

XXXII. OTDK Biológia Szekció

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM

Természettudományi és Informatikai Kar

Ökológiai Tanszék

Eszközhasználat és –preferencia az
Aphaenogaster subterranea hangyafaj
táplálékszerzése során

Módra Gábor

Biológia BSc szakos hallgató
IV. évfolyam

Témavezető: Lőrinczi Gábor

Egyetemi tanársegéd

1. Tartalomjegyzék

1 Tartalomjegyzék	2
2. Bevezetés	3
2.1. A hangyák	3
2.2. Az eszközhasználat	4
3. Célkitűzések	7
4. Anyagok és módszerek	8
4.1. Vizsgált faj	8
4.2. Vizsgálati módszer	8
4.3. Statisztika	10
5. Eredmények	11
6. Diskusszió	16
7. Összefoglalás	20

2. Bevezetés

2.1. A hangyák

A hangyák (Formicidae) a hártáásszárnyú rovarok (Hymenoptera) rendjének egyik legdiverzebb csoportját alkotják, mind morfológia, mind életmódbeli változatosságuk tekintetében (Hölldobler és Wilson 1990). Jelenleg mintegy 13 000 leírt fajukat tartják számon, de egyes becslések szerint akár 25 000–30 000-re is tehető a Földön élő hangyafajok száma (May 1988; Bolton és mtsai. 2014). Jellegzetességük a fejlett euszociális életmód, mely egyben sikerük kulcsa is. Ezt jól példázzák azok a becslések, melyek a Földön egy időben fellelhető hangyák egyedszámát körülbelül 10^{15} – 10^{16} -ra becsülik, ezen egyedek összömege pedig megegyezik a Földön élő összes ember együttes tömegével (Lach és mtsai. 2010). Biomassájuk a többi rovarhoz viszonyítva is igen jelentős, hiszen akár a rovarok biomasszájának 1/3 részét is kitehetik, noha fajszaumukat tekintve a hangyák csak mintegy 2%-át képezik az összes rovarfajnak (Gordon 2010). Nagy egyedszámuk és széleskörű elterjedésük miatt a hangyák fontos és változatos ökológia szerepeket töltenek be a különböző életközösségek működésében (Hölldobler és Wilson 1990).

A hangyáknál két főkasztot lehet elkülöníteni, az egyiket a reprodukcióra specializálódott ivaros nőstények (királynők) alkotják, ezek általában a fészek védelmében élnek és egyetlen feladatuk a megfelelő utódszám biztosítása. A másik a dolgozók kasztja, fő feladataik a fészek védelme és karbantartása, a lárvák, tojások és a királynő gondozása, valamint a megfelelő táplálék felkutatása és fészekbe szállítása. A dolgozókon belül egyes fajoknál további kasztokat különíthetünk el, amelyek morfológiai és funkcionális különbségeken alapulnak (Hölldobler és Wilson 1990). A dolgozók nőstények és általában sterilek, néhány faj azonban képes megtermékenyítetlen petéket rakni, melyekből hímek fejlődnek, mivel a hímek egyik fontos jellemzője, hogy a kolónia nőstényeivel ellentétben haploidok (Gordon 2010). Ezek a nászrepülésig a fészek védelmében élnek, majd ha eljön a szaporodási időszak elhagyják azt, az új generáció királynőivel együtt. Ennek időpontja fajonként és élőhelyenként változhat, de adott élőhelyen a populációk rendszerint azonos időben reptetik ki az ivarosokat, így azok egymással találkozáva szaporodhatnak. A dolgozók száma fajonként igen nagy változatosságot mutat, néhány tucat egyedtől egészen a 10–20 millióig terjedhet (Hölldobler és Wilson 2009).

2.2. Az eszközhasználat

Az eszközhasználatot nem is olyan régen még egy jellegzetes emberi sajátosságnak gondolták, egy olyan egyedi viselkedésnek, ami kiemel minket az állatok közül (Oakley 1951). Leírására az elmúlt negyven évben sok definíció született, ám ezek legtöbbször hiányos, nem fedhető le vele minden típusa ennek az érdekes viselkedésformának (Bentley-Condit és Smith 2009). A ma legelfogadottabb definíció a következő: az eszközhasználat valamely szabadon manipulálható, külső tárgy (= eszköz) irányított használata (1) egy másik, élő- vagy élettelen objektum fizikai tulajdonságának (pl. pozíciójának) dinamikus kölcsönhatás révén történő megváltoztatására, vagy (2) az eszközhasználó és környezete közötti információáramlás közvetítésére (St. Amant és Horton 2008).

Az állatvilág három törzsében találkozhatunk eszközhasználattal, melyek a Mollusca, az Arthropoda és a Chordata, ezeken belül pedig hét osztályban: Insecta, Malacostraca, Gastropoda, Cephalopoda, Actinopterygii, Aves és a Mammalia (Bentley-Condit és Smith 2009). Ezek közül a legtöbb eszközhasználó az emlősök és a madarak képviselői közül kerül ki. Bentley-Condit és Smith (2009) az eszközhasználatot tíz kategóriára osztotta fel, melyek a következők: (1) táplálék előkészítés; (2) táplálékkinyerés; (3) táplálékszállítás; (4) táplálékszerzés; (5) manipuláció; (6) fajtársak csalogatása; (7) fészekkarbantartás; (8) ragadozók elleni védekezés; (9) agonista viselkedés; (10) egyéb. Vizsgálataikban megállapították, hogy az eszközhasználó fajok mintegy 85% csupán egy-egy kategóriában van jelen, mindössze a főemlősök (Primates) és a verébalakúak (Passeriformes) rendjének képviselői közül kerülnek ki olyan fajok, melyek négy vagy több kategóriában is szerepelnek.

A hangyáknál az eszközhasználat három formája ismert. Az egyiket különféle szövőhangya fajoknál (*Oecophylla* spp., *Polyrachis* spp., *Camponotus* spp.) figyelhetjük meg, melyek levélfészkeiknek összetapasztásához a lárváik által termelt ragadós selyemfonalakat használják. A leveleket a dolgozók közös erővel húzzák közel egymáshoz és addig tartják, amíg a lárvát a rágói között tartó dolgozó a selyemfonállal nem rögzíti azokat (Hölldobler és Wilson 1990). A második típus egyes sivatagi hangyafajokra jellemző (pl. *Dorymyrmex bicolor*, *Aphaenogaster cockerelli*), melyek a kompetítoraik fészekbejáratát torlaszolják el talajszemcsékkel és kisebb kavicsokkal, majd amíg az áldozat a kijutással küszködik, ők zavartalanul aknáztatják ki a közelben lévő forrásokat

(Möglich és Alpert 1979; Barton és mtsai. 2002). Hasonló viselkedést figyeltek meg a *Tetramorium caespitum* (feltehetően *Tetramorium* sp. E, lásd Steiner és mtsai. 2008) esetében, amely homokszemekkel zárta el egy karcsúméh faj (*Lasioglossum zephyrum*) üregének a bejáratát (Lin 1964-65).

