

37. OTDK
BIOLÓGIA SEKCIÓ

**Előnyös-e mindig agresszívnak lenni? Szociálpaziták elleni
agresszivitás szezonális dinamikája egy rabszolga hangyafajnál**

Pécsy Fanni

Biológus M.Sc., II. évfolyam

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM
Természettudományi és Informatikai Kar
Ökológiai Tanszék

Témavezető:

Dr. Maák István Elek

Egyetemi adjunktus

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	3
1.1. A fajok közötti interakciók	3
1.2. A hangyák interakcióit meghatározó tényezők.....	3
1.2.1. CHC profil.....	3
1.2.2. Dominanciaviszonyok	5
1.2.3. A „kedves ellenség” és az „aljas szomszéd” effektusok.....	6
1.3. A szociálp parazitizmus formái	7
1.4. A gazdafajok adaptációi	9
2. Célkitűzés és kérdések	11
3. Anyagok és módszerek.....	12
3.1. A vizsgált fajok.....	12
3.2. Kísérleti felállítás.....	14
3.3. Adatelemzés	15
4. Eredmények.....	17
5. Diskusszió.....	21
6. Irodalomjegyzék.....	27
7. Köszönetnyilvánítás	31

1. Bevezetés

1.1. A fajok közötti interakciók

Minden fajra egyaránt szelekciós nyomást gyakorol az abiotikus és a biotikus környezete (Futuyma és Kirkpatrick 2017). Az utóbbiba minden olyan élőlény is beletartozik, amellyel az adott faj interakcióba lép, például mutualista-, kompetitor-, ragadozó-, zsákmány-, parazita- vagy gazdafajok. A fajok közötti interakciók gyakran befolyásolják az egyik vagy másik faj evolúcióját, de ez a hatás nem mindig kölcsönös (Janzen 1980, Thompson 1989, Futuyma és Kirkpatrick 2017). Abban az esetben, ha a fajok kölcsönösen hatást, illetve szelekciós nyomást gyakorolnak egymásra, koevolúcióról beszélhetünk (Futuyma és Kirkpatrick 2017). Ilyen koevolúciós kapcsolatban állhatnak például a ragadozók és zsákmányállataik vagy a paraziták és gazdáik.

A ragadozók és paraziták számos olyan adaptív jelleggel rendelkeznek, amelyek a zsákmány- vagy gazdafajok elejtését vagy megfertőzését segítik (Futuyma és Kirkpatrick 2017). Ezek hatásait a zsákmány- és gazdafajok különböző védekező mechanizmusokkal ellensúlyozhatják, mint a rejtőszín vagy olyan viselkedések, mint a menekülés vagy tisztálkodás. Az interakcióban lévő fajok folyamatos adaptációi és ellenadaptációi koevolúciós fegyverkezési versenyhez vezethetnek (Pamminger és mtsai. 2011; Futuyma és Kirkpatrick 2017).

A fegyverkezési versenyre jó példával szolgálnak a szociálpaziták és gazdáik. A szociálpazitizmus a társas rovarok körében fordul elő (Buschinger 2009; De La Mora és mtsai. 2020; Rabeling 2020), melynek során az egyik társas rovarfaj (a parazita) függ egy másik társas rovarfajtól (gazda), melynek dolgozói legalább ideiglenesen gondozzák a parazita ivadékait (Buschinger 2009). Ezt, és a gazdák más szociális viselkedéseit kihasználva növelik fitneszüket a szociálpaziták (De La Mora és mtsai. 2020; Rabeling 2020). Ilyen szociális viselkedések lehetnek például a fészkek építése, karbantartása és védelme, a táplálékszerzés, az utódok és kifejlett dolgozók etetése, tisztogatása stb.

1.2. A hangyák interakcióit meghatározó tényezők

1.2.1. *CHC profil*

A szociális rovarok, így a hangyák körében is fontos szerepe van a kémiai kommunikációnak, ami lehetővé teszi olyan információk átadását, mint például a táplálékforrások helye és

minősége, vagy a kolóniát veszélyeztető tényezők jelenléte (Van Wilgenburg és mtsai. 2011). Ezen kívül a kémiai kommunikáció az alapja a kolóniatagok felismerésének is, mely lehetővé teszi a riválisok és fészektársak megkülönböztetését is. Utóbbiért a hangyák kutikuláján található, főleg különböző szénhidrogénekből álló komplex kémiai rendszer, az ún. CHC profil a felelős, amit leegyszerűsítve fészekszagnak is neveznek. A hangyák ez alapján különítik el fészektársaikat az idegen egyedektől (d'Ettorre és mtsai. 2004; Van Wilgenburg és mtsai. 2011), de emellett fontos szerepe van többek között a kiszáradás és a patogének elleni védelemben is (Van Wilgenburg és mtsai. 2011; Sprenger és Menzel 2020). A CHC profil fő alkotói a különböző alkánok (pl. n-alkánok, elágazó, metilált, dimetilált és trimetilált telített szénhidrogének), alkének és alkinek. A felismerést elsősorban a metilált alkánok és az alkének teszik lehetővé, míg a kiszáradás elleni védelemért a hosszú szénláncú és viszkózus vegyületek, mint például az n-alkánok a felelősek (Sprenger és Menzel 2020). Az, hogy milyen vegyületek alkotják a CHC profilt fajonként eltér, de az egy fajhoz tartozó kolóniák esetében az alkotóelemek változó relatív koncentrációja biztosítja a felismeréshez szükséges különbségeket (Van Wilgenburg és mtsai. 2011). A hangyák a csápjaikon lévő receptorok segítségével „olvassák le” egymás CHC profilját, majd ezt a saját maguk profiljához (templát) hasonlítják, és az azzal való átfedés alapján különítik el fészektársaikat az idegen egyedektől (Van Wilgenburg és mtsai. 2011).

A hatékony felismerés különösen fontos az olyan fajok számára, amelyek szociálpaziták gazdái lehetnek (Brandt és mtsai. 2005). Számos szociálpazitára jellemző a kémiai mimikri vagy a kémiai álcázás (ld. 1.3. fejezet), aminek során a paraziták a gazdafajra jellemző CHC profil „lemásolásával” jutnak be a gazdáik fészkébe (d'Ettorre és mtsai. 2002; Brandt és mtsai. 2005). Mivel a CHC profilok közötti különbségtétel attól függ, hogy egy adott egyed profilja mennyire tér el a templáttól, várhatóan a gazdafajok képesek modulálni, hogy mekkora eltérés vált ki agresszivitást a betolakodóval szemben (d'Ettorre és mtsai. 2004; Brandt és mtsai. 2005). Az, hogy az „elfogadási tartomány” mekkora, várhatóan annak függvényében változik, hogy mennyire költséges egy fészektárs elutasítása egy idegen befogadásához képest. A szociálpazita nyomásnak kitett fajok elfogadási tartománya feltehetően évszakosan változik annak függvényében, hogy a szociálpaziták mekkora veszélyt jelentenek a kolóniára nézve (Brandt és mtsai. 2005). Így például nyáron, a rablóhadjáratok idején várhatóan „szűkebb” lesz az elfogadási tartomány, mint az év többi részében, ezzel minimalizálva a hatékony védekezés fitneszköltségeit. Ezt d'Ettorre és mtsai. (2004) egy rabszolgotartó szociálpazitákkal fertőzött, illetve egy szociálpazita mentes területről származó *Formica rufibarbis* (vörös rabszolgahangya) kolónia esetében vizsgálták. A vizsgálat során a

gazdadolgozóknak a *Polyergus rufescens* (amazonhangya) obligát szociálp parazita fajjal és idegen fajtárs dolgozókkal szembeni reakcióit figyelték meg terepen, áprilistól októberig (d'Ettorre és mtsai. 2004). A parazitált területéről származó *F. rufibarbis* kolónia dolgozói nyáron, a rablóhadjáratok időszakában agresszívvában reagáltak a rabszolga tartóra, míg az idegen fajtársakra adott válasz minden évszakban hasonló volt. A szociálp parazita mentes területéről származó kolóniák reakcióiban ezzel ellentétben nem volt jelentős szezonális változás, ahogyan a kolóniák idegen fajtársakra adott reakciójában sem (d'Ettorre és mtsai. 2004).

1.2.2. Dominanciaviszonyok

A kompetíciót hagyományosan egy mindenhol jelenlévő és meghatározó tényezőnek tekintik a hangyaközösségek szerveződésében (Cerdá és mtsai. 2013). A különböző fajok jelenlétükkel és viselkedésükkel egyaránt hatással vannak a többi faj abundanciájára, térbeli eloszlására és viselkedésére is. A hangyafajok közötti hierarchia viszonyokat főleg a fajok agresszivitása, más fajokra gyakorolt hatása és táplálékgyűjtő viselkedése határozza meg (Cerdá és mtsai. 2013). A kompetitív hierarchián belül ennek megfelelően elkülöníthetünk territoriális, átmeneti és szubmisszív fajokat (Vepsäläinen és Pisarski 1982; Savolainen és Vepsäläinen 1988).

A territoriális fajok agresszívak, a fajok közötti interakciók során dominánsak, általában nagy létszámú kolóniák vannak és egybefüggő territóriumot tartanak fent (Vepsäläinen és Pisarski 1982; Savolainen és Vepsäläinen 1988; Cerdá és mtsai. 2013). Az átmeneti, másnéven „encounter” fajok nem tartanak fent territóriumot, de agresszívan védelmezik a táplálékforrásaikat, illetve megpróbálhatnak más fajokat kiszorítani egy felfedezett táplálékforrásról. Általában olyan területen alapítanak kolóniákat, ahova a domináns fajok territóriumai nem terjed ki, vagy ezek territóriumai közötti ún. domináns hangya mentes övezetekben (Maák és mtsai. 2020). Ezzel szemben a szubmisszív fajok kolóniái általában kis létszámúak, dolgozóik kerülnek a más kolóniák dolgozóival való érintkezést és csak a fészket védelmezik (Vepsäläinen és Pisarski 1982; Cerdá és mtsai. 2013), aminek köszönhetően ezek a fajok előfordulhatnak a territoriális fajok territóriumán belül is (Vepsäläinen és Pisarski 1982).

