

A biotikus és abiotikus környezeti tényezők, valamint az erdei vöröshangya fajcsoport kapcsolatainak vizsgálata Közép-Európában

Ph.D. értekezés

Juhász Orsolya

Témavezető:

Dr. Maák István Elek



Szegedi Tudományegyetem

Ökológiai Tanszék

Biológia Doktori Iskola

2021

Szeged

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS	4
1.1. A hangyákról általában	4
1.2. Az erdei vöröshangya fajcsoport általános jellemzése.....	6
1.3. A környezet hatása az erdei vöröshangyákra.....	9
1.3.1. A földrajzi szélesség és tengerszint feletti magasság hatásai.....	9
1.3.2. Erdőkezelés hatása a vöröshangya kolóniákra	13
1.4. A vöröshangya kolóniák környezetükre gyakorolt hatásai.....	17
1.4.1. A vöröshangyák hatása ízeltlábúakra	17
1.4.2. A vöröshangyák hatása más hangyafajokra	18
2. CÉLKITŰZÉSEK	21
3. ANYAG ÉS MÓDSZEREK	26
3.1. Erdei vöröshangyák jellemzése	26
3.2. A környezet hatása az erdei vöröshangyákra.....	29
3.2.1. Vizsgálat: A kolóniák mintavételezése nagy- és kisléptékű környezeti tényezők mentén	29
3.2.2. 1. Vizsgálat: Mintavételi területek leírása a nagy- és kisléptékű környezeti tényezők mentén	31
3.2.3. 2. Vizsgálat: Túlevelű fafajok hiányának hatása az erdei vöröshangyákra.....	37
3.3. A vöröshangya kolóniák környezetükre gyakorolt hatásai.....	40
3.3.1. 3. Vizsgálat: A vöröshangyák hatása az erdők szulfertözöttségére nagyléptékű környezeti tényezők mentén	40
3.3.2. 4. Vizsgálat: A vöröshangya fajok más hangyafajokra gyakorolt hatásai	41
3.4. Statisztikai elemzések.....	42
3.4.1. A környezet hatása az erdei vöröshangyákra	42
3.4.2. A vöröshangya kolóniák környezetükre gyakorolt hatásai	45
4. EREDMÉNYEK.....	49

4.1. A környezet hatása az erdei vöröshangyákra	49
4.1.1. 1. Vizsgálat: Nagy- és kisléptékű környezeti tényezők hatása a vöröshangya fészkek méreteloszlására	49
4.1.2. 2. Vizsgálat: Túlevelű fafajok hiányának hatása az erdei vöröshangyákra.....	52
4.2. A vöröshangya kolóniák környezetükre gyakorolt hatásai.....	56
4.2.1. 3. Vizsgálat: A vöröshangyák hatása az erdők szúfertőzöttségére nagyléptékű környezeti tényezők mentén.....	56
4.2.2. 4. Vizsgálat: A vöröshangya fajok más hangyafajokra gyakorolt hatásai	59
5. DISZKUSSZIÓ.....	64
5.1. A környezet hatása az erdei vöröshangyákra	64
5.1.1. 1. Vizsgálat: Nagy- és kisléptékű környezeti tényezők hatása a vöröshangya fészkek méreteloszlására	64
5.1.2. 2. Vizsgálat: Túlevelű fafajok hiányának hatása az erdei vöröshangyákra	66
5.2. A vöröshangya kolóniák környezetükre gyakorolt hatásai.....	72
5.2.1. 3. Vizsgálat: A vöröshangyák hatása az erdők szúfertőzöttségére nagyléptékű környezeti tényezők mentén.....	72
5.2.2. 4. Vizsgálat: A vöröshangya fajok más hangyafajokra gyakorolt hatásai	75
5.3. Zárszó	81
6. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	83
7. IRODALOMJEGYZÉK.....	84
8. ÖSSZEFOGLALÓ.....	113
9. SUMMARY.....	119
10. FÜGGELÉK	125

1. Bevezetés

1.1. A hangyákról általában

A Formicidae család képviselői tízenháromezer leírt, jelenleg is élő fajjal az eddig ismert rovarfajok 2%-át teszik ki (Bolton 2003, antcat.org 2021). Becslések szerint az összes állati biomassza 15-20%-át adják, továbbá sokféleségüknek és tömegességüknek köszönhetően változatos módon és mértékben befolyásolhatják környezetüket, így kiemelkedő jelentőséggel bírnak az ökoszisztémákban (Csősz 2019; Grimaldi és Engler 2005; Wilson és Hölldobler 2005).

A kolóniáknak otthont adó fészkek fajra jellemző és rendkívüli változatosságot mutat (Wilson és Hölldobler 1994; Hölldobler és Wilson 2009; Csóka és Csősz 2014; Lach és mtsai. 2010; Fürjes-Mikó és mtsai. 2020). A fészkek leggyakrabban egy földbe vájt járatrendszert jelent, de létrejöhet a földfelszínen az avarban, esetleg üreges növényi részekben, fák levelekből vagy akár növényi anyagból is készülhet föld feletti dombfészkek (Wilson és Hölldobler 1994; Hölldobler és Wilson 2009; Csóka és Csősz 2014; Lach és mtsai. 2010; Fürjes-Mikó és mtsai. 2020). A fészkekben, a kolónia tagjai mellett, számos más élőlény is megtalálhatja az életfeltételeit, ugyanis számos állat- (műrmekofil) és növényfaj (műrmekofiton) ideiglenesen, vagy akár szoros asszociáció formájában kötődik a hangyákhoz (Csősz 2019; Hölldobler és Wilson 1990; Csóka és Csősz 2014; Mikó és Csóka 2016). Az együttélésnek a fajok hangyákhoz való kötődésének mértéke alapján elkülöníthetünk egy lazább, ún. fakultatív (ezen fajok a hangyák nélkül is képesek befejezni életciklusukat, és a véletlennek köszönhetően vagy a gazdag táplálékforrás miatt kerülnek kapcsolatba a hangyákkal; Hölldobler és Wilson 1990; Parmentier és mtsai. 2014) és egy szorosabb, ún. obligát kapcsolatot (a hangyavendégek részben vagy teljesen a hangyafészkek védelmében élik le az életüket és hangyák hiányában képtelenek befejezni életciklusukat; Hölldobler és Wilson 1990; Parmentier és mtsai. 2014).

Egy új kolónia létrehozásának első lépése a nászrepülés, mely során a hímek megtermékenyítik a fiatal királynőket, melyek ezután megalapítják a kolóniát (Csósz 2019). Ez történhet független módon, amikor egy (haplometrózis) vagy több (pleometrózis) királynő dolgozók segítségével hozza létre az új kolóniát (Hölldobler és Wilson 1990). Az egy királynővel rendelkező kolóniákat monogínnak, még a több királynővel rendelkezőket poligínnak nevezzük (Csósz 2019; Hölldobler és Wilson 1990). Ha a királynő nem önállóan, hanem egy dolgozó csoporttal együtt alapít kolóniát, akkor sarjadzás történik (Hölldobler és Wilson 1990; Maeder és mtsai. 2016). Ha a sarjadzás során létrehozott új kolónia kapcsolata nem szakad meg az anyakolóniával és fennmarad a folyamatos dolgozó és táplálékcseré, akkor többfészkes (ún. polidóm) rendszerek jöhetnek létre (Hölldobler és Wilson 1990). A többfészkes rendszereket 100-as (vagy e fölötti) nagyságrendű fészekszámnál szuperkolóniának nevezzük (Csósz 2019; Fortelius és mtsai. 1993). Új kolónia alapítása megtörténhet átmeneti szociálp parazita úton is, melynek során a fiatal megtermékenyített királynő egy közeli rokon faj dolgozóinak segítségével hozza létre saját kolóniáját, úgy, hogy behatol a parazitálni kívánt kolónia fészkébe és ott a rezidens királynő megölése után annak a dolgozóit használja fel utódai felnevelésére, melyek végül utánpótlás hiányában fokozatosan elpusztulnak (a kolónia „kitisztul”); szerepüket a parazita faj dolgozói veszik át (Csósz 2019; Hölldobler és Wilson 1990).

A fiatal kolóniák túlélését nagyban befolyásolja a területen megtalálható hangyaközösség, valamint azon belül a kompetitív hierarchiában elfoglalt hely (Pisarski és Vepsäläinen 1989; Lach és mtsai. 2010). A boreális hangyaközösségekben a fajok kolónia-szerveződésétől függően a kompetitív hierarchia három fő szintjét különböztethetjük meg (Pisarski és Vepsäläinen 1989). A szubmisszív fajok dolgozói csak a fészkek védelmezését végzik (pl. *Serviformica* fajok), az encounter fajok a fészkek védelme mellett a táplálékforrásokat is védelmezik (pl. *Lasius niger*), még a territoriális fajok (pl. *Oecophylla smaragdina*) egy egész territóriumot védelmeznek a fészkek és a táplálékforrások körül (Pisarski és Vepsäläinen 1989).

1.2. Az erdei vöröshangya fajcsoport általános jellemzése

A *Formica* nemzetség egyike a mérsékeltövi régió hangyafaunáját jelentősen befolyásoló kulcs nemzetségeknek (Czechowski és mtsai. 2012; Stockan és mtsai. 2016). Közülük is kiemelkedik az erdei vöröshangya fajcsoport hat európai képviselője: *Formica aquilonia* (Yarrow, 1955), *F. lugubris* (Zetterstedt, 1838), *F. paralugubris* (Seifert, 1996), *F. polycтена* (Förster, 1850), *F. pratensis* (Retzius, 1783) és a *F. rufa* (Linnaeus, 1761). Vepsäläinen és Pisarski (1981) szerint az erdei vöröshangya csoport egy „borzalmas taxonómiai fenegyerek” („taxonomic enfant terrible”), mely a mai napig gyakran idézett és érvényes megállapítás. A fajcsoport taxonómiaiailag jól körülhatárolható monofiletikus egységet alkot olyan közös tulajdonságokkal, mint a dombfészek építés és az önálló kolónia alapítási képesség elvesztése (Goropashnaya és mtsai. 2012; Pamilo és mtsai. 2016). A fajcsoport tagjai genetikai szempontból fajpárokat alkotnak (Goropashnaya és mtsai. 2012), továbbá gyakori közöttük a hibridizáció (Czechowski és Radchenko 2006; Goropashnaya és mtsai. 2012; Pamilo és mtsai. 2016). Finnországban a *F. aquilonia* és a *F. polycтена*, az Alpokban a *F. aquilonia* és a *F. lugubris*, még Közép-Európában a *F. rufa* és a *F. polycтена* taxonómiai elkülönítése a mai napig problémákat okoz (Czechowski és Radchenko 2006; Rosengren és mtsai. 1979; Korczynska és mtsai. 2010). A keveredés egyik fő oka, hogy hasonló ökológiai igényeik miatt átfed az elterjedési területük (Kilpeläinen és mtsai. 2008), mely a pleisztocénkori eljegesedés után, a glaciális refúgiumokból történő gyors radiációra vezethető vissza (Goropashnaya és mtsai. 2004).

Az erdei vöröshangya fajcsoport 1994-ig a Természetvédelmi Világszövetség vörös listáján a fenyegetett („vulnerable”) kategóriában szerepelt. A legutolsó frissítéssel viszont a fenyegetettség közeli („near threatened”) státuszba került, azonban a fajcsoport tagjairól általában kevés az információ (IUCN Red List). Az azóta eltelt 20 év során az erdőgazdálkodás egyre intenzívebbé vált, valamint a globális klímaváltozás hatásai is erősödtek. Feltételezhető, hogy ezek az erdei vöröshangya fajcsoportra is negatív hatást gyakorolnak, így az IUCN

természetvédelmi státusz felülvizsgálatára lenne szükség. A pontos természetvédelmi helyzetük meghatározásához és a védelmi teendők kidolgozásához szükséges a fajcsoport tagjainak ökológiai szempontú (felül)vizsgálata, valamint a meglevő ismereteink pontosítása a klímaváltozás fényében (pl. élőhely preferencia, szociális struktúra stb.).

Jelenlegi ismereteink alapján az erdei vöröshangya fajcsoport kolóniaszerveződési formái változatosak, gyakran ugyanazon a fajon belül is eltérhetnek a kolónia fejlődési állapotának (pl. másodlagos poligínia kialakulása), vagy az élőhelyi körülményeknek megfelelően (Chen és Robinson 2014; Dekoninck és mtsai. 2010; Maeder és mtsai 2016). A királynők nem önálló módon, hanem a *Serviformica* alnemzetségbe tartozó fajok kolóniáit átmeneti szociálp parazita módon felhasználva alapítanak kolóniát, de a már meglevő kolóniák kolóniahasadással is szaporodhatnak (Mabelis 1994; Seifert 2018; Pisarski és Czechowski 1994; Kilpeläinen és mtsai. 2005; Czechowski és mtsai. 2012). Nászrepülésükre tavasszal (májustól kora júniusig) kerül sor (Czechowski és mtsai. 2012). A fajcsoport tagjai a fehérje szükségletük 96%-át főként ragadozással és állati tetemek fogyasztásával szerzik (főleg a királynő és a lárvák táplálása), melyekhez diffúzan végződő keresőútvonalak vezethetnek (Lenoir 2003; Seifert 2018; Driessen és mtsai. 1984; Czechowski és mtsai. 2012). Emellett a dolgozók elsődleges táplálékforrásként levéltetvek cukrokban gazdag ürülékét (mézharmat) fogyasztják szénhidrát szükségleteik fedezésére (Seifert 2018; Mikó és Csóka 2016; Domisch és mtsai. 2009; Czechowski és mtsai. 2012; Hönicke és mtsai. 2015). Ezeket az útvonalakat gondosan karbantartják, ahogy a levéltetű kolóniákat is védelmezik a ragadozóktól, parazitoidoktól (Csósz 2019; Csóka és Csósz 2014; Hönicke és mtsai. 2015, Fürjes-Mikó és mtsai. 2019.). Ennek következtében a levéltetű kolóniák jelenléte vagy hiánya nagyban befolyásolja a vöröshangya kolóniák táplálékszerző viselkedését (pl. Domisch és mtsai. 2016), a levéltetű kolóniák száma és mérete meghatározza a vöröshangya kolóniák méretét (dolgozók számát), valamint a levéltetű kolóniák

elhelyezkedése a territórium alakját és méretét is befolyásolhatja (Domisch és mtsai. 2016; Maák és mtsai. 2020).

1.3. A környezet hatása az erdei vöröshangyákra

1.3.1. A földrajzi szélesség és tengerszint feletti magasság hatásai

Sok más állatcsoporthoz hasonlóan a hangyák is a trópusokon érik el a legnagyobb diverzitást (Hölldobler és Wilson 1990; Economo és mtsai. 2018). Ennek oka, hogy a pleisztocén eljegesedés óta a magasabb szélességi körök élőhelyein még nem telt el elegendő idő hasonló diverzitás kialakulására, mint a trópusok jégkorszakoktól zavartalan környezetében (Economo és mtsai. 2018). A földrajzi szélesség növekedésével a fajszám csökkenés már olyan kis földrajzi léptékben is megfigyelhető, mint a Brit szigetvilág (Cushman és mtsai. 1993). Európában a mediterrán régió képviseli diverzitás szempontjából a forró pontot, amely észak fele a boreális régió irányába fokozatosan csökken (Arnan és mtsai. 2017).

A földrajzi szélességi gradienshez hasonlóan a tengerszint feletti magasság változása is hasonló diverzitásváltozásokat indukál (Samson és mtsai. 1997; Machac és mtsai. 2011; Vandegehuchte és mtsai. 2017). A fajok változó környezeti igényei a tengerszint feletti magasság emelkedésével fajcseréhez vezetnek (Hughes 1975). Hangyák esetében a fajgazdagság a közepes tengerszint feletti magasságon tetőzik, és a magasság további növekedésével újra csökkenésnek indul (Sanders 2002; Samson és mtsai. 1997). Ennek oka, hogy az átfedő tolerancia tartományok miatt a közepes tengerszint feletti magasságon még megtalálhatóak az alacsony területre jellemző hangyafauna fajai, de már megjelennek a nagyobb tengerszint feletti magassághoz alkalmazkodott fajok is. Más kutatások azonban a magasság növekedésével folyamatosan csökkenő fajgazdagságot mutattak ki (Glaser 2006; Machac és mtsai. 2011). Az eltérést az egyes tanulmányok vizsgálati megközelítésének különbözősége adja, például csak a boreo-montán fajok figyelembevételével a fajszám a tengerszint feletti magasság növekedésével minden esetben nő (Glaser 2006).

A Bergman szabály szerint az endoterm állatok testmérete a hőmérséklet csökkenésével arányosan nő, vagyis minél hidegebb klímájú területen él az adott faj populációja, annál

nagyobb a testmérete a melegebb éghajlaton élő populációihoz képest (Bergmann 1847). A szabály a gyakorlatban összekapcsolódott a földrajzi szélességi gradienssel, majd a későbbiekben a tengerszint feletti magassági gradienssel is (Blackburn és mtsai. 1999). A szabály eredetileg fajon belüli trendet írt le (Bergmann 1847), de a kutatók az azóta eltelt másfél évszázad alatt számtalan perspektívával bővítették ki (Blackburn és mtsai. 1999). Az idők során számos kutatás alátámasztotta, vagy éppen cáfolta a Bergmann szabályt endoterm (Geist 1987; Alhajeri és Steppan 2016; Gohli és Voje 2016; Torres-Romero és mtsai. 2016) és ektoterm (Mousseau 1997; Blanckenhorn és Demont 2004; Feldman és Meiri 2014; Gérard és mtsai. 2018; Beerli és mtsai. 2019) fajok esetében is (a téma áttekintése: Blackburn és mtsai. 1999). Az eredeti szabály mögötti magyarázó mechanizmusnak a termoregulációt tartották, ugyanis a nagyobb testmérettel rendelkező állatok testfelületének és test térfogatának kedvezőbb aránya révén több hőt képesek megőrizni, mint kisebb testméretű társaik (Blackburn és mtsai. 1999). Azonban más mechanizmusok is állhatnak a szabály megjelenése mögött (pl. éhezési rezisztencia hipotézis, vagy a forrás elérhetőségi hipotézis; Blackburn és mtsai. 1999), hiszen számos ektoterm élőlény is követi a Bergmann szabályt (Blanckenhorn és Demont 2004; Zamora-Camacho és mtsai. 2014; Gérard és mtsai. 2018; Yu és mtsai. 2019).

Euszociális élőlények esetében, mint a hangyák, további kérdések merülnek fel. Mit tekintünk egy egységnek, az egyes egyedeket, vagy magát a kolóniát, mely az euszociális élőlények körében a szelekción egység? Azon kérdés megválaszolására, hogy a Bergmann-szabály mely szinten hat a hangyákra (dolgozó vs. kolónia) eddig kevés kutatás irányult hangyák esetében (Cushman és mtsai. 1993; Heinze és mtsai. 2003; Gérard és mtsai. 2018). Továbbá fontos megemlíteni, hogy a hangyák képesek komplex fészekstruktúrák létrehozására, így a szuperorganizmus elmélet alapján úgy tekinthetünk a fészekstruktúrára, mint más állatok testére (Csősz 2019; Hölldobler és Wilson 1990), melyen belül a dolgozók, az endoterm élőlényekhez hasonlóan, képesek aktívan alakítani a hőmérsékletet (Hölldobler és Wilson 1990;

Kadochová és Frouz 2014a,b; Stabentheiner és mtsai. 2003; Hozumi és mtsai. 2010; Czechowski és mtsai. 2012). Vizsgálatok kimutatták, hogy a kolóniában található egyedek mérete nő a földrajzi szélességgel (Cushman és mtsai. 1993; Heinze és mtsai. 2003; Gérard és mtsai. 2018). Ugyanezek a trendek a tengerszint feletti magasság változásával is megfigyelhetőek (Geraghty és mtsai. 2007; Bernadou és mtsai. 2016; Purcell és mtsai. 2016). A kutatási eredmények azt sugallják, hogy a hangyák nagyobb testmérete elősegíti nagyobb zsír-raktárak felhalmozását, és ezzel a hosszabbra nyúlt hibernációs időszak túlélését, mely összhangban van az éhezési rezisztencia hipotézissel (Blackburn és mtsai. 1999; Heinze és mtsai. 2003). Például a tengerszint feletti magasság emelkedése hatással van olyan élettani jellegekre is, mint a respiráció. Ugyanazon fajon belül a tengerszint feletti magasság változásával változhat a respiráció, és ezzel együtt a fészken belüli hőmérséklet is (Jílková és mtsai. 2015d).

A tengerszint feletti magasság növekedésével filogenetikai csoportosulás is megfigyelhető az alkalmazkodást lehetővé tevő jellegek közös eredete miatt (Sanders és mtsai. 2003; Machac és mtsai. 2011). Például a Formicinae alcsalád tagjai jellemzően nagyobb fajszámban képviseltek a magasabban fekvő területeken (Sanders és mtsai. 2003). Ezen felül hangyáknál azt is kimutatták, hogy a szociális struktúra is változhat a tengerszint feletti magasság emelkedésével (Shiroto és mtsai. 2011; Purcell és mtsai. 2015). *F. selysi* esetében az egykirálynős kolóniák aránya a magassággal arányosan növekedett, ezzel együtt a többkirálynős kolóniákban az effektív királynőszám a magasság növekedésével csökkent (Purcell és mtsai. 2015). *Camponotus* fajok esetében ezzel szemben azt tapasztalták, hogy az egykirálynős kolóniák nászrepülés utáni magányos kolónia alapítása csökkentette a királynő túlélését a magasabb, és ezzel együtt hidegebb tengerszint feletti magasságon (Shiroto és mtsai. 2011). Ugyanakkor a többkirálynős kolóniák esetében a kolóniahasadással történő szaporodás után a királynők túlélését elősegítette a dolgozók jelenléte (Shiroto és mtsai. 2011). A fent említett két példa

kivételével más, szociális plaszticitást mutató fajok esetében a magasság ilyen jellegű hatását még nem vizsgálták.

Az erdei vöröshangya fajcsoport tagjainak elterjedésére is hatással van a földrajzi szélességi és a tengerszint feletti magassági gradiens. A skandináv országokban az Északi sarkkör fele haladva egyre kevesebb fajuk él együtt és a fészkek denzitása is csökken (Rosengren és mtsai. 1979; Kilpeläinen és mtsai. 2005). Más, a földrajzi szélességi gradiens hatására irányuló vizsgálatot Európában csak a Brit-szigetvilágban végeztek (Cushman és mtsai. 1993). Általánosságban a vöröshangyákról elmondható, hogy a földrajzi szélesség növekedésével csökkenhet a fészkek napi hőingadozása (Frouz és Finer 2007). Továbbá a vegetációs időszak kezdetének későbbre tolódásával a fészkek aktív időszaka is később kezdődik, így rövidebb lesz az Északi-sarkkör felé közeledve (Frouz és Finer 2007; Sorvari és mtsai. 2011). Ez hosszabb hibernációs időszakot jelent, melynek túlélésében a dolgozók felhalmozott zsírkészletei esszenciális jelentőséggel bírnak (Sorvari és mtsai. 2011). Ezen gondolatmenet mentén feltételezhető, hogy a fészke méretnek is hasonló hatásai lehetnek a túlélésre a hibernációs időszak alatt, noha ezt még nem vizsgálták vöröshangyáknál. Összességében elmondható, hogy a földrajzi szélességi és tengerszint feletti magassági gradiens hatását hangyák esetében alig vizsgálták, és a már meglévő vizsgálatok is Európán belül főleg Nyugat-Európát érintik (Németország és a Brit szigetvilág; Cushman és mtsai. 1993; Heinze és mtsai. 2003; Arnan és mtsai. 2017), azonban az erdei vöröshangyák esetében ilyen nagy földrajzi léptékben készült átfogó jellegű vizsgálat, mely a Bergamnn-szabály tesztelésére is alkalmas még nem ismert.

1.3.2. Erdőkezelés hatása a vöröshangya kolóniákra

Kutatások kimutatták, hogy az ültetett erdők intenzív kezelése negatív hatással van az olyan specialista és domináns erdei fajokra, mint az erdei vöröshangyák (Punntila 1996; Niemelä 1997; Sorvari 2016; Sorvari és Hakkarainen 2005, 2007a,b; Sorvari és mtsai. 2011). A helyzetet tovább bonyolítja, hogy a fajcsoport élőhely igényeit sem ismerjük teljes mértékben, így az intenzív erdőkezelés megnehezíti ennek az európai szinten veszélyeztetett, és az erdei közösségek szempontjából kulcsfontosságú csoportnak a helyzetét és igényeinek megértését Közép-Európában. Az ültetett erdők a természetvédelmi területeken található természetközeli erdőkhez képest sokkal jelentősebb arányúak, így a bennük zajló ökológiai folyamatok megértése fontos feladat.

A jelenleg még mindig uralkodó gazdasági erdőkezelési forma a monokultúrás ültetés és a tarvágás (1. ábra), azonban az ugyanolyan korú és fajú fákból álló erdő nem biztosítja a megfelelő életkörülményeket egy diverz erdei ökoszisztéma kialakulásához (Corley és mtsai. 2006; Arnan és mtsai. 2009). Ezek a monokultúrás erdők sokkal érzékenyebbek az antropogén klímaváltozás hatásaira is (Seidl és mtsai. 2011). A vágásérett erdőtagból a tarvágás során majdnem minden fát eltávolítanak (1. ábra), csak 5-10 hagyásfa marad hektáronként (Johansson és Gibb 2012). A vágási periódus az adott fafajtól függ [tűlevelű erdő esetében 50-70 év; 96/2011. (X. 17.) VM rendelet], de az általános gyakorlat nem teszi lehetővé az idősebb erdőhöz kötődő fajok tartós megjelenését és fennmaradását (Niemelä 1997). Észak-európai vizsgálatok már kimutatták, hogy a tarvágás végzetes a vöröshangya kolóniákra nézve (Sorvari 2016; Sorvari és Hakkarainen 2005, 2007a,b; Sorvari és mtsai. 2011). Az elsődleges probléma, hogy a fák kivágásával eltűnik a vöröshangyák fő szénhidrátforrása (mézharmatot termelő levéltetvek), valamint a tarvágás után hátramaradt fák fokozottabban ki vannak téve a környezeti hatásoknak (napsugárzás, szél stb.), így csökken az életképességük és a levéltetű eltartókéességük (Prof. Dr. Lakatos Ferenc személyes közlés). Ennek köszönhetően a

hátramaradt fákon a levéltetvek kevesebb és rosszabb minőségű mézharmatot biztosítanak a vöröshangyáknak, mely a kolóniák éhezéséhez és romló immunvédekezési képességeikhez vezet (Sorvari 2016; Sorvari és Hakkarainen 2009; Johansson és Gibb 2012; Sorvari és mtsai. 2008a).



1. ábra. Tarvágáson átesett erdőfolt a Tatra Hegységben néhány hagyásfával.

Egy másik fontos probléma, hogy a túlélő fák kivágásával nem áll rendelkezésre fenyőtű, mely megfelelő építőanyagot biztosítana a dombfészkek megépítéséhez, míg a fenyő gyantájának hiányában még kevésbé képesek védekezni a fertőzések ellen, ugyanis a gyanta aszeptikus hatása miatt fontos szerepet játszik a fészekanyag sterilizálásában (Brütsch és mtsai. 2017). Az éhezés és a megnövekedett parazitanyomás miatt csökken a kolóniaméret, valamint ezzel együtt csökken az ivaros alakok létrehozásának valószínűsége is (Sorvari és Hakkarainen 2005). A negatív hatások csökkentése érdekében a tarvágott foltban hátramaradt fészkek felhasadnak több kisebb fészkekre és igyekeznek eljutni a megmaradt erdőtagok fele fokozatos

fészekáthelyezéssel (Sorvari és Hakkarainen 2005, 2007b; Rosengren és mtsai. 1979; Sorvari és mtsai. 2011). Az egymástól távol kerülő kisméretű fészkek elveszítik a kolónia integritásának megőrzését szolgáló egységes fészekszagukat, és a korábbi fészektársak ellenséges viselkedést tanúsíthatnak egymással szemben (Sorvari és mtsai. 2008b). Mindezen hatások a tarvágás után hátramaradt fészkek magas halálozási rátájához vezetnek (Sorvari 2016).

A tarvágás során nem csak a direkt élőhelyvesztés fenyegeti a fajokat, hanem a tarvágott területeken sérül a zárt erdő integritása is, így a tarvágáson átesett szabad felszín a környező erdőtagokra szegélyhatást gyakorol (Chen és mtsai. 1995; Dekoninck és mtsai. 2010). A szegély és az erdőbelső tulajdonságai viszont eltérnek, és a kimondott erdőbelsőre specializált fajok nem találják meg életfeltételeiket a szegélyen, így a tarvágás ezzel is rontja a környező, még rendelkezésre álló élőhelyek minőségét (Chen és mtsai. 1995; Dekoninck és mtsai. 2010). A feldarabolódott erdőtagok közötti tarvágott terület pedig gyakran átjárhatatlan mátrixot képez a dolgozóknak, és sok esetben még az ivaros alakoknak is (Niemelä 1997; Punttila és Kilpeläinen 2009; Dekoninck és mtsai. 2010; Czechowski és mtsai. 2012). Az izolációval feltételezhető a genetikai változatosság csökkenése, mely hosszú távon ellehetetleníti a környezeti változásokhoz való alkalmazkodást és a populáció eltűnéséhez vezethet (Mäki-Petäys és Brenn 2007). Emellett az izoláció a megmaradt foltokban a vöröshangya kolóniák beltenyésztési leromlását is okozhatja (Mäki-Petäys és Brenn 2007). Ez utóbbi annak tudható be, hogy a hangyák esetében az effektív populáció méret eleve kicsi, hiszen csak az ivaros alakok szaporodhatnak, létszámuk pedig a tényleges kolónia méretéhez képest elenyésző (Mäki-Petäys és Brenn 2007).

