

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

Doktori (Ph. D.) értekezés

Kanizsai Orsolya

Témavezető: Prof. Dr. Gallé László

Környezettudományi Doktori Iskola

Ökológiai Tanszék

Szegedi Tudományegyetem, Természettudományi és Informatikai Kar

2014

Szeged

Tartalom

| | |
|---|------------|
| <u>Bevezetés</u> | 4. oldal |
| 1. A hangyákról általában: jelentőségük és elméleti érdekességük..... | 4. oldal |
| 2. A különböző hangyafajok között létrejövő asszociációk, mint kolóniáik közötti kapcsolattípusok formái – út a szociálp parazitizmus felé..... | 5. oldal |
| 3. A pleziobiózis, valamint a kapcsolat létrejöttét befolyásoló háttértényezők..... | 10. oldal |
| 4. Táplálkozási stratégiák a hangyák körében és az eltérő táplálkozási viselkedés jelentősége a pleziobiotikus asszociációban..... | 16. oldal |
| 5. A trofallaxis szerepe a táplálkozási stratégiában..... | 19. oldal |
| <u>Célkitűzések</u> | 21. oldal |
| <u>Anyagok és módszerek</u> | 23. oldal |
| 1. A tanulmányozott fajok..... | 23. oldal |
| 2. Vizsgálati módszerek..... | 24. oldal |
| 2.1. Terepvizsgálatok módszertana..... | 24. oldal |
| 2.2. Laboratóriumi kísérletek..... | 28. oldal |
| 2.3. A statisztikai feldolgozás módszerei..... | 33. oldal |
| <u>Eredmények</u> | 35. oldal |
| 1. A pleziobiotikus kapcsolat gyakorisága és háttértényezői a <i>F. fusca</i> és a <i>C. vagus</i> fajok kolóniái között..... | 35. oldal |
| 2. A <i>F. fusca</i> és a <i>C. vagus</i> kolóniák táplálkozási viselkedésének fő jellemzői..... | 46. oldal |
| 3. Trofallaxis a polimorf <i>C. vagus</i> táplálékgyűjtő dolgozói között..... | 52. oldal |
| 4. A hangyaközösségek összetétele a <i>F. fusca</i> és <i>C. vagus</i> természetes élőhelyein..... | 58. oldal |
| <u>Diszkusszió</u> | 62. oldal |
| 1. A pleziobiotikus kapcsolat kialakulását és fennmaradását befolyásoló háttértényezők..... | 62. oldal |
| 2. A <i>F. fusca</i> és a <i>C. vagus</i> kolóniák jellemző táplálkozási viselkedése közti különbségek és ezek szerepe a koegzisztenciában..... | 68. oldal |
| 3. A <i>C. vagus</i> táplálékgyűjtő dolgozói közötti trofallaxis jelentősége a kolónia táplálkozásának optimalizációjában..... | 71. oldal |
| 4. A <i>F. fusca</i> és <i>C. vagus</i> természetes élőhelyén a hangyaközösség összetétele, valamint a nyaras és fenyves erdőfoltok és a köztük húzódó szegélyterületek összehasonlítása..... | 73. oldal |
| <u>Köszönetnyilvánítás</u> | 76. oldal |
| <u>Irodalomjegyzék</u> | 77. oldal |
| <u>Összefoglalás</u> | 92. oldal |
| <u>Summary</u> | 100. oldal |
| A doktori dolgozat témájából készült cikkek és előadások jegyzéke | 107. oldal |
| Egyéb myrmekológiai témájú előadás és közlemény | 108. oldal |
| <u>Függelék</u> | 109. oldal |

”Ants have the most complicated social organization on earth next to humans.”

E. O. Wilson

„A hangya igen előrelátó állat, ami már azért is csodálatos természeti tünemény, mert a szeme oldalt van.”

Nagy Lajos

Bevezetés

1. A hangyákról általában: jelentőségük és elméleti érdekességük

A hangyák taxonómiaiilag egyetlen család tagjai – a nagy fajszámmal bíró és életmód szempontjából is diverz csoport a hártýásszárnyúak rendjén belül a Formicidae családba sorolható. A legelső hangyák több mint 100 millió évvel ezelőtt, a Kréta időszakban jelentek meg. A feltárt legkorábbi borostyánkő fosszíliák alapján a Sphecomyrminae alcsalád tagjai, a *Sphecomyrma* fajok voltak a legősibb hangyák, melyek morfológiailag még sok tekintetben hasonlítottak a hangyák őseihez, a darazsakhoz (Wilson és Hölldobler 2005).

A ma ismert hangyafajok 21 alcsalád tagjai és 288 génuszba sorolható az eddig leírt több mint 12 000 ma is élő faj (Bolton et al. 2006). Hazánkban mintegy 125 különböző hangyafaj él, melyek öt különböző alcsalád tagjai (Formicinae, Myrmicinae, Dolichoderinae, Ponerinae és Proceratiinae alcsalád) (Csósz et al. 2011).

A sarkköröktől az Egyenlítőig a legkülönbélebb élőhelyeken megtalálhatóak a hangyák, Izland, Grönland és az Antarktisz képez kivételt, valamint néhány szigetről is hiányoznak az őshonos fajok (Hölldobler és Wilson 1990). Az Egyenlítőtől távolodva a sarkkörök felé csökken a fajok száma, a legmagasabb diverzitás a trópusi területekre jellemző (Majer és Delabie 1994; Folgarait 1998). A hangyák lokális diverzitása is kiemelkedő, Majer és Delabie (1994) felmérése szerint egy malaysiai őserdő 250 km²-es területén 460 különböző hangyafaj él. A mérsékelt övben, Michiganben 5,6 km²-en 87 különböző fajt jegyzett fel Talbot (1975), sőt, még a relatív száraz területek is figyelemreméltó fajgazdagságot mutatnak– Andersen és Clay (1996) Dél-Ausztrália félsivatagos területén felmért 18 km²-en 248 különböző hangyafajt írt le.

A diverzitás mellett a hangyák denzitása is kiemelkedő értékeket mutat. 2007-ben egy éven keresztül zajló talajcsapdás mintavétel során a bugaci homoki gyepen gyűjtött rovarok 80 %-a tartozott a hangyák családjába (Kanizsai 2009). A magas diverzitás és denzitás is egyértelműen jelzi, hogy milyen jelentős szerepet töltenek be a hangyák a szárazföldi ökoszisztémában. Egyfajta „ökoszisztéma mérnökökként” hatással vannak a talaj kémiai és fizikai szerkezetére, más állat, növény és gomba fajok élőhelyét befolyásolják elősegítve, illetve gátolva azok megtelepedését, közvetetten és közvetlenül

befolyásolják az ökoszisztémán belüli anyag-és energiaáramlást (Folgarait 1998; MacMahon et al. 2000).

A hangyák társas rovarok, a kolóniáik alapesetben a királynő(k)ből (monogyn vagy polygyn fajok) és a steril dolgozókból, valamint az ivadékokból (peték, lárvák, bábok, melyekből steril dolgozók és ivaros hím és nőtény utódok fejlődnek) állnak. Egyes szélsőségesen szociálp parazita életmódú fajoknál a dolgozók kasztja hiányzik és csak ivaros kasztok ismertek (Hölldobler és Wilson 1990). A szociális szerveződés legmagasabb foka az ízeltlábúak körében az eusocialitás, melyre jellemző a kooperatív ivadékgondozás, az átfedő generációk jelenléte, a munkamegosztás a reprodukív (ivaros kasztok) és nem-reprodukív csoportok között (steril kasztok), valamint a reprodukív altruizmus. Az ízeltlábúak körében a legismertebb eusocialis rovarok a Hymenoptera rendbe tartoznak, közülük is legnagyobb jelentőséggel bírnak a hangyák, valamint sok faj a méhek és darazsak közül. A hangyakolónia egyfajta szuperorganizmusként működik (Hölldobler és Wilson 1990), a kolónia tekinthető a legfőbb egységnek, ennek a fennmaradása a cél és ez a mozgatórugója az egyedek összehangolt és együttműködő viselkedésének.

2. A különböző hangyafajok között létrejövő asszociációk, mint kolóniáik közötti kapcsolattípusok formái– út a szociálp parazitizmus felé

A különböző hangyafajok kolóniái illetve fészkei között kialakuló kapcsolatok az ún. interspecifikus asszociációk. Ezek osztályozásának alapja a különböző fajok kolóniái közötti interakciók mértéke, illetve a kölcsönhatások erőssége – a legegyszerűbb asszociációforma esetén interakciók nélküli gyakori térbeli szomszédságról van szó két adott faj kolóniái között, míg a másik véget jelentő különböző szociálp parazita kapcsolattípusokra jellemzőek a legintenzívebb interakciók a heterospecifikus kolóniák tagjai között (Lenoir et al. 2001; Kauffmann et al. 2003; Huang és Dornhaus 2008).

Az asszociációk legelső osztályozása Wasmann (1891) nevéhez fűződik, aki megkülönböztette a társult fészkek („*compound nests*”) és kevert fészkek („*mixed nests*”) rendszerét, később Wheeler (1901) valamint Hölldobler és Wilson (1990) is ezt az osztályozást vette alapul. A kezdeti kategorizálások során az interspecifikus asszociációk formáit egységesen szociális szimbiózisok formáiként említették (Wasmann

1891, Wheeler 1901), mely több szempontból sem megfelelő elnevezés, hisz a kategóriák nagy része a szociálp parazitizmus tárgykörében említhető és csupán egyetlen kapcsolat, a parabiózis a mutualista jellegű. A két fő fészektípus elkülönítésének alapját az adta, hogy míg a társult fészkek esetén általában nem keverednek a különböző kolóniák tagjai a fészkekben (kivételt jelent a xenobiózis és parabiózis) és az egyes kolóniák önállóan gondozzák, és mindig külön tartják a saját ivadékaikat, addig a kevert fészkek esetén már nem csupán a különböző fajok dolgozói, hanem ivadékaik is keveredhetnek a fészkekben és az ivadékok gondozását a gazdafaj dolgozói végzik. Ez utóbbi fészektípus esetén a kapcsolat háttérben mindig a szociálp parazitizmus valamilyen formája áll, ahol a szociálp parazita félnek előnye származik a másik faj kolóniájának (mint gazdának) jelenlétéből. Alapvetően négy kapcsolattípust sorolnak a szociálp parazitizmus tárgykörébe, a társult fészkek közül egyértelműen ide tartozik a xenobiózis és a kevert fészkek altípusai közül az ideiglenes szociálp parazitizmus, a rabszolgatartás (dulózis) és a tartós szociálp parazitizmus (inquilinizmus). A fennmaradó négy altípus mindegyike, név szerint a pleziobiózis, klepto- és lesztobiózis valamint a már említett kivételt jelentő parabiózis a társult fészkek közé tartozik, és eltérő lépcsőfokot jelenthet evolúciós értelemben a szociálp parazita kapcsolattípusok kialakulása irányában.

Az interspecifikus asszociációkkal foglalkozó tanulmányok döntő többsége a kevert fészkek közé sorolható, egyértelműen szociálp parazita jellegű kapcsolattípusokkal foglalkozik (ezek közül is elsősorban a rabszolgatartással pl: Dobrzanski 1965), az alacsonyabb mértékű interakciókkal és biológiai kölcsönhatásokkal jellemezhető asszociációk lényegesen kevesebb kutatás tárgyát képezik a szakirodalomban, ezért ezekről kevesebb információ áll rendelkezésünkre. Többnyire csak esetleírások foglalkoznak a kezdetleges stádiumot jelentő pleziobiózissal is, a háttérváltozók oknyomozó ismeretete nélkül. Mind a társult és mind a kevert fészkek körébe tartozó kapcsolattípusoknál felállítható egy hierarchikus fokozatrendszer a különböző fajok kolóniái közötti kapcsolat erőssége alapján. E szerint az asszociációk legkezdetlegesebb formája a pleziobiózis, mely a különböző fajok kolóniáinak gyakori egymás szomszédságában való fészkelése eddigi ismeretek alapján egyéb kapcsolat, illetve biológiai interdependencia nélkül. A rendszerben a következő lépcsőt a kleptobiózis és a lesztobiózis jelenti, ahol az egyik kolónia élelmet illetve ivadékot lopkod a másiktól,

kihasználva a másik faj kolóniájának közelségét. Ezáltal a táplálék keresésére és kezelésére fordított energia nagymértékben csökkenthető– ez a fajta „lopkodó stratégia” elsősorban a kisebb testméretű hangyafajokra jellemző a leírt esetek alapján. A kleptobiózis esetén az előnyt élvező fél táplálékot szerez a másik féltől. A táplálék lehet rovarzsákmány, (pl: a *Myrmecocystus mimicus* Wheeler, 1908 elrabolja a zsákmányolt természeteket a *Pogonomyrmex* fajoktól) (Hölldobler 1986), fészekben raktározott élelem (pl: *Ectatomma ruidum* (Roger, 1860) fajazonos idegen kolóniáktól lop) (Guénard és McGlynn 2013), sőt még folyékony tápláléksepp is, melyet a táplálkozási területről visszatérő dolgozóktól csalhatnak ki a kleptobionták (pl: *Ectatomma tuberculatum* (Olivier, 1792) és *Crematogaster limata* Smith, 1858 (Richard et al. 2004). A lesztobiózis már közelebb áll a szociálp parazita kapcsolattípusokhoz, hisz a károsított fél számára nagyobb veszteséget jelenthet az ivadékaik predációja, mint a gyűjtött élelem mennyiség csökkenése. A hazánkban is élő *Solenopsis fugax* (Latreille, 1798) „tolvajhangya” köztudottan más faj ivadékaikat predálja.

További két különleges asszociációtípus tartozik még a társult fészkek közé, a xenobiózis, valamint a parabiózis. A kapcsolat erőssége alapján mindkét típus nagy jelentőséggel bír. A xenobiózist a szociálp parazitizmus tárgykörébe sorolják, hisz itt a xenobionta fél léte függ a gazda fél jelenlététől, az úgynevezett „vendéghangyák” („*guest ants*”) a gazda kolónián kívül túl hosszú ideig nem életképesek, tehát számukra obligát kapcsolatról van szó (Hölldobler és Wilson 1990; Lenoir et al. 2001; Buschinger 2009). A xenobionta dolgozók kémiai mimikrit alkalmazva szabadon élnek a gazda kolónia fészken belül, a gazda egyedek trofallaxis révén táplálják a „vendégeket”, ugyanúgy, mint saját kolóniájuk tagjait. A xenobiózis annyiban különbözik a kevert fészkek tipikus szociálp parazita kapcsolattípusaitól, hogy a „vendéghangyák” a saját ivadékaikat elkülönítve tartják, és önállóan gondozzák. Hazánkban is élő xenobionta faj a *Formicoxenus nitidulus* (Nylander, 1846), melynek maximum 100 egyedből álló kis létszámú kolóniái a *Formica rufa* fajcsoport tagjainak kolóniáival (pl: *F. rufa* Linnaeus, 1761; *F. polyctena* Förster, 1850; *F. pratensis* Retzius, 1783) fordulnak elő (Collingwood 1979). A parabiózis sok tekintetben különbözik az eddig tárgyalt asszociációktól, hisz ez a kapcsolat mindkét társuló fél számára kedvező, mindkét fél előnyhöz jut a kapcsolat révén. Egyik legismertebb példa a *Camponotus rufifemur* Emery, 1900 és *Crematogaster*

modigliani Emery, 1900 esete, ahol a nagyobb méretű és agresszívabb *Camponotus* biztosítja a közösen használt fészkek védelmét, illetve a felfedezett táplálék védelmét az idegen kompetitorokkal szemben, míg a *Crematogaster* sokkal hatékonyabb a táplálékforrások felfedezésében és nyomjelzéseit követve a *Camponotus* dolgozók is előnyhöz jutnak (Menzel et al. 2008; Menzel et al. 2009; Menzel és Blüthgen 2010; Menzel et al. 2011). A parabiótikus kapcsolatban álló kolóniák dolgozói között a trofallaxis is gyakori jelenség, a békés együttélés és a kölcsönös előny egyértelműen mutualista kapcsolatot feltételez (Hölldobler és Wilson 1990; Orivel et al. 1997; Lenoir et al. 2001).

A különböző interspecifikus asszociációtípusok esetén szót érdemel a kolóniák integritása is, vagyis az, hogy a különböző fajok fészkei mennyire tartják meg egyedi jellegüket. Pleziobiózis esetén az asszociálódott heterospecifikus kolóniák különböző fészekegységet foglalnak el, melyek között legalább egy válaszfal elkülöníti térben az idegen kolóniákat. Klepto-és lesztobiózis esetén már sok esetben találjuk az előnyt élvező fél fészket a másik fél fészken belül, de a fészkek egyedi jellege ebben az esetben is megmarad, bár a járatokat olykor közösen is használhatják a különböző fajok dolgozói. Ebben az esetben az előnyt élvező fél számára a kis testméret és a kisebb átmérőjű járatok segítik a rejtőzést és a fészkek integritásának megőrzését egyaránt. Xenobiózis és parabiózis esetén már egy közös fészkekről beszélhetünk, melyen belül a két fél minden esetben külön tartja a saját ivadékait. A társult fészkek kapcsolattípusaival szemben a kevert fészkek altípusai esetén a különböző fajok egyedei minden esetben egy fészekegységen belül találhatóak.

A kevert fészkek kapcsolatformáinál is felállítható a hierarchikus fokozati rendszer az asszociáció erőssége alapján, bár itt minden esetben egyértelműen megkülönböztethető a gazda fél és az előnyt élvező szociálp parazita fél. Az ideiglenes szociálp parazitizmus („*temporary social parasitism*”) esetén a szociálp parazita fél megtermékenyített nősténye a kolóniaalapítás nehéz időszakát azzal könnyíti meg, hogy a gazda fél kolóniáját használja fel. Kémiai mimikri révén bejut a gazda fészkebe és átveszi az eredeti gazda királynő helyét. Az eredeti királynő elpusztul, vagy a betolakodó, vagy a saját dolgozói végeznek vele, ennek hátterében feromonális attrakció állhat. A szociálp parazita királynő rakja a tojásokat, melyeket a gazda kolónia dolgozói gondoznak. A kezdetben kevert

kolóniát a gazda utánpótlásának hiányában előbb-utóbb csak a szociálp parazita faj egyedei alkotják (Hölldobler és Wilson 1990). Temporális szociálp paraziták például a *Formica exsecta* és a *Formica rufa* fajcsoport fajai, célpontjaik a *Serviformica* fajok. Szintén ismert átmeneti szociálp parazita faj a *Lasius fuliginosus* (Latreille, 1798), melynek célcsoportját képező *Cthonolasius* szubgénusz fajai is szociálp parazita életmódúak, így ebben az esetben szociális hiperparazitizmussal találkozhatunk (Buschinger 2009). A rabszolgatartás, vagy más néven dulózis már erősebb kölcsönhatással jellemezhető kapcsolattípusnak tekinthető, hisz a rabszolgatartó fél tartósabban él együtt a másik faj dolgozóival. Dulózis esetén érdemes megkülönböztetni a fakultatív és obligát rabszolgatartást. Előbbinél a rabszolgatartó fajnak (pl: *Formica sanguinea* Latreille, 1798) tiszta kolóniái is léteznek a természetben, önállóan is életképesek. Ezzel szemben az obligát rabszolgatartók (pl: *Polyergus rufescens* (Latreille, 1798)) kizárólag kevert kolóniákat alkotnak, rá vannak utalva a rabszolgákra, önállóan nem képesek fennmaradni (Dobrzanski 1965). Az obligát rabszolgatartó fajok sajátos morfológiai bélyegeket mutatnak, ilyen jelleg a sarló alakú rágó, mely alkalmatlan ugyan a táplálékgyűjtésre, de a rabszolgaszervező hadjáratok során hatékony fegyver az ivadékaikat védő gazda kolónia tagjai ellen. Az interspecifikus asszociációk között a tartós szociálp parazitizmus, más néven inquilinizmus tekinthető a legerősebb kapcsolattípusnak két különböző hangyafaj között, ez a szociálp parazitizmus „végső” formája (Buschinger 2009). Az inquilinista fajok többnyire egész életciklusukat a gazdafaj kolóniáján belül töltik. A legtöbb tartós szociálp parazita fajnak csak ivaros alakjai vannak, a dolgozók kasztja hiányzik, a királynő kizárólag az ivaros alakok létrehozásába fekteti az energiáját. A megtermékenyített királynők a gazda királynő hátoldalán kapaszkodva töltik az életüket, egyfajta ektoparazitaként. Morfológiailag olyan jegyeket mutatnak, melyek a sajátos életmódhoz való alkalmazkodás eredményei (parazita-anatómiai szindróma) (Wilson 1984), ilyen például a kis testméret, ellaposodó és ventrálisan homorú potroh, valamint a kapaszkodást szolgáló karmok. Hazánkban is előforduló inquilinista fajok például az *Anergates atratulus* (Schenck, 1852), mely a *Tetramorium caespitum* (Linnaeus, 1758) gazdafajjal él és a *Plagiolepis ampeloni* (Faber, 1969), mely a *Plagiolepis vindobonensis* Lomnicki, 1925 szociálp parazitája (Collingwood 1979). Az inquilinizmus szélsőséges

példája a *Teleutomyrmex schneideri* Kutter, 1950, melynek elnevezése („*the final ant*”) is utal a speciális szociálp parazita életmódjára (Kutter 1950; Buschinger 1986).

3. A pleziobiózis, valamint a kapcsolat létrejöttét befolyásoló háttértényezők

Az interspecifikus asszociációk legkezdetlegesebb formája a pleziobiózis, hisz ez interakciók nélküli gyakori térbeli fészekszomszédságot, közös tanyahely-használatot jelent bizonyos fajtárok kolóniái között (Lenoir et al. 2001). Ha nem posztulátumként kezeljük az interakciók hiányát, akkor három konkurens hipotézis állítható fel, mely felelős lehet a pleziobiotikus asszociációk adott gyakoriságú előfordulásáért (Gallé et al. 2014):

1. Pozitív kapcsolat (pl: mutualizmus) jellemző a potenciális pleziobiotikus partnerek között, mely ugyanazon tanyahelyhez vonzza őket. Ebben az esetben a pleziobiotikus asszociációk gyakorisága magasabb lesz, mint amit a tanyahelyek véletlenszerű elfoglalása esetén tapasztalnánk.
2. Neutralizmus: a fajok között nincsenek, vagy csak egyoldalú interakciók jellemzők, így a pleziobiotikus asszociációk gyakorisága többé-kevésbé a véletlen esetén várható gyakoriságnak felel meg.
3. Negatív interspecifikus kapcsolat (kompetíció, vagy más típusú repellens hatás): ilyen esetben az alkalmas tanyahelyek elfoglalása és a másik faj jelenlétének eltérése között csereviszony jellemző. Ezt a hipotézist további két alhipotézisre lehet bontani:
 - a) Erős interspecifikus antagonizmus (pl: intenzív agresszivitás a fajok között) esetén ritkán alakul ki pleziobiotikus kapcsolat. Ez lehet a háttere annak, ha két faj között hiányzik, vagy kis gyakorisággal fordul elő a pleziobiotikus asszociáció.
 - b) Gyenge interspecifikus antagonizmus esetén szintén kis gyakorisággal fordul elő a fajok kolóniái között pleziobiotikus asszociáció, kisebb arányban, mint amit a neutrális hipotézis érvényesülése esetén várhatunk.

Maga a „pleziobiózis” elnevezés Wheeler nevéhez köthető (1901), aki a társult fészkek legegyszerűbb formáját nevezte el így Wasmann kategorizálása alapján (1891). A szomszédság általában azonos tanyahely használatát jelenti, ilyenkor a két faj kolóniája

ugyanazon farönk, vagy kő alatt fészkel– nem véletlenül nevezték az ilyen konstrukciókat „kettős fészkeknek” („*double nests*”) a korai szakirodalomban (Wheeler 1901). Lényeges kritériuma a pleziobiotikus kapcsolatnak, hogy a heterospecifikus kolóniák tagjai nem keverednek, a fészkek egyedi jellege és szerkezeti integritása megmarad, ugyanakkor már a közös fészkekanyag használata okán is, egyfajta kapcsolattípusról beszélhetünk. A válaszfal beomlásakor az idegen dolgozók között agresszív interakciók figyelhetők meg (Wheeler 1910; Hölldobler és Wilson 1990), de agresszivitást kizárólag nagymértékű zavaró hatás esetén tapasztaltak a heterospecifikus kolóniák tagjai között és az nem minden esetben erős (Gallé et al. 2014). Adott fajpárok alakíthatnak ki egymással pleziobiotikus asszociációt, ezek az úgynevezett pleziobionta fajok. Minél inkább különbözik egymástól két faj, annál nagyobb valószínűséggel alakulhat ki közöttük ilyen jellegű kapcsolat: a pleziobionták testmérete, morfológiája és viselkedése eltérő, a viselkedés kapcsán elsősorban az eltérő táplálkozási stratégia emelhető ki (Hölldobler és Wilson 1990), melynek sokkal fontosabb szerepe lehet a hangyák körében, mint a morfológiai vonásoknak. A testnagyság is jelentősen befolyásolhatja például a kiaknázható táplálékforrások spektrumát, illetve a táplálkozási terület nagyságát, de a hangyák körében jellemző rekrutálási rendszereknek és feromonális kommunikációnak köszönhetően kevésbé jelentős a morfológia szerepe, mint a viselkedése (Carroll és Janzen 1973; Traniello 1987; Traniello 1989). Az asszociációban résztvevő fajok taxonómiaiilag is többnyire különböző génuszok tagjai, de ismert olyan eset is, amikor csak szubgénusz szerint különböztek egymástól a pleziobionták (Kanizsai et al. 2013). Tekintve, hogy az ily módon egymás szomszédságában élő kolóniák ugyanazt a mikrohabitatot használják (tanyahely és táplálkozási terület) (Lenoir et al. 2001), a kapcsolat perzisztens fennmaradását nagymértékben befolyásolhatja és elősegítheti a fajok morfológiai és viselkedésbeli különbözősége, hiszen az átfedő jellegek erősebb kompetitív helyzetet eredményezhetnek, összhangban MacArthur és Levins (1967) „korlátozó hasonlóság” elméletével.

A pleziobióziával foglalkozó tanulmányok döntő többsége esetleírás, melyekből megtudhatjuk mely fajok kolóniái között és milyen élőhelyen figyeltek meg ilyen asszociációt. 2013-ig 48 különböző pleziobiotikus fajpár volt ismert a Holarktikus régió eltérő típusú élőhelyeiről (Wheeler 1901; Wheeler 1905; Wheeler 1910; Gaige 1914;

Wheeler 1917; Morley 1945; Creighton és Snelling 1966; Czechowski és Rotkiewicz 1997; Czechowski és Yamauchi 1998; Czechowski és Vepsäläinen 1999; Czechowski és Czechowska 2000; Czechowski 2002; Czechowski 2003; Czechowski 2004a, 2004b; Czechowski 2005; Włodarczyk et al. 2009; Kanizsai et al. 2013). A 2013-ig ismert pleziobionták közül 29 faj a Formicinae alcsalád tagja, 17 faj a Myrmicinae alcsalád tagja és csupán 3 faj tartozik a Ponerinae alcsaládba. A négy leggyakoribb génusz melyek tagjai pleziobiotikus kapcsolatot alakítottak ki, a *Formica* (11 faj), a *Camponotus* (9 faj), a *Lasius* (8 faj) és a *Myrmica* génusz (4 faj). Az ismert pleziobiotikus partnerfajaik száma alapján a két leggyakoribb pleziobionta faj a *Formica fusca* Linnaeus, 1758 és a *Lasius flavus* (Fabricius, 1781). A megfigyelt 48 fajpárból az egyik pleziobionta fél 12 esetben (25 %) a *F. fusca*, 8 esetben (16,3 %) a *L. flavus* volt. A 2013-ig leírt pleziobiotikus kapcsolatok száma körülbelül 69-re tehető, melyből szintén a két leggyakoribb pleziobionta részesedése a legjelentősebb, az esetek 60,9 %-ában a *F. fusca* és 39,1 %-ában a *L. flavus* jelen volt, mint az egyik partnerfaj (1. táblázat).

Egyfajta szabálynak tekintették régebben, hogy a pleziobiotikus asszociációban résztvevő fajok legalább különböző génuszok tagjai (Hölldobler és Wilson 1990). Néhány esetben azonban egy génuszba tartozó fajok között is megfigyeltek ilyen kapcsolatot (Morley 1945; Czechowski 2004b; Czechowski és Vepsäläinen 1999). Az ilyen nem szokványos pleziobiózist különböző szubgénuszok tagjai között írták le, melyek viselkedésükben és a kompetitív hierarchiában elfoglalt pozíciójukban is különböznek egymástól.

A pleziobiotikus kapcsolatok kialakulásában bizonyos háttértényezők jelentős szerepet játszhatnak. Az eddigi esetleírások a pleziobiotikus fészkekről különböző habitát típusok eltérő szukcesszionális stádiumait reprezentáló társulásaiból származnak. A legtöbb adatot Finnország sziklás élőhelyein rögzítették, ahol a pleziobiotikus kapcsolatok száma a kezdeti szukcesszionális stádiumokban volt a legmagasabb. Czechowski (2002, 2004b) hipotézise szerint az alkalmas fészkelőhelyek hiánya az egyik fő tényező, mely elősegíti a különböző hangyafajok kolóniái közötti pleziobiotikus kapcsolatok kialakulását. Egy másik vizsgálat során Lengyelországban egy telepített erdő irtásain mérték fel a fatönkék hangyakolóniák általi elfoglaltságát. Számos hangyafaj számára megfelelő fészkelőhelynek számítanak a korhadó fatörzsek, fadarabok és

fatönkök a talajfelszínen. A felmért 512 db fatönknek majdnem felét foglalták el hangyakolóniák, de csupán 5 esetben foglalt el egy tanyahelyet két különböző faj kolóniája. A megfigyelt pleziobiózisok relatív alacsony számát megmagyarázhatja, hogy az alkalmas fészkelőhelyek számában nem volt hiány, emellett a gyér vegetáció miatt az élőhely rosszabb trófikus körülményeket is biztosított (pl: kevesebb levéltetű kolónia) (Włodarczyk et al. 2009). A megfelelő táplálékellátottság szerepe igen jelentős, hisz elősegítheti a potenciális pleziobionták kolóniáinak nagy denzitását. A nagy denzitás erősítheti az intraspecifikus kolóniák közötti negatív kölcsönhatások (pl: kompetíció, teritoriális viselkedés és az ezzel kapcsolatos agresszivitás stb.) erősségét, mely az alkalmas fészkelőhelyek hiányával társulva hozzájárulhat a pleziobiotikus asszociációk létrejöttéhez (Kanizsai et al. 2013).

Egyelőre nincs információnk arról, hogy a létrejött pleziobiotikus kapcsolatok mennyire perzisztensek. Nagy valószínűséggel nem csupán rövidtávon fennálló kapcsolatokról van szó, hisz ha a partnerek kellőképpen különböznek egymástól, akkor nincs akadálya a békés egymás mellett élésnek, a táplálkozási stratégiában illetve viselkedésben jelentkező különbségek elősegíthetik a koegzisztenciát és a pleziobiotikus kapcsolatok tartós fennmaradását.

A pleziobiózisról összefoglalt információk óta (Kanizsai et al. 2013) Gallé és munkatársai (2014) bővítették a megfigyelt esetek számát. Egy 33 éves vizsgálati periódus adatai alapján az eddig ismert pleziobionta fajok száma 49-ről 52-re emelkedett, a pleziobiotikus kapcsolatban megfigyelt fajpárok száma 48-ról 55-re nőtt és az eddig leírt esetek száma 228-ra tehető a bugaci homoki gyepen végzett megfigyeléseknek köszönhetően. Az újonnan leírt pleziobiotikus fajpárok közül az esetek 80,5 %-ában a *Lasius psammophilus* Seifert, 1992 és *Plagiolepis taurica* Santschi, 1920 kolóniák fészkeltek azonos mesterségesen kialakított tanyahelyen, palalapok alatt.