Előfordulhat azonban, hogy ebbe a hierarchia rendszerbe bizonyos közösségek vagy fajok nehezen illeszthetők bele (Stuble és mtsai. 2017; Ślipiński és mtsai. 2018). A különböző fajok interakciói sokszor kontextusfüggők, ami hatással lehet a hierarchiaviszonyokra is (Stuble és mtsai. 2017). Például a különböző abiotikus tényezők hatása a fajok napi és szezonális aktivitására befolyásolhatja, hogy mely fajok kerülnek egymással közvetlen kapcsolatba,

továbbá meghatározhatják a kompetitív interakciók kimenetelét is, így a hierarchiaviszonyok élőhelyenként változhatnak. Lőrincz és mtsai. (2024) vizsgálatai alapján a hangyaközösségek szerveződését a fajok közötti interakciók és a mikroklimatikus viszonyok együttesen határozzák meg, ezek pedig eltérő szereppel bírhatnak a különböző élőhelyeken, illetve a különböző viselkedési csoportba (ti. domináns, átmeneti, szubmisszív) tartozó fajok esetében.

Emellett az is előfordulhat, hogy egyes fajok viselkedése olyan változatos, hogy nem lehet egyértelműen kategorizálni (Ślipiński és mtsai. 2018). Erre jó példa a *Formica sanguinea* (vérvörös rablóhangya), amelyet általában az agresszív territoriális fajok közé sorolnak, viselkedése azonban nem követi a territoriális fajokra jellemző mintázatokat. Például a nyári rablóhadjáratai során „nem tartja tiszteletben” más territóriumok határait (Czechowski 2000; Ślipiński és mtsai. 2018), territóriumán belül pedig sokszor nem fejt ki jelentős nyomást más fajok kereső dolgozóira, így azok ott viszonylag szabadon kereshetnek táplálékot (Ślipiński és mtsai. 2018). Emellett Ślipiński és mtsai. (2018) azt találták, hogy a *F. sanguinea* kolóniák csak a fészükhöz közel lévő táplálékforrásokat használták ki, és azok közül sem mindet, ami szintén nem egyezik egy territoriális faj esetében várt viselkedéssel. Továbbá a táplálékforrások kiaknázásában egy észak-dél irányú gradienst figyeltek meg, ugyanis míg északon a *F. sanguinea* egyértelműen domináns fajként lépett fel, és monopolizálta a táplálékforrásokat, addig délebbre haladva egyre több teret engedett más kompetítor hangyafajoknak (Ślipiński és mtsai. 2018). Ez alapján valószínűsíthető, hogy a *F. sanguinea* kompetitív viselkedése erősen függ a lokális ökológiai tényezőktől, így nem illeszkedik a hagyományos hierarchia rendszerbe.

1.2.3. A „kedves ellenség” és az „aljas szomszéd” effektusok

A territoriális fajok a területükre behatoló egyedekre többféleképpen reagálhatnak, amit különböző ökológiai, életmenet és szociális tényezők, jellegek befolyásolhatnak (Christensen és Radford 2018). Ilyen tényező például a betolakodó kiléte, azaz, hogy a betolakodó távoli idegen vagy pedig egy szomszédos terület lakója. Egyes esetekben a szomszédok kisebb fenyegetést jelentenek, mint a teljesen idegen egyedek, mivel előbbieik ismert határok mentén mozognak, és potenciálisan kevesebb erőforrást veszélyeztetnek, mint egy távoli idegen betolakodó, amelynek megjelenése kiszámíthatatlanabb, és magával hordozza a territórium elvesztésének esélyét (Christensen és Radford 2018). Hangyák esetében például a szomszédok saját fészkekkel rendelkeznek, míg egy távoli idegen feltételezhetően fészket elhagyni kényszerült és új fészkelő helyet kereshet, ezzel veszélyeztetve a rezidens kolóniát (Heinze és mtsai. 1996). Ezek alapján nem meglepő az a régóta ismert jelenség, hogy az ismeretlen

kompetítorokra jóval erősebben reagálnak a territoriális fajok egyedei, mint azokra, amelyekkel már többször is találkoztak (Ydenberg és mtsai. 1988). Ennek oka, hogy az egymást ismerő egyedek már felmérték egymás erejét, így később már nincsen szükség heves harcra a territoriális „vitákban”. Ezt „kedves ellenség” („dear enemy”) effektusnak nevezik (Christensen és Radford 2018).

Abban az esetben, ha a szomszédok nagyobb veszélyt jelentenek, mint az idegenek (például, ha a táplálékforrások változatos előfordulása miatt előnyös lehet a szomszédok területének elfoglalása), akkor a területet fenntartó egyedek várhatóan a szomszédokkal szemben fognak agresszívakabban fellépni (Christensen és Radford 2018). Ezt „aljas szomszéd” („nasty neighbour”) effektusnak nevezik. Az, hogy éppen a szomszédok vagy az idegenek jelentenek nagyobb veszélyt változhat, így ennek megfelelően a területet fenntartó kolóniák viselkedése is eltérhet. Sokan úgy gondolják, hogy szociális rovarok esetében az „aljas szomszéd” effektus gyakrabban fordulhat elő, mint a „kedves ellenség” effektus, de az eddigi kutatások eredményei ezt nem támasztják alá, ugyanis mindkét eshetőségre több példa is akad különböző fajok körében (Jelley és Moreau 2023).

1.3. A szociálp parazitizmus formái

A hangyák körében a szociálp parazitizmus két fő formáját különítjük el, melyek az ideiglenes és a tartós szociálp parazitizmus; ez utóbbinak egyik formája a rabszolgotartás, vagy másnéven dulózis (Hölldobler és Wilson 1990; Buschinger 2009; Rabeling 2020). Az ideiglenes szociálp parazitizmus és a rabszolgotartás lehet fakultatív vagy obligát jellegű. A fakultatív kapcsolat esetében a parazita a gazdafaj jelenléte nélkül is életképes, míg obligát kapcsolat esetében a parazita nem képes a gazdafaj hiányában életben maradni (Rabeling 2020), előfordulhat például, hogy a paraziták rabszolgáik nélkül alapvető feladatok (pl. fészeképítés, ivadékgondozás) elvégzésére sem képesek, így teljes mértékben a rabszolgákra vannak utalva (Hölldobler és Wilson 1990; Buschinger 2009; De La Mora és mtsai. 2020; Rabeling 2020). Fakultatív rabszolgotartó a hazánkban is honos *F. sanguinea*, míg obligát rabszolgotartók a *Polyergus* fajok, amelyek parazita életmódhoz való adaptálódásuk következtében az önálló táplálkozás képességét is elveszítették, ugyanis sarló alakú rágójuk az ellenség hatástalanítására és az ivadék szállítására specializálódott, így más feladatok ellátására kevésbé alkalmas (Hölldobler és Wilson 1990; Rabeling 2020).

Az ideiglenes szociálp paraziták királynői kolóniaalapításuk során egy másik faj fészket foglalják el, a rezidens királynőt pedig megölik, terméketlenné teszik, vagy a gazdafaj

dolgozóival megöletik (Hölldobler és Wilson 1990; Buschinger 2009; De La Mora és mtsai. 2020; Rabeling 2020). Ezután, saját királynőjük hiányában, a gazdafaj dolgozói fokozatosan „kitisztulnak” a kolóniából, és végül csak a parazitafaj dolgozói maradnak a fészekben. A parazitakirálynők nagyfokú érzékenységet mutatnak a gazdakolóniákat jelző kémiai és vizuális szignálokra, ami segíti őket a megfelelő gazdakolónia megtalálásában (De La Mora és mtsai. 2020). Ezt követően a fészekbe való bejutást segítheti kémiai mimikri, azaz a gazdák CHC profiljának utánzása, kémiai álcázás, amelynek során átveszik a gazdák CHC profilját a gazdadolgozókkal és/vagy a környezetükkel való érintkezés során, de a kémiai semlegesség is előfordulhat, amikor a paraziták nem (vagy csak kis mennyiségben) állítanak elő felismerést segítő vegyületeket, így CHC profiljuk egyszerűsége biztosítja a bejutást (Hölldobler és Wilson 1990; Buschinger 2009; De La Mora és mtsai. 2020). A paraziták emellett használhatnak még nyers erőt, illetve olyan ún. „propaganda” vegyületeket (pl. feromonokat) is, amelyek zavart keltenek a gazdadolgozók között (Hölldobler és Wilson 1990).

Abban az esetben, ha a gazdadolgozók nem tisztulnak ki a kolóniából az alapítás után, tartós szociálpazitizmusról beszélünk, amelynek egyik formája a rabszolgotartás vagy dulózis (Hölldobler és Wilson 1990; Buschinger 2009; De La Mora és mtsai. 2020; Rabeling 2020). A kolóniaalapítás az előzőekben ismertetetthez hasonlóan történik (Hölldobler és Wilson 1990). A megfelelő gazdakolónia kiválasztásában a genetikai háttértényezők mellett a bevésődésnek is nagy szerepe van, azaz annak, hogy egy parazita királynő az anyakolóniájában milyen gazdafajjal érintkezett, ugyanis a parazita királynők általában azokat a gazdafajokat preferálják, amelyek az anyakolóniában is jelen voltak (Schumann és Buschinger 1994). A „hatalomátvétel” után a paraziták a kolónia élete során rendszeresen, a gazdafaj más, környező kolóniáiból rabolnak ivadékokat (lárvákat, bábokat), amelyek a parazita fészekben „felnevelkedve” a parazita kolónia teljes értékű dolgozói lesznek, a parazitákat pedig fészektársaiknak tekintik (Hölldobler és Wilson 1990; De La Mora és mtsai. 2020). A kolónia alapítás során A környező gazdakolóniák kirablását a rabszolgotartók különböző kémiai, viselkedésbeli és morfológiai adaptációi segítik, mint például a rablóhadjáratot megelőző felderítés során a lelepleződés elkerülése (De La Mora és mtsai. 2020), vagy az erőteljesebb, esetenként sarlószerű rágók, amelyek a gazdadolgozók elleni közvetlen küzdelemben előnyösek (Rabeling 2020).