Az eszközhasználat harmadik típusa tipikusan az *Aphaenogaster* génusz fajainál figyelhető meg, melyek a folyékony/félig folyékony táplálék felületét talajszemcsékkel, levéldarabokkal és egyéb, az élőhelyükön megtalálható törmelékanyagokkal hordják tele, majd ha ezekre kellő mennyiségű táplálék tapadt rá visszaszállítják a fészekbe, hogy az a kolónia többi tagja számára is hozzáférhető legyen (Fellers és Fellers 1976; Tanaka és Ono 1978; Fowler 1982; McDonald 1984; Agbogba 1985; Cerdá és mtsai. 1988; Banschbach és mtsai. 2006; Lőrinczi 2014). Hasonló eszközhasználatot írtak le a *Solenopsis invicta*-nál (Barber és mtsai. 1989), és a *Pogonomyrmex badius*-nál (Morrill 1972) is, bár ezek a fajok nem olyan hatékonyak, mint az *Aphaenogaster* génusz képviselői.

Az első cikket a hangyák táplálékszállítás során alkalmazott eszközhasználatáról Fellers és Fellers publikálta 1976-ban, megfigyeléseiket laboratóriumban és a szabadban végezték *Aphaenogaster rudis* kolóniákon. Vizsgálataik során kísérletesen is kimutatták, hogy ezek a hangyák lényegesen kevesebb táplálékot tudnak a begyükben szállítani, mint más fajok képviselői, továbbá hangsúlyozták az eszközhasználat fontos szerepét az interspecifikus kompetícióban. A táplálékon nagyobb létszámmal megjelenő domináns, territoriális fajok ugyanis elűzhetik a jelenlévő *Aphaenogaster* dolgozókat, ám az addig behordott eszközökkel előbbiek nem törődnek, és valamint az eszközökkel már befedett táplálékot sem tudják elfogyasztani, illetve elszállítani. Így az *Aphaenogaster* dolgozók később visszatérhetnek és megkezdhetik a táplálék eszközök segítségével történő fészekbe szállítását (Fellers és Fellers 1976). Az előbbiekben említett kisméretű begy, mint a más fajokkal történő versengésben hátrányt jelentő tulajdonság mellett Agbogba (1985) a trofallaxis teljes hiányát is feltételezi az *Aphaenogaster* génuszban, tehát belső táplálékszállítás esetén még azt a kis mennyiségű táplálékot sem képesek a fészek társaikkal megosztani, amit a begyükben tárolhatnak.

Több kutatás is foglalkozott már az *Aphaenogaster* fajok különböző, tápláléknak nem minősülő folyadékokba történő eszközhordásával, minthogy a hangyák között általános viselkedésnek számít a fészek közelében lévő folyadékok befedése a dolgozók beleragadásának, ill. a fészek elárasztásának elkerülése miatt (Wheeler 1910). Feltételezhető, hogy a táplálékszállítást szolgáló eszközhasználat is ebből az egyszerű viselkedésformából fejlődhetett ki (Fellers és Fellers 1976). Agbogba (1985), valamint

Banschbach és mtsai. (2006) ugyanakkor azt tapasztalták, hogy a vízre még a fészek közvetlen közelében sem történt eszközhordás. Lőrinczi (2014) *A. subterranea*-val végzett vizsgálatainak során a táplálék mellett petrolátumot is felkínált a hangyáknak, mint a dolgozók számára a beleragadás potenciális veszélyét rejtő anyagot, amelyre érdekes módon tapasztalt eszközhordást, azonban elszállítás soha nem történt róla. McDonald (1984) *Aphaenogaster albisetosa* esetében szintén tapasztalt ráhordást a tápláléknak nem minősülő anyagra, esetében a vízre. Vizsgálatainak során a víz mellett mézes vizet kínált fel a hangyáknak, és a fészek távolságának függvényében vizsgálta a ráhordást. A dolgozók a vízre csak a fészek közvetlen, néhány méteres közelében hordtak eszközöket, ám ezekről elszállítás egy esetben sem történt. Ezzel szemben a mézes vízre több mint 15 m-es távolság esetén is történt eszköz ráhordás, melyekből később szállítottak is vissza a fészekbe. Tanaka és Ono (1978) vizsgálataik során kimutatták, hogy az eszközhordás a tápláléknak csak egy bizonyos viszkozitási tartományán belül valósul meg, valamint Agbogba (1985) azt is megfigyelte, hogy a táplálékként felkínált összeszűzött rovar kifolyó hemolimfáját folyékony állapotban eszközök segítségével szállították a dolgozók, majd miután az megszilárdult, egyszerűen darabokat törték le belőle és ezeket rágóik között szállították el.

3. Célkitűzések

Vizsgálataink során az *A. subterranea* hangyafaj táplálékszállítás során alkalmazott eszközhasználatát tanulmányoztuk különböző kísérleti körülmények között. Kísérleteink során a következő kérdéseket és hipotéziseket fogalmaztuk meg:

1. Kérdés: Van-e preferencia a felkínált eszközök között?

H1: A legkönnyebben szállítható eszköz preferenciája lesz a legnagyobb.

2. Kérdés: Befolyásolja-e az eszköz-preferenciát a csalétek típusa (viszkozitása, tápanyagtartalma stb.)?

H2: A csalétek viszkozitásának csökkenésével és a táplálék minőségének növekedésével az eszköz-preferencia megváltozik.

3. Kérdés: Befolyásolja-e az eszköz-preferenciát az eszközök és a táplálék közötti távolság megváltoztatása?

H3: A távolság növekedésével a nehezebben szállítható eszközök hordásának intenzitása megnő.

4. Anyagok és módszerek

4.1. A vizsgált faj

Vizsgálatainkat az *Aphaenogaster subterranea* (Latreille, 1798) hangyafajjal végeztük. A faj elterjedési területe nagyrészt Közép és Dél-Európára korlátozódik, de jelen van a Krím-félszigeten, Anatóliában, Dél-Ukrajnában és a Kaukázusban is (Czechowski és mtsai. 2012). Élőhelyei legfőképp a mérsékelt nedves, meleg lombhullató erdők (Czechowski és mtsai. 2012), de előfordul fenyvesekben (Castracani és mtsai. 2009), és nyíltabb élőhelyeken is (Dekoninck és mtsai. 2007). A fészke mindig a talajszinten található, általában kövek alatt vagy a talajban, de befészkel korhadt fák alá és ritkábban az avarba is. Kolóniái általában monogynek, melyben a dolgozók száma meghaladhatja a több ezret is (Stukalyuk és Radchenko 2011). Egyes megfigyelések szerint éjszakai életmódot folytat (Seifert 2007; Czechowski és mtsai. 2012). A fajra jellemző érdekes viselkedés, hogy nem a feldarabolt táplálékkal eteti a lárvákat, hanem a dolgozók helyezik rá azokat a táplálékra (Buschinger 1973). Mint a génusz több másik képviselője, az *A. subterranea* is eszközhasználó faj, tehát különböző eszközöket használ a folyékony/félig folyékony táplálék elszállítására (Agbogba 1985; Lőrinczi 2014). Nászrepülésének ideje július vége és szeptember eleje közé esik (Seifert 2007).