Az utóbbi évtizedekben az antropogén klímaváltozás következtében a szű fajok (*Ips* spp.) váltak az egyik legjelentősebb biotikus erdőkárttevővé, ugyanis a hosszabb, melegebb nyári időszakok lehetővé teszik Dél-Európában két nemzedék helyett három, és Észak-Európában pedig egy nemzedék helyett kettő kifejlődését (Overbeck és Schmidt 2012; Jönsson és mtsai. 2009, 2011).

Ez jelentősen hozzájárul a szú fajok (*Ips* spp.) gradációjának terjedéséhez, melynek megakadályozására a fertőzött erdő-tagokat tarvágással mentesítik (Overbeck és Schmidt 2012; Jönsson és mtsai. 2009, 2011). A levágott erdőtag helyett a további fertőzés megelőzésére lombhullató erdő ültetése várható, azonban az előbbieken is említett negatív hatások mellett az erdei vöröshangya fajcsoport lombhullató erdőkben való előfordulásáról és a kolóniák életképességéről kevés információval rendelkezünk (Sorvari 2016; Kristiansen és Amelung 2001; Reznikova és Dorosheva 2004; Puntila és mtsai. 2004; Dolek és mtsai. 2009; Czechowski és mtsai. 2012). Általánosságban elmondható, hogy a tisztán lombhullató erdőkben található erdei vöröshangya kolóniák életképessége lecsökkent (Kristiansen és Amelung 2001). Például kerülnek a tisztán bükkös erdőket (Seifert 2018), míg tölgyesekben a *F. polyctena* földalatti fészkeket épít a fajra jellemző földfeletti dombfészkek helyett (Kristiansen és Amelung 2001). Ezen fészkek hosszútávú életképességéről viszont nem rendelkezünk információkkal, a közép-európai régióban pedig még egyáltalán nem ismert olyan vizsgálat, mely az erdei vöröshangyák tölgyes erdőben való előfordulásának sajátosságait vizsgálta volna.

1.4. A vöröshangya kolóniák környezetükre gyakorolt hatásai

1.4.1. A vöröshangyák hatása ízeltlábúakra

Az erdei vöröshangya fajcsoport tagjai dombfészkeik építése során jelentősen átalakítják a környezetüket. A fészkeik körül külön mikroélőhelyeket alakítanak ki, mely növeli az erdő heterogenitását és flóragazdagságát (Gorb és mtsai. 1997; Ohashi és mtsai. 2007; Jílková és mtsai. 2011, 2015c; Rubashko és mtsai. 2011; Frouz és mtsai. 2016; Fürjes-Mikó és mtsai. 2019). Az erdei vöröshangya fajok nem szelektív ragadozói más ízeltlábúaknak, míg hatásuk egyes fajok gradációjakor még jelentősebb lehet, ugyanis a fészkek körül a gradáció alatt lecsupaszított erdőben ún. „zöld szigetek” maradtak a vöröshangya territóriumokon belül (Laine és Niemelä 1980; Skinner és Whittaker 1981; Warrington és Whittaker 1985; Csóka és Csósz 2014; Mikó és Csóka 2016; Carita és mtsai. 2006; Domisch és mtsai. 2009; Czechowski és mtsai. 2012). A klímaváltozás miatt egyre erősödő szú fajok (*Ips* spp.) általi nyomás csökkentésében esszenciális szerepe lehet a szúfogyasztásuknak, ezzel segítve a túlevelű erdők fennmaradását (Cilbircioglu és Ünal 2012), azonban a vöröshangyák szú fajokra (*Ips* spp.) gyakorolt hatását még nem vizsgálták. A legjelentősebb hatásukat feltehetőleg a szú fajok (*Ips* spp.) első, tavaszi megjelenésekor fejthetik ki, egyrészt a vöröshangyák fehérje igénye ilyenkor a legkifejezettebb (a jelen levő ivaros lárvák nevelése miatt), valamint a nászrepülő szú fajok (*Ips* spp.) száma ilyenkor a legnagyobb (Lakatos 1997). A szú fajok (*Ips* spp.) nászrepülése akár napokig is eltarthat, és ilyenkor akár tízezres egyedszámban is jelen lehetnek (Lakatos 1992, 1997; Fürjes-Mikó és mtsai. 2019). Ennek köszönhetően a napokig tartó nászrepülés alatt a vöröshangyákban kialakulhat egy denzitásfüggő predációs preferencia a szú irányába is, ahogy azt más gradációra hajlamos ízeltlábúakkal szemben már megfigyelték (Fürjes-Mikó és mtsai. 2019).

Az erdei vöröshangyák pozitívan befolyásolják az általuk mézharmatért tartott levéltetvek létszámát (Skinner és Whittaker 1981; Way és Khoo 1992; Mikó és Csóka 2016; Domisch és

mtsai. 2016; Fürjes-Mikó és mtsai. 2019), továbbá fészkeiken belül is számos élőlénynek biztosítanak életfeltételeket (Mikó és Csóka 2016; Robinson és mtsai. 2016). Például az összegyűjtött növényi anyagon gazdag mikrobiális flóra él meg (Korganova 2008; Jílková és Frouz 2014; Jílková és mtsai. 2015b,c), továbbá a fészkek gazdag hangyavendég ízeltlábú közösségekkel rendelkeznek (Härkönen és Sorvari 2014; Mikó és Csóka 2016; Väänänen és mtsai. 2010; Czechowski és mtsai. 2012; Parmentier és mtsai. 2014; Robinson és mtsai. 2016). Minél nagyobb az erdei vöröshangya fészkek denzitása és mérete, annál gazdagabb a műrmekofil faunája (Härkönen és Sorvari 2014). Negatív hatásuk inkább a föld feletti ízeltlábúak esetében érvényesül, ugyanis jelenlétük visszaszorít más erdei mezo- és makrofauna ragadozókat (Laakso és Setälä 2000; Reznikova és Dorosheva 2004; Hawes és mtsai. 2002, 2013; Fürjes-Mikó és mtsai. 2019).

1.4.2. A vöröshangyák hatása más hangyafajokra

A vöröshangya fészken belül más hangyafajok is előfordulhatnak (Härkönen és Sorvari 2014), mint például a Myrmicinae alcsaládba tartozó *Formicoxenus nitidulus* hangyafaj (Härkönen és Sorvari 2014; Czechowski és mtsai. 2012). Ez a faj az együttélés során kémiai elrettentést használ, mely lehetővé teszi, hogy több fajjal is asszociációban élhessen „gazdaspecificitás” nélkül (Härkönen és Sorvari 2017). Táplálékát a gazda kolóniától való lopkodással szerzi (Härkönen és Sorvari 2014; Parmentier és mtsai. 2014). Hozzájuk hasonlóan lopkodó, és a gazdaspecificitás szempontjából generalista életmódot folytat a tolvajhangya (*Solenopsis fugax*) is (Csősz 2019; Parmentier és mtsai. 2014).

Az erdei vöröshangyák viszont nemcsak a fészken belül, hanem azon kívül is nagy hatással vannak más hangyafajokra (Johansson és Gibb 2016). Territoriális fajok lévén jelenlétükkel módosítják más hangyafajok kolóniáinak elterjedését és abundanciáját, valamint azok aktivitását és táplálékkeresési szokásait is (Skinner 1980; Stukalyuk 2015; Pisarski és Vepsäläinen 1989; Czechowski és Markó 2006; Väänänen és mtsai. 2010; Robinson és mtsai.

2016). A hatás erőssége függ a kolónia méretétől, és egy többfészkes kolónia esetében a kolóniát alkotó fészkek számától is (Skinner 1980; Stukalyuk 2015; Pisarski és Vepsäläinen 1989; Väänänen és mtsai. 2010). A nagyobb méretű, vagy több fészekből álló kolóniák erősebb hatást fejthetnek ki a környezetükben élő hangyaközösségre, ugyanakkor a többfészkes kolóniák között fontos a csökkent agresszió, hogy a kapcsolat ne szakadjon meg az egyes kolónia alegységek között (Skinner 1980; Stukalyuk 2015; Pisarski és Vepsäläinen 1989; Väänänen és mtsai. 2010). A *F. rufa* kolóniái főleg egyfészkesek és egykirálynősök (Seifert 2018; Baroni Urbani és Collingwood 1977; Pisarski és Czechowski 1994; Rosengren és mtsai. 1979; Kilpeläinen és mtsai. 2005, 2008; Czechowski és mtsai. 2012). Az egyfészkes kolóniákra jellemző, hogy kolóniáik integritását erősebben védik (Robinson 2014; Ellis és Robinson 2014). Ezzel szemben a *F. polyctena* főleg többfészkes és többkirálynős rendszereket hoz létre, melyek akár szuperkolóniális méreteket is ölthetnek (Seifert 2018; Pisarski és Czechowski 1994; Rosengren és mtsai. 1979; Kilpeläinen és mtsai. 2005; Czechowski és mtsai. 2012). Az ilyen kolóniák jellegzetessége, hogy folyamatos az egyes fészkek egységei között a dolgozók, lárvák és királynők transzportja, valamint nászrepülés után könnyen fogadnak be új királynőket (Robinson 2014; Czechowski és Radchenko 2006; Ellis és Robinson 2014; Korczynska és mtsai. 2010). Mindehhez a kolóniát alkotó dolgozók alacsonyabb agresszivitására van szükség (Robinson 2014; Czechowski és Radchenko 2006; Ellis és Robinson 2014; Korczynska és mtsai. 2010).

Általánosságban elmondható, hogy más domináns fajok kolóniáit kizárják a területükön belül (pl. más, a vöröshangya fajcsoportba tartozó fajok), de a szubmisszív fajok akár nagy denzitásban is jelen lehetnek (pl. *Formica fusca*; Stukalyuk 2015; Pisarski és Vepsäläinen 1989; Savolainen és Vepsäläinen 1989; Czechowski és Markó 2005; Väänänen és mtsai. 2010). Negatív hatásukat az is bizonyítja, hogy a vöröshangya fészkektől távolodva más hangyafajok denzitása arányosan növekszik (Savolainen és Vepsäläinen 1989).

Az erdei vöröshangya kolóniák változatos módon állnak kölcsönhatásban a környezetükkel. Elterjedésüket változatos módon befolyásolják az egyes környezeti tényezők, melyek közül a legismertebb a mikrokörnyezet bedolmányoló hatása, és a hőmérséklet fontossága (Stockan és Robinson 2016). A vöröshangyák jelenlétükkel szintén változatos módokon hatnak a körülöttük lévő mikrokörnyezetre, az elemek körforgásától, a növényközösségeken át egészen a gerincesekig (Stockan és Robinson 2016). Az antropogén klímaváltozás kapcsán azonban a jól ismert kölcsönhatások eltolódnak, a változások monitorozásának megkezdése elengedhetetlen lépés lenne.

2. Célkitűzések

Kutatásom során az alábbi célkitűzéseket fogalmaztam meg, melyeket két fő témakör szerint csoportosítottam. Ezek a környezeti tényezők és az erdei vöröshangya fajcsoport tagjai közötti kapcsolat iránya alapján a következők:

A környezet hatása az erdei vöröshangyákra

1. Vizsgálat: Nagy- és kisléptékű környezeti tényezők hatása a vöröshangya fészkek méreteloszlására

A különböző környezeti tényezők, mint a hőmérséklet, besugárzás vagy a páratartalom hatásai széles körben ismertek a hangyákra nézve (Hölldobler és Wilson 1990; Stockan és Robinson 2016; Arnan és mtsai. 2017; Purcell és mtsai. 2016; Sondej és mtsai. 2018), valamint a Bergmann-szabályt is alkalmazták egyes hangyafajok (pl. *Leptothorax acervorum*) dolgozóira (Cushman és mtsai. 1993; Heinze és mtsai. 2003; Geraghty és mtsai. 2007; Bernadou és mtsai. 2016). Mindezek ellenére a hangyák fészkek méretének, beleértve a vöröshangyák fészekméretének változásait sem vizsgálták a Bergmann-szabály szempontjából Közép-Európában sem. Dolgozatomban feltételeztük, hogy

- a) a nagyléptékű környezeti tényezők (földrajzi szélességi gradiens, tengerszint feletti magassági gradiens) a Bergmann szabálynak megfelelően befolyásolják az erdei vöröshangyák fészekméretét, azaz a fészekméret a földrajzi szélesség és a tengerszint feletti magasság növekedésével arányosan nő.
- b) a kisléptékű tényezők (a fészkek körül elhelyezkedő fák távolsága és átmérője) finomhangolják a nagyléptékű hatásokat, és a növekvő árnyékolás hatására (közelebbi és/vagy nagyobb átmérőjű fák) a fészekméret növekszik.

2. Vizsgálat: Tülevelű fajok hiányának hatása az erdei vöröshangyákra

Skandináviában (főleg Finnországban) végzett vizsgálatok megállapították, hogy a tarvágás csökkenti az erdei vöröshangyák fészekméretét és hosszútávú túlélését (Sorvari és Hakkarainen 2005, 2007; Sorvari és mtsai. 2011). Emellett kevés, csak érintőleges irodalmi adat áll rendelkezésre az erdei vöröshangyák lombhullató erdőkben való előfordulásáról (Kristiansen és Amelung 2001), viszont minden esetben valamilyen eltérést tapasztaltak a fajcsoport általános jellemzőihez képest (pl. föld alatti fészkek létrehozása a fészekdombok helyett). A fentiek fényében felmerült egy összehasonlító vizsgálat fontossága, mely egy régió belül, hasonló klimatikus körülményeknek kitett foltok esetében hasonlítja össze a tarvágáson átesett erdőtagban és lombhullató erdőben élő vöröshangya kolóniák jellegzetességeit egy tülevelű vegyes erdő kolóniáival (mint kontroll). Ilyennel azonban a szakirodalom tanulmányozása során nem találkoztam.

Ezek alapján feltételeztük, hogy a referenciaként szolgáló vegyes tülevelű erdőhöz képest

- a) a tülevelű fajok hiányában az erdei vöröshangyák fészekmérete csökken, valamint megváltozik a kolónia szerkezete (a tarvágás után és a lombhullató erdőben).
- b) a lombhullató erdőben a megfelelő fészeképítő anyag hiányában a fél ellipszoid fészekalak megváltozik, egy laposabb, nyújtottabb fészekalak lesz a jellemző.

A vöröshangya kolóniák környezetükre gyakorolt hatásai

3. Vizsgálat: A vöröshangyák hatása az erdők szűfertőzöttségére

Az erdei vöröshangya fajcsoport tagjai territoriális viselkedésűeknek és a nagy méretű kolóniáik jelentős táplálék igényének köszönhetően alkalmasak biológiai védekezésre (Laine és Niemelä 1980; Skinner és Whittaker 1981; Warrington és Whittaker 1985; Ito és Higashi 1991; Way és Khoo 1992; Laakso és Setälä 2000; Cilbircioglu és Ünal 2012; Kilpeläinen és mtsai. 2009; Rosumek és mtsai. 2009; Manak és mtsai. 2013). Ezen hatás intenzívebben jelentkezhet a

tavaszi időszakban, amikor is a jelen lévő ivaros lárvák miatt jelentősen megnő a kolóniák táplálék igénye, viszont az ebben az időszakban rendelkezésre álló potenciális táplálékforrások ezt nem tudják kielégíteni (pl. De Bruyn és Mabelis 1972; Mabelis 1979). Ez jelentős kolóniák közti összetűzésekhez vezethet, mely egyrészt csökkenti a kolóniák méretét (dolgozó számát), valamint a tetemek elfogyasztása révén fontos fehérjeforrásként szolgálhat (De Bruyn és Mabelis 1972; Mabelis 1979; Maák et al. 2020). Ezt egészítheti ki a globális felmelegedés hatására túlszaporodó szú fajok akár tízezres nagyságrendben való jelenléte a kora tavaszi időszakban, amikor is az első szú generáció fontos fehérjeforrást jelenthet a vöröshangyák számára (Lakatos 1992, 1997; Fürjes-Mikó és mtsai. 2019). A szú fajok nászrepülése napokig eltart (Lakatos 1997), így ezen idő alatt a vöröshangyáknak alkalma nyílik jelentősebb mennyiségben való begyűjtésükre, mint az más gradációt mutató fajok esetében is tapasztalható (Fürjes-Mikó és mtsai. 2019). Emellett a vöröshangyák pusztai jelenléte a levéltetű kolóniákat eltartó fák törzsén elegendő nyomást gyakorolhat a fába behatolni igyekvő szúkra (*Isp* spp.) territóriumukat aktívan védelmező viselkedésüknek köszönhetően (Laine és Niemelä 1980; Skinner és Whittaker 1981; Warrington és Whittaker 1985; Csóka és Csósz 2014; Mikó és Csóka 2016; Carita és mtsai. 2006; Domisch és mtsai. 2009; Czechowski és mtsai. 2012). Ezen kapcsolatot azonban nem vizsgálták behatóbban, ugyanis a témában csak egy cikkről van ismeretünk, mely a vöröshangyákat a szú fajok (*Ips* spp.) potenciális predátoraként említi (Cilbircioglu és Ünal 2012).

A szú fajokhoz hasonló fejlődésmentet figyelhetünk meg a szintén erdészeti károkat okozó díszbogarak (*Buprestidae*) esetében, melyek vöröshangyákkal való predációs kapcsolatáról a szakirodalomban nincsenek hivatkozások. A díszbogarak jelenléte ugyanakkor nem összehasonlítható a szú jelenlegi gradációjával.

Vizsgálatainkba a szintén hasonló életmódot folytató, de erdészeti károkat csak ritkán okozó, sok esetben védett fajokat tartalmazó csoportot (cincérek, *Cerambycidae*) is bevontuk, mint az

erdőben jelen levő, rágásnyom alapján elkülöníthető (Lakatos Ferenc személyes közlés), esetenként gradációt mutató, a vöröshangyákkal potenciálisan kölcsönhatásban lévő csoportot.

A fentiek fényében feltételeztük, hogy

- a) az erdei vöröshangya fajcsoport jelenléte az erdő fáinak szú fajok (*Ips* spp.) általi károsítását csökkenti, azaz a fészkeik denzitásának és/vagy méretének a növekedésével arányosan csökken a szú fajok által károsított fák száma.
- b) a gradációt ritkábban mutató bogár csoportok (díszbogarak, cincérek) által károsított fák számára nem lesz hatással a vöröshangyák jelenléte.

4. Vizsgálat: A vöröshangya fajok más hangyafajokra gyakorolt hatásai

Az erdei vöröshangya fajcsoport tagjai a kompetitív hierarchiában elfoglalt pozíciójuknak köszönhetően erős hatással lehetnek az erdei hangyaközösségre (Skinner 1980; Stukalyuk 2015; Pisarski és Vepsäläinen 1989; Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989; Czechowski és Markó 2006; Väänänen és mtsai. 2010). Ezen hatás azonban nagymértékben eltérhet a különböző vöröshangyafajok között, melyek esetében eltérő kolóniaszerveződési módok is megfigyelhetők (Czechowski és mtsai. 2012; Stockan és mtsai. 2016). Míg a *F. polyctena* főként többkirálynős, többfészkes rendszereket hoz létre, addig a *F. rufa* általában egyfészkes, egykirálynős kolóniákkal rendelkezik (Czechowski és mtsai. 2012; Stockan és mtsai. 2016). Emellett, a vöröshangya kolóniák hatása nagymértékben függhet a kolónia fejlettségi állapotától, környezeti feltételektől, valamint a rendelkezésre álló táplálék mennyiségétől (Seifert 2018; Baroni Urbani és Collingwood 1977; Pisarski és Czechowski 1994; Rosengren és mtsai. 1979; Kilpeläinen és mtsai. 2005, 2008; Czechowski és mtsai. 2012). Mindkét faj esetében jellemző, hogy kizárják a territoriális hangyafajokat, csökkentik az agresszív (encounter) fajok fészkeinek számát, valamint jobban megtűrik a szubmisszív hangyafajok fészkeit a domináns fajokéhoz képest. Azonban a két faj között fennálló, előbbieken is taglalt

különbségek miatt feltételeztük, hogy az egyazon élőhelyen belül, az egymás közelségében élő két vöröshangya faj (*F. polyctena* és *F. rufa*) kolóniái a fészkeikhez közeli területeken

- a) eltérő módon befolyásolják más hangyafajok előfordulását, továbbá ezen hatása függ
- b) a kolóniáik méretétől és a
- c) tőlük való távolságtól.

3. Anyag és módszerek

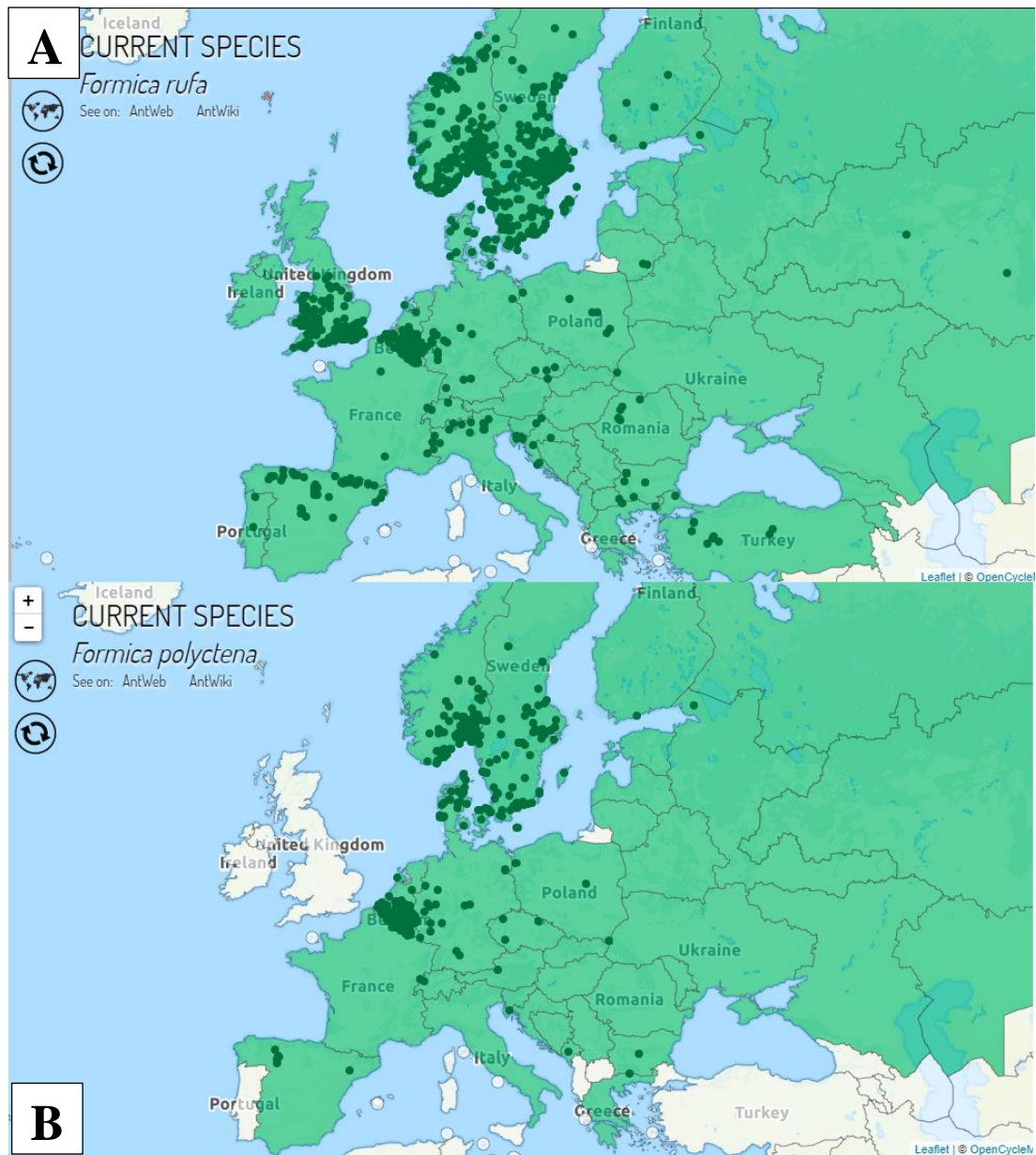
3.1. Erdei vöröshangyák jellemzése

Vizsgálatom modelfajai a két leggyakoribb közép-európai vöröshangya faj, a *F. rufa* és a *F. polyctena* voltak. A két faj gyakran hibridizál egymással, melynek köszönhetően a természetben kevert kolóniák is megtalálhatóak (6-8% hibrid aránnyal) (Czechowski 1993; Seifert 2018; Pisarski és Czechowski 1994; Czechowski és mtsai. 2012), továbbá a két faj királynői gyakran nem különíthetők el morfológiailag (Czechowski és Douwes 1996). Az egyes kolóniák faji meghatározása a dolgozók morfológiai bélyegei alapján az egyes évek között is jelentősen változhat (Pisarski és Czechowski 1994; Czechowski és Douwes 1996).

A *F. rufa* kolóniái főleg egyfészkesek és egykirálynősek (a kontinentális Eurázsia területén ez a jellemző kolóniaszerveződési forma), ezzel szemben a Brit-szigeteken többkirálynős kolóniák létrehozása a jellemző (Seifert 2018; Baroni Urbani és Collingwood 1977; Pisarski és Czechowski 1994; Rosengren és mtsai. 1979; Kilpeläinen és mtsai. 2005, 2008; Czechowski és mtsai. 2012). Elterjedési területe az Ibériai félszigettől a Bajkál-tóig terjed (Seifert 2018; Czechowski és mtsai. 2012; 2A. ábra). A *F. rufa* esetében nem határozható meg pontosan, hogy milyen tengerszint feletti magasságig találhatóak meg a populációi (Seifert 2018). Az Alpokban 1500 m-es tengerszint feletti magasságon is feljegyezték jelenlétüket (Glaser 2001, 2006). Fészkeik napos helyeken, főleg erdőszegélyeken, tisztások és fasorok mentén építi (Seifert 2018; Czechowski és mtsai. 2012). Inkább a lucfenyő (*Picea abies*) alkotta erdőket kedveli, de megtalálható kevert erdőkben is, viszont kerüli a bükk (*Fagus* spp.) erdősegeket (Seifert 2018; Czechowski és mtsai. 2012). Átlagos fészekátmérője 1 m körüli (Czechowski és mtsai. 2012). Az egyfészkes rendszerek fészek-átmérője nem nagyobb, mint 130 cm, azonban, ha többfészkes rendszert alkotnak, akkor akár 250 cm is lehet a fészkek átmérője (Seifert 2018). Egykirálynős kolóniákban a dolgozók maximális száma 120.000 (Seifert 2018). A kereső dolgozók 4-34°C között aktívak (Seifert 2018). Keresőútvonalaik hossza elérheti a 100 m-t is (Czechowski és

mtsai. 2012). Tápláléka a fajcsoport többi tagjához hasonlóan vegyes, a levéltetvek biztosította mézharmat mellett gerinctelenek nem szelektív ragadozója (Domisch és mtsai. 2009; Czechowski és mtsai. 2012).

A *F. rufa*-val szemben a *F. polyctena* főleg többfészkes és többkirálynős rendszereket hoz létre, melyek akár szuperkolóniális méreteket is ölthetnek (Seifert 2018; Pisarski és Czechowski 1994; Rosengren és mtsai. 1979; Kilpeläinen és mtsai. 2005; Czechowski és mtsai. 2012). Elterjedési területe nagyban átfed a *F. rufa* elterjedésével, de nincs jelen a Brit-szigeteken és Kis-Ázsiában, viszont észak fele szélesebb az elterjedési területe (Seifert 2018; Baroni Urbani és Collingwood 1977; Czechowski és mtsai. 2012, 2B. ábra). Ezen faj esetében is bizonytalan milyen tengerszint feletti magasságig képes megélni (Seifert 2018), viszont a *F. rufa*-hoz hasonlóan a tiroli Alpokban 1200 m tengerszint feletti magasságon is előfordul (Glaser 2001, 2006). A *F. rufa*-hoz képest erősebben kötődik a lucfenyő (*P. abies*) dominálta tűlevelű erdőkhez és szintén kerüli az idős bükkösöket (*Fagus* spp.) (Seifert 2018). Irodalmi adatok alapján főleg az erdő belsőbb, sötétebb részein építi fészkeit, melynek átmérője 1,5-3 m között változhat (Seifert 2018). Az erdei vöröshangyák között a legnagyobb földfeletti fészkekstruktúra létrehozására képes (Seifert 2018; Czechowski és mtsai. 2012). A fészkek akár 10 millió dolgozót és több tízezer királynőt is tartalmazhatnak, átlagosan azonban 800.000 dolgozó és 1000 királynő található a fészkekben (Seifert 2018; Czechowski és mtsai. 2012). A kereső dolgozók 6-34°C között aktívak (Seifert 2018). A leghosszabb keresőútvonal 200 m is lehet (Seifert 2018).



2. ábra. A *F. rufa* (A) és a *F. polycтена* (B) elterjedési területei az Antmap alapján.