1.4. A gazdafajok adaptációi

Mivel a szociálpazsiták jelenléte jelentős fitneszköltséggel jár, a gazdafajok változatos morfológiai, kémiai, illetve viselkedésbeli védekezőmechanizmusokra tettek szert az evolúciójuk során (Pamminger és mtsai. 2011; Grüter és mtsai. 2018). Ilyen mechanizmus például a más fajhoz tartozó egyedek hatékonyabb felismerése, az agresszívabb fellépés a betolakodókkal szemben, a koordináltabb védekezés, a megtámadott kolóniák gyors menekülése, a paraziták által a rablójáratok során használt feromonokkal szembeni immunitás, kevesebb királynő befogadása, ill. a saját és nem saját fészekalj közötti különbségtétel hatékonyságának fejlődése (Lenoir és mtsai. 2001; Achenbach és mtsai. 2010; Pamminger és mtsai. 2011; Grüter és mtsai. 2018). A már rabszolgasorba került gazdák esetében is megfigyeltek bizonyos védekezőmechanizmusokat, így például a gazdák kisebb csoportjainak „felszabadulását”, illetve laboratóriumi körülmények között a parazitaivadékok gazdák általi pusztítását (Achenbach és Foitzik 2009; Czechowski és Godzińska 2015). Előbbi Czechowski és Godzińska (2015) írta le egy terepi megfigyelés során, amikor olyan kisebb gazdadolgozó csapatokra figyeltek fel, amelyek épp egy rabszolgatartó fészket hagyták el. Azon a területen, amerre ezek a gazdadolgozók mentek, később több olyan kisebb, királynővel rendelkező gazdakolóniát találtak, amelyek korábban nem voltak ott, így ezeket feltehetően a parazita kolóniából „felszabadult” dolgozók alapították, amelyek ezután idegen fajtárs királynőket fogadtak be.

A védelem fitneszköltsége a gazdák részéről annál jobban nő, minél több „védvonalat” törnek át a paraziták, továbbá evolúciósan sikeresebbek azok a fajok, amelyek egyszerre több védelmi vonalat is fenntartanak (Jongepier és mtsai. 2014). Elsődleges védvonalként tekinthetők például azok a jellegek/viselkedések, amelyek segíthetnek a parazita „fertőzés” elkerülésében, ilyen például az agresszív viselkedés, ami például segítheti a parazita felderítők likvidálását. Amennyiben ez sikertelen, és elkerülhetetlen a paraziták fészekbe jutása, előnyösebb lehet a menekülésbe és a kolónia költözésébe fektetni az energiát, ami másodlagos védvonalként szolgálhat (Jongepier és mtsai. 2014).

Ha a szociálpazsiták jelentette veszély térben és időben nem állandóan jelentkezik, a védekező mechanizmusok költségeit figyelembe véve evolúciósan előnyös lehet az ún. indukálható védelem (Pamminger és mtsai. 2011). Ez azt jelenti, hogy a gazdakolóniák csak a parazitákkal való érintkezés esetében fektetnek energiát az ellenük való védekezés bizonyos formáiba. Pamminger és mtsai. (2011) kísérletük során azt vizsgálták, hogy egy szociálpazsitával való találkozás okoz-e viselkedésbeli változást egy nem parazitált,

potenciális gazdakolónia dolgozóiban. Mivel a szociálpaziták rabszolgaszerző hadjáratait felderítés előzi meg, a gazdakolóniák dolgozói várhatóan agresszívakabban lépnek fel a felderítő dolgozókkal, mint más idegen egyedekkel szemben, ugyanis a felderítők sikeres likvidálásával elkerülhető a rablóhadjárat. A kutatók a vizsgálat során a *Temnothorax longispinosus* (tövises kéreghangya) kolóniáinak különböző „friss”, fagyasztással előállított hangyatenetekre adott reakcióit figyelték meg (Pamminger és mtsai. 2011). Ez azért fontos, mert a tetemekre jellemző kémiai profil a pusztulás után megközelítőleg egy órával jelenik meg, így a „friss” tetemeket a hangyák még nem tetemként kezelik (Choe és mtsai. 2009). A kísérleti kolóniák egy rabszolgatartó faj, a *Temnothorax americanus* (amerikai kéreghangya), egy másik *Temnothorax* faj, a *Temnothorax curvispinosus* (ráncos kéreghangya), valamint fajtárs, de nem fészektárs hangyák tetemeit kapták, többféle sorrendben (Pamminger és mtsai. 2011). Sikert kimutatni, hogy a szociálpazitával korábban nem érintkező kolóniák ezek tetemeire agresszívakabban reagáltak, mint más idegen fajtárs és nem fajtárs tetemekre, továbbá a rabszolgatartóval való találkozás után a kolóniák hosszantartó agresszivitást mutattak (Pamminger és mtsai. 2011).

A hangyakolóniák nemcsak a különböző „friss” tetemeket kezelik eltérően a fajok közötti kapcsolatok függvényében, hanem azokat is, amelyek már a tetemekre jellemző kémiai profillal rendelkeznek, így a különböző tetemek fontos információkkal szolgálhatnak egy kolónia számára (Maák és mtsai. 2014). Például a fészektársak tetemei utalhatnak fertőzésre, míg más rivális hangyák tetemei előre jelezhetik a kolónia megtámadását, ezért például a kompetitor vagy szociálpazita tetemekre adott erős agresszív válasz növelheti a kolóniák túlélési esélyeit. Maák és mtsai. (2014) vizsgálata során a potenciális rabszolga kolóniák mind a territoriális, ideiglenes szociálpazita *Formica polyctena* (kis vöröshangya), mind a rabszolgatartó *F. sanguinea* tetemeire gyors és agresszív reakciót mutattak. A territoriális faj tetemei egy közeli támadást jelezhetnek előre, a gyors reakció pedig növelheti a kolónia túlélésének esélyeit. Hasonló okok állhatnak a rabszolgatartóra adott reakció mögött is, ami rablóhadjáratai során nagyban csökkentheti a gazdakolóniák méretét és denzitását.

2. Célkitűzés és kérdések

A dolgozatban bemutatott laboratóriumi vizsgálatban három faj, a *Formica fusca* (kormos rabszolgahangya), és két szociálpazitája, egy ideiglenes szociálpazita, a *Formica polyctena* és egy tartós szociálpazita a *Formica sanguinea* kapcsolatának szezonális dinamikáját vizsgáltam a *F. fusca* dolgozóinak különböző „friss” hangyatenetekre adott reakcióját megfigyelve. Céлом a különböző gazda-pazita rendszerek évszakos dinamikájának felderítése volt, ami új ismeretekkel szolgálhat a parazita és gazdák kapcsolatáról.

Az alábbi kérdéseket fogalmaztam meg:

1. Eltérő mértékű agressziót vált-e ki egy ideiglenes és egy tartós (rabszogatartó) szociálpazita faj a *F. fusca* dolgozókból?
2. Agresszívan reagálnak-e az ideiglenes szociálpazita (*F. polyctena*) kolóniák közeléből származó *F. fusca* kolóniák dolgozói az idegen hangyákra tavasszal, a kolónia alapítás idején, mint nyáron vagy ősszel?
3. Agresszívan reagálnak-e a rabszogatartó (*F. sanguinea*) kolóniák közeléből származó *F. fusca* kolóniák dolgozói az idegen hangyákra nyáron, a rablóhadjáratok idején, mint tavasszal vagy ősszel?
4. Mutat-e évszakos változást a szociálpazitáktól (*F. sanguinea*, *F. polyctena*) mentes területről származó *F. fusca* kolóniák agresszivitása a szociálpazitákkal szemben?
5. Változik-e évszakosan a *F. fusca* dolgozók fészektársakkal szemben mutatott agressziója?

3. Anyagok és módszerek

3.1. A vizsgált fajok

A *Formica fusca* (kormos rabszolgahangya) Linnaeus 1758 (1. ábra) Euráziában, leginkább a mérsékelt övön elterjedt hangyafaj, de Skandináviában is megtalálható meleg, délies kitettségű lejtőkön (Czechowski és mtsai. 2012; Seifert 2018). Kedveli a száraz, nyílt vagy mérsékeltén árnyékos élőhelyeket. Előfordulhat városokban is, ahol a központi, forgalmas helyek kivételével mindenütt megjelenhet. Kolóniai egy vagy több királynősek is lehetnek, általában 300-3000 dolgozóval. Önálló kolónia alapítású faj, nászrepülése július-augusztusban, nappal zajlik. Más hangyafajokkal szemben általában nem agresszív, szubmisszív faj, számos szociálp parazita elsődleges gazdafaja (Czechowski és mtsai. 2012; Seifert 2018).



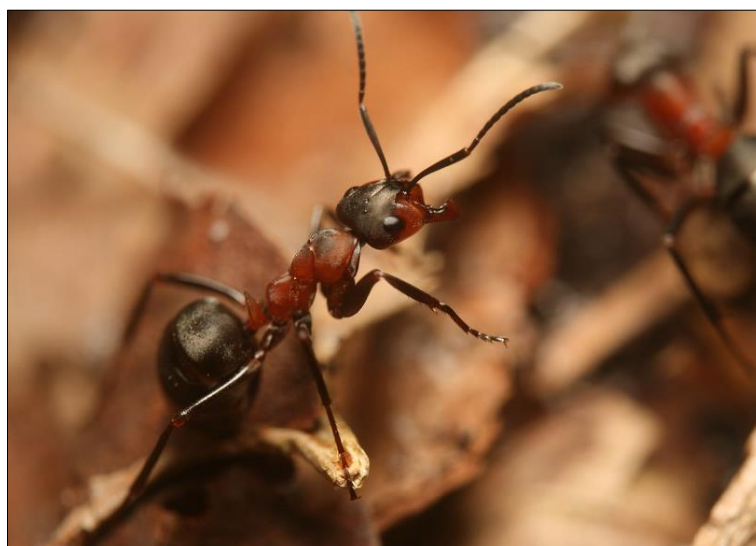
1. ábra. *F. fusca* (kormos rabszolgahangya) dolgozó (Forrás: Wikimedia Commons).