1. táblázat. A különböző hangyafajok között leírt pleziobiotikus asszociációk

| | Pleziobiotikus asszociációt kialakító fajták | Ország | Habitat jellemzők | Fészkek elhelyezkedése, típusa | Megfigyelt pleziobiotikus fészkek száma | Irodalmi forrás |
|----|---|-----------------------------------|---|---|---|--|
| 1 | <i>Formica fusca-Myrmica rubra</i> | Finnország; Egyesült Királyság | Szukcesszió különböző stádiumait reprezentáló társulások szikla alapkőzeten; tengerparti zóna | Mohapárna alatt, korhadó fában, kő alatt | 2; ? | Morley 1945; Czechowski 2003, 2004b |
| 2 | <i>Formica fusca-Myrmica ruginodis</i> | Lengyelország | Telepített erdő tisztása | Korhadó fában | 1 | Włodarczyk et al. 2009 |
| 3 | <i>Formica fusca-Tetramorium caespitum</i> | Lengyelország | Telepített erdő tisztása | Korhadó fában | 3 | Włodarczyk et al. 2009 |
| 4 | <i>Formica fusca-Leptothorax acervorum</i> | Finnország | Szukcesszió különböző stádiumait reprezentáló társulások szikla alapkőzeten | <i>F. lugubris</i> dombfészkek | 1 | Czechowski 2004b |
| 5 | <i>Formica fusca-Lasius flavus</i> | Finnország | Szukcesszió különböző stádiumait reprezentáló társulások szikla alapkőzeten | Korhadó fa alatt, kő alatt, kövek/sziklák üregeiben | 4 | Czechowski 2004b |
| 6 | <i>Formica fusca-Lasius platythorax</i> | Finnország; Lengyelország | Sziklai erdő; telepített erdő | Korhadó fában | 3 | Włodarczyk et al. 2009 |
| 7 | <i>Formica fusca-Lasius niger</i> | Egyesült Királyság | Tengerparti zóna | Kő alatt | ? | Morley 1945 |
| 8 | <i>Formica fusca-Camponotus herculeanus</i> | Lengyelország | Erdőszel | Korhadó fa alatt | 1 | Czechowski 2005 |
| 9 | <i>Formica fusca-Camponotus vagus</i> | Magyarország | Fenyves és nyaras erdőfoltok | Korhadó fában és alatta | 10 | Kanizsai (nem publikált) |
| 10 | <i>Formica fusca-Formica lugubris</i> | Finnország | Szukcesszió különböző stádiumait reprezentáló társulások szikla alapkőzeten | <i>F. lugubris</i> dombfészkek | 1 | Czechowski 2004b |
| 11 | <i>Formica fusca-Formica aquilonia</i> | Finnország | Sziklai erdő | <i>F. lugubris</i> dombfészkek | 1 | Czechowski és Vepsäläinen 1999 |
| 12 | <i>Formica fusca-Formica truncorum</i> | Finnország | Szukcesszió különböző stádiumait reprezentáló társulások szikla alapkőzeten | Kövek/sziklák üregeiben | 1 | Czechowski 2004b |
| 13 | <i>Lasius flavus-Formica cunicularia</i> | Egyesült Királyság | Tengerparti zóna | Kő/szikla alatt | ? | Morley 1945 |
| 14 | <i>Lasius flavus-Formica aquilonia</i> | Finnország | Szukcesszió különböző stádiumait reprezentáló társulások szikla alapkőzeten | <i>F. aquilonia</i> dombfészkek | 1 | Czechowski 2004b |
| 15 | <i>Lasius flavus-Formica fuscocinerea</i> | Lengyelország | Hegyvidéki gyep | Kő/szikla alatt | 1 | Czechowski és Czechowska 2000 |
| 16 | <i>Lasius flavus-Tetramorium caespitum</i> | Finnország | Szukcesszió különböző stádiumait reprezentáló társulások szikla alapkőzeten | Kő/szikla alatt | 1 | Czechowski 2004b |
| 17 | <i>Lasius flavus-Myrmica scabrinodis</i> | Egyesült Királyság | Tengerparti zóna | Kő/szikla alatt | ? | Morley 1945 |
| 18 | <i>Lasius flavus-Lasius niger</i> | Finnország; Egyesült Királyság | Sziklák felszín; tengerparti rét; tengerparti zóna | Kövek/sziklák üregeiben; kő/szikla alatt | 12; ? | Czechowski 2004b, Morley 1945 |
| 19 | <i>Lasius flavus-Lasius platythorax</i> | Finnország | Szukcesszió különböző stádiumait reprezentáló társulások szikla alapkőzeten | Kövek/sziklák üregeiben; kő/szikla alatt; talajban | 3 | Czechowski 2004b |
| 20 | <i>Monomorium minimum-Pachycondyla harpax</i> | USA | ? | ? | ? | Wheeler 1901 |
| 21 | <i>Monomorium minimum-Pogonomyrmex barbatus</i> | USA | ? | ? | ? | Wheeler 1901 |
| 22 | <i>Monomorium minimum-Camponotus festinatus</i> | USA | ? | ? | ? | Wheeler 1901 |

| | | | | | | |
|----|---|---------------|------------------------------|--|---|-------------------------------|
| 23 | <i>Monomorium minimum-Camponotus sansabeanus</i> | USA | ? | ? | ? | Wheeler 1901 |
| 24 | <i>Monomorium minimum-Formica gnava</i> | USA | ? | ? | ? | Wheeler 1901 |
| 25 | <i>Myrmecina americana-Myrmica pinetorum</i> | USA | ? | Homoktalajban | 1 | Wheeler 1905 |
| 26 | <i>Myrmecina americana-Pheidole picea</i> | USA | ? | ? | ? | Wheeler 1901 |
| 27 | <i>Myrmecina americana-Ponera pennsylvanica</i> | USA | ? | ? | ? | Wheeler 1901 |
| 28 | <i>Myrmecina americana-Formica gnava</i> | USA | ? | Kő/szikla alatt | 1 | Wheeler 1901 |
| 29 | <i>Myrmica rubra-Lasius niger</i> | Finnország | Tengerparti rét; út mellett | Kő/szikla alatt; járdaszegélynél | 2 | Czechowski 2004b |
| 30 | <i>Myrmica rubra-Lasius platythorax</i> | Finnország | Erdő | Korhadó fában | 1 | Czechowski 2004b |
| 31 | <i>Myrmica rubra-Leptothorax muscorum</i> | Finnország | Tengerparti rét | Kő/szikla alatt | 1 | Czechowski 2004b |
| 32 | <i>Lasius umbratus-Formica sanguinea</i> | Lengyelország | Fenyves erdőfoltok tisztásai | Homoktalajban | 1 | Czechowski és Rotkiewicz 1997 |
| 33 | <i>Lasius umbratus-Polyergus rufescens</i> | Lengyelország | Fenyves erdőfoltok tisztásai | Homoktalajban | 1 | Czechowski és Rotkiewicz 1997 |
| 34 | <i>Lasius umbratus-Lasius sabularum</i> | Lengyelország | Tölgyerdő | Kő/szikla alatt | 1 | Borowiec 2011 |
| 35 | <i>Pheidole picea-Lasius minutus</i> | USA | Keményfa erdő | Fatönkben | 1 | Gaige 1914 |
| 36 | <i>Pheidole picea-Lasius nearcticus</i> | USA | Keményfa erdő | Kő/szikla alatt | 1 | Gaige 1914 |
| 37 | <i>Camponotus fallax-Lasius brunneus</i> | Lengyelország | Városi park | Korhadó fában | 1 | Czechowski 2004a |
| 38 | <i>Camponotus herculeanus-Lasius platythorax</i> | Finnország | ? | Korhadó fában | 1 | Czechowski 2004a |
| 39 | <i>Camponotus yogi-Temnothorax andrei</i> | USA | Fenyér (törpecserjés) | <i>Haplopappus pinifolius</i> szárában | 1 | Creighton és Snelling 1966 |
| 40 | <i>Camponotus modoc-Leptothorax calderoni</i> | USA | Fenyves erdő | Korhadó fában, fatönkben | ? | Wheeler 1917 |
| 41 | <i>Camponotus pennsylvanicus-Formica subaenescens</i> | USA | Keményfa erdő | Korhadó fa alatt | 1 | Gaige 1914 |
| 42 | <i>Camponotus festinatus-Pachycondyla harpax</i> | USA | Út mellett | Kő/szikla alatt | 2 | Wheeler 1901 |
| 43 | <i>Camponotus sansabeanus-Pachycondyla harpax</i> | USA | ? | ? | ? | Wheeler 1901 |
| 44 | <i>Camponotus ligniperdus-Aphaenogaster subterranea</i> | Magyarország | Fenyves erdő | Kő/szikla alatt | 3 | Lőrinczi (nem publikált) |
| 45 | <i>Formica japonica-Tetramorium tsushimae</i> | Japán | Városi terület | Talajban | 1 | Czechowski és Yamauchi 1998 |
| 46 | <i>Formica rufa-Leptothorax muscorum</i> | Svédország | ? | ? | ? | Wheeler 1901 |
| 47 | <i>Myrmecina graminicola-Ponera coarctata</i> | Magyarország | Fenyves erdő | Kő/szikla alatt | 2 | Lőrinczi (nem publikált) |
| 48 | <i>Strumigenys pergandei-Formica spp. etc.</i> | USA | ? | Talajban | ? | Wheeler 1905 |

4. Táplálkozási stratégiák és az eltérő táplálkozási viselkedés jelentősége a pleziobiotikus asszociációban

A hangyák többsége mindenevő, alapvető táplálékaik fő komponensei a fehérjék és a szénhidrátok. Míg a fehérje a kolónia létszámának növekedéséhez, a királynő tojásrakásához és a lárvák fejlődéséhez alapvető fontosságú, a szénhidrát a dolgozók energia-utánpótlásához nélkülözhetetlen a táplálékkereső aktivitásukkal összhangban (Markin 1970; Cassill és Tschinkel 1999). Természetes körülmények között a fehérjét különböző ízeltlábúak zsákmányolása biztosítja, a szénhidrát legfőbb forrásai a növényi nedveket szívogató rovarok cukrokban gazdag ürüléke, a mézharmat, illetve a növények nektárja, extraflórális nektáriumai. Laboratóriumban tartott kísérleti kolóniák mesterséges táplálására fejlesztett ki Bhatkar és Whitcomb (1970) egy speciális diétát, mely a hangyák számára nélkülözhetetlen tápanyagokat tartalmazza, fehérjét, szénhidrátot, vitaminokat és ásványi anyagokat. Csalétkes vizsgálatok során gyakran a fehérjét reprezentáló táplálékforrásként tonhalat, míg a szénhidrátot reprezentáló forrásként méz-, vagy cukoroldatot szoktak csalétekként alkalmazni (Baker et al. 1985; Hahn és Wheeler 2002).

Hangyák esetében a táplálék keresése egy központi helyről, a fészekből indul ki és a táplálékgyűjtő dolgozók ide térnek vissza a táplálékkal, melyet a kolónia tagjai elfogyasztanak, vagy elraktároznak („*central place foraging*”, Dornhaus és Powell 2010). A kolónia egyfajta információs központként működik, az egyedek átadják saját információikat és új információkhoz is juthatnak, például a kolónia aktuális igényeit illetően. Rendszerint a kolónia dolgozóinak kevesebb, mint 10 %-a vesz részt a táplálékgyűjtésben, a dolgozók nagy része a fészekben egyéb feladatokat (pl.: ivadék gondozás) lát el, vagy lecsökkent anyagcsere-intenzitású és táplálékigényű inaktív állapotban pihen (Gallé 1978a, 1978b; Dornhaus és Powell 2010). A táplálékgyűjtő dolgozók a táplálék nagy részét nem a rágójukban, hanem az úgynevezett szociális gyomorban, vagy begyben szállítják a fészekbe, ahol trofallaxis révén átadják a folyékony, ideiglenesen tárolt (így nem emésztett formájú) táplálékot a fészektársaknak.

A táplálék keresése és kiaknázása egyaránt lehet magányos, illetve csoportos tevékenység. Az aktuális stratégia számos tényezőtől függ, ezek közül fontos szerepe van az élőhelyi sajátosságoknak, valamint a kolónia nagysága és kora, a kommunikáció adott fajra jellemző fejlettségi szintje és természetesen az elérhető táplálékforrások jellege is

jelentősen befolyásol (Traniello 1989; Detrain et al. 2001). A hangyák körében változatos táplálkozási stratégiák ismertek (Traniello 1989; Beckers et al. 1989; Guénard és Silverman 2011). A fajok többsége kommunikáció révén rekrutálja fészektársait a táplálékforrások kiaknázására, ennél ritkább a rekrutáció hiánya (Beckers et al. 1989). A rekrutálási rendszereknek köszönhetően a hangyafajok igen sikeresek és hatékonyak a források hasznosításában és a morfológiai korlátok is kevésbé hatnak rájuk, mint más ízeltlábúakra (Carroll és Janzen 1973). A kolónia tagjai között megvalósuló feromonális kommunikációnak és más navigációs mechanizmusoknak köszönhetően nemcsak a kiaknázásban hatékonyabbak a hangyakolóniák, hanem a dolgozók a fészektől nagyobb távolságokra is hatékonyabban kereshetnek és gyűjthetnek táplálékforrásokat (Carroll és Janzen 1973; Traniello 1987; Traniello 1989; Jackson és Ratnieks 2006).

A hosszabb időn keresztül is elérhető táplálékforrások a tartós készletek, ilyen például a növényi tetvek kolóniái által kibocsátott mézharmat, vagy a nagyobb zsákmányolt rovarok vagy hullák, míg a térben és időben változó források az efemer források, mint például kisebb ízeltlábúak vagy azok tetemei. A tartós források kiaknázása (prediktív startégia) során rendszerint állandó ösvények vezetnek a táplálékhoz (Markó 2006). Például ilyen elágazó stabil ösvényrendszer („*trunk trail system*”) alakulhat ki a maggyűjtő hangyák fészektől a stabil magforrásig (pl: *Pogonomyrmex* fajok), míg az előre megjósolhatatlan helyzetű efemer források kiaknázása során az opportunistá stratégia a kedvezőbb (pl: *Cataglyphis* fajok) (Hölldobler és Wilson 1990).

A magányos (individuális) keresés és szállítás a legegyszerűbb stratégia a hangyák körében, ilyenkor az egyedek nem osztják meg egymás között az információt a felfedezett forrás helyéről, valamint a kiaknázásban sincs együttműködés. Ez a stratégia elsősorban a kis létszámú kolóniák esetén jellemző, sokszor a „primitívebb” alcsaládokban (Ponerinae), illetve speciális környezethatású élőhelyeken (pl. sivatagokban) egy másodlagos adaptáció eredményeként alakult ki.

A csoportos keresést és kiaknázást a kommunikáció révén megvalósuló rekrutálási rendszerek teszik lehetővé. A rekrutálás révén új egyedek bevonása történik valamilyen tevékenységbe (forrás kiaknázása, szállítása, ivadékok szállítása, ellenségek távoltartása). Rekrutálás során az „aktiváló” egyedek alkalmazhatnak kémiai szignált (feromonok), taktilis szignált (csáp-érintés) és jellegzetes mozgás-mintázattal is bevonhatják

fészektársaikat az adott feladat elvégzésébe, sok esetben trofallaxis előzi meg a rekrutációt.

A táplálékszerzés napi ritmusa ideális esetben az adott faj populációja számára legoptimálisabb hőmérsékleti és páratartalom értékekhez igazodik. A táplálékszerzésben tevékenykedő dolgozók sokkal inkább ki vannak téve a környezeti paraméterek változásainak, mint a fészek védelmében, – kedvezőbb mikro környezetben – tartózkodó kolóniatagok. Mégis találunk példát a szélsőséges esetekre: a már említett *Cataglyphis* fajok extrém termofilek, míg a *Prenolepis imparis* (Say, 1836) („*winter ant*”) egy tipikus kriofil faj. A sivatagi *Cataglyphis* fajok esetén az extrém hőmérsékleti viszonyokhoz való alkalmazkodást szolgálják morfológiai (pl: hosszú lábak távol tartják a potrohot a forró felszíntől), fiziológiai (pl: kevésbé intenzív anyagcsere) és viselkedésbeli adaptációk (pl.: a potroh felemelése, hatékony tájékozódás) (Cerdá és Retana 2000). A hidegtűrő *Prenolepis imparis* dolgozók 0-5 °C körül már kijárnak táplálékot gyűjteni és egészen 20 °C-ig maradnak aktívak, valamint hasonló aktivitást mutatnak a *P. nitens* (Mayr, 1853) faj dolgozói is (Tschinkel 1987; Lőrinczi kézirat).

Az aktivitási ritmust befolyásolja a kompetitív helyzet, mely elsősorban a gyengébb kompetitív képességű szubmisszív fajok kolóniái számára jelenthet olyan erős kompetitív nyomást, mely az aktivitási maximum eltolódását eredményezheti kevésbé kedvező körülmények irányába. Az aktivitási ökostátuszban megvalósuló niche-szegregáció hozzájárul a kompetitív kölcsönhatás gyengítéséhez, ezáltal a koegzisztenciához. A niche-szegregációs mechanizmusoknak számos módja ismeretes a hangyák körében (Gallé 1978b; 1980; 1986; Albrecht és Gotelli 2001; Andersen 2008; Lessard et al. 2009), az aktivitás eltolódása mellett a táplálkozási terület kapcsán is van lehetőség térbeli szegregációra, illetve a kiaknázott táplálékforrások spektruma is eltérhet.

A pleziobiotikus kolóniák az egymás melletti fészkelésnek köszönhetően mintegy „megosztják” a mikrohabitatot (Lenoir et al. 2001). A heterospecifikus kolóniák dolgozói között intenzív interakciókra lehet számítani a közös tanyahelynek, átfedő mikrohabitatnak köszönhetően (Gordon és Kulig 1996). Jól ismert tény, hogy a szomszédok közötti interakciók befolyásolják a kolóniák térhasználatát (Adams 2001), és a terület felosztása egymással nem-átfedő táplálkozási útvonalakra csökkentheti az exploitatív kompetíció mértékét a szomszédos kolóniák között (Adler és Gordon 2003).

5. A trofallaxis szerepe a táplálkozási stratégiában

A trofallaxis (szociális gyomorban tárolt folyékony táplálék regurgitációja és átadása) hatékony módja a gyűjtött táplálék kolónián belüli szétosztásának a hangyák körében, ugyanakkor a funkciója nem kizárólag a tápanyagok szétosztására és kicserélésére korlátozódik, egyéb jelentős szerepe is van a kolóniák életében (Wilson 1971; Hölldobler és Wilson 1990). Trofallaxis révén a szénhidrátok folyamatos áramlása is megvalósul, mely hozzájárul az egyedi kolóniaszag dinamikus kialakulásához (Soroker et al. 1995; Soroker et al. 1998; Dahbi et al. 1999; Boulay et al. 2000; Boulay és Lenoir 2001; Boulay et al. 2004), emellett elősegíti az immunfaktorok áramlását a kolónián belül, hozzájárulva a megfelelő immunvédekezéshez a különböző fertőzésekkel és kórokozókkal szemben (Hamilton et al. 2011; Hamilton et al. 2011). Ezen jelentős funkciói mellett az egyedek közötti gyakori trofallaktikus interakció hozzájárul a fészektársak állandó kontaktusának fenntartásához, melynek szerepe van a kolónia aktuális igényeit közvetítő információáramlásban és a munkamegosztásbeli kooperációban egyaránt (Sorensen et al. 1985; Hölldobler és Wilson 1990; Farina 2000).

A szénhidrát-transzfer rátáját Lenoir és munkatársai (2001) fészken belüli szituációban vizsgálták, azonban a fészken kívül kevésbé ismert a táplálékgyűjtő dolgozók közötti szénhidrát-átadás és kooperáció mértéke. Vizsgálatok eredményei kimutatták, hogy a táplálékgyűjtő dolgozók reagálnak a fészektársaik tápanyag igényeire azáltal, hogy a szükséges tápanyagokból többet szállítanak a fészekbe, valamint a fészektársak tápláltsági állapota is jelentős szerepet játszik a kolónián belüli táplálékelosztás szabályozásában (Wallis 1964; Howard és Tschinkel 1980; Sorensen et al. 1985).

A trofallaxis sokkal gyakoribb jelenség a filogenetikailag fejlettebb alcsaládokban, mint a primitívebbnek tekinthető alcsaládok tagjainál. A Ponerinae alcsaládon belül egyáltalán nem jellemző trofallaxis az egyedek között, sőt egyes fajok a folyékony táplálékcspepeket sem a szociális gyomorban szállítják a fészekbe, hanem a rágóik között a felületi feszültségnek köszönhetően (Wilson 1971; Hölldobler 1985; Dejean és Suzzoni 1997; Richard et al. 2004). Ezzel szemben jól ismert tény, hogy a Formicinae alcsaládba tartozó *Camponotus* génusz tagjainál igen gyakori interakció a trofallaxis, ennek köszönhetően sok ide tartozó faj szerepelt vizsgálati objektumként ennek a fontos

interakciónak a tanulmányozásában (pl: *C. aethiops* (Latreille, 1798); *C. fellah* Dalla Torre, 1893; *C. mus* Roger, 1863; *C. pennsylvanicus* (De Geer, 1773); *C. vagus*) (Bonavita-Cougourdan és Morel 1988; Boulay et al. 1999; Sanada et al. 1999; Boulay et al. 2000; Lenoir et al. 2001; Boulay és Lenoir 2001; Boulay et al. 2004; Provecho és Josens 2009; Hamilton et al. 2011). A trofallaxis időtartama néhány másodperctől néhány percig is terjedhet, a *Camponotus mus* esetén például 2 másodperctől 156 másodpercig tartó interakciókat rögzítettek (Provecho és Josens 2009). A *Camponotus* fajok más szempontból is alkalmas objektumai a trofallaxis vizsgálatának, hisz mint tipikus polimorf fajok, különböző méretkategóriájú dolgozókat tudunk megkülönböztetni a kolóniáikon belül, melyeknek a kolónia életében betöltött feladatköre is eltérő. A legtöbb *Camponotus* faj dolgozóit legalább két méretosztályba lehet sorolni (pl: *C. foreli* Emery, 1881, Espadaler et al. 1990). A Formicinae alcsaládon belül egyes *Formica* fajok között is vizsgálták a regurgitációs aktivitást és a kolónián belüli táplálékelosztást. Wallis (1961) a *Formica fusca* egyedek között egyáltalán nem figyelt meg trofallaxist a fészken kívül, kizárólag a fészken belül jellemző az egyedek között ilyen interakció.

Célkitűzések

Értekezésem tárgyát képező vizsgálataim során négy fő célkitűzést kívántam megvalósítani:

1. A *Formica fusca* és *Camponotus vagus* fészkeinek térbeli mintázata és háttértényezői különböző erdőtípusokban. Ennek kapcsán a következő kérdésekre kerestem választ:
 - 1.1. Milyen átlagos fészekdenzitás jellemző a két fajra?
 - 1.2. Milyen gyakorisággal fordul elő a *Formica fusca* és *Camponotus vagus* fajok pleziobiotikus fészekkapcsolata?
 - 1.3. Mely háttértényezőknek felelősek a pleziobiotikus fészekkapcsolat kialakulásáért?
 - 1.4. Van-e különbség a pleziobiotikus fészkek számában az eltérő faállományú erdőfoltok között?
 - 1.5. Milyen a két faj fészkelőhely preferenciája?
 - 1.6. Van-e szerepe a két faj fészkei közötti távolságnak a kolóniák közti agresszivitás szempontjából?
 - 1.7. Milyen arányú a két faj dolgozóinak együttes táplálékforrás-igénybevétele? Miként alakul ez a pleziobiotikus fészkek körül?

2. A célkitűzések második csoportja a vizsgált fajok populációinak közösségi szintű beágyazottságára vonatkozik:
 - 2.1. Milyen a hangyaközösség összetétele a két faj természetes élőhelyén?
 - 2.2. A két faj populációi milyen relatív egyedszámmal vesznek részt a közösségben?
 - 2.3. Van-e eltérés a fenyves és nyaras erdőfoltok, valamint a szegélyterületek között a hangyaközösségek diverzitásában, és mi ebben a vegetáció struktúrájának a szerepe?

3. A *C. vagus* és *F. fusca* populációk koegzisztenciájának háttérmechanizmusainak feltárásához finom léptékű laboratóriumi kísérletek adtak lehetőséget. A megválaszolendő kérdések:
 - 3.1. Mik a két faj táplálkozási stratégiáinak fő jellemzői, hasonlóságai és különbségei?
 - 3.2. Kimutatható-e eltérő térhasználat a két faj kolóniáinak kisléptékű táplálkozási viselkedésében?
 - 3.3. Kompetitív helyzet mennyiben befolyásolja a két faj dolgozóinak viselkedését?

4. A táplálkozási térhasználat populáción belüli mechanizmusai közül a *C. vagus* dolgozók közötti trofallaxisokat vizsgáltam, ennek kapcsán a következő kérdésekre kerestem választ:
- 4.1. Milyen gyakoriságú a táplálékgyűjtő dolgozók között a trofallaxis?
 - 4.2. Milyen időbeli dinamika jellemzi a dolgozók közötti trofallaktikus interakciókat?
 - 4.3. Milyen az egyes interakciók időtartama és az eltérő időtartamú interakciók gyakorisági eloszlása?
 - 4.4. Hány partner vesz részt az interakciókban?
 - 4.5. Milyen a résztvevő partnerek méreteloszlása?
 - 4.6. Befolyásolja-e az interakciók gyakoriságát, időtartamát, a partnerek méreteloszlását a kolóniák tápláltsági állapota?
 - 4.7. Milyen szerepe van a trofallaxisoknak a dolgozók közötti információáramlásban, valamint a táplálkozás optimalizálásában?

Anyagok és módszerek

1. A tanulmányozott fajok

Mindkét tanulmányozott faj a Formicinae alcsaládba tartozik. A *Formica fusca* fajt a *Formica* génuszon belül a *Serviformica* subgénuszba sorolják. A Palearktikus Régió erdővel borított területein elterjedt, megtalálható Európa nagy részén, a Kaukázus és Közép-Ázsia erdős illetve hegyvidéki területein (Czechowski et al. 2002; 2012). Fészkeit megtalálhatjuk korhadó fákban, talajban és kövek alatt egyaránt. Fakultatív polygyn faj, olykor több királynő is található egy kolónián belül (Hannonen et al. 2004). Viszonylag kis létszámú kolóniái általában néhány száz dolgozót tartalmaznak (Wallis 1964). Az ivaros ivadékok június/július környékén jelennek meg és július/augusztus környékén történik a nászrepülés. A hangyafajok kompetitív hierarchia szerinti osztályozása alapján a szubmisszív fajok közé tartozik (Pisarski 1978; Vepsäläinen és Pisarski 1982), kizárólag a fészket védi, a táplálékforrásról gyakran kiszorítják az agresszívabb fajok dolgozói.

A *Camponotus vagus* (Scopoli, 1763) a *Camponotus* génuszon belül a *Camponotus* (s. str.) szubgénuszba sorolható (Czechowski et al. 2002; 2012). A Nyugati Palearktikus Régióban elterjedt, megtalálható Skandinávia déli részétől Északnyugat-Afrikáig, és Portugáliától egészen az Altáji-hegységig (Czechowski et al. 2002; Kvamme és Lønnve 2008; Czechowski et al. 2012). Fészkeit elsősorban kidőlt fák törzsében, fatönkökben találhatjuk meg. Monogyn (egy királynős) kolóniái általában néhány ezer dolgozót tartalmaznak (Bonavita-Cougourdan et al. 1993; Meskali et al. 1995). A hangyafajok hagyományos három lépcsős kompetitív hierarchia szerinti osztályozása alapján az “encounter”/intermedier fajok közé sorolható, nem csupán a fészket, hanem a felfedezett táplálékforrást is agresszívan védelmezi (Savolainen és Vepsäläinen 1988). Gallé (2000) öt lépcsős osztályozása alapján megkülönböztethető az ún. „*Camponotus*-stratégia”, melynek fő jellemzője, hogy a forrást az agresszív csúcskompetitorokhoz hasonlóan kisajátítják, de azt nem megfelelő hatékonysággal hasznosítják a kolónia tagjai.

2. Vizsgálati módszerek

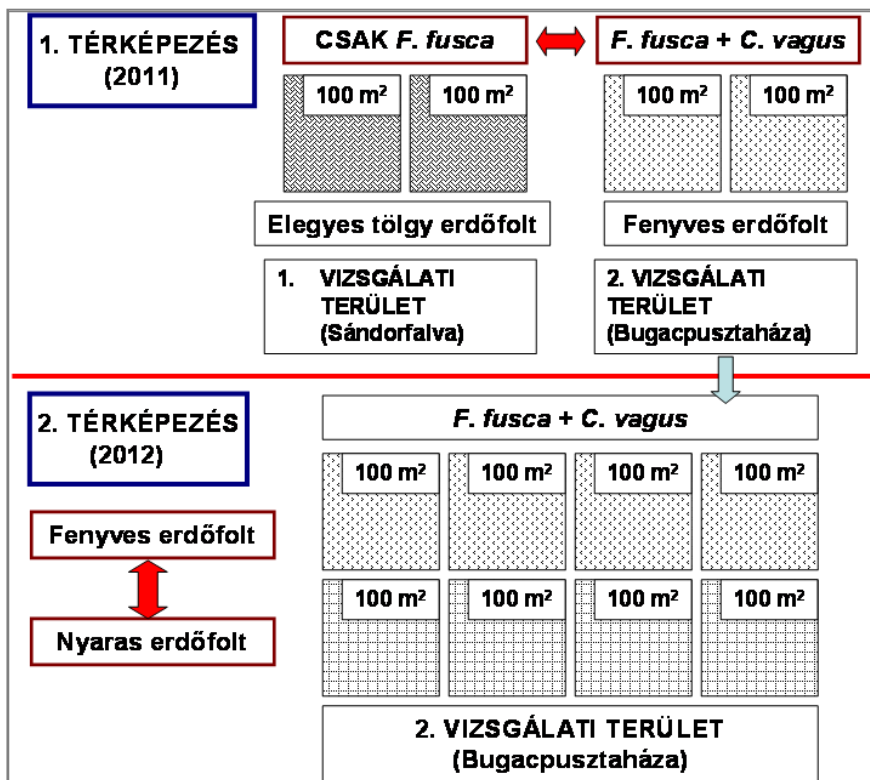
2.1. Terepvizsgálatok módszertana

2.1.1. A mintavételi területek és a fészkek feltérképezése

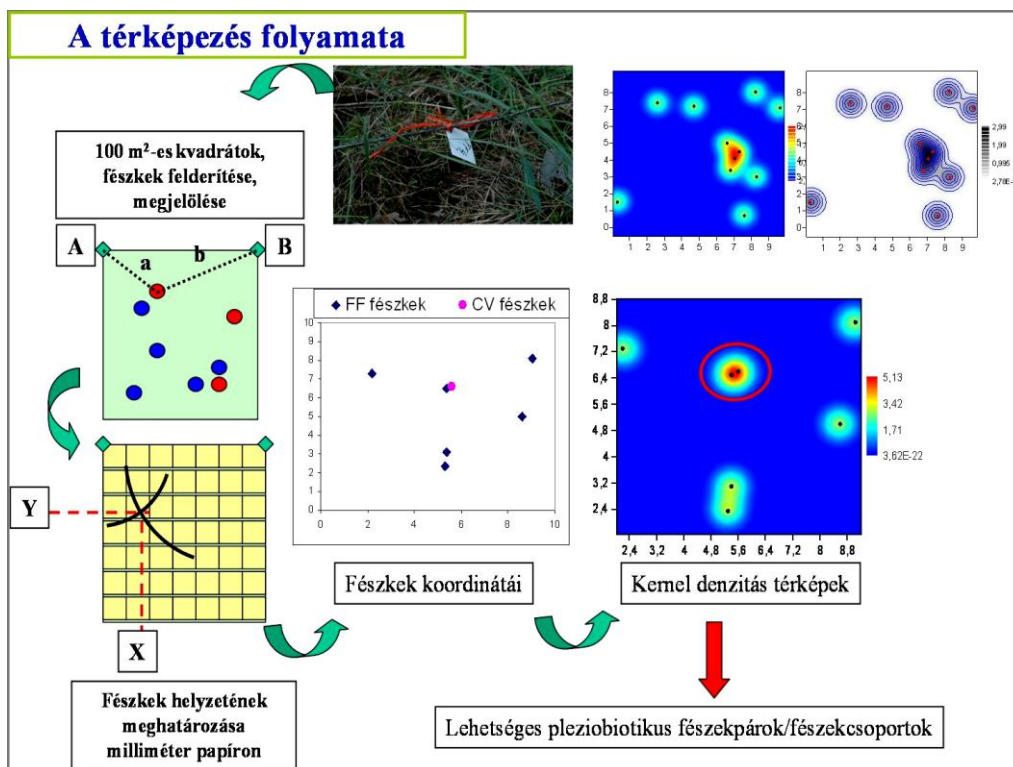
2011-ben két eltérő területen végeztem felméréseket. Az egyik erdőfolt Sándorfalva határában található (46 22' N; 20 5' E). Döntően tölgyfák, elszórtan fenyő és nyár fajokkal képezték az erdőfolt faállományának összetételét. A területre jellemző a talajfelszíni vastag avarréteg és a kevesebb talajfelszíni faanyag, mely a vizsgált fajok számára alkalmas fészkelőhelyet jelenthetne. A *C. vagus* fészkek denzitása láthatóan igen alacsony az erdőfolt területén, nagy valószínűséggel a számára alkalmas fészkelőhelyek hiánya miatt. A random módon kijelölt két 100 m²-es kvadrátban nem volt *C. vagus* fészkek, ennek köszönhetően lehetőségem volt a *F. fusca* fészkek egyedüli vizsgálatára.

A másik –elsődleges– vizsgálati terület a Kiskunsági Nemzeti Park bugaci területén fekszik, Bugacpusztaháza mellett (46 41' N; 19 36' E). A 2011-ben vizsgált erdőfoltot 40 éve ültetett fenyőfák alkották és a talajfelszínen jóval magasabb volt a fészkelőhelynek alkalmas fatönkők, letört ágak és kidőlt fák aránya. A területen random módon kijelölt és feltérképezett két kvadrátban már a *C. vagus* fészkek is voltak, így lehetőség volt a két faj fészkeinek együttes vizsgálatára. 2012-ben ugyancsak a Bugacpusztaháza melletti területen (46 41' N; 19 36' E) 4 ültetett fenyves, valamint 4 ültetett nyaras erdőfoltban választottam ki random módon a 100 m²-es mintavételi kvadrátokat (1. ábra). A vizsgált erdőfoltok kora némileg eltért, a fenyves foltok közül 51 éves volt a legidősebb, két 40 éves erdőfolt és egy 36 éves erdőfolt alkotta a mintavételi területeket, míg a nyarasok közül egy 24, egy 30, egy 32 és egy 36 éves erdőfoltban végeztem a fészkek térképezését.

A kijelölt kvadrátok két sarkából lemértük a fészkek távolságát és ez alapján készítettem el a térképeket milliméterpapíron. A térképek alapján megkaptam a fészkek koordinátáit, és a fészkek közötti távolságokat is meg tudtam határozni (2. ábra). A fészkek kvadráton belüli helyzetének szemléletes ábrázolására alkalmasnak bizonyultak a fészkek koordinátái alapján szerkesztett Kernel denzitási térképek, melyeken jól láthatók az egymáshoz legközelebb elhelyezkedő fészkek, így a potenciális pleziobiotikus fészkepárok, valamint fészkek csoportjai.



1. ábra. A mintavételi területek és a fészkek feltérképezésének mintavételi módszerei



2. ábra. A fészektérképezés és adatfeldolgozás módszerei

2.1.2. Agresszivitási tesztek

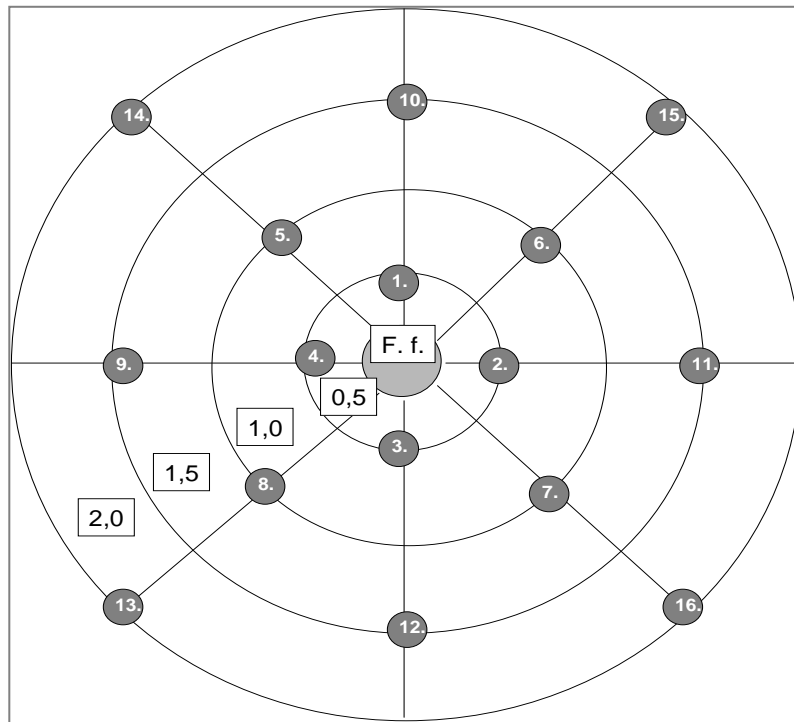
A különböző kolóniák dolgozói között 1:1 arány szerint végeztem agresszivitásteszteket, körülbelül 50 különböző páros között vizsgáltam az agresszivitás jelenlétét, ennek során 25 dolgozót használtam a tesztekhez. Jól szellőző, 8 cm magas, 6 cm-es átmérőjű műanyag pohárban vizsgáltam az agresszív interakció jelenlétét illetve hiányát. Az agresszivitási tesztet az egymáshoz közeli, valamint az egymástól távol lévő azonos fajú és heterospecifikus kolóniák dolgozói között is elvégeztem. A tesztedénybe helyezett dolgozók közötti interakciókat 2 percig kísértem figyelemmel és agresszív megnyilvánulásnak tekintettem a következő viselkedésformákat: harapás, húzás, a potroh görbítése, a másik felemelése, megragadása, a rágok nyitása (Human és Gordon 1999).