3.2. A környezet hatása az erdei vöröshangyákra

3.2.1. Vizsgálat: A kolóniák mintavételezése nagy- és kisléptékű környezeti tényezők mentén

Az erdei vöröshangya fajcsoport jellegzetességeinek vizsgálatát három közép-európai országban (Magyarország, Szlovákia, Lengyelország) végeztük (3A,B. ábra). A mintavételezések 2017-2019 között történtek a nyári időszakban (július-augusztus). Mintavételi pontjainkat légvonalban 900 km hosszú transzekt mentén egy földrajzi szélességi (Ásotthalom 46.215283°É - Koszalin 54.069650°É; 3A. ábra; 1. táblázat) és egy magassági (75 m – 954 m; 3B. ábra; 1. táblázat) gradiens bevonásával jelöltük ki. A makroklíma adatokat a WorldClim - Global Climate Data (<https://www.worldclim.org/>; felbontás: 30 körmásodperc, idő periódus: 1950–2000) klíma-adatbázisból szereztük be (Hijmans és mtsai. 2005). Az egyes mintavételi területek makroklímájának összefoglaló adatai a 2. táblázatban, a részletes klímaadatok a Függelék 1. táblázatában találhatóak. A makroklíma adatok kiegészítéseként a Bükk Hegységben 2017 során egy alkalommal végeztünk egész nappalos besugárzás mérést (5:00-19:00 közötti nappali órákban) három fészek esetében (keleti kitétség), melyekhez három referencia (nyugati kitétség) mérés is párosult (Optin Ambient Data Logger PYR1-32U). A referencia terület a vöröshangya fészkektől mentes oldalon volt elhelyezve (pl. egy fa vöröshangya fészkekkel ellentétes oldalán). A vizsgálat során 12 területen történt meg a vöröshangya kolóniák felmérése és strukturális leírása, valamint az erdőfoltok jellemzése (kisléptékű környezeti tényezők).

Az erdei vöröshangyák előfordulása elsődlegesen túlevelű erdőkhöz kötött (Seifert 2018; Czechowski és mtsai. 2012), így kolóniák leírásához minden területen három darab 150 × 150 m-es mintavételi foltot jelöltünk ki túlevelű, vegyes erdőkben. Megfelelő jellegzetességű populációk hiányában a Gorce-, Tátra- és Mátra-hegység területeken csak két mintavételi foltban, valamint Koszalin területen csak egy mintavételi foltban (viszont kiemelkedően magas fészekszámmal) tudtuk elvégezni mintavételezésünket. A mintavételi folt méretének

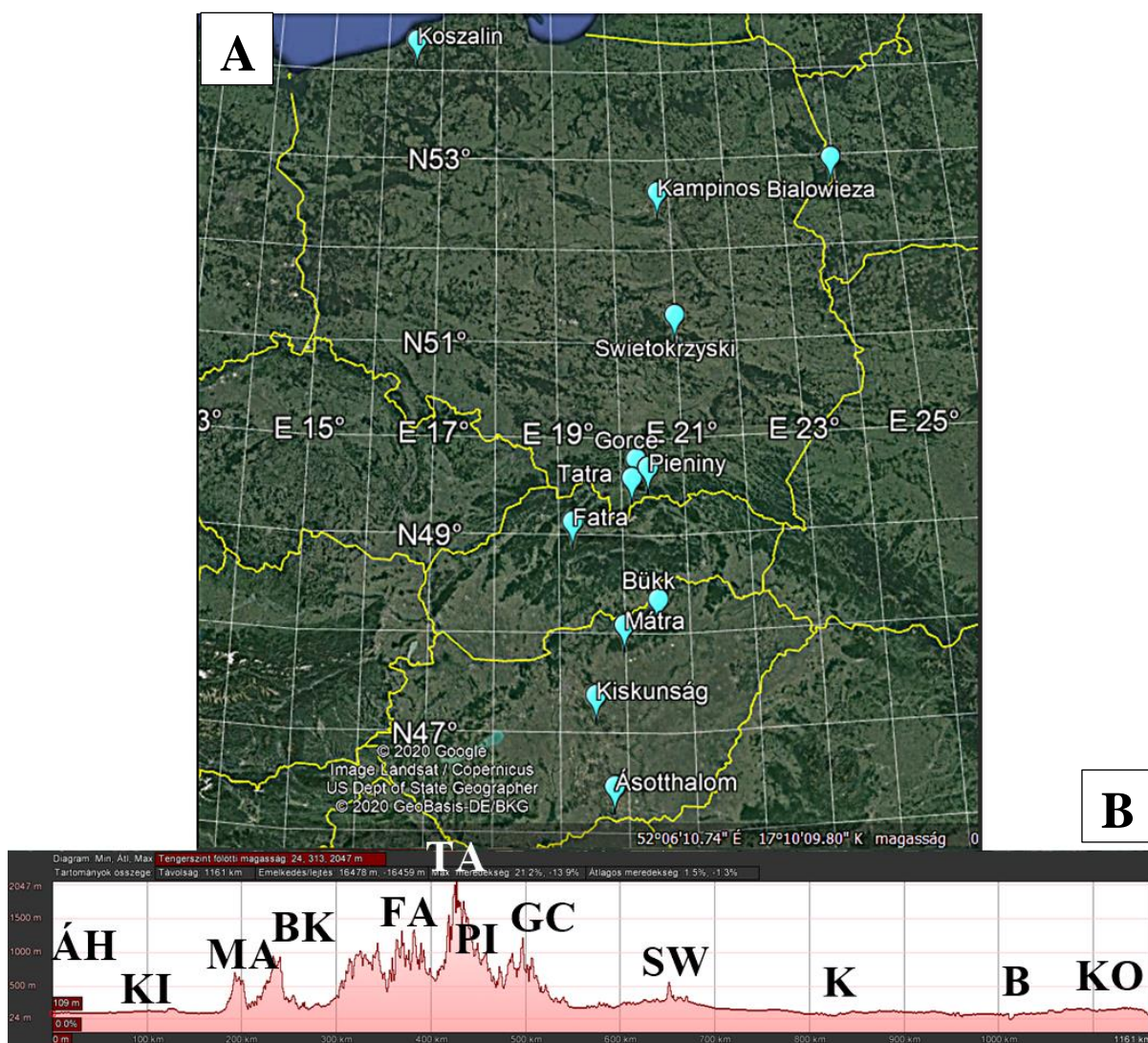
megválasztásakor a vöröshangyák átlagos keresőterületének megfelelő méretet választottunk (Sorvari 2009). Minden mintavételi foltban három személy járta be az adott területet egymással párhuzamos, 15 m széles transzektek mentén (10 transzekt/folt), az erdei vöröshangya fajcsoport fészkei után kutatva.

A mintavételi foltokban minden fészkek helyét GPS-el jelöltük (GARMIN Oregon 700t), beleértve az élő és elhagyott fészkeket is. A későbbi laboratóriumi fajmeghatározás céljából fészkenként 5 egyedet gyűjtöttünk 95%-os alkoholba. A fajmeghatározás Chechowski és mtsai. (2012) határozókulcsa alapján történt. A bizonyító példányok az SZTE Ökológiai Tanszékén kerültek elhelyezésre. Az egyedek begyűjtése során ügyeltünk a fészkek integritásának megőrzésére. A dolgozószámra érzékeny, nagyon kisméretű fészkekből nem történt dolgozók gyűjtése, hogy elkerüljük a kolóniák életképességének veszélyeztetését. Minden fészkeknek lemértük a két legnagyobb, egymásra merőleges átmérőjét és a földfelszíntől mért magasságát (cm). Feltérképeztük a fészkekhez tartozó keresőútvonalakat (a levéltetű kolóniákhoz vezetőket és a diffúzan végződő, fehérjeforrás begyűjtését szolgáló, útvonalakat egyaránt), valamint lemértük azok hosszát lézeres távolságmérő segítségével (m, SNDWAY SW-T80, mérési pontosság: ± 2 mm). A fészkek körül 360° -ban lemértük a legközelebbi fák távolságát (m), lejegyeztük azok fafaját, a mellmagasságban mért kerületét (cm), valamint a levéltetveket látogató hangyák jelenlétét/hiányát (lásd Arnan és mtsai. 2009; Tsikas és mtsai. 2016; Ellis és mtsai. 2017).

A lemért fészekméretek segítségével később kiszámítottuk a fészkek földfelszín feletti térfogatát a fél ellipszoidnak megfelelő képlet alapján:

$$V = \frac{0.75 * \pi * r_1 * r_2 * h}{2}$$

ahol h a fészkek magassága, r_1 és r_2 pedig a fészkek két egymásra merőleges legnagyobb átmérőjéből számított sugara. Az irodalmi adatok szerint az ily módon lemért fészektérfogat alapján megbecsülhető a kolónia mérete (Punttila és Kilpeläinen 2009; Risch és mtsai. 2005).



3. ábra. Az mintavételezési területek elhelyezkedése a közép-európai transzekt mentén, megjelenítve a (A) földrajzi szélességi gradienst és a (B) magasság profilt (Juhász és mtsai. 2020).

3.2.2. 1. Vizsgálat: Mintavételi területek leírása a nagy- és kisléptékű környezeti tényezők mentén

A mintavételi területek száma tükrözte az adott földrajzi egység méretét, ezért a magyar Alföldön két régió (Ásotthalom és Kiskunság), míg a sokkal nagyobb kiterjedésű Lengyel Alföldön négy régió került kijelölésre (Świętokrzyska, Kampinos, Białowieza, és Koszalin; 3A. ábra). A tengerszint feletti magassági gradiens lefedése érdekében a magyar és a lengyel alföldi régiók közé eső területen a Kárpátok előhegységeit (Mátra-egység, Magyarország és Gorce

Hegység, Lengyelország; 3B. ábra), valamint a Kárpátok vonulatait (Bükk, Fáttra, Tátra, és Pieniny Hegység; 3B. ábra) is megmintáztuk. A területek számozását a transzekt mentén dél-észak irányba a növekvő távolsággal (lásd: 4.4. fejezet) súlyoztuk (1. táblázat).

Az egyes mintavételi területek leírása erdészeti információk alapján történt. Az erdészeti információkat Magyarországon az Erdőrészlet leíró lapok kikérésével (Nemzeti Élelmiszerlánc-biztonsági Hivatal Erdészeti Igazgatóság), Szlovákiában a Szlovák Állami Természetvédelmi Térképportal (Mapový Portál KIMS Státnej prírody SR), valamint Lengyelországban az Erdei Adatbank (Bank Danych o Lasach PL) segítségével szereztük be. A területek részletes leírása az alábbiakban a földrajzi szélességi gradiens mentén dél-észak irányba haladva következik.

1. táblázat. A mintavételi területek távolsággal súlyozott számjelölése, koordinátái, valamint átlagos tengerszint feletti magassága

Mintavételi terület	Távolsággal súlyozott érték	Földrajzi szélesség (É)	Földrajzi hosszúság (K)	Tengerszintfeletti magasság (m)
Ásotthalom	1	46.215283°	19.782783°	118
Kiskunság	6	47.121150°	19.504833°	122
Mátra	10	47.827283°	19.974950°	429
Bükk	13	48.081000°	20.502667°	789
Fáttra	20	48.882450°	19.211333°	871
Tátra	24	49.325650°	20.153967°	787
Pieniny	25	49.435850°	20.423150°	602
Gorce	26	49.520267°	20.232833°	724
Świętokrzyska	35	50.886933°	21.094567°	302
Kampinos	43	52.361400°	20.792717°	88
Białowieza	45	52.698183°	23.891283°	178
Koszalin	61	54.069650°	16.535000°	90

1) Ásotthalom település

A vizsgálati terület megközelítőleg 118 m tengerszint feletti magasságon fekszik Ásotthalom (Magyarország) település közelében (46.215283°É, 19.782783°K; 1. táblázat; Függelék; 2. és

3. táblázat; 3. ábra). A földrajzi szélességi gradiens szempontjából a legdélebbre található vizsgálati terület. Makroklímájára 10,69°C átlagos hőmérséklet és 44,72 mm átlagos havi csapadékmennyiség jellemző (Függelék 1. táblázat). A mintavételi foltok fő erdőalkotó faja a fekete (*Pinus nigra*) és az erdei fenyő (*P. sylvestris*), de a fekete dió (*Juglans nigra*), fiatal szürke nyár (*Populus x canescens*) és akác (*Robinia pseudoacacia*) egyedei is előfordulnak. Az erdők átlagos kora 34 év.

2) Kiskunság

A vizsgálati terület megközelítőleg 122 m tengerszint feletti magasságon fekszik a Duna-Tisza közti hátságon Pusztavacs és Lakitelek (Magyarország) települések közelében (47.121150°É, 19.504833°K; 1. táblázat; Függelék; 2. és 3. táblázat; 3. ábra). A terület makroklímájára 10,47°C átlagos hőmérséklet és 43,08 mm átlagos havi csapadékmennyiség jellemző (Függelék 1. táblázat). A mintavételi foltok fő erdőalkotó fajtái a fekete (*P. nigra*) és erdei fenyő (*P. sylvestris*). Elegyfajokként a kései meggy (*Prunus serotina*) és fehér akác (*R. pseudoacacia*) jelenik meg. Az erdők átlagos kora 43,16 év.

3) Mátra-hegység

A vizsgálati terület megközelítőleg 429 m tengerszint feletti magasságon fekszik Mátrafüred (Magyarország) település közelében (47.827283°É, 19.974950°K; 1. táblázat; Függelék 2. és 3. táblázat; 3. ábra). A terület makroklímájára 8,51°C átlagos hőmérséklet és 49,25 mm átlagos havi csapadékmennyiség jellemző (Függelék 1. táblázat). A térségben két mintavételi folt kijelölésére volt lehetőség. A fő erdőalkotó fafajok a csertölgy (*Q. cerris*), kocsányos tölgy (*Q. petraea*), fekete fenyő (*P. nigra*), mezei juhar (*Acer campestre*) és fehér akác (*R. pseudoacacia*). Az erdő átlagos kora 56 év. Az egyik mintavételi foltot 2016 során tarra vágták, de korábban egy rekreációs erdő részét képezte a másik területtel együtt. Az tarvágott területen a vizsgálat idején jelentős mennyiségű, a tarvágás után otthagytott ághulladék volt jelen.

4) Bükk-hegység

A vizsgálati terület megközelítőleg 789 m tengerszint feletti magasságon fekszik a Bükki Nagymező (Magyarország) közelében (48.081000°É, 20.502667°K; 1. táblázat; Függelék 2. és 3. táblázat; 3. ábra). A terület makroklímájára 6,38°C átlagos hőmérséklet és 57,86 mm átlagos havi csapadékmennyiség jellemző (Függelék 1. táblázat). A mintavételi foltok fő erdőalkotó fafajai a lucfenyő (*P. abies*), az európai bükk (*Fagus sylvatica*) és az európai vörösfenyő (*Larix decidua*) voltak. Elegendőfajként a magas kőris (*Fraxinus excelsior*) és a hegyi juhar (*A. pseudoplatanus*) jelent meg. Az erdők átlagos kora 82,3 év.

5) Nagy Fátra-hegység

A vizsgálati terület megközelítőleg 871 m tengerszint feletti magasságon fekszik Donovaly (Szlovákia) település közelében (48.882450°É, 19.211333°K; 1. táblázat; Függelék 2. és 3. táblázat; 3. ábra). Tengerszint feletti magasság szempontjából a legmagasabban elhelyezkedő mintavételi terület az Északnyugati-Kárpátokban helyezkedett el. A terület makroklímájára 4,86°C átlagos hőmérséklet és 83,86 mm átlagos havi csapadékmennyiség jellemző (Függelék 1. táblázat). A mintavételi területeken a fő erdőalkotó fajok a lucfenyő (*P. abies*) és a bükk (*F. sylvatica*). Az erdők átlagos kora 55,5 év.

6) Tatra-hegység

A vizsgálati terület megközelítőleg 787 m tengerszint feletti magasságon fekszik Bukowina Tatrzánska (Lengyelország) település közelében (49.325650°É, 20.153967°K; 1. táblázat; Függelék 2. és 3. táblázat; 3. ábra). A területen csak két mintavételi folt kijelölésére volt lehetőség a vöröshangya kolóniák limitált előfordulása miatt. A terület makroklímájára 5,5°C átlagos hőmérséklet és 81,4 mm átlagos havi csapadékmennyiség jellemző (Függelék 1. táblázat). A mintavételi foltok fő erdőalkotó faja a lucfenyő (*P. abies*). Az erdők átlagos kora 42,5 év.

7) Pieniny-hegység

A vizsgálati terület megközelítőleg 602 m tengerszint feletti magasságon fekszik Krościenko nad Dunajcem és Czorsztyn (Lengyelország) települések közelében (49.435850°É, 20.423150°K; 1. táblázat; Függelék 2. és 3. táblázat; 3. ábra). A területen csak két mintavételi folt kijelölésére volt lehetőség a vöröshangya kolóniák limitált előfordulása miatt. A terület makroklímájára 6,57°C átlagos hőmérséklet és 83,11 mm átlagos havi csapadékmennyiség jellemző (Függelék 1. táblázat). A mintavételi foltok fő erdőalkotó fafajai a jegenyefenyő (*Abies alba*), erdei fenyő (*P. sylvestris*), valamint a lucfenyő (*P. abies*). Az erdők átlagos kora 68,75 év.

8) Gorce-hegység

A vizsgálati terület megközelítőleg 724 m tengerszint feletti magasságon fekszik Ochotnica Dolna és Łopuszna (Lengyelország) települések közelében (49.520267°É, 20.232833°K; 1. táblázat; Függelék 2. és 3. táblázat; 3. ábra). A területen csak két mintavételi folt kijelölésére volt lehetőség a vöröshangya kolóniák limitált előfordulása miatt. A terület makroklímájára 5,8°C átlagos hőmérséklet és 95,6 mm átlagos havi csapadékmennyiség jellemző (Függelék 1. táblázat). A fő erdőalkotó fajok a lucfenyő (*P. abies*), a jegenyefenyő (*A. alba*) és az erdei fenyő (*P. sylvestris*). Elegendőfajként megjelent az európai bükk (*F. sylvatica*) és a nyír (*Betula* spp.). Az erdők átlagos kora 46,25 év.

9) Świętokrzyska Nemzeti Park

A vizsgálati terület megközelítőleg 302 m tengerszint feletti magasságon fekszik Nowa Słupia (Lengyelország) település közelében (50.886933°É, 21.094567°K; 1. táblázat; Függelék 2. és 3. táblázat; 3. ábra), a Świętokrzyska Nemzeti Park területén. A foltokban sok holt faanyag volt jelen a Nemzeti Park erdészeti kezelésének részeként. A terület makroklímájára 7,7°C átlagos hőmérséklet és 49,69 mm átlagos havi csapadékmennyiség jellemző (Függelék 1. táblázat). A fő erdőalkotó fajok az európai vörösfenyő (*L. decidua*), az erdei fenyő (*P. sylvestris*) és az

európai bükk (*F. sylvatica*) változatos elegyfajokkal: közönséges jegenyefenyő (*A. alba*), tölgy (*Quercus* spp.). Az erdők átlagos kora 104,6 év.

10) Kampinos Nemzeti Park

A vizsgálati terület megközelítőleg 88 m tengerszint feletti magasságon fekszik Palmiry (Lengyelország) település közelében (52.361400°É, 20.792717°K; 1. táblázat; Függelék 2. és 3. táblázat; 3. ábra). A mintavételi terület a Kampinos Nemzeti Parkon belül, lombhullató fajokkal elegyes kezelés alatt álló túlevelű erdőfoltokban helyezkedett el. A terület makroklímájára 8,12°C átlagos hőmérséklet és 40,28 mm átlagos havi csapadékmennyiség jellemző (Függelék 1. táblázat). A fő erdőalkotó fajok az erdei fenyő (*P. sylvestris*), nyír (*Betula* spp.) és a tölgy (*Quercus* spp.). Elegyfajként megjelent a boróka (*Juniperus communis*) is. Az erdők átlagos kora 66,83 év.

11) Białowieża település

A vizsgálati terület megközelítőleg 178 m tengerszint feletti magasságon fekszik Białowieża (Lengyelország) település közelében (52.698183°É, 23.891283°K; 1. táblázat; Függelék 2. és 3. táblázat; 3. ábra). A mintavételi foltokat az UNESCO Világörökség részét képező Białowieża Erdő területén jelöltük ki, annak erdészeti kezelés alatt álló részén. A terület makroklímájára 6,72°C átlagos hőmérséklet és 50 mm átlagos havi csapadékmennyiség jellemző (Függelék 1. táblázat). Az egyes mintavételi területek fő erdőalkotó fajai a lucfenyő (*P. abies*), erdei fenyő (*P. sylvestris*), valamint a kocsányos tölgy (*Q. robur*). Elegyfajként megjelent a nyír (*Betula* spp.) is. Az erdőfoltok átlagos kora 96,6 év.

12) Koszalin település

A vizsgálati terület megközelítőleg 90 m tengerszint feletti magasságon fekszik Koszalin (Lengyelország) település közelében (54.069650°É, 16.535000°K; 1. táblázat; Függelék 2. és 3. táblázat; 3. ábra). A területen csak egy mintavételi folt kijelölésére volt lehetőség a vöröshangya kolóniák limitált előfordulása miatt. Földrajzi szélességi gradiens szempontjából

a legészakabbra található vizsgálati terület a Balti-tenger közelében. A terület makroklímájára 7,69°C átlagos hőmérséklet és 56,47 mm átlagos havi csapadékmennyiség jellemző (Függelék 1. táblázat). A mintavételi foltban a fő erdőalkotó fafaj az erdei fenyő (*P. sylvestris*), valamint a nyír (*Betula* spp.). Elegyfajként megjelent az európai bükk (*F. sylvatica*) és a tölgy (*Quercus* spp.) is. Az erdők átlagos kora 84 év.

2. táblázat. A minimum, maximum, és az átlagos hőmérséklet, valamint az átlagos havi csapadékmennyiség és besugárzás értékek az egyes mintavételi területeken.

Mintavételi terület	T _{min} (°C)	T _{max} (°C)	T _{avg} (°C)	Csapadék (mm)	Besugárzás (kJ m ⁻² day ⁻¹)
Ásotthalom	5.84	15.56	10.69	44.72	12870.69
Kiskunság	5.62	15.32	10.47	43.08	12467.03
Mátra	4.59	12.44	8.51	49.25	11812.03
Bükk	2.66	10.13	6.38	57.86	11571.42
Fátra	0.26	9.46	4.86	83.86	10870.36
Tátra	0.87	10.18	5.53	81.38	10645.58
Pieniny	2.04	11.09	6.57	83.11	10752.14
Gorce	1.33	10.24	5.79	95.58	10604.54
Świętokrzyski	3.53	11.88	7.70	49.69	10667.72
Kampinos	3.90	12.33	8.12	40.28	10404.11
Bialowieza	2.84	10.60	6.72	50.00	10536.14
Koszalin	4.16	11.21	7.69	56.47	10055.00

3.2.3. 2. Vizsgálat: Tülevelű fafajok hiányának hatása az erdei vöröshangyákra

A Mátra-hegységben Mátrafüred (Magyarország) település közelében (47.827283°É, 19.974950°K) egyedi lehetőségünk nyílt megvizsgálni a tülevelű fafajok hiányának hatását a vöröshangyákra. Modellfajként a *F. polycetena*-t választottuk. Két, eltérő módon megváltozott erdőfoltban (tarvágás és tisztán lombhullató cseres-tölgyes) kijelölt mintavételi foltot hasonlítottunk egy tülevelűekkel elegyes erdőben található mintavételi folthoz (referencia; 4. ábra). A mintavételezési eljárás az 4.2.1.-es fejezetben leírtak szerint történt.



4. ábra. A mintavételi foltok egymáshoz viszonyított elhelyezkedése a Mátra-egységben.

A mintavételi foltok nyugati-délnyugati kitétségűek voltak 10-15°-os lejtőszöggel. A referencia terület (továbbiakban Ma1 = Mátra 1) megegyezett a fő vizsgálat során kijelölt mintavételi folttal. Az erdő átlagos kora 58,5 év. A tarvágott terület (továbbiakban Cc = clear cutted) korábban egy rekreációs erdő részét képezte a referencia területtel együtt (4. ábra). A mintavételi foltban 2016 során tarvágást végeztek szúkárok megelőzésére, melynek köszönhetően a fekete fenyő (*P. nigra*) döntő többségét kivágták. A hátramaradt hagyásfák között főként tölgy fajok (*Q. cerris* és *Q. petraea*) és néhány fekete fenyő (*P. nigra*) voltak. A megmaradt fák átlagos kora 53,5 év. Mennyiségük az aktuális erdőkezelési szabályozásnak megfelelően 5-10 hagyásfa/ha volt. A harmadik terület (továbbiakban Qu = Quercus) az előző két folttól távolabb helyezkedett el (~ 5 km légvonalban). A mintavételi folt egy lombhullató fák alkotta erdőben helyezkedett el kocsányos tölgy (*Q. petraea*), csertölgy (*Q. cerris*) és közönséges gyertyán (*Carpinus betulus*) erdőalkotó fafajokkal. A fekete fenyő (*P. nigra*) teljesen hiányzott, ezzel egy teljesen egyedi vizsgálati aspektussal bővítve megfigyeléseinket. Az erdő átlagos kora 63,5 év. A területen magas fa mortalitás volt megfigyelhető a 2017 áprilisában váratlan bekövetkezett erős havazás során lehullott nagy mennyiségű hó és fagykároknak köszönhetően. A legtöbb gyertyán (*C. betulus*) érintett volt valamilyen formában (fakidőlés, koronatörés). A változások monitorozása érdekében 2018-ban ismételten megtörtént a fészekméretek lemérése különös tekintettel a tarvágáson átesett foltra.

A fészekméret számítás az Ma1 és Cc foltokban ugyanolyan módon történt, mint a korábbi esetekben (fél ellipszoidnak megfelelően) (5A. ábra). A Qu foltban a túlevelű fák hiányában nem állt rendelkezésre megfelelő fészeképítő anyag a vöröshangyák számára, emiatt a fészek

támasztásául kidőlt fatörzsek szolgáltak. Ezek köré építették a kolóniák a fészkeiket, valamint a túleveleket tölgymakkokkal, apró ágakkal és levelekkel igyekeztek pótolni. Mindezek jelentős változást idéztek elő a fészkek alakjában (5B. ábra), mely ezáltal sokkal inkább konkáv alakot öltött, és a fészkek közepén a farönk hangyák által csak részben lakható, vagy teljesen lakhatatlan részével is számolni kellett, így a fészektérfogat kiszámításához új formula kidolgozására volt szükség. Ebben az esetben a következő egyenlettel számítottuk ki a fészektérfogatot:

$$V = \frac{h * \pi}{4} * \frac{4l^2 - d_1 * d_2}{\ln \frac{dl}{d_1} + \ln \frac{dl}{d_2}}$$

ahol h a fészkek magassága, d_1 és d_2 a fészkek két egymásra merőleges legnagyobb átmérője, l a fészkeknek támasztékul szolgáló fatörzs sugara.



5. ábra. A különböző dombfészkek alakja a Mátra-hegységben: (A) fél ellipszoid fészkealak; (B) megváltozott fészkealak a lombhullató (Qu) foltban.

3.3. A vöröshangya kolóniák környezetükre gyakorolt hatásai

3.3.1. 3. Vizsgálat: A vöröshangyák hatása az erdők szúfertőzöttségére nagyléptékű környezeti tényezők mentén

A fent részletezett mintavételi foltokban elvégeztük az erdők részletes egészségügyi felmérését. A felmérésbe nem vettük bele a magoncokat (< 7 cm átmérő) és a már erősen elkorhadt fákat. Az érintett fák helyzetét GPS segítségével rögzítettük. A területek bejárása során felvételeztük a fa fajtát (legalább nemzetség szintig, de ahol lehetőség volt rá faji szintig), a faanyag helyzetét (lábbon álló vagy kidőlt, fekvő fa), valamint annak státuszát (élő vagy holt fa, lombhulladék). Ezek mellett feljegyzésre kerültek a fát ért biotikus károsítások, mint a szú fajok (*Ips* spp.: behatolási nyoma, a kéreg alatti rágásnyomok, tülevelűek esetében a zölden hulló tülevelek, valamint a kéreg ledobása), díszbogár (*Buprestidae*: behatolási nyomok, rágásnyom a kéreg alatt), cincér lárva (*Cerambycidae*: rágásnyomok), valamint egyéb fákat károsító rovarfajok és lárváik általi rágásnyomok, illetve a gombás fertőzés nyomai (tapló, kék korhasztó gombák stb.). Ezek közül kiemelkedik a kék korhasztó gombák fontossága, melyek esetében a szú fajok, mint terjedési vektor játszanak fontos szerepet (Balázs és mtsai. 2019). A fent említett rágás- és behatolási nyomok morfológiája és elhelyezkedése alapján lehetséges az egyes csoportok, sőt akár az egyes fajok elkülönítése is. Ezek elkülönítését a Prof. Dr. Lakatos Ferencsel történt személyes terepbejárás során tanultak és az általa írt „Fontosabb erdészeti szúfajok meghatározása rágáskép alapján” (1992) című Erdészeti lapokban megjelent szakcikk alapján végeztem. A különböző gombás fertőzések megállapítása szintén a Prof. Dr. Lakatos Ferencsel történt személyes terepbejárás során történt gyakorlati tapasztalatszerzésen alapult. A biotikus károsítások mellett feljegyzésre kerültek az abiotikus károsítások is, mint a koronatörés, alászorulás (a magasabb fák alá szorult alacsonyabb fa, mely a megfelelő fény mennyiség hiányában elpusztult, vagy pusztulásnak indult), csúcászáradás, fagykár vagy viharkár (azon

területeken, ahol ilyen jellegű extrémnek számító időjárási körülmények voltak a vizsgálat idején), valamint a korai stádiumú korhadás.