A *Formica sanguinea* (vérvörös rablóhangya) Latreille (2. ábra) 1798 Palearktikus elterjedésű szociálp parazita, fakultatív rabszolgatartó faj (Czechowski és mtsai. 2012; Seifert 2018). Portugáliától Japánig, illetve egész Európában elterjedt. Sokféle élőhelyen megtalálható, bármilyen kellően napos élőhelyet kolonizálhat, például gyepeket, ligeteket, erdőket, erdőszegélyeket, lápokat. Fészkei változatosak, kialakításuk az adott élőhelytől és gazdafajtól függ (Czechowski és mtsai. 2012; Seifert 2018). Fészkelhet talajban fészekdombmal vagy anélkül, kövek alatt, korhadt fában, fűcsomókban. Kolóniai egy és több királynősek, illetve egy- és többfészkesek is lehetnek, néhány ezer-több tízezer dolgozóval. Kolóniaalapítás során más fajok fészket foglalja el, nászrepülése július-augusztusban történik. Gazdafajai elsősorban a magyarul rabszolgahangyáknak nevezett *Serviformica* fajok (Czechowski és mtsai. 2012; Seifert 2018). Más hangyafajokkal szembeni viselkedése nem állandó, valószínűleg a lokális ökológiai tényezőktől függ (Ślipiński és mtsai. 2018).



2. ábra. *F. sanguinea* (vérvörös rablóhangya) dolgozók (Forrás: Wikimedia Commons).

A *Formica polycтена* (kis vöröshangya) Förster 1850 (3. ábra) a Palearktisz északi részén elterjedt ideiglenes szociálp parazita faj, lombhullató és tűlevelű erdőkben fordul elő (Czechowski és mtsai. 2012; Seifert 2018). Általában dombfészket épít növényi anyagokból, ami akár a 2-2,5 méteres magasságot is elérheti. Kolóniai általában többkirálynősek és többfészkesek, és akár milliós nagyságrendű dolgozóból is állhatnak (Czechowski és mtsai. 2012; Seifert 2018). A kolóniaalapító királynőket leggyakrabban a saját vagy más fajtárs kolóniák fogadják be, de esetenként *Serviformica* fajok ideiglenes szociálp parazitái is lehetnek. Nászrepülésük tavasszal, májustól kora júniusig zajlik. Erősen territoriális, agresszív faj (Czechowski és mtsai. 2012; Seifert 2018).



3. ábra. *F. polycтена* dolgozó (Forrás: Orbula, www.flickr.com).

3.2. Kísérleti felállás

A gazda (*F. fusca*) kolóniákat három időszakban gyűjtöttük: májusban, júliusban és augusztus végén (továbbiakban ősz). A kolóniák háromféle helyről származtak: rabszolgatartó szociálp parazita (*F. sanguinea*) kolóniák közeléből, ideiglenes szociálp parazita (*F. polycтена*) kolóniák közeléből, illetve egy kontroll területről, ahol sem ideiglenes, sem tartós szociálp parazita kolóniákat nem találtunk a gazda (*F. fusca*) kolóniák több száz méteres körzetében. Az egymás közelében élő kolóniák közötti szoros kapcsolat miatt a szociálp paraziták közeléből gyűjtött kolóniákat „parazitáikkal párban” gyűjtöttük be, azaz a begyűjtött *F. fusca* kolóniák közvetlen közeléből begyűjtöttünk egy-egy *F. sanguinea* kolóniát, illetve dolgozókat a *F. polycтена* kolóniákból, melyeket alkolóniaként tartottunk a laboratóriumban. Mindhárom típusból (ideiglenes parazita melletti, rabszolgatartó melletti, kontroll) 4-4 *F. fusca* kolóniát gyűjtöttünk be. Ezt a gyűjtést minden időszakban megismételtük, így összesen 36 ($3 \times 4 \times 3$) kolóniával dolgoztunk.

A kolóniákat és alkolóniákat (a továbbiakban kolóniák) a laboratóriumban a méretükkel arányos nagyságú műanyag dobozokban tartottuk (2,9 l – 19,4 l). A kolóniák számára a természetes élőhelyükről biztosítottunk fészekanyagot (föld, korhadtt faanyag, fenyőtűk, levelek). A vizsgált kolóniák fészekdobozait arénákra (H 60 cm $\times$ SZ 30 cm $\times$ M 15 cm) kötöttük, amelyeket a fészekdobozokkal 1 cm átmérőjű, 10 cm hosszú műanyag csövek kapcsoltak össze. A hangyákat állandó hőmérsékletű (24 ± 4 °C) és állandó páratartalmú (42–43%) helyiségben tartottuk, kétnaponta etettük, és szükség esetén fészekdobozait párásítottuk. Táplálékként egy a laboratóriumi hangyakolóniák tartására gyakran használt táplálékot használtunk (Bhatkar és Whitcomb 1970).

A vizsgálatot mindhárom időszakban a kolóniák laboratóriumi körülményekhez való akklimatizációja (egy hét) után kezdtük meg. A teszteket két héten át végeztük. A szükséges tetemeket fagyasztással állítottuk elő -20 °C-on CO₂-os altatást követően. Ezek a *F. polycтена*, *F. sanguinea* és az adott kolónia fészektárs tetemei voltak. A tetemeket a tesztek megkezdése előtt 10 perccel olvasztottuk ki és legfeljebb 50 perccel kiolvasztásuk után használtuk fel, hogy elkerüljük a tetemekre jellemző kémiai profil kialakulását (Choe és mtsai. 2009). A tesztek során minden tetemet csak egyszer használtunk.

A kísérlet során 5,3 cm átmérőjű, kör alakú, műanyag petricsészéket használtunk, melyekbe először a tesztelendő *F. fusca* dolgozókat helyeztük el, majd 60 másodperc akklimatizációt követően a tetemeket is; utóbbiakat a petricsésze tetejére fűrt kis lyukon keresztül. Minden kolóniából 60-60 dolgozót teszteltünk, mindhárom tetemtípussal 20-20

dolgozót, azaz a három időszakban összesen 2160 ($12 \times 60 \times 3$) tesztet végeztünk. A szociálpaziták közeléből gyűjtött kolóniák dolgozói a velük párban gyűjtött szociálpaziták tetemeit kapták, a kontroll kolóniák pedig a begyűjtött szociálpaziták tetemeit vegyesen. Ezt követően 80 másodpercig videóztuk az adott dolgozó tetemekkel szembeni reakcióit. A hangyák agresszivitását az alapján mértük, hogy hány másodpercig mutattak agresszív interakciókat a tetemmel szemben a rendelkezésre álló 80 másodpercből. A vizsgálat során összesen 48 órányi videó készült. Egy-egy teszt után a vizsgálatban résztvevő dolgozót külön helyeztük, ezzel biztosítva, hogy egy dolgozót csak egyszer teszteljünk. A petricsészéket minden teszt után alkohollal megtisztítottuk, ezáltal eltávolítva az esetlegesen a petricsészére került szaganyagokat. Egy adott kolóniával végzett összes tesztet minden esetben egy nap alatt végeztük el.

3.3. Adatelemzés

A hangyák reakcióit a rögzített videók visszanezésével elemeztük. Ennek során az agresszív interakciókat rögzítettük, amelyek a következők voltak: rágónyitogatás (4. ábra), harapás (5. ábra) és hangyasavval spriccelés (6. ábra). A különböző agresszív viselkedések közötti gyors átmenetek miatt az agresszív interakciók összesített időtartamát használtuk a statisztikai elemzés során.

A különböző tetemtípusok jelenlétének, a begyűjtés időszakának, valamint a kettő interakciójának a hatását a gazda (*F. fusca*) dolgozók agresszivitására kevert lineáris modellek segítségével elemeztük (LMM, Gauss hibatag, maximum likelihood illesztés). Mindegyik kolóniatípus (ideiglenes parazita mellől gyűjtött, rabszolgartató mellől gyűjtött, és kontroll gazdakolóniák) esetében külön-külön modellt építettünk. Mindegyik modellben a vizsgálati kolóniák mint random faktor szerepeltek.



4. ábra. Szociálpazita tetemre reagáló *F. fusca* dolgozó rágónyitogatás közben
(Fotó: Pécsy Fanni).



5. ábra. Szociálparazita tetemre reagáló *F. fusca* dolgozó harapás közben
(Fotó: Pécsy Fanni).

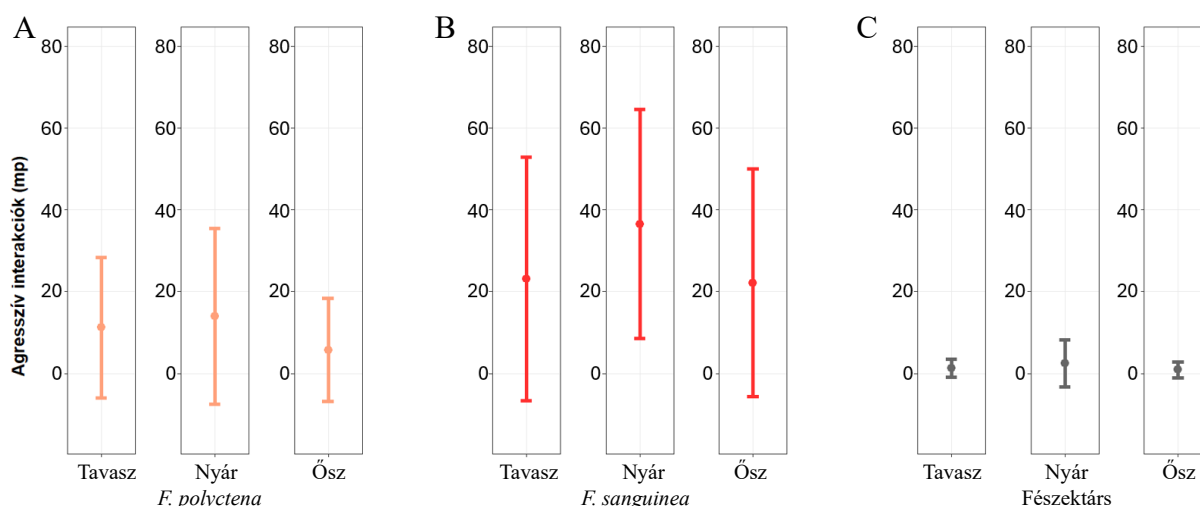


6. ábra. Szociálparazita tetemre reagáló *F. fusca* dolgozó hangyasavval spriccelés közben
(Fotó: Pécsy Fanni).