2.1.3. Csalétkes módszer a táplálékforrások igénybevételének tanulmányozására

A két, 2011-ben felmért bugacpusztaházi kvadrát területén kiválasztottam egy-egy *F. fusca* fészket, mely köré 0,5 m, 1 m, 1,5 m és 2 méter távolságra, koncentrikus módon, az átfedést minimalizálva helyeztem el összesen 16 db 8 cm átmérőjű, kör alakú műanyag korongot (3. és 4. ábra). Ezekre táplálékforrásként mézes tonhalat helyeztem. Az észleléseket a nap során 3 alkalommal egy-egy órás időintervallumban (9-10 h, 12-13 h és 15-16 h között) végeztem el. Ezek során minden csalétkes lapot egy percen át figyeltem, és rögzítettem a csalétkeken megjelenő hangyafajok egyedszámát. Ilyen módon, egy *F. fusca* fészkek körüli csalétkezés alkalmával összesen 192, a két fészkek körül összesen 384 észlelés adatait rögzítettem.

2.1.4. Fészekanyagok felmérése, fészekpreferencia

A kijelölt kvadrátokban felmértem a *F. fusca* és *C. vagus* által elfoglalt fészkeket és feljegyeztem a fészekanyagok korhadtsági állapotát, hosszát és átmérőjét, ill. szélességét. A faanyagok korhadtsági szintjét egy háromfokozatú skálán osztályoztam, mely szerint az 1-es az alig korhadt, a 2-es a közepesen korhadt, a 3-as az erősen korhadt faanyagot jelölte. A korhadtsági szint megállapításához a faanyag szerkezetét vizsgáltam meg, alig korhadt állapotnak tekintettem a kemény, frissebb faanyagot, míg erősen korhadtnak tekintettem a málló, széteső faanyagot.



3. ábra. A csalétkes korongok (1-16.) *F. fusca* fészkek (F.f.) körüli helyzete



4. ábra. Az alkalmazott csalétkes korong mézes tonhállal és a rajta táplálkozó dolgozókkal

2.1.5. Közösségi mintavételek talajcsapdákkal

Talajcsapdás mintavételt Bugacpusztaháza mellett, fenyves és nyaras erdőfoltokban (5. ábra), valamint a két erdőtípus szegélyén végeztem, ahol előzetesen a *C. vagus* és *F. fusca* fészekdenzitását random módon kijelölt 100 m²-es kvadrátokban becsültem. Egy mintavétel során egy-egy élőhelytípuson (fenyves, nyaras és szegély) belül 4-4 foltban helyeztünk el Barber-féle talajcsapdát, ölfolyadékként etilén-glikolt használtunk.

Minden esetben 5 db csapda került lehelyezésre egymástól 5 m távolságra, így területenként 20, összesen 60 talajcsapda működött egy mintavétel alkalmával. Két alkalommal, tíz-tíz napig végeztem a mintavétel 2012 júniusában. A gyűjtött ízeltlábúak taxononkénti laboratóriumi szétválogatását követően a hangyákat sztereomikroszkóp segítségével faji szinten határoztam meg. A határozásokhoz Czechowski és munkatársai (2002 és 2012) könyveit használtam. Az adatok statisztikai feldolgozása során csak a gyűjtött dolgozók kerültek elemzésre, az ivaros egyedek jelenlétét csupán feljegyeztem. Az egyes élőhelyek növényzetének felméréséhez 4 m² területű kvadrátokban borításbecsléssel becsültem a potenciális növényi háttérváltozók (egyszikű, kétszikű, avar, cserje és lomb borítása) relatív százalékos borítási értékét, valamint a növényzet átlagos magasságát. Minden transzekt mentén 3 db kvadrát került elemzésre (1., 3., 5. talajcsapda mellett), így minden élőhelytípusra 12 kvadrát adatai alapján elemezhettem a vegetáció struktúráját.



5. ábra. Nyaras és ültetett fenyves erdőfoltok Bugacpusztaháza mellett

2.2. Laboratóriumi kísérletek

2.2.1. A kísérleti kolóniák és a kísérletek száma

2011-ben előzetes kísérleteket végeztem a két faj egy-egy kolóniájával, majd 2012-ben 3 új *F. fusca* és 4 új *C. vagus* kolóniával megismételtem és kibővítettem az előzetes kísérleteket. Az első évben összesen 12-12 kísérletet végeztem el a két faj kolóniáival, ez minden vizsgált tápláléktípusra (egyszerű és összetett forrás; szénhidrát és fehérje) 3 ismétlést jelentett, mintegy előzetesen felmérve a távolság és a tápláléktípusok hatását.

Ekkor két kompetíciós vizsgálatot is elvégeztem. 2012-ben 12-12 kísérletet végeztem el, minden *F. fusca* kolónia négy kísérletben és minden *C. vagus* kolónia három párhuzamos kísérletben szerepelt. A kísérleteket jól táplált és éheztetett kolóniákkal is végrehajtottam, hogy megállapíthassam a tápláltsági állapot hatását a táplálkozási viselkedésre.

A kísérleti kolóniákat laboratóriumi körülmények között mesterséges fészkekben tartottam, biztosítva a stabil hőmérsékleti tartományt (22 ± 3 C°), valamint a 12 órás fotoperiódust. A *C. vagus* kolóniákat műanyag dobozokban (38 liter) tartottam, melyekbe az eredeti fészekanyag egy részével együtt helyeztem el a kolónia tagjait. A *F. fusca* kolóniákat ytong elemekből kialakított, üveggel fedett fészkekben tartottam, így nyomon követhetem a kolóniák állapotát (ivadékok jelenléte, mennyisége és elhelyezkedése, királynő(k) és dolgozók tartózkodási helye). Fontos szempont volt, hogy a kísérleti kolóniák teljes értékűek legyenek, így célom volt minél nagyobb számú dolgozó mellett a királynő(k) begyűjtése és a megfelelő körülmények biztosítása a kolóniák számára a mesterséges fészkekben. A *C. vagus* kolóniák begyűjtését kora tavasszal végeztük, amikor a kolónia tagjai még hibernált állapotban egy helyen tartózkodtak, így a királynő begyűjtése is sikeres volt. A kísérletes időszakon kívül laboratóriumi eledellel tápláltam a kolóniákat, mely hasonlóan Bhatkar és Whitcomb (1970) táplálékához minden szükséges tápanyagot (fehérje, szénhidrát, vitaminok) biztosított. A fészkek nedvesítését rendszeres permetezéssel értem el.

2.2.2. A kísérleti eszközök és módszerek

A táplálkozási stratégia vizsgálatára egy 180 cm hosszú, 65 cm széles és 35 cm magas kísérleti arénát használtam (függelék 1.), melyet 468 db 5×5 cm²-es, sorszámmal jelölt egységre osztottam egy négyzetrács segítségével. Ennek a random mintavétel megvalósítása szempontjából volt jelentősége oly módon, hogy a négyzetek közül random algoritmussal választottam ki azokat, ahová a szintén 5×5 cm²-es műanyag csalétkes lapokat helyeztem. Annak érdekében, hogy az aréna mindhárom 60 cm-es tartománya azonos arányban szerepeljen a kísérletek során, mint távolságtartomány, minden harmadra 4 sorszámot választottam ki véletlenszerűen. Így kísérletenként összesen 12 db csalétket helyeztem el az aréna területén. A kísérletben részt vevő kolónia fészket közvetlenül a kísérlet előtt csatlakoztattam az arénához gumicső segítségével és

az átjárást csak közvetlenül a stopper elindítása előtt biztosítottam a dolgozók számára. A csalétkes lapokra a megfelelő táplálékot szintén a kísérletek előtt helyeztem el. A kísérlet akkor indult, amikor az első dolgozó megjelent az arénában. Minden kísérlet egy órán keresztül tartott, rögzítettem a dolgozók csalétkekre való érkezéseinek időpontját, valamint (amíg nyomon követhető volt) rögzítettem az egyes dolgozók által táplálékon töltött időtartamot is. A kísérletekből megkaptam csalétkenként az érkezések számát a kísérletek során, és ismertem minden csalétkes lap távolságát (± 2 cm) az arénába való belépési ponttól számítva.

2.2.3. A táplálék minőségének hatása

Az előzetes kísérletek során hangsúlyt helyeztem a a táplálékminőség hatásának vizsgálatára. A csalikra ekkor négy különböző táplálékot helyeztem ki. Egyszerű tápláléknak számított a csak fehérjét (tonhal), illetve csak szénhidrátot (méz) tartalmazó csalétek, míg összetett tápláléknak tekintettem a fehérjét és szénhidrátot is tartalmazó csalikat (mézes tonhal illetve laboreledel). A kísérletek egy részében együtt helyeztem ki a különböző táplálékforrásokat, a másik részében külön-külön is megvizsgáltam a kolóniák dolgozóinak tápláléklátogatását és a dolgozók által táplálékon töltött időtartamot a táplálék minőségének függvényében.

2.2.4. Kísérleti kolóniák közötti kompetíció megfigyelése

A kompetíció laboratóriumi vizsgálatához 2 párhuzamos 20-20 perces kísérletet végeztem, melyek során először a *F. fusca* dolgozókat engedtem az aréna területére. Megvártam, amíg a dolgozók minden kihelyezett csalit (6 db csalétek) felfedeztek és elkezdtek kellően magas egyedszámban táplálkozni. Ezt követően engedtem be a *C. vagus* dolgozókat is. Miután a *C. vagus* dolgozók is felfedezték a csalétket, rögzítettem a két faj dolgozóinak számát az egyes csaléteken az idő előrehaladtával, majd korrelációs elemzéssel vizsgáltam a két faj dolgozóinak csaléteken való együttes jelenlétének arányát.

2.2.5. A táplálék távolsága, a kolóniák tápláltsági állapota és táplálkozási viselkedése

E változók vizsgálatára 2012-ben került sor. A kolónia tápláltsági állapotának megállapítására az etetési időpontoknak az adott kolóniával végzett kísérletek dátum

szerint időpontjai számítottak. Emellett a kísérlet során megnyilvánuló táplálkozási aktivitás is információt nyújtott a kolónia aktuális éhségi állapotáról.

A csalétkeknek a kolóniák tápláltsági állapotától függő felfedezését az arénába random módon kihelyezett csalétkék első felfedezéséig eltelt időtartam összehasonlításával becsültem mindkét faj kolóniáira vonatkoztatva.

2.2.6. *C. vagus* dolgozók közötti trofallaxis vizsgálata

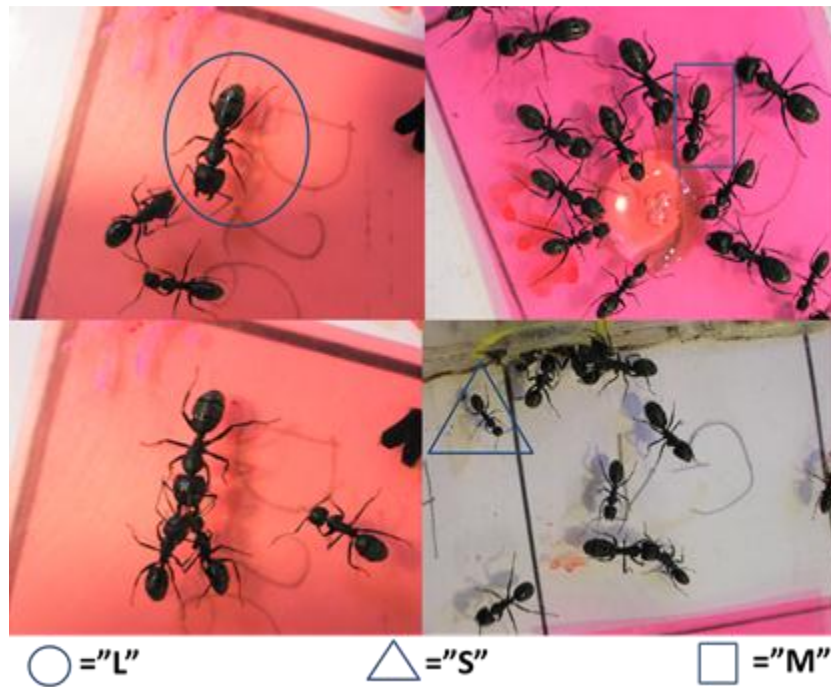
A távolságtól függő táplálkozási viselkedés vizsgálatával párhuzamosan a *C. vagus* kolóniák táplálékgyűjtő dolgozói közötti trofallaxist is nyomon követtem a kísérletek során. A kísérleteket éheztetett és jól táplált állapotú kolóniákkal is elvégeztem. A trofallaxis vizsgálatokor a következő adatok felvételére törekedtem mind az éheztetett, mind a jól táplált kolóniák esetén: a trofallaxisok időtartama (mp); az egyes trofallaxisok kezdetének ideje a kísérlet során (0-60 min); a trofallaxisban résztvevő partnerek száma; a trofallaxisban részt vevő partnerek méreteloszlása (kis („S”), közepes („M”) és nagy („L”) méretű dolgozók által alkotott párok: S-S; S-M; S-L; M-M; M-L; L-L); a trofallaxis kezdeményezője a különböző méretkategóriájú partnerek esetén; trofallaxisok időintervallumonkénti száma és a trofallaxisok óránkénti összes mennyisége.

2.2.7. A *C. vagus* dolgozók eltérő méretosztályainak meghatározása mérések alapján

A trofallaktikus interakciók vizsgálata során a partnerek méreteloszlását is figyelemmel kísértem. A zavarás elkerülése végett a kísérletek során megfigyelés alapján különítettem el az egyes méretkategóriákat. A három vizuálisan is elkülöníthető méretosztályhoz a későbbiek során megadtam egy átlagos mérettartományt, melyet mérés segítségével állapítottam meg. Összesen 73 db *C. vagus* dolgozó („L”: 25; „M”: 25; „S”: 23) teljes fej szélességét (HW= head width érték: a szemek középvonalában) mértem le mikrométerrel ellátott fénymikroszkóp segítségével, az értéket mm-ben adtam meg. Az egyedeket a bugaci talajcsapdás mintavétel során gyűjtött anyagból válogattam ki.

A mérések eredménye szerint legalább három méretkategória egyértelműen elkülöníthető a *C. vagus* dolgozók esetén (6. ábra). A nagyméretű dolgozók („L”) átlagos maximális fej szélessége $5,192 \pm 0,316$ mm, a közepes méretkategória („M”) esetén ez az érték $3,82 \pm 0,178$ mm, míg a kisméretű dolgozók („S”) átlagos fej szélessége csupán $3,117 \pm 0,18$ mm (2. táblázat) (Kanizsai et al. 2014). A maximális fej szélességek alapján

szignifikánsan különböznek egymástól az elkülönített méretosztályok (Kruskal-Wallis teszt: $\chi^2 = 64,14$; $df=2$; $p < 0,001$). A közepes („M”) méretosztály több átmeneti formát tartalmazó kategória, így ide soroltuk a megfigyelések során az összes olyan egyedet, mely a nem egyértelműen elkülöníthető „S”, vagy „L” méretosztály tagja volt. A dolgozók testnagysága mellett egyéb morfológiai vonások is segítettek a vizuális szeparációban: a kisméretű egyedek fejformája rövidebb és láthatóan keskenyebb, míg az „L” kategória dolgozói jellegzetes széles, szív alakú fejformával jellemezhetők.



5. ábra. Különböző méretosztályokat képviselő dolgozók jelenléte az arénában

2. táblázat. A *C. vagus* dolgozók különböző méretosztályainak minimum, maximum és átlagos fejszélessége (HW=head width), valamint a szórás értéke

| <i>C. vagus</i> dolgozók fejszélessége (HW érték) | | | | | |
|---|--------|--------------|--------------|------------|--------|
| Méretosztály | N (db) | Minimum (mm) | Maximum (mm) | Átlag (mm) | SD (±) |
| "L" | 25 | 4,70 | 5,90 | 5,19 | 0,32 |
| "M" | 25 | 3,50 | 4,10 | 3,82 | 0,18 |
| "S" | 23 | 2,80 | 3,40 | 3,12 | 0,18 |

2.3. A statisztikai feldolgozás módszerei

A statisztikai elemzésekhez használt programok az SPSS statisztikai program (17.0.0. verzió, SPSS Inc. 2008); a PAST statisztikai program (2.14.0. verzió) (Hammer et al. 2001) és az R program (2.15.1. verzió, R Core Team 2012) voltak.

Az adatsorok normál eloszláshoz való illeszkedését a „*Normal probability plot*” teszt segítségével ellenőriztem (PAST).

Ha az alapsokaságra nem normál eloszlást kaptam, az elemzéseket nem-paraméteres próbák segítségével végeztem el. Ugyanazon alapsokaságból származó két minta összehasonlítására a Mann-Whitney U-tesztet (SPSS) alkalmaztam, míg ugyanazon alapsokaságból származó kettőnél több összehasonlítandó adatsorra a Kruskal-Wallis tesztet (SPSS) használtam a szignifikancia tesztelésére a nem-paraméteres próbák közül.

Két változó kapcsolatának erősségének mérését a korrelációs módszerek közül a nem-paraméteres Spearman féle rang-korrelációval végeztem (SPSS).

A távolságfüggés (csalétkek távolsága és óránkénti látogatottsága) vizsgálatára lineáris regressziós elemzés segítségével igyekeztem a két változó között fennálló kapcsolatot modellezni (Curve Estimation; SPSS).

A különböző időtartamú trofallaxisok gyakoriságának eloszlását nem lineáris regressziós elemzés segítségével igyekeztem felderíteni (exponenciális függvény) (Curve Estimation Regression; SPSS).

A trofallaktikus interakciók óránkénti dinamikáját szintén nem lineáris regressziós elemzéssel vizsgáltam meg (parabolikus függvény) (Curve Estimation Regression; SPSS).

A diszpergáltságokra kapott R értékek véletlenszerű diszpergáltságtól való eltérésének szignifikanciáját t próbával teszteltem. A mért átlagos legközelebbi fészektávolságok eltérését a véletlenszerű diszpergáltság esetén várt átlagos legközelebbi távolságoktól páros t teszt (PAST) segítségével ellenőriztem.

Szintén páros t próba (PAST) segítségével teszteltem két olyan összetartozó normál eloszlású minta átlaga közötti eltérést, ahol a mintákban szereplő adatok valamilyen szempont szerint párba állíthatók.

A felmért kvadrátokban a *F. fusca* és *C. vagus* fészkek elhelyezkedését Kernel Densitás térképeken ábrázoltam (PAST).

A közösségi analízis során kevert lineáris modellel (GLMM) (R) teszteltem, hogy van-e eltérés a különböző élőhelyek (fenyves és nyaras erdőfoltok és szegély területek) között az egyes háttérváltozók adatai alapján. Az indikátor fajok meghatározásához Dufrene-Legendre indikátor faj analízisét alkalmaztam (indicator value, Indval, Dufrene and Legendre 1997). Szintén kevert lineáris modellt alkalmaztam a trofallaxis kapcsán végzett elemzéseknél.

Eredmények

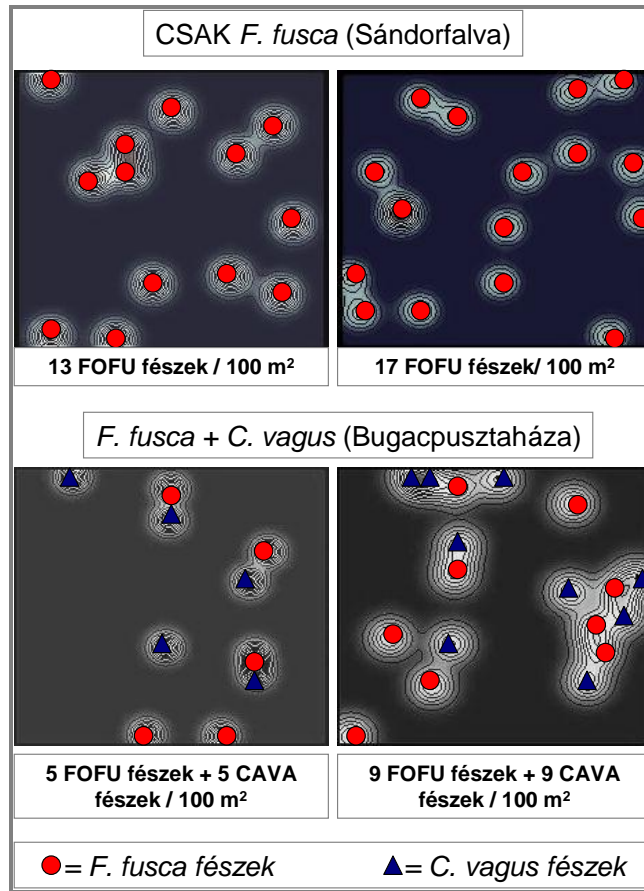
1. A pleziobiotikus kapcsolat gyakorisága és háttértényezői a *F. fusca* és a *C. vagus* fajok kolóniái között

1.1. A két faj fészkeinek átlagos denzitása és térmentázata

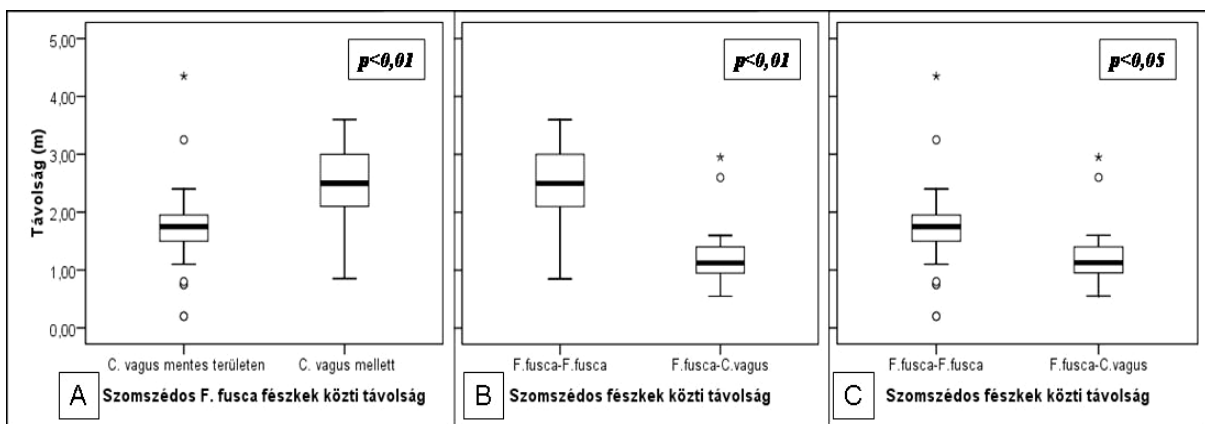
A sándorfalvi *C. vagus* fészkek nélküli kvadrátokban a *F. fusca* átlagos fészekdenzitása 15 fészek/100 m² (13 és 17 fészek), míg a bugaci kvadrátokban, ahol mindkét faj kolóniái jelen voltak, átlagosan 7 *F. fusca* fészket (9 és 5 fészek) és ugyancsak 7 *C. vagus* fészket találtam (9 és 5 fészek) 100 m²-en (7. ábra).

A sándorfalvi kvadrátokban a *F. fusca* fészkek szignifikánsan közelebb voltak egymáshoz, mint a bugaci kvadrátokban, ahol a *C. vagus* is jelen volt (Mann-Whitney U=96,0; Z=-2,88; p<0,01; n=44) (8. ábra (A)). A bugaci kvadrátokban a szomszédos *F. fusca* fészkek közötti átlagos távolság szignifikánsan nagyobb, mint a szomszédos *C. vagus* és *F. fusca* fészkek között (Mann-Whitney U=36,0; Z=-2,85; p<0,01; n=28) (8. ábra (B)).

Összehasonlítva a sándorfalvi kvadrátokban kapott legközelebbi *F. fusca* szomszédok közötti távolságot a bugaci legközelebbi *F. fusca*-*C. vagus* távolságokkal, szintén szignifikáns különbséget kaptam, a *F. fusca* egyértelműen közelebb fészkel a *C. vagus* kolóniákhoz, mint fajtársai fészkeihez (Mann-Whitney U=121,1; Z=-2,25; p<0,05; n=44) (8. ábra (C)). Úgy tűnik, hogy *C. vagus* mellett ugyan kisebb fészekdenzitást ér el a *F. fusca*, viszont közelebb fészkel a *C. vagus* kolóniákhoz, mint a *F. fusca* kolóniákhoz.



7. ábra. A feltérképezett sándorfalvi és bugaci 100 m²-es kvadrátokban a fészkek elhelyezkedése, valamint a fészkek denzitása (FOFU=*F. fusca*; CAVA=*C. vagus*)

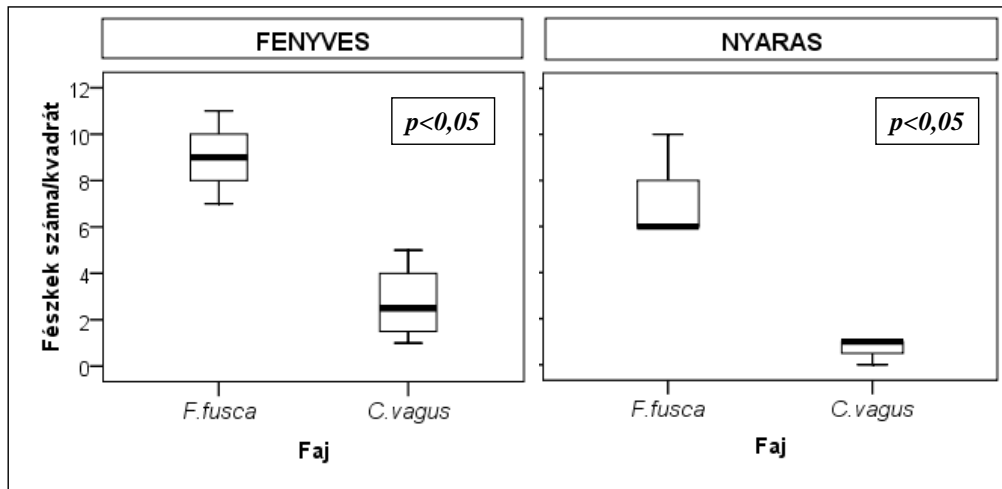


8. ábra. A legközelebbi szomszéd-viszony jelentős eltérései: (A) a sándorfalvi és bugaci területen felmért szomszédos *F. fusca* fészkek távolságainak összevetése (B) a bugaci kvadrátok szomszédos fészkei közti távolságok (C) a sándorfalvi és bugaci kvadrátokban felmért szomszédos fészkek távolságai

A *F. fusca* fészkek denzitása a fenyves és nyaras erdőfoltokban is szignifikánsan nagyobbak bizonyult, mint a *C. vagus* fészkek denzitása (nyaras kvadrátok: Mann-Whitney $U=0,00$; $z = -2,43$; $p < 0,05$; $n=8$; fenyves kvadrátok: Mann-Whitney $U=0,00$; $z = -2,32$; $p < 0,05$; $n=8$) (9. ábra).

A fenyves kvadrátokban mindkét faj fészkekdenzitása nagyobb volt, mint a nyaras erdőfoltokban felmért kvadrátok területén. *F. fusca* esetén nem volt szignifikáns különbség a két élőhelytípus között a fészkek denzitásában (*F. fusca* fészkek denzitása a fenyves és nyaras kvadrátokban: Mann-Whitney $U=3,0$; $z = -1,49$; $p=0,14$; $n=8$). *C. vagus* esetén a fenyves erdőfoltokban szignifikánsan több fészkek volt jelen, mint a nyaras kvadrátok területén (*C. vagus* fészkek denzitása a fenyves és nyaras kvadrátokban: Mann-Whitney $U=1,5$; $z = -1,999$; $p= 0,05$; $n=8$).

Mindkét faj fészkekdenzitását szignifikánsan befolyásolta az egyes erdőfoltok kora, még a viszonylag kicsiny időbeli eltérésnél is (*F. fusca* fészkek száma, Spearman rang-korreláció: $r=0,77$; $p=0,03$; $n=8$; *C. vagus* fészkek száma, Spearman rang-korreláció: $r=0,93$; $p=0,001$; $n=8$) (lineáris regressziós modell alapján *C. vagus* fészkek száma: $R=0,94$; $R^2=0,89$; $F=47,62$; $df=1$; $t=6,90$; $p < 0,001$; $n=8$; *F. fusca* fészkek száma: $R=0,77$; $R^2=0,595$; $F=8,83$; $df=1$; $t=2,97$; $p < 0,05$; $n=8$).



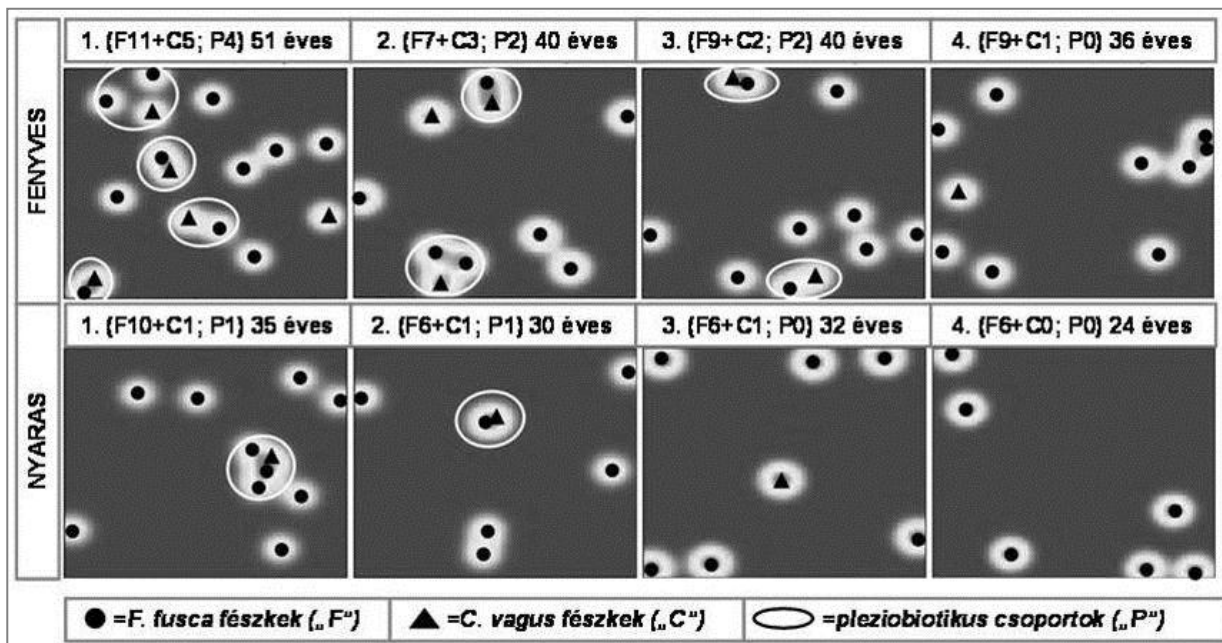
9. ábra. A *F. fusca* és *C. vagus* fészkek denzitása a felmért fenyves és nyaras erdőfoltokban

1.2. A szomszédos *F. fusca* és *C. vagus* fészkek, mint lehetséges pleziobiotikus fészkecsoportok

A pleziobiózis definíciója szerint pleziobiotikus fészkekapcsolat esetén két különböző faj kolóniája ugyanazon tanyahelyet (oecus) foglalja el és csak ebben beszélhetünk egyértelműen pleziobiózisról. A terepi felmérések során ellenben azt tapasztaltam, hogy a heterospecifikus kolóniák közösen hasznosított fészkelőhely esetén is bizonyos távolságot tartanak egymástól. Ez a távolság nagyobb is lehet, mint más szomszédos, de a definíció szerint nem pleziobiotikus fészkepároknál. Sok esetben egyértelműen látható volt, hogy a faanyag korhadásának köszönhetően vált ketté az eredetileg egy darabból álló fészkelőhely, aminek az egyik felében a *C. vagus*, másik felében a *F. fusca* kolónia volt jelen, de mivel a fészkelőhelyük ilyen módon elkülönült, a definíció szerint már nem tekinthető pleziobiózisnak. A probléma feloldására javasolható a “tényleges” és “kvázi” pleziobiotikus fészkekapcsolatok megkülönböztetése, ahol az utóbbi kategóriába az egymással szomszédos heterospecifikus kolóniák tartoznak, mint lehetséges pleziobiotikus fészkecsoportok, míg a “tényleges” pleziobiózis kizárólag a közös tanyahelyet hasznosító heterospecifikus kolóniák kapcsolatára utal.

1.2.1. Kvázi-pleziobiotikus fészkek/fészkecsoportok

A szomszédos – lehetséges pleziobiotikus – *F. fusca* és *C. vagus* fészkek száma eltért a fenyves és nyaras kvadrátokban. Mindkét pleziobionta fészkekdenzitása nagyobb volt a fenyves kvadrátokban, és a “kvázi pleziobiotikus” fészkek száma is a fenyves erdőfoltok területén bizonyult nagyobbak. A fenyves erdőfoltokban 8 “kvázi pleziobiotikus” fészkecsoportot találtunk 400 m²-en, míg a nyaras erdőfoltokban csak 2 kvázi-pleziobiotikus fészkecsoport volt a felmért 400 m²-es területen (10. ábra), viszont a különbség a két erdőtípus között nem volt szignifikáns (Mann-Whitney U=3,0; z =-1,498; p=0,13; n=8). A *F. fusca* fészkek száma és a kvázi pleziobiotikus fészkekapcsolatok száma közötti korreláció nem bizonyult szignifikánsnak (Spearman rang-korreláció: r=0,59; p=0,122; n=8), ellenben a *C. vagus* fészkek száma szignifikánsan befolyásolta a kvázi pleziobiotikus fészkek számát (Spearman rang-korreláció: r=0,895; p<0,01; n=8).