4.2. Vizsgálati módszer

A vizsgálatainkat laboratóriumban végeztük nyolc kolóniával. A kolóniák gyűjtése a litéri Mogyorós-hegy déli lejtőjének lombelegyes feketefenyveséből történt. A hangyákat műanyag fészekdobozokban helyeztük el, fészekanyagként az élőhelyről gyűjtött talajt, száraz leveleket és tűleveleket biztosítottunk számukra. A dobozokból 10 cm hosszú átlátszó műanyag csövek vezettek az arénákba ahol a kísérleteket végeztük, ezeknek a mérete 30 cm × 15 cm × 60 cm volt.

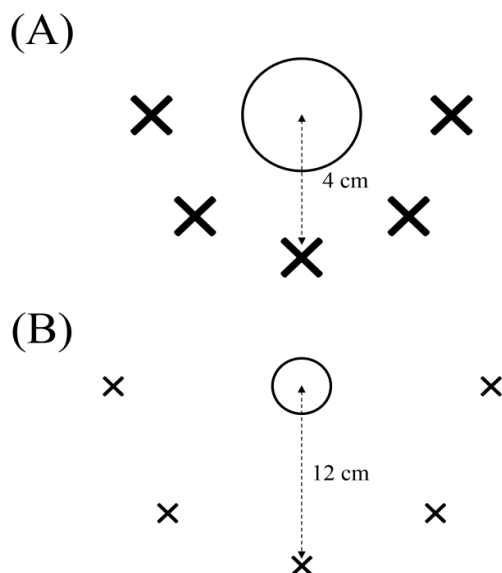
Kísérleteinket 2014. július 29. és augusztus 7. között, hat alkalommal végeztük. A kísérletek kezdete az egyes napokon 8:30-ra esett, mivel a faj a természetes élőhelyén bimodális aktivitást mutat, egy reggeli és egy esti maximummal (Lőrinczi 2014). A kísérletek időtartama három óra volt, így elég időt tudtunk biztosítani, hogy a hangyák minél több esetben megtalálják a kihelyezett csalétket valamint, hogy az eszközhordás

mellett az elszállítást is vizsgálhassuk, amely lényegesen később kezdődik a csalétek felfedezésétől számítva. A kolóniákat egy perces bontásokban figyeltük, azaz percenként váltottunk a következőre, ugyanarra a kolóniára pedig minden negyedik percben került újra sor. A felvételezések során a következő adatokat rögzítettük: (1) táplálkozó dolgozók száma; (2) a csalin jelenlévő, de éppen hordást nem végző és nem is táplálkozó dolgozók száma, valamint (3) a csalétekre ráhordott és arról elszállított eszközök fajtája és mennyisége. A "jelen" kategóriába sorolt dolgozók igen változatos viselkedéseket mutattak, melyek közül leggyakoribb a tisztálkodás és a táplálékba behordott eszközök igazgatása volt. A csalira érkező ivaros egyedeket nem dolgozóként rögzítettük, számukat külön jelöltük. A fentiek mellett rögzítésre került az is, hogy a csalétket felfedező dolgozó kezdte-e el az eszközhordást, vagy inkább visszatért a fészekbe további dolgozókat rekrutálni.

A vizsgálatok során ötféle eszközt biztosítottunk a hangyáknak, melyek a következők voltak: kis- (KR) és nagy talajrögök (NR) (előbbiek kb. 1 mm-es, míg utóbbiak kb. 2–3 mm-es átmérővel), fenyőtű- (F), levél- (L), valamint szivacsdarabok (SZ) (mindegyike kb. 5–5 mm-es átmérővel) (Függelék 1. ábra). Az első négy eszközt azért választottuk, mert a hangyák természetes élőhelyükön is ezekkel találkozhatnak a leggyakrabban, a szivacsot pedig, mint érdekességet, tesztelve őket, hogy felismerik-e a benne rejlő lehetőségeket, mint amilyen például a kis tömeg és a jó nedvszívó képesség. Emellett az általunk használt szivacs némileg hasonlíthat a természetben is gyakran eszközként felhasznált mohára, ill. más, jó nedvszívó növényi anyagokra (Lőrinczi, szem. megfigy.). Az egyes eszközökből minden esetben egységnyi térfogatot (7 cm^3) biztosítottunk a hangyák számára.

Csalétekként háromféle anyagot használtunk: mézet (M), melyet porcukorral sűrítettünk, mézes vizet (MV) 1:3 arányban keverve, és vizet (V). Az egyes csalétket 4 cm átmérőjű műanyaglapokon kínáltuk fel a hangyáknak, minden esetben 0,5 ml-t. A vizet a kísérletek során egyfajta kontrollként használtuk, annak a hipotézisnek a tesztelésére, hogy a felkínált csalétek típusának (viszkozitásának, tápanyagtartalmának) függvényében változik-e az eszközhasználati preferencia. Emellett kíváncsiak voltunk, hogy vajon történik-e eszközhordás a vízre, és ha igen, akkor vajon el is szállítják-e a fészekbe a vízre hordott eszközöket. A kísérletek ideje alatt a kolóniák számára nem biztosítottunk külön táplálékot, elkerülve ezzel az érdeklődés hiányát a felkínált csalétek iránt. A kolóniák kiszáradásának elkerülése végett ugyanakkor vizet 2–3 naponta permeteztünk a fészekdobozok falára.

Kétféle kísérleti felállással dolgoztunk, az egyikben az eszközök 4 cm-re, míg a másikban 12 cm-re, félkörben voltak elhelyezve a csali körül (1. ábra, Függelék 1. ábra). A csali mindkét felállás esetén 30 cm-re volt a fészekbejárattól. A biztosított eszközök sorrendje minden esetben véletlenszerű volt.



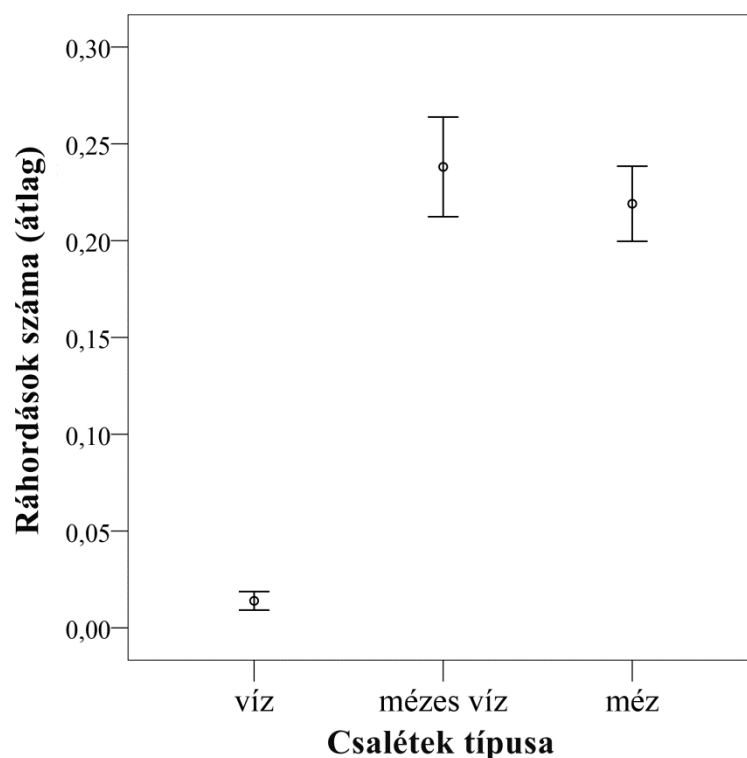
1. ábra. Kétféle kísérleti felállás a csalilap és eszközhalmok távolságának változtatásával.