Az adatelemzést az R szoftver segítségével végeztük (R Core Team 2022). A változóinkat szükség esetén log-transzformáltuk, hogy az elemzéshez szükséges feltételek (normalitás, ill. a varianciák homogenitása) teljesüljenek. A kevert lineáris modelleket az *lme4* csomag *lmer* függvényével építettük fel (Bates és mtsai. 2015). A lineáris modellek eltérő faktorszintjeinek páronkénti (post-hoc, Tukey HSD) összehasonlítására az *emmeans* függvényt (*emmeans* csomag, Lenth 2023) használtuk.

4. Eredmények

Az ideiglenes szociálp parazita (*F. polycтена*) mellől gyűjtött gazdakolóniák (*F. fusca*) tetemekre adott reakciói egyik időszakban (tavasz, nyár, ősz) sem tértek el szignifikánsan egymástól, így nem figyeltünk meg különbséget sem az ideiglenes parazita (*F. polycтена*: LMM $t < 1,943$; $N = 720$; $p > 0,174$; 7. ábra), sem a rabszolgotartó (*F. sanguinea*: $t < 2,469$; $p > 0,075$; 7. ábra), sem a saját fészektárs tetemekkel szembeni reakciók esetében ($t > 0,291$; $p < 0,853$; 7. ábra). Nyáron (LMM $t = -7,015$; $p < 0,001$; 1. táblázat) és ősszel ($t = -5,539$; $p < 0,001$; 1. táblázat) az ideiglenes szociálp parazitához képest a gazdák a rabszolgotartókkal szemben szignifikánsan agresszívak voltak, míg a tavaszi időszakban csak marginálisan szignifikáns különbséget találtunk a két parazitára adott reakciók között ($t = -2,276$; $p = 0,06$; 1. táblázat). A dolgozók mindkét parazitával szemben minden esetben agresszívak voltak, mint a fészektársaikkal szemben (rabszolgotartóhoz képest: LMM $t > 7,876$; $p < 0,001$; ideiglenes parazitához képest: $t > 2,498$; $p < 0,03$; 1. táblázat).



7. ábra. Az error-bar-ok (átlag $\pm$ szórás) az ideiglenes parazita (*F. polycтена*) mellől gyűjtött gazdakolóniák (*F. fusca*) ideiglenes parazita (*F. polycтена*; A), rabszolgotartó (*F. sanguinea*; B) és saját fészektárs (C) tetemekkel szemben mutatott agresszív viselkedéseit ábrázolják (*: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$).

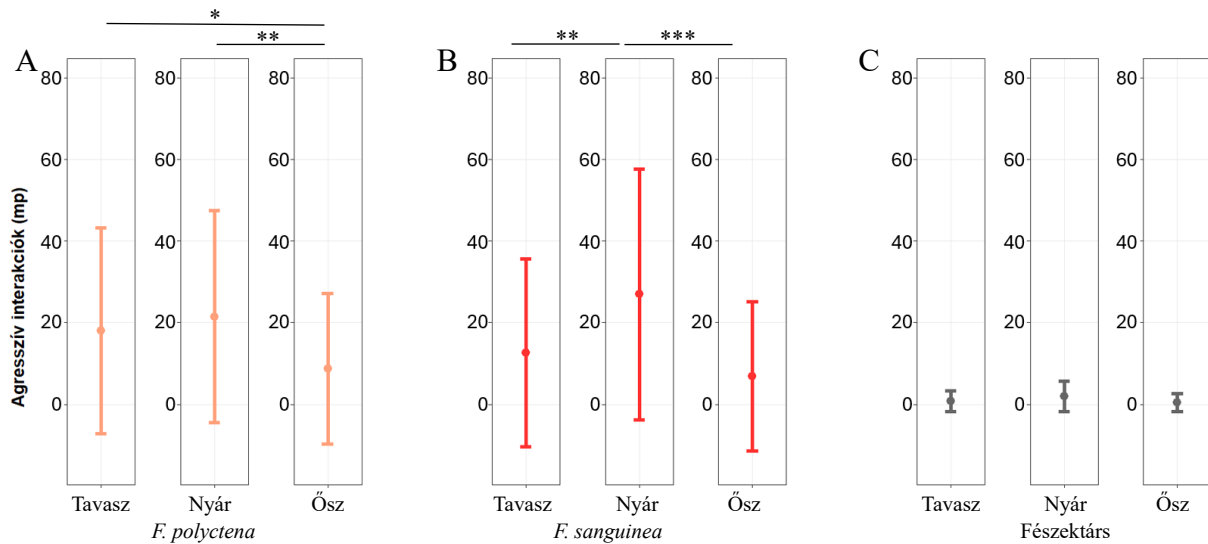
A rabszolgotartó (*F. sanguinea*) mellől gyűjtött gazdakolóniák (*F. fusca*) ideiglenes szociálp parazita (*F. polycтена*) tetemekre adott reakciói szignifikánsan eltértek mind a nyári és őszi (LMM $t = 3,875$; $N = 720$; $p < 0,01$; 8. ábra), mind a tavaszi és őszi időszakok között ($t = -2,686$; $p < 0,05$). Előbbi esetben nyáron, utóbbi esetben tavasszal tapasztaltunk több agresszív interakciót (1. táblázat). Hasonló eredményeket kaptunk a rabszolgotartó (*F. sanguinea*) tetemekre adott reakciók esetében is, ugyanis a nyári és őszi (LMM $t = 4,822$; $p < 0,001$; 8. ábra), illetve a tavaszi és nyári időszakok között ($t = 2,785$; $p < 0,05$) is szignifikáns

volt az eltérés (8. ábra). A nyári időszakban a tavaszi és őszi időszakokhoz képest is több agresszív interakciót tapasztaltunk (1. táblázat). Az eltérés ugyanakkor nem volt szignifikáns az ideiglenes szociálpazita tetemekre adott reakciókban a tavaszi és nyári időszakok között ($t=1,189$; $p=0,477$; 8. ábra), a rabszolgatartó tetemekkel szembeni reakcióban pedig a tavaszi és őszi időszakok között ($t=-2,036$; $p=0,137$; 8. ábra). A saját fészektárs tetemekre adott reakciók sem különböztek szignifikánsan egyik időszakban sem ($t<1,480$; $p>0,327$; 8. ábra).

1. táblázat. A különböző területekről gyűjtött gazdakolóniák (*F. fusca*) különböző tetemekkel (*F. polyctena*, *F. sanguinea*, fészektárs) szembeni agresszív reakcióinak átlagos időtartama (mp) és szórás értékei a három évszakban.

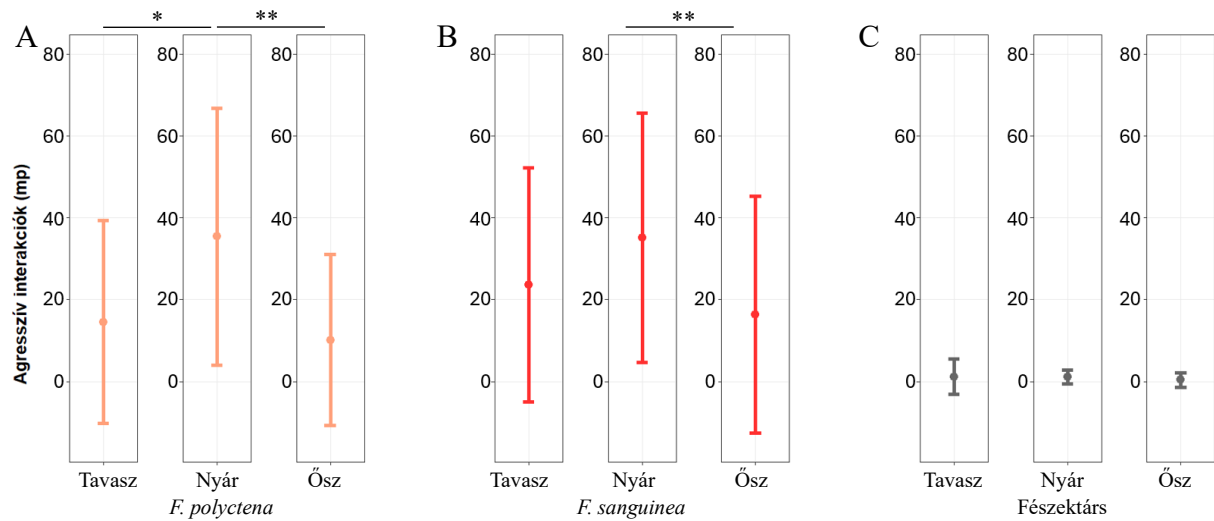
Tetemek típusa		<i>F. polyctena</i> mellől gyűjtött <i>F. fusca</i>			<i>F. sanguinea</i> mellől gyűjtött <i>F. fusca</i>			Kontroll <i>F. fusca</i>		
		Tavaszi	Nyár	Ősz	Tavaszi	Nyár	Ősz	Tavaszi	Nyár	Ősz
Átlagos agresszivitás (mp)	<i>F. polyctena</i>	13,25 ±17,20	14,01 ±21,51	5,75 ±12,64	17,36 ±25,25	21,48 ±28,98	8,70 ±18,41	15,86 ±24,76	35,40 ±31,42	10,18 ±20,82
	<i>F. sanguinea</i>	20,64 ±29,76	36,54 ±28,01	22,16 ±27,86	12,34 ±23,04	26,98 ±30,71	6,89 ±18,27	21,13 ±28,58	35,10 ±30,42	16,41 ±28,93
	Fészektárs	2,06 ±2,18	2,46 ±5,73	0,93 ±1,93	1,24 ±2,55	1,96 ±3,68	0,53 ±2,18	2,41 ±4,33	1,14 ±1,71	0,43 ±1,76

A rabszolgatartó mellől gyűjtött gazdák ideiglenes parazitákra és rabszolgatartókra adott reakciói között csak tavasszal találtunk szignifikáns különbséget (LMM $t=2,361$; $p<0,05$; 1. táblázat), amikor az ideiglenes parazitákkal szemben voltak agresszívbabak a dolgozók. Mindkét parazitához képest a fészektársaikkal szemben a dolgozók szignifikánsan kevesebb agresszív reakciót mutattak (rabszolgatartóhoz képest: $t>2,761$; $p<0,02$; ideiglenes parazitához képest: $t>4,027$; $p<0,001$; 1. táblázat).