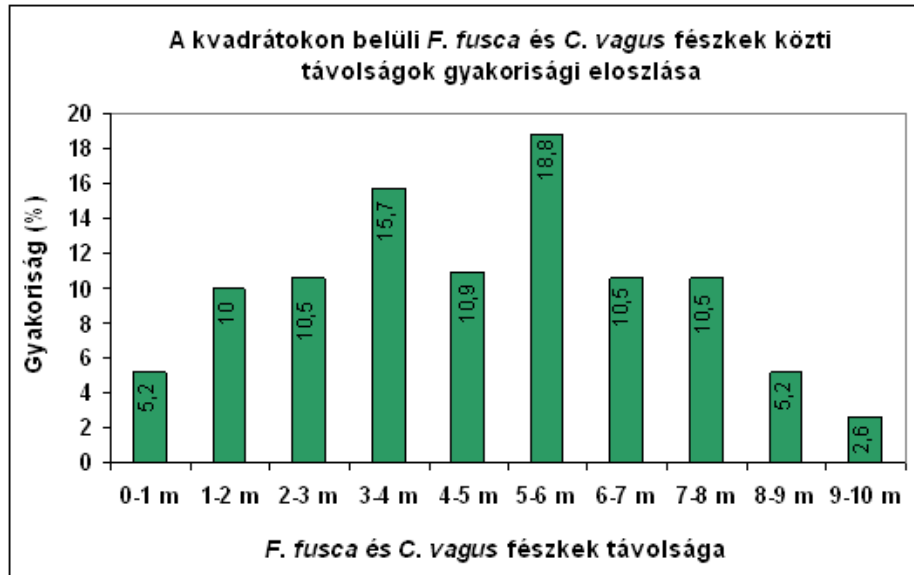
10. ábra. A *F. fusca* és *C. vagus* fészkek, valamint a “kvázi pleziobiotikus” fészkecsoportok térmentázata a felmért fenyves és nyaras kvadrátokban

1.2.2. Tényleges pleziobiotikus fészkek

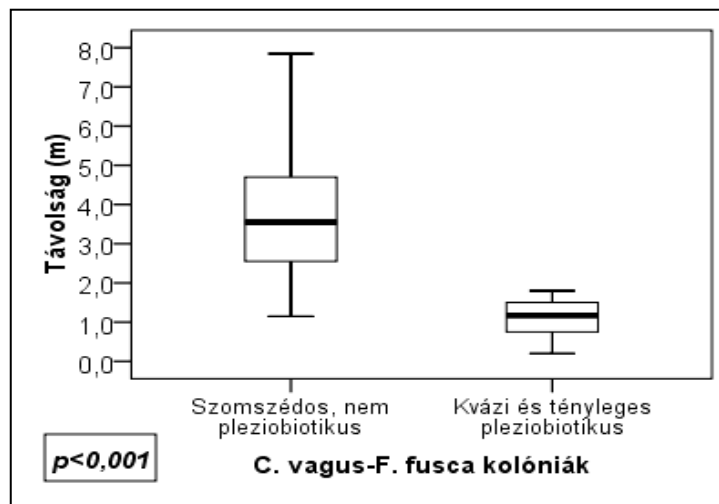
A 2012-ben felmért fenyves kvadrátokban 2 tényleges pleziobiotikus *C. vagus-F. fusca* fészkek volt, ezen kívül két *F. fusca* fészkekben rejtőzött megtermékenyített *C. vagus* királynő. A felmért nyaras kvadrátokban 3 tényleges pleziobiotikus fészkek volt összesen. A 2011-ben végzett fészektérképezések során felmért kvadrátokban 5 tényleges pleziobiotikus fészket regisztrálhattam. A két felmérés során így összesen 10 tényleges pleziobiotikus fészket találtam 1000 m²-en (Kanizsai et al. 2013).

1.3. A két faj fészkei közti távolságok gyakorisági eloszlása

A *F. fusca* és *C. vagus* fészkek kvadrátokon belül mérhető távolságainak gyakorisági eloszlása alapján az esetek 15,28 %-ában jellemző a két faj fészkeinek 2 méteren belüli elhelyezkedése (11. ábra) Ez tekinthető a potenciálisan pleziobiotikus fészkek esetén a heterospecifikus kolóniák közti jellemző távolságnak (12. ábra).



11. ábra. A *F. fusca* és *C. vagus* fészkek közötti távolságok alakulása



12. ábra. A szomszédos, valamint a pleziobiotikus *F. fusca* és *C. vagus* fészkek között jellemző távolságok

1.4. A fészkek diszpergáltsága

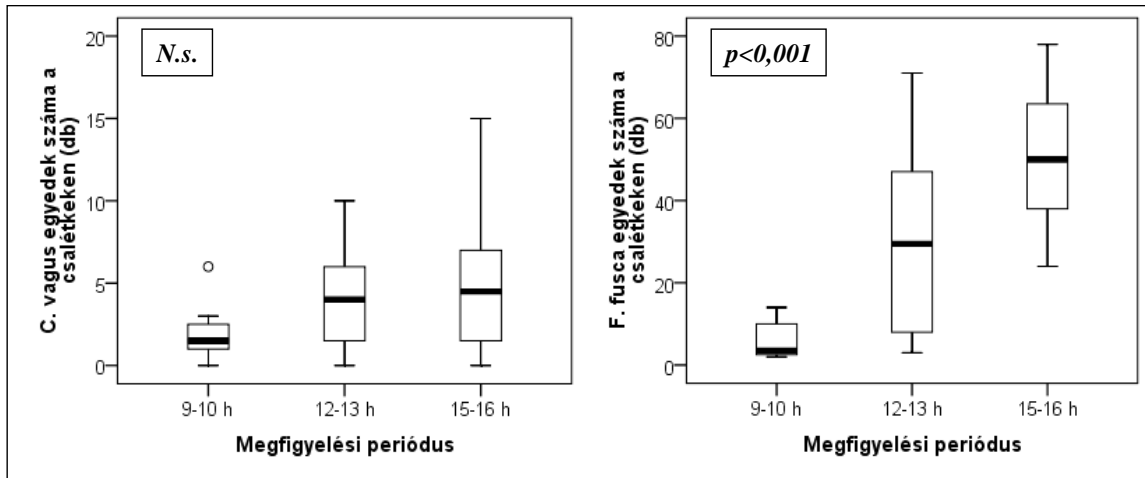
A feltérképezett kvadrátok többségében random diszpergáltság jellemzi a *F. fusca* és *C. vagus* fészkek együttes elhelyezkedését (3. táblázat). Egyetlen kvadrát esetén volt csak tapasztalható szegregált diszpergáltság.

3. táblázat. A *F. fusca* és *C. vagus* fészkek együttes diszpergáltsága a feltérképezett kvadrátokban

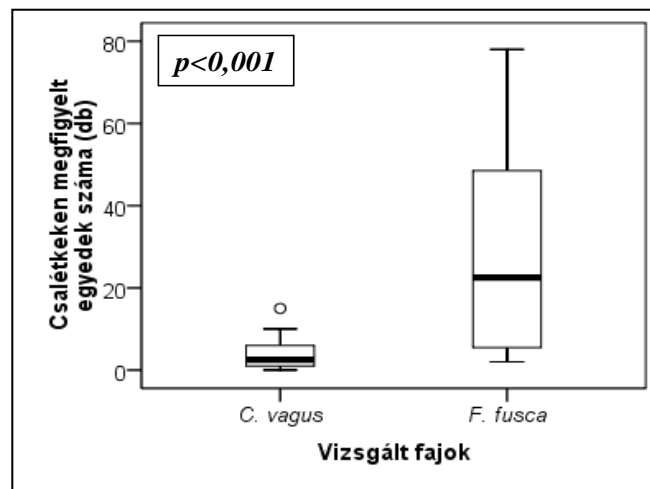
| Kvadrátok | Diszpergáltság R értéke (R=rm/rv) | t próba értékei | szignifikancia | Diszpergáltság | Denzitás (fészekszám/100 m ²) |
|----------------------|---|--------------------|--|-------------------|--|
| Fenyves 1. F11+C5 | 1,165 | 1,263 | Nem tér el szignifikánsan a randomtól | Random | 0,16 |
| Fenyves 2. F7+C3 | 1,085 | 0,512 | Nem tér el szignifikánsan a randomtól | Random | 0,1 |
| Fenyves 3. F9+C2 | 0,759 | 1,406 | Nem tér el szignifikánsan a randomtól | Random | 0,1 |
| Fenyves 4. F9+C1 | 1,211 | 1,277 | Nem tér el szignifikánsan a randomtól | Random | 0,1 |
| Nyaras 1. F10+C1 | 1,242 | 1,537 | Nem tér el szignifikánsan a randomtól | Random | 0,11 |
| Nyaras 2. F6+C1 | 0,937 | 0,317 | Nem tér el szignifikánsan a randomtól | Random | 0,07 |
| Nyaras 3. F6+C1 | 1,625 | 3,165 | Szignifikánsan eltér a randomtól szegregált irányba (p=0,01) | Szegregált | 0,07 |
| Nyaras 4. F6 | 1,184 | 0,862 | Nem tér el szignifikánsan a randomtól | Random | 0,06 |

1.5. Csalétkes vizsgálatok eredményei

A *F. fusca* táplálékkereső dolgozók száma szignifikáns növekedést mutatott de. 9 órától du. 16 óráig (Kruskal-Wallis teszt: $\chi^2 = 13,03$; df=2; p<0,001; egyváltozós variancia analízis, GLM: F=12,77; df=2; p<0,001), ezzel szemben a *C. vagus* táplálékkereső dolgozók száma nem mutatott jelentős változást az idő előrehaladtával (Kruskal-Wallis teszt: $\chi^2 = 2,75$; df=2; p=0,25; egyváltozós variancia analízis, GLM: F=1,66; df=2; p=0,21) (13. ábra). Az észlelési periódusok során megfigyelt *C. vagus* dolgozók száma a csalétkéken szignifikánsan alacsonyabb volt, mint a *F. fusca* dolgozóké (Mann-Whitney U= 79,5; z=-4,31; p<0,001; n=48) (14. ábra).



13. ábra. A csalátkeken megfigyelt *F. fusca* és *C. vagus* dolgozók egyedszámának változása az észlelések során



14. ábra. A csalátkeken megfigyelt *F. fusca* és *C. vagus* dolgozók száma

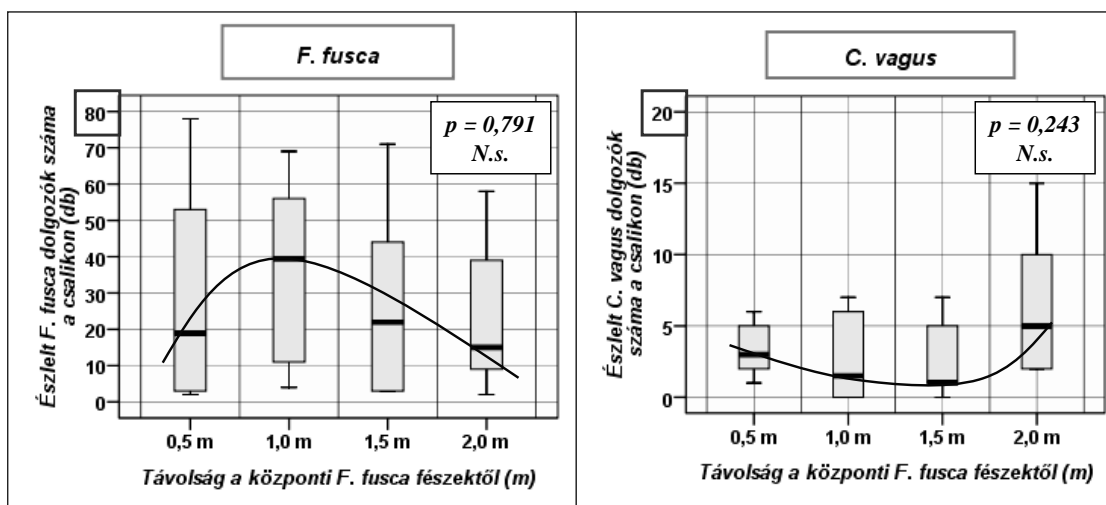
1.5.1. Együttes előfordulások csalátken: a populációk interakciójának lehetőségei

A két *F. fusca* fészek körüli csalátkes vizsgálat során a két „célfaj” dolgozói mellett feljegyeztem más fajok dolgozóinak jelenlétét is. A két célfaj dolgozóinak együttes jelenléte a csalátkeken nagyobb volt a tényleges pleziobiotikus fészek körül, valamint közösségi szinten is ez volt a legmagasabb, míg a *C. vagus* és *Myrmica sp.* együttes előfordulása volt a legalacsonyabb érték. A nagyobb fészekdenzitású kvadrátban a kvázi-pleziobiotikus fészek körül elhelyezett csalátkeken jóval alacsonyabb volt a *C. vagus* és *F. fusca* dolgozók együttes előfordulása (4. táblázat).

1. táblázat. Együttes előfordulások száma és aránya a csalátkeken (FOFU=*F. fusca*; TEMNO=*Temnothorax* sp.; MYRM=*Myrmica* sp.; CAVA=*C. vagus*)

| <i>Az észlelési idők alatti együttes előfordulások száma</i> | | | | | |
|---|-----------------|----------------|----------------|--|---|
| Bugac 1. kvadrát kvázi pleziobiotikus <i>F. fusca</i> fészkek körüli csalátkek (C9+F9) | 9 h-10 h | 12-13 h | 15-16 h | Összes együttes előfordulás száma (db/192 észlelés) | Összes együttes előfordulás aránya (%) |
| FOFU-TEMNO | 2 | 5 | 29 | 36 | 34,62 |
| FOFU-MYRM | 7 | 9 | 8 | 24 | 23,08 |
| MYRM-TEMNO | 2 | 6 | 11 | 19 | 18,27 |
| FOFU-CAVA | 2 | 4 | 5 | 11 | 10,58 |
| MYRM-CAVA | 3 | 1 | 4 | 8 | 7,69 |
| CAVA-TEMNO | 0 | 2 | 4 | 6 | 5,77 |
| összes együttes előfordulás (db) | | | | 104 | 100 |
| Bugac 2. kvadrát tényleges pleziobiotikus <i>F. fusca</i> fészkek körüli csalátkek (C5+F5) | 9 h-10 h | 12-13 h | 15-16 h | Összes együttes előfordulás száma (db/192 észlelés) | Összes együttes előfordulás aránya (%) |
| FOFU-CAVA | 2 | 17 | 17 | 36 | 26,19 |
| FOFU-TEMNO | 0 | 12 | 23 | 35 | 25,36 |
| FOFU-MYRM | 9 | 8 | 7 | 24 | 17,39 |
| CAVA-TEMNO | 0 | 6 | 13 | 19 | 13,77 |
| MYRM-TEMNO | 0 | 12 | 2 | 14 | 10,14 |
| MYRM-CAVA | 4 | 4 | 2 | 10 | 7,25 |
| összes együttes előfordulás (db) | | | | 138 | 100 |

A fészektől mért távolság függvényében a potenciális koegzisztencia mértéke is változik. A központi helyzetű *F. fusca* fészkektől távolodva csökkent a csalikon megjelenő *F. fusca* és nőtt a *C. vagus* dolgozók egyedszáma, bár egyik fajnál sem kaptam szignifikáns különbséget a különböző távolságokra lévő csalikon megfigyelt egyedszámok tekintetében (*F. fusca*: Kruskal-Wallis teszt: $\chi^2 = 1,04$; $df=3$; $p=0,79$ és *C. vagus*: Kruskal-Wallis teszt: $\chi^2 = 4,17$; $df=3$; $p=0,24$) (15. ábra). A különböző távolságokra elhelyezett csalátkeken a két faj egyedeinek átlagos száma (*F. fusca*: $29 \pm 5,61$; *C. vagus*: $3,75 \pm 1,87$) szignifikánsan különbözött az egyes távolságokon a páros t próba eredménye szerint ($t=7,13$; $df=3$; $p<0,01$), azonban a korrelációs elemzés már nem adott szignifikáns eredményt a távolságtól függő egyedszámváltozások tekintetében (5. táblázat).



15. ábra. A *F. fusca* és *C. vagus* egyedek száma a központi *F. fusca* fészektől különböző távolságokra lévő csalétkeken

5. táblázat. A két faj egyedeinek átlagos száma a különböző távolságokra elhelyezett csalétkeken

| Távolság a fészektől (m) | <i>F.fusca</i> átlagos egyedszám | SD (+/-) | <i>C. vagus</i> átlagos egyedszám | SD (+/-) |
|--------------------------|----------------------------------|----------|-----------------------------------|----------|
| 0,50 | 29,00 | 30,44 | 3,33 | 1,86 |
| 1,00 | 36,50 | 25,16 | 2,67 | 3,08 |
| 1,50 | 27,50 | 27,84 | 2,50 | 2,81 |
| 2,00 | 23,00 | 21,53 | 6,50 | 5,13 |

1.6. A fészekpreferencia vizsgálata

A feltérképezett kvadrátokban felmértem a *F. fusca* és *C. vagus* kolóniák által elfoglalt fészkelőhelyek jellemző tulajdonságait. Mivel a *F. fusca* fészkek denzitása jóval magasabb volt a kvadrátokban, így lényegesen több *F. fusca* által elfoglalt fészkek felmérésére volt lehetőség (63 db *F. fusca* fészkek, melyből 56 db volt fában és 7 db volt avarban, valamint 15 db *C. vagus* fészkek) (6. táblázat).

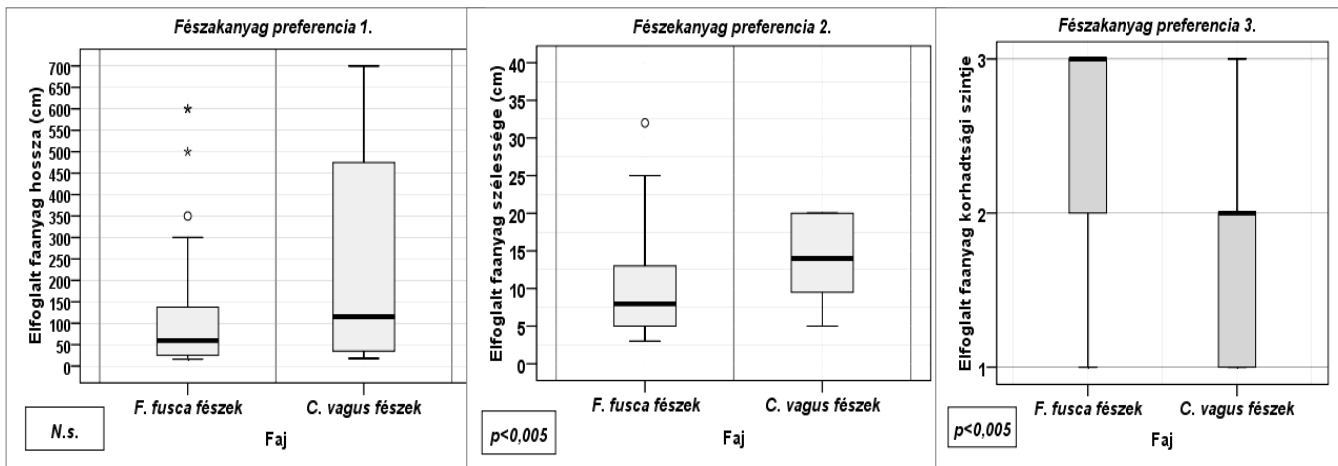
A felmért fészkek alapján a *F. fusca* nem kizárólag faanyaghoz kötődik, avar alatt is fészkelhetnek a kolóniái (faanyagban: 56; avarban: 7). Ha holt fát (ágat, kidőlt törzset) foglal el a kolónia, akkor többnyire a gyakran erősen korhadt fa alatt és a talajban található annak tagjai. A *C. vagus* viszont kizárólag fában alakítja ki a járatait és az

által elfoglalt fák többnyire alig korhadtak, így stabilabb és jobban alakítható a fészkek járatrendszere. A két faj fészkepreferenciája szignifikánsan különbözött (16. ábra).

A fészkek felmérése során megállapítottam, hogy a 2012-ben feltérképezett 800 m²-es területen összesen 5 esetben foglalt el egy fészkeanyagot a két faj kolóniája és még további két esetben találtam a *F. fusca* fészken belül megtermékenyített *C. vagus* királynőt. A közösen használt fészkelőhelyek esetén a *C. vagus* kolóniák a fa belsejében, míg a *F. fusca* kolóniák a fa alatt fészkeltek. Több esetben is találtam *F. fusca* fészkekben *C. vagus* fej maradványt.

6. táblázat. A felmért *F. fusca* és *C. vagus* fában kialakított fészkeinek jellemzői

| | | <i>F. fusca</i> | | | |
|------------------|----------------------------|-----------------|-----------|------------|----------|
| | Felmért fészkek száma (db) | Min. (cm) | Max. (cm) | Átlag (cm) | SD (+/-) |
| Hossz | 56 | 16,00 | 600,00 | 111,45 | 135,12 |
| Szélesség | 56 | 3,00 | 32,00 | 9,54 | 5,83 |
| | | <i>C. vagus</i> | | | |
| | Felmért fészkek száma (db) | Min. (cm) | Max. (cm) | Átlag (cm) | SD (+/-) |
| Hossz | 15 | 18,00 | 700,00 | 246,27 | 267,70 |
| Szélesség | 15 | 5,00 | 20,00 | 14,20 | 5,31 |



16. ábra. A két faj kolóniái által elfoglalt holt fák hossza (1.), szélessége (2.) és korhadtsági szintje (3.)

1.7. Agresszivitási tesztek eredményei

A *F. fusca* és a *C. vagus* dolgozók közötti agresszivitás jelenlétét nem befolyásolta a fészkek közötti távolság (Mann-Whitney $U=145,0$; $z=-0,68$; $p=0,497$; $n=40$ (nincs agresszivitás: 28 eset; van agresszivitás: 12 esetben)) (Spearman rang-korreláció: $r = -0,109$; $p=0,504$; $n=40$). Eltérő fészekből származó *F. fusca*-*F. fusca* dolgozók között egyetlen alkalommal sem tapasztaltam agresszív interakciót, sem az egymáshoz közeli, sem az egymástól távol elhelyezkedő fészkek egyedei között ($n=17$). Ezzel szemben az eltérő fészekből származó *C. vagus* dolgozók közötti agresszivitás jelenlétét szignifikánsan befolyásolta a fészkek közötti távolság, az egymástól távol fészkelő kolóniák dolgozói között volt csak jellemző az agresszív megnyilvánulás (Spearman rang-korreláció: $r = +0,714$; $p<0,01$; $n=14$).

2. A *F. fusca* és a *C. vagus* kolóniák táplálkozási viselkedésének fő jellemzői

2.1. A táplálék minőségének hatása a táplálkozási viselkedésre

2.1.1. A táplálék felfedezése

A táplálék minősége nem befolyásolta táplálékforrás felfedezését az egyik faj esetében sem, még a tonhal erősebb szaga sem eredményezett gyorsabb felfedezést (*F. fusca*: Mann-Whitney $U = 343,0$; $z = -0,61$; $p = 0,54$; *C. vagus*: Mann-Whitney $U=535,5$; $z = -1,09$; $p = 0,28$). Az éheztetett *C. vagus* és *F. fusca* kolóniák között nem lehetett megfigyelni szignifikáns különbséget a csaláttek első felfedezéséig eltelt időtartamban az aréna első 90 cm-es tartományán belül (Mann-Whitney $U=908,0$; $z=-1,67$; $p=0,095$; $n=96$). A jól táplált *C. vagus* és *F. fusca* kolóniák között már erősebb különbség volt a felfedezésig eltelt időtartamban (a *F. fusca* dolgozók rövidebb idő alatt felfedezték az aréna első 90 cm-es tartományán belüli csalátteket), de a különbség ebben az esetben sem bizonyult szignifikánsnak (Mann-Whitney $U=294,0$; $z=-1,91$; $p=0,06$; $n=61$). Az aréna második 90 cm-es tartományában elhelyezett csaláttek felfedezéséig eltelt időtartam sem különbözött jelentősen az éheztetett *C. vagus* és *F. fusca* kolóniák esetén (Mann-Whitney $U=1228,5$; $z=-0,99$; $p=0,32$; $n=108$). Kimondhatjuk, hogy a kolóniák tápláltsági állapota szintén nem befolyásolta a csaláttek felfedezésének idejét egyik faj esetén sem.

2.1.2. A táplálék látogatása

A táplálék komplexitása (egyszerű/összetett) nem befolyásolta a *F. fusca* dolgozók csalétek-látogatását, az egyszerű és összetett forrásokat hasonló arányban látogatták (2011-ben: Mann-Whitney $U=1709,0$; $z= -0,48$; $p = 0,63$; 2012-ben: Mann-Whitney $U=1227,0$; $z=-1,273$; $p=0,203$; $n=107$). A *C. vagus* dolgozók azonban az egyik tesztsorozat eredményeként szignifikánsan nagyobb arányban látogatták az összetett (szénhidrát+fehérje) táplálékot tartalmazó csalétket (2011-ben: Mann-Whitney $U=1622,5$; $z=-3,88$; $p < 0,001$), míg a másik alkalommal nem volt jelentős különbség az eltérő források látogatottságában (2012-ben: Mann-Whitney $U=199,0$; $z=-0,43$; $p=0,67$; $n=42$).

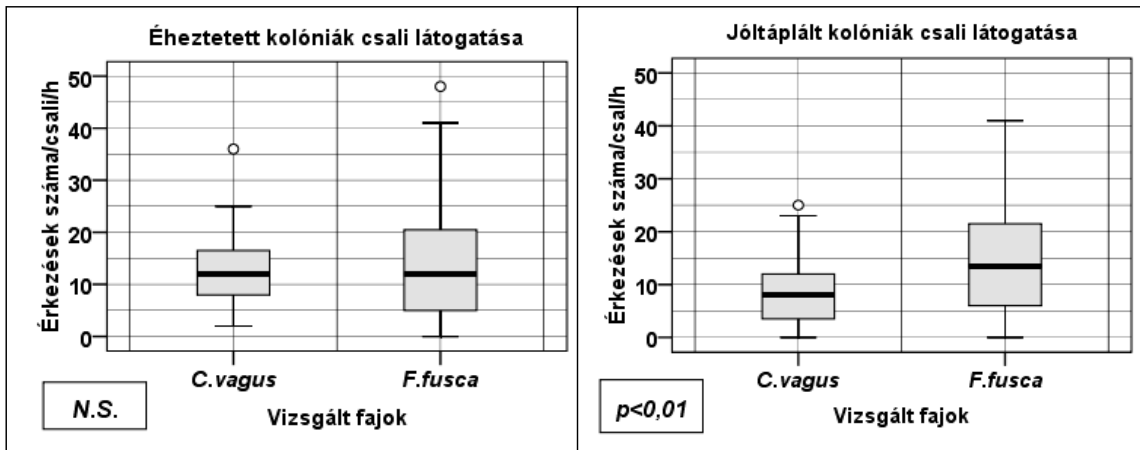
2.1.3. A táplálékon töltött idő

A *F. fusca* dolgozók esetén nem volt különbség az egyszerű és összetett táplálékon töltött időtartamban egyik vizsgálat alkalmával sem (2011-ben: Mann-Whitney $U=1094,0$; $Z= -0,411$; $p = 0,681$; 2012-ben: Mann-Whitney $U=220,5$; $z=-1,41$; $p=0,157$; $n=49$). A *C. vagus* dolgozók azonban az egyik tesztsorozat alkalmával szignifikánsan hosszabb időt töltöttek az összetett táplálékforrásokon (2011-ben: Mann-Whitney $U=470,5$; $Z= -2,916$; $p < 0,01$), míg a másik alkalommal hosszabb időt töltöttek az egyszerű táplálékforrásokon (2012-ben: Mann-Whitney $U=583,5$; $z=-3,55$; $p < 0,001$; $n=99$). A két faj dolgozói által táplálékon átlagosan eltöltött időt összevetve látható, hogy a *C. vagus* szignifikánsan rövidebb időt töltött a táplálékforrásokon, mint a *F. fusca* (Mann-Whitney $U=777,5$; $z=-6,72$; $p < 0,001$; $n=148$).

2.1.4. Tápláltsági állapot hatása

Az éheztetett és jól táplált *F. fusca* kolóniák között nem volt különbség a csalétek látogatottságában, míg *C. vagus* esetén az éheztetett kolóniák dolgozói szignifikánsan nagyobb arányban látogatták a csalétket (*F. fusca*: Mann-Whitney $U=1710,0$; $z=-0,09$; $p=0,93$; $n=120$; *C. vagus*: Mann-Whitney $U= 2116,0$; $z=-4,49$; $p < 0,001$; $n=168$).

Az éheztetett *C. vagus* és *F. fusca* kolóniákat összevetve látható, hogy a csalétek látogatottságában nem volt köztük szignifikáns különbség (Mann-Whitney $U=3013,0$; $z=-0,04$; $p=0,97$; $n=156$), viszont szignifikánsnak bizonyult a különbség a jól táplált *C. vagus* és *F. fusca* kolóniák között, a *F. fusca* dolgozók látogatták nagyobb arányban a csalétket (Mann-Whitney $U=1416,5$; $z=-2,84$; $p < 0,01$; $n=132$) (17. ábra).



17. ábra. Az éheztetett és jól táplált *C. vagus* és *F. fusca* kolóniák csalétek-látogatási rátája

2.2. Kis léptékben tesztelt távolságfüggés: a csalétek távolsága és a kolónia táplálkozási viselkedése

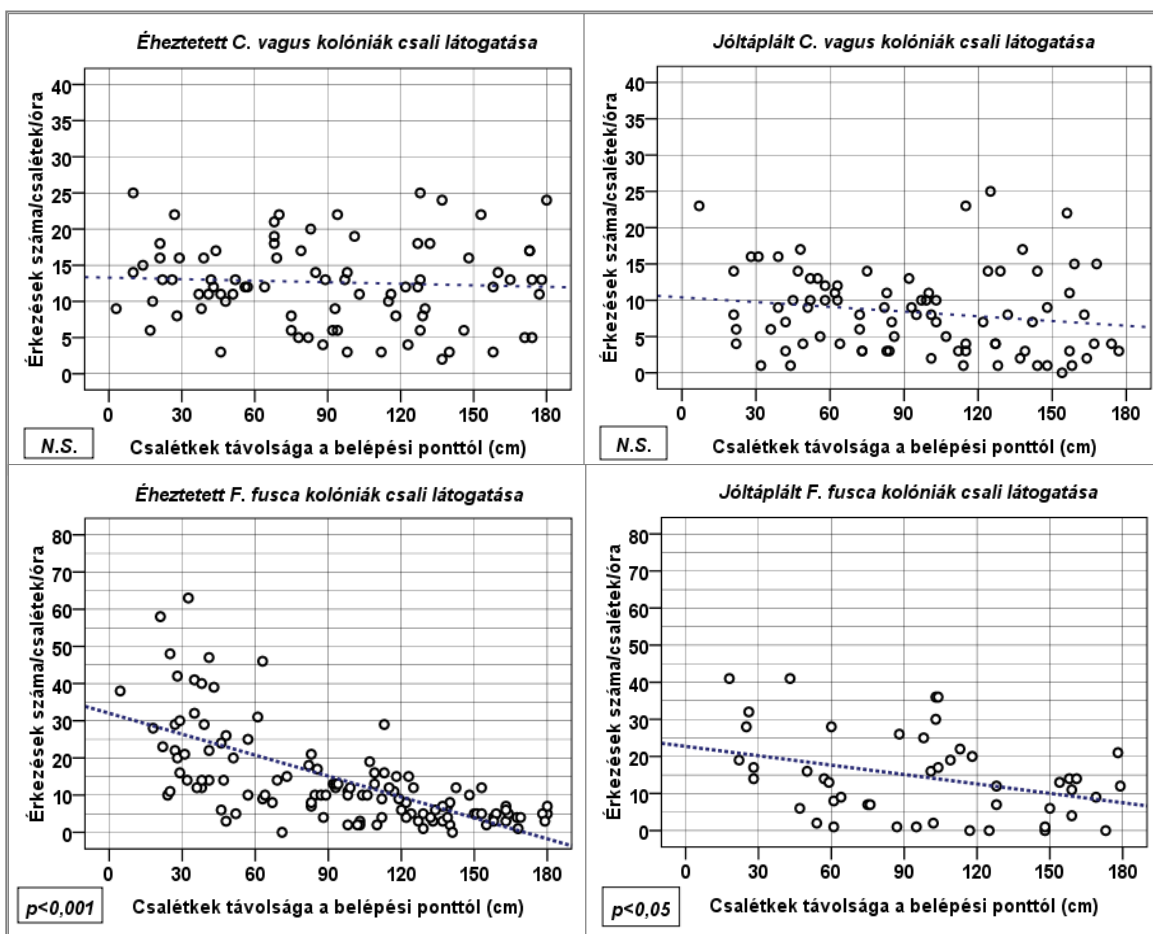
Camponotus vagus esetén nem tapasztalható szignifikáns összefüggés a csalik távolsága és a csalik látogatottsága között, vagyis ilyen léptékben a távolság nem befolyásolja a táplálkozási viselkedést (2011-ben: lineáris regresszió $R=0,04$; $F=0,21$; $df=1$; $p=0,65$). Ennek megfelelően nem találtam szignifikáns különbséget a legközelebbi és legtávolabbi csalikra való érkezések számában sem (2011-ben: Mann-Whitney $U=55,0$; $z=-0,984$; $p=0,33$; $n=24$). A kolóniák tápláltsági állapotától függő táplálkozási viselkedésének vizsgálata alapján az éheztetett *C. vagus* kolóniák ugyanolyan arányban látogatták a közelebbi és távolabbi csalikat (2012-ben: lineáris regresszió $R=0,06$; $R^2=0,003$; $F=0,26$; $df=1$; $p=0,61$; $t=-0,51$; $n=84$), azonban a jól táplált kolóniák dolgozói a távoli csalikat már kisebb arányban látogatták, mint az éheztetett dolgozók (2012-ben: lineáris regresszió $R=0,17$; $R^2=0,03$; $F=2,53$; $df=1$; $p=0,12$; $t=-1,59$; $n=84$) (18. ábra).

Formica fusca esetén szignifikáns negatív összefüggés figyelhető meg a csalik távolsága és látogatottsági aránya között (2011-ben lineáris regresszió $R=0,69$; $F=81,14$; $df=1$; $p<0,001$). A kolóniák tápláltsági állapota szignifikánsan befolyásolta a táplálkozási viselkedést, hiszen a csalétek távolságának növekedésével csökkent azok látogatottsága mind az éheztetett, mind a jól táplált kolóniák esetén (2012-ben: éheztetett *F. fusca* kolóniák lineáris regresszió $R=0,63$; $R^2=0,399$; $F=78,41$; $df=1$; $p<0,001$; $t=-8,86$; $n=120$;

jól táplált *F. fusca* kolóniák lineáris regresszió $R=0,35$; $R^2=0,12$; $F=6,32$; $df=1$; $p<0,05$; $t=-2,51$; $n= 47$) (18. ábra).

Összevetve a *Camponotus vagus* és *Formica fusca* dolgozók csalétek-látogatását, az aréna első 90 cm hosszú tartományában (0-90 cm) nem volt különbség a két faj kolóniáinak látogatási aránya között (Mann-Whitney $U=1724,0$; $z=-0,75$; $p=0,46$; $n=117$). A második 90 cm-es tartomány (90-180 cm) esetén a *F. fusca* dolgozók szignifikánsan alacsonyabb arányban látogatták a kihelyezett csalikat, mint a *C. vagus* dolgozók (Mann-Whitney $U= 381,0$; $z=-7,25$; $p<0,001$; $n=117$).

