sources could be detected solely in *M. rubra* (Markó and Kiss 2002, Kiss and Markó 2003). The foraging strategy of

M. ruginodis seems to be slightly accidental, as close sources were not discovered in several cases, and preference of distant baits to discovered close baits was also observed (Kiss and Markó 2003). The extreme case, nevertheless, is represented by *L. psammophilus* (Markó and Czechowski 2004).

(4) The presence of baits enhances the activity of ants significantly (Savolainen and Vepsäläinen 1988, Kiss and Markó 2003). The dominance of the studied ant species was sustained around their colonies in spite of the close neighbourhood of stronger species in some cases, as the case of *M. rubra* demonstrates in the vicinity of strong *F. rufa* colony (Kiss and Markó 2003). The case of *F. cinerea* vs. *F. rufa*, and *L. psammophilus* vs. *F. cinerea* also supports these observations (Markó and Czechowski 2004, Czechowski and Markó in press). The negative effect of the dominant species could be detected in the *M. ruginodis* population at Lacul Dracului, where the presence of stronger *Manica rubida* significantly reduced the foraging activity of *M. ruginodis* in the presence of baits (Kiss and Markó 2003). A strange dualism appeared in *F. balcanina*, as well: whereas the dominance of this species was maintained in one population in front of *Tetramorium* sp. on baits, the dominance of *Tetramorium* sp. over *F. balcanina* occurred in another population in the presence of baits. The appearance of large ephemeral sources represented by baits causes the emergence of interspecific inhibition zones around the colonies of several species as *M. rubra* (Kiss and Markó 2003), and *F. cinerea* (Markó and Czechowski 2004, Czechowski and Markó in press). The peaceful coexistence of *L. psammophilus* and *F. cinerea* is also ensured by spatial segregation despite of the close neighbourhood of their colonies (Markó and Czechowski 2004).

(5) Through the number and position of dominated food sources around their colonies it is possible to assess the success of different ant species in front of their competitors, as well as the frequency and outcome of interspecific conflicts. *M. rubra* won over aggressive species during our experiments, nevertheless it was considered to be a submissive species (Czechowski 1985, Savolainen and Vepsäläinen 1988, Vepsäläinen and Savolainen 1990, Punttila et al. 1996), thus, on the basis of these results, it should be characterized as an aggressive species (Kiss and Markó 2003).

Different populations of the same species may display different competitive behaviour in *M. ruginodis*. This species was handled a submissive species up to now (Pisarski and Vepsäläinen 1989, Savolainen et al. 1989, Elmes 1991, Punttila et al. 1996, Vepsäläinen et al. 2000), but our results demonstrate a shift in its behaviour from aggressive to submissive status only in the presence of a stronger competitor, e.g. *Manica rubida*.

Rival species rarely occur in the immediate vicinity of *F. cinerea* colonies, their distribution is mosaic-like. Contrary to the expectations species of lower competitive status can also win conflicts over *F. cinerea* when crowded on the baits (Markó and Czechowski 2004, Czechowski and Markó in press). *F. cinerea* is an aggressive species with territorial tendencies, but it can locally shift to

submissive behaviour in the overwhelming presence of other species (Markó and Czechowski 2004, Czechowski and Markó in press).

The behaviour of *L. psammophilus* is transitional from every point of view. Although the conflicts with *F. cinerea* are mostly won by the stronger *Formica*, it can also win when present in great numbers on sources. Its competitive behaviour is a mixture of aggressive and submissive behaviour (Markó and Czechowski 2004).

F. balcanina can also be characterized with high behavioural plasticity. Although it dominates in the absence of baits, the aggressive *Tetramorium* sp. (Czechowski 1979, Savolainen and Vepsäläinen 1988) can become dominant, when large sources appear even in the immediate vicinity of the *F. balcanina* colonies. The behaviour of *F. balcanina* is transitional: mostly aggressive in one of the studied populations, and shifting to submissive in the other population.