8. ábra. Az error-bar-ok (átlag $\pm$ szórás) a rabszolgotartó (*F. sanguinea*) mellől gyűjtött gazdakolóniák (*F. fusca*) ideiglenes szociálp parazita (*F. polycтена*; A), rabszolgotartó (*F. sanguinea*; B) és saját fészektárs (C) tetemekkel szemben mutatott agresszív viselkedéseit ábrázolják (*: $p < 0,05$; **: $p < 0,01$; ***: $p < 0,001$).

A kontroll területéről gyűjtött gazdakolóniák ideiglenes szociálp parazita (*F. polycтена*) tetemekre adott reakciói szignifikánsan eltértek a nyári és őszi (LMM $t=4,383$; $N=720$; $p < 0,01$; 9. ábra), valamint a tavaszi és nyári időszakok között ($t=3,280$; $p < 0,05$), a rabszolgotartó (*F. sanguinea*) tetemekre adott reakciói viszont csak a nyári és őszi időszakok között ($t=4,245$; $p < 0,01$; 9. ábra). Az ideiglenes szociálp parazita tetemekre nyáron agresszívbabban reagáltak a dolgozók, mint tavasszal és ősszel, a rabszolgotartó tetemekre pedig nyáron agresszívbabban reagáltak, mint ősszel (1. táblázat). Ezzel szemben nem találtunk szignifikáns eltérést az ideiglenes szociálp parazita tetemek esetén a tavaszi és őszi időszak között (LMM $t=-1,103$; $p=0,529$; 9. ábra), a rabszolgotartó tetemek esetén pedig a tavaszi és nyári ($t=2,199$; $p=0,109$; 9. ábra), valamint a tavaszi és őszi időszakok között ($t=-2,046$; $p=0,141$; 9. ábra). A saját fészektárs tetemekre adott reakciók nem különböztek szignifikánsan egyik időszakban sem (LMM $t < 0,833$; $p > 0,690$; 9. ábra). A gazdák ideiglenes parazitákra és rabszolgotartókra adott reakciók között csak a tavaszi időszakban találtunk marginálisan szignifikáns különbséget a rabszolgotartó javára (LMM $t=2,237$; $p=0,066$; 1. táblázat). A többi esetben az eltérés nem volt szignifikáns ($t < 0,349$, $p > 0,935$). Az előzőekhez hasonlóan, fészektársaikhoz képest a dolgozók mindkét parazitával szemben szignifikánsan több agresszív reakciót mutattak (rabszolgotartóhoz képest: $t > 4,485$; $p < 0,001$; ideiglenes parazitához képest: $t > 4,136$; $p < 0,001$; 1. táblázat).



9. ábra. Az error-bar-ok (átlag±szórás) a kontroll gazdakolóniák (*F. fusca*) ideiglenes szociálp parazita (*F. polycтена*; A), rabszolgatartó (*F. sanguinea*; B) és saját fészektárs (C) tetemekkel szemben mutatott agresszív viselkedéseit ábrázolják (*: p<0,05; **: p<0,01; ***: p<0,001).

5. Diszkusszió

Összességében a gazdakolóniák tetemekre adott reakcióinak dinamikája eltért a különböző területekről származó kolóniák esetében. A rabszolgatartó (*F. sanguinea*) mellől gyűjtött gazdakolóniák (*F. fusca*) dolgozói a rabszolgatartóval szemben nyáron, míg az ideiglenes parazitával szemben nyáron és tavasszal voltak a legagresszívbabak. Az ideiglenes parazita (*F. polycтена*) mellől gyűjtött gazdakolóniák reakcióiban nem találtunk szignifikáns különbséget az évszakok között. A kontroll kolóniák mindkét parazitával szemben a nyári időszakban voltak a legagresszívbabak.

Vizsgálatunk során a rabszolgatartó *F. sanguinea* az esetek többségében nagyobb mértékű agressziót váltott ki a *F. fusca* dolgozókból, mint az ideiglenes szociálpazazita *F. polycтена*. Ez, az átlagos agresszivitás értékeket figyelembe véve az ideiglenes parazita mellől gyűjtött gazdakolóniák esetében minden évszakban, a kontroll kolóniák esetében pedig tavasszal és ősszel volt így. Utóbbiak nyáron hasonló mértékű agressziót mutattak mindkét parazita felé. A rabszolgatartó mellől gyűjtött gazdakolóniák ezzel ellentétben tavasszal és ősszel az ideiglenes parazitával szemben voltak agresszívbabak. Erre egy lehetséges magyarázat lehet, hogy az állandó parazitanyomás miatt a rabszolgatartó mellől gyűjtött gazdakolóniák nem tudnak folyamatosan az agresszív védekezésbe fektetni, ezért a különböző fajok ellen irányuló agresszió arra az időszakra korlátozódik, amikor az adott fajok a legnagyobb veszélyt jelentik számukra. Emellett az is elképzelhető, hogy ezek a kolóniák más módon védekeznek a paraziták ellen, például a fészkek evakuálásával, ami a királynő menekülését és az ivadékok dolgozók általi kimenekítését, majd egy új fészkelőhely keresését jelenti. Ezt Jongepier és mtsai. (2014) is kimutatták, ugyanis vizsgálatuk során a gazdakolóniák védekezési stratégiái változtak a parazitanyomás függvényében: az erős parazitanyomásnak kitett kolóniák nagyobb valószínűséggel reagáltak evakuációval a paraziták jelenlétére, míg a parazitamentes vagy kis parazita denzitású területől származó gazdakolóniák nagyobb valószínűséggel voltak agresszívak a parazitákkal szemben. Ez magyarázhatja, hogy jelen vizsgálatban a legnagyobb parazitanyomásnak kitett, rabszolgatartó mellől gyűjtött gazdakolóniák mutatták a legalacsonyabb átlagos agresszivitás értékeket, illetve ez lehet az oka a parazitanyomásnak nem kitett kontroll kolóniák mindkét parazitával szembeni erős agresszív reakciójának is.

A rabszolgatartó (*F. sanguinea*) dolgozók által kiváltott, általánosságban agresszívbab reakció oka az lehet, hogy a rabszolgatartó hangyák a gazdafaj kolóniáira a megadott időszakban állandó és nagyfokú veszélyt jelentenek. A szociálpazaziták rablóhadjáratai a

gazdakolónia ivadékainak elrablásával, illetve a támadás közben a gazdadolgozók pusztulásával jár, amely nagy fitness veszteséget jelentenek a gazdakolóniáknak (Rabeling 2020), ezért várható olyan jellegek jelenléte, amelyek ezen fitness veszteség elkerülését segíthetik. Alloway (1990) kutatása során megfigyelte, hogy a rabszolga-fajok felismerik, és veszélyesebbként kezelik a rabszolgatartókat más, nem parazita fajokhoz képest. Ez általában a veszélyesebbként kezelt fajra adott fokozott reakciókban nyilvánul meg, így például a szociálpazitákat több gazda dolgozó támadta, mint egy kompetítor fajt, illetve szignifikánsan több gazdakolónia költözött másik fészkelőhelyre a parazitával való találkozás után, mint azt tette egy kompetítor fajjal való találkozás után (Alloway 1990). Emellett Scharf és mtsai. (2011) is kimutatták egy *Temnothorax* (kéreghangya) fajjal végzett vizsgálatuk során, hogy a hangyadolgozók változó erősséggel reagálnak különböző „betolakodókra”, attól függően, hogy az mekkora veszélyt jelent a kolóniára nézve. Például egy rabszolgatartó szociálpazita faj agresszív reakciókat váltott ki a dolgozókból, míg az idegen fajtárs dolgozókra adott válaszok mérsékeltebbek voltak. A nem parazita életmódú idegen hangyákhoz viszonyított szociálpaziták felé irányuló erősebb agresszív reakciót több vizsgálat is kimutatta (Paminger és mtsai. 2011; Maák és mtsai. 2014), míg Włodarczyk (2023) vizsgálatai során azt találta, hogy a *F. fusca* dolgozók agresszívbabban reagálnak a tartós parazitákra, mint az ideiglenesekre. Mindezek alapján tehát úgy tűnik, hogy a tartós szociálpaziták általánosságban erősebb agresszív reakciót váltanak ki a gazdakolóniákból, de, mint azt a jelen vizsgálat eredményei is mutatják, a rabszolgatartó fajok által folyamatos parazitanyomásnak kitett gazdakolóniák eltérhetnek ettől az általános mintázattól. Ennek az eltérésnek a fő oka a támadó rabszolgatartó- és védekező gazda dolgozók közötti erőkülönbség és számbeli fölény lehet, ugyanis a túl erős ellenféllel szembeni agresszív reakciók nem csak a dolgozók sérülése, pusztulása miatt költségesek, hanem a rabszolgatartó dolgozók elleni harc a királynő és ivadékok „menekítését” is lassíthatja (Jongepier és mtsai. 2014).

A rabszolgatartó (*F. sanguinea*) kolóniák közeléből származó gazdakolóniák (*F. fusca*) a rabszolgatartó tetemekre csak nyáron reagáltak szignifikánsan agresszívbabban, míg az ideiglenes szociálpazita (*F. polycтена*) tetemek nyáron és tavasszal is nagyobb mértékű agressziót váltottak ki, mint ősszel. Ez alapján tehát a gazdakolóniák képesek különbséget tenni a tartós és ideiglenes paraziták között, és ennek megfelelően különböző mértékű agresszivitással reagálni rájuk. d’Ettorre és mtsai. (2004) vizsgálatuk során azt találták, hogy egy obligát rabszolgatartó (*P. rufescens*) faj által parazitált területről származó *F. rufibarb*is gazdakolónia dolgozói nyáron, a rablőhadjáratok időszakában agresszívbabban reagáltak a rabszolgatartókra, mint az év más szakaszaiban, míg az idegen fajtársakra adott válasz minden

évszakban hasonló volt. Azt, hogy a különböző veszélyt jelentő fajok eltérő reakciót váltanak ki a gazdakolóniákból más munkák is alátámasztják (Scharf és mtsai. 2011). Az előzőekhez hasonló eredményeket kapott Włodarczyk (2023) is egy terepi vizsgálat során, amikor *F. fusca* kolóniák *F. sanguinea*, valamint egy territoriális, ideiglenes rabszolgatartó faj, a *Formica rufa* (erdei vöröshangya) dolgozókra adott reakcióit vizsgálta. A domináns kompetitor *F. rufa* dolgozó szinte sosem váltott ki agresszív reakciót, ezzel szemben a rabszolgatartók gyakran. Mindezek alapján tehát nem egy általános agresszivitás fokozódásról beszélhetünk a gazdafajok esetében, hanem az agresszivitás mértéke feltehetően a fenyegetést jelentő parazitafaj stratégiájának (ti. ideiglenes vagy tartós parazita) és szezonális aktivitásának függvényében változik.