3.3.2. 4. Vizsgálat: A vöröshangya fajok más hangyafajokra gyakorolt hatásai

A vizsgálatot az UNESCO Világörökség részét képező Białowieża Erdő területén végeztük, így az erdőfoltok paraméterei megegyeznek (koordináták, tengerszint feletti magasság, valamint az erdőstruktúra és klímaviszonyok) az előbbieken leírtakkal. A vizsgálat során két erdei vöröshangya faj (a *F. polyctena* és a *F. rufa*) eltérő hatásait vizsgáltuk a hangyaközösségre. Mindkét faj esetében 10 fészek került kiválasztásra (a kolóniák egyfészkesek voltak, vagy többfészkes rendszer esetében a fészekrendszer egy izolált fészket választottuk). A kiválasztott fészkek legalább 200 m távolságra voltak egymástól. Minden fészek esetében a fészkektől a négy égtáj irányába néző transzettek mentén három távolságban (10 m, 20 m, 30 m) elhelyezett 10 m²-es mintavételi foltokban (összesen 12 folt/fészek) végeztük el a jelenlevő egyéb hangyafajok fészektérképezését. Feljegyzésre került a mintavételi foltban az adott vöröshangya faj dolgozóinak jelenléte és keresőútvonala (RWA±). A vöröshangya dolgozók nélküli foltot alacsony aktivitású (vöröshangya negatív) foltnak ítéltük (RWA-), míg a vöröshangya dolgozók jelenléte aktív folt (RWA+) feljegyzését eredményezte. A mintavételi foltokon belül feljegyzésre kerültek a más hangyafajokhoz tartozó dolgozók és fészkeik jelenléte, ez utóbbiak pontos helye, valamint a mintavételi foltban jelenlevő többi fészekhez viszonyított távolsága is. A fajok pontos meghatározása érdekében minden vöröshangya fészekből 10 dolgozót, míg minden más faj fészekéből 3-3 dolgozót gyűjtöttünk be. A begyűjtött dolgozókat 99,9%-os etanolba helyeztük, majd laboratóriumi körülmények között, sztereomikroszkóp segítségével azonosítottuk a fajokat Seifert (2007) és Czechowski és mtsai. (2012) határozókulcsai alapján. A bizonyító példányok a varsói Állattani Múzeum és Intézetben kerültek elhelyezésre.

3.4. Statisztikai elemzések

3.4.1. A környezet hatása az erdei vöröshangyákra

1. Vizsgálat: Nagy- és kisléptékű környezeti tényezők hatása a vöröshangya fészkek méreteloszlására

A nagy- (földrajzi szélesség, tengerszint feletti magasság) és kisléptékű (fészkek körüli fák karakterisztikája) környezeti tényezők hatása mellett az ezekhez kapcsolódó háttérváltozókat (hőmérséklet, csapadék, besugárzás) is figyelembe vettük az elemzések során. A földrajzi szélesség, a tengerszint feletti magasság és az erdő korának hatását a mintavételi területeken belül található *F. polyctena* fészkek átlagos méretére kevert lineáris modellek segítségével vizsgáltuk (LMM, Gauss hibatag, maximum likelihood illesztés, $n = 12$). A modellben a földrajzi szélesség, a tengerszint feletti magasság és az erdő kora, mint magyarázó változók szerepeltek. A földrajzi szélesség az 1. táblázatban feltüntetett súlyozott távolság értékkel szerepelt az analízisben, ahol a legalacsonyabb értéket a legdélebbi mintavételi terület kapta (Ásotthalom), és észak felé haladva minden légvonalban megtett 20 km egy értéknyi növekedést eredményezett (1. táblázat). A háttérváltozók (fészkek körüli fák távolsága és átmérője, hőmérséklet, csapadék, besugárzás) és a földrajzi szélesség (súlyozott távolság érték) közötti kapcsolatot Pearson korrelációval vizsgáltuk ($n = 31$).

Annak érdekében, hogy feltárjuk a mintavételi területekre ható nagy- és kisléptékű környezeti tényezők és a háttérváltozók közötti esetleges korrelációkat, a háttérváltozókon főkomponens analízist (PCA) végeztünk. A PCA analízist egy, a változók átlag értékeit tartalmazó kovariancia mátrixon hajtottuk végre. A mintavételi területek első három PCA tengelyre eső értékei, valamint a mintavételi területenkénti átlagos fészekméret közötti összefüggést kevert lineáris modellekkel (LMM) elemeztük ($n = 31$). A teljes modellben a magyarázó változók a mintavételi területek első három PCA tengelyre eső értékei voltak.

A PCA analízis által meghatározott 3 csoport (1: magyarországi síksági területek és a Kárpátok déli előhegyei – Mátra; 2: hegységi részek és a Kárpátok északi előhegyei – Gorce; 3: lengyel

síksági területek) hatását a mintavételi területenkénti átlagos fészekméretre kevert lineáris modellel elemeztük (LMM, Gauss hibatarag, maximum likelihood illesztés, $n = 31$). A modellben a három csoport azonosítója (ID), mint magyarázó faktor szerepelt. A modellekben a mintavételi területek azonosítói (ID), mint random faktor szerepeltek.

2. Vizsgálat: Tülevelű fajok hiányának hatása az erdei vöröshangyákra

Az egyes mintavételi foltok fészektérfogatait általánosított lineáris modellel (GLM, Gauss hibatarag, maximum likelihood illesztés, $n = 60$) hasonlítottuk össze. A modellben a fészektérfogatok, mint függő változó, míg a mintavételi foltok, mint magyarázó változó szerepeltek. Az évek közötti fészektérfogat változást (2017 és 2018) páros Wilcoxon teszttel vizsgáltuk. Az elemzést a mintavételi foltokra összesítve, és foltonként külön-külön is elvégeztük.

A fészektérfogat és a keresőútvonalak számának a hatását a keresőútvonalak hosszára kevert lineáris modellel (LMM, Gauss hibatarag, maximum likelihood illesztés, $n = 40$) elemeztük. A modellben a fészekenkénti átlagos úthossz, mint függő változó, a fészekméret és a keresőútvonalak száma, mint magyarázó változók, valamint a mintavételi foltok azonosítói, mint random faktor szerepeltek. Az egyes fészkekhez tartozó keresőútvonalak hossza a mintavételi foltok között kevert lineáris modellel (LMM, Gauss hibatarag, maximum likelihood illesztés, $n = 520$) került összehasonlításra. A modellben a keresőútvonalak hossza, mint függő változó, a mintavételi foltok, mint magyarázó faktor és a fészkek azonosítói (ID), mint random faktor szerepelt.

A fészektérfogat és a keresőútvonalak számának hatását a keresőútvonalak átlagos hosszára foltonként is elemeztük általánosított lineáris modellel (GLM, Gauss hibatarag, maximum likelihood). A modellekben az átlagos keresőútvonal hossz, mint függő változó, míg a fészektérfogat és a keresőútvonalak száma, mint magyarázó változók szerepeltek.

A vöröshangya dolgozók jelenlétét a fészkek körüli fákon általánosított kevert lineáris modellel (GLMM, binomiális hibatarag, maximum likelihood illesztés, $n = 285$) elemeztük. A modellben a vöröshangya dolgozók jelenléte/hiánya, mint függő változó, a fák távolsága és átmérője, mint magyarázó változók, valamint a mintavételi foltok azonosítói, mint random faktor szerepeltek. A fészkek körül található fák átmérőjét kevert lineáris modellel (LMM, Gauss hibatarag, maximum likelihood illesztés, $n = 285$) hasonlítottuk össze a foltok között. A modellben a fák átmérője, mint függő változó, a mintavételi foltok azonosítói (ID), mint magyarázó változó, a fészkek azonosítói pedig, mint random faktor szerepelt.

A környezet hatását a fészektérfogatokra foltonként is megvizsgáltuk általánosított lineáris modellekkel (GLM, Gauss hibatarag, maximum likelihood illesztés). A modellekben a fészektérfogat, mint függő változó, a fészkek körüli fák átmérője, a fák egymástól mért távolsága és a kettő közötti interakció, mint magyarázó változók szerepeltek.

A fészkek közötti távolságok meghatározását, valamint adataink és egyes eredményeink vizuális megjelenítését a QGIS 2.1.8 segítségével végeztük (QGIS Development Team 2016). A vektor fájlt a fészkek GPS koordinátái alapján hoztuk létre, majd ennek segítségével megalkottuk a mintavételi foltok sűrűségi térképét. A fészektérfogatok vektor fájlhoz adásával és a fokozatos átmenet hozzáadásával (7 fészektérfogat kategória meghatározása: 1: 0–100 dm³; 2: 100–200 dm³; 3: 200–500 dm³; 4: 500–750 dm³; 5: 750–1000 dm³; 6: 1000–1500 dm³; 7: 1500–5000 dm³) létrehoztuk a foltok fészektérképeit. A Legközelebbi szomszéd analitikai eszköz segítségével kiszámítottuk a mintavételi foltok legközelebbi szomszéd indexét és Z-értékét (Clark és Evans 1954).

3.4.2. A vöröshangya kolóniák környezetükre gyakorolt hatásai

3. Vizsgálat: A vöröshangyák hatása az erdők szűfertőzöttségére nagyleptékű környezeti tényezők mentén

Ebben a vizsgálati elrendezésben is megvizsgáltuk a földrajzi szélességi és a tengerszint feletti magassági gradiens, valamint az erdőfoltok korának hatását a farontó bogár és gombafertőzöttség mértékére. Az egyes elemzésekhez kevert lineáris modelleket használtunk (LMM, negatív binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés, $n = 12$). A modellekben a szű fajokkal (*Ips* spp.), cincér (Cerambycidae) és díszbogár (Buprestidae) lárvával, valamint gombával fertőzött fák aránya, mint függő változó szerepeltek, a földrajzi szélesség, a tengerszint feletti magasság és az erdő kora, mint magyarázó változók szerepeltek.

Kanonikus korrespondencia elemzést (CCA) végeztünk a fák biotikus és abiotikus sérülései, valamint a környezeti paraméterek közötti összefüggés elemzésére ($n = 31$). A modellben a különböző farontó bogár és gombafajok által érintett fák területenkénti átlagos előfordulási gyakorisága alapján létrehozott mátrix, mint függő változó szerepelt. A környezeti paraméterek, mint magyarázó változók szerepeltek: fészkek száma és mérete (fészkek térfogat), az érintett fák kerülete, az életben levő fák aránya az összes érintett fához viszonyítva, az álló érintett fák aránya az összes érintett fához viszonyítva, az érintett tűlevelű fák aránya az összes érintett fához viszonyítva. Az egyes függő és magyarázó változók közötti általános kapcsolatot, valamint a magyarázó változók hatásait a függő változóra külön-külön, permutációs tesztekkel elemeztük (Oksanen és mtsai. 2019).

Kevert lineáris modellek (LMM, Poisson hibtag, maximum likelihood illesztés, $n = 31$) segítségével vizsgáltuk a fertőzöttségi szint változását a fák státuszának függvényében. A modellekben az egyes fertőzések (szű, cincér, díszbogár, gomba), mint függő változó szerepeltek, míg az élő érintett fák aránya, valamint a fák kerülete, mint magyarázó változók szerepeltek.

Szintén kevert lineáris modellel (LMM, Poisson hibatarag, maximum likelihood illesztés, $n = 31$) vizsgáltuk, hogy a gombás fertőzések megjelenése és a bogárfajok jelenléte között van-e összefüggés ($n = 31$). A modellben a gombák által érintett fák aránya az összes érintett fához viszonyítva, mint függő változó, a bogárfajok által érintett fák aránya az összes érintett fához viszonyítva, mint magyarázó változó szerepelt.

Azt, hogy a *F. polycytena* fészkek száma hatással van-e a fertőzött fák számára általánosított kevert lineáris modellel (GLMM, binomiális hibatarag, maximum likelihood illesztés, $n = 31$) vizsgáltuk. A modellekben a fertőzött fák aránya (mindhárom bogár csoport és gombás fertőzés), mint függő változó, a *F. polycytena* fészkek száma, mint magyarázó változó, a mintavételi foltok és a területek azonosítói, mint egymásba ágyazott random faktor szerepeltek. Azt is megvizsgáltuk, hogy a *F. polycytena* fészkek száma és térfogata között van-e összefüggés, és hogy a nagyobb fészkek nagyobb hatásfokkal csökkentik-e a fertőzött fák számát. Ehhez általánosított kevert lineáris modelleket (GLMM, Poisson hibatarag, maximum likelihood illesztés, $n = 31$) használtunk, amelyekben a fészkek száma, mint függő változó, valamint a fészkek térfogata, mint magyarázó változó szerepelt. A fészektérfogat hatását a fertőzésekre szintén általánosított kevert lineáris modellekkel (GLMM, binomiális hibatarag, maximum likelihood illesztés, $n = 31$) vizsgáltuk, ahol a fertőzött fák aránya (összes bogár csoport és az egyes csoportok külön-külön is, valamint a gombás fertőzések), mint függő változók, a fészkek mérete, mint magyarázó változó szerepeltek.

Végezetül általánosított kevert lineáris modellel (GLMM, Poisson hibatarag, maximum likelihood illesztés, $n = 31$) vizsgáltuk, hogy a fészekszámnak, vagy a fészektérfogatnak van-e hatása a fertőző ágensek számára. A modellben a fák fertőzését okozó csoportok száma, mint függő változó, a fészekszám és fészekméret, mint magyarázó változók szerepeltek.

4. Vizsgálat: A vöröshangya fajok más hangyafajokra gyakorolt hatásai

A *F. rufa* és *F. polyctena* vöröshangya fajok territóriumán belül található fajonkénti fészekszámokat páros Wilcoxon teszttel hasonlítottuk össze ($n = 13$). Az alárendelt hangyafajok fészekszámai alapján kiszámoltuk a két vöröshangya faj territóriumán belüli Shannon-Wiener entrópiát is.

A két vöröshangya faj (*F. rufa* és *F. polyctena*) fészekméreteit általánosított lineáris modellel (GLM, Gauss hibtag, maximum likelihood illesztés) hasonlítottuk össze. A modellben a faj, mint magyarázó faktor szerepelt ($n = 20$). A vöröshangyák fészekméretének, a faji hovatartozásának, valamint a kettő interakciójának hatását a territóriumokon belül elforduló alárendelt fajokhoz tartozó összesített fészekszámmra általánosított lineáris modellel (GLM, Gauss hibtag, maximum likelihood illesztés; $n = 20$) elemeztük. A modellben a faj, mint magyarázó változó, míg a fészekméret és a fajnak a fészekmérettel való interakciója, mint kovariánsok szerepeltek.

A vöröshangya faj (*F. rufa* és *F. polyctena*), az adott mintavételi folt vöröshangya fészektől való távolsága és a foltok vöröshangya aktivitásának (RWA_{\pm}) hatását az alárendelt fajok fészekszámaára kevert lineáris modellekkel (LMM, Poisson hibtag, maximum likelihood illesztés, $n = 240$) vizsgáltuk. A modellben a vöröshangya faj, ezek aktivitása (RWA_{\pm}), a fészektől mért távolság, valamint a két utóbbi interakciója, mint magyarázó változók, valamint a vöröshangya fészek azonosítója (ID), mint random faktor szerepelt ($n = 240$). Külön modellt építettünk az eltérő függő változók esetében, mint az összes alárendelt faj, a *Myrmica* fajokhoz tartozó, a *Myrmica* fajokon kívül előforduló más fajok (továbbiakban más fajok), és a két leggyakrabban előforduló *Myrmica* faj (*M. rubra* és *M. ruginodis*) fészekszáma a különböző mintavételi foltokban.

A vöröshangya fészkektől mért távolság és a földrajzi irányok (D, Ny, É, K) hatását az alárendelt fajok összesített fészekszámaira χ^2 teszttel vizsgáltuk. Az egyes távolságok és irányok fészekszámai összeadva kerültek elemzésre.

A statisztikai elemzéseket R statisztikai környezetben végeztük (R Core Team 2019). A változóinkat szükség esetén log-transzformáltuk, hogy az elemzéshez szükséges feltételek (normalitás és a varianciák homogenitása) teljesüljenek. A Poisson hibatagú modelljeink túlszóródása (overdispersion) esetében negatív binomiális hibatagot használtunk (lásd Lindén és Mäntyniemi 2011). A kevert és általánosított kevert lineáris modelleket az *lme4* csomag *lmer* és *glmer* függvényével építettük (Bates és mtsai. 2015). Ezen modellek esetében az automatizált modellszelekció a *dredge* függvény segítségével történt (*MuMIn* csomag, Bartoń 2013). Az általánosított kevert lineáris modellekhez a *glm* függvényt, a PCA analízishez a *prcomp* függvényt, míg a χ^2 teszthez a *chisq.test* függvényt használtuk a *stats* csomagból. GLM modelljeink esetében a modellszelekció a *stepAIC* függvény segítségével történt (*MASS* csomag, Venables és Ripley 2002). A lineáris modellek eltérő faktorszintjeinek páronkénti (post-hoc) összehasonlítására az *lsmeans* (*lsmeans* csomag, Russell 2019) és az *emmeans* függvényeket (*emmeans* csomag) (Russell 2019) használtuk. A kanonikus korrespondencia-analízishez (CCA) a *cca* függvényt, míg a permutációs varianciaanalízishez (Permanova) az *adonis2* függvényt (*FactoMineR* csomag, Le et al., 2008; *vegan* csomag, Oksanen és mtsai. 2019). Eredményeink vizuális megjelenítését a *ggplot* függvény (*ggplot2* csomag, Wickham 2016) segítségével végeztük.

4. Eredmények

4.1. A környezet hatása az erdei vöröshangyákra

4.1.1. 1. Vizsgálat: Nagy- és kisléptékű környezeti tényezők hatása a vöröshangya fészkek méreteloszlására

Három országban összesen 31 mintavételi foltot vizsgáltunk meg a két gradiens (földrajzi szélességi és tengerszintfeletti magasság) mentén. A mintavételek során összesen 393 *F. polyctena* fészket találtunk. A legkevesebb fészket tartalmazó mintavételi folt Białowieża-ban (Lengyelország) volt mindössze egyetlen fészekkel, ezzel szemben a legtöbb fészket Koszalinban találtuk, összesen 79-et (3. táblázat). Az átlagos fészektérfogat a teljes vizsgálati területen $358,31 \text{ dm}^3$ ($\pm 249,1$ SE) volt. A legkisebb fészektérfogat mindössze $0,02 \text{ dm}^3$ (Kampinos Nemzeti Park, Lengyelország), míg a legnagyobbé $3506,9 \text{ dm}^3$ (Mátra-egység, Magyarország) volt.

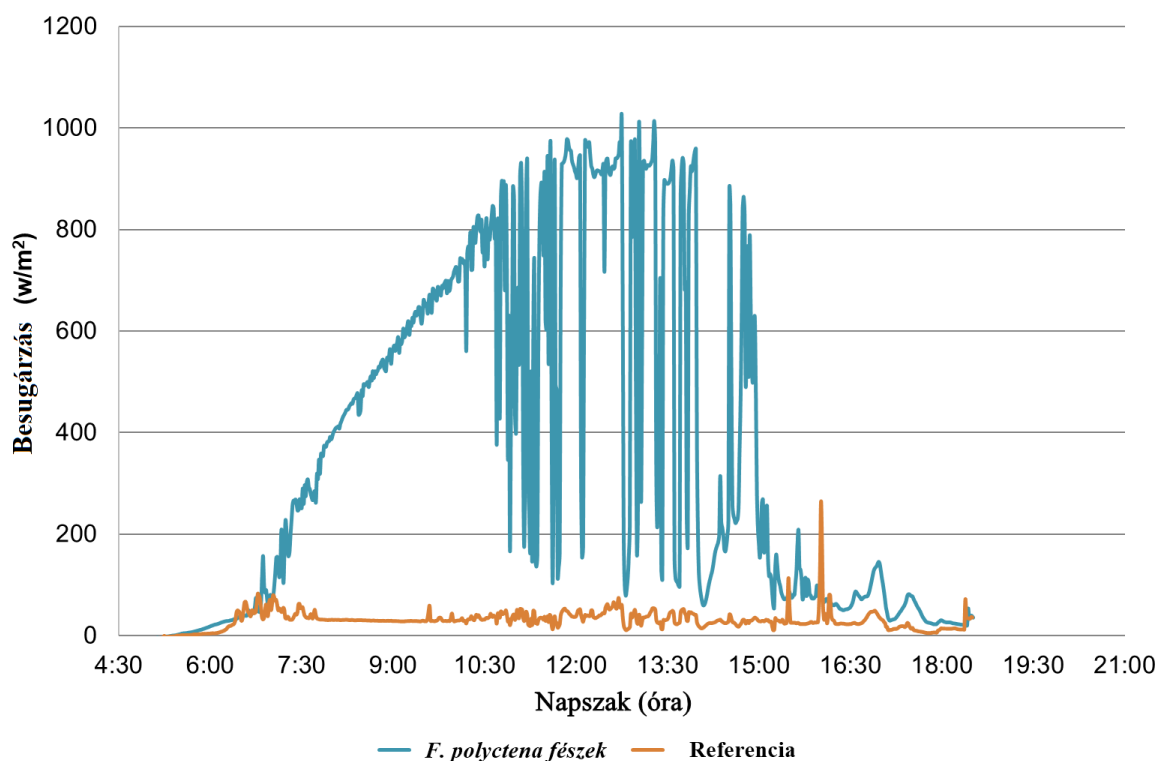
3. táblázat. Az egyes mintavételi területek fészekszáma, átlagos fészekmérete, a fészkek körül elhelyezkedő fák átlagos távolsága és átmérője Közép-Európában (Magyarország, Szlovákia, Lengyelország).

Mintavételi terület	Fészekszám	Átlagos fészektérfogat (dm^3)	Átlagos fa táv (m)	Átlagos fa átmérő (cm)
Ásotthalom	25	325,97	2,62	69,39
Kiskunság	39	80,45	2,08	51,22
Mátra	43	696,28	3,97	52,60
Bükk	52	246,92	3,42	47,85
Fátra	11	346,31	4,63	40,44
Tátra	28	231,34	1,66	32,95
Pieniny	13	486,55	1,60	48,80
Gorce	18	550,50	1,47	46,85
Świętokrzyska	63	279,37	3,16	91,85
Kampinos	27	722,28	11,98	56,02
Białowieża	13	908,17	4,04	57,69
Koszalin	79	268,74	3,24	72,81

Észak felé haladva a földrajzi szélesség növekedésével párhuzamosan csökkent a hőmérséklet és a besugárzás mennyisége (1. táblázat). A tengerszint feletti magasság növekedésével szintén

megfigyelhető volt a hőmérséklet csökkenése, ugyanakkor a csapadék mennyisége nőtt (1. táblázat). A statisztikai analízis kimutatta, hogy a földrajzi szélesség szignifikáns hatást gyakorol a fészekméretre (LMM $t = 2,18$; $p = 0,03$), míg ezzel szemben a tengerszint feletti magasságnak és az erdők korának nem volt hatása ($t < 0,77$; NS).

A felvett háttérváltozók közül a besugárzás (Pearson $r = -0,88$; $t = -10,28$; $p < 0,001$) és a hőmérséklet ($r = -0,41$; $t = -2,42$; $p < 0,05$) szignifikánsan korrelált a földrajzi szélesség változásával. A besugárzás fontos hatását a fészkek elhelyezkedésére a Bükk-hegységben végzett egész nappalos műszeres besugárzás mérés is alátámasztotta, ugyanis a fészkek körül jóval magasabb besugárzási értékeket kaptunk a referencia területhez képest (6. ábra).



6. ábra. A *F. polyctena* fészkeket érő nappali (5:00-19:00) besugárzás értékek (kék vonal) a párosított ellentétes árnyékoltsági viszonyokkal rendelkező referencia mérésekkel (sárga vonal) a Bükk-hegységben.

Ezzel szemben a többi változó, mint a fészkek körüli fák távolsága és átmérője, valamint az átlagos csapadékmennyiség nem korrelált a földrajzi szélesség változásával ($r < 0,3$; $t < 1,72$; NS).

A háttérváltozókon (besugárzás, hőmérséklet, csapadékmennyiség, legközelebbi fák távolsága és átmérője) elvégzett PCA elemzés kimutatta, hogy az első tengely az adatok varianciájának 48,25%-át, a második 29,37%-át, míg a harmadik 13,15%-át magyarázta (4. táblázat, 7. ábra).

A három PCA tengely közül a második volt szignifikáns hatással a fészekméretre (LMM $t = -3,26$; $p < 0,01$; 4. táblázat).

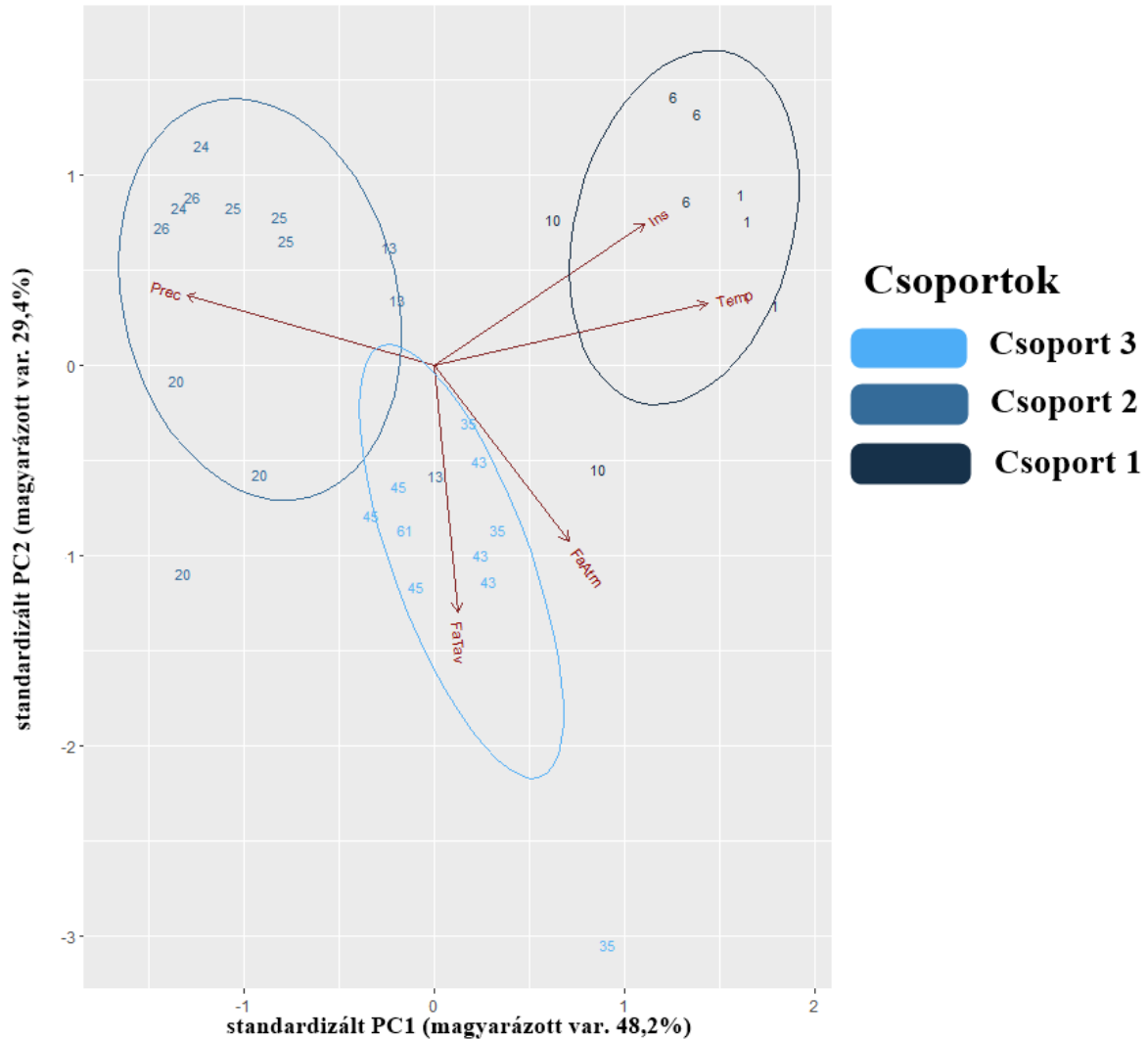
4. táblázat. Az egyes háttérváltozók százalékos eloszlása az első három PCA tengelyen.

Háttérváltozók	PC1	PC2	PC3
Fák távolsága	5,2%	-71%	54,87%
Fák átmérője	30,11%	-50,69%	-76,3%
Hőmérséklet	61,24%	19,9%	-6,58%
Csapadék	-55,56%	20,2%	-28,44%
Besugárzás	47,19%	40,72%	17,69%

A PCA elemzés a mintavételi területeket három csoportba sorolta (7. ábra). Az első csoportba a magyarországi alföldi régió mintavételi területei (Ásotthalom, Kiskunság), ideértve a Kárpátok alacsonyabb előhegységét (Mátra), a másodikba a hegyi régió mintavételi területei (Bükk-, Fáttra-, Tátra- és Pieniny-hegységek), míg a harmadikba a lengyelországi alföldi régió mintavételi területei (Świętokrzyska, Kampinos, Białowieża és Koszalin), ideértve a Kárpátok északi alacsonyabb előhegységét (Gorce Hegység), kerültek (7. ábra). A statisztikai elemzés alapján az első csoport átlagos fészektérfogatai szignifikánsan kisebbek, mint a harmadik csoporté (LMM $t = -2,3$; $p = 0,02$; 7. ábra). A második csoport fészektérfogatai nem különböztek szignifikánsan a másik kettőtől (GLM $t < 1,43$; NS; 7. ábra).

Érdekesség, hogy a vizsgálódásaink során megfigyeltük, hogy a legtöbb nagyobb fészket parazitálta a *F. nitidulus*. Továbbá két Koszalin (Lengyelország) körüli *F. polycytena* fészekben

megtaláltuk a *Leptothorax muscorum*-ot is, mely a szakirodalomban még nem volt leírva vöröshangya fészkekből. A fészkeket ~3 cm átmérőjű ágakban találtuk a *F. polyctena* fészkek felső részében, közel a felszínhez.



7. ábra. A PCA analízis vizuális reprezentációja a háttérváltozókon alapuló csoportokkal. Csoport 1: Ásotthalom, Kiskunság, Mátra. Csoport 2: Bükk-, Fátra-, Tátra- és Pieniny-hegység. Csoport 3: Gorce-hegység, Świętokrzyska, Kampinos, Białowieza, Koszalin. Prec = átlagos éves csapadékmennyiség, Ins = átlagos éves besugárzás, Temp = átlagos éves hőmérséklet, FaTáv = legközelebbi fák távolsága, FaÁtm = legközelebbi fák átmérője.