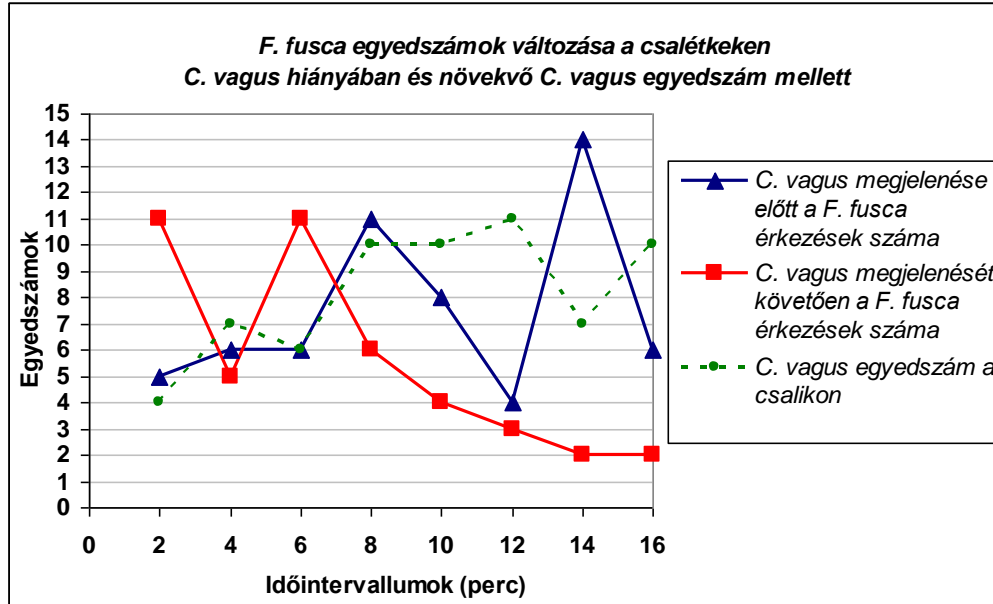
Az ismételt kísérletek eredménye megegyezik az előzetes távolságtól való függés vizsgálatára irányuló kísérletek eredményével.



18. ábra. Az éheztetett és jól táplált *C. vagus* és *F. fusca* kolóniák dolgozóinak csali látogatása a távolság függvényében

2.3. Kompetíciós helyzet tesztelése csalétkeken

A kísérlet során a *F. fusca* egyedek száma szignifikáns csökkenést mutatott a kihelyezett csalétkeken a *C. vagus* dolgozók megjelenését követően, míg a *C. vagus* dolgozók száma szignifikánsan nőtt az aréna területén (Spearman féle rang-korreláció: *F. fusca* egyedek száma: $r=-0,61$; $p<0,01$; $n=264$; *C. vagus* egyedek száma: $r=+0,57$; $p<0,01$; $n=264$). A *C. vagus* egyértelműen kizárta a *F. fusca*-t a forrás hasznosításából (19. ábra).



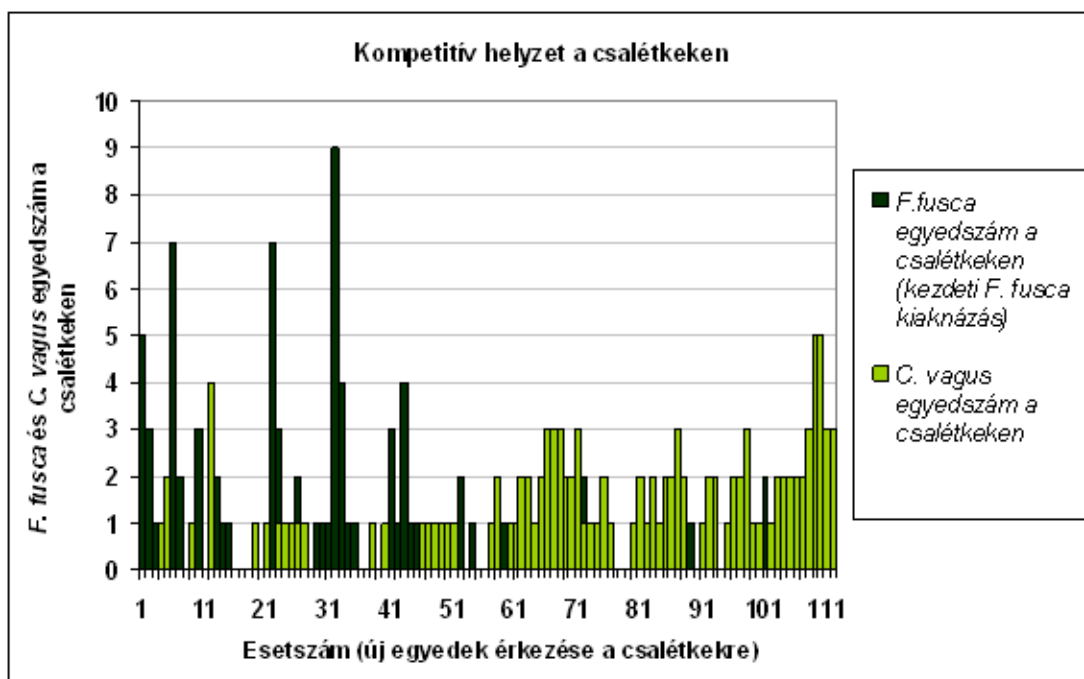
19. ábra. *F. fusca* dolgozók egyedszám változása a csalétkeken *C. vagus* megjelenése előtti és *C. vagus* megjelenését követő 16 perc során, valamint a *C. vagus* dolgozók egyedszámának változása ugyanott

A két faj dolgozóinak együttes előfordulási aránya igen kicsiny volt, a megfigyelt 132 esetből csupán 13 alkalommal volt jelen egy csalétkeken egyszerre *C. vagus* és *F. fusca* dolgozó is (7. táblázat).

7. táblázat. A két faj dolgozóinak jelenléte a csalétkeken a kompetíció vizsgálata során

| | Dolgozók jelenléte a csalétkeken (132 eset=100 %) | | | |
|----------------|---|---|---|---------------------------------|
| | <i>C. vagus</i> és <i>F. fusca</i> dolgozók együttes előfordulása | Csak <i>C. vagus</i> dolgozók jelenléte | Csak <i>F. fusca</i> dolgozók jelenléte | Egyik faj dolgozója sincs jelen |
| Esetszám | 13 | 59 | 35 | 25 |
| Gyakoriság (%) | 9,8 | 44,7 | 26,5 | 18,9 |

A *C. vagus* dolgozók elüldözték a csalíkon jelenlévő *F. fusca* dolgozókat és addig igyekeztek azokat távortartani a forrásoktól, amíg új *C. vagus* dolgozók érkeztek a csalíkra. Minden csalétken volt egy *C. vagus* egyed, amely nem táplálkozott, hanem a csalétket folyamatosan körbejárva a betolakodó *F. fusca* dolgozókat igyekezett távortartani, amíg a fészektársai táplálkoztak. Kis egyedszámban a *F. fusca* dolgozók továbbra is megpróbálták hozzáférni a táplálékhoz, de egyedszámuk az arénában folyamatosan csökkent a *C. vagus* dolgozók egyedszámának növekedésével (Spearman féle rang-korreláció: $r=-0,52$; $p<0,001$; $n=112$ (20. ábra).



20. ábra. A csalétkekre érkező *F. fusca* és *C. vagus* dolgozók számának változása kompetitív helyzetben

Amint a *C. vagus* dolgozók felfedezték a *F. fusca* fészek arénába vezető kijáratát, ott gyülekeztek és néhány *C. vagus* dolgozó betört a *F. fusca* fészekbe is. A fészekben tartózkodó *F. fusca* dolgozók igyekeztek eltömíteni a fészük kijáratát különféle törmelékkel és tetemekkel a *C. vagus* támadást követően (21. ábra).

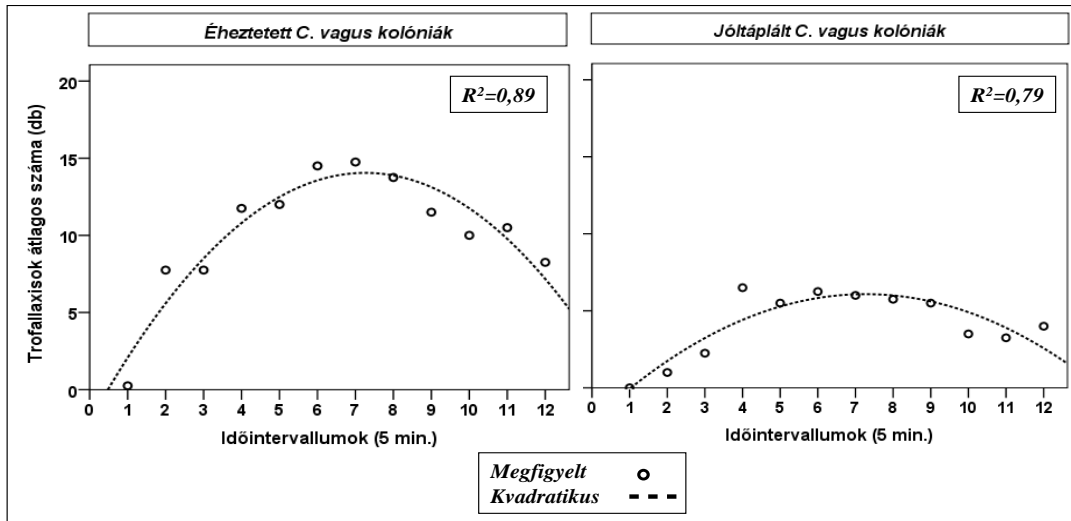


21. ábra. A *F. fusca* dolgozók viselkedése a *C. vagus* dolgozók támadását követően

3. Trofallaxis a polimorf *C. vagus* táplálékgyűjtő dolgozói között

3.1. A trofallaktikus interakciók óránkénti dinamikája

A trofallaxisok óránkénti dinamikája hasonlóan alakult az éheztetett és jól táplált kolóniáknál, mindkét tápláltsági állapot esetén a dinamikát szignifikáns illeszkedésű polinom görbe írja le (*Curve Estimation Regression, Curve Fit, Model Quadratic*: 1) éheztetett kolóniák: $R^2=0,89$; $F=37,90$; $df_1=2$; $df_2=9$; $p<0,001$; $b_1=4,44$; $b_2=-0,31$; $n=12$; 2) jól táplált kolóniák: $R^2=0,79$; $F=17,33$; $df_1=2$; $df_2=9$; $p=0,001$; $b_1=2,28$; $b_2=-0,16$; $n=12$) (22. ábra). Az éheztetett és jól táplált kolóniák között szignifikáns különbség jellemző az öt perces intervallumok során tapasztalható trofallaktikus interakciók átlagos számát tekintve (páros t próba: $t=9,37$; $p<0,001$).



22. ábra. A trofallaktikus interakciók óránkénti dinamikája éheztetett és jól táplált kolóniák esetén

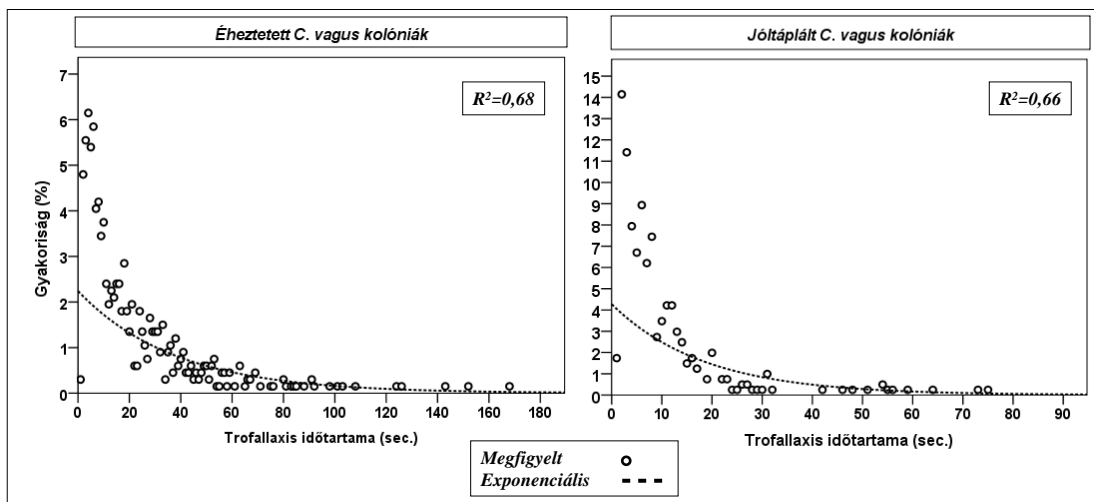
3.2. A trofallaxisok időtartama

Az 1152 megfigyelt interakció alapján a trofallaxisok időtartama 1-181 mp között változott, az interakció átlagos időtartama 16,68 mp volt ($\pm 19,79$ SD). Mint ahogy várható volt, a kolónia tápláltsági állapota jelentősen befolyásolta a trofallaxisok átlagos időtartamát: az éheztetett kolóniáknál szignifikánsan hosszabb ideig tartottak a dolgozók közötti interakciók (Mann-Whitney U teszt: $z=-10,87$; $p<0,001$; $n=1070$); (GLMM $z=-17,63$; $n=620$; $p<0,001$). A trofallaxisok időtartamát szignifikánsan befolyásolta az interakciókban résztvevő partnerek száma is (GLMM $z=30,57$; $N=620$; $p<0,001$) és a legtöbb különböző méreteloszlású páros között szignifikánsan eltérőnek bizonyult az interakciók időtartama, kivéve az S-M és S-L partnereket (GLMM $z=-0,27$, $N=575$, $p=0,79$) (8. táblázat).

8. táblázat. A különböző méreteloszlású partnerek közötti trofallaxisok időtartama közötti különbségek („S”: kisméretű; „M”: közepes méretű; „L”: nagyméretű *C. vagus* dolgozó), „**”: $p < 0,01$

| | <i>S-M</i> | <i>S-L</i> | <i>M-M</i> | <i>M-L</i> | <i>L-L</i> |
|------------|-------------|-------------|-------------|-------------|------------|
| S-S | Z = -7.20** | Z = -6.68** | Z = -4.94** | Z = -2.28** | Z = 3.41** |
| S-M | - | Z = -0.27 | Z = 3.23 ** | Z = 5.63** | Z = 9.42** |
| S-L | - | - | Z = 3.01** | Z = 5.13** | Z = 8.76** |
| M-M | - | - | - | Z = 2.99** | Z = 7.75** |
| M-L | - | - | - | - | Z = 5.52** |

A különböző időtartamú trofallaxisok gyakoriság-eloszlása az egy órán át tartó kísérletek során exponenciális trendet mutat, mind az éheztetett, mind a jól táplált kolóniák esetén a rövid időtartamú interakciók gyakorisága volt magasabb (Curve Estimation Regression, Curve Fit, Model Exponential: 1) éheztetett kolóniák: $R^2=0,676$; $F=173,461$; $df1=1$; $df2=83$; $p < 0,001$; $b1=-0,026$; $n=85$; 2) jól táplált kolóniák: $R^2=0,655$; $F=73,946$; $df1=1$; $df2=39$; $p < 0,001$; $b1=-0,054$; $n=41$) (23. ábra).



23. ábra. A különböző időtartamú trofallaxisok gyakoriság-eloszlása éheztetett és jól táplált kolóniák esetén

3.3. A trofallaktikus interakcióban résztvevő partnerek száma

Éheztetett kolóniák esetén 2-5 dolgozó vett részt az interakciókban, az elemzésre került 745 eset 88,05 %-ában két partner között zajlott a trofallaxis. Jól táplált kolóniák esetén 2-3 dolgozó között történt trofallaktikus interakció, az elemzésre került 407 eset 98,5 %-ában két partner vett részt a trofallaxisban (9. táblázat). A kolóniák tápláltsági állapota nem befolyásolta szignifikánsan az interakciókban résztvevő partnerek számát (GLMM $z=-0,845$; $n=620$; $p=0,40$). Az esetek döntő többségében két egyed vett részt a trofallaxisban, több partner esetén a már regurgitáló egyedekhez csatlakozott az újonnan érkező.

9. táblázat. A trofallaxisban résztvevő partnerek száma és az egyes partnerszámok gyakorisága éheztetett és jól táplált kolóniák esetén

| Partnerek száma | Éheztetett kolóniák | | Jól táplált kolóniák | |
|--------------------|---------------------|----------------|----------------------|----------------|
| | Esetszám (db) | Gyakoriság (%) | Esetszám (db) | Gyakoriság (%) |
| 2 | 656 | 88,05 | 401 | 98,53 |
| 3 | 73 | 9,79 | 6 | 1,47 |
| 4 | 15 | 2,01 | 0 | 0,00 |
| 5 | 1 | 0,13 | 0 | 0,00 |
| Összes eset | 745 | 100 | 407 | 100 |

3.4. A trofallaxis kezdeményezője a különböző méret-eloszlású partnerek esetén

A felmérések szerint a legnagyobb méretkategóriába tartozó dolgozó (L) kezdeményezte a trofallaxist az „S-L” és „M-L” partnerméret-eloszlás esetén az esetek több mint 60 %-ában, ezzel szemben az „S-M” partnerek esetén a kisebb méretű egyed (S) kezdeményezte az interakciót az esetek több mint 60 %-ában (10. táblázat). Az interakció kezdeményezőjének méretosztály gyakorisága nem különbözött szignifikánsan a két kolóniaállapot esetén (GLMM $z =0,353$; $n=1152$; $p=0,72$).

10. táblázat. A különböző méreteloszlású partnerek esetén a trofallaxist kezdeményező méretkategóriájú dolgozók gyakorisága

| <i>Kezdeményező méretkategóriája</i> | <i>Kezdeményezői gyakoriság (%)</i> | | |
|--------------------------------------|-------------------------------------|------------|------------|
| | Partnerek méreteloszlása | | |
| | S-M | S-L | M-L |
| S | 64,91 | 12 | 0 |
| M | 35,09 | 0 | 33,74 |
| L | 0 | 88 | 66,26 |
| Esetszám (db) | 57 | 25 | 83 |

3.5. A trofallaxisban résztvevő partnerek méreteloszlás szerinti gyakorisága

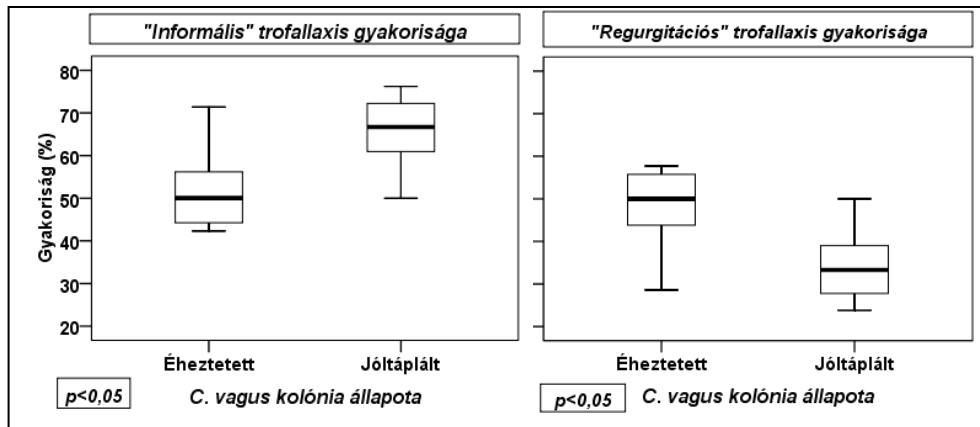
A két partner között zajló interakciók nagy része a közepes méretű dolgozók között ment végbe mindkét tápláltsági állapotú kolónia esetén, míg legkisebb számban a legnagyobb méretű partnerek között történt trofallaxis az aréna területén (11. táblázat).

11. táblázat. A trofallaxisban résztvevő partnerek méreteloszlás szerinti gyakorisága. Éheztetett és jól táplált kolóniáknál a megfigyelt esetek száma: 656 és 401. Az átlagos esetszámok a kolóniánkénti átlagot jelentik

| Méreteloszlás | <i>Éheztetett kolóniák</i> | | | <i>Jól táplált kolóniák</i> | | |
|----------------------|----------------------------|-----------------------|-------|-----------------------------|-----------------------|-------|
| | Összes eset száma (db) | Átlagos esetszám (SD) | % | Összes eset száma (db) | Átlagos esetszám (SD) | % |
| S-S | 84 | 14,00 (5,87) | 12,97 | 62 | 10,33 (8,98) | 15,59 |
| S-M | 102 | 17,00 (10,49) | 15,14 | 67 | 11,17 (8,68) | 17,53 |
| S-L | 48 | 8,00 (5,93) | 7,69 | 42 | 7,00 (6,90) | 12,83 |
| M-M | 231 | 38,50 (16,88) | 34,82 | 119 | 19,83 (15,04) | 27,55 |
| M-L | 147 | 24,50 (5,96) | 22,4 | 79 | 13,17 (10,21) | 18,79 |
| L-L | 44 | 7,33 (2,66) | 6,98 | 32 | 5,33 (7,03) | 7,70 |

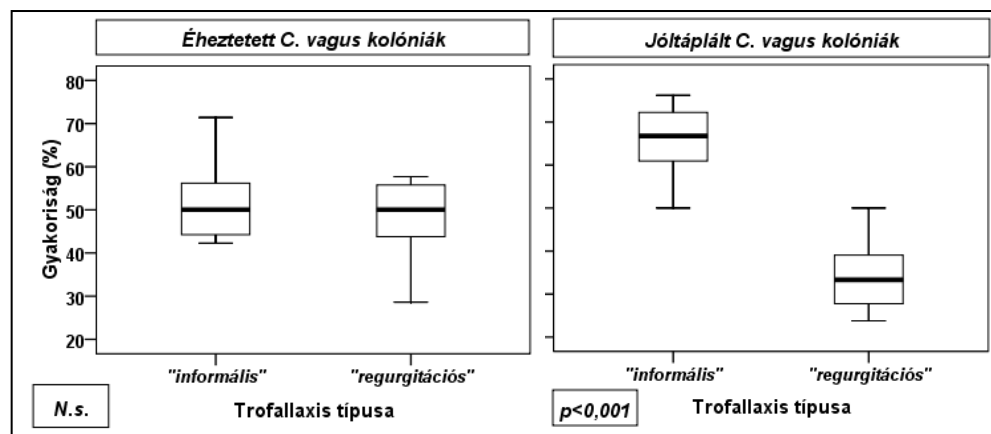
3.6. Az „informális” (1-10 mp) és „regurgitációs” (10-180 mp) trofallaxisok gyakorisága és egymáshoz viszonyított aránya a kolóniaállapot függvényében

Jól táplált kolóniák esetén az „informális” trofallaxis gyakorisága szignifikánsan magasabbnak bizonyult, mint éheztetett kolóniák esetén (Mann Whitney U teszt: $z = -2,89$; $p < 0,05$; $n = 22$), míg a „regurgitációs” trofallaxis gyakorisága az éheztetett állapotban volt magasabb (Mann Whitney U teszt: $z = -2,89$; $p < 0,05$; $n = 22$) (23. ábra).



23. ábra. Éheztetett és jól táplált kolóniák összehasonlítása a két trofallaxis típus gyakorisága szempontjából

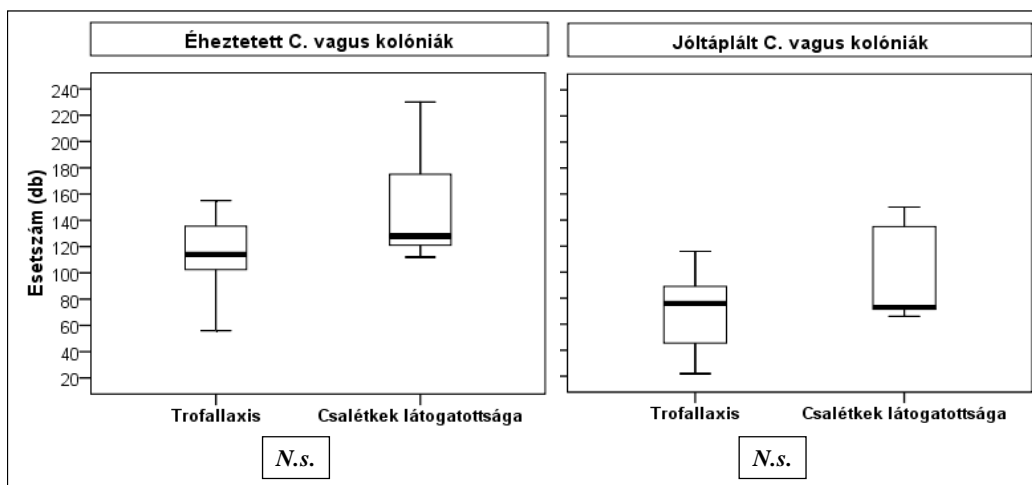
A két trofallaxis típus egymáshoz viszonyított gyakorisági aránya nem tért el szignifikánsan egymástól az éheztetett kolóniák esetén (Mann-Whitney U teszt: $z = -0,46$; $p = 0,65$; $n = 22$), viszont a jól táplált kolóniáknál az informális trofallaxis gyakorisága szignifikánsan magasabb volt, mint a regurgitációs trofallaxis gyakorisága (Mann-Whitney U teszt: $z = -3,94$; $p < 0,001$; $n = 22$) (24. ábra).



24. ábra. A két trofallaxis típus gyakorisági arányának összehasonlítása éheztetett és jól táplált kolóniák esetén

3.7. A csalétkék látogatottsági aránya és a trofallaxisok gyakorisága

C. vagus esetén a csalétkék óránkénti látogatottsága (érkezések száma/csali/óra) és az óránkénti trofallaktikus interakciók száma ugyanazon kísérletek során hasonló értéket vett fel, nem tapasztaltam szignifikáns különbséget sem az éheztetett, sem a jól táplált kolóniák esetén (*éheztetett C. vagus kolóniák*: Mann-Whitney $U=12,0$; $Z=-1,597$; $p=0,110$; $N=14$; *jól táplált C. vagus kolóniák*: Mann-Whitney $U=16,0$; $Z=-1,086$; $p=0,277$; $N=14$) (25. ábra). A táplálék kiaknázási ráta és trofallaktikus interakciók száma tehát nagyon hasonlóan alakult, egymással szoros összhangban van a két folyamat.



25. ábra. Az óránkénti csalétek-látogatottság és az óránkénti trofallaxisok az éheztetett és a jól táplált kolóniák esetén

4. A hangyaközösségek összetétele a *F. fusca* és *C. vagus* természetes élőhelyein

Összesen 4771 hangyaegyedet gyűjtöttünk a mintavételi területeken két alkalommal tíz-tíz napos periódusra kihelyezett 60-60 db talajcsapdával. A nyaras, fenyves és szegélyterületeken hasonló egyedszámban kerültek hangyák a csapdába (nyaras: 1563; fenyves: 1520; szegély: 1688 egyed). Összesen 18 különböző hangyafaj egyedeinek jelenlétét sikerült kimutatni, de mivel a *Lasius fuliginosus* esetén csak királynőket találtam, így 17 faj adatai alapján végeztem az elemzéseket.

A talajcspadák által gyűjtött fajok listája és a fajnevek későbbiek során alkalmazott rövidítései:

Camponotus vagus (Scopoli, 1763)– **CAVA**; *Formica fusca* Linnaeus, 1758– **FOFU**; *Formica rufibarbis* Fabricius, 1793– **FORU**; *Formica cunicularia* Latreille, 1798– **FOCU**; *Formica sanguinea* Latreille, 1798– **FOSAN**; *Lasius paralienus* Seifert, 1992– **LAPAR**; *Lasius niger* (Linnaeus, 1758)– **LANI**; *Lasius platythorax* Seifert, 1991– **LAPLA**; *Myrmica sabuleti* Meinert, 1861– **MSAB**; *Myrmica schencki* Viereck, 1903– **MSCH**; *Myrmica rubra* Buckley 1867– **MRUB**; *Tetramorium cf. caespitum* (Linnaeus, 1758)– **TETC**; *Temnothorax unifasciatus* (Latreille, 1798)– **TEMUN**; *Temnothorax affinis* (Mayr, 1855)– **TEMAF**; *Temnothorax crassispinus* (Karavaiev, 1926)– **TEMCR**; *Tapinoma subboreale* (Emery, 1925)– **TAPSU**; *Dolichoderus quadripunctatus* (Latreille, 1771)– **DOLQU**; (*Lasius fuliginosus* (Latreille, 1798) csak királynők)

A mintavételek alapján a *F. fusca* bizonyult a legnagyobb egyedszámúnak mindhárom élőhelyen, dolgozói a teljes gyűjtött hangyaanyag 53,85 %-át tették ki. A fenyves erdőfoltokban a *F. fusca* mellett a *Lasius platythorax* dolgozói kerültek nagy arányban a csapdádba, a nyaras erdőfoltokban a *Myrmica sabuleti* és *Lasius niger* emelhető ki, míg a szegélyterületeken a *F. fusca* mellett nagyobb relatív arány jellemzi a *Myrmica sabuleti* és *Tapinoma subboreale* fajokat (11. táblázat).

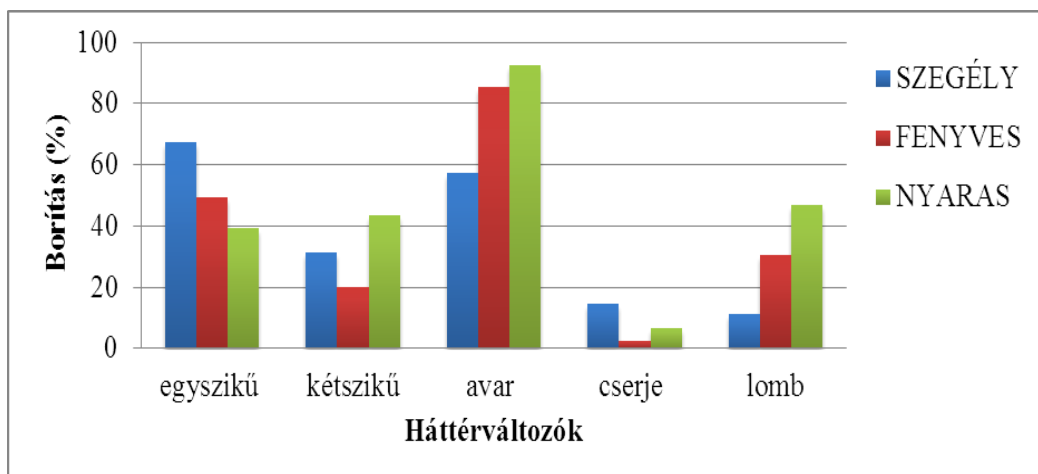
A Dufrene-Legendre indikátor faj analízis alapján a nyárerdőkre jellemző indikátorfajoknak tekinthetők a *F. fusca* és a *Lasius paralienus*. Az átmeneti szegélyterületek indikátor hangyafajai a *Formica rufa*, *Myrmica sabuleti*, *Myrmica schencki*, valamint a *Tapinoma subboreale*. A fenyves ültetvények egyetlen indikátor faja az analízis alapján a *Lasius platythorax*.

11. táblázat. A talajcsapdás mintavétel során gyűjtött hangyafajok egyedeinek száma és relatív frekvenciája a három területen, valamint a teljes anyagban

| <i>FAJOK</i> | <i>FENYVES</i> | | <i>NYARAS</i> | | <i>SZEGÉLY</i> | | <i>ÖSSZES MINTAVÉTELI TERÜLET</i> | |
|----------------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------|--------------------------|-----------------------|--------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|
| | <i>Egyedszám (db)</i> | <i>Relatív arány (%)</i> | <i>Egyedszám (db)</i> | <i>Relatív arány (%)</i> | <i>Egyedszám (db)</i> | <i>Relatív arány (%)</i> | <i>Gyűjtött összegyedszám (db)</i> | <i>Gyűjtött relatív arány (%)</i> |
| CAVA | 41 | 2,70 | 30 | 1,92 | 28 | 1,66 | 99 | 2,08 |
| FOFU | 646 | 42,5 | 1151 | 73,64 | 772 | 45,74 | 2569 | 53,85 |
| FORU | 1 | 0,07 | 0 | 0,00 | 40 | 2,37 | 41 | 0,86 |
| FOCU | 0 | 0,00 | 0 | 0,00 | 3 | 0,18 | 3 | 0,06 |
| FOSAN | 0 | 0,00 | 4 | 0,26 | 8 | 0,47 | 12 | 0,25 |
| LAPAR | 2 | 0,13 | 60 | 3,84 | 23 | 1,36 | 85 | 1,78 |
| LANI | 13 | 0,86 | 102 | 6,53 | 2 | 0,12 | 117 | 2,45 |
| LAPLA | 454 | 29,87 | 29 | 1,86 | 3 | 0,18 | 486 | 10,19 |
| MSAB | 122 | 8,03 | 138 | 8,83 | 463 | 27,43 | 723 | 15,15 |
| MSCH | 1 | 0,07 | 0 | 0,00 | 13 | 0,77 | 14 | 0,29 |
| MRUB | 3 | 0,20 | 1 | 0,06 | 0 | 0,00 | 4 | 0,08 |
| TETC | 146 | 9,61 | 1 | 0,06 | 48 | 2,84 | 195 | 4,09 |
| TEMUN | 28 | 1,84 | 17 | 1,09 | 19 | 1,13 | 64 | 1,34 |
| TEMAF | 2 | 0,13 | 0 | 0,00 | 0 | 0,00 | 2 | 0,04 |
| TEMCR | 2 | 0,13 | 1 | 0,06 | 3 | 0,18 | 6 | 0,13 |
| TAPSU | 59 | 3,88 | 26 | 1,66 | 262 | 15,52 | 347 | 7,27 |
| DOLQU | 0 | 0,00 | 3 | 0,19 | 1 | 0,06 | 4 | 0,08 |
| Össz- egyedszám | 1520 | | 1563 | | 1688 | | 4771 | 100 |

A fajok számában a nyárerdők nem térnek el szignifikánsan a fenyves erdőfoltoktól, ellenben a szegélyterületeknek már jelentősen eltérő közösségük van (Quasipoisson hibtagú kevert lineáris modell: fenyves=kontroll: $t=16,68$; $p<0,001$; nyaras: $t=0,22$; $p=0,83$; szegély: $t=3,34$; $p<0,01$).

A három élőhelytípust a vegetáció struktúrája alapján összehasonlítva (26. ábra) a kétszikűek borítása és a vegetáció átlagos magassága a nyaras és fenyves erdőfoltokban nem tért el szignifikánsan a szegélyterületeken mért értékektől. A kétszikűek borítási értékébe a selyemkóró borítása is beleszámított, mely egyenlően magas arányban volt jelen mindhárom területen. A vegetáció szerkezete alapján a nyaras és fenyves erdőfoltok szignifikánsan különböznek a köztük kialakuló szegélyektől (12. táblázat).