(6) The baiting experiment carried out around *F. cinerea* colonies reveals an unknown character of the species' foraging strategy. The presence of trunk trails obviously raises the question whether task partitioning between foragers occurs (Anderson and Ratnieks 2000). The results convincingly prove that trunk trail foragers are conservative, and the activity on trails is not influenced by the presence of large ephemeral sources on the sand surface. The stability of trunk trail activity makes possible the continuous exploitation of stable sources like aphid colonies, and also secures the colony's 'possession' (Grasso et al. 1998, Mody and Linsenmair 2003).

Complex colonial foraging patterns emerge from the interplay of simple individual behaviours (Pasteels et al. 1987a, b, de Biseau et al. 1994, Bonabeau et al. 1998, Mody and Linsenmair 2003, Röschard and Roces 2003, Depickère et al. 2004b). Our results support the distance optimizing strategy only in *M. rubra*. *M. ruginodis* displays an entirely different strategy. Seemingly it is unexplainable why distant sources are exploited in this species when closer sources are also discovered. There are two possible explanations to this *a priori* suboptimal pattern (Detrain et al. 1999, Mody and Linsenmair 2003): (1) there is not enough available free forager to make possible the switching to the closer source through alternative recruitment; (2) in the event of high competitive pressure on close sources it pays to exploit even distant sources. The effect of competitive pressure on the foraging choices is supported in the case of *L. psammophilus*, as well. The high accuracy of the species' communication system allows this species to secure the source on short notice (Slaa et al. 2003, Markó and Czechowski 2004). Competitive pressure determines the enhanced exploitation of distant sources in *F. balcanina*, too. The species' deficient recruitment strategy constitutes a major handicap when competing for food with the much more effectively recruiting *Tetramorium* sp.

The majority of baits are discovered by *F. cinerea* around its colonies, still distant sources are preferred in some cases (Markó and Czechowski 2004). Its colonies were large and the competitive

pressure was low, even at colonies surrounded by *F. rufa* nests (Czechowski and Markó in press). The suboptimal foraging pattern can be explained in two ways: (1) the exploited distant baits were close to active trunk trails; (2) the distant bait was first discovered by larger number of foragers, which assured a higher recruitment rate to this source and the preference stabilized.

What is then the optimum? It seems that the optimality of a decision, of a pattern, of a strategy cannot be understood without considering the proper ecological context. The analysis of competitive relationships helps us improve understanding the foraging strategies and their plasticity in ants, especially in non-territorial species. The behaviour of non-territorial ants does not necessarily match rigid categories. Their plastic behaviour ensures their survival in dominant and subdominant position, as well. The plasticity of individual behaviour, and even the suboptimality of an individual choice can cause the emergence of optimal patterns on colony level (Pasteels et al. 1987a, b, Savolainen 1991, Schatz et al. 1999).

A DOKTORI DOLGOZAT TÉMÁJÁBÓL KÉSZÜLT CIKKEK ÉS ELŐADÁSOK

TUDOMÁNYOS PUBLIKÁCIÓK

- 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)

Előkészületben:

- Markó, B., Czechowski, W.: Conservationism, plasticity and task partitioning in the foraging strategy of *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera, Formicidae) – the unaware optimizer.
- Markó, B., Kiss, K.: Plasticity and predictability in the foraging strategy of two sibling ant species: *Myrmica rubra* (Linnaeus, 1758) and *Myrmica ruginodis* Nylander, 1846 (Hymenoptera, Formicidae).

ELŐADÁSOK MEGJELENT KIVONATOKKAL

- Markó, B., Forráskihasználási hatékonyság és optimalizáció a *Formica balcanina*-nál (Hymenoptera: Formicidae). In: *Szünzőológiai Szimpózium*, Budapest (Magyarország), **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 (Magyarország) **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, Kivonatkötet*, 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 (Németország), **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, Kivonatfüzet, Kolozsvár (Románia), **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, Kivonatfüzet, Marosvásárhely (Románia), **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, Kivonatfüzet, Kolozsvár (Románia), **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, Kivonatfüzet, Kolozsvár (Románia), **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 (Románia), **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 (Magyarország), **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 Műrmekológiai Szimpózium, Szeged (Magyarország), **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 (Csehország) **2005.04.24-25.**, p. 17.