Az ideiglenes szociálp parazita (*F. polyctena*) kolóniák közeléből származó gazda kolóniák nem mutattak évszagos változást az agresszivitásukban, pedig várható lett volna, hogy a parazita faj nászrepülése (májustól kora júniusig) alatt (Czechowski és mtsai. 2012; Seifert 2018) emelkedett agresszivitás legyen megfigyelhető a gazdák esetében. Ennek hiányát az okozhatja, hogy a *F. polyctena* territóriumán belül élő gazdakolóniák (*F. fusca*) interakcióit a *F. polyctena* dolgozókkal a „kedves ellenség effektus”, illetve a dominancia viszonyok is befolyásolhatják, ugyanis a szubmisszív *F. fusca* alárendelt a *F. polyctenával* szemben. Mivel a domináns faj territóriumán belül (vagy annak közelében) élő gazdakolóniák dolgozói folyamatosan találkozhatnak a territóriumot védő dolgozókkal az állandó agresszivitás költséges lehet. Továbbá a szubordinált (átmeneti és szubmisszív) fajok különböző, a domináns faj territóriumán belüli túlélést segítő stratégiákkal is rendelkezhetnek, amelyek a domináns fajjal való összetűzések elkerülését segítik (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Maák és mtsai. 2021). Az átmeneti fajok például a territórium határaihoz közeli fészkeléssel kerülhetik el a territoriális fajjal való gyakori találkozást, a szubmisszív fajok pedig táplálékkereső viselkedésük megváltoztatásával -például magányosan kereső dolgozókkal, föld alatti táplálék gyűjtésre való áttéréssel (Savolainen és Vepsäläinen 1988, Maák és mtsai. 2021) vagy kisebb prédák preferenciájával- kerülhetik el a domináns fajjal való konfliktusokat (Czechowski és Markó. 2005). Vizsgálata során Włodarczyk (2023) is azt találta, hogy a territóriumot fenntartó, ideiglenes parazita *F. rufa* dolgozók, szemben a rabszolgatartó *F. sanguinea* dolgozókkal, ritkán váltottak ki agresszív reakciót a *F. fusca* dolgozókból. Ezenkívül előfordulhat, hogy a *F. fusca* agresszivitását befolyásolhatja az ideiglenes parazitakirálynők jelenléte, ugyanis ezek hiányában az ideiglenes paraziták dolgozói inkább kompetítorként funkcionálnak.

A rabszolgatartó dolgozók jelentette veszély ellenére az ideiglenes szociálp parazita mellől gyűjtött gazdakolóniák rabszolgatartó fajra adott reakcióiban sem találtunk évszagos változást,

ennek hiányát okozhatja, hogy ezek a gazdakolóniák (*F. fusca*) a *F. polycтена* territóriumán belül élnek, így a territoriális faj közvetett védelme miatt nem szükséges a rabszolgatartó (*F. sanguinea*) dolgozókkal szemben agresszívan fellépniük. Annak ellenére, hogy a domináns fajok területén belül élő kolóniák abundanciája és gyűjtögető aktivitása sokszor alacsonyabb, mint a territóriumon kívül élő kolóniáiké, a szociálpaziták potenciális gazdái számára mégis előnyös lehet egy domináns kompetitor faj territóriumán belül élni (Peral és mtsai. 2016). Utóbbiak ugyanis megakadályozhatják vagy eltéríthetik a rabszolgatartók hadjáratait territóriumuk védelme közben (Peral és mtsai. 2016), ezzel indirekt módon nyújtva védelmet olyan hangyafajoknak, amelyek gyakran esnek áldozatul a szociálpaziták támadásainak (Czechowski és Vepsäläinen 2001; Peral és mtsai. 2016) Ezt Włodarczyk (2023) eredményei is alátámasztják, ugyanis vizsgálata során a territoriális faj territóriumán kívül élő kolóniák gyakrabban léptek fel agresszívan a szociálpazitákkal szemben, mint a territóriumon belül élők.

Hasonlóan a rabszolgatartó (*F. sanguinea*) közeléből származó gazdakolóniákhoz (*F. fusca*), a kontroll kolóniák parazita felé mutatott agresszivitásában is évszakos különbség volt kimutatható. Az ideiglenes és tartós parazita tetemekkel szemben is nyáron voltak a legagresszívak a dolgozók, viszont ez utóbbi esetben csak az őszi időszaktól tért el szignifikánsan. Ezzel szemben d’Ettorre és mtsai. (2004) az obligát szociálpazita mentes területről származó *F. rufibarbis* kolóniák reakcióiban nem találtak szezonális változást, ellentétben a parazitált területről származó gazdakolóniákkal. A vizsgálatunk során tapasztalt szezonális változás oka lehet, hogy a kontroll populáció kolóniái időnként kapcsolatba kerülhetnek oda tévedő szociálpazita királynőkkel, ugyanis ezek a nászrepülési időszak során nagy távolságokat repülhetnek új területek kolonizálásának reményében (Hölldobler és Wilson 1990.)

A gazdadolgozók (*F. fusca*) a fészektársaikkal szemben egyik évszakban sem reagáltak agresszívan, ami arra utal, hogy a dolgozók erős parazitanyomás alatt is hatékonyan ismerik fel fészektársaikat. Martin és mtsai. (2012) vizsgálatuk során kimutatták, hogy az egyedek közötti agresszió a „kémiai távolságtól” függ, azaz attól, hogy a találkozó egyedek CHC profiljának felismerésért felelős része mennyire tér el egymástól. A vizsgálat során a jelentősen eltérő CHC profillal rendelkező egyedek találkozása általában agresszív interakciókkal végződött, de minél hasonlóbb CHC profillal rendelkeztek az egyedek, annál több „hiba” történt a felismerés során, amit az agresszív interakciók hiánya is mutatott. Mivel a szociálpaziták gazdáikkal általában közeli rokonságban álló fajok, a CHC profiljuk is jobban hasonlít a gazdáéhoz, mint más fajoknak (Guillem és mtsai. 2014). Emiatt, a gazdafajok feltehetően képesek változtatni az

„elfogadási tartományukon” a szociálpazsiták jelenlététől/aktivitásától függően (Brandt és mtsai. 2005). Ez alapján a szűkebb „elfogadási tartományból” adódó egyedfelismerési hibák miatt a fészektársak felé irányuló agresszivitás is fokozódhatna, ez azonban hátrányos lenne a gazdakolóniáknak, így az egyedfelismerés „érzékenysége” valószínűleg attól függ, hogy a szociálpazsiták fel nem ismerése vagy a fészektárs dolgozók tévesen idegenként azonosítása jelent-e nagyobb fitneszköltséget a kolóniának (d’Ettorre és mtsai. 2004). Eredményeink alapján úgy tűnik, hogy a hatékony parazita-felismerés esetünkben nem megy a fészektársak felismerésének a rovására, de felmerül a kérdés, hogy mi történik nagyon erős parazita nyomás esetében, mely így további vizsgálatok témáját képezheti. A parazitált populációkban a fészektársak felismerését több jelleg, illetve stratégia is segítheti, például a parazitált populáción belül a felismerésért felelős kémiai jelek diverzitása (Martin és mtsai. 2011), vagy egy kolónián belül kevesebb királynő befogadása (Keller és Passera 1989). Előbbi azért lehet előnyös, mert ha egy populáción belül a gazdakolóniák CHC profiljai különböznek, akkor a kémiai mimikrivel rendelkező parazitáik hatékonysága csökken (Martin és mtsai. 2011). Az egykirálynős (monogín) kolóniák előnye a többkirálynős (poligín) kolóniákkal szemben pedig az, hogy a poligín kolóniák változatosabb CHC profiljából adódóan ezen kolóniák dolgozói szélesebb „elfogadási tartománnyal” rendelkeznek a kolónián belüli agresszió elkerülése érdekében (Keller és Passera 1989).

Eredményeink alapján tehát elmondható, hogy a gazdakolóniák (*F. fusca*) képesek megkülönböztetni az ideiglenes és tartós szociálpazsiták jelentette eltérő veszélyt, valamint képesek ezen fajok szezonális aktivitásának megfelelően reagálni rájuk. A reakciókat többek között befolyásolja az, hogy a gazdakolóniák szomszédságában mely fajok élnek, így egy territoriális faj területén belül élő kolónia esetében eltérő lesz az agresszivitás szezonális dinamikája a rabszolgartatók közvetlen szomszédságában élő kolóniákéhoz képest. A gazdadolgozók agresszivitását továbbá befolyásolja a parazitanyomás is, így a rabszolgartató mellől gyűjtött gazdakolóniák esetében a rabszolgartatókkal szemben tavasszal és ősszel mérsékelt reakciókat, míg nyáron fokozott agressziót tapasztaltunk, ami alátámasztja, hogy az agresszivitás évszakos változása elősegítheti a védekezés költségeinek csökkentését. Igaz, hogy a vizsgálat során a kontroll kolóniák esetében is megfigyeltünk évszakos változásokat a gazdadolgozók agresszivitásában, de ennek dinamikája jelentősen eltért mind az ideiglenes parazita, mind a rabszolgartató mellől származó gazdakolóniák esetén megfigyelt változásoktól. Természetesen a gazdák és parazitáik közötti komplex koevolúciós kapcsolat miatt a gazda-parazita rendszereket nem lehet csak az agresszív interakciók vizsgálatával feltárni, ezért a jövőben tervezem ezen rendszereket más szempontok szerint is megvizsgálni.

A továbbiakban a paraziták gazdáik különböző jellegeire gyakorolt hatását szeretném kutatni, különös tekintettel a gazdák különböző viselkedésbeli és funkcionális jellegeire, illetve a gazdák személyiségére.