26. ábra. A három élőhelytípus vegetációs struktúrája a felmért paraméterek borítási értékei alapján

12. táblázat. A nyaras és fenyves erdőfoltok vegetációs viszonyainak eltérése a szegélyterületeken jellemző növényzeti struktúrától a kevert lineáris modell eredményei alapján

| Háttérváltozók | Statistikai mutatók | Élőhely típusa | | |
|-----------------------------|---------------------|----------------|--------|---------|
| | | Szegély | Nyaras | Fenyves |
| Egyszikű borítás | t | 2,82 | -3,48 | -2,06 |
| | p | <0,01 | <0,01 | <0,05 |
| | df | 30 | 30 | 30 |
| Kétszikű borítás | t | -3,7 | 1,8 | -1,81 |
| | p | <0,001 | 0,082 | 0,081 |
| | df | 30 | 30 | 30 |
| Avar borítás | t | 1,03 | 7,42 | 5,2 |
| | p | 0,31 | <0,001 | <0,001 |
| | df | 30 | 30 | 30 |
| Cserje borítás | t | -5,98 | -2,25 | -3,8 |
| | p | <0,001 | <0,05 | <0,001 |
| | df | 30 | 30 | 30 |
| Lomb borítás | t | -11,95 | 7,94 | 5,27 |
| | p | <0,001 | <0,001 | <0,001 |
| | df | 30 | 30 | 30 |
| Vegetáció átlagos magassága | t | -4,99 | 0,76 | -1,58 |
| | p | <0,001 | 0,454 | 0,124 |
| | df | 30 | 30 | 30 |

Diszkusszió

1. A pleziobiotikus kapcsolat kialakulását és fennmaradását befolyásoló háttértényezők

A pleziobiotikus fészekkapcsolat kialakulásában jelentős szerepe van az alkalmas fészkelőhelyek mennyiségének (Czechowski 2004b). Egy adott faj számára az tekinthető alkalmas fészkelőhelynek, ahol a kolóniái egyéb, szuboptimálisban kényszerítő feltételek híján, a legnagyobb gyakorisággal előfordulnak. Ennek alapján igyekeztem megállapítani a két faj fészekpreferenciáját. A két tanulmányozott faj fészkelési szokása elsősorban abban különbözik, hogy a *C. vagus* a várakozásnak megfelelően kizárólag élő és holt fában fészkel, hasonlóan a szubgenusz többi *Camponotus* fajához (Sanders 1970; Vepsäläinen és Pisarski 1982; Czechowski et al. 2002; Chen et al. 2002; Czechowski 2005), míg a *F. fusca* nem kizárólag fához kötődik, fészkei az avarban és talajban is megtalálhatóak. A *F. fusca* opportunista a fészkelőhely szempontjából, feltehetően részben ennek köszönhetően nagyobb fészekdenzitást érhet el, mint a *C. vagus*. Alkalmas fészkelőhely hiányában a *C. vagus* fészekdenzitása jelentősen visszaesik, így feltehetően ezért nem fordultak elő fészkei a sándorfalvi erdőfoltokban. Ezt a feltételezést támasztják alá a bugaci erdőfoltok területén a két faj fészkeinek denzitásában tapasztalt különbségek is. A nyaras és fenyves kvadrátok között nem volt jelentős eltérés a *F. fusca* fészekdenzitásában, míg a *C. vagus* fészkeinek denzitása a fenyves kvadrátokban magasabbnak bizonyult, valószínűleg a több alkalmas fészkelőhelynek köszönhetően. Jól ismert tény, hogy számos hangyafaj kolóniája fába vagy kövek alá fészkel, hiszen ezek kedvezőbb termális tulajdonságai lehetővé teszik a kolóniák számára, hogy hamarabb elkezdhesék az ivadékok kinevelését (Hölldobler és Wilson 1990; Thomas 2002). A *F. fusca* is jobban preferálja a kolóniája számára védelmet és jobb mikroklimatikus viszonyokat biztosító fészkelőhelyeket, így ezek elfoglalásáért verseny alakulhat ki az egyes hangyakolóniák között.

Mindkét faj fészekdenzitása nagyobb volt a felmért idősebb erdőfoltok területén. Az egyes erdőfoltok kora 24-51 év között változott, a relatív kicsiny időbeli eltérés mégis jelentős hatással volt a két faj fészkeinek denzitására. Punntila és munkatársai (1994) 20-140 éves fenyves erdőfoltok hangyaközösségének felmérése során azt találták, hogy a

hangyafajok száma a 41 évesnél fiatalabb erdőfoltokban volt a legmagasabb és megemlítik, hogy a *Serviformica* fajokra igen nagy abundancia jellemző a fiatalabb erdőfoltok területén, a szukcesszió korábbi stádiumában. Az erdőfoltok kora elsősorban a közösség diverzitási viszonyait befolyásolja (Gallé 1990; Gallé 1991; Gallé 1992; Járdán et al. 1993; Gallé et al. 1994; Punttila et al. 1994; Gallé 1999), majd a szukcesszió előrehaladtával megjelennek a közösségben az agresszív csúcskompetítorok, melyek jelenléte szignifikánsan befolyásolja a közösség diverzitási és abundancia viszonyait (Punttila et al. 1996). A felmért erdőfoltok még relatív korai szukcesszionális stádiumot reprezentálnak és a szubmisszív *F. fusca* igen nagy fészekdenzitást ért el az egyes kvadrátokban, nagy valószínűséggel azért, hogy az erdőfoltok területén nem voltak jelen a csúcskompetítorok számító *Formica s. str.* subgénusz tagjai, melyek hatással lettek volna a szubmisszív fajok abundanciájára. Többen kimutatták, hogy az opportunistá szubmisszív fajok kolóniái fenn tudnak maradni az agresszív csúcskompetítorok territóriumán belül is (Czechowski és Markó 2005; Czechowski és Markó 2006), bár kisebb fészekdenzitással (Savolainen és Vepsäläinen 1988; Savolainen et al. 1989). A *Formica s. str.* subgénusz tagjai (pl: *F. rufa*, *F. polyctena*) nem csupán a *Serviformica* fajok abundancia viszonyaira gyakorolnak jelentős hatást, az agresszív *Camponotus* fajok fészkeinek denzitását szintén negatív irányba befolyásolja a territoriális fajok, mint csúcskompetítorok jelenléte (Savolainen et al. 1989; Jurgensen et al. 2005).

A két faj fészkeinek együttes diszpergáltsága véletlenszerűnek tekinthető, ami magyarázható az alkalmas fészkelőhelyek random elhelyezkedésével. A *C. vagus* fészkek kvadrátokon belüli száma befolyásolta a kvázi pleziobiotikus fészkek számát, ellenben a tényleges pleziobiotikus fészkek számában nem volt különbség a két élőhelytípus között (2 és 3 db pleziobiotikus fészkek). Összesen tíz alkalommal foglalt el közös fészket a *C. vagus* és *F. fusca* kolónia a felmért 1000 m²-es területen, valamint további két esetben megtermékenyített *C. vagus* királynő is előkerült a *F. fusca* kolónia által elfoglalt fészkekanyagból. Több vizsgálat kimutatta, hogy az alkalmas vagy preferált fészkelőhelyek hiánya, mint kényszerítő erő, elősegítheti a pleziobiotikus fészkek kapcsolatok kialakulását (Czechowski 2004b; Gallé et al. 2014). Az elérhető táplálék mennyiség a kolóniák denzitását és reprodukcióját befolyásolja jelentősen

(Savolainen 1994), ezáltal szintén a pleziobiotikus fészkek kialakulását támogathatja a nagy fészekdenzitások elérése és az alkalmas fészkelőhelyek korlátozott mennyiségének együttes jelenlétekor (Kanizsai et al. 2013). A két faj azonos fészekdenzitása esetén a *F. fusca* szignifikánsan közelebb fészkel a *C. vagus* kolóniákhoz, mint saját fajtársai fészkeihez. Ez intenzívebb populáción belüli kompetícióra enged következtetni, melynek hátterét az adhatja, hogy az azonos fajhoz tartozó kolóniák táplálékspektruma sokkal inkább átfedő, mely intenzívebb kompetitív helyzetet jelent, összhangban MacArthur és Levins (1967) korlátozó hasonlóság („*limiting similarity*”) elméletével. Az erősebb populáción belüli kompetíció eredményeként a kolóniák közelebb húzódnak azon másik faj kolóniáihoz, melyek táplálékspektruma kevésbé fed át a saját igényeikkel. Magas kolóniadenzitás esetén a táplálékforrás szomszédos kolóniák általi hasznosítása sokkal intenzívebb, mely nagyobb mértékű mortalitást eredményez, legfőképp a fiatal kolóniák körében (Ryti és Case 1986). A magas kolóniadenzitás és intenzívebb populáción belüli kompetíció kapcsolatát támasztja alá, hogy a *F. fusca* és a *L. flavus* – a két leggyakoribb pleziobionta – fészkeinek diszpergáltsága nagy kolóniadenzitás esetén több tanulmány szerint is szegregált (Levings és Traniello 1981). Ugyan a kompetíció különböző térbeli diszpergáltsági mintázatot eredményezhet (Adams és Tschinkel 1995), de a fajazonos kolóniák fészkeinek szegregált elrendeződése jelezheti az ugyanazon forrásokért folyó intenzív populáción belüli kompetíciót (Bernstein 1975; Bernstein és Gobbel 1979; Levings és Franks 1982; Ryti és Case 1984; Ryti és Case 1986; Cushman et al. 1988). Több tanulmány kimutatta, hogy a fajazonos kolóniák szegregált térbeli elrendeződése a táplálkozási területek átfedő jellegét csökkenti, ezáltal hozzájárul a kompetitív helyzet csökkentéséhez (Levings és Traniello 1981; Bernstein és Gobbel 1979; Cushman et al. 1988; Gallé 2013). A táplálkozási területek optimális kihasználását nagymértékben elősegíti a fajazonos, így azonos igényekkel jellemezhető kolóniáktól való távolság maximalizálása (Ryti és Case 1984).

Az eddig pleziobiotikus kapcsolatban megfigyelt fajpárok kapcsán kijelenthető, hogy viselkedésben – elsősorban a kompetitív hierarchiában (Vepsäläinen és Pisarski 1982) elfoglalt hely szempontjából – különböznek egymástól és legalább a pár egyik tagja szubmisszív faj (Hölldobler és Wilson 1990). Czechowski (2005) terepi csalétkes vizsgálataiban igazolta a *C. vagus* és *F. fusca* között fennálló interferencia kompetíciót,

valamint a kompetíciós helyzet laboratóriumi tesztelése is igazolta, hogy a *C. vagus* dolgozók táplálékforráson való megjelenésével szignifikánsan csökkent a csaléteken táplálkozó *F. fusca* egyedek száma, az agresszívabb faj rövid idő alatt kiszorította a forrás hasznosításából a félénk *F. fusca*-t (Kanizsai et al. 2011). A pleziobiózis kialakulása szempontjából ugyan a fajon belüli kompetíciónak van elsődleges jelentősége, viszont a fészekkapcsolat tartósságát már a populációk közötti kompetíció erőssége illetve gyengesége befolyásolhatja (Kanizsai et al. 2013, Gallé et al publikálatlan). Két idegen faj kolóniája, ha közös fészekanyagot hasznosít, a táplálkozási terület egy része mindenképp átfedő lesz. A kompetitív helyzet csökkentésének egyik lehetősége a táplálkozási területek átfedésének minimalizálása (Traniello 1989; Savolainen 1990), további niche-szegregációs mechanizmus alapja lehet a kompetitív szituációban lévő fajok eltérő táplálkozási stratégiája (Vepsäläinen és Pisarski 1982; Traniello 1989; Savolainen 1990, Savolainen 1991; Perfecto 1994; Biseau et al. 1997; Czechowski és Vepsäläinen 1999; Markó és Czechowski 2004; Czechowski és Markó 2005). A legegyszerűbb hármas csoportosítás szerinti szubmisszív jelleg sokszor magában hordozza az opprtunista táplálkozási stratégiát, mely hozzájárul ahhoz, hogy a *F. fusca* kolóniája fennmaradjon a kompetitív hierarchiában magasabb pozíciót elfoglaló fajok territóriumán belül is (Savolainen 1990; Czechowski és Vepsäläinen 1999; Czechowski és Markó 2005, Czechowski és Markó 2006), valamint a pleziobiotikus fészekkapcsolat kialakulásának is egyik alapfeltétele valamely fél szubmisszív karaktere (Kanizsai et al. 2013).

Gallé és munkatársai (2014) tanulmánya alapján (ha nem tekintjük kizárólagos feltételnek az interakciók hiányát) három különböző hipotézis állítható fel, melyek felelősek lehetnek az egyes fajok közötti pleziobiotikus asszociáció adott gyakoriságáért. Mivel a pleziobiotikus fészekkapcsolatok megfigyelése során a közös fészekanyagot hasznosító idegen fajok kolóniái között többnyire agresszív interakciókat figyeltek meg (Hölldobler és Wilson 1990) így nagy valószínűséggel az alkalmas tanyahelyek elfoglalása és a másik faj jelenlétének eltűrése között csereviszony jellemző, tehát a negatív interspecifikus kapcsolat hipotézise tűnik helytállónak. Ezt igazolja a *Lasius psammophilus* és *Plagiolepis taurica* pleziobionta fajok között megfigyelt gyenge antagonizmus is, melynek eredményeként kisebb számban alakítottak ki pleziobiotikus

asszociációt, mint ami véletlen asszociáció esetén várható lenne (Gallé et al. 2014). A terepi felmérések során igyekeztem felmérni a két célfaj egymáshoz közeli és egymástól távol lévő azonos és idegen fajú kolóniái közötti agresszivitás mértékét. Az elvégzett tesztek eredményei azt mutatják, hogy a *F. fusca* és a *C. vagus* dolgozók közötti agresszivitás jelenlétét nem befolyásolta a fészkeik közötti távolság, csupán 12 alkalommal figyeltem meg a két faj dolgozói között agresszív megnyilvánulást, melynek kiváltó okát más háttértényezők eredményezhetik (pl: kolónianagyság). A korábbi megfigyelések alkalmával a pleziobiotikus fészkek bolygatásával a fészkekjáratok közötti válaszfalak sok esetben beomlottak (Hölldobler és Wilson 1990), ez kiválthatta a dolgozók között megfigyelt agresszív interakciókat. Wallis (1962b) megfigyeléseivel ellentétben az idegen *F. fusca* kolóniák tagjai között egyetlen alkalommal sem figyeltem meg agresszív megnyilvánulást, sem az egymáshoz közeli, sem az egymástól távol lévő kolóniák egyedei között. Ezzel ellentétben az egymástól távol lévő *C. vagus* kolóniák dolgozói agresszív viselkedést mutattak egymással szemben a tesztek során, míg a közeli kolóniák dolgozói között nem figyeltem meg agresszív megnyilvánulást, hasonlóan Mizsei (2010) eredményeihez. Egy kolónia agresszivitásának mértékét számos tényező befolyásolja, köztük kiemelhető a védendő terület fontossága – egy habitat például értékesebb a hangyakolónia számára, ha ott jelen vannak gazdag mézharmat-forrást biztosító levéltetű kolóniák (Sakata és Katayama 2001; Sorvari és Hakkarainen 2004; Gallé 2013). Az egyes kolóniák közti agresszivitás viszonyok jelezhetik számunkra az adott faj fészkeinek monodom, vagy polydom jellegű rendszerét is. Az invazív argentin hangya (*Linepithema humile* (Mayr, 1868)) egyetlen kolóniája több fészkegységet is elfoglal, a populáción belüli agresszió hiánya, valamint a több egységből álló fészkekrendszer egyaránt hozzájárul a faj exploitatív és interferencia kompetícióban jellemző sikerességéhez (Suarez et al. 1999). Nielsen (2000) mangrove erdők lomkoronaszintjében élő *Camponotus* fajok szomszédos kolóniái között mutatott ki agresszív interakciókat, melyből arra következtetett, hogy az egyes fészkek önálló kolóniákat reprezentálnak. A kapott eredményeim alátámasztják Mizsei (2010) korábbi megfigyeléseit, azaz a *C. vagus* egymáshoz közeli fészkei ugyanazon kolónia által használt fészkegységek lehettek, míg az egymástól távol lévők tartozhattak idegen konspecifikus kolóniákhoz. A *F. fusca* esetén tapasztalt intraspecifikus agresszió hiánya,

a rá jellemző nagy fészekdenzitás, valamint a polygyn kolóniák egyaránt hozzájárulnak ahhoz, hogy mint szubmisszív faj mégis hatékonyan képes felvenni a versenyt más fajokkal. A polygyn és polydom jelleg gyakran együtt jár azzal, hogy az adott faj a fajtársai kolóniáinak tagjaival szemben nem agresszív. A populáción belüli agresszivitás hiánya sok esetben igazolja, hogy egy kolónia több fészkegységet foglal el. Ezt bebizonyították az *Ectatomma tuberculatum* (Olivier, 1792) faj fészekrendszere kapcsán, ahol a szomszédos fészkek tagjai között nem volt agresszív megnyilvánulás, ellenben a távolság növekedésével már kimutatható volt az idegen kolóniák közti agresszív viszony (Zinck et al. 2007). A *F. fusca* esetén kérdéses, hogy a fészekrendszerre jellemző-e a polydomia, hiszen a fészkek közötti távolságtól nem függött a kolóniái közötti agresszivitás mértéke.

A hangyakolónia védekező rendszere több folyamat egymásra épülő rendszere révén épül ki, melyben az egyes dolgozók agresszivitása is különböző. Az egyedi válasz fokozottabb, ha a közelben nő a fészektársak aránya (Sakata és Katayama 2001). Mivel az értékesebb forrásokra több egyed érkezik a rekrutálási rendszereknek köszönhetően, a több jelen lévő egyed agresszivitása nő, így a védendő forrás jelentőségének növekedésével a kolóniális szintű agresszivitás színje egyenes arányban nő (Sakata és Katayama 2001). A kolónia létszámbeli fölénye és kompetitív képessége erősen összefügg a kolónia fennmaradása szempontjából nélkülözhetetlen az egyedek azon képessége, hogy megbecsüljék a csoportjuk létszámbeli arányát. Hasonlóan Sakata és Katayama (2001) *Lasius nigerre* vonatkozó eredményeihez, a *Formica xerophila* (Smith, 1939) dolgozók viselkedése kapcsán is kimutatták, hogy az egyedek agresszivitását befolyásolja, hogy mekkora csoport tagjaiként kerülnek kompetitív szituációba (Tanner 2006). Mivel az egyedek közti agresszivitást csupán egy-egy dolgozó között teszteltem, a csoport nagyságának hatására az eredményeim alapján nem tudok következtetéseket levonni.

2. A *F. fusca* és a *C. vagus* kolóniák jellemző táplálkozási viselkedése közti különbségek és ezek szerepe a koegzisztenciában

A társas életmód számos előnyt nyújt a hangyák számára a többi, nem euszociális életmódot folytató rovarhoz képest. A rekrutálási rendszereknek köszönhetően a hangyák sokkal hatékonyabbak a táplálékforrások kiaknázásában, valamint a kolóniák tagjai megosztják egymással az információkat a felfedezett forrásokkal kapcsolatban és képesek a kolónia igényeihez igazítani a táplálékszerző aktivitásukat (Jackson és Ratnieks 2006). A kolóniák tápláltsági állapota is jelentősen befolyásolja a táplálékszerző dolgozók aktivitását (Wallis 1962a; Wallis 1964; Maillieux et al. 2006). Ezzel összhangban az eredményeim is igazolták, hogy az éheztetett *F. fusca* és *C. vagus* kolóniák dolgozói is nagyobb arányban látogatták a kihelyezett csalétkeket. A két faj táplálkozási stratégiájának részletes vizsgálata igazolta a *F. fusca* individuális és opportunistá jellegű táplálkozási stratégiáját, hasonlóan Wallis (1964) eredményeihez. A regurgitáció a fészken belül jellemző a *F. fusca* egyedek között (Wallis 1961), ezzel szemben a *C. vagus* dolgozói között a táplálkozási területen is gyakori a trofallaxis, valamint feromonális nyomjelzés is megfigyelhető (Kanizsai 2012). A nagyobb mértékű kooperáció a *C. vagus* táplálékgyűjtő egyedek között hozzájárulhat ahhoz, hogy a dolgozói táplálkozási aktivitását a tesztelt kisebb léptékben nem befolyásolja a fészektől mért távolság (Kanizsai 2012). Ezzel szemben a *F. fusca* táplálékgyűjtő dolgozók között a táplálkozási területet reprezentáló aréna területén nem volt jellemző kooperáció, a kolónia táplálkozási viselkedését szignifikánsan befolyásolta a fészektől való távolság. A *F. fusca* individuális kereső és táplálkozási tevékenysége esetén az információáramlás központja a fészek, ahol az egyedek között már gyakori a trofallaxis. A fészektársak táplálékforráshoz való invitálásához elképzelhető, hogy a felfedezőknél vissza kell térniük a fészekbe, ahol a regurgitációnak szerepe lehet további egyedek rekrutálásában (Wallis 1964; Möglich és Hölldobler 1975), ilyen elven a táplálék kiaknázásának rátáját jelentősen befolyásolhatja a fészektől mért távolság. A rekrutált éheztetett *F. fusca* egyedek Wallis (1964) megfigyelései szerint relatív rövid időtartamot töltenek a táplálékforráson, hiszen gyorsan vissza kell térniük a kolóniához további egyedeket bevonni a készlet hasznosításába. Ezzel összhangban vannak a kapott eredményeim, mely szerint az éheztetett állapotú *F. fusca* dolgozók szignifikánsan rövidebb időt töltöttek a csalétkeken, mint a jól táplált

kolóniák tagjai. Az eltérő táplálkozási stratégia, valamint az ennek köszönhető eltérő léptékfüggés hozzájárulhat a kolóniák pleziobiotikus koegzisztenciájához azáltal, hogy a két faj más jellegű források kiaknázásában lesz hatékonyabb. Míg a *F. fusca* számára az efemer források kiaknázása a legelőnyösebb az opportunista individuális stratégiájának köszönhetően, addig a *C. vagus* a fészektől távolabb is, valamint a stabil források kiaknázásában is hatékonyabb lesz a táplálékgyűjtő dolgozók közti kooperációnak köszönhetően.

A terepen végzett csalétkes vizsgálat eredménye azt mutatja, hogy a pleziobiotikus *F. fusca*–*C. vagus* fészek körül elhelyezett csalétkéken közösségi szinten a két faj együttes előfordulása a legmagasabb, vagyis a közös fészekhez közeli tartós forrásokon a két faj dolgozói nagy valószínűséggel találkozhatnak. Ilyen helyzetben a *C. vagus* könnyen kiszoríthatja a forrás hasznosításából a szubmisszív *F. fusca*-t. A *F. fusca* akkor juthat például előnyhöz, ha hamarabb felfedezi a fészékhez közeli forrást, így a *C. vagus* érkezése előtt a kolóniája hozzájuthat a számára elegendő készletmennyiséghez. Egy adott élőhelyen a különböző hangyafajok koegzisztenciáját jelentősen befolyásolják bizonyos csereviszonyok („*trade-off*”), melyek révén a valamely szempontból alárendeltebb helyzetben lévő faj is előnyhöz juthat (Tilman 2000; Lebrun és Feener 2006; Gallé et al. 2014). A készletkiaknázási dominancia csereviszonyban áll a készlet felfedezésével: azok a hangyafajok, melyek a források kiaknázásában nagyon hatékonyak a jól működő rekrutálási rendszerüknek köszönhetően, kevésbé hatékonyak azok felfedezésében. Ennek köszönhetően a kevésbé fejlett kommunikációs rendszerrel jellemezhető fajok, ha kellően gyorsan felfedezik a táplálékforrásokat, szintén hozzájuthatnak a készlethez, bár ez a stratégia elsősorban efemer források kiaknázásában előnyös (Johnson et al. 1987). A laboratóriumi kísérletek során nem kaptam szignifikáns különbséget a két faj között a csalétkes felfedezéséig eltelt időtartam tekintetében, így nem igazolódott a felfedezés-dominancia hipotézis. Ennek magyarázata lehet a *C. vagus* csúcskompetítor-intermedier kompetítor átmeneti stratégiája és a csúcskompetítoroktól eltérő táplálkozási módja („*Camponotus* stratégia”, Gallé 2000).

Az aktivitási ökostátuszban megvalósuló niche-szegregáció hozzájárul a kompetitív kölcsönhatás gyengítéséhez, ezáltal a koegzisztenciához (Gallé 1986, Cerdá et al. 1997; Gallé 2013). A niche-szegregációs mechanizmusoknak számos módja ismeretes a

hangyák körében (Gallé 1980; 1986; Albrecht és Gotelli 2001; Andersen 2008; Lessard et al. 2009). A *F. fusca* kolónia *C. vagus* kolóniával való koegzisztenciáját támogatja, ha táplálékgyűjtő aktivitásának napi ritmusa nem esik egybe az agresszívabb faj aktivitásának maximumával. A *F. fusca* táplálékkereső dolgozók száma szignifikáns növekedést mutatott de. 9 órától du. 16 óráig, míg a *C. vagus* táplálékkereső dolgozók száma nem változott jelentősen az idő előrehaladtával. Az észlelési periódusok során megfigyelt *C. vagus* dolgozók száma a csalátkeken szignifikánsan alacsonyabb volt, mint a csalikon megjelenő *F. fusca* dolgozók száma. A kapott eredményből nem lehet egyértelmű következtetést levonni arra vonatkozóan, hogy a két faj napi táplálékgyűjtő aktivitása mennyiben tér el egymástól. A *C. vagus* dolgozók csalátkeken megfigyelt alacsony egyedszámát a megfigyelési napokon jellemző alacsony hőmérséklet is eredményezhette, hiszen több vizsgálat bizonyította, hogy a kompetitív viselkedés szempontjából domináns fajok aktivitását erősen befolyásolja a hőmérséklet, míg a szubmisszív fajok aktivitása kevésbé hőmérséklet-limitált (Cerdá et al. 1997; Bestelmeyer 2000, Gallé 2013). Emellett másik oka a megfigyelt alacsony *C. vagus* egyedszámnak az is lehetett, hogy a faj nem nappal aktív. A génuszba számos éjszakai aktivitású nokturnális faj tartozik, például Cerdá és munkatársai (1998) bizonyították, hogy a *Camponotus sylvaticus* és a *C. cruentatus* alkonyattól kezdve, az éjszaka során látogatja a levéltetű kolóniákat.

3. A *C. vagus* táplálékgyűjtő dolgozói közötti trofallaxis jelentősége a kolónia táplálkozásának optimalizációjában

A szociális rovarok kolóniájában a dolgozók közötti táplálékelosztásnak igen hatékony módja a fészektársak között zajló trofallaxis. A *Formica fusca*, a *Solenopsis invicta* és a *Camponotus yamaokai* fajok kolóniáinak vizsgálata egyaránt igazolta, hogy a dolgozók és a kolóniák tápláltsági állapota befolyásolja a trofallaktikus interakciók gyakoriságát, a táplálékmegosztási ráta egyenes arányban nő a kolóniák éhségével (Wallis 1964; Howard és Tschinkel 1981; Sanada et al. 1997). A táplálékgyűjtő dolgozók éhségi állapota is jelentős szerepet játszik a táplálékelosztás szabályozásában – a dolgozók azáltal reagálnak a kolónia éhségére, hogy nagyobb arányban vesznek fel táplálékot és a fészektársak nagyobb hányadával osztják meg azt (Howard és Tschinkel 1980). A *C. vagus* dolgozók közötti trofallaktikus interakciók vizsgálata szintén bizonyította, hogy a kolónia tápláltsági állapota szignifikánsan befolyásolja a trofallaxisok gyakoriságát, valamint az interakciók átlagos időtartamát (Kanizsai et al. 2014). Ezzel szemben a kolónia állapotának nem volt hatása az interakciók óránkénti dinamikájára, a különböző időtartamú trofallaxisok gyakoriság-eloszlására, az interakciókban résztvevő partnerek számára, valamint a partnerek méreteloszlás-gyakoriságára. Cassil és Tschinkel (1996) vizsgálatai szerint a lárvák és dolgozók közötti trofallaxisok időtartama rövid és konstans. A regurgitáció időtartamát nem befolyásolta sem a lárva mérete, sem annak tápláltsági állapota, míg a trofallaxisok gyakoriságát mindkét tényező szignifikánsan befolyásolta. A dolgozók közötti trofallaxisok időtartama általában hosszabb és variábilisabb a dolgozók és lárvák közti interakcióknál (Cassill és Tschinkel 1999). A trofallaxisok időtartamát több tényező is befolyásolhatja. Vizsgálataink szerint két tényezőnek volt szignifikáns hatása az interakciók időtartamára, a kolónia tápláltsági állapotának és a résztvevő partnerek számának. A trofallaxisok hosszát viszont nem befolyásolta a partnerek méreteloszlása, hasonlóan Cassil és Tschinkel (1996) *Solenopsis invicta* (Buren, 1972) fajnál tapasztalt eredményeihez. Az éheztetett állapotú kolóniák dolgozói között nagyobb arányban fordultak elő elnyújtott trofallaxisok (több, mint 60 mp), viszont a rövid időtartamú interakciók mindkét kolóniaállapot esetén gyakoribbak voltak. Több tanulmány igazolta, hogy a hosszú trofallaxisok aránya megnőtt, miután előzetesen elkülönített dolgozókat visszahelyeztek a kolóniájukba–az interakciók elősegítették a

kolóniaszag kialakulásában szerepet kapó szénhidrogének átadását, ezáltal a reintegrációt a kolóniába (Dahbi et al. 1999; Boulay et al. 2000). Habár a tápláltsági állapot szignifikáns hatással volt a trofallaxisok óránkénti gyakoriságára, az interakciók dinamikája hasonlóan alakult a különböző éhségi állapotú kolóniák esetén. A kísérletek első öt percében alig történt trofallaxis a dolgozók között, majd nőtt az interakciók száma egy 30 perc környékén mérhető maximális aktivitásig, ezt követően csökkenő tendenciát mutatott az interakciók száma az öt perces időintervallumok során.

A kísérletek eredménye azt sugallja, hogy a rövid trofallaxisok szerepe elsődlegesen a kolóniatagok közötti információáramlásban van, míg a hosszú interakciók célja egyértelműen a táplálékmegosztás. A két trofallaxis típus egymáshoz viszonyított aránya eltérően alakult a különböző tápláltsági állapotú kolóniáknál. Míg éheztetett dolgozók között egyenlő arányban fordult elő a rövid “informális” és hosszú “regurgitációs” trofallaxis, jól táplált kolóniák dolgozói között az “informális” típus aránya volt magasabb. A két trofallaxis típus eltérő aránya szolgáltat információ a kolónia aktuális tápláltsági állapotáról, elősegítve ezzel a kolónia gyors reakcióját és alkalmazkodását az aktuális körülményekhez (Kanizsai et al. 2014). A rövid időtartamú trofallaxisok magas aránya nem csupán a kolóniatagok közötti hatékony információáramlást szolgálja, hanem a táplálékgyűjtő dolgozók közötti folyamatos kapcsolattartást is lehetővé teszi a fészken kívül (Kanizsai et al. 2014).

A kolóniák megfelelő táplálékellátásáért a táplálékgyűjtő dolgozók felelősek, melyek a táplálkozásukat és a felvett táplálék minőségét is a kolónia aktuális igényeihez igazítják (Dussutour és Simpson 2009). A táplálék begyűjtéséért felelős dolgozóknak reagálniuk kell számos külső körülmény változására, többek között a források hozzáférhetőségére és azok disztribúciójára (Hirsh és Gordon 2001). A táplálékgyűjtő dolgozók közötti trofallaxisok révén megvalósul az információáramlás a táplálék helyzetéről, minőségéről és a kolónia igényeiről, mely elősegíti a *C. vagus* kolóniák optimális táplálkozási viselkedését.

4. A *F. fusca* és *C. vagus* természetes élőhelyén a hangyaközösség összetétele, valamint a nyaras és fenyves erdőfoltok és a köztük húzódó szegélyterületek összehasonlítása

A hangyaközösség szerkezete a szukcesszió különböző stádiumaiban igen eltérő lehet. Érdeemes megkülönböztetni a primer és szekunder szukcesszió folyamatát, hiszen ezek más kezdeti feltételeket teremtenek a hangyák kolonizációjához. Szekunder szukcesszió esetén soha nem találkozhatunk azzal a stádiummal, melyet a primer szukcesszió legkorábbi – egyes élőhelyeken hangyák megtelepedése előtti – fázisa reprezentál (Vepsäläinen et al. 2000). A homoki mürnekoszerieszekben azonban a szukcesszió sebessége nagy és a primer szukcesszióban sincs hangyamentes stádium (Gallé 1990, 1991, 1992, Járdán et al. 1993; Gallé et al. 1994; Gallé 1999). Manapság nagyobb figyelmet kap a szekunder szukcesszió vizsgálata, hiszen a fakitermelés, erdőtüzek, bányászat révén létrejött degradált állapotú területek megfelelő regenerálódása és annak időléptéke fontos társadalmi és természetvédelmi probléma. A hangyák közösségei az emberi tevékenységek okozta ökológiai változások detektálására alkalmasak, hiszen összetételük és szerkezetük már igen csekély élőhelyi változást is indikál, így monitorozásuk jelentős információkat szolgáltat az élőhely állapotáról (Jackson és Fox 1996; Peck et al. 1998; Andersen et al. 2002), pontosabban adott élőhelyi állapotok ökológiai hatásairól.

Jól ismert ökológiai fogalom a szegélyhatás („edge effect”), mely szerint két érintkező habitat között kialakuló szegélyterületre („ecoton”) nagyobb fajgazdagság jellemző, hiszen a szomszédos élőhelyek sajátosságait ötvözik a köztük húzódó átmeneti területek (Risser 1995). Mivel a szegélyterületek pozitívan befolyásolják a fajgazdagságot, szerepük igen jelentős lehet a biodiverzitás megőrzésében (Dabrowska-Prot 1995; Smith et al. 1997). Vizsgálatunk eredménye szerint a nyaras és fenyves telepített erdőfoltok vegetációs struktúrájától jelentősen különbözik a köztük kialakuló átmeneti zónák vegetációs struktúrája, valamint a hangyaközösség összetétele is eltérően alakult a szegélyterületeken (Gallé et al. 2014b). A növényzet struktúrájának biodiverzitásra gyakorolt szignifikáns hatását számos tanulmány igazolta (Putman 1994). Retana és Cerdá (2000) például kimutatták, hogy a vegetáció borításának növekedésével a gyakori fajok abundanciája növekedett meg jelentősen a közösségben, mely hosszabb

távon a biodiverzitás csökkenéséhez vezetett. Ugyan a vegetáció közösségformáló szerepét többen is igazolták, Retana és Cerdá (2000) rámutatott, hogy az erdős területek hangyaközösségei esetén a legjelentősebb közösségformáló erő a kompetitív interakciónak tulajdonítható, az erősebb kompetitorok megtelepedésével a fokozott populációk közötti kompetíció – és sok esetben a kompetitív kizárás – eredményeként a közösség szerkezete átalakul (Vepsäläinen et al. 2000).