4.3. Statisztika

Kevert lineáris modelleket (GLMM, Poisson hibatag, maximum likelihood illesztés) használtunk a különböző csalétekre való hordások számának elemzésére. Modellünkben a megfigyelések száma ($N=9450$), mint függő változó, az eszköz típusa ($N=5$), a csalétek típusa ($N=3$), az eszközök távolsága ($N=2$), az eszköz-csalétek típus ($N=15$) és az eszköz-távolság interakciók ($N=10$), mint független változó, a különböző kolóniák, mint random változó szerepeltek. Automatizált modellszelekciót végeztünk, és a legjobb modellek ($\Delta AIC_c < 4$) esetén változóinkat átlagoltuk (ld. Grueber és mtsai. 2011). Elemzéseinket R statisztikai környezetben végeztük (R Core Team 2013). A GLMM modelljeink elemzését a *glmer* függvény (*lme4* csomag; Bates és mtsai. 2013), míg az automatizált modellszelekciót a *dredge* függvény (*MuMIn* csomag; Bartoń 2013) segítségével végeztük. A modelljeink esetén az elemzések utáni páronkénti összehasonlítást *relevel* függvénnyel végeztük. Páros összehasonlítások esetén a pontos p értékeket az elemzések során kapott p értékekből kaptuk Bonferroni–Holm korrekcióval.

5. Eredmények

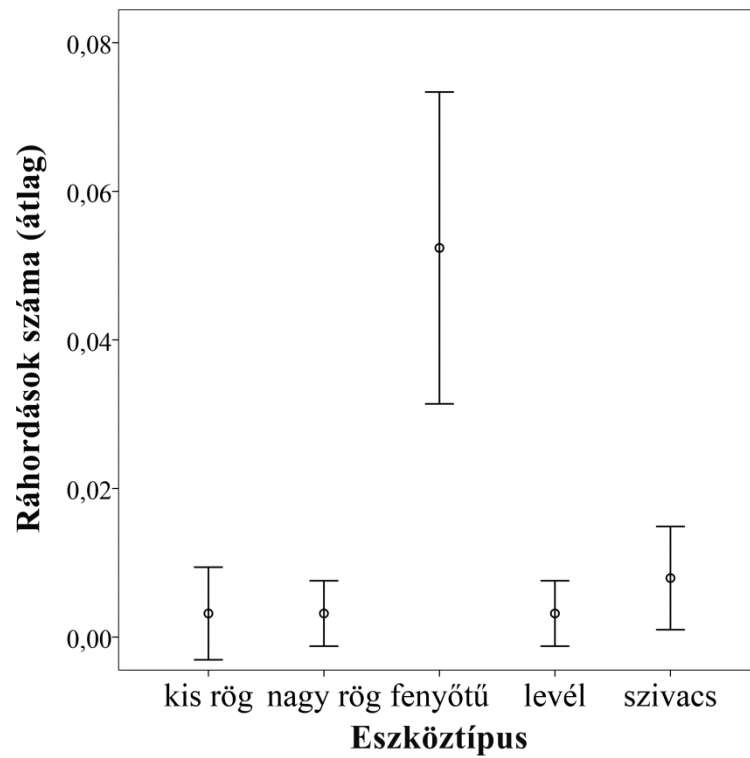
Vizsgálataink során mind a háromféle csaléktípus esetén tapasztaltunk ráhordást, azonban a mézre és a mézes vízre mindegyik eszköztípusból szignifikánsan többet hordtak a dolgozók, mint a vízre (V-MV: $4,24 < z < 7,57$; $p < 0,001$; V-M: $4,50 < z < 7,86$; $p < 0,001$) (2. ábra).



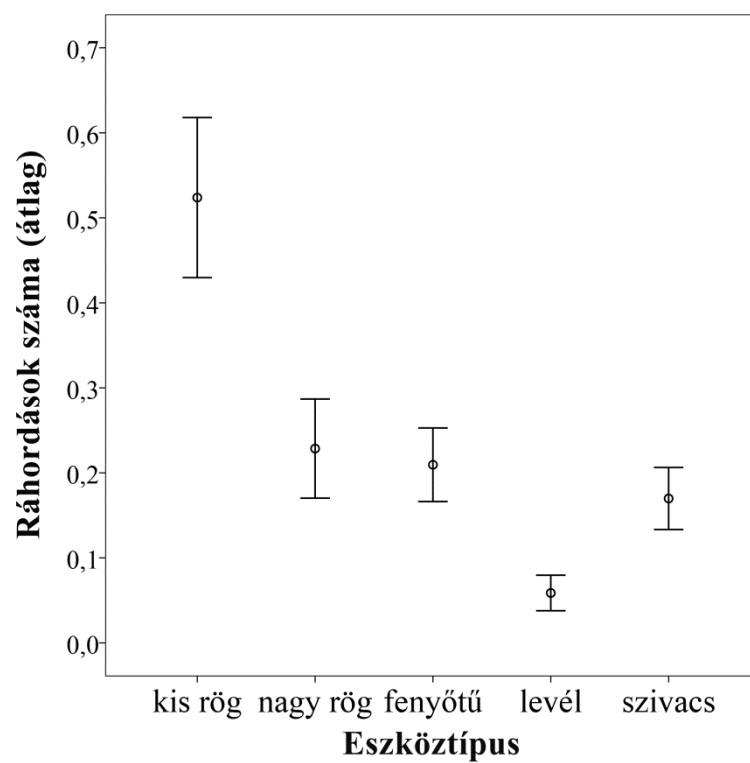
2. ábra. Az eszközök ráhordásainak átlagos száma a csalétek típusainak függvényében.