6. Irodalomjegyzék

- ACHENBACH A., FOITZIK S. (2009): First evidence for slave rebellion: enslaved ant workers systematically kill the brood of their social parasite *Protomognathus americanus*. *Evolution* 63, 1068–1075.
- ACHENBACH A., WITTE V., FOITZIK S. (2010): Brood exchange experiments and chemical analyses shed light on slave rebellion in ants. *Behavioral Ecology* 21, 948–956.
- ALLOWAY T. M. (1990): Slave-species ant colonies recognize slavemakers as enemies. *Animal Behaviour* 39, 1218–1220.
- BATES D., MAECHLER M., BOLKER B., WALKER S. (2015): Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 6, 1–48.
- BHATKAR A., WHITCOMB W. H. (1970): Artificial diet for rearing various species of ants. *The Florida Entomologist* 53, 229–232.
- BUSCHINGER A. (2009): Social parasitism among ants: a review (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 12, 219–235.
- CERDÁ X., ARNAN X., RETANA J. (2013): Is competition a significant hallmark of ant (Hymenoptera: Formicidae) ecology? *Myrmecological News* 18, 131–147.
- CHOE D. H., MILLAR J. G., RUST M. K. (2009): Chemical signals associated with life inhibit necrophoresis in Argentine ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 8251–8255.
- CHRISTENSEN C., RADFORD A. N. (2018): Dear enemies or nasty neighbors? Causes and consequences of variation in the responses of group-living species to territorial intrusions. *Behavioral Ecology* 29, 1004–1013.
- CZECHOWSKI W. (2000): Interference of territorial ant species in the course of raids of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* 50, 35–38.
- CZECHOWSKI W., GODZIŃSKA E. J. (2015): Enslaved ants: not as helpless as they were thought to be. *Insectes Sociaux* 62, 9–22.
- 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* 53, 467–489.
- CZECHOWSKI W., RADCHENKO A., CZECHOWSKA W., VEPSÄLÄINEN K. (2012): *The ants (Hymenoptera, Formicidae) of Poland with reference to the myrmecofauna of Europe*. MIZPAS: Warsaw, Poland, pp. 496.

- CZECHOWSKI W., VEPSÄLÄINEN K. (2001): *Formica rufa* L. protects indirectly *F. fusca* L. against raids of *F. sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Annales Zoologici* 51, 267–273.
- D’ETTORRE P., BRUNNER E., WENSELEERS T., HEINZE J. (2004): Knowing your enemies: seasonal dynamics of host–social parasite recognition. *Naturwissenschaften* 91, 594–597.
- DE LA MORA A., SANKOVITZ M., PURCELL J. (2020): Ants (Hymenoptera: Formicidae) as host and intruder: recent advances and future directions in the study of exploitative strategies. *Myrmecological News* 30, 53–71.
- D’ETTORRE P., MONDY N., LENOIR A., ERRARD C. (2002): Blending in with the crowd: social parasites integrate into their host colonies using a flexible chemical signature. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 269, 1911–1918.
- FUTUYMA D. J., KIRKPATRICK M. (2017): *Evolution*. Sinauer Associates: Sunderland, USA.
- GRÜTER C., JONGEPIER E., FOITZIK S. (2018): Insect societies fight back: the evolution of defensive traits against social parasites. *Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences* 373, 20170200.
- GUILLEM R. M., DRIJFHOUT F., MARTIN S. J. (2014): Chemical deception among ant social parasites. *Current Zoology* 60, 62–75.
- HEINZE J., FOITZIK S., HIPPERT A., HÖLLDOBLER B. (1996): Apparent dear-enemy phenomenon and environment-based recognition cues in the ant *Leptothorax nylander*. *Ethology* 102, 510–522.
- HÖLLDOBLER B., WILSON E. O. (1990): *The ants*. Belknap Press: Cambridge, USA, pp. 732.
- JANZEN D. H. (1980): When is it coevolution. *Evolution* 34, 611–612.
- JELLEY C., MOREAU, C. S. (2023): Aggressive behavior across ant lineages: importance, quantification, and associations with trait evolution. *Insectes Sociaux* 70, 393–403.
- JONGEPIER E., KLEEBOERG I., JOB S., FOITZIK S. (2014): Collective defence portfolios of ant hosts shift with social parasite pressure. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences* 281: 20140225.
- KELLER L., PASSERA L. (1989): Influence of the number of queens on nestmate recognition and attractiveness of queens to workers in the Argentine ant, *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Animal Behaviour* 37, 733–740.

- LENOIR A., D'ETTORRE P., ERRARD C., HEFETZ A. (2001): Chemical ecology and social parasitism in ants. *Annual Review of Entomology* 46, 573–599.
- LENTH R. (2023): emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.8.5, <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- LŐRINCZ Á., HÁBENCZYUS A. A., KELEMEN A., RATKAI B., TÖLGYESI C., LŐRINCZI G., FREI K., BÁTORI Z., MAÁK I. E. (2024): Wood-pastures promote environmental and ecological heterogeneity on a small spatial scale. *Science of the Total Environment* 906, 167510.
- MAÁK I. E., CZEKES Z., ERŐS K., PÁLFI Z., MARKÓ B. (2020): Living on the edge: changes in the foraging strategy of a territorial ant species occurring with a rival supercolony—a case study. *Journal of insect behavior*, 33, 59–68.
- MAÁK I. E., MARKÓ B., ERŐS K., BABIK H., ŚLIPIŃSKI P., CZECHOWSKI W. (2014): Cues or meaningless objects? Differential responses of the ant *Formica cinerea* to corpses of competitors and enslavers. *Animal Behaviour* 91, 53–59.
- MAÁK I. E., SONDEJ I., JUHÁSZ O., TRIGOS-PERAL G., TENYÉR A., CAMERA J., CZECHOWSKI W. (2021): Unexpected distribution of subordinates around nests of the wood ants. *Acta Oecologica* 110, 103709.
- MARTIN S. J., HELANTERÄ H., DRIJFHOUT F. P. (2011): Is parasite pressure a driver of chemical cue diversity in ants? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278, 496–503.
- MARTIN S. J., VITIKAINEN E., DRIJFHOUT F. P., JACKSON D. (2012): Conspecific ant aggression is correlated with chemical distance, but not with genetic or spatial distance. *Behavior Genetics* 42, 323–331.
- PAMMINGER T., SCHARF I., PENNINGS P. S., FOITZIK S. (2011): Increased host aggression as an induced defense against slave-making ants. *Behavioral Ecology* 22, 255–260.
- PERAL G. T., MARKÓ B., BABIK H., TĂUȘAN I., MAÁK I. E., PÁLFI ZS., ŚLIPIŃSKI P., CZEKES ZS., CZECHOWSKI W. (2016): Differential impact of two dominant *Formica* ant species (Hymenoptera, Formicidae) on subordinates in temperate Europe. *Journal of Hymenoptera Research* 50, 97–116.
- R CORE TEAM (2022): R: a language and environment for statistical computing. Vienna (Austria). R Foundation for Statistical Computing. Available from: <http://www.Rproject.org/>.
- RABELING C. (2020): Social parasitism. In: Starr C. K. (szerk.) *Encyclopedia of social insects*. Springer Nature: Berlin, Germany, pp. 1075.

- SAVOLAINEN R., VEPSÄLÄINEN K. (1988): A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51, 135–155.
- SCHARF I., PAMMINGER T., FOITZIK S. (2011): Differential response of ant colonies to intruders: attack strategies correlate with potential threat. *Ethology* 117, 731–739.
- SCHUMANN R. D., BUSCHINGER A. (1994): Imprinting effects on host-selection behaviour of colony-founding *Chalepoxenus muellerianus* (Finzi) females (Hymenoptera, Formicidae). *Ethology* 97, 33–46.
- SEIFERT B. (2018): The ants of central and north Europe. Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft: Tauer, Germany.
- ŚLIPIŃSKI P., MARKÓ B., WŁODARCZYK T., CZECHOWSKI W. (2018): The foraging strategy of *Formica sanguinea* (Hymenoptera: Formicidae), a facultative slave-maker. *Myrmecological News* 26, 55–64.
- SPRENGER P. P., MENZEL F. (2020): Cuticular hydrocarbons in ants (Hymenoptera: Formicidae) and other insects: how and why they differ among individuals, colonies, and species. *Myrmecological news* 30, 1–26.
- STUBLE K. L., JURIC I., CERDÁ X., SANDERS N. J. (2017): Dominance hierarchies are a dominant paradigm in ant ecology (Hymenoptera: Formicidae), but should they be? and what is a dominance hierarchy anyways? *Myrmecological News* 24, 71–81.
- THOMPSON J. N. (1989): Concepts of coevolution. *Trends in Ecology & Evolution* 4, 179–183.
- VAN WILGENBURG E., SYMONDS M. R. E., ELGAR M. A. (2011): Evolution of cuticular hydrocarbon diversity in ants. *Journal of Evolutionary Biology* 24, 1188–1198.
- BRANDT M., HEINZE J., SCHMITT T., FOITZIK S. (2005): A chemical level in the coevolutionary arms race between an ant social parasite and its hosts. *Journal of Evolutionary Biology* 18, 576–586.
- VEPSÄLÄINEN K., PISARSKI B. (1982): Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici* 19, 327–335.
- WŁODARCZYK T. (2023): Impact of the dominant competitor on the aggressiveness of host ants toward slave-makers. *Behaviour* 160, 911–933.
- YDENBERG R. C., GIRALDEAU L. A., FALLS J. B. (1988). Neighbours, strangers, and the asymmetric war of attrition. *Animal Behaviour* 36, 343–347.

7. Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, Dr. Maák Istvánnak a nélkülözhetetlen segítségéért és támogatásáért. Köszönettel tartozom neki a sok bátorításért és a felém irányuló türelméért.

Hálás vagyok a páromnak, Gábornak a sok lelki támogatásért és építő kritikáért, ami sokban hozzájárult a dolgozat elkészüléséhez, illetve sokat köszönhetek barátaimnak is, különösen Katának és Zsófinak, akik folytonos biztatással tartották bennem a lelket.

Végül, de nem utolsó sorban köszönettel tartozom családomnak a sok támogatásért, amit tanulmányaim során kaptam tőlük.