Boulton és munkatársai (2005) vizsgálata szerint a közösség domináns fajainak abundanciáját befolyásolta szignifikánsan a növényi biomassa mennyisége és a növényzet diverzitása, ellenben az abundanciájukban domináns fajok nem gyakoroltak szignifikáns hatást a teljes közösség diverzitási és abundancia viszonyaira. A kompetíció közösségformáló hatása látványosan akkor jelentkezik, ha a kompetitív hierarchia szerint vizsgáljuk az egyes kategóriákba sorolható fajok együttes előfordulását. Többen kimutatták, hogy a hierarchia felső szintjén helyet foglaló territoriális fajok kizárják egymást, valamint az agresszív fajokat, míg a szubmisszív fajok kisebb abundanciával ugyan, de fennmaradhatnak a domináns fajok territóriumán belül is (Savolainen et al. 1989; Czechowski és Markó 2005). Az általunk felmért élőhelyek közül elsősorban a szegélyterületről, kis egyedszámban kerültek a talajcsapdába a tipikus agresszív territoriális fajok képviselői (*Formica rufa*), így a szubmisszív fajok is nagyobb abundanciát értek el az agresszív domináns fajok relatív kisebb abundanciájának köszönhetően. A talajcsapdás mintavételek eredményei szerint a közösségbeli relatív egyedszám-arány alapján a szubmisszív *F. fusca* hangyafajra jellemző a legnagyobb denzitás mindhárom élőhelytípus esetén, míg az agresszív *C. vagus* relatív közösségbeli aránya jóval alacsonyabbnak bizonyult. Nem csupán a kompetitív hierarchiában elfoglalt pozíció befolyásolhatja jelentősen egy faj abundancia viszonyait, a kolóniastruktúra szerepe is igen nagy jelentőséggel bírhat. A két faj kolóniastruktúrájában eltérés, hogy míg a *F. fusca* fakultatív polygyn faj, a *C. vagus* kolóniák csupán egyetlen királynőt tartalmaznak. Egy faj kolóniáinak monogyn/polygyn jellege jelentősen befolyásolja a terjedési stratégiáját, ezáltal a kolóniák denzitására is közvetett hatással van (Porter et al. 1997). Polygyn fajokra jellemző, hogy kolóniahasadással is új kolóniák jöhetnek létre (ún. függő kolóniaalapítás), míg a monogyn fajoknál a nászrepülés előzi meg az új királynők független kolóniaalapítását (Keller 1991). A *F. fusca* kolóniák fakultatív

polygyn jellege hozzájárulhat a tapasztalt relatív nagy kolóniadenzitásához és a közösségbeli relatív nagy abundanciájához azáltal, hogy a hasadással létrejött új kolóniák fennmaradási valószínűsége magasabb. Ezt megerősíti Punttila és munkatársai (1991) vizsgálata, mely szerint az erdők korai szukcesszionális stádiumában igen nagy kolóniadenzitást érhetnek el a *Formica fusca* csoport tagjai (pl: *Formica cinerea* (Mayr, 1853) superkolóniák).

Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom elsősorban témavezetőmnek Gallé Lászlónak, akinek biztatása és támogatása a tanulmányaim során nagyon sokat jelentett. Köszönöm, hogy érdeklődésemet a hangyák tanulmányozása felé irányította, és hogy annyi mindent tanulhattam tőle erről az érdekes, változatos és különlegesen szerveződő „mikrovilágról”. Szeretnék köszönetet mondani az Ökológiai Tanszék munkatársainak, akikre szintén bármikor számíthattam, ha segítségre volt szükségem, mind zoológiai, mind botanikai kérdésekben.

Végül szeretném megköszönni páromnak, Kaholek Balázsnak, hogy mellettem állt és mindvégig biztatott a munkám során.

Irodalomjegyzék

- Adams E. S. (2001): Approaches to the Study of Territory Size and Shape. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 32, pp. 277-303.
- Adams E. S., Tschinkel W. R. (1995): Spatial dynamics of colony interactions in young populations of the fire ant *Solenopsis invicta*. *Oecologia*, vol. 102, pp. 156-163.
- Adler F. R., Gordon D. M. (2003): Optimization, Conflict, and Nonoverlapping Foraging Ranges in Ants. *The American Naturalist*, vol. 162, pp. 529-543.
- Albrecht M., Gotelli N. J. (2001): Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, vol. 126, pp. 134-141.
- Andersen A. N. (2008): Not enough niches: non-equilibrial processes promoting species coexistence in diverse ant communities. *Austral Ecology*, vol. 33, pp. 211-220.
- Andersen A. N., Clay R. E. (1996): The ant fauna of Danggali Conservation Park in semi-arid South Australia: a comparison with Wyperfield (Vic.) and Cape Arid (W. A.) National Parks. *Australian Journal of Entomology*, vol. 35, pp. 289-295.
- Andersen A. N., Hoffmann B. D., Müller W. J., Griffiths A. D. (2002): Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. *Journal of Applied Ecology*, vol. 39, pp. 8-17.
- Baker T. C., Van Vorhis Key S. E., Gaston L. K. (1985): Bait-preference Tests for the Argentine Ant (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Economic Entomology*, vol. 78, pp. 1083-1088.
- Beckers R., Goss S., Deneubourg J. L., Pasteels J. M. (1989): Colony size, communication, and ant foraging strategy. *Psyche*, vol. 96, pp. 239-256.
- Bernstein R. A., Gobbel M. (1979): Partitioning of Space in Communities of Ants. *Journal of Animal Ecology*, vol. 48, pp. 931-942.
- Bestelmeyer B. T. (2000): The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology*, vol. 69, pp. 998-1009.
- Bhatkar A., Whitcomb W. H. (1970): Artificial diet for rearing various species of ants. *The Florida Entomologist*, vol. 53, pp. 229-232.

- Biseau J. C. D., Quinet Y., Deffernez L., Pasteels J. M. (1997): Explosive food recruitment as a competitive strategy in the ant *Myrmica sabuleti* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, vol. 44, pp. 59-73.
- Bolton B., Alpert G., Ward P.S., Nasrecki P. (2006): Bolton's Catalogue of ants of the world. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, CD-ROM.
- Bonavita-Cougourdan A., Morel L. (1988): Interindividual Variability and Idiosyncrasy in Social Behaviours in the Ant *Camponotus vagus* Scop. *Ethology*, vol. 77, pp. 58-66.
- Bonavita-Cougourdan A., Clement J. L., Lange C. (1993): Functional subcaste discrimination (foragers and brood-tenders) in the ant *Camponotus vagus* Scop.: polymorphism of cuticular hydrocarbon patterns. *Journal of Chemical Ecology*, vol. 19, pp. 1461-1477.
- Borowiec M. L. (2011): First records of *Lasius sabularum* (Bondroit, 1918) in Poland (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, vol. 14, pp. 137-140.
- Boulay R., Lenoir A. (2001): Social isolation of mature workers affects nestmate recognition in the ant *Camponotus fellah*. *Behavioural Processes*, vol. 55, pp. 67-73.
- Boulay R., Quagebeur M., Godzinska E., Lenoir A. (1999): Social Isolation in Ants: Evidence of its Impact on Survivorship and Behaviour in *Camponotus fellah* (Hymenoptera, Formicidae). *Sociobiology*, vol. 33, pp. 111-124.
- Boulay R., Soroker V., Godzinska E., Hefetz A., Lenoir A. (2000): Octopamine reverses the isolation-induced increase in trophallaxis in the carpenter ant *Camponotus fellah*. *Journal of Experimental Biology*, vol. 203, pp. 513-520.
- Boulay R., Katzav-Gozansky T., Hefetz A., Lenoir A. (2004): Odour convergence and tolerance between nestmates through trophallaxis and grooming in the ant *Camponotus fellah* (Dalla Torre). *Insectes Sociaux*, vol. 51, pp. 55-61.
- Boulton A. M., Davies K. F., Ward P. S. (2005): Species Richness, Abundance, and Composition of Ground-Dwelling Ants in Northern California Grasslands: Role of Plants, Soil, and Grazing. *Environmental Entomology*, vol. 34, pp. 96-104.
- Buschinger A. (1986): Evolution of social parasitism in ants. *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 1, pp. 155-160.
- Buschinger A. (2009): Social parasitism among ants: a review (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, vol. 12, pp. 219-235.

- Carroll C.R., Janzen D.H. (1973): Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 4, pp. 231-257.
- Cassill D. R., Tschinkel W. R. (1996): A duration constant for worker-to-larva trophallaxis in fire ants. *Insectes Sociaux*, vol. 43, pp. 149-166.
- Cassill D. L., Tschinkel W. R. (1999): Regulation of diet in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Journal of Insect Behavior*, vol. 12, pp. 307-328.
- Cerdá X., Retana J. (2000): Alternative strategies by thermophilic ants to cope with extreme heat: individual versus colony level traits. *Oikos*, vol. 89, pp. 155-163.
- Cerdá X., Retana J., Cros S. (1997): Thermal Disruption of Transitive Hierarchies in Mediterranean Ant Communities. *Journal of Animal Ecology*, vol. 66, pp. 363-374.
- Cerdá X., Retana J., Cros S. (1998): Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, vol.12, pp. 45-55.
- Chen Y., Hansen L. D., Brown J. J. (2002): Nesting Sites of the Carpenter Ant, *Camponotus vicinus* (Mayr) (Hymenoptera: Formicidae) in Northern Idaho. *Environmental Entomology*, vol. 31, pp. 1037-1042.
- Collingwood C. A. (1979): The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna Entomologica Scandinavica*, pp. 174.
- Creighton W. M. S., Snelling R. R. (1966): The rediscovery of *Camponotus* (*Myrmaphaenus*) *yogi* Wheeler (Hymenoptera: Formicidae). *Psyche*, vol. 73, pp. 187-195.
- Cushman J. H., Martinsen G. D., Mazeroll A. I. (1988): Density- and size-dependent spacing of ant nests: evidence for intraspecific competition. *Oecologia*, vol. 77, pp. 522-525.
- Czechowski W. (2002): Plesiobiosis between *Formica fusca* L. and wood ants (Hymenoptera, Formicidae) as a sign of nest competition. *Przełqd Zoologiczny*, vol. 46, pp. 81-86.
- Czechowski W. (2003): Plesiobiosis between *Formica fusca* L. and *Myrmica rubra* (L.) (Hymenoptera, Formicidae). *Przełqd Zoologiczny*, vol. 47, pp. 115-118.

- Czechowski W. (2004a): Plesiobiosis between dendrophilous ants: *Camponotus fallax* (F.) and *Lasius brunneus* (Latr.) (Hymenoptera, Formicidae). *Przegląd Zoologiczny*, vol. 48, pp. 201-205.
- Czechowski W. (2004b): Scarcity of sites suitable for nesting promotes plesiobiosis in ants (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologica Fennica*, vol. 15, pp. 211-218.
- Czechowski W. (2005): Nest competition between *Camponotus vagus* (Scopoli, 1763) and *Camponotus herculeanus* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae) in Białowieża Forest (Poland). *Myrmecologische Nachrichten*, vol. 7, pp. 43-45.
- Czechowski W., Czechowska W. (2000): *Formica cinerea fuscocinerea* For. in the Pieniny Mts; its untypical habitat and plesiobiosis with *Lasius flavus* (F.) (Hymenoptera, Formicidae). *Fragmenta Faunistica*, vol. 43, pp. 131-133.
- Czechowski W., Markó B. (2005): 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*, vol. 53, pp. 467-489.
- Czechowski W., Markó B. (2006): Uncomfortable protection: *Formica polyctena* Forst. Shelters *Formica fusca* L. from *Formica sanguinea* Latr.(Hymenoptera: Formicidae). *Annales Zoologici*, vol. 56, pp. 539-548.
- Czechowski W., Rotkiewicz W. (1997): Common activities of female sexuals of *Lasius umbratus* (Nyl.) and *Formica sanguinea* LATR. or *Polyergus rufescens* (LATR.) on nests of the dulotic species (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* (Warszawa), vol. 47, pp. 465-467.
- Czechowski W., Vepsäläinen K. (1999): Plesiobiosis between *Formica fusca* L. and *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici*, vol. 49, pp. 125-127.
- Czechowski W., Yamauchi K. (1998): Plesiobiosis of *Formica japonica* Motsch. and *Tetramorium* sp. (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Upper Silesian Museum (Entomology)*, vol. 8/9, pp. 99-101.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W. (2002): The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland. *Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, Warszawa, Poland*, 200 pp.

- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W., Vepsäläinen K. (2012): The ants of Poland with reference to the myrmecofauna of Europe. *Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, Warszawa, Poland*, 496 pp.
- Csász S., Markó B., Gallé L. (2011): The myrmecofauna (Hymenoptera: Formicidae) of Hungary: an updated checklist. *North-Western Journal of Zoology*, vol. 7, pp. 55-62.
- Dabrowska-Prot E. (1995): Effect of Forest-Field Ecotones on Biodiversity of Entomofauna and its Functioning in Agricultural Landscape. *Polish Journal of Ecology*, vol. 43, pp. 51-78.
- Dahbi A., Hefetz A., Cerdá X., Lenoir A. (1999): Trophallaxis Mediates Uniformity of Colony Odor in *Cataglyphis iberica* Ants (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Insect Behavior*, vol. 12, pp. 559-567.
- Dejean A., Suzzoni J. P. (1997): Surface Tension Strengths in the Service of a Ponerine Ant: a New Kind of Nectar Transport. *Naturwissenschaften*, vol. 84, pp. 76-79.
- Detrain C., Natan C., Deneubourg J.-L. (2001): The influence of the physical environment on the self-organised foraging patterns of ants. *Naturwissenschaften*, vol. 88, pp. 171-174.
- Dobrzanski J. (1965): Genesis of social parasitism among ants. *Acta biologiae experimentalis*, vol. 25, pp. 59-71.
- Dornhaus A., Powell S. (2010): Ant Ecology. (Chapter: Foraging and Defence Strategies in Ants). Oxford University Press, Oxford.
- Dufrene M., Legendre P. (1997): Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, vol. 67, pp. 345–366.
- Dussutour A., Simpson S. J. (2009): Communal Nutrition in Ants. *Current Biology*, vol. 19, pp. 740-744.
- Espadaler X., Retana J., Cerdá X. (1990): The Caste System of *Camponotus foreli* Emery (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, vol. 17, pp. 299-312.
- Farina W. M. (2000): The interplay between dancing and trophallactic behavior in the honey bee *Aphis mellifera*. *Journal of Comparative Physiology A*, vol. 186, pp. 239-245.
- Folgarait P. J. (1998): Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. *Biodiversity and Conservation*, vol. 7, pp. 1221-1244.

- Gaige F. M. (1914): Results of the Mershon Expedition to the Charity Islands, Lake Huron. *Occasional papers of the Museum of Zoology*, vol. 5, pp. 1-29.
- Gallé L. (1978a): Respiration as one of the manifestations of the group effect in ants. *Acta Biologica Szeged*, vol. 24, pp. 111-114.
- Gallé L. (1978b): Formicoidea populációk denzitása és produktivitása gyepcönózisokban. Kandidátusi értekezés, Szeged.
- Gallé L. (1980): Niche analysis and competitive strategies of grassland ants (preliminary communication). *Acta Biologica Szeged*, vol. 26, pp. 181-182.
- Gallé L. (1986): Habitat and Niche Analysis of Grassland Ants (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologia Generalis*, vol.11, pp. 197-211
- Gallé L. (1990): Assembly of sand-dune forest ant communities. *Memorabilia Zoologica*, vol. 44, pp. 1-6.
- Gallé L. (1991): Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecology*, vol. 14, pp. 31-37.
- Gallé L. (1992): The ecology and structure of ant assemblages in successional sand dune areas. Proc. 4th ECE and XIII SIEEC, Gödöllő, 1991, pp. 715-719.
- Gallé L. (1999): Composition and structure of primary successional sand-dune ant assemblages: a continental-scale comparison. In: Tajovsky, K., Pizl, V. (eds.): *Soil Zoology in Central Europe*, ISB AS CR, Ceske Budejovice, pp. 67-74.
- Gallé L. (2000): A kompetíció mint közösségformáló mechanizmus: esettanulmányok hangyákon. In: Virágh, K., Kun, A. (szerk.): *Vegetáció és dinamizmus*. MTA ÖBKI, Vácrátót, 243-255.
- Gallé L. (2013): *A szupraindividuális biológia alapjai: populációk és közösségek ökológiája*. JATEPress, Szeged.
- Gallé L., Kovács É., Hevér A. (1994): Pattern transformation of ant colonies in a successional sandy grassland. *Memorabilia Zoologica*, vol. 48, pp. 81-90.
- Gallé L., Kanizsai O., Maák I., Lőrinczi G. (2014): Close nesting association of two ant species in artificial shelters: Results from a long-term experiment. *Acta Zoologica Academia Scientiarum Hungaricae* (közlésre benyújtva).

- Gallé R., Kanizsai O., Ács V., Molnár B. (2014b): FUNCTIONING OF ECOTONES- Spiders and ants of edges between native and non-native forest plantations. *Polish Journal of Ecology* (közlésre elfogadva).
- Gordon D. M, Kulig A. W. (1996): Founding, Foraging, and Fighting: Colony Size and the Spatial Distribution of Harvester Ant Nests. *Ecology*, vol. 77, pp. 2393-2409.
- Guénard B., McGlynn T. P. (2013): Intraspecific Thievery in the Ant *Ectatomma ruidum* is Mediated by Food Availability. *Biotropica*, vol. 45, pp. 497-502.
- Guénard B., Silverman J. (2011): Tandem carrying, a new foraging strategy in ants: description, function, and adaptive significance relative to other described foraging strategies. *Naturwissenschaften*, vol. 98, pp. 651-659.
- Hahn D. A., Wheeler D. E. (2002): Seasonal Foraging Activity and Bait Preferences of Ants on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica*, vol. 34, pp. 348-356.
- Hamilton C., Lejeune B. T., Rosengaus R. B. (2011): Trophallaxis and prophylaxis: social immunity in the carpenter ant *Camponotus pennsylvanicus*. *Biology Letters*, vol. 7, pp. 89-92.
- Hannonen M., Helanterä H., Sundström L. (2004): Habitat age, breeding system and kinship in the ant *Formica fusca*. *Molecular Ecology*, vol. 13, pp. 1579–1588.
- Hirsh A. E., Gordon D. M. (2001): Distributed problem solving in social insects. *Annals of Mathematics and Artificial Intelligence*, vol. 31, pp. 199-221.
- Howard D. F., Tschinkel W. R. (1980): The effect of colony size and starvation on food flow in the fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 7, pp. 293-300.
- Howard D. F., Tschinkel W. R. (1981): The flow of food in colonies of the fire ant, *Solenopsis invicta*: a multifactorial study. *Physiological Entomology*, vol. 6, pp. 297-306.
- Hölldobler B. (1985): Liquid food transmission and antennation signals in Ponerine ants. *Israel Journal of Entomology*, vol. 19, pp. 89-99.
- Hölldobler B. (1986): Food robbing in ants, a form of interference competition. *Oecologia*, vol. 69, pp. 12-15.
- Hölldobler B., Wilson E. O. (1990): The ants. *Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA*.

- Huang M. H., Dornhaus A. (2008): A meta-analysis of ant social parasitism: host characteristics of different parasitism types and a test of Emery's rule. *Ecological Entomology*, vol. 33, pp. 589-596.
- Human K. G., Gordon D. M. (1999): Behavioral interactions of the invasive Argentine ant with native ant species. *Insectes sociaux*, vol. 46, pp. 159-163.
- Jackson G. P., Fox B. J. (1996): Comparison of regeneration following burning, clearing or mineral sand mining at Tomago, NSW: 2. Succession of ant assemblages in a coastal forest. *Australian Journal of Ecology*, vol. 21, pp. 200-216.
- Jackson D. E., Ratnieks F. L. (2006): Communication in ants. *Current Biology*, vol. 16, pp. 570-574.
- Járdán Cs., Gallé L., Margóczy K. (1993): Ant community composition in a Hungarian successional sand dune area. *Tiscia*, vol. 27, pp. 9-15.
- Johnson L. K., Hubbell S. P., Feener D. H. Jr. (1987): Defense of food supply by eusocial colonies. *American Zoologist*, vol. 27, pp. 347-358.
- Jurgensen M. F., Storer A. J., Risch A. C. (2005): Red wood ants in North America. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 42, pp. 235-242.
- Kanizsai O. (2009): Hangyaközösségek szerkezeti transzformációja heteromorf élőhelyen. *Diplomamunka, Szeged*, 63 oldal.
- Kanizsai O. (2012): The possible role of the different foraging behaviour of *Formica fusca* and *Camponotus vagus* (Hymenoptera: Formicidae) in promoting their plesiobiotic associations. *Acta Scientiarum Transylvanica*, vol. 20, pp. 5-20.
- Kanizsai O., Kaholek B., Gallé L. (2011): Small-scale foraging by *Camponotus vagus* and *Formica fusca* (preliminary results). *Entomologica Romanica*, vol. 16, pp. 57-58.
- Kanizsai O., Lőrinczi G., Gallé L. (2013): Nesting Associations without Interdependence: A Preliminary Review on Plesiobiosis in Ants. *Psyche*, Article ID 238602, 9 pages, doi:10.1155/2013/238602.
- Kanizsai O., Maák I., Lőrinczi G. (2014): The effect of laboratory colony condition on the trophallactic interactions of *Camponotus vagus* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* (közlésre elfogadva).
- Kaufmann E., Malsch A. K. F., Erle M., Maschwitz U. (2003): Compound nesting of *Strumigenys* sp. (Myrmicinae) and *Diacamma* sp. (Ponerinae), and other nesting

- symbioses of myrmicine and ponerine ants in Southern Asia. *Insectes Sociaux*, vol. 50, pp. 88-97.
- Keller L. (1991): Queen number, mode of colony founding, and queen reproductive success in ants (Hymenoptera Formicidae). *Ethology Ecology and Evolution*, vol. 3, pp. 307-316.
- Kutter H. (1950): Ueber eine neue, extrem parasitische Ameise. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, vol. 23, pp. 81-94.
- Kvamme T., Lønnve O. J. (2008): *Camponotus vagus* (Scopoli, 1763) (Hymenoptera, Formicidae) in Norway. *Norwegian Journal of Entomology*, vol. 55, pp. 105-108.
- Lebrun E. G., Feener D. H. Jr. (2006): When trade-offs interact: balance of terror enforces dominance discovery trade-off in a local ant assemblage. *Journal of Animal Ecology*, vol. 76, pp. 58-64.
- Lenoir A., D'Etterre P., Errard C., Hefetz A. (2001): Chemical Ecology and Social Parasitism in Ants. *Annual Review of Entomology*, vol. 46, pp. 573-599.
- Lessard J.-P., Dunn R. R., Sanders N. J. (2009): Temperature-mediated coexistence in temperate forest ant communities. *Insectes Sociaux*, vol. 56, pp.149-156.
- Levings S. C., Franks N. R. (1982): Patterns of nested dispersion in a tropical ground ant community. *Ecology*, vol. 63, pp. 338-344.
- Levings S. C., Traniello J. F. A. (1981): Territoriality, Nest Dispersion, and Community Structure in Ants. *Psyche*, vol. 88, pp. 265-320.
- Lőrinczi G.: Winter activity of *Prenolepis nitens* (Mayr, 1853) (Hymenoptera: Formicidae) in a Hungarian oak forest. *Kézirat*.
- MacArthur R. H., Levins R. (1967): The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, vol. 101, pp. 377-385.
- MacMahon J. A., Mull J. F., Crist T. O. (2000): Harvester Ants (*Pogonomyrmex* spp.): Their Community and Ecosystem Influences. *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 31, pp. 265-291.
- Mailleux A. C., Detrain C., Deneubourg J.-L. (2006): Starvation drives a threshold triggering communication. *Journal of Experimental Biology*, vol. 209, pp. 4224-4229.
- Majer J. D., Delabie J. H. C. (1994): Comparison of the ant communities of annually inundated and terra firme forests at Trombetas in the Brazilian Amazon. *Insectes Sociaux*, vol. 41, pp. 343-359.

- Markin G. P. (1970): Food distribution within laboratory colonies of the argentine ant, *Tridomyrmex humilis* (Mayr). *Insectes Sociaux*, vol. 17, pp. 127-158.
- Markó B. (2006): Nem territoriális hangyafajok (Hymenoptera: Formicidae) táplálkozási stratégiájának plasztikus jellege. PhD disszertáció, Szeged.
- Markó B., Czechowski W. (2004): *Lasius psammophilus* Seifert and *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) on sand dunes: conflicts and coexistence. *Annales Zoologici*, vol. 54, pp. 365-378.
- Menzel F., Blüthgen N. (2010): Parabiotic associations between tropical ants: equal partnership or parasitic exploitation? *Journal of Animal Ecology*, vol. 79, pp. 71-81.
- Menzel F., Linsenmair K. E., Blüthgen N. (2008): Selective interspecific tolerance in tropical *Crematogaster-Camponotus* associations. *Animal Behaviour*, vol. 75, pp. 837-846.
- Menzel F., Schmitt T., Blüthgen N. (2009): Intraspecific nestmate recognition in two parabiotic ant species: acquired recognition cues and low inter-colony discrimination. *Insectes Sociaux*, vol. 56, pp. 251-260.
- Menzel F., Staab M., Chung A. C., Gebauer G., Blüthgen N. (2011): Trophic ecology of parabiotic ants: Do the partners have similar food niches? *Austral Ecology*, vol. 37, pp. 537-546.
- Meskali M., Provost E., Bonavita-Cougourdan A., Clement J. L. (1995): Behavioural effects of an experimental change in the chemical signature of the ant *Camponotus vagus* (Scop.). *Insectes Sociaux*, vol. 42, pp. 347-358.
- Mizsei E. (2010): *Camponotus vagus* kolóniájának táplálék- és területhasznosítása. Szakdolgozat, Szeged.
- Morley D. W. (1945): Observations on some plesiobiotic colonies of ants (Hymenoptera), with notes on some other mixtobiotic colonies. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, vol. 20, pp. 1-4.
- Möglich M., Hölldobler B. (1975): Communication and orientation during foraging and emigration in the ant *Formica fusca*. *Journal of Comparative Physiology*, vol. 101, pp. 275-288.

- Nielsen M. G. (2000): Distribution of the ant (Hymenoptera: Formicidae) fauna in the canopy of the mangrove tree *Sonneratia alba* J. Smith in northern Australia. *Australian Journal of Entomology*, vol. 39, pp. 275–279.
- Orivel J., Errard C., Dejean A. (1997): Ant gardens: interspecific recognition in parabiogenic ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 40, pp. 87-93.
- Peck S. L., McQuaid B., Campbell C. L. (1998): Using Ant Species (Hymenoptera: Formicidae) as a Biological Indicator of Agrosystem Condition. *Environmental Entomology*, vol. 27, pp. 1102-1110.
- Perfecto I. (1994): Foraging behavior as a determinant of asymmetric competitive interaction between two ant species in a tropical agroecosystem. *Oecologia*, vol. 98, pp. 184-192.
- Pisarski B. (1978): Evolution of competitive behaviour in social insects. Proceedings of the 8th Symposium of the Social Insect Section, Polish Entomological Society, pp. 17-21.
- Porter S. D., Williams D. F., Patterson R. S., Fowler H. G. (1997): Intercontinental differences in the abundance of *Solenopsis* fire ants (Hymenoptera: Formicidae): escape from natural enemies? *Environmental Entomology*, vol. 26, pp. 373-384.
- Provecho Y., Josens R. (2009): Olfactory memory established during trophallaxis affects food search behaviour in ants. *Journal of Experimental Biology*, vol. 212, pp. 3221-3227.
- Punntila P., Haila Y., Pajunen T., Tukia H. (1991): Colonisation of Clearcut Forests by Ants in the Southern Finnish Taiga: A Quantitative Survey. *Oikos*, vol. 61, pp. 250-262.
- Punntila P., Haila Y., Niemelä J., Pajunen T. (1994): Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 31, pp. 131-144.
- Punntila P., Haila Y., Tukia H. (1996): Ant communities in taiga clearcuts: habitat effects and species interactions. *Ecography*, vol. 19, pp. 16-28.
- Putman R. J. (1994): *Community Ecology*. Kluwer Academic Publishers, Chapman and Hall, London.
- R Development Core Team (2012): *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org/>.

- Retana J., Cerdá X. (2000): Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia*, vol. 123, pp. 436-444.
- Richard F. J., Dejean A., Lachaud J. P. (2004): Sugary food robbing in ants: a case of temporal cleptobiosis. *Comptes Rendus Biologies*, vol. 327, pp. 509-517.
- Risser P. G. (1995): The Status of the Science Examining Ecotones. *BioScience*, vol. 45, pp. 318-325.
- Ryti R. T., Case T. J. (1984): Spatial arrangement and diet overlap between colonies of desert ants. *Oecologia*, vol. 62, pp. 401-404.
- Ryti R. T., Case T. J. (1986): Overdispersion of ant colonies: a test of hypotheses. *Oecologia*, vol. 69, pp. 446-453.
- Sakata H., Katayama N. (2001): Ant defence system: A mechanism organizing individual responses into efficient collective behavior. *Ecological Research*, vol. 16, pp. 395-403.
- Sanada S., Satoh T., Obara Y. (1997): Trophallaxis and genetic relationships among workers in colonies of the polygynous ant *Camponotus yamaokai*. *Ethology Ecology and Evolution*, vol. 9, pp. 149-158.
- Sanada S., Satoh T., Obara Y. (1999): How Average Relatedness Affects the Frequency of Trophallaxis between Workers in an Experimental Colony of the Polygynous Ant, *Camponotus yamaokai*. *Journal of Ethology*, vol. 16, pp. 43-48.
- Sanders C. J. (1970): The distribution of carpenter ant colonies in the spruce-fir forests of northwestern Ontario. *Ecology*, vol. 51, pp. 865-873.
- Savolainen R. (1990): Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polyctena*. *Ecological Entomology*, vol. 15, pp. 79-85.
- Savolainen R. (1991): Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 28, pp. 1-7.
- Savolainen R. (1994): Role of Food Supply in Structuring a Population of *Formica* Ants. *Journal of Animal Ecology*, vol. 63, pp. 756-764.
- Savolainen R., Vepsäläinen K. (1988): A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*, vol. 51, pp. 135-155.

- Savolainen R., Vepsäläinen K., Wuorenrinne H. (1989): Ant assemblages in the taiga biome: testing the role of territorial wood ants. *Oecologia*, vol. 81, pp. 481-486.
- Smith T. B., Wayne R. K., Girman D. J., Bruford M. W. (1997): A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science*, vol. 276, pp. 1855-1857.
- Sorensen A. A., Busch T. M., Vinson S. B. (1985): Control of food influx by temporal subcastes in the fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, vol. 17, pp. 191-198.
- Soroker V., Vienne C., Hefetz A. (1995): Hydrocarbon dynamics within and between nestmates in *Cataglyphis niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Chemical Ecology*, vol. 21, pp. 365-378.
- Soroker V., Fresneau D., Hefetz A. (1998): Formation of colony odor in ponerine ant *Pachycondyla apicalis*. *Journal of Chemical Ecology*, vol. 24, pp. 1077-1090.
- Sorvari J., Hakkarainen H. (2004): Habitat-related aggressive behaviour between neighbouring colonies of the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Animal Behaviour*, vol. 67, pp. 151-153.
- SPSS Inc. Released 2008. SPSS Statistics for Windows, Version 17.0. Chicago: SPSS Inc.
- Suarez A. V., Tsutsui N. D., Holway D. A., Case T. J. (1999): Behavioral and genetic differentiation between native and introduced populations of the Argentine ant. *Biological Invasions*, vol. 1, pp. 43-53.
- Talbot M. (1975): A list of the ants of the Edwin George Reserve, Livingston Country, Michigan. *The Great Lakes Entomologist*, vol. 8, pp. 245-246.
- Tanner C. J. (2006): Numerical assessment affects aggression and competitive ability: a team-fighting strategy for the ant *Formica xerophila*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, vol. 273, pp. 2737-2742.
- Thomas M. L. (2002): Nest site selection and longevity in the ponerine ant *Rhytidoponera metallica* (Hymenoptera, Formicidae). *Insectes Sociaux*, vol. 49, pp. 147-152.
- Tilman D. (2000): Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, vol. 405, pp. 208-211.
- Traniello J. F. A. (1987): Comparative foraging ecology of north temperate ants: the role of worker size and cooperative foraging in prey selection. *Insectes Sociaux*, vol. 34, pp. 118-130.

- Traniello J. F. A. (1989): Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology*, vol. 34, pp. 191-210.
- Tschinkel W. R. (1987): Seasonal life history and nest architecture of a winter-active ant, *Prenolepis imparis*. *Insectes Sociaux*, vol. 34, pp. 143-164.
- Vepsäläinen K., Pisarski B. (1982): Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 19, pp. 327-335.
- Vepsäläinen K., Savolainen R., Tiainen J., Vilén J. (2000): Successional changes of ant assemblages: from virgin and ditched bogs to forests. *Annales Zoologici Fennici*, vol. 37, pp. 135-149.
- Wallis D. I. (1961): Food-sharing behaviour of the ants *Formica sanguinea* and *Formica fusca*. *Behaviour*, vol. 17, pp. 17-47.
- Wallis D. I. (1962a): The relationship between hunger, activity and worker function in an ant colony. *Proceedings of the Zoological Society of London*, vol. 139, pp. 589-605.
- Wallis D. I. (1962b): Aggressive behaviour in the ant, *Formica fusca*. *Animal Behaviour*, vol. 10, pp. 267-274.
- Wallis D. I. (1964): The Foraging Behaviour of the Ant, *Formica fusca*. *Behaviour*, vol. 23, pp. 149-176.
- Wasmann E. (1891): Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. *Aschendorffschen Buchdruckerei, Münster*, vii + pp. 262.
- Wheeler W. M. (1901): The compound and mixed nests of American ants. *American Naturalist*, vol. 35, pp. Part II+III, 513-539, 791-818.
- Wheeler W. M. (1905): An annotated list of the ants of New Jersey. *Bulletin American Museum of Natural History*, vol. 21, pp. 371-403.
- Wheeler W. M. (1910): Ants: their Structure, Development and Behavior. *Columbia University Press, New York*.
- Wheeler W. M. (1917): The mountain ants of Western North America. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, vol. 52, pp. 457-569.
- Wilson E. O. (1971): The Insectes Societies. *Harvard University Press, Cambridge, MA*.
- Wilson E. O. (1984): Tropical social parasites in the ant génusz *Pheidole*, with an analysis of the anatomical parasitic syndrome (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, vol. 31, pp. 316-334.

- Wilson E. O., Hölldobler B. (2005): The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, vol. 102, pp. 7411–7414.
- Włodarczyk T., Żmihorski M., Olczyk A. (2009): Ants inhabiting stumps on clearcuts in managed forest in western Poland. *Entomologica Fennica*, vol. 20, pp. 121-128.
- Zinck L., Hora R. R., Châline N., Jaisson P. (2007): Low intraspecific aggression level in the polydomous and facultative polygynous ant *Ectatomma tuberculatum*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, vol. 126, pp. 211-216.

Összefoglalás

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

1.1. A két fajra jellemző fészekdenzitás és a fészkek términtázata

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

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

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

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

1.3. A pleziobiotikus fészekkapcsolat kialakulásáért felelős háttértényezők

Két háttértényező szerepe emelhető ki a pleziobiotikus asszociációk kialakulása szempontjából, az alkalmas fészkelőhelyek hiánya és az elérhető táplálékforrások mennyisége. Ez utóbbi szignifikáns hatással van a kolóniák reprodukciójára és

abundanciájára. Nagy kolóniadenzitás esetén a táplálékforrások szomszéd kolóniák általi kiaknázása sokkal intenzívebb, mely nagyobb mortalitást eredményezhet, elsősorban a fiatal kolóniák körében. A táplálékspektrum átfedő jellege jelentősen növeli a populáción belüli kompetíció erősségét, mely az által is csökkenthető, ha a kolóniák a heterospecifikus kolóniákhoz fészkelnek közelebb a fajazonos kolóniákkal szemben. Ilyen elven a pleziobiotikus asszociációk kialakulása szempontjából a populáción belüli kompetíció szerepe is kiemelhető, míg a populációk közötti kompetíció erőssége a pleziobiotikus kapcsolatok perzisztenciáját befolyásolhatja.