A legpreferáltabb eszköz a víz esetén a fenyőtű volt (KR-F: $z=2,68$; $p=0,05$; NR-F: $z=3,16$; $p<0,05$; L-F: $z=4,43$; $p<0,001$; SZ-F: $z=2,76$; $p<0,05$), míg a többi eszköz között nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget (KR-NR: $z=-0,36$; $p=0,99$; KR-L: $z=-1,40$; $p=0,81$; KR-SZ: $z=0,73$; $p=0,99$; NR-L: $z=-1,04$; $p=0,99$; NR-SZ: $z=1,16$; $p=0,99$; L-SZ: $z=2,35$; $p=0,11$) (3. ábra). A mézes víz esetén a kis rögből szignifikánsan többet hordtak a dolgozók, mint a többi eszközből ($9,27 < z < 12,27$; $p < 0,001$), míg a legkevesebb ráhordást a levél esetén tapasztaltunk ($-6,18 < z < -12,27$; $p < 0,001$) (4. ábra). A szivacs preferenciája nem különbözött szignifikánsan sem a fenyőtűtől, sem a nagy rögtől (F-SZ: $z=1,39$; $p=0,18$; NR-SZ: $z=-1,69$; $p=0,18$), viszont a nagy rög preferáltabbnak bizonyult a fenyőtűnél (F-NR: $z=3,07$; $p<0,01$). A méz esetén szintén a kis rögből történt a legtöbb ráhordás ($5,26 < z < 10,85$; $p < 0,001$), míg legkevésbé ennél a csaléteknél is a levelet preferálták a dolgozók ($-10,85 < z < -5,70$; $p < 0,001$) (5. ábra). A második legpreferáltabb

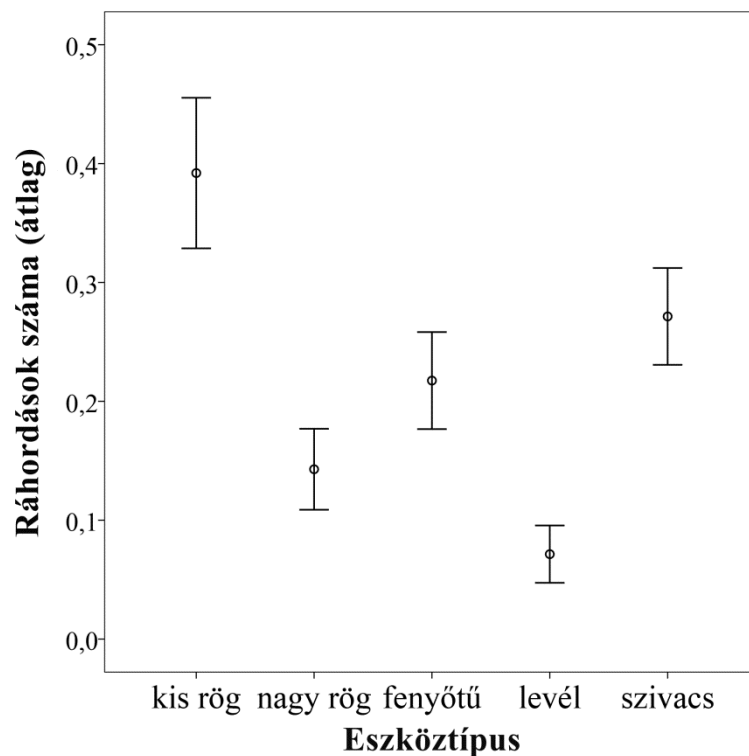
eszköz a szivacs volt (NR-SZ: $z=4,44$; $p<0,001$; F-SZ: $z=4,57$; $p<0,001$), míg a nagy rög és a fenyőtű preferenciájában nem volt szignifikáns a különbség (NR-F: $z=0,01$; $p=1,00$).



3. ábra. Az ötféle eszköz ráhordásainak átlagos száma a víz esetében.



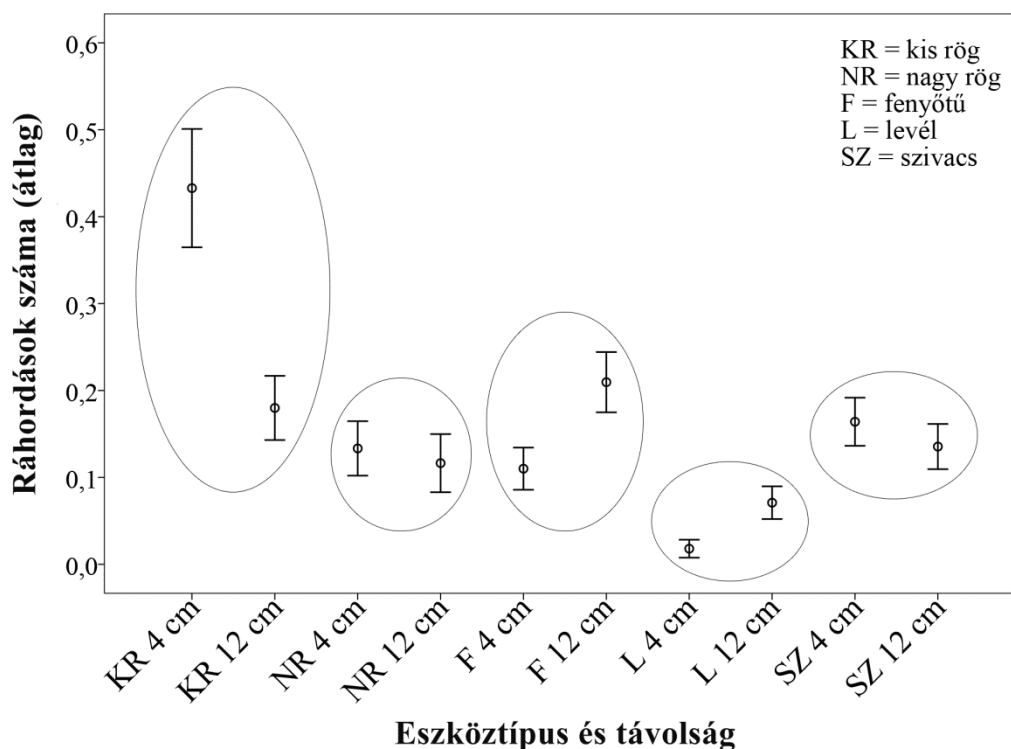
4. ábra. Az ötféle eszköz ráhordásainak átlagos száma a mézes víz esetében.



5. ábra. Az ötféle eszköz ráhordásainak átlagos száma a méz esetében.