EGYÉB KAPCSOLÓDÓ TUDOMÁNYOS KÖZLEMÉNYEK

I. TUDOMÁNYOS CIKKEK

- 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 (Csehország), 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., Körmöczi, L. (szerk.): *Ecology of River Valleys - Tiscia Monograph Series*, Szeged (Magyarország), 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 (Magyarország)*, 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 (Budapest, Magyarország).
- 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 (Bécs, Ausztria).

II. ELŐADÁSOK MEGJELENT KIVONATOKKAL

- Markó, B., Hangyaközösségek szukcessziója fenyőerdei irtásokon. In: *Szegedi Ökológiai Napok (Abstracts)*, Szeged (Magyarország), **1998.11.25.**, p. 41.
- Markó, B., Ant-community succession and its determinants in Eastern-Carpathian spruce-forest clearcuts. In: *The European Dimension in Ecology – Perspectives & Challenges for the 21st Century (VIII European Ecological Congress) (Abstracts)*, Halkidiki (Görögország), **1999.09.18-23**, p. 329.
- Markó, B., Gallé, L., A *Formica exsecta* Nyl. szuperkolónia hatása a hangyaközösségek térszerkezetére. In: *Szünzoológiai Szimpózium*, Budapest (Magyarország), **2000.04.13-14**, p. 18.
- Margóczy, K., Németh, A., Markó, B., Gallé, L., Egy speciális szigetvilág – hangyafészkek növényzete. / A special archipelago – vegetation of ant nests. In: *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. Fasc. 11/1 (Vth Hungarian Ecological Congress – Abstracts of the lectures and posters)*, Debrecen (Magyarország) **2000.10.25-27**, p. 268.
- Molnár, N., Markó, B., Levéltetű- és hangyapopulációk kapcsolatának dinamikája fehér fűzön / Dynamics of aphid-ant mutualism on white willows. In: *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. Fasc. 11/1 (Vth Hungarian Ecological Congress – Abstracts of the lectures and posters)*, Debrecen (Magyarország) **2000.10.25-27**, p. 277.
- Ferencz, B., Markó, B., Popescu, O., Intra- és interspecifikus genetikai polimorfizmus vizsgálata a *Myrmica ruginodis* Latr. és *Myrmica rubra* (L.) hangyafajoknál (Hymenoptera: Formicidae) Erdélyben. In: *Erdélyi Múzeum Egyesület Természettudományi és Matematikai Szakosztályának Évi Tudományos Ülésszaka, Kivonatfüzet*, Marosvásárhely (Románia), **2002.10.26.**, p. 5.
- Gallé, L., Bozsó, M., Fülöp, D., Gallé, R., Kiss, K., Makra, O., Markó, B., Margóczy, K., Molnár, N., Nagy, P., Sággy, M., Sárkány-Kiss, E., Szigetvári, Cs., Torma, A., Teresztris életközösségek potenciális regionális kapcsolatai a Tisza és a Maros mentén. In: *6. Magyar Ökológus Kongresszus*, Gödöllő (Magyarország), **2003.08.27-29**, p. 98.
- Gallé, L., Markó, B., Kiss, K., Csősz, S., Alvarado, M.: Commonnes and rarity of forest ants: an information statistical approach. In: Kusova, P. (szerk): *Forests, ants and nature conservation / Les, mravenci a ochrana prirody – Sbornik konference poradne*, Liberci (Csehország) **2003.09.18-20**, pp. 50-54.
- Kiss, K., Markó, B., Sipos, B., Boros, I., Erdély hangyafaunája a bibliográfiai adatok alapján – adatok és kritikák. In: *I. Kárpát-medencei Műrmekológiai Szimpózium*, Szeged (Magyarország), **2004.11.26-27**, p. 5.
- Gallé, L., Kiss, K., Markó, B., Dürge, H., Árendás, O., Szász, E., Sütő, B., Műrmekofaunisztika: Egy elavult tudomány feltámasztása. In: *I. Kárpát-medencei Műrmekológiai Szimpózium*, Szeged (Ungaria), **2004.11.26-27**, p. 4.