1.4. A pleziobiotikus fészkek száma az eltérő faállományú erdőfoltokban

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

1.5. A két faj fészkelőhely preferenciája

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

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

A *F. fusca* és a *C. vagus* dolgozók közötti agresszivitás jelenlétét nem befolyásolta a fészkeik közötti távolság, a két faj dolgozói között elvégzett 40 tesztből csupán 12 alkalommal figyeltem meg agresszív megnyilvánulást, melynek kiváltó okát más háttértényezők eredményezhetik, nem a távolság (pl: kolónianagyság). Eltérő fészkekből származó *F. fusca*–*F. fusca* dolgozók között egyetlen alkalommal sem tapasztaltam

agresszív interakciót, sem az egymáshoz közeli, sem az egymástól távol elhelyezkedő fészkek egyedei között. Ezzel szemben az eltérő fészekből származó *C. vagus* dolgozók közötti agresszivitás jelenlétét szignifikánsan befolyásolta a fészkek közötti távolság, az egymástól távol fészkelő kolóniák dolgozói között volt csak jellemző az agresszív megnyilvánulás.

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

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

2. A vizsgált fajok populációinak közösségi szintű beágyazottsága

2.1. A hangyaközösség összetétele a két faj természetes élőhelyén

A talajcsapdás mintavételek révén összesen 18 különböző hangyafaj egyedeinek jelenlétét sikerült kimutatni. A mintavételek alapján a *F. fusca* a legnagyobb egyedszámú mindhárom típusú élőhelyen. A fenyves erdőfoltokban a *F. fusca* mellett a *Lasius platythorax* dolgozói kerültek nagy arányban a csapdádba, a nyaras erdőfoltokban a *Myrmica sabuleti* és *Lasius niger* emelhető ki, míg a szegélyterületeken a *F. fusca* mellett nagyobb relatív arány jellemzi a *Myrmica sabuleti* és *Tapinoma subboreale* fajokat.

2.2. A két célfaj populációira jellemző relatív közösségbeli egyedszám

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

relatív közösségbeli abundanciájának köszönhetően a szubmisszív fajok is nagyobb abundanciát értek el.

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

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

3. A két faj populációi koegzisztenciájának háttérmechanizmusai

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

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

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

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

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

különbség, viszont szignifikánsnak bizonyult a különbség a jól táplált *C. vagus* és *F. fusca* kolóniák között: a jól táplált *F. fusca* dolgozók látogatták nagyobb arányban a csalétkeket.

3.2. A két faj kolóniáinak táplálkozási viselkedése kis léptékben

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

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

3.3. A két faj dolgozóinak viselkedése kompetitív helyzetben

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

4. A *C. vagus* dolgozók közötti trofallaxisok

4.1. A táplálékgyűjtő dolgozók közötti trofallaxis gyakorisága

C. vagus esetén a csalétek óránkénti átlagos látogatottsága (csalétekre érkezések száma) és a trofallaxisok óránkénti átlagos száma ugyanazon kísérletek során hasonló értéket vesz fel, nem tapasztaltam szignifikáns különbséget sem az éheztetett, sem a jól táplált kolóniák esetén. Éheztetett kolóniáknál óránként átlagosan 158 trofallaxis történt a dolgozók között, míg a jól táplált kolóniák dolgozói között átlagosan 68 trofallaktikus interakció volt az aréna területén.

4.2. A dolgozók közötti trofallaxisok óránkénti dinamikája

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

4.3. Az egyes interakciók időtartama és annak gyakorisági eloszlása

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

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

4.4. A résztvevő partnerek száma

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

4.5. A résztvevő partnerek méreteloszlása

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

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

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

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

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

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

táplált kolóniák dolgozói között az “informális” típus aránya volt magasabb. A táplálékgyűjtő dolgozók közötti trofallaxisok révén megvalósul az információáramlás a táplálék helyzetéről, minőségéről és a kolónia igényeiről, mely elősegíti a *C. vagus* kolóniák optimális táplálkozási viselkedését. A két trofallaxis típus egymáshoz viszonyított gyakorisági aránya szolgáltat információkat a táplálékgyűjtő dolgozók számára a kolónia aktuális tápláltsági állapotáról, elősegítve a változó körülményekhez való gyors alkalmazkodást.

Summary

1. Background factors, spatial pattern and density of nests of F. fusca and C. vagus in different forest habitats

1.1. Spatial pattern of nests and the mean nest density of *F. fusca* and *C. vagus*

Within the plots without the nest of *C. vagus* the mean nest density of *F. fusca* was 15 nests/100 m², whereas within the plots where *C. vagus* occurred also, the mean nest density of *F. fusca* decreased to a lower nest density (7 nests/100 m²). The nest density of *C. vagus* was 7 nests/100 m², too. When the nest density of the two species was the same, the *F. fusca* nested significantly closer to *C. vagus* than to the conspecific colonies. Field observations carried out in the next year revealed a similar mean nest density of *F. fusca* (8/100 m²), while the mean nest density of *C. vagus* was much lower (1.75/100 m²) than as it was found in the previous year. The nest density of *F. fusca* was significantly higher than that of *C. vagus* in the patches of both pine and poplar forests. The nest density of *F. fusca* was similar in both pine and poplar forests, whereas the nest density of *C. vagus* was significantly higher in pine forest patches. The age of forest patches were significantly correlated with nest densities. The measured patches represented a relative early successional stage and the lack of territorial competitor species contributed to higher nest densities of subordinated ant species. The joint spatial arrangement of the two species' nests represented random dispersity, which may cause by the random distribution of the suitable nesting sites. On the basis of the frequency-distribution of the distances measured between the nests of heterospecific colonies, the distance is smaller than 2 m at a 15.28% rate.

1.2. The frequency of plesiobiotic association between *F. fusca* and *C. vagus*

The number of the *C. vagus* nests within plots influenced significantly the number of quasi plesiobiotic nests. The number of true plesiobiotic nests was similar in the different forest habitats; we found altogether 10 true plesiobiotically associated nests/1000 m². Furthermore we found fertilised gyne of *C. vagus* inside two nests of *F. fusca*.

1.3. Driving forces of the formation of plesiobiotic associations

Two main habitat properties may contribute to the formation of plesiobiotic associations: the scarcity of suitable nesting sites as a forcing factor and the sufficient amount of food sources available, which significantly influence the abundance and reproductivity of ant colonies. When colony density is high, the depletion of food resources by neighbouring colonies may be more intensive, resulting in an increased mortality, especially in the case of incipient colonies. The overlap in diet can enhance intraspecific competition, which may force colonies into the vicinity of heterospecific nests. Therefore, strong intraspecific competition can also contribute to the formation of plesiobiotic associations, especially when colony density is high.

1.4. Number of plesiobiotic nests within the different forest habitats

Nest density of both plesiobiont was higher in pine forest patches and the number of quasi plesiobiotically associated nests was higher within these habitats also. However, the difference in the number of both the quasi and the true plesiobiotic nests between the two forest types was not significant. The correlation between the number of *F. fusca* nests and the number of quasi plesiobiotic nests was not significant, while the number of *C. vagus* nests significantly influenced the density of quasi plesiobiotically associated nests.

1.5. Preferred type of nesting shelters and the differences in nesting preference between the two species

Colonies of *Camponotus vagus* constructed their nests exclusively in logs and tree trunks, similar to other members of the *Camponotus* genus. On the other hand, *F. fusca*, although preferring trunks and logs, was able to create nests even in the leaf-litter and in the soil. There were significant differences between the nest preference of the two species regarding the width and decaying level of occupied logs.

1.6. Distances between heterospecific nests and the level of aggression

There was no distance-dependent regularity regarding the aggression between *F. fusca* and *C. vagus* workers, we observed 12 aggressive interactions only from the 40 tests between the workers of the two species. No aggressive interactions were observed between conspecific workers of *F. fusca* either from neighbouring or from distant nests,

while the distance between the *C. vagus* nests significantly influenced the aggression between conspecific workers, aggressive interactions were observed between workers from distant nests.

1.7. The rate of the workers of *F. fusca* and *C. vagus* co-occurrence on baits around plesiobiotic nests

A lower co-occurrence rate of the workers of *F. fusca* and *C. vagus* was observed around a nest of *F. fusca* surrounded by three neighbouring nests of *C. vagus* (quasi plesiobiotic nest). On the other hand, a higher co-occurrence was observed around a nest of *F. fusca* that was in a truly plesiobiotic relationship with only one nest of *C. vagus*. According to the baiting experiments around this plesiobiotic nest, the highest co-occurrence at community level was between *F. fusca* and *C. vagus*.

2. *The structure of the ant community within the measured habitats*

2.1. Composition of the ant community in natural habitats of the two species

The diversity and abundance of epigaeic ant species were determined across three habitats including pine and poplar forest patches and the edges that separate these forest fragments. 18 species of ants were identified, which belonged to three different subfamilies and 8 genera. Among the collected species, the submissive *F. fusca* was the most abundant in each habitat type. Beside *F. fusca*, *Lasius platythorax* was the most abundant species in the managed pine plantations, while *Myrmica sabuleti* and *Lasius niger* were abundant species in poplar forest patches. In edges, *Myrmica sabuleti* and *Tapinoma subboreale* were the most abundant species after *F. fusca*.

2.2. Relative abundance of the two species

Pitfall traps collected altogether 4771 ant individuals. Barber-trap catches of ants were similar in each habitat type. Among the collected species, *F. fusca* was the most abundant in each habitat type. The number of the collected workers of *F. fusca* was more than 53 % (2569 individuals) of the whole pitfall-trap catches of ants, whereas the number of collected *C. vagus* workers was about 2 % (99 individuals) of the collected ants.

2.3. The diversity of the ant community and the structure of vegetation across the three habitat types

On the basis of the assessed vegetation cover, the vegetation structure of edges differed significantly from the habitat structure of pine and poplar forest patches. According to this, the community composition of ants significantly differed in edges than in forest patches. We measured the highest diversity in edges, all species which were collected with the traps occurred in boundary habitats.

3. Background factors of the coexistence of *F. fusca* and *C. vagus* colonies

3.1. Foraging strategies of *F. fusca* and *C. vagus*, similarities and differences

The success in discovery of food baits was not influenced by the quality of food or the starving condition of the colonies, neither in *C. vagus*, nor in *F. fusca*. There was not significant difference between the two species regarding the time of the first discovery of baits.

The attendance of baits by *F. fusca* workers was not influenced by the complexity of food; they visited both type of food at a similar rate. Although preliminary experiments demonstrated that the complexity of food influences the attendance of baits by *C. vagus*, the new results represents that it had no significant effect.

F. fusca workers spent a similar time interval on different types of food, whereas *C. vagus* workers spent significantly longer time on complex food baits in 2011, and spent longer time on simply food in 2012. Generally *C. vagus* foragers spent significantly shorter time interval on food baits than *F. fusca* foragers.

There was no significant difference between starved and fed *F. fusca* colonies in connection with the hourly attendance of baits by foragers. The foragers of starved and fed *F. fusca* colonies visited the baits in similar proportion. In contrast, *C. vagus* foragers of starved colonies visited the baits more frequently than foragers of fed colonies. There was significant difference between fed *C. vagus* and fed *F. fusca* colonies. The foragers of fed *F. fusca* colonies visited the baits more frequently than fed *C. vagus* foragers. In contrast, the starved *F. fusca* and *C. vagus* foragers visited the baits in a similar proportion.

3.2. Foraging of *F. fusca* and *C. vagus* in small-scale

The arrival rate on food baits by *C. vagus* workers was not influenced by the tested small-scale distance of baits in the foraging arena neither in starved nor in fed condition. In contrast, the arrival rate on baits by *F. fusca* workers was altered even by the tested small-scale distance of baits, the number of arriving *F. fusca* workers decreased significantly with the increasing distance of baits both in starved and fed condition.

3.3. The competitive behaviour of *F. fusca* and *C. vagus*

The former exclusive exploitation of food by *F. fusca* promoted that the number of its workers increased on baits. After the appearance of *C. vagus* workers, the number of *F. fusca* workers decreased significantly in the foraging arena, a competitive exclusion was observed on baits. During the observation the co-occurrence of the heterospecific workers on baits was only 13 occasion from 132.

4. Trophallaxis between the foragers of *C. vagus*

4.1. The frequency of trophallaxis between foragers

The hourly attendance of baits by foragers and the number of trophallaxis between them were similar both in starved and fed colonies. The mean number of trophallaxis between starved workers (≈ 158) was significantly higher than that of fed workers (≈ 68) per experiment.

4.2. The dynamics of trophallactic interactions

The dynamics of trophallactic events was similar under starving and satiated conditions; both tendencies showed significant quadratic curve fit with a maximum point of the curve. There were significant differences between the starved and satiated colonies with regard to the mean number of trophallactic interactions within the 5 minutes intervals of the experiments, more interactions were between starved foragers.

4.3. The duration of trophallaxis and the frequency distribution of the different duration interactions

The duration of trophallactic events lasted from 1 to 181 mp with a mean of 16.68 mp. The frequency-distribution of the different duration trophallactic interactions showed an exponential trend, where the short interval trophallactic events were more frequent than the longer ones, both in starved and satiated colonies. The duration of interactions was significantly influenced by the colony condition, the number of partners and the size-class distribution of partners.

Short term “informal” trophallaxis was more frequent in fed colonies, whereas the prolonged “regurgitational” type was more frequent in satiated colonies.

4.4. The number of trophallactic partners

In the case of starved colonies, 2-5 workers participated in each trophallactic event, but more than 88 % of the analyzed cases took place between 2 workers. In the case of satiated colonies, 2-3 workers participated in each trophallactic event, and more than 98 % of the analysed cases were between 2 workers. The starvation level of colonies significantly influenced the number of participants in trophallactic interactions.

4.5. Size-class distribution of trophallactic partners

Most of the trophallactic interactions involving two partners occurred between the medium size-class workers in both the starved and satiated colonies. Trophallaxes were initiated mostly by the small size-class workers when their partner belonged to the medium size-class, while the initiators of interactions were mostly the large workers when their partner was a small or medium size-class worker.

4.6. The effects of colony condition on trophallactic interactions

The mean number of trophallaxis between starved workers (≈ 158) was significantly higher than that of fed workers (≈ 68) per experiment. There were significant differences between the starved and satiated colonies with regard to the mean number of trophallactic interactions within the 5 minutes intervals of the experiments. The duration of interactions was significantly influenced by the colony condition, whereas there were no

significant differences between the starved and satiated colonies regarding the size-class distribution of trophallactic partners.

4.7. The role of trophallaxis in information-flow among foragers

We observed a higher number of prolonged interactions between foragers from starved colonies than from satiated ones, although short-term interactions were more frequent in both colony conditions. Different rates of the short term and prolonged interactions may provide information about the current nutritional requirements of the colony, enhancing the speed and efficiency of colony responses to feeding stress. Frequent short term trophallaxis may not only contribute to a high level of cooperation during retrieval of food among foragers, but also maintain the integration of colony members even outside their nest.

A doktori dolgozat témájából készült cikkek, előadások és poszterek jegyzéke

- Kanizsai O., Kaholek B., Gallé L. (2011): Small-scale foraging by *Camponotus vagus* and *Formica fusca* (preliminary results). *Entomologica Romanica*, vol. 16, pp. 57-58.
- Kanizsai O. (2012): The possible role of the different foraging behaviour of *Formica fusca* and *Camponotus vagus* (Hymenoptera: Formicidae) in promoting their plesiobiotic associations. *Acta Scientiarum Transylvanica*, vol. 20, pp. 5-20.
- Kanizsai O., Lőrinczi G., Gallé L. (2013): Nesting Associations without Interdependence: A Preliminary Review on Plesiobiosis in Ants. *Psyche*, Article ID 238602, 9 pages, doi:10.1155/2013/238602.
- Kanizsai O., Maák I., Lőrinczi G. (2014): The effect of laboratory colony condition on the trophallactic interactions of *Camponotus vagus* (Hymenoptera: Formicidae). *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* (közlésre elfogadva).
- Gallé L., Kanizsai O., Maák I., Lőrinczi G. (2014): Close nesting association of two ant species in artificial shelters: Results from a long-term experiment. *Acta Zoologica Academia Scientiarum Hungaricae* (közlésre benyújtva).
- Gallé R., Kanizsai O., Ács V., Molnár B. (2014b): FUNCTIONING OF ECOTONES- Spiders and ants of edges between native and non-native forest plantations. *Polish Journal of Ecology* (közlésre elfogadva).
- 2011. 4. Central European Workshop of Myrmecology (CEWM): Small-scale foraging by *Camponotus vagus* and *Formica fusca* (preliminary results) (poszter)
- 2012. 4. Kárpát-medencei Műrmekológus Szimpózium (MÜSZI): A pleziobiotikus kapcsolatban lévő *Formica fusca* (Linnaeus, 1758) és *Camponotus vagus* (Scopoli, 1763) kolóniák koegzisztenciája és a pleziobiózis kialakulásának lehetséges háttértényezői (előadás)
- 2012. 5. Congress European Sessions of the I.U.S.S.I.: The coexistence of the plesiobiotically associated colonies of *Formica fusca* and *Camponotus vagus* (poszter)
- 2012. (12.06.) Tudományos szeminárium (Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék): A pleziobiózis, valamint a hangyafajok közötti

asszociációk formái. A *Formica fusca* és a *Camponotus vagus* fajok közötti pleziobiózis vizsgálata.

Egyéb myrmekológiai témájú előadás és közlemény

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

Függelék 1. A kísérleti aréna beosztása

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 5 | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 | 35 | 40 | 45 | 50 | 55 | 60 | 65 | 70 | 75 | 80 | 85 | 90 | 95 | 100 | 105 | 110 | 115 | 120 | 125 | 130 | 135 | 140 | 145 | 150 | 155 | 160 | 165 | 170 | 175 | 180 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 30 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | 30 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 25 | 37 | 38 | 39 | 40 | 41 | 42 | 43 | 44 | 45 | 46 | 47 | 48 | 49 | 50 | 51 | 52 | 53 | 54 | 55 | 56 | 57 | 58 | 59 | 60 | 61 | 62 | 63 | 64 | 65 | 66 | 67 | 68 | 69 | 70 | 71 | 72 | 25 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 20 | 73 | 74 | 75 | 76 | 77 | 78 | 79 | 80 | 81 | 82 | 83 | 84 | 85 | 86 | 87 | 88 | 89 | 90 | 91 | 92 | 93 | 94 | 95 | 96 | 97 | 98 | 99 | 100 | 101 | 102 | 103 | 104 | 105 | 106 | 107 | 108 | 20 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 15 | 109 | 110 | 111 | 112 | 113 | 114 | 115 | 116 | 117 | 118 | 119 | 120 | 121 | 122 | 123 | 124 | 125 | 126 | 127 | 128 | 129 | 130 | 131 | 132 | 133 | 134 | 135 | 136 | 137 | 138 | 139 | 140 | 141 | 142 | 143 | 144 | 15 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 10 | 145 | 146 | 147 | 148 | 149 | 150 | 151 | 152 | 153 | 154 | 155 | 156 | 157 | 158 | 159 | 160 | 161 | 162 | 163 | 164 | 165 | 166 | 167 | 168 | 169 | 170 | 171 | 172 | 173 | 174 | 175 | 176 | 177 | 178 | 179 | 180 | 10 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 5 | 181 | 182 | 183 | 184 | 185 | 186 | 187 | 188 | 189 | 190 | 191 | 192 | 193 | 194 | 195 | 196 | 197 | 198 | 199 | 200 | 201 | 202 | 203 | 204 | 205 | 206 | 207 | 208 | 209 | 210 | 211 | 212 | 213 | 214 | 215 | 216 | 5 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 0 | E | 217 | 218 | 219 | 220 | 221 | 222 | 223 | 224 | 225 | 226 | 227 | 228 | 229 | 230 | 231 | 232 | 233 | 234 | 235 | 236 | 237 | 238 | 239 | 240 | 241 | 242 | 243 | 244 | 245 | 246 | 247 | 248 | 249 | 250 | 251 | 252 | 0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 5 | 253 | 254 | 255 | 256 | 257 | 258 | 259 | 260 | 261 | 262 | 263 | 264 | 265 | 266 | 267 | 268 | 269 | 270 | 271 | 272 | 273 | 274 | 275 | 276 | 277 | 278 | 279 | 280 | 281 | 282 | 283 | 284 | 285 | 286 | 287 | 288 | 5 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 10 | 289 | 290 | 291 | 292 | 293 | 294 | 295 | 296 | 297 | 298 | 299 | 300 | 301 | 302 | 303 | 304 | 305 | 306 | 307 | 308 | 309 | 310 | 311 | 312 | 313 | 314 | 315 | 316 | 317 | 318 | 319 | 320 | 321 | 322 | 323 | 324 | 10 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 15 | 325 | 326 | 327 | 328 | 329 | 330 | 331 | 332 | 333 | 334 | 335 | 336 | 337 | 338 | 339 | 340 | 341 | 342 | 343 | 344 | 345 | 346 | 347 | 348 | 349 | 350 | 351 | 352 | 353 | 354 | 355 | 356 | 357 | 358 | 359 | 360 | 15 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 20 | 361 | 362 | 363 | 364 | 365 | 366 | 367 | 368 | 369 | 370 | 371 | 372 | 373 | 374 | 375 | 376 | 377 | 378 | 379 | 380 | 381 | 382 | 383 | 384 | 385 | 386 | 387 | 388 | 389 | 390 | 391 | 392 | 393 | 394 | 395 | 396 | 20 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 25 | 397 | 398 | 399 | 400 | 401 | 402 | 403 | 404 | 405 | 406 | 407 | 408 | 409 | 410 | 411 | 412 | 413 | 414 | 415 | 416 | 417 | 418 | 419 | 420 | 421 | 422 | 423 | 424 | 425 | 426 | 427 | 428 | 429 | 430 | 431 | 432 | 25 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 30 | 433 | 434 | 435 | 436 | 437 | 438 | 439 | 440 | 441 | 442 | 443 | 444 | 445 | 446 | 447 | 448 | 449 | 450 | 451 | 452 | 453 | 454 | 455 | 456 | 457 | 458 | 459 | 460 | 461 | 462 | 463 | 464 | 465 | 466 | 467 | 468 | 30 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 5 | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 | 35 | 40 | 45 | 50 | 55 | 60 | 65 | 70 | 75 | 80 | 85 | 90 | 95 | 100 | 105 | 110 | 115 | 120 | 125 | 130 | 135 | 140 | 145 | 150 | 155 | 160 | 165 | 170 | 175 | 180 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Az aréna beosztása, valamint az 5x5 cm² területű négyzetek sorszámai. A 217-es sorszámú négyzetnél volt az arénába vezető bejárat ill. a csatlakoztatott fészkek kijárata. A csalilapok lehelyezése minden harmadba random mintavétel szerinti elrendezés alapján történt.

Függelék 2. Az összes napjainking megfigyelt pleziobionta hangyafaj

| | Pleziobionták | Alcsalád | Génusz | Hány fajjal alakított ki pleziobiotikus kapcsolatot |
|----|----------------------------------|----------------|----------------------|---|
| 1 | <i>Aphaenogaster subterranea</i> | Myrmicinae | <i>Aphaenogaster</i> | 1 |
| 2 | <i>Camponotus fallax</i> | Formicinae | <i>Camponotus</i> | 1 |
| 3 | <i>Camponotus festinatus</i> | Formicinae | <i>Camponotus</i> | 2 |
| 4 | <i>Camponotus herculeanus</i> | Formicinae | <i>Camponotus</i> | 2 |
| 5 | <i>Camponotus ligniperdus</i> | Formicinae | <i>Camponotus</i> | 1 |
| 6 | <i>Camponotus modoc</i> | Formicinae | <i>Camponotus</i> | 1 |
| 7 | <i>Camponotus pennsylvanicus</i> | Formicinae | <i>Camponotus</i> | 1 |
| 8 | <i>Camponotus sansabeanus</i> | Formicinae | <i>Camponotus</i> | 2 |
| 9 | <i>Camponotus vagus</i> | Formicinae | <i>Camponotus</i> | 1 |
| 10 | <i>Camponotus yogi</i> | Formicinae | <i>Camponotus</i> | 1 |
| 11 | <i>Formica aquilonia</i> | Formicinae | <i>Formica</i> | 2 |
| 12 | <i>Formica cunicularia</i> | Formicinae | <i>Formica</i> | 3 |
| 13 | <i>Formica fusca</i> | Formicinae | <i>Formica</i> | 12 |
| 14 | <i>Formica fuscocinerea</i> | Formicinae | <i>Formica</i> | 1 |
| 15 | <i>Formica gnava</i> | Formicinae | <i>Formica</i> | 2 |
| 16 | <i>Formica japonica</i> | Formicinae | <i>Formica</i> | 1 |
| 17 | <i>Formica lugubris</i> | Formicinae | <i>Formica</i> | 1 |
| 18 | <i>Formica rufa</i> | Formicinae | <i>Formica</i> | 1 |
| 19 | <i>Formica sanguinea</i> | Formicinae | <i>Formica</i> | 2 |
| 20 | <i>Formica subaenescens</i> | Formicinae | <i>Formica</i> | 1 |
| 21 | <i>Formica truncorum</i> | Formicinae | <i>Formica</i> | 1 |
| 22 | <i>Lasius brunneus</i> | Formicinae | <i>Lasius</i> | 1 |
| 23 | <i>Lasius flavus</i> | Formicinae | <i>Lasius</i> | 8 |
| 24 | <i>Lasius minutus</i> | Formicinae | <i>Lasius</i> | 1 |
| 25 | <i>Lasius nearcticus</i> | Formicinae | <i>Lasius</i> | 1 |
| 26 | <i>Lasius niger</i> | Formicinae | <i>Lasius</i> | 4 |
| 27 | <i>Lasius platythorax</i> | Formicinae | <i>Lasius</i> | 4 |
| 28 | <i>Lasius psammophilus</i> | Formicinae | <i>Lasius</i> | 2 |
| 29 | <i>Lasius sabularum</i> | Formicinae | <i>Lasius</i> | 1 |
| 30 | <i>Lasius umbratus</i> | Formicinae | <i>Lasius</i> | 3 |
| 31 | <i>Leptothorax acervorum</i> | Myrmicinae | <i>Leptothorax</i> | 1 |
| 32 | <i>Leptothorax calderoni</i> | Myrmicinae | <i>Leptothorax</i> | 1 |
| 33 | <i>Leptothorax muscorum</i> | Myrmicinae | <i>Leptothorax</i> | 2 |
| 34 | <i>Monomorium minimum</i> | Myrmicinae | <i>Monomorium</i> | 5 |
| 35 | <i>Myrmecina americana</i> | Myrmicinae | <i>Myrmecina</i> | 4 |
| 36 | <i>Myrmecina graminicola</i> | Myrmicinae | <i>Myrmecina</i> | 1 |
| 37 | <i>Myrmica pinetorum</i> | Myrmicinae | <i>Myrmica</i> | 1 |
| 38 | <i>Myrmica rubra</i> | Myrmicinae | <i>Myrmica</i> | 4 |
| 39 | <i>Myrmica ruginodis</i> | Myrmicinae | <i>Myrmica</i> | 1 |
| 40 | <i>Myrmica scabrinodis</i> | Myrmicinae | <i>Myrmica</i> | 1 |
| 41 | <i>Pachycondyla harpax</i> | Ponerinae | <i>Pachycondyla</i> | 3 |
| 42 | <i>Pheidole picea</i> | Myrmicinae | <i>Pheidole</i> | 3 |
| 43 | <i>Plagiolepis taurica</i> | Formicinae | <i>Plagiolepis</i> | 2 |
| 44 | <i>Pogonomyrmex barbatus</i> | Myrmicinae | <i>Pogonomyrmex</i> | 1 |
| 45 | <i>Polyergus rufescens</i> | Formicinae | <i>Polyergus</i> | 1 |
| 46 | <i>Ponera coarctata</i> | Ponerinae | <i>Ponera</i> | 1 |
| 47 | <i>Ponera pennsylvanica</i> | Ponerinae | <i>Ponera</i> | 1 |
| 48 | <i>Strumigenys pergandei</i> | Myrmicinae | <i>Strumigenys</i> | 1 |
| 49 | <i>Tapinoma ambiguum</i> | Dolichoderinae | <i>Tapinoma</i> | 2 |
| 50 | <i>Temnothorax andrei</i> | Myrmicinae | <i>Temnothorax</i> | 1 |
| 51 | <i>Tetramorium caespitum</i> | Myrmicinae | <i>Tetramorium</i> | 2 |
| 52 | <i>Tetramorium tsushimae</i> | Myrmicinae | <i>Tetramorium</i> | 1 |

Függelék 3. Az összes napjainking megfigyelt pleziobiotikus fajpár

| Pleziobiotikus fajpárok | | Pleziobiotikus fajpárok | |
|----------------------------------|----------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| <i>Aphaenogaster subterranea</i> | <i>Camponotus ligniperdus</i> | <i>Lasius platythorax</i> | <i>Formica fusca</i> |
| <i>Camponotus fallax</i> | <i>Lasius brunneus</i> | | <i>Lasius flavus</i> |
| <i>Camponotus festinatus</i> | <i>Monomorium minimum</i> | | <i>Myrmica rubra</i> |
| | <i>Pachycondyla harpax</i> | <i>Camponotus herculeanus</i> | |
| <i>Camponotus herculeanus</i> | <i>Formica fusca</i> | <i>Lasius psammophilus</i> | <i>Tetramorium caespitum</i> |
| | <i>Lasius platythorax</i> | | <i>Plagiolepis taurica</i> |
| <i>Camponotus ligniperdus</i> | <i>Aphaenogaster subterranea</i> | <i>Lasius sabularum</i> | <i>Lasius umbratus</i> |
| <i>Camponotus modoc</i> | <i>Leptothorax calderoni</i> | <i>Lasius umbratus</i> | <i>Formica sanguinea</i> |
| <i>Camponotus pennsylvanicus</i> | <i>Formica subaenescens</i> | | <i>Polyergus rufescens</i> |
| <i>Camponotus sansabeanus</i> | <i>Monomorium minimum</i> | | <i>Lasius sabularum</i> |
| | <i>Pachycondyla harpax</i> | <i>Leptothorax acervorum</i> | <i>Formica fusca</i> |
| <i>Camponotus vagus</i> | <i>Formica fusca</i> | <i>Leptothorax calderoni</i> | <i>Camponotus modoc</i> |
| <i>Camponotus yogi</i> | <i>Temnothorax andrei</i> | <i>Leptothorax muscorum</i> | <i>Myrmica rubra</i> |
| <i>Formica aquilonia</i> | <i>Formica fusca</i> | | <i>Formica rufa</i> |
| | <i>Formica cunicularia</i> | <i>Lasius flavus</i> | <i>Monomorium minimum</i> |
| <i>Lasius flavus</i> | | <i>Pogonomyrmex barbatus</i> | |
| <i>Plagiolepis taurica</i> | | <i>Camponotus festinatus</i> | |
| <i>Tetramorium caespitum</i> | | <i>Camponotus sansabeanus</i> | |
| <i>Formica fusca</i> | <i>Myrmica rubra</i> | <i>Myrmecina americana</i> | <i>Formica gnava</i> |
| | <i>Myrmica ruginodis</i> | | <i>Myrmica pinetorum</i> |
| | <i>Tetramorium caespitum</i> | | <i>Pheidole picea</i> |
| | <i>Leptothorax acervorum</i> | | <i>Ponera pennsylvanica</i> |
| | <i>Lasius flavus</i> | <i>Formica gnava</i> | |
| | <i>Lasius platythorax</i> | <i>Myrmecina graminicola</i> | <i>Ponera coarctata</i> |
| | <i>Lasius niger</i> | <i>Myrmica pinetorum</i> | <i>Myrmecina americana</i> |
| | <i>Camponotus herculeanus</i> | <i>Myrmica rubra</i> | <i>Formica fusca</i> |
| | <i>Camponotus vagus</i> | | <i>Lasius niger</i> |
| | <i>Formica lugubris</i> | | <i>Lasius platythorax</i> |
| | <i>Formica aquilonia</i> | | <i>Leptothorax muscorum</i> |
| | <i>Formica truncorum</i> | <i>Myrmica ruginodis</i> | <i>Formica fusca</i> |
| <i>Formica fuscocinerea</i> | <i>Lasius flavus</i> | <i>Myrmica scabrinodis</i> | <i>Lasius flavus</i> |
| <i>Formica gnava</i> | <i>Monomorium minimum</i> | <i>Pachycondyla harpax</i> | <i>Monomorium minimum</i> |
| | <i>Myrmecina americana</i> | | <i>Camponotus festinatus</i> |
| <i>Formica japonica</i> | <i>Tetramorium tsushimae</i> | | <i>Camponotus sansabeanus</i> |
| <i>Formica lugubris</i> | <i>Formica fusca</i> | <i>Pheidole picea</i> | <i>Myrmecina americana</i> |
| <i>Formica rufa</i> | <i>Leptothorax muscorum</i> | | <i>Lasius minutus</i> |
| <i>Formica sanguinea</i> | <i>Lasius umbratus</i> | | <i>Lasius nearcticus</i> |
| | <i>Tapinoma ambiguum</i> | <i>Plagiolepis taurica</i> | <i>Formica cunicularia</i> |
| <i>Formica subaenescens</i> | <i>Camponotus pennsylvanicus</i> | | <i>Tapinoma ambiguum</i> |
| <i>Formica truncorum</i> | <i>Formica fusca</i> | <i>Pogonomyrmex barbatus</i> | <i>Monomorium minimum</i> |
| <i>Lasius brunneus</i> | <i>Camponotus fallax</i> | <i>Polyergus rufescens</i> | <i>Lasius umbratus</i> |
| <i>Lasius flavus</i> | <i>Formica fusca</i> | <i>Ponera coarctata</i> | <i>Myrmecina graminicola</i> |
| | <i>Formica cunicularia</i> | <i>Ponera pennsylvanica</i> | <i>Myrmecina americana</i> |
| | <i>Formica aquilonia</i> | <i>Strumigenys pergandei</i> | <i>Formica spp., etc.</i> |
| | <i>Formica fuscocinerea</i> | <i>Tapinoma ambiguum</i> | <i>Formica sanguinea</i> |
| | <i>Tetramorium caespitum</i> | | <i>Plagiolepis taurica</i> |
| | <i>Myrmica scabrinodis</i> | <i>Temnothorax andrei</i> | <i>Camponotus yogi</i> |
| | <i>Lasius niger</i> | <i>Tetramorium caespitum</i> | <i>Formica fusca</i> |
| <i>Lasius platythorax</i> | <i>Lasius flavus</i> | | |
| <i>Lasius minutus</i> | <i>Pheidole picea</i> | <i>Tetramorium tsushimae</i> | <i>Formica japonica</i> |
| <i>Lasius nearcticus</i> | <i>Pheidole picea</i> | | |
| <i>Lasius niger</i> | <i>Formica fusca</i> | | |
| | <i>Lasius flavus</i> | | |
| | <i>Myrmica rubra</i> | | |
| | <i>Tetramorium caespitum</i> | | |

Függelék 4. (A) Trofallaxis a *C. vagus* táplálékgyűjtő dolgozói között a kísérleti aréna területén
 (B) a kísérleti aréna és a csalátkeken táplálkozó dolgozók