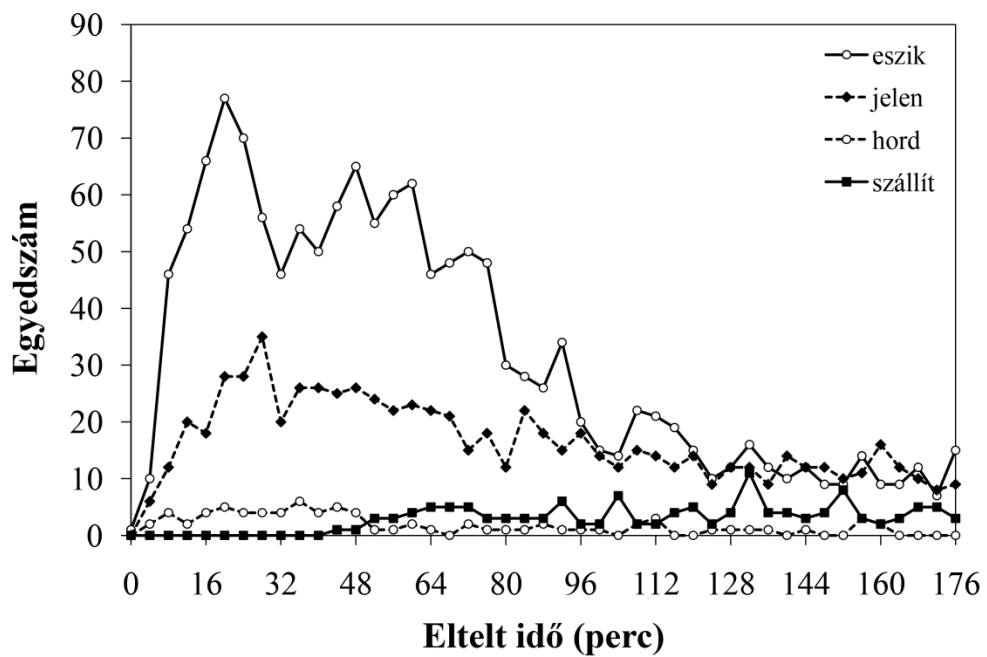
A mézre a mézes vízhez képest kis és nagy rögből is szignifikánsabban kevesebb ráhordást tapasztaltunk (KR: $z=-2,60$; $p<0,05$; NR: $z=-3,22$; $p<0,01$), ellenben a szivacsot a dolgozók a méz esetében jobban preferálták a mézes vízhez képest ($z=4,13$; $p<0,001$). A fenyőtű és a levél preferenciájában ezzel szemben nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget a kétféle tápláléktípus között (F: $z=0,33$; $p=0,89$; L: $z=0,76$; $p=0,89$).

Az eszközök közötti, valamint a csalétek és az eszközhalmok közötti távolság növelésével a kis rög preferenciája csökkent ($z=-7,75$; $p<0,001$), a nehezebben szállítható eszközök, azaz a fenyőtű és a levél preferenciája viszont megnőtt ($z=6,24$; $p<0,001$; L: $z=5,56$; $p<0,001$) (6. ábra). A nagy rög és a szivacs preferenciájában ezzel szemben nem tapasztaltunk szignifikáns (NR: $z=0,30$; $p=1,00$; SZ: $z=-0,53$; $p=1,00$).

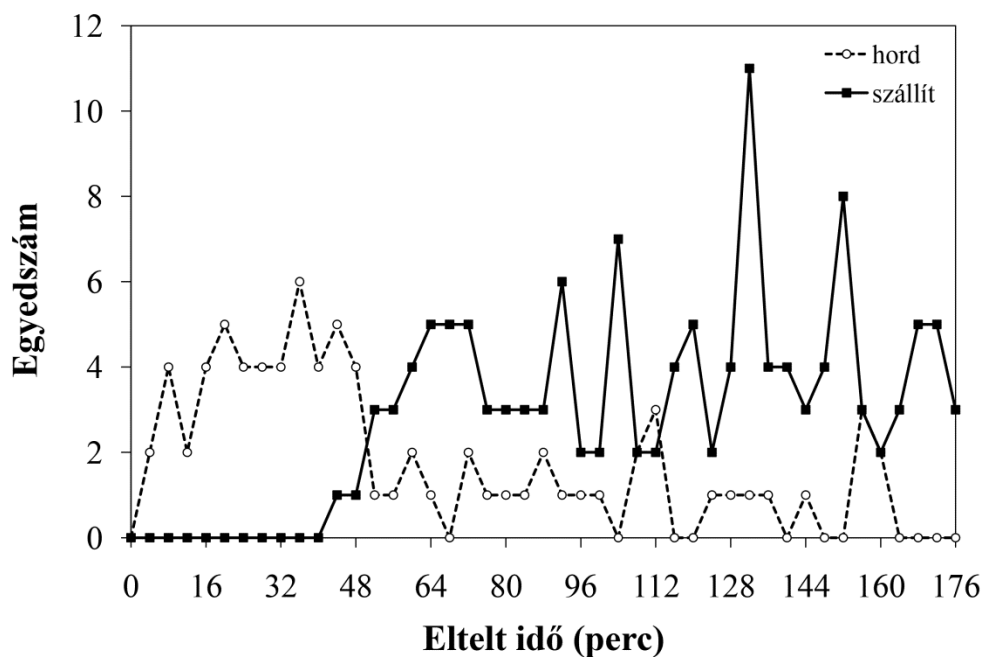


6. ábra. Az ötféle eszköz ráhordásainak átlagos száma a kétféle távolság függvényében.

Az eszközhordással rendszerint a dolgozók egy kisebb hányada foglalatossá vált a csalin jelenlévő és táplálkozó dolgozók számához viszonyítva (7. ábra). A ráhordást végző dolgozók egyedszáma és a hordás intenzitása jellemzően lecsökken a csalétek eszközzel való telítettségének növekedésével, és ezzel egy időben a helyét átvette a táplálékkal bevont eszközök elszállítása. Megfigyelhető volt ugyanakkor, hogy a hordás nem maradt teljesen abba, az elszállítás során felszabadult helyekre ugyanis a dolgozók általában újabb eszközöket hordtak (8. ábra). Az esetek harmadában a csalétket felfedező dolgozó a felfedezést követően azonnal megkezdte a ráhordást, míg a többi esetben visszatért a fészekbe további dolgozókat rekrutálni. Több esetben is megfigyeltük amint a fészekből kirepülni nem tudó, ivaros nőstény egyedek is részt vettek az eszközök hordásban (Függelék 2. ábra), elszállítást azonban soha nem tapasztaltunk esetükben.



7. ábra. A csalilapon regisztrált, különböző viselkedési formát mutató dolgozók egyedszám változása az idő függvényében az egyik aktívabb kolónia esetében.



8. ábra. Az eszközök ráhordását és elszállítását végző dolgozók egyedszámának változása az idő függvényében az egyik aktívabb kolónia esetében.