4.1.2. 2. Vizsgálat: Túlevelű fajok hiányának hatása az erdei vöröshangyákra

A túlevelű fajok hiányának hatásait a *F. polyctena* többfészkes rendszerein vizsgáltuk. A vizsgálati területen belül található fészkek paramétereit az 5. táblázat foglalja össze. Munkánk során 590 keresőútvonalat térképeztünk fel átlagosan 16 m-es hosszúsággal (Függelék 4.

táblázat). A fészekméretek 7,9 – 3506 dm³ között változtak a teljes mintavételi területen, viszont mind a két szélsőértékkel (legkisebb és legnagyobb) rendelkező fészek a Cc foltban volt megtalálható (5. táblázat, 8. ábra). A vizsgálati területen belül a fészektérfogatok csökkenő tendenciát mutattak az egyes vizsgálati évek (2017-2018) között (Wilcoxon coeff = 874; p = 0,05). Foltanként vizsgálva azonban csak a Cc folt esetében figyeltünk meg évek közötti fészektérfogat csökkenést (Wilcoxon coeff = 161; p = 0,05).

5. táblázat. A Mátra vizsgálati területek fészekszámai és a fészkek méretbeli jellegzetességei.

Vizsgált paraméterek	Ma1	Cc	Qu	Vizsgálati terület
Fészekszáмок	22	41	27	90
Élő fészekszáмок	12	32	24	68
Min. fészekméret 2017	250 dm ³	7,9 dm ³	82 dm ³	7,9 dm ³
Max. fészekméret 2017	2812 dm ³	3506 dm ³	288 dm ³	3506 dm ³
Átlagos fészekméret 2017	895 dm ³	638 dm ³	167 dm ³	542 dm ³
Átlagos fészekméret 2018	562 dm ³	538 dm ³	163 dm ³	440 dm ³

A legnagyobb fészekdenzitást a Cc (21,3 fészek/ha), míg a legalacsonyabbat az Ma1 (8 fészek/ha) foltban találtuk. A Qu foltban (16 fészek/ha) egy átmeneti fészekdenzitás volt megfigyelhető. A fészkek egymáshoz viszonyított távolságának a legközelebbi szomszéd módszerrel való elemzése minden foltban véletlenszerű elrendeződést mutatott (Ma1: NNI = 1,03; z = 0,16; Cc: NNI = 0,89; z = -1,18; Qu: NNI = 0,96; z = -0,31; 8. ábra).

A kolóniánkénti átlagos keresőútvonal hossza pozitívan hatott a keresőútvonalak száma (LMM t = 7,65; p < 0,001), a fészektérfogatnak viszont nem volt szignifikáns hatása sem a keresőútvonalak számára (t = 0,41; NS), sem azok hosszára (t = 1,76; NS). A fészek körüli fákon levő levéltetveket látogató hangyák jelenlétét szignifikánsan pozitívan befolyásolta a fészek körüli fák kerülete (GLMM z = 5,64; p < 0,01; Függelék 5. táblázat), a fák távolságának ezzel szemben negatív hatása volt (z = -3,93; p < 0,01). A nagyobb kerületű fáktól a hangyafészkek szignifikánsan távolabb helyezkedtek el (LMM t = 3,62; p < 0,001; Függelék 5.

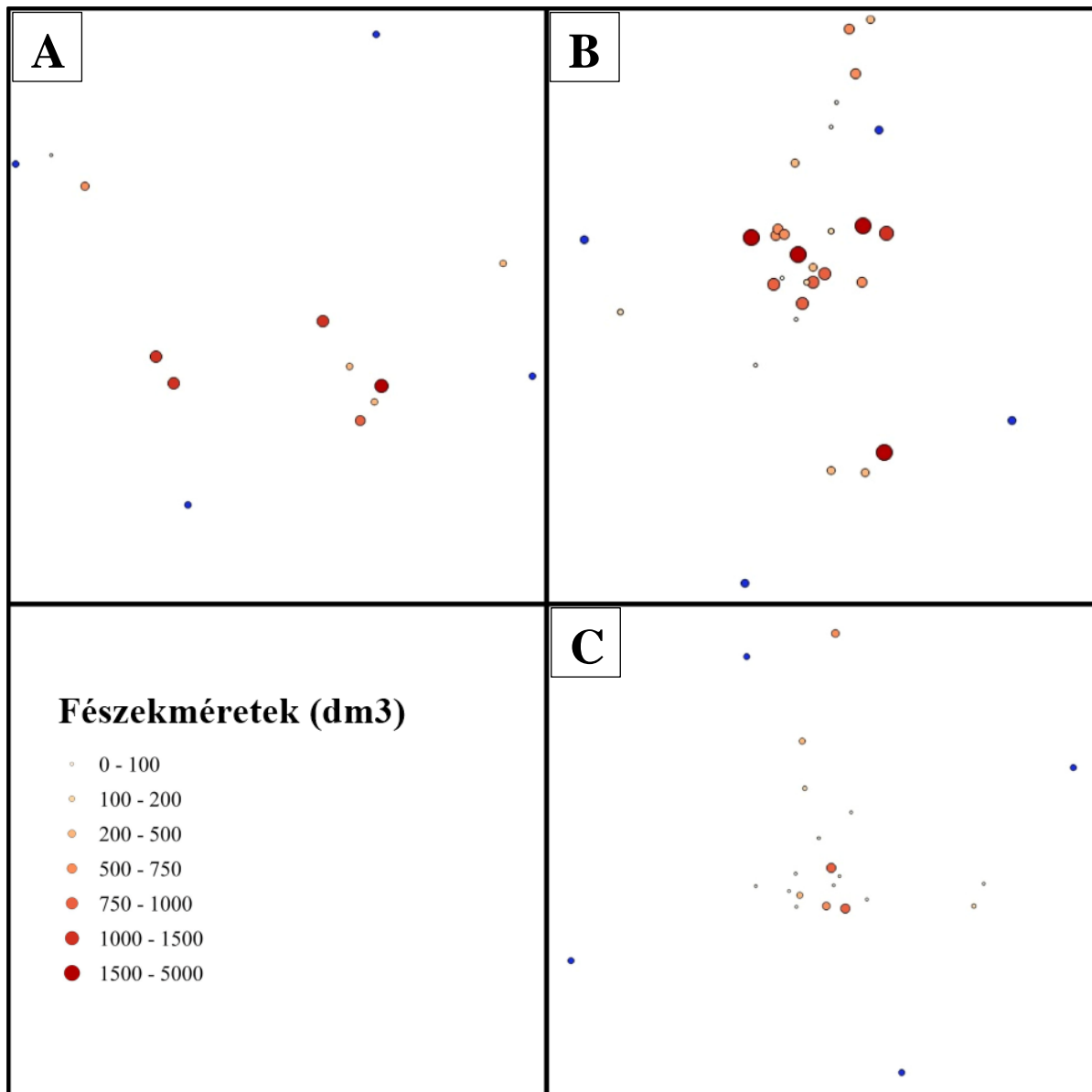
táblázat). Az egyes foltok vöröshangya fészkek-denzitásai a Függelék 1. ábráján vannak feltüntetve.

Az Ma1 foltban a fészkek közötti átlagos távolság 82,46 m volt. Az Ma1 folt fészkei szignifikánsan messzebb helyezkedtek el egymástól, mint a Qu folt fészkei (LMM $z = 3,38$; $p < 0,01$). Ebben a foltban figyeltük meg a keresőútvonal hosszok legnagyobb varianciáját, ugyanis a legrövidebb (0,62 m) és a leghosszabb (164 m) keresőútvonal is ebben a foltban volt (Függelék 4. táblázat). A foltban a keresőútvonalak hossza és száma között pozitív kapcsolatot találunk (GLM $t = 6,24$; $p < 0,01$). A fészkek körüli fák kerülete és távolsága sem volt hatással az Ma1 fészke méreteire ($t < 1,24$; NS; Függelék 5. táblázat).

A Cc foltban a fészke méretek marginálisan kisebbek voltak, mint az Ma1 foltban (GLMM $t = -2,11$; $p = 0,059$), ezzel szemben nem volt szignifikáns különbség a Cc és a Qu foltok fészke méretei között ($t = -1,77$; $p > 0,05$). A fészkek közötti átlagos távolság 69 m volt. Ebben a foltban mértük a legkisebb és legnagyobb fészkek közötti távolságot (2,81 és 210,75 m). A folt fészkei szignifikánsan messzebb helyezkedtek el egymástól, mint a Qu folt fészkei (LMM $z = 3,98$; $p < 0,01$). A foltban mért átlagos keresőútvonal hossz 12 m volt, és ez bizonyult a legrövidebb átlagos hosszúnak a vizsgálati foltok közül (Függelék 4. táblázat). A foltban pozitív korrelációt találtunk a keresőútvonalak hossza és azok száma között (GLM $t = 7,93$; $p < 0,001$). A fészkek körüli fák marginálisan kisebbek voltak, mint az Ma1 folt fészkek körüli fái ($t = 2,39$; $p = 0,06$; Függelék 5. táblázat). Sem a fészkek körüli fák kerülete, sem a fészkek körüli fák távolsága nem volt hatással a fészke méretre ($t < 0,71$; NS).

A Qu foltban a fészkek szignifikánsan kisebbek voltak, mint az Ma1 foltban ($t = -3,39$; $p < 0,05$). A foltban a fészkek közötti átlagos távolság 46,47 m volt. Ebben a foltban találtuk a legkevesebb keresőútvonalat (124 db, Függelék 4. táblázat), melyek hossza szignifikánsan rövidebb volt, mint a Cc foltban ($t = -2,91$; $p = 0,01$). Ebben a foltban is pozitív kapcsolat mutatkozott a keresőútvonalak hossza és azok száma között ($t = 4,71$; $p < 0,001$). A foltban

található fészkek körüli fák kerülete szignifikánsan nagyobb volt, mint a másik két foltban ($t > 7,05$; $p < 0,001$; Függelék 5. táblázat). Qu foltban mind a fészkek körüli fák kerülete ($t = 2,93$; $p = 0,01$), mind a fészkek körüli fák távolsága ($t = 2,8$; $p < 0,05$; Függelék 5. táblázat) pozitív hatást gyakorolt a fészekméretre. A fent említett két változó interakciója is pozitívan hatott a fészekméretre ($t = -2,69$; $p < 0,05$).



8. ábra. A Mátra vizsgálati terület fészekméretei: A) referencia folt (Ma1); B) tarvágott folt (Cc); C) tölgyes folt (Qu). A kék pöttyök a mintavételi foltok széleit jelölik.

4.2. A vöröshangya kolóniák környezetükre gyakorolt hatásai

4.2.1. 3. Vizsgálat: A vöröshangyák hatása az erdők szűfertőzöttségére nagyléptékű környezeti tényezők mentén

A vizsgálat során összesen 3693 valamilyen módon érintett fa felmérését végeztük el. Ezen fák 74,9%-át valamilyen bogárfaj [szú (*Ips*), cincér (*Cerambycidae*), díszbogár (*Buprestidae*)] vagy annak lárvája károsította, melyek közül a leggyakrabban a szűfajok (*Ips* spp.) negatív hatása (51,3%) volt megfigyelhető.

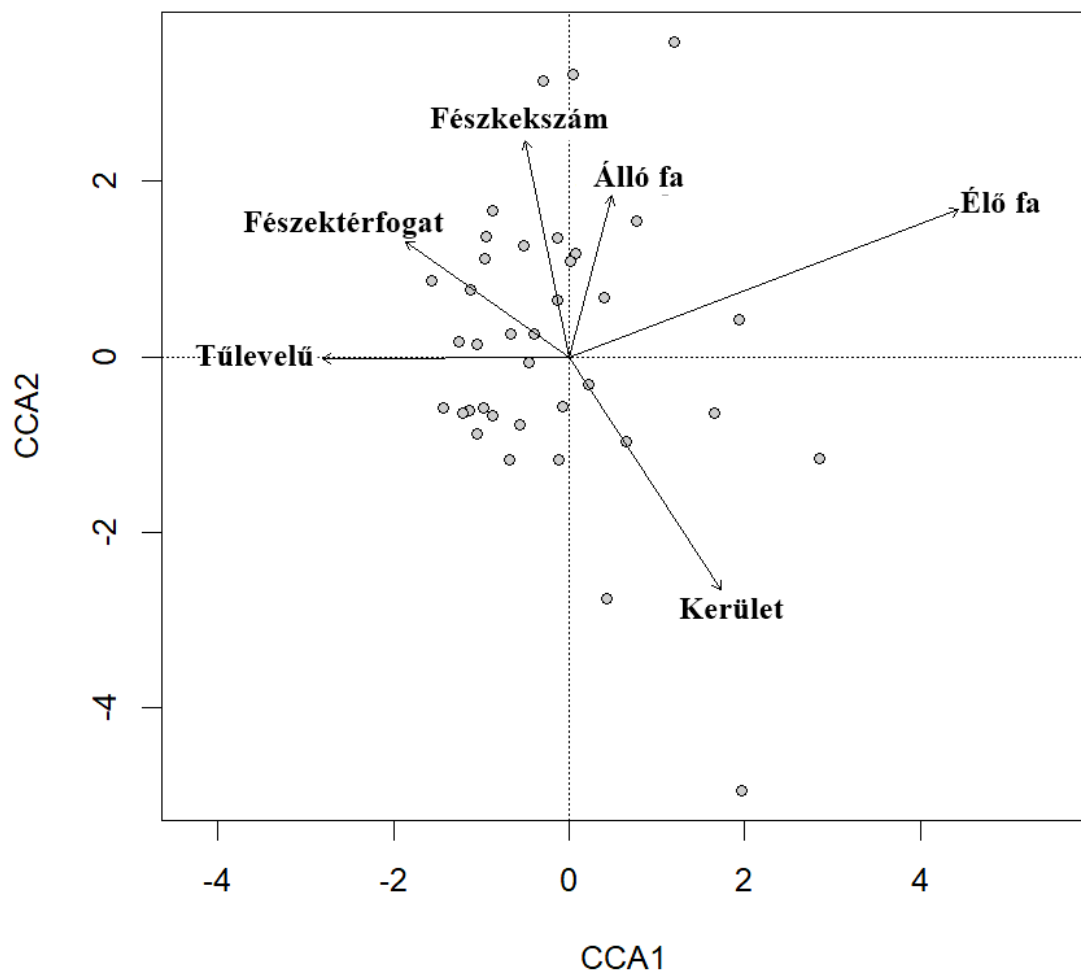
A statisztikai elemzés nem mutatott ki összefüggést a szűfajok (*Ips* spp.) által érintett fák, valamint a földrajzi szélesség, a tengerszint feletti magasság és az erdő kora között. Ehhez hasonlóan nem volt megfigyelhető összefüggés a másik két farontó bogárcsoport és a gombás fertőzések esetében sem (GLMM $z < 0,46$; NS)

A kanonikus korrespondencia analízis (CCA) szignifikáns összefüggést mutatott ki a különböző farontó bogárfajok (vagy lárváik) és gombás fertőzések által érintett fák mintavételi területenkénti átlagos előfordulási gyakorisága és a mért független változók között (vöröshangya fészkek gyakorisága és térfogata, tülevelű, élő és álló fák, valamint a fák kerülete; CCA $F = 2,28$; $p = 0,001$; 9. ábra). Az első három CCA tengely a variancia 82,56%-át magyarázta. Ebből az első tengely 41,6%-ot, a második tengely 26,9%-ot, míg a harmadik 14%-ot magyarázott. A fészkek száma ($F = 4,12$; $p < 0,01$), az élő érintett fák aránya ($F = 2,59$; $p < 0,05$) és az érintett fák kerülete ($F = 2,96$; $p < 0,05$) szignifikáns összefüggést mutatott a különböző farontó bogárfajok által érintett fák átlagos előfordulási gyakoriságával. A *F. polyctena* fészkek térfogata, a tülevelű fák és az álló érintett fák gyakorisága nem volt szignifikáns hatással a fákat károsító bogárcsoportokra és gombákra (GLMM $z = 0,92$; NS).

A szű bogarak (*Ips* spp.) által fertőzött fák száma pozitív összefüggést mutatott az élő fák arányával (GLMM, $z = -4,98$; $p < 0,001$) és a fák kerületével ($z = 2,87$; $p < 0,01$). A cincérek (*Cerambycidae*; fa szám, $z = 4,09$; $p < 0,001$; kerület $z = -2,16$; $p < 0,05$) és a díszbogarak

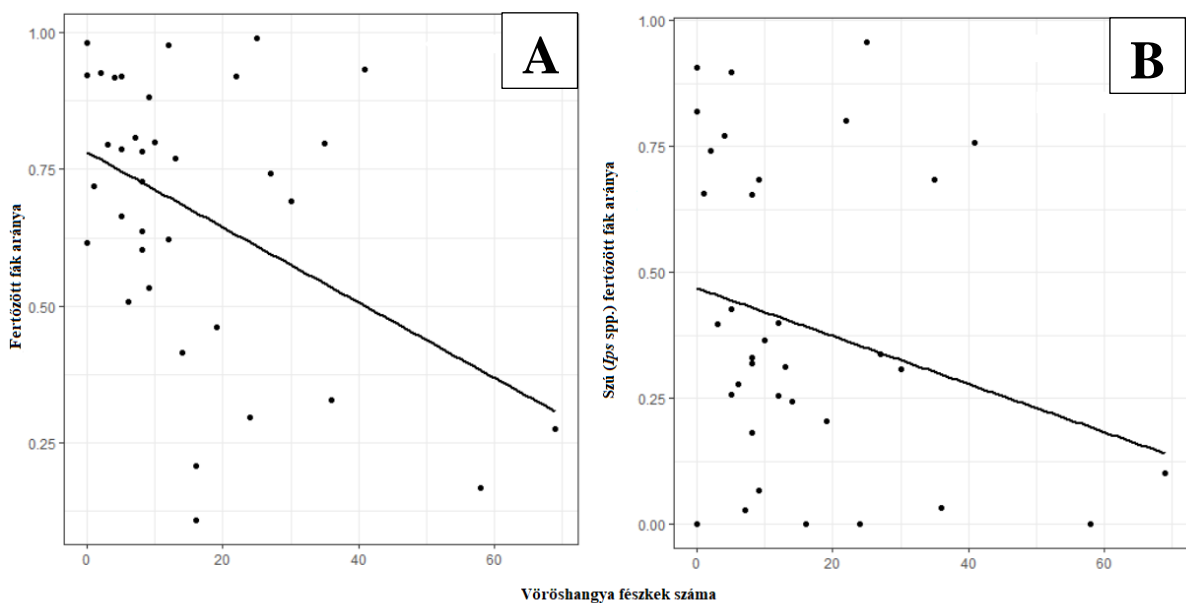
(Buprestidae; fa szám, $z = 6,65$; $p < 0,001$; kerület $z = -3,71$; $p < 0,001$) esetében is hasonló összefüggés volt megfigyelhető, ellenben a gombás fertőzések esetében nem találtunk szignifikáns összefüggést ($z < 1,25$; NS).

A farontó gombákkal fertőzött és a bogarak által érintett fák száma között nem volt szignifikáns összefüggés ($z = 0,52$; NS). A gombás fertőzések által érintett fák számára a földrajzi szélesség és a tengerszint feletti magasság nem volt szignifikáns hatással ($z = -0,24$; NS), ahogy az erdők kora sem ($z = 0,33$; NS). A földrajzi szélesség és a tengerszint feletti magasság a bogárcsaládok számát sem befolyásolta jelentősen ($Z < -0,27$; NS).



9. ábra. A Kanonikus korrespondencia analízis (CCA) vizuális megjelenítése: a különböző bogárfajok által érintett fák területenkénti átlagos előfordulási gyakorisága a háttérváltozók függvényében az első két CCA tengely mentén.

A *F. polyctena* fészkek számának növekedése szignifikánsan csökkentette a fertőzött fák számát a vizsgálati területen ($z = -3,83$; $p < 0,001$; 10A. ábra). Emellett a szú fajok (*Ips* spp.) által érintett fák gyakorisága is jelentős csökkenést mutatott a *F. polyctena* fészkek gyakoriságának növekedésével ($z = -4,01$; $p < 0,001$; 10B. ábra). Ugyanakkor a másik két bogárcsalád esetében nem találtunk szignifikáns összefüggést (cincérek: $z = -1,14$; NS; díszbogarak: $z = -0,135$; NS). A *F. polyctena* fészkek gyakorisága nem befolyásolta jelentősen a fákat károsító bogárcsaládok számát sem ($z = -0,91$; NS), ellenben a gombával fertőzött fák gyakorisága marginális csökkenést mutatott a *F. polyctena* fészkek gyakoriságának növekedésével ($z = -1,91$; $p = 0,056$).



10. ábra. A bogár (cincér, díszbogár, szú) és gombafajok (A), valamint csak a szú fajok (*Ips* spp.) által érintett fák (B) arányának korrelációja a vöröshangya fészkek gyakoriságával.

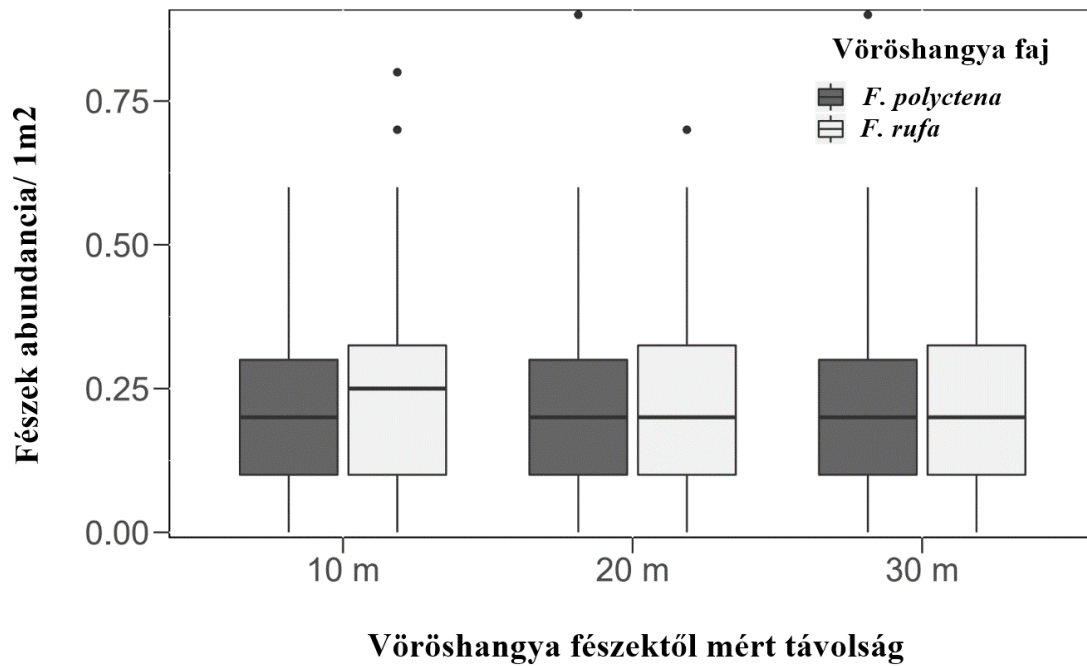
A fészektérfogot nem befolyásolta a bogarak ($z = -1,84$; NS) és gombás fertőzések ($z = 0,82$; NS) által érintett fák arányát. Hasonló módon a vöröshangyák fészektérfogata nem befolyásolta a fák szú (*Ips* spp.) ($z = 0,63$; NS), cincér ($z = -1,2$; NS) és díszbogár ($z = -1,4$; NS), valamint a gombák ($z = 0,82$; NS) által érintett fák arányát sem.

A fákat érintő farontó csoportok számát sem a *F. polyctena* fészkek száma ($z = 0,39$; NS), sem pedig azok térfogata ($z = 0,29$; NS) nem befolyásolta jelentősen.

4.2.2. 4. Vizsgálat: A vöröshangya fajok más hangyafajokra gyakorolt hatásai

A *F. rufa* a Białowieża-erdőben egyfészkes, a *F. polyctena* ezzel szemben többfészkes kolóniákat alkot. A vizsgált *F. rufa* átlagos fészektérfogata 418 dm^3 , míg a *F. polyctena* átlagos fészektérfogata 1485 dm^3 volt. A 240 megvizsgált, a két vöröshangya faj territóriumán belül található mintavételi foltban 13 alárendelt faj 554 db fészket találtunk meg (6. táblázat). A *F. polyctena* territóriumain belül található fészkek 90,48%-a, míg a *F. rufa* territóriumain belül található fészkek 90,4%-a két *Myrmica* fajhoz tartozott (*M. rubra* és *M. ruginodis*, 6. táblázat). Ezeket túl 53 (9,56%; ebből 24 a *F. polyctena* és 29 a *F. rufa* territóriumán) fészkek tartozott csak más hangyafajokhoz (6. táblázat). Ugyanakkor nem volt szignifikáns különbség a két vöröshangya faj territóriumán belül található fajonkénti fészekszámban (páros Wilcoxon $V = 31$; $p = 0,32$). Ehhez hasonlóan az alárendelt hangyafajonkénti fészekszám alapján számított, a két vöröshangyafaj territóriumára jellemző Shannon-Wiener entrópia sem mutatott különbséget (*F. polyctena* $H = 0,96$; *F. rufa* $H = 0,96$). Az alárendelt fajok és a fészkek száma is kiegyenlített eloszlást mutatott a vöröshangya fészkektől mért eltérő távolságokon (6. táblázat). Minden távolság kategóriában lehetett találni olyan mintavételi foltot, amely a legmagasabb fészekszámmal (9 fészkek/folt) és fajszámmal rendelkezett (4 faj/folt).

A *F. rufa* esetében az alárendelt fajok fészkeinek átlagos gyakorisága csak kis mértékben tért el az alacsonyabb (RWA- $0,274/\text{m}^2$) és a magasabb (RWA+ $0,234/\text{m}^2$) vöröshangya aktivitással rendelkező foltok között a *F. polyctena*-val (RWA- $0,264/\text{m}^2$; RWA+ $0,197/\text{m}^2$; 11. ábra) szemben. Ugyanakkor mindkét faj esetében valamivel magasabb volt az alárendelt fajok fészkek abundanciája az alacsonyabb vöröshangya aktivitású foltokban (RWA-, 11. ábra).



11. ábra. A mintavételi foltokban talált alárendelt fajok fészkeinek abundanciája a *F. polycтена* (sötét szürke) és *F. rufa* (világos szürke) territóriumában.

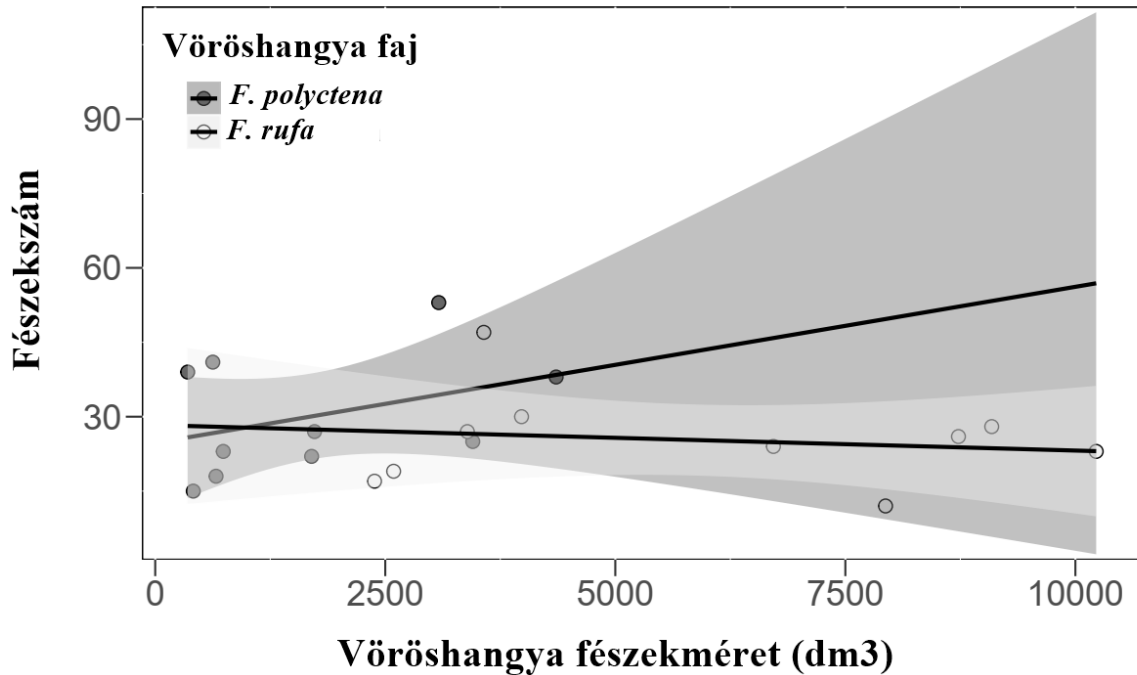
Az encounter fajok közé tartozó *Lasius* nemzetség fajai (a *L. flavus* kivételével) a *F. polycтена* területén a fészkek 4,37%-át, a *F. rufa* területén a fészkek 5,63%-át tették ki (6. táblázat). A nemzetség legnépesebb fajának, a *L. platythorax*-nak, a fészkei egyenletes eloszlást mutattak a távolság függvényében (6. táblázat). A *Camponotus herculeanus* egyetlen fészke volt csak jelen egy *F. rufa* fészektől 10 m-es távolságban levő mintavételi foltban (6. táblázat). Emellett egy, a mintavételi foltokon kívül eső fészkek néhány dolgozója feltűnt egy *F. rufa* fészektől 20 és 30 m-re levő mintavételi foltban is.