6. Diskusszió

Vizsgálataink során mind a háromféle csalétek típus esetén megfigyeltünk eszközhordást, bár a víz esetén szignifikánsabban kevesebbet, mint a méz és a mézes víz esetében. A vizsgált nyolc kolóniából összesen öt hordott bele eszközöket a csalétekként felkínált vízbe, valamint két esetben annak felületét teljesen telehordták, elszállítás róla azonban egyszer sem történt. Agbogba (1985) ugyanennél a fajnál ezzel szemben nem tapasztalt ráhordást a vízre laboros kísérletei során, csak ha abba előzőleg cukrot rakott. Banschbach és mtsai. (2006) szintén arról számoltak be, hogy sem vízre, sem petrolátumra, mint tápláléknak nem minősülő, ám a dolgozók számára a beleragadás potenciális veszélyét rejtő anyagra nem történt ráhordás az *A. rudis* kolóniák esetében még a fészük közvetlen közelében sem. Lőrinczi (2014) terepi vizsgálatai során az *A. subterranea* fajnál a fentiekkel szemben eszközhordást figyelt meg petrolátum felkínálása esetén, bár elszállítást egy esetben sem tapasztalt róla. McDonald (1984) *A. albisetosa* kolóniákkal végzett kísérletei során a dolgozók a felkínált vízre szintén hordtak eszközöket, viszont csak a fészek közvetlen 1-2 m-es közelében, elszállítást viszont soha nem végeztek róla. Mézes víz felkínálása esetén azonban az eszközhordó viselkedést sokkal nagyobb távolságok esetén is megfigyelte, a legnagyobb távolság ahol még tapasztalt a csalétekre ráhordást majd arról elszállítást több mint 15 méter volt. Feltételezhető tehát, hogy ez a fajta, elszállítás nélküli eszközhordás a tápláléknak nem minősülő anyagokra megegyezik a Wheeler (1910) munkájában említett védekező viselkedéssel. E szerint a legtöbb hangyafajnál általános reakciónak számít a fészek közében lévő és a hangyákra vagy magára a fészekre veszélyt jelentő folyékony/félfolyékony anyagokra történő ráhordás, bár valószínűleg ez erősen kolónia és kontextus függő lehet, amint ezt a korábbi kutatások eredményei is mutatják.

A legpreferáltabb eszköz a víz esetén a fenyőtű volt, míg a többi eszköz preferenciájában nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget. Mivel víz esetén elszállítás egyszer sem történt, feltételezhető, hogy a dolgozók egyetlen célja a felület befedése volt, elkerülve ezzel a fészektársak belefulladását. Valószínűleg azért választották leggyakrabban a fenyőtű darabokat erre a célra, mert ezek viszonylag könnyen szállíthatóak és nagy felületük miatt a folyadékot gyorsan és hatékonyan be lehet fedni velük. Fontos lehet továbbá, hogy a fenyőtűdarabok fajsúlya kisebb, mint a vízé, így a behordott eszközök úsznak annak tetején és egy viszonylag járható felületet

eredményezhetnek a hangyák számára, valamint beleragadás esetén a folyadékból történő kikapaszkodást is nagyban megkönnyíthetik. Előbbit támasztják alá, hogy az általunk vizsgált kolóniák esetén átlagosan mindössze 45 percbe telt egy-egy dolgozónak a vízfolt teljes felületének telehordása a mintegy 40-50 fenyőtűdarab segítségével.

Vizsgálataink során mind a két felkínált táplálék (méz, mézes víz) esetében a kis rög volt a legpreferáltabb eszköz. Mint azt hipotézisünkben is feltételeztük, a hangyák azt az eszközt fogják a leggyakrabban használni, amit a legkisebb energia és idő befektetéssel tudnak a táplálékra szállítani, esetünkben pedig ez a kis rög volt. Valószínűleg az eszközök preferenciáját nagymértékben befolyásolja a kolónia származási helye, és ennek megfelelően az élőhelyen megismert és használt eszközök típusa. Fellers és Fellers (1976) *A. rudis* kolóniákon végzett vizsgálatai esetében például a levéldarabok voltak a legpreferáltabb eszközök, esetünkben viszont éppen ezeknek volt a legalacsonyabb a preferenciája. Feltételezésünk szerint ennek az lehet az oka, hogy az általunk biztosított levéldarabok a többi eszközhöz képest jóval nagyobbak és valószínűleg nehezebben szállíthatóak is voltak nagy felületük miatt. Az *A. subterranea* természetes élőhelyén használt eszközök igen változatosak lehetnek, és kolóniáról kolóniára változnak: ezek általában különböző talajdarabok, valamint a legkülönbözőbb növényi törmelékek, mint például levél-, fenyőtű- vagy kéregdarabok (Lőrinczi 2014). Az *A. famelica* esetén a legnagyobb hordásintenzitás szintén a könnyen és gyorsan szállítható, 2 mm-nél kisebb eszközök esetén volt megfigyelhető, sőt az eszközpreferenciát befolyásolta az adott eszköz alakja is (pl. gömbölyűség, szférikuság) (Tanaka és Ono 1978). A biztosított eszközök közül az *A. famelica* dolgozók a homokszemeket preferálták a legjobban, a legkevésbé pedig itt is a levéldarabokat használták. Valószínűleg az *A. subterranea* esetében is a kis méret és könnyű szállíthatóság a két fő szempont a megfelelő eszköz kiválasztásánál. Ennek valódi előnye az interspecifikus kompetíció során is érvényesülhet, hiszen az *Aphaenogaster* dolgozók sikere valószínűleg nagyban függ attól, hogy mennyi eszközt, milyen gyorsan tudnak elhelyezni a táplálékon más hangyafajok megjelenése előtt. Fellers és Fellers (1976) *A. rudis* esetében megfigyelte, hogy a táplálékon jelenlévő és az *Aphaenogaster* dolgozókat elűző territoriális, domináns faj jelenlétének ellenére egyes dolgozók eszközöket hordtak bele a táplálékba, amikor arra lehetőségük nyílt. Később pedig mikor a dominánsabb faj egyedei a csalilap másik felén helyezkedtek el, elszállítottak az addig behordott eszközökből. Ebben az esetben is fontos szempont lehet a minél könnyebb, valamint gyorsan kezelhető eszközök kiválasztása, hiszen akár a dolgozó életébe is kerülhet, ha túl sok időt tölt el a csalétek közvetlen közelében.

Második hipotézisünk, miszerint az eszközpreferenciára hatással lesz a csalétek típusa (tápanyagtartalma, viszkozitás, stb.) szintén beigazolódott, a víz esetében a legpreferáltabb eszköz a fenyőtű volt, míg a kétféle táplálék esetében a kis rögöt preferálták a legjobban. A mézre a mézes vízhez képest szignifikánsabban kevesebb ráhordás történt a kis és a nagy rögökből is, a szivacsnak viszont nőtt a preferenciája a méz esetében. Ez utóbbi okát nem tudjuk biztosan, valószínűsíthető, hogy a dolgozók megtanulták jobban kezelni a kísérletek során eleinte kevésbé használt szivacsdarabokat.