A *Formica* nemzetség más fajai közül csak a szubmisszív *F. fusca* két fészket sikerült megtalálnunk egy *F. polycтена* fészektől 30 m-re levő mintavételi foltban (6. táblázat). Kereső dolgozói viszont felbukkantak 10 m-en egy *F. rufa* és 20 m-en egy *F. polycтена* territóriumán belül egy-egy mintavételi foltban.

6. táblázat. Az erdei vöröshangya kolóniák területén előforduló más hangyafajok fészekszáma a Białowieża-erdőben.

Faj	10 m	20 m	30 m	<i>F. polycтена</i>	<i>F. rufa</i>	Összes
<i>Camponotus herculeanus</i>	1	-	-	-	1	1
<i>Formica fusca</i>	-	-	2	2	0	2
<i>Lasius brunneus</i>	-	1	-	0	1	1
<i>Lasius flavus</i>	-	-	1	0	1	1
<i>Lasius niger</i>	2	0	1	0	3	3
<i>Lasius platythorax</i>	6	6	12	11	13	24
<i>Myrmica lobicornis</i>	-	1	-	1	0	1
<i>Myrmica lonae</i>	1	1	6	5	3	8
<i>Myrmica rubra</i>	39	32	45	59	57	116
<i>Myrmica ruginodis</i>	132	134	119	169	216	385
<i>Stenamma debile</i>	4	1	2	6	1	7
<i>Temnothorax corticalis</i>	-	1	-	0	1	1
<i>Temnothorax crassispinus</i>	1	3	-	1	3	4
Teljes fészekszám	186	180	188	254	300	554
Teljes fajsám	8	9	8	8	12	13

A vizsgált *F. polycтена* fészkek ($1465,45 \pm 747,28$; átlag \pm SD) szignifikánsabban nagyobbak voltak, mint a *F. rufa* ($427,79 \pm 359,95$; átlag \pm SD) fészkei (GLM $z = 4,3$; $p < 0,001$). Ugyanakkor sem a vöröshangya faj ($z = -1,35$; NS), sem annak fészekmérete ($z = 1,25$; NS), sem pedig a kettő közötti interakció ($z = -1,27$; NS) nem gyakorolt szignifikáns hatást a territóriumokon belül megjelenő alárendelt hangyafajok fészkeinek a számára (12. ábra).



12. ábra. A vöröshangya fészkek térfogatának a hatása az alárendelt hangyafajok összesített fészeksámára a *F. polyctena* (sötét szürke) és a *F. rufa* (világos szürke) territóriumain belül.

A *F. polyctena* territóriumán belül 25 (20,83%), míg a *F. rufa* territóriumán belül 50 (41,55%) alacsony vöröshangya aktivitású foltot találtunk (RWA-), mely 46-al több idegen fészkek megjelenését jelentette a *F. rufa* territóriumain belül (6. táblázat, Függelék 6. táblázat). A legjobb modellek magyarázó változói alapján elmondható, hogy a vöröshangya aktivitás (RWA±) negatívan befolyásolta a foltban található alárendelt hangyafajok, valamint marginálisan befolyásolta a *Myrmica* fajok fészeksámát (7. táblázat). Hasonló mintázat volt megfigyelhető a *M. rubra* fészkek száma esetében is, ugyanakkor a *M. ruginodis* fészeksámára nem hatott negatívan a vöröshangya aktivitás, ahogy más hangyafajokéra sem (7. táblázat). Ez utóbbi esetben a vöröshangya aktivitás negatív hatása a vöröshangya fészkektől 20 m-re eső foltokban volt kimutatható ($z = -3,08$; $p = 0,002$). Továbbá az aktív (RWA+) foltokban a fészkek száma jelentősen magasabb volt a 30 m-re, mint a 20 m-re levő mintavételi foltokban (7. táblázat). A más fajokhoz tartozó fészeksámra a vöröshangya aktivitásnak és a fészkeiktől való távolságnak sem volt szignifikáns hatása (7. táblázat). Hasonlóan nem volt hatása az eltérő

vöröshangya fajoknak (*F. rufa* és *F. polyctena*) a *M. ruginodis* foltonkénti fészekszáma sem (6. táblázat).

A vöröshangya territóriumokon belül található összes alárendelt hangyafajhoz tartozó fészek figyelembevételkor sem a távolságnak, sem a transzektek irányának nem volt szignifikáns hatása ($\text{Chi}^2 < 7,07$; NS).

7. táblázat. A különböző változók hatása a vöröshangya fészkek (*F. rufa* és *F. polyctena*) körüli megfigyelési területek más hangyafajokhoz tartozó fészekszáma. A táblázatban csak a legjobb modellek magyarázó változói szerepelnek. A szignifikáns különbségeket félkövér *P* értékkel jelöltük.

Modell - Fészekszámok	Változók	z	P
Összes alárendelt faj	RWA– vs. RWA+	-2,24	0,025
Myrmica fajok	RWA– vs. RWA+	-1,93	0,054
	RWA–: 10 m vs. 20 m	0,6	0,818
	RWA–: 10 m vs. 30 m	-0,98	0,593
	RWA–: 20 m vs. 30 m	-2,16	0,078
Myrmica fajokon kívül előforduló más fajok	RWA+: 10 m vs. 20 m	-2,08	0,094
	RWA+: 10 m vs. 30 m	1,54	0,272
	RWA+: 20 m vs. 30 m	2,71	0,018
	10 m: RWA– vs. RWA+	-0,97	0,332
	20 m: RWA– vs. RWA+	-3,08	0,002
	30 m: RWA– vs. RWA+	1,34	0,179
<i>M. rubra</i>	RWA– vs. RWA+	-2,64	0,008
<i>M. ruginodis</i>	FORU vs. FOPO	1,18	0,238

5. Diszkusszió

5.1. A környezet hatása az erdei vöröshangyákra

5.1.1. 1. Vizsgálat: Nagy- és kisléptékű környezeti tényezők hatása a vöröshangya fészkek méreteloszlására

Az erdei vöröshangya fajcsoport esetében ilyen átfogó nagy- és kisléptékű környezeti változók hatását kutató vizsgálat tudomásunk szerint még nem született. A kutatás során kimutattuk, hogy a *F. polyctena* fészektérfogatának változása a földrajzi szélesség mentén Közép-Európában követi a Bergmann-szabályt, ezzel szemben a tengerszint feletti magasság változása nem ennek megfelelően befolyásolta a fészektérfogatot. A fészektérfogat meghatározásában kiemelkedően fontos szerepe van olyan nagyléptékű környezeti változóknak, mint a besugárzás és a hőmérséklet, míg a kisléptékű környezeti tényezők, mint a fészkek körüli fák karakterisztikája, főként az északi régiókban voltak fontos hatással a fészektérfogat változására. Predikciónkkal összhangban a növekvő árnyékoltság (közelebbi és/vagy nagyobb méretű fák) a fészekméret növekedését eredményezték.

A Bergmann szabály szerint egy élőlény testmérete a hőmérsékletváltozással arányosan változik (Bergmann 1847). A Bergmann szabály szociális élőlényekre a szuperorganizmus elmélet segítségével vonatkoztatható. A szuperorganizmus elmélete alapján az euszociális élőlények kolóniája az organizmus, az egyes egyedek a testi sejteknek feleltethetőek meg, a fészkek pedig a testnek (Wheeler 1911; Csósz 2019; Hölldobler és Wilson 1990; Wilson és Hölldobler 2008). Ebben az esetben a Bergmann szabály tesztelhető a fészekméret változásának nyomon követésével a különböző környezeti gradiensek mentén (földrajzi szélességi gradiens, tengerszint feletti magasság). Ugyanakkor eredményeink alapján úgy tűnik, hogy a hőmérséklet helyett a legfontosabb ilyen környezeti faktor a besugárzás. Ezt megerősíti az a tény is, hogy a tengerszint feletti magasságnak nem volt szignifikáns hatása, holott a legalacsonyabb hőmérsékletek a hegyi régiókban fordultak elő. Eredményeinket összhangban vannak más

kutatásokkal is, ugyanis az északi régiókban a nagyobb kolónia méret nagyobb túlélési valószínűséget eredményez a rövidebb vegetációs időszak utáni téli hibernációs időszakban (Kaspari és Vargo 1995).

A vöröshangyák több mechanizmus együttesének köszönhetően érik el kora tavasszal a megfelelő fészekhőmérsékletet (Risch és mtsai 2016). A fészkeket általában megfelelő besugárzással rendelkező helyeken alakítják ki (pl. délies kitettséggű oldalakon; Seifert 2018; Jones és Oldroyd 2007). A dolgozókat emellett gyakran látni a fészekdombon „napozni”, majd az így felvett hőt később a fészek belsejében adják le (Seifert 2018; Risch és mtsai 2016). Harmadrészt a vöröshangya dolgozók metabolikus úton termelt hője szintén segíti a dolgozókat a fészek felmelegítésében akkor is, amikor a külső hőmérséklet még alacsony, és esetlegesen a hó sem olvadt el teljesen (Risch és mtsai 2016). A fent említett mechanizmusok közül az első kettő is a besugárzás fontosságát erősíti a hőmérséklettel szemben a fészek megfelelő hőmérsékletének kialakításban és fenntartásában. Mindazonáltal a Bergmann szabály eredeti magyarázó mechanizmusa (jobb hőmegtartás, Blackburn és mtsai. 1999) is megállja a helyét a vöröshangyák esetében, ugyanis a nagyobb fészkek előnyösebb felület/térfogat aránnyal rendelkeznek, hasonlóan az északi területeken található állatfajok nagyobb testméretű egyedeihez. Emellett a nagyobb kolóniák hatékonyabban képesek felmelegíteni a fészekbelsőt (pl. a napfürdőzéssel vagy a metabolikus hő termelésével). Végezetül, a fészek alakja is segíti a besugárzott hő felvételét, ugyanis napkollektorként működik, így az előzőekben említett mechanizmusokkal együtt lehetővé teszi a vöröshangyák előfordulását olyan élőhelyeken is, ahol a besugárzás alacsonyabb (Seifert 2018; Kadochová és Frouz 2014; Risch és mtsai 2016). Vizsgálataink eredményeként mi is megfigyeltük, hogy a besugárzás csökkent a földrajzi szélesség növekedésével, mely a vöröshangya fészkek méretének növekedéséhez vezetett. A vöröshangyák emellett aktívan képesek kiválasztani a legoptimálisabb besugárzású területeket (reggeli és délelőtti napsütés fontossága), ahogy azt a Bükk-hegységben elvégzett besugárzás

mérés is alátámasztja. Ebben az esetben azt tapasztaltuk, hogy a vöröshangyák a fészkeik elhelyezkedését a magas besugárzás értékhez igazítják a megfelelő hőháztartás kialakítása érdekében. Eredményeink összhangban vannak más kutatások eredményeivel, ahol azt találták, hogy a besugárzás (a hőmérséklet mellett) nagyban befolyásolja a vöröshangya fészkek előfordulását (Seifert 2018; Jones és Oldroyd 2007; Kilpeläinen és mtsai. 2008; Risch és mtsai 2016; Sondej és mtsai. 2018).

A lengyel alföldi területeken tapasztalható csökkent besugárzás nem csak nagyobb fészektérfogatokat eredményezett, de lehetővé tette, hogy a kisléptékű környezeti tényezők, mint pl. a fészkek körüli fák fészektől mért távolsága és mérete, fontosabb szerepet töltsenek be a fészkek elhelyezkedése szempontjából. Az itt található mintavételi területeken a csökkent besugárzás limitáló faktor a vöröshangyák számára, így a fák árnyékoló és mikroklímára gyakorolt hatása nagyobb szerepet játszik a déli régiókban tapasztaltaknál, ahol az elegendő besugárzás kompenzálja a túl közeli fák negatív hatását. Hasonló korrelációt figyeltek meg más tanulmányok is, amelyekben a besugárzás és a fészkek körüli fák fészektől mért távolságát vizsgálták (Ellis és mtsai. 2017; Sondej és mtsai. 2018).

5.1.2. 2. Vizsgálat: Tülevelű fafajok hiányának hatása az erdei vöröshangyákra

A Mátra-hegységben általunk is tanulmányozott élőhelyvesztés (mint a tarvágás vagy a tisztán lombhullató erdei körülmények) negatív hatásai a vizsgált paraméterekre (a fészekméretre és a keresési stratégiákra) összhangban vannak a predikcióinkkal. A referenciaként szolgáló vegyes erdőhöz (tülevelű-lombhullató) képest a tarvágáson átesett foltban található fészkek nagyobb méretbeli változatosságot mutattak, összességében kisebb átlagos fészekmérettel. Továbbá itt a keresőútvonalak is megrövidültek. Másrészt a lombhullató erdőben egy teljesen megváltozott fészekstruktúrát találtunk, kisebb fészekméretekkel és a leghosszabb keresőútvonalakkal a megváltozott keresési stratégiának köszönhetően.

A Mátra-hegységben többfészkes rendszereket létrehozó *F. polyctena* random fészkek elrendeződést mutatott, mely főként a vöröshangyákra jellemző fészkekhasadással történő szaporodás eredménye (Tsikas és mtsai. 2016). A legnagyobb fészkelhagyási rátát (45%) a referencia foltban találtuk, mely érték a Finnországban, 4–5 éves tarvágásokban tapasztalhatóhoz hasonlít (Sorvari és Hakkarainen 2007a,b). A mi vizsgálatunk esetében ezt a fennálló zavarási mintázatok és a nem mindenhol megfelelő besugárzás magyarázhatja (Mabelis 1994; Vepsäläinen és Wuorenrinne 1978; Frouz és Finer 2007; Chen és Robinson 2014; Skaldina és Sorvari 2017). A kis méretű fészkeknek még nagyon fontos a besugárzás mennyisége (Mabelis 1994; Frouz and Finer 2007; Chen and Robinson 2014). A foltban a fészkalapításra alkalmas besugárzású helyek főként a turista útvonalak mentén találhatóak, azonban a kis fészkek nehezebben viselik el a nagymértékű zavarást (pl. turisták taposása; Vepsäläinen és Wuorenrinne 1978; Skaldina és Sorvari 2017). Ebből kifolyólag a vöröshangyák kénytelenek a kevésbé zavart helyekre áttelepíteni az új fészkeket. Ezzel szemben a nagy és öreg kolóniák képesek fennmaradni a turistaútvonalak mellett is, valamint elviselik az árnyékos körülményeket (Mabelis 1994; Frouz és Finer 2007; Chen és Robinson 2014; Skaldina és Sorvari 2017). Az elhagyott fészkek, melyek a túlevelek lassabb degradációja miatt sokáig felismerhetőek, a nagyobb fészkek közelében voltak megtalálhatóak, feltehetően a folyamatos relokáció miatt, hogy megtalálják a megfelelő fényviszonyokat a kolónia növekedéséhez. Annak ellenére, hogy a referencia foltban volt a legkevesebb fészkek, nagy variancia mutatkozott a fészkekméretben és a keresőútvonalak hosszában is. Ennek oka, hogy a túlevelű fák jelenléte megfelelő táplálék-ellátottságot biztosított a vöröshangyáknak, és a különböző méretű és távolságú fák között lehetőség volt az optimalizálásra. Az élőhely stabilitását, és a vöröshangyák szempontjából a preferált élőhelyhez való hasonlóságát mutatja, hogy a fészkekméret sem változott jelentősen a vizsgálati évek között.

A tarvágott foltban mért 22%-os fészkelhagyási ráta ugyan alacsonyabb, mint az egyes finnországi kutatásokban mért adatok, ugyanakkor azokat 4-5 évvel a tarvágás után mérték, míg esetünkben egy év telt csak el a tarvágás óta (Sorvari és Hakkarainen 2007a,b). Ez azt jelenti, hogy a finnországi kolóniáknak elegendő reakció idejük volt a zavarás után, míg a Mátrában a fészkek áthelyeződések és az ezzel járó fészkek elhagyások még a kezdeti fázisban voltak (Sorvari és Hakkarainen 2007a,b; Rosengren és mtsai. 1979). Ugyanakkor az a tény, hogy ebben a foltban tapasztaltuk a legnagyobb fészekszámot és a legnagyobb varianciát a fészkekméretekben (mely kapcsolatban áll a kolóniák korával; Fowles 1994), mutatja, hogy a jelenség kezdeti fázisa már megfigyelhető a területen. Az idősebb és nagyobb fészkek mellett a fiatalabb, kisebb fészkek is jelen voltak. A tarvágás során valamilyen formában (bokrok közelében) túlélő nagy méretű fészkek elkezdtek kolónia sarjadzáshoz hasonló módon új fészkeket létrehozni, mely arra szolgál, hogy a kolóniák el tudjanak jutni az erdőhöz, ahol újra megfelelő élőhelyet találhatnak (Žmihorski 2010; Sorvari 2016; Sorvari és Hakkarainen 2005, 2007a,b; Rosengren és mtsai. 1979). A tarvágott területen azonban a kis fészkek csak erős besugárzásnak kitett helyekre tudtak települni, mely az alacsonyabb termoregulációs kapacitás miatt a fészkek kiszáradásához és növekvő mortalitásához vezet (Sorvari 2016). Mindemellett a kis fészkek eleve kiszolgáltatottabbak a kompetítoroknak, ragadozóknak és parazitáknak, mely tovább növeli a mortalitást a területen (Sorvari 2016). Egyes kolóniáknak ugyanakkor a még megmaradt bokrok, és/vagy fák alatt sikerült új fészket létrehozniuk. Ilyen esetekben a túlélési esély növekszik, ugyanis a fészkek közel maradhatnak a levéltetű kolóniákhoz, így csökkenthetik az éhezés mértékét (ami az egyik legnagyobb problémát jelenti a tarvágásban maradt fészkeknek; Sorvari és Hakkarainen 2005, 2007a,b; Johansson és Gibb 2012), és a növényzet árnyékában a kiszáradás veszélye sem fenyegeti őket. A területen maradt kolóniák a hátrahagyott nagyobb méretű fákat látogatták, ugyanis ezek több levéltetű kolóniát képesek eltartani és elősegítik az éhezés csökkentését, annak ellenére, hogy a tarvágásban hátramaradt

fák kevesebb és rosszabb minőségű mézharmatot termelő levéltetű kolóniákat képesek eltartani (Johansson és Gibb 2012). Tehát végeredményben a kolóniák éhezése és a dolgozószám, valamint végső soron a kolóniaméret csökkenése várható (Sorvari és Hakkarainen 2005, 2007a,b). A legtöbb és legrövidebb keresőútvonal is ebben a tarvágott foltban volt, mely az újonnan létrehozott fészkek közötti megnövekedett kapcsolatoknak volt köszönhető (Sorvari 2016; Sorvari és Hakkarainen 2007a,b; Rosengren és mtsai. 1979).

Az évek között szignifikáns csökkenés volt megfigyelhető a fészektérfogatban, ami azt jelzi, hogy már 2 évvel a tarvágás után is kimutatható a tarvágás erős negatív hatása a vöröshangyákra. Ugyanezt a következtetést erősíti, hogy a referencia folthoz viszonyítva is kisebb volt az átlagosfészkekméret a tarvágott foltban, továbbá ezen következtetéseink más vizsgálatokkal is összhangban vannak (Sorvari 2016; Sorvari és Hakkarainen 2005, 2007a,b). Ezek alapján itt is a fészkelhagyási ráta, valamint a kolóniák halálozási rátájának a növekedését várjuk a következő években, mely összességében a vöröshangya populáció csökkenését fogja jelenteni.

A fészkelhagyási ráta a lombhullató foltban volt a legalacsonyabb (11%), mely érték a Białowieża Erdő kezelés alatt álló részében tapasztaltakhoz hasonló (10%; Sondej és mtsai. 2018). A foltban található fészektérfogatok itt voltak a legalacsonyabbak a mintavételi területen, továbbá a fészkek körüli fák mérete negatív hatást gyakorolt a fészektérfogatra. Ezzel ellentétben más vizsgálatok eredményei azt mutatták, hogy a fák méretének növekedése és az ezzel együtt növekvő árnyékoltság nagyobb fészkekméretet eredményezett (Kilpeläinen és mtsai. 2008; Sondej és mtsai. 2018). Ez főként a foltban tapasztalt megváltozott fészkekstruktúra következménye lehet, ugyanis ebben a foltban a fészkek támasztására szolgáló tűlevelek hiányában a fészkek kidőlt fatörzsekre épültek, melyek a tűlevelek nélkül laposabbak és nyújtottabbak lettek. Más vizsgálatokban is a tűlevelek teljes hiányában a fészkek deformitását tapasztalták (Kristiansen és Amelung 2001; Dolek és mtsai. 2009). Például Kristiansen és

Amelung (2001) megfigyelte, hogy tölgyerdőben a *F. polytena* föld alatti fészkeket épít. Dolek és mtsai. (2009) munkája során azt találta, hogy a *F. polytena* tölgy dominálta erdővel borított területen inkább a félig nyitott fás területekkel asszociál az erdőbelső helyett, ez azonban a mi esetünkben nem volt megfigyelhető, ugyanis a fészkek az erdő belsejében is szép számban voltak jelen.

A tölgyerdőben találtuk a legkevesebb, de leghosszabb keresőútvonalakat, melyek a legtöbb esetben a csertölgyek (*Q. cerris*, a keresőútvonalaknak 42%-a) irányába tartottak. A fent tapasztalt preferencia ellentétben áll a *F. lugubris* esetében tapasztaltakkal, ugyanis ez a faj nem mutatott preferenciát egyik fafajra sem egy kevert tűlevelű-lombhullató erdőben, ahol az erdei fenyő (*P. sylvestris*) és tölgyfajok is rendelkezésre álltak mézharmatgyűjtésre (Ellis és mtsai. 2017). Ugyanakkor a kutatások ellentmondóak, ugyanis Robinson és mtsai. (2008) azt találta, hogy a *F. lugubris* fő táplálékforrásként használhatja a tölgyfákon megtalálható levéltetű kolóniákat. A mi kutatási eredményeink is arra utalnak, hogy a vöröshangyák számára a csertölgy (*Q. cerris*) egy lehetséges helyettesítője lehet a tűlevelű fáknek ezek hiányában. Ennek ellenére, ezen az élőhelyen úgy tűnik, hogy egy erős optimalizációra van szükség, ugyanis a fészkelőhelyektől hosszú (de kis számú) keresőútvonalakat létesítettek a dolgozók a megfelelő levéltetű kolóniáig. Ennek oka, hogy a véges számú dolgozó nem képes végtelen számú és hosszúságú keresőútvonal létrehozására, és az optimalizáció ebben az esetben a jobb levéltetű kolóniákhoz vezető kevesebb, de hosszabb útvonal fele mutat (lásd Cabanes és mtsai. 2015).

A megváltozott fészkekstruktúra mellett feltételezhetjük, hogy a kisebb fészektérfogatok a nem megfelelő táplálékminőséggel vagy mennyiséggel is összefügghetnek, ugyanis a tölgyes mintavételi folt valamivel idősebb volt a referencia foltnál, és az idősebb, nagyobb fák nagyobb méretű levéltetű kolóniák eltartására képesek (Johansson és Gibb 2012), ebből kifolyólag nagyobb vöröshangya kolóniák eltartását kellene biztosítaniuk. Robinson és mtsai. (2008)

kimutatták, hogy noha a lombhullató fák fontos szerepet tölthetnek be a *F. lugubris* táplálékkeresésében, mégis kisebb arányban használják őket, mint ahogy azt a fák abundanciája prediktálná, azonban, ha tűlevelűek is jelen vannak, azokat az abundanciájukhoz viszonyítva nagyobb arányban használják. Más kutatások szintén alátámasztják, hogy a homogén lombhullató erdők nem biztosítanak megfelelő élőhelyet a vöröshangyáknak (Sondej és mtsai. 2018).

A fészkek, és ezzel együtt a kolóniák kisebb méretére egy másik lehetséges magyarázat a fenyőgyanta hiánya a lombhullató foltban, ugyanis a vöröshangyák aktívan használják a fenyőgyantát a fészkekanyag fertőtlenítésére (Christe és mtsai. 2002), így ennek hiányában a fertőzések megjelenésére és a populáció méretének csökkenésére lehet számítani.

Munkánk során sikerült kimutatni, hogy a tarvágásos erdőkezelési forma és a tűlevelű fajok hiánya negatív hatást gyakorol a vöröshangyák fészekméretére és keresési szokásaira. A Mátrában tapasztalt zavarások az antropogén klímaváltozásnak köszönhetően a következő évtizedekben egyre jelentősebbek lesznek Közép-Európában [pl. a szú fajok (*Ips* spp.) gradációjának gyakorisága, vagy szélsőséges időjárási körülmények; Seidl és mtsai. 2011]. A klímaváltozás hatására a vizsgálati transzektünk mentén a kolóniák méretének és a túlélési esélyeinek csökkenésére számíthatunk. A növekvő, főként szú fajok (*Ips* spp.) általi gradáció miatt végrehajtott tarvágások a Mátrában, és más szakirodalmi példákban tapasztalt módon a kolóniák feldarabolódását és életképességük csökkenését eredményezheti (Sorvari és Hakkarainen 2005, 2007a,b; Sorvari és mtsai. 2011), különösen az egynemű lombhullató erdőkben. A populációk csökkenésének következtében a vöröshangyák elveszítik domináns, élőhely mérnök és kulcsfaj szerepüket.

5.2. A vöröshangya kolóniák környezetükre gyakorolt hatásai

5.2.1. 3. Vizsgálat: A vöröshangyák hatása az erdők szúfertőzöttségére nagyléptékű környezeti tényezők mentén

Az antropogén klímaváltozás hatására felerősödnek különböző abiotikus és biotikus zavarások, melyek nagyban hozzájárulnak az erdőt érintő gazdasági károkhoz (Schelhaas és mtsai. 2003; Seidl és mtsai. 2011). Ilyen biotikus tényező például az egyre erősödő szú fajok (*Ips* spp.) általi gradáció (Schelhaas és mtsai. 2003; Seidl és mtsai. 2011). Noha a szú fajok (*Ips* spp.) a természetes erdődinamikában jelen levő, annak esszenciális részét képező elemek, az elmúlt években tapasztalható, és - várhatóan - egyre fokozódó gradációjuk a keletkező erdőgazdasági károk mellett felborítja az erdők természetes dinamikáját is (Schelhaas és mtsai. 2003; Jönsson és mtsai. 2009, 2011; Linder és mtsai. 2010; Seidl és mtsai. 2011). A szú fajok (*Ips* spp.) elleni védekezésben a hagyományosan használt feromon csapdák mellett előtérbe kerülhetnek, más, biológiai védekezést lehetővé tevő módszerek (Csósz 2019; Cilbircioglu és Ünal 2012; Fürjes-Mikó és mtsai. 2019). A hangyák régóta használatosak ilyen biológiai védekezésben (Way és Khoo 1992; Fürjes-Mikó és mtsai. 2019). Például az erdei vöröshangya kolóniák magas fehérje igényüknek, a mézharmatot biztosító levéltetű kolóniák élőhelyét is védelmező magatartásuknak köszönhetően alkalmasak lehetnek a szú fajok (*Ips* spp.) gradációja elleni biológiai védekezésre (Csósz 2019; Laine és Niemelä 1980; Skinner és Whittaker 1981; Warrington és Whittaker 1985; Cilbircioglu és Ünal 2012; Carita és mtsai. 2006; Domisch és mtsai. 2009; Czechowski és mtsai. 2012). Kutatásaink során először vizsgáltuk, és mutattuk ki az összefüggést az erdei vöröshangyák jelenléte és az erdőt ért szúkárók mértéke között, hiszen az erdei vöröshangya fészkek számának növekedésével arányosan csökkent a szú fajok (*Ips* spp.) érintette fák aránya az erdőkben. Ez egyrészt tavasszal a nászrepülő szúk (*Ips* spp.) direkt predációján keresztül valósulhat meg a megnövekedett fehérje szükségleteknek és a nagy mennyiségben jelen levő szúra (*Ips* spp.) irányuló denzitás-függő predációnak köszönhetően.

Másrészt szerepe lehet benne egy indirekt kizárásnak a készlet monopolizálásnak köszönhetően (Mañák és mtsai. 2013, 2015). Az erdei vöröshangyák komplex többfészkes rendszereiben élő dolgozók táplálékigénye kiemelkedő, mely kielégítéséhez nagy tömegben járnak táplálékot keresni és kiterjedt territóriumot fednek le az erdőben (Sorvari 2009; Robinson és Stockan 2016; Denno és mtsai. 1995). A fákon található levéltetű kolóniákhoz vezető keresőútvonalak dolgozószáma majdnem az egész törzs felületét lefedi (Denno és mtsai. 1995; személyes terepi megfigyelés), ilyen mértékű jelenlét más rovarok megjelenését a fatörzsön szinte ellehetetleníti. Emellett az erdei vöröshangyák agresszív viselkedésüknek köszönhetően azonnal megtámadják a látóterükbe került mozgó állatokat (Ayre 1963). Ezt az indirekt pozitív hatást korábban Dániában is megfigyelték, és alma ültetvények biológiai védelme során ki is használták (Offenberg és mtsai. 2019). Így mind a direkt, mind az indirekt hatásuk a szú (*Ips* spp.) fertőzés csökkenését okozhatja, ezzel hozzájárulva a túlevelű erdők egészségének megőrzéséhez.

Ezzel együtt nem befolyásolta jelentősen a gradációt nem, vagy csak ritkán mutató másik két farontó bogárcsalád, a cincérek [*Cerambycidae* (Latreille, 1802)] és a díszbogarak [*Buprestidae* (Leach, 1815)], képviselőinek jelenlétét. Ennek oka, feltételezhetően, hogy a vizsgált erdőkben a szú fajok (*Isp* spp.) abundanciája volt a legnagyobb és a másik két bogárcsalád, annak érdekében, hogy elkerüljék a fejlődő lárvák kompetícióját, inkább eltérő élőhelyet preferálnak és nem a túlevelű fákat választják a szaporodásra (Schlyte és Anderbran 1993). Vizsgálataink során a leggyakoribb biológiai erdészeti károsítók a szú fajok (*Ips* spp.) voltak, így gyakoriságuk hozzájárult ahhoz, hogy az erdei vöröshangyák megfelelő negatív hatást fejthessenek ki rájuk, ugyanis lehetővé teszi egy denzitás függő preferencia kialakulását a vöröshangyák részéről a legkönnyebben, legnagyobb számban elérhető préda irányába (Choate és Drummond 2011). Ugyanakkor ez is hozzájárulhat ahhoz, hogy a másik két, ezen élőhelyen ritkább előforduló bogárcsaládra [cincérek, *Cerambycidae* (Latreille, 1802) és díszbogarak, *Buprestidae* (Leach, 1815)] nem fejtettek ki jelentős hatást a vöröshangyák.

A szű fajok (*Ips* spp.) általi fertőzés egy komplex fertőzési folyamat egyik lépése, ugyanis direkt kártételük mellett növénypatogén gombákat és baktériumokat is hordoznak magukkal, melyek segítenek a faanyag lebontásában, és ezáltal az utódaik táplálásában (Schowalter 2012; Goldazarena és mtsai. 2012). Ezzel összhangban eredményeink azt mutatták, hogy a vöröshangyák jelenléte nemcsak a szű fajok (*Ips* spp.) általi fertőzöttséget csökkentették, hanem gyenge negatív hatást gyakoroltak a gombás fertőzésekre is, ezzel tovább növelve potenciális erdővédelmi szerepüket.

A vöröshangya fészkek gyakorisága és nagysága meghatározza a bennük élő mürmekofil közösség nagyságát és összetételét is (Härkönen és Sorvari 2014), mely közösségnek más hangyák is tagjai lehetnek (Hölldobler és Wilson 1990; Robinson és mtsai. 2016). Ugyanakkor nem csak a vöröshangya fészkek, hanem annak közvetlen környezete is védelmet jelenthet bizonyos esetekben. Például a *L. muscorum* fajnál leírták, hogy a vöröshangya fészkek peremterületein keres táplálékot, anélkül, hogy a vöröshangya dolgozók megtámadnák dolgozóit (Seifert 2018). Vizsgálataink során először találtuk meg a *L. muscorum* faj két fészket is két különböző *F. polyctena* fészkekben. A *L. muscorum* a *F. nitidulus*-hoz hasonló fészkelési technikát alkalmazott, ugyanis a fészkekanyagba beépített faágak belsejében alakította ki saját fészkeit (Härkönen és Sorvari 2014; Czechowski és mtsai. 2012). Mind a két fészket a legnagyobb vöröshangya denzitást mutató területen (Koszalin, Lengyelország) találtuk meg. Felmerülhet annak lehetősége is, hogy ez az élőhelyváltás (a vöröshangya fészkek közeléből annak belsejébe) esetlegesen evolúciós lépés lehet a *L. muscorum* részéről a xenobiotikus életforma kialakítása felé. A váltáshoz hozzájárulhatott a *F. polyctena* magas denzitása is az adott területen. A *L. muscorum* fészkelőhelyének megváltoztatásával és a *F. polyctena*-val történő együttélés szorosabbá tételével más fajokkal szemben evolúciós előnyhöz juthat. Ezen elmélet ugyan további vizsgálatokat igényel, viszont eredményeink jelentős aspektussal bővítették az erdei vöröshangyák természetvédelmi jelentőségét.

5.2.2. 4. Vizsgálat: A vöröshangya fajok más hangyafajokra gyakorolt hatásai

A Białowieża-erdőben lehetőségünk nyílt egy ősi, ám annak a kezelés alatt álló részében is megvizsgálni, hogy a vöröshangyák a fészkeik közvetlen körzetében milyen hatással vannak az alárendelt hangyafajok fészkeinek az előfordulására és denzitására, valamint, hogy a két vöröshangya faj, a *F. polyctena* és a *F. rufa*, hatása miben tér el e tekintetben. A *F. rufa* esetében kisebb fészektérfogatot találtunk a vizsgált élőhelyen, továbbá a két faj között meglévő egyéb, főként kolónia szerveződésbeli különbségek is (pl. a *F. rufa* egykirálynős kolónia szerveződése a *F. polyctena* többkirálynős szerveződésével szemben; Seifert 2018; Baroni Urbani és Collingwood 1977; Pisarski és Czechowski 1994; Rosengren és mtsai. 1979; Kilpeläinen és mtsai. 2005; Czechowski és mtsai. 2012; Sondej és mtsai. 2018) arra engedtek következtetni, hogy különböző hatást fognak gyakorolni a hangyaközösségre is. Ezzel szemben nem tapasztaltunk különbséget az alárendelt fajok diverzitásában és gyakoriságában. Azonban, ha figyelembe vesszük azt is, hogy a *F. rufa* jelentősen kisebb fészekmérettel (és ezzel együtt kisebb kolónia mérettel) rendelkezik a vizsgált területen, ez az eredmény azt sugallja, hogy a *F. polyctena*-nál erősebb közösség-szervező hatást fejt ki. A jelenség mögött feltételezhetően a territoriális viselkedésükből fakadó agresszivitás és az ebben rejlő különbségek állhatnak, ugyanis az egykirálynős-egyfészkes kolóniák sokkal agresszívebbek lehetnek, mint többkirálynős-többfészkes kolóniák (Pisarski 1973; Mabelis 2003).

Ha kizárólag a territóriumokon belül található fészekdenzitásokat vesszük figyelembe, az alacsonyabb vöröshangya aktivitású foltokban a *F. rufa* kevésbé befolyásolta más hangyafajok fészekdenzitását. Az általunk tapasztalt denzitás értékek (*F. rufa* RWA+: 0,234/m²; *F. polyctena* RWA+: 0,197/m²) alacsonyabban voltak, mint a Kampinos Nemzeti Park (Közép-Lengyelország) fenyveseiben magas *F. polyctena* denzitás mellett (0,376/m²), ellenben magasabb volt, mint a vöröshangya mentes foltokban (0,141/m²) tapasztalt értékek (Gallé és mtsai. 1998). A vizsgálati területünkől északabbra (Tvärminne, Finnország), nyílt, változatos

aljnövényzetű, vöröshangya mentes fenyőerdőkben [lágyszárú szint nélküli ($0,22/m^2$), és jól strukturált lágyszárú szinttel ($0,18/m^2$)] mért denzitás értékek hasonlóak az alacsony vöröshangya aktivitású foltokban tapasztalt eredményeinkhez (Gallé 1991). Továbbá, a diverzitási értékek is alacsonyabbak voltak, mint a Kampinos Nemzeti Parkban (Lengyelország, $2,19/m^2$ *F. polyctena* nélkül, és $1,57/m^2$ *F. polyctena*-val) és a vöröshangya mentes tvärminne-i (Finnország) fenyőerdőben ($2,5/m^2$) mért értékek (Gallé 1991, Gallé és mtsai. 1998). Esetünkben ezeket az alacsony értékeket feltételezhetően az okozta, hogy a vizsgálati foltok nagyon közel helyezkedtek el a vöröshangya fészkekhez (10-30 m), míg a fent említett vizsgálatokban más léptéket alkalmaztak. Ezt támasztják alá Czechowski és mtsai. (1995) által a Białowieża-erdőben folytatott vizsgálat is, ahol az idős, nedves, lényegében vöröshangya mentes fenyőerdőkben 15 fajt találtak (leggyakoribb fajok a fészekszámok szempontjából a *M. ruginodis* – 65% és a *L. acervorum* – 16%), míg a fészekdenzitás $0,430/m^2$ volt. Ezzel szemben a hasonlóan nedves, de vöröshangyák dominálta fenyvesekben a fészekdenzitás az általunk tapasztalathoz hasonló értékeket mutatott (Biała erdő: 13 faj, $0,286/m^2$; Tucholskie erdő: 8 faj, $0,224/m^2$; Czechowski és mtsai. 1995). Egy másik lehetséges magyarázat az idősebb, vöröshangyák által dominált fenyvesekben tapasztalt alacsony fészekdenzitásra (Pisarski és Czechowski 1994) az élőhelyi jellegzetességekkel lehet kapcsolatban, mint a lágyszárú közösség, a talajtípus, vagy a hűvös, nedves klíma, mely csak kis számú hangyafaj megjelenését teszi lehetővé. Ezen hangyafajok megfelelően adaptálódtak a körülményekhez, és egy hasonló helyzetben lehetséges, hogy a vöröshangyák eltávolítása sem lenne hatással a többi hangyafajra (Gibb és Johansson 2010; Johansson és Gibb 2016). Ugyanakkor a vöröshangyák jelenlétében az idősebb erdőfoltokban tapasztalt relatív magas hangya-abundancia értékek (mint a mi esetünkben és a Kampinos Nemzeti Parkban; Gallé és mtsai. 1998) lehetséges, hogy a vöröshangyák indirekt pozitív hatását tükrözik, pl. jelenlétükkel menedéket nyújthatnak szubmisszív fajoknak (Stukalyuk 2015; Savolainen és Vepsäläinen

1989; Czechowski és Vepsäläinen 2001; Czechowski és Markó 2006; Väänänen és mtsai 2010). Emellett, a vöröshangya territóriumon belül fészkelő fajok egyéb előnyökhöz is juthatnak a védelem mellett, ilyen pl. a vöröshangya dolgozók által hátrahagyott táplálékdarabok, vagy a mézharmat begyűjtése során földre hullott mézharmat (Dixon 2005; Seeger és Filser 2008). Az ilyen hátrahagyott hulladék fontos táplálékforrást jelenthet egy relatív táplálékszegény környezetben.

Az erdei vöröshangya aktivitás negatív hatást gyakorolt az alárendelt fajok elterjedésére, ezek közül is főként a *M. rubra*-ra. Ez a hatás nem volt tapasztalható a *M. ruginodis* és az encounter (*Lasius*, *Camponotus*) fajok esetében, ami az alárendelt hangyafajok egyenletes eloszlását eredményezte a vöröshangya fészkektől mért különböző távolságokon. Ezen eredményünk ellentmond más finnországi vizsgálatok eredményeinek, ahol a *F. polyctena* egyértelmű negatív hatást fejtett ki a többi hangyafajra (Savolainen és Vepsäläinen 1989). A fent említett különbséget számos tényező okozhatja. Egyrészt, a vöröshangyák számára a Białowieza-erdő gazdagabb táplálékforrást nyújt, mint az északabbra található Skandináv régió, mely leginkább csak mézharmatot biztosít (Johansson és Gibb 2016). Általában a vöröshangya kolóniák táplálékigényeiben szezonális változások tapasztalhatóak: a tavaszi táplálékszegényebb időszakokban magasabb kompetíciós nyomást gyakorolnak és erős territoriális viselkedést mutatnak, míg a táplálékban bőségesebb nyári időszakban a szexuális alakok kirepülése után a fenti nyomás enyhül (Hölldobler és Lumsden 1980). Ez utóbbi időszakban a vöröshangyák leginkább a levéltetű kolóniákat védik a territóriumukon belül (Hölldobler és Lumsden 1980), mely kisebb nyomást eredményez a vöröshangya fészkek közelében megtelepedő hangyafajokra (Johansson és Gibb 2016). Másrészt, a vöröshangya territóriumokon belül a leggyakrabban előforduló fészkek nagy része két *Myrmica* fajhoz tartozott.

A *Myrmica* nemzetség képviselői méretben és fészkelési szokásaikban is jelentősen eltérnek a *Formica* nemzetség képviselőitől, és az élőhelyüket is másképp használják ki

táplálékkeresésük során (Collingwood 1979; Savolainen és Vepsäläinen 1989; Czechowski és mtsai. 2012). A *Myrmica* fajok dolgozói rendszerint kisebb méretűek (3-5 mm) a *Formica* fajok dolgozóinál (4-9 mm; Collingwood 1979), továbbá, a *Myrmica*-k képviselői fakéreg alatt, mohapárnában fészkelnek, így nem jelentenek kompetíciót a *Formica*-nak a dombfészkek építésére alkalmas helyek elfoglalásával (Savolainen és Vepsäläinen 1989). Emellett a *Myrmica* fajok képviselői inkább az avarban, a levelek között, vagy mohapárnában járnak táplálék után (különösen a domináns *F. polycтена* jelenlétében), míg a nagyobb méretű *Formica* fajok inkább az avarszint tetején keresnek, valamint fákon látogatják a mézharmatot biztosító levéltetű kolóniákat (Collingwood 1979; Savolainen és Vepsäläinen 1989; Czechowski és mtsai. 2012; Czemes és mtsai. 2012). Mindezen jellegek biztosítják a két faj térbeli elkülönülését ugyanazon a területen, mely magyarázatul szolgálhat arra, hogy a *Myrmica* fajok miért voltak képesek ilyen nagy fészekszámban megjelenni a vöröshangya fészkek közvetlen közelében. Ezt támasztják alá más kutatások eredményei is (Savolainen és Vepsäläinen 1989). Egy másik lehetséges magyarázat arra, hogy a *Myrmica* fajok miért képesek ilyen létszámban megélni a vöröshangya territóriumok belül, az a hőmérséklet-mediálta együttélés (Savolainen és Vepsäläinen 1988; Vepsäläinen és Savolainen 1990; Lessard és mtsai. 2009). Lessard és mtsai. (2009) azt találták, hogy mérsékelt égövön található erdei hangyaközösségben a szubmisszív fajok sokkal szélesebb hőmérsékleti skálán aktívak, és jobban kihasználják az alacsonyabb hőmérséklet tartományokat is táplálékkeresésre, mint a domináns fajok. Esetünkben ez az elkülönülés is segítheti az együttélést, ugyanis más kutatások is azt találták, hogy a *Myrmica* fajok aktivitása a hőmérséklettel fordítottan arányos, még a domináns *Formica* fajoké arányosan növekszik (Savolainen és Vepsäläinen 1988; Vepsäläinen és Savolainen 1990).

A két leggyakoribb *Myrmica* fajt külön is elemezve elmondható, hogy a *M. rubra* and *M. ruginodis* ökológiai igényei átfednek egymással (Alvarado és Gallé 2000; Vepsäläinen és mtsai. 2000; Czechowski és mtsai. 2012). Bár a negatív kapcsolat és a fészkek kicserélődése e két faj

között meglehetősen magas lehet (Elmes 1991; Markó és mtsai. 2004), vizsgálati területünkön egymás mellett is gyakran előfordultak több vizsgálati foltban. A vöröshangyák negatív hatása a *M. rubra* esetében kifejezettebb volt, mely annak tudható be, hogy a *M. rubra* nagyobb kolóniákkal rendelkezik (Elmes 1991), így gyakrabban kerülhet összetűzésbe a territoriális vöröshangyákkal. A *M. ruginodis*-hoz hasonlóan a vöröshangya aktivitás nem gyakorolt jelentős hatást a többi szubmisszív és encounter faj elterjedésére, noha a fészekszámuk meglehetősen alacsony volt.

A *F. rufa* territóriumán belül több alacsony vöröshangya aktivitású foltot találtunk, mint a *F. polyctena* territóriumán belül, azonban ez a jelenség nem okozott jelentős különbséget az encounter és szubmisszív fajok számában, fészkek denzitásában, vagy diverzitásában (a *Myrmica* fajok kivételével) az alacsony vöröshangya aktivitású foltokban. A szubmisszív fajok olyan adaptációkat mutathatnak, melyek lehetővé teszik, hogy túlélhessenek egy domináns faj territóriumán belül, akár azok fészkeinek szomszédságában is (Savolainen 1991; Savolainen és Vepsäläinen 1988; Vepsäläinen és Savolainen 1990; Czechowski és Vepsäläinen 1999; Erős és mtsai. 2020). Az encounter fajok ezzel szemben a territórium határ közelében fészkelnek, a lehető legmesszebbre a territoriális faj fészkeitől, ahol már alacsony a vöröshangya aktivitás (Rosengren 1986; Savolainen 1990; Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989; Markó és Czechowski 2004, 2012; Johansson és Gibb 2016). Továbbá, alternatív keresési stratégiákkal képesek növelni a vöröshangyákkal való együttélés sikerét (Johansson és Gibb 2016). Például a *Camponotus* fajok általában magányosan keresnek, így elkerülhetik az erős kompetitor figyelmét (Johansson és Gibb 2016). Ezzel szemben a *Lasius* fajok általában a föld alatt keresik táplálékukat, gyökértetveket látogatva (Seifert 2018; Johansson és Gibb 2016; Czechowski és mtsai. 2011). Mindezen adaptációk lehetővé teszik változatos szubmisszív és encounter fajok megjelenését, noha kisebb kolónia mérettel és alacsony reprodukciós rátával a kompetitív hierarchia csúcsán levő faj territóriumain belül (Rosengren 1986; Savolainen 1990, 1991;

Savolainen és Vepsäläinen 1988, 1989; Pisarski és Vepsäläinen 1989; Vepsäläinen és Savolainen 1990; Czechowski és Vepsäläinen 1999; Savolainen és mtsai. 1989).

A negatív hatások ellenére néhány encounter (pl. a *Camponotus* és *Lasius* nemzettség képviselői) és szubmisszív faj is felbukkant a vöröshangya fészkekhez közel (10 m), ahogy azt korábban más kutatások során is megfigyelték (Czechowski és mtsai. 2013; Maák és mtsai. 2020). Sőt, a vöröshangya jelenlét nem szorította ki ezeket a fajokat az alacsony vöröshangya aktivitású területekre, továbbá az alárendelt fajok denzitása hasonló volt 10 és 30 m-en is. Ezen fajok talán még előnyt is kovácsolnak az erdei vöröshangya jelenlétből, kihasználva az alacsony faj- és fészekszámat a vöröshangya fészkek körül, melyet a táplálékkeresési viselkedésük rugalmassága tesz lehetővé (Johansson és Gibb 2016). A megváltozott táplálékkeresési szokások mellett az alternatív táplálékforrások kihasználása is segítheti túlélésüket, mint például a pollenfogyasztás, vagy a vöröshangya dolgozók tetemei, amelyeket a vöröshangyák általában szétszórnak a fészkek körül vagy a territórium szélén halmoznak fel, és ezáltal más fajoknak egy könnyen hozzáférhető táplálékforrást biztosíthatnak (Dlusskij 1967; Czechowski 1976; Czechowski 2008; Gibb 2011; Erős és mtsai. 2020). A fent említett tetemfogyasztás egyes fajok esetében nem, mint alternatíva, hanem mint rendszeres táplálékforrás szerepelhet (Marikovskij 1963; Howard és Tschinkel 1976; Mori és mtsai. 2000). Ezek a források, ugyan nem elegendőek egy normál kolóniaméret kialakításához és szaporodáshoz, de lehetővé tehetik egyes hangyafajok fennmaradását, valamint egy relatív magas fészekdenzitás elérését (Rutkowski és mtsai. 2019). Mindezek ismeretében a mi kutatásunk is megerősíti a territoriális hangyafajok kontextus függő hatását más, főként alárendelt hangyafajokra (Adams 2016; Johansson és Gibb 2016; Stuble és mtsai. 2017).

5.3. Zárszó

Noha az erdei vöröshangya fajcsoport tagjai nagymértékű rugalmasságot mutatnak, és képesek számukra extrémnek minősülő körülmények között is túlélni (Pisarski és Czechowski 1990; Czechowski és Vepsäläinen 2009; Rosengren és mtsai. 1979; Czechowski és mtsai. 2016; Rutkowski és mtsai. 2019) a kérdés továbbra is nyitott marad: meddig képesek az erdei vöröshangyák alkalmazkodni e gyorsan változó környezethez? Ennek megválaszolására, és a védelmi intézkedések megfelelő időben történő bevezetéséhez, a meglévő populációk folyamatos nagy-léptékű monitorozására lenne szükség. Emellett, az erdei vöröshangya fajcsoport esszenciális szerepének köszönhetően fontos jelzője lehet az erdő állapotának. Dombfészkeinek könnyű vizuális felismerése lehetővé tenné biomonitoring vizsgálatokban való alkalmazását más hangyafajokhoz hasonló módon (Andersen és Majer 2004; Andersen és mtsai. 2002). Az erdőkezelés káros hatásainak kiküszöbölésére a monokultúrás erdőgazdálkodás helyett a kevert erdő ültetését, valamint szálaló vágásforma alkalmazását javasoljuk. Azokon a területeken, ahol ez az erdőgazdálkodási forma nem megvalósítható, a tarvágás előtt a vöröshangya fészkek áttelepítését javasoljuk kevert-tülevelű erdőkbe, melyet más európai országokban sikerrel alkalmaztak (Pisarski és Czechowski 1990; Sorvari és mtsai. 2014). Ez az intézkedés nemcsak a vöröshangyák fennmaradását biztosítaná, hanem hozzájárulna az erdő egészségének a megóvásához is (Way és Khoo 1992; Cilbircioglu és Ünal 2012).

Az erdei vöröshangya fajcsoport tagjai domináns fajokként vannak jelen a boreális és mérsékelt övi erdők hangyaközösségeiben, különösen az idős tülevelű erdőkben (Savolainen és Vepsäläinen 1988; Punttila és mtsai. 1996). Emellett a vöröshangyák fontos kulcs és élőhelymérnök fajok (Csósz 2019; Johansson és Gibb 2016; Domisch és mtsai. 2016; Frouz és mtsai. 2016; Robinson és mtsai. 2016), és a fészkeik mérete korrelál a hosszú-távú fennmaradási képességeikkel, valamint az ökológiai kulcsszerepük betöltésével (Klimetzek

1981). A jelenlétük hatással van a teljes erdei ökoszisztémára, befolyásolja a talaj összetételét, az anyagok körforgását és számos növény és állatfaj elterjedését is (Härkönen és Sorvari 2014; Johansson és Gibb 2016; Domisch és mtsai. 2016; Frouz és mtsai. 2016; Robinson és mtsai. 2016). Ugyanakkor a kisebb vöröshangya fészkek csak kisebb hatást tudnak kifejteni az erdei ökoszisztémában, továbbá kevesebb műrmekofil élőlénynek tudnak élőhelyet biztosítani (Härkönen és Sorvari 2014) Közép-Európában a boreális régióval szemben. Kutatásunk eredményei segítik ennek az ökológiai szempontból kiemelkedő fajsoport szerepének és igényeinek megértését, mely különösen nagy jelentőséggel bír a jelenleg zajló antropogén eredetű klímaváltozás során.

6. Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom **Maák Pálnak** a módosult alakú fészkek méretszámításához szükséges új formula kidolgozásában nyújtott segítségéért.

Köszönettel tartozom a **Lengyel Tudományos Akadémia** Zoológiai Múzeumában működő *Szociális és Műrmekofil Rovarokkal foglalkozó Kutatócsoportjának*, hogy emberi erőforrásokkal támogatták a kutatásomat. Külön köszönettel tartozom **Dr. Gema Trigos-Peralnak** a terepi és laboratóriumi munkákban nyújtott nélkülözhetetlen segítségéért.

Külön köszönettel tartozom a Białowiezában működő Erdészeti Kutatóintézetnek, hogy engedélyezték vizsgálataimat, valamint **Isabela Sondej**-nek a munkafeltételek biztosításáért.

Köszönöm **Csóka Györgynek** és **Fürjes-Mikó Ágnesnek**, hogy lehetővé tették a mátrai vizsgálatok elvégzését.

Köszönettel tartozom Nagy Dorka és Jessica Camera szakdolgozóknak, hogy segítették a terepi vizsgálatokat.

Köszönöm a Szegedi Tudományegyetem Természettudományi és Informatikai Kar, Biológia Intézet, *Ökológiai Tanszék* munkatársainak, hogy segítették kutatásomat. Külön köszönettel tartozom **Dr. Bátori Zoltán** és **Dr. Lőrinczi Gábor** segítségéért, hogy munkájukkal és értékes észrevételeikkel gazdagították munkámat.

Köszönöm Ph.D. hallgató társaimnak, **Dianne Joy Aguilonnak**, **Kiss Péter Jánosnak**, **Módra Gábornak**, valamint **Bóni Imolának** és **Tenyér Annának** a terepi és laboratóriumi munkálatokban való nélkülözhetetlen segítségüket.

Köszönöm témavezetőim, **Dr. Maák István Elek** és **Dr. Pénzes Zsolt** odaadó támogatását.

Végezetül köszönettel tartozom **családom minden tagjának**, valamint **Podmaniczki Annának** és **Farkas Istvánnak**, hogy erős háttországgként támogattak és segítettek a legsötétebb percekben.

7. Irodalomjegyzék

- Adams E. S. (2016): Territoriality in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review. *Myrmecological News* **23**: 101–118.
- Alhajerii B. H., Steppan S. J. (2016): Association between climate and body size in rodents: A phylogenetic test of Bergmann's rule. *Mammalian Biology* **81**: 219–225. DOI: [10.1016/j.mambio.2015.12.001](https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.12.001)
- Alvarado M., Gallé L. (2000): Ant assemblages associated with lowland forests in the southern part of the Great Hungarian Plain. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **46**: 79–102.
- Andersen A. N., Hoffmann B. D., Müller W. J., Griffiths A. D. (2002): Using ants as bioindicators in land management: simplifying assessment of ant community responses. *Journal of Applied Ecology* **39**: 8–17. DOI: [10.1046/j.1365-2664.2002.00704.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2002.00704.x)
- Andersen A. N., Majer J. D. (2004): Ants Show the Way Down Under: Invertebrates as Bioindicators in Land Management. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**: 291–298. DOI: [10.1890/1540-9295\(2004\)002\[0292:ASTWDU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2004)002[0292:ASTWDU]2.0.CO;2)
- AntCat: An online catalog of the ants of the world by Barry Bolton. Elérhető online: <https://antcat.org/>
- Arnan X., Cerdá X., Retana J. (2017): Relationships among taxonomic, functional, and phylogenetic ant diversity across the biogeographic regions of Europe. *Ecography* **40**: 448–457. DOI: [10.1111/ecog.01938](https://doi.org/10.1111/ecog.01938)
- Arnan X., Gracia M., Comas L., Retana J. (2009): Forest management conditioning ground ant community structure and composition in temperate conifer forests in the Pyrenees Mountains. *Forest Ecology and Management* **258**: 51–59. DOI: [10.1016/j.foreco.2009.03.029](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.03.029)

- Ayre G. (1963): Response to Movement by *Formica polycytena* Forst. *Nature* **199**: 405–406.
- Bank Danych o Lasach PL (2019). Elérhető online: <https://www.bdl.lasy.gov.pl/portal/mapy>
- Baroni Urbani C., Collingwood C. A. (1977): The zoogeography of ants (Hymenoptera, Formicidae) in Northern Europe. *Acta Zoologica Fennica* **152**: 1–32.
- Bartoń K. (2013): MuMIn: Multi-Model Inference. R Package Version 1.9.13. Elérhető online: <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. (2015): Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* **67**: 1–48.
- Berli N., Bärtschi F., Ballesteros-Mejia L., Kitching I. J., Beck J. (2019): How has the environment shaped geographical patterns of insect body sizes? A test of hypotheses using sphingid moths. *Journal of Biogeography* **46**: 1687–1698. DOI: [10.1111/jbi.13583](https://doi.org/10.1111/jbi.13583)
- Bergmann C. (1847): Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe. *Göttinger Studien* **1**: 595–708.
- Bernadou A., Römermann C., Gratiashvili N., Heinze J. (2016): Body size but not colony size increases with altitude in the holarctic ant, *Leptothorax acervorum*. *Ecological Entomology* **41**: 733–736. DOI: [10.1111/een.12338](https://doi.org/10.1111/een.12338)
- Blackburn T. M., Gaston K. J., Loder N. (1999): Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* **5**: 165–174. DOI: [10.1046/j.1472-4642.1999.00046.x](https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.1999.00046.x)
- Blanckenhorn W. U., Demont M. (2004): Bergmann and Converse Bergmann Latitudinal Clines in Arthropods: Two Ends of a Continuum? *Integrative and Comparative Biology* **44**: 413–424. DOI: [10.1093/icb/44.6.413](https://doi.org/10.1093/icb/44.6.413)

- Bolton B. (2003): Synopsis and Classification of Formicidae. *Memoirs of the American Entomological Institute* **71**: 1–370.
- Brütsch T., Jaffuel G., Vallat A., Turlings T. C. J., Chapuisat M. (2017): Wood ants produce a potent antimicrobial agent by applying formic acid on tree-collected resin. *Ecology and Evolution* **7**: 2249–2254. DOI: [10.1002/ece3.2834](https://doi.org/10.1002/ece3.2834)
- Cabanes G., van Wilgenburg E., Beekman E., Latty T. (2015): Ants build transportation networks that optimize cost and efficiency at the expense of robustness. *Behavioural Ecology* **26**: 223–231. DOI: [10.1093/beheco/aru175](https://doi.org/10.1093/beheco/aru175)
- Carita L., Johanna M., Jussi P., Martti V. (2006): Effects of group size and pine defence chemicals on Diprionid sawfly survival against ant predation. *Oecologia* **150**: 519–527. DOI: [10.1007/s00442-006-0518-9](https://doi.org/10.1007/s00442-006-0518-9)
- Chen J., Franklin J. F., Spies T. A. (1995): Growing-season microclimatic gradients from clearcut edges into old-growth douglas-fir forests. *Ecological Applications* **5**: 74–86. DOI: [10.2307/1942053](https://doi.org/10.2307/1942053)
- Chen J-H., Robinson E. J. H. (2014): The relationship between canopy cover and colony size of the wood ant *Formica lugubris* - implications for the thermal effects on a keystone ant species. *PLoS ONE* **9**: e116113. DOI: [10.1371/journal.pone.0116113](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116113)
- Choate B., Drummond F. A. (2011): Ants as biological control agents in agricultural cropping systems. *Terrestrial Arthropod Reviews* **4**: 157–180. DOI: [10.1163/187498311X571979](https://doi.org/10.1163/187498311X571979)
- Christe P., Oppliger A., Bancalà F., Castella G., Chapuisat M. (2002): Evidence for collective medication in ants. *Ecological Letters* **6**: 19–22. DOI: [10.1046/j.1461-0248.2003.00395.x](https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00395.x)

- Cilbircioglu C., Ünal S. (2012): Bark beetles and their natural enemies on oriental spruce from the Black Sea region of Turkey. *Journal of Agricultural and Urban Entomology* **28**: 42–56. DOI: [10.3954/1523-5475-28.1.42](https://doi.org/10.3954/1523-5475-28.1.42)
- Clark P. J., Evans F. C. (1954): Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* **35**: 445–453. DOI: [10.2307/1931034](https://doi.org/10.2307/1931034)
- Collingwood C. A. (1979): The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. *Fauna entomologica Scandinavica* **8**: 1–174.
- Corley J., Sackmann P., Rusch V., Bettinelli J., Paritsis J. (2006): Effects of pine silviculture on the ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) of the Patagonian steppe. *Forest Ecology and Management* **222**: 162–166. DOI: [10.1016/j.foreco.2005.09.025](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.09.025)
- Csóka Gy., Csósz S. (2014): Hangyák és a holtfa. In: Csóka Gy. és Lakatos F.: A holtfa. *Silva naturalis*, Vol 5. pp. 109-114.
- Csósz S. (2019): A földi idegenek. *Athenaeum Kiadó* ISBN: 9789632939230. pp. 17-30, 59-69, 83-87, 96-97, 129-130, 137-150, 156-161, 187-188.
- Cushman J. H., Lawton J. H., Manly B. F. J. (1993): Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. *Oecologia* **95**: 30–37. DOI: [10.1007/BF00649503](https://doi.org/10.1007/BF00649503)
- Czechowski W. (1976): Ants cemeteries. *Przegląd Zoologiczny* **20**: 417–427 [in Polish with English summary].
- Czechowski W. (1993): Hybrids in red wood ants (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* **44**: 43–54.

- Czechowski W., Douwes P. (1996): Morphometric characteristics of *Formica polyctena* Foerst. and *Formica rufa* L. (Hymenoptera, Formicidae) from Gorce Mts. Interspecific and intraspecific variations. *Annales Zoologici* **46**: 125–141.
- Czechowski W., Vepsäläinen K. (1999): Plesiobiosis between *Formica fusca* L. and *Formica aquilonia* Yarr. (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* **49**: 125–127.
- Czechowski W., Vepsäläinen K. (2001): *Formica rufa* protects indirectly *F. fusca* against raids of *F. sanguinea*. *Annales Zoologici* **51**: 267–273.
- Czechowski W., Markó B. (2006): Uncomfortable protection: *Formica polyctena* Först. shelters *Formica fusca* L. from *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera: Formicidae). *Annales Zoologici* **56**: 539–548. DOI: [10.3161/000345406778811808](https://doi.org/10.3161/000345406778811808)
- Czechowski W., Radchenko A. (2006): Do permanently mixed colonies of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) really exist? *Annales Zoologici* **56**: 667–673. DOI: [10.3161/000345406779508598](https://doi.org/10.3161/000345406779508598)
- Czechowski W., Vepsäläinen K. (2009): Territory size of wood ants (Hymenoptera: Formicidae): a search for limits of existence of *Formica polyctena* Först., an inherently polygynic and polycalic species. *Annales Zoologici* **59**: 179–187. DOI: [10.3161/000345409X463994](https://doi.org/10.3161/000345409X463994)
- Czechowski, W., Pisarski, B., Yamauchi, K. (1995): Succession of ant communities (Hymenoptera, Formicidae) in moist pine forests. *Fragmenta Faunistica* **38**: 447–488.
- Czechowski W., Markó B., Erős K., Csata E. (2011): Pollenivory in ants (Hymenoptera: Formicidae) seems to be much more common than it was thought. *Annales Zoologici* **61**: 519–525. DOI: [10.3161/000345411X603364](https://doi.org/10.3161/000345411X603364)

- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W., Vepsäläinen K. (2012): The ants of Poland with reference of the myrmecofauna of Europe. *Museum and Institute of Zoology PAS* ISBN: 9788393077342, pp. 189–205.
- Czechowski W., Markó B., Radchenko A., Ślipiński P. (2013): Long-term partitioning of space between two territorial species of ants (Hymenoptera: Formicidae) and their effect on subordinate species. *European Journal of Entomology* **110**: 327–337.
- Czechowski W., Rutkowski T., Stephan W., Vepsäläinen K. (2016): Living beyond the limits of survival: wood ants trapped in a gigantic pitfall. *Journal of Hymenoptera Research* **51**: 227–239. DOI: [10.3897/jhr.51.9096](https://doi.org/10.3897/jhr.51.9096)
- Czekes Zs., Radchenko A. G., Csősz S., Szász-Len A., Tăușan I., Benedek K., Markó B. (2012): The genus *Myrmica* Latreille, 1804 (Hymenoptera: Formicidae) in Romania: distribution of species and key for their identification. *Entomologica Romanica* **17**: 29–50.
- Dekoninck W., Hendrick F., Grootaert P., Maelfait J-P. (2010): Present conservation status of red wood ants in north-western Belgium: Worse than previously, but not a lost cause. *European Journal of Entomology* **107**: 209–218.
- Denno R. F., McClure M. S., Ott J. R. (1995): Interspecific interactions in phytophagous insects: Competition Reexamined and Resurrected. *Annual Review of Entomology* **40**: 297–331. DOI: [10.1146/annurev.en.40.010195.001501](https://doi.org/10.1146/annurev.en.40.010195.001501)
- Dixon T. (2005): Insect herbivore – host dynamics. *Cambridge University Press Online* ISBN: 9780511542671. pp. 6–17. DOI: [10.1017/CBO9780511542671](https://doi.org/10.1017/CBO9780511542671)
- Dlusskij G. M. (1967): Ants of the genus *Formica*. (Hymenoptera, Formicidae, g. *Formica*). Nauka, Moskva, pp. 236 [in Russian].

- Dolek M., Anja Freese-Hager A., Bussler H., Floren A., Lieg A., Schmidl J. (2009): Ants on oaks: effects of forest structure on species composition. *Journal of Insect Conservation* **13**: 367–375. DOI: [10.1007/s10841-008-9181-2](https://doi.org/10.1007/s10841-008-9181-2)
- Domisch T., Finér L., Neuvonen S., Niemelä P., Risch A. C., Kilpeläinen J., Ohashi M., Jürgensen M. F. (2009): Foraging activity and dietary spectrum of wood ants (*Formica rufa* group) and their role in nutrient fluxes in boreal forests. *Ecological Entomology* **34**: 369–377. DOI: [10.1111/j.1365-2311.2009.01086.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2009.01086.x)
- Domisch T., Risch A., Robinson E. (2016): Wood ant foraging and mutualism with aphids. In: Stockan J. A., Robinson E. J., Wood Ant Ecology and Conservation. *Cambridge University Press* ISBN-13: 9781107048331, pp. 145–176. DOI: [10.1017/CBO9781107261402.008](https://doi.org/10.1017/CBO9781107261402.008)
- Driessen, G. J. J., Van Raalte A. Th., De Bruyn G. J. (1984): Cannibalism in the Red Wood Ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia* **63**: 13–22. DOI: [10.1007/BF00379779](https://doi.org/10.1007/BF00379779)
- Economo E. P., Narula N., Friedman N. R., Weiser M. D., Guénard B. (2018): Macroecology and macroevolution of the latitudinal diversity gradient in ants. *Nature Communications* **9**: 1778. DOI: [10.1038/s41467-018-04218-4](https://doi.org/10.1038/s41467-018-04218-4)
- Ellis S., Franks D. W., Robinson E. J. H. (2017): Ecological consequences of colony structure in dynamic ant nest networks. *Ecology and Evolution* **7**: 1–12. DOI: [10.1002/ece3.2749](https://doi.org/10.1002/ece3.2749)
- Elmes G. W. (1991): The social biology of *Myrmica* ants. *Actes des Colloques Insectes Sociaux* **7**: 17–34.
- Erős K., Maák I., Markó B., Babik H., Ślipiński P., Nicoară R. Czechowski W. (2020): Competitive pressure by territorials promotes utilization of unusual food source by

- subordinate ants in temperate European woodlands. *Ethology Ecology & Evolution* **32**: 457-465. DOI: [10.1080/03949370.2020.1753116](https://doi.org/10.1080/03949370.2020.1753116)
- Feldman A., Meiri S. (2014): Australian Snakes Do Not Follow Bergmann's Rule. *Evolutionary Biology* **41**: 327–335. DOI: [10.1007/s11692-014-9271-x](https://doi.org/10.1007/s11692-014-9271-x)
- Fortelius W., Rosengren R., Cherix D., Chautems D. (1993): Queen recruitment in a highly polygynous supercolony of *Formica lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). *Oikos* **67**: 193–200. DOI: [10.2307/3545463](https://doi.org/10.2307/3545463)
- Fowles A. P. (1994): A review of the ecology of the red wood ant *Formica rufa* L. (Hymenoptera, Formicidae) and its status in Wales. *Conservation Biology of Wales* **1**: 1–22.
- Frouz J., Finer L. (2007): Diurnal and seasonal fluctuations in wood ant (*Formica polyctena*) nest temperature in two geographically distant populations along a south – north gradient. *Insectes Sociaux* **54**: 251–259. DOI: [10.1007/s00040-007-0939-4](https://doi.org/10.1007/s00040-007-0939-4)
- Frouz, J., Jílková, V., Sorvari, J. (2016): Contribution of wood ants to nutrient cycling and ecosystem function. In: Stockan J. A., Robinson E. J.: Wood Ant Ecology and Conservation. *Cambridge University Press* ISBN-13: 9781107048331, pp. 207–220. DOI: [10.1017/CBO9781107261402.010](https://doi.org/10.1017/CBO9781107261402.010)
- Fürjes-Mikó Á., Csősz S., Csóka Gy. (2019): Az erdei vöröshangyák (*Formica rufa* csoport) erdővédelmi szerepe Európában – Szakirodalmi áttekintés. *Erdészettudományi Közlemények* **9**: 35–50. DOI: [10.17164/EK.2019.003](https://doi.org/10.17164/EK.2019.003)
- Fürjes-Mikó Á., Csősz S., Csóka Gy. (2020): Ants inhabiting oak *Cynipid* galls in Hungary. *North-Western Journal of Zoology* **16**: 95–98.
- Gallé L. (1991): Structure and succession of ant assemblages in a north European sand dune area. *Holarctic Ecology* **14**: 31–37. DOI: [10.1111/j.1600-0587.1991.tb00630.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1991.tb00630.x)

- Gallé L., Körmöczi L., Homung E. Kerekes J. (1998): Structure of ant-assemblages in a Middle-European successional sand-dune area. *Tiscia* **31**: 19–28.
- Geist V. (1987): Bergmann's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology* **65**: 1035–1038. DOI: [10.1139/z87-164](https://doi.org/10.1139/z87-164)
- Geraghty M. J., Dunn R. R., Sanders N. J. (2007): Body size, colony size, and range size in ants (Hymenoptera: Formicidae): are patterns along elevational and latitudinal gradients consistent with Bergmann's Rule? *Myrmecological News* **10**: 51–58.
- Gérard M., Vanderplanck M., Franzen M., Kuhlmann M., Potts S. G., Rasmont P., Schweiger O., Michez D. (2018): Patterns of size variation in bees at a continental scale: does Bergmann's rule apply? *Oikos* **127**: 1095–1103. DOI: [10.1111/oik.05260](https://doi.org/10.1111/oik.05260)
- Gibb H. (2011): Experimental evidence for mediation of competition by habitat succession. – *Ecology* **92**: 1871–1878. DOI: [10.1890/10-2363.1](https://doi.org/10.1890/10-2363.1)
- Gibb H., Johansson T. (2011): Field tests of interspecific competition in ant assemblages: revisiting the dominant red wood ants. *Journal of Animal Ecology* **80**: 548–557. DOI: [10.1111/j.1365-2656.2010.01794.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01794.x)
- Glaser F. (2001): Die Ameisenfauna Nordtirols - eine vorläufige Checkliste (Hymenoptera: Formicide). *Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck* **88**: 237–280.
- Glaser F. (2006): Biogeography, diversity, and vertical distribution of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Vorarlberg, Austria. *Myrmecologische Nachrichten* **8**: 263–270.
- Gohli J., Voje K. L. (2016): An interspecific assessment of Bergmann's rule in 22 mammalian families. *BMC Evolutionary Biology* **16**: 222. DOI: [10.1186/s12862-016-0778-x](https://doi.org/10.1186/s12862-016-0778-x)

- Goldazarena A., Romón P., López S. (2012): Bark beetles control in forests of Northern Spain. In: Soloneski S.: Integrated pest management and pest control - current and future tactics, *Intech* ISBN: 978-953-51-0050-8. Elérhető: <http://www.intechopen.com/books/integrated-pest-management-and-pest-control-current-and-future-tactics/bark-beetles-control-in-forests-of-northern-spain>
- Gorb S., Gorb E., Sindarovskaya Y. (1997): Interaction between the non-myrmecochorous herb *Galium aparine* and the ant *Formica polyctena*. *Plant Ecology* **131**: 215–221. DOI: [10.1023/A:1009789202189](https://doi.org/10.1023/A:1009789202189)
- Goropashnaya A. V., Fedorov V. B., Seifert B., Pamilo P. (2004): Limited phylogeographical structure across Eurasia in two red wood ant species *Formica pratensis* and *F. lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). *Molecular Ecology* **13**: 1849–1858. DOI: [10.1111/j.1365-294X.2004.02189.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02189.x)
- Goropashnaya A. V., Fedorov V. B., Seifert B., Pamilo P. (2012): Phylogenetic relationships of Palaearctic *Formica* species (Hymenoptera, Formicidae) based on mitochondrial cytochrome *b* sequences. *PLoS ONE* **7**: e41697. DOI: [10.1371/journal.pone.0041697](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041697)
- Grimaldi G., Engler M. S. (2005): Evolution of the Insects. *Cambridge University Press* ISBN-13 978-0-521-82149-0, pp.17–23, 27–31, 456–469.
- Härkönen S. K., Sorvari J. (2014): Species richness of associates of ants in the nests of red wood ant *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Insect Conservation and Diversity* **7**: 485–495. DOI: [10.1111/icad.12072](https://doi.org/10.1111/icad.12072)
- Härkönen S. K., Sorvari J. (2017): Effect of host species, host nest density and nest size on the occurrence of the shining guest ant *Formicoxenus nitidulus* (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Insect Conservation* **21**: 477–485. DOI: [10.1007/s10841-017-9986-y](https://doi.org/10.1007/s10841-017-9986-y)

- Hawes C., Stewart A. J. A., Evans H. F. (2002): The impact of wood ants (*Formica rufa*) on the distribution and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a Scots pine plantation. *Oecologia* **131**: 612–619. DOI: [10.1007/s00442-002-0916-6](https://doi.org/10.1007/s00442-002-0916-6)
- Hawes C., Evans H. F., Stewart A. J. A. (2013): Interference competition, not predation, explains the negative association between wood ants (*Formica rufa*) and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Ecological Entomology* **38**: 315–322. DOI: [10.1111/een.12021](https://doi.org/10.1111/een.12021)
- Heinze J., Foitzik S., Fischer B., Wanke T., Kipyatkov V. E. (2003): The significance of latitudinal variation in body size in a holarctic ant, *Leptothorax acervorum*. *Ecography* **26**: 349–355. DOI: [10.1034/j.1600-0587.2003.03478.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03478.x)
- Hijmans E. J., Cameron S. E., Parra J. L., Jones P. G., Jarvis A. (2005): Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**: 1965–1978. DOI: [10.1002/joc.1276](https://doi.org/10.1002/joc.1276)
- Hölldobler B., Lumsden C. J. (1980): Territorial strategies in ants. *Science* **210**: 732–739. DOI: [10.1126/science.210.4471.732](https://doi.org/10.1126/science.210.4471.732)
- Hölldobler B., Wilson E. O. (1990): The Ants. *Harvard University Press* ISBN: 9780674040755.
- Hölldobler B., Wilson E. O. (2009): The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies. *W. W. Norton & Company* ISBN: 978-0-393-06704-0, pp. 470–499.
- Hönicke C., Bliss P., Moritz R. F. A. (2015): Effect of density on traffic and velocity on trunk trails of *Formica pratensis*. *The Science of Nature* **102**: 17. DOI: [10.1007/s00114-015-1267-6](https://doi.org/10.1007/s00114-015-1267-6)

- Howard D. F., Tschinkel W. R. (1976): Aspects of necrophoric behavior in the red imported fire ant, *Solenopsis invicta*. *Behaviour* **56**: 157–180. DOI: [10.1163/156853976X00334](https://doi.org/10.1163/156853976X00334)
- Hozumi S., Mateus S., Kudô K., Kuwahara T., Yamane S., Zucchi R. (2010): Nest thermoregulation in *Polybia scutellaris* (White) (Hymenoptera: Vespidae). *Neotropical Entomology* **39**: 826–828. DOI: [10.1590/S1519-566X2010000500024](https://doi.org/10.1590/S1519-566X2010000500024)
- Hughes (1975): Changing altitude and habitat preferences of two species of wood-ant (*Formica rufa* and *F. lugubris*) in North Wales and Salop. *Transactions of the Entomological Society of London* **127**: 227–239. DOI: [10.1111/j.1365-2311.1975.tb00572.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1975.tb00572.x)
- Ito F., Higashi S. (1991): An Indirect Mutualism between Oaks and Wood Ants Via Aphids. *Journal of Animal Ecology* **60**: 463–470.
- Jílková V., Matejíček L., Frouz J. (2011): Changes in the pH and other soil chemical parameters in soil surrounding wood ant (*Formica polyctena*) nests. *European Journal of Soil Biology* **47**: 72–76. DOI: [10.1016/j.ejsobi.2010.10.002](https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2010.10.002)
- Jílková V., Frouz J. (2014): Contribution of ant and microbial respiration to CO₂ emission from wood ant (*Formica polyctena*) nests. *European Journal of Soil Biology* **60**: 44–48. DOI: [10.1016/j.ejsobi.2013.11.003](https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2013.11.003)
- Jílková V., Píček T., Frouz J. (2015a): Seasonal changes in methane and carbon dioxide flux in wood ant (*Formica aquilonia*) nests and the surrounding forest soil. *Pedobiologia* **58**: 7–12. DOI: [10.1016/j.pedobi.2014.12.001](https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2014.12.001)
- Jílková V., Jan Frouz J., Cajthaml T., Bonkowski M. (2015b): The role of bacteria and protists in nitrogen turnover in ant nest and forest floor material: A laboratory experiment. *European Journal of Soil Biology* **69**: 66–73. DOI: [10.1016/j.ejsobi.2015.05.004](https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2015.05.004)

- Jílková V., Frouz J., Mudrák O., Vohník M. (2015c): Effects of nutrient-rich substrate and ectomycorrhizal symbiosis on spruce seedling biomass in abandoned nests of the wood ant (*Formica polyctena*): a laboratory experiment. *Geoderma* **259-260**: 56–61. DOI: [10.1016/j.geoderma.2015.05.007](https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2015.05.007)
- Jílková V., Cajthaml T., Frouz J. (2015d): Respiration in wood ant (*Formica aquilonia*) nests as affected by altitudinal and seasonal changes in temperature. *Soil Biology & Biochemistry* **86**: 50–57. DOI: [10.1016/j.soilbio.2015.03.024](https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.03.024)
- Johansson T., Gibb H. (2012): Forestry alters foraging efficiency and crop contents of aphid-tending red wood ants, *Formica aquilonia*. *PLoS ONE* **7**: e32817. DOI: [10.1371/journal.pone.0032817](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032817)
- Johansson T., Gibb H. (2016): Interspecific competition and coexistence between wood ants. In: Stockan J. A., Robinson E. J., Wood Ant Ecology and Conservation. *Cambridge University Press* ISBN-13: 9781107048331, pp. 123–144. DOI: [10.1017/CBO9781107261402.007](https://doi.org/10.1017/CBO9781107261402.007)
- Jones J. C., Oldroyd B. P. (2006): Nest thermoregulation in social insects. *Advances in Insect Physiology* **33**: 153–191. DOI: [10.1016/S0065-2806\(06\)33003-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(06)33003-2)
- Jönsson A. M., Appelberg G., Harding S., Barring L. (2009): Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Global Change Biology* **15**: 486–499. DOI: [10.1111/j.1365-2486.2008.01742.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01742.x)
- Jönsson A. M., Harding S., Paal Krokene P., Holger Lange H., Lindelöw Å., Økland B., Ravn H. P., Schroeder L. M. (2011): Modelling the potential impact of global warming on *Ips typographus* voltinism and reproductive diapause. *Climatic Change* **109**: 695–718. DOI: [10.1007/s10584-011-0038-4](https://doi.org/10.1007/s10584-011-0038-4)

- Juhász O., Bátor Z., Trigós-Peral G., Lőrinczi G., Módra G., Bóni I., Kiss P. J., Aguilón D. J., Tenyér A., Maák I. (2020): Large- and small-scale environmental factors drive distributions of ant mound size across a latitudinal gradient. *Insects* **11**, 350. DOI: [10.3390/insects11060350](https://doi.org/10.3390/insects11060350)
- Juhász O., Fürjes-Mikó Á., Tenyér A., Somogyi A. Á., Aguilón D. J., Kiss P. J., Bátor Z., Maák I. (2020): Consequences of climate change-induced habitat conversions on red wood ants in a Central-European mountain: a case study. *Animals* **10**, 1677. DOI: [10.3390/ani10091677](https://doi.org/10.3390/ani10091677)
- Kadochová Š., Frouz J. (2014a): Red wood ants *Formica polyctena* switch off active thermoregulation of the nest in autumn. *Insectes Sociaux* **61**: 297–306. DOI: [10.1007/s00040-014-0356-4](https://doi.org/10.1007/s00040-014-0356-4)
- Kadochová Š., Frouz J. (2014b): Thermoregulation strategies in ants in comparison to other social insects, with a focus on red wood ants (*Formica rufa* group). *F1000Research* **2**: 280. DOI: [10.12688/f1000research.2-280.v2](https://doi.org/10.12688/f1000research.2-280.v2)
- Kaspari M., Vargo E. L. (1995): Colony size as a buffer against seasonality: Bergmann's rule in social insects. *The American Naturalist* **145**: 610–632. DOI: [10.1086/285758](https://doi.org/10.1086/285758)
- Kilpeläinen J., Puttila P., Sundström L., Niemelä P., Finér L. (2005): Forest stand structure, site type and distribution of ant mounds in boreal forests in Finland in the 1950s. *Annales Zoologici Fennici* **42**: 243–258.
- Kilpeläinen J., Finér L., Niemelä P., Domisch T., Neuvonen S., Ohashi M., Risch A. C., Sundström L. (2007): Carbon, nitrogen and phosphorus dynamics of ant mounds (*Formica rufa* group) in managed boreal forests of different successional stages. *Applied Soil Ecology* **36**: 156–163. DOI: [10.1016/j.apsoil.2007.01.005](https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2007.01.005)

- Kilpeläinen J., Punntila P., L. Finér L., Niemelä P., Domisch T., Jurgensen M. F., Neuvonen S., Ohashi M., Risch A. C., Sundström L. (2008): Distribution of ant species and mounds (Formica) in different-aged managed spruce stands in Eastern Finland. *Journal of Applied Entomology* **132**: 315–325. DOI: [10.1111/j.1439-0418.2007.01244.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.2007.01244.x)
- Kilpeläinen J., Finér L., Neuvonen S., Niemelä P., Domisch T., Risch A. C., Jurgensen M. F., Ohashi M., Sundström L. (2009): Does the mutualism between wood ants (*Formica rufa* group) and *Cinara* aphids affect Norway spruce growth? *Forest Ecology and Management* **257**: 238–243. DOI: [10.1016/j.foreco.2008.08.033](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.08.033)
- Klimetzek D. (1981): Population studies on hill building wood-ants of the *Formica rufa*-group. *Oecologia* **48**: 418–421. DOI: [10.1007/BF00346504](https://doi.org/10.1007/BF00346504)
- Korczynska J., Gajewska M., Pilot M., Wojciech Czechowski W., Radchenko A. (2010): Genetic polymorphism in “mixed” colonies of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) in southern Finland and its possible origin. *European Journal of Entomology* **107**: 157–167. DOI: [10.14411/eje.2010.021](https://doi.org/10.14411/eje.2010.021)
- Korganova G. A. (2008): Ecological Aspects of Development of Testacean Complexes in Nests of *Formica lugubris* and *Formica exsecta* (Hymenoptera, Formicidae). *Entomological Review* **88**: 1075–1087. DOI: [10.1134/S0013873808090078](https://doi.org/10.1134/S0013873808090078)
- Kristiansen S. M., Amelung W. (2001): Abandoned anthills of *Formica polyctena* and soil heterogeneity in a temperate deciduous forest: morphology and organic matter composition. *European Journal of Soil Science* **52**: 355–363. DOI: [10.1046/j.1365-2389.2001.00390.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2389.2001.00390.x)
- Laakso J., Setälä H. (2000): Impacts of wood ants (*Formica aquilonia* Yarr.) on the invertebrate food web of the boreal forest floor. *Annales Zoologici Fennici* **37**: 93–100.

- Lach L., Parr C. L., Abbott K. L. (2010): *Ant Ecology*. Oxford University Press ISBN: 9780199544639, pp. 77–113.
- Laine K. J., Niemelä P. (1980): The influence of ants on the survival of Mountain Birches during an *Oporinia autumnata* (Lep., Geometridae) outbreak. *Oecologia* **47**: 39–42. DOI: [10.1007/BF00541773](https://doi.org/10.1007/BF00541773)
- Lenoir L. (2003): Response of the foraging behaviour of red wood ants (*Formica rufa* group) to exclusion from trees. *Agricultural and Forest Entomology* **5**: 183–189. DOI: [10.1046/j.1461-9563.2003.00176.x](https://doi.org/10.1046/j.1461-9563.2003.00176.x)
- Lessard J.-P., Dunn R. R., Sanders N. J. (2009): Temperature-mediated coexistence in temperate forest ant communities. *Insectes Sociaux* **56**: 149–156. DOI: [10.1007/s00040-009-0006-4](https://doi.org/10.1007/s00040-009-0006-4)
- Lindén A., Mäntyniemi S. (2011): Using the negative binomial distribution to model overdispersion in ecological count data. *Ecology* **97**: 1414–1421. DOI: [10.1890/10-1831.1](https://doi.org/10.1890/10-1831.1)
- Linder M., Maroschek M., Netherer S., Kremer A., Barbati A., Garcia-Gonzalo J., Seidl R., Delzon S., Corona P., Kolström M., Lexer M. J., Marchetti M. (2010): Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* **259**: 698–709. DOI: [10.1016/j.foreco.2009.09.023](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.023)
- Maák I., Czekes Zs., Erős K., Pálfi Zs. 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. DOI: [10.1007/s10905-020-09745-x](https://doi.org/10.1007/s10905-020-09745-x)
- 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. DOI: [10.1016/j.actao.2021.103709](https://doi.org/10.1016/j.actao.2021.103709)

- Mabelis A. A. (1994): Flying as a survival strategy for wood ants in a fragmented landscape (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica* **48**: 147–170.
- Mabelis A. A. (2003): Do *Formica* species (Hymenoptera: Formicidae) have a different attack mode? *Annales Zoologici* **53**: 667–668.
- Maeder A., Cherix D., Bernasconi Ch., Freitag A., Ellis S. (2016): Wood ant reproductive biology and social systems. In: Stockan J. A., Robinson E. J., Wood Ant Ecology and Conservation. *Cambridge University Press* ISBN-13: 9781107048331, pp. 37-50. DOI: [10.1017/CBO9781107261402.006](https://doi.org/10.1017/CBO9781107261402.006)
- Mäki-Petäys H., Brenn J. (2007): Genetic vulnerability of a remnant ant population. *Conservation Genetics* **8**: 427–435. DOI: [10.1007/s10592-006-9182-1](https://doi.org/10.1007/s10592-006-9182-1)
- Maňák V., Nordenhem H., Björklund N., Lenoir L., Nordlander G. (2013): Ants protect conifer seedlings from feeding damage by the pine weevil *Hylobius abietis*. *Agricultural and Forest Entomology* **15**: 98–105. DOI: [10.1111/j.1461-9563.2012.00597.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2012.00597.x)
- Maňák, V., Björklund, N., Lenoir, L. & Nordlander, G. (2015): The effect of red wood ant abundance on feeding damage by the pine weevil *Hylobius abietis*. *Agricultural and Forest Entomology*. **17**: 57–63. DOI: [10.1111/afe.12080](https://doi.org/10.1111/afe.12080)
- Mapový Portál KIMS Státnej prírody SR (2019). Elérhető online: <http://webgis.biomonitoring.sk/>
- Marikovský P. I. (1963): The ants *Formica sanguinea* as pillagers of *Formica rufa* Lin. nests. *Insectes Sociaux* **10**: 119–128. DOI: [10.1007/BF02336493](https://doi.org/10.1007/BF02336493)
- Markó B., Czechowski W. (2004): *Lasius psammophilus* Seifert and *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) on sand dunes: conflict and coexistence. *Annales Zoologici* **54**: 365–378. DOI: [10.3161/0003454043540909](https://doi.org/10.3161/0003454043540909)

- Markó B., Czechowski W. (2012): Space use, foraging success and competitive relationships in *Formica cinerea* (Hymenoptera Formicidae) on sand dunes in southern Finland. *Ethology Ecology