Hipotézisünk, miszerint a távolság növelésével változik az eszközpreferencia ugyancsak beigazolódott. Az eszközhalmok és a csalétek, valamint ezzel együtt az eszközök egymás közötti távolságának növelésével a nehezebben szállítható eszközök preferenciája is magasabbnak bizonyult. A kis rög preferenciája lecsökkent, a fenyőtű- és a levéldaraboké pedig megnőtt, míg a nagy rög és szivacs preferenciájában nem tapasztaltunk szignifikáns eltérést. Itt fontos megjegyezni, hogy az *Aphaenogaster* dolgozók a természetes körülmények között valószínűleg nem vagy csak ritkán találkoznak ilyen helyzettel, hiszen az eszközként felhasználható anyagok általában mindenhol ott vannak rögtön körülöttük, például a talaj vagy különböző növényi törmelékek formájában. Tanaka és Ono (1978) *A. famelica* kolóniákon végzett kísérleteikben 25 cm bizonyult annak a csalétek és eszközök közötti felső határnak, amelyre 120 perc alatt még tapasztaltak ráhordást. Agbogba (1985) kísérleteiben a biztosított eszközök hiányában pedig az *A. subterranea* dolgozók hosszas keresés után ismét visszatértek a csalétekhez és folytatták a táplálkozás, ezt a keresést többször megismételték, nagy köröket leírva az arénákban. Esetünkben a távolságtól való függés vizsgálatakor 12 cm-re voltak az eszközhalmok a csalétektől, és már ekkora távolság esetén is gyakran percekbe telt mire az első eszközhalmot felfedezték a dolgozók. Feltételezzük, hogy annak az oka, hogy a távolság növelésével változik az eszközpreferencia az, hogy a nagyobb távolság miatt a hangyák az elsőként megtalált eszközökből kezdik meg a csalétekre való ráhordást, hiszen ha további, esetlegesen könnyebben mozdítható eszközöket keresnének, még több időt veszítenének, ami egy kiélezett kompetitív helyzetben hátrányos lehet a kolóniák számára. Valójában tehát nem beszélhetünk a szó szoros értelmében vett preferenciáról, hiszen valószínűleg minden kísérlet alkalmával az elsőként megtalált eszköz tűnt volna a legpreferáltabbnak. Összességében az eszközök preferenciájában egyfajta kiegyenlítődés látható, a 4 cm-es kísérleti felállás során leggyakrabban használt kis rög preferenciája visszaesik a többi eszközhöz képest, a levél- és fenyőtűdarabok preferenciája pedig emelkedik. A csalin jelenlévő dolgozók számának emelkedésével általában más eszközök

használata is megindul az elsőként felfedezetten kívül, és ekkor már megfigyelhető egyfajta optimalizálás a különböző eszköztípusok között. A dolgozók valószínűleg képesek felmérni melyik eszközt érdemes a leginkább használni, viszont az eszközhalmok egymás közötti távolságának növekedésével erre nincs lehetőségük.

Vizsgálataink során több érdekes megfigyelést is rögzítettünk. Kísérleteink kezdetén, a dolgozók a szivacsdarabokat látványosan kevesebbet használták, mint a többi eszközt, napokkal később viszont a szivacs-halom körül általában kialakult a dolgozóknak egy gyakran 10, de akár 15 egyedből is álló csoportja, amelyek a szivacsdarabok még kisebb darabokra való tépkedésével foglalkoztak. Ezek, feladatukat tekintve valószínűleg ráhordást végző dolgozók, hiszen a megfelelő méretű darabok letépése után általában azt rá is helyezték a csalétekre. Lényegében az általunk biztosított eszköz átalakítását, formálását figyelhettük meg ezeknél a dolgozóknál, ami egy nem túl gyakran megfigyelt jelenség az eszközhasználó fajok körében (Bentley-Condit és Smith 2009).

Vizsgálataink során többször tapasztaltuk, hogy a zárt dobozokból, ill. arénákból kirepülni képtelen ivaros nőstény egyedek is részt vettek az eszközök csalétekre való hordásában. Mind a szárnyait levetett, mind a szárnyas egyednél megfigyeltünk ezt a viselkedésformát, viszont esetükben elszállítást egyszer sem tapasztaltunk. Több hangyafajnál számoltak be arról, hogy a fészekből valamiért kijutni nem tudó ivaros nőstény egyedek lényegében dolgozók módjára vehetnek részt a kolónia életében, pl. a tetemcipelésben (Maák, szóbeli közlés). Tudomásunk szerint az *Aphaenogaster* génuszban mindezidáig ilyen viselkedést még nem írtak le.

Utolsó szerkesztés: 2014. január 7.

7. Összefoglalás

A hangyák között az eszközhasználatnak eddig három formáját írták le. Az első típus a különböző szövőhangya-fajok fészeképítése a lárváik által termelt selyemfonál segítségével, míg a második egyes sivatagi hangyafajok kompetítorainak akadályozására szolgál azok fészekbejáratainak eltorlaszolásával. Az eszközhasználat harmadik formája az *Aphaenogaster* génusz tagjaira jellemző, különböző eszközök (pl. talajrögök, levéldarabok, stb.) révén történő folyékony táplálék szállítása, mely utóbbi jelentheti például egy elpusztult rovar kifolyó hemolimfáját. Noha a hangyák között egy általános viselkedés a fészek közelében lévő folyadékokra történő ráhordás, ennek célja azonban a védekezés a beleragadás vagy belefulladás ellen, nincs rá hatással a folyadék tápanyagtartalma, elszállítás róla pedig soha nem történik. Az *Aphaenogaster*-fajok esetében viszont a folyékony táplálék fészektársakhoz való eljuttatásának egyetlen módja a fentebb jellemzett eszközhasználat, mivel a génusz képviselői nem rendelkeznek olyan tágulékony beggyel, mint a Formicinae alcsalád képviselői, ráadásul egyes kutatások esetükben a trofallaxis teljes hiányát is kimutatták.

Vizsgálataink során az *Aphaenogaster subterranea* eszközhasználatát és eszközpreferenciáját tanulmányoztuk laboratóriumban különböző kísérleti körülmények között. A vizsgálatok során külön-külön háromféle anyagot használtunk csalétekként (víz, méz, mézes víz), eszközként pedig minden esetben ötféle tárgyat (kis- és nagy talajrög, fenyőtű-, levél-, ill. szivacsdarabok) biztosítottunk a hangyáknak. Kétféle kísérleti felállással dolgoztunk, az egyikben az eszközök 4 cm-re, míg a másikban 12 cm-re, félkörben voltak elhelyezve a csalétek körül.

A dolgozók hipotézisünknek megfelelően azt az eszközt preferálták a leginkább, amelyik a legkönnyebben szállítható (vizsgálatunk esetében a kis rögöt), csökkentve ezzel a befektetett munkát és időt. Összességében a vízre szignifikánsabban kevesebb ráhordást tapasztaltunk, mint a kétféle táplálékra, elszállítást pedig a dolgozók soha nem végeztek róla. A mézre a mézes vízhez képest szignifikánsabban kevesebb ráhordás történt a kis és a nagy rögökből is, a szivacsnak viszont nőtt a preferenciája a méz esetében. A táplálék és az eszközök közötti távolság növelésével a nehezebben hordható eszköz használatának gyakorisága is megemelkedett, feltehetőleg azért, mert sokkal nagyobb energia befektetést igényelne felkutatni a többi eszközt is, mint az elsőként megtaláltból végezni a ráhordást.

Kulcsszavak: *Aphaenogaster*, eszközhordás, talajrög, táplálék viszkozitás, távolság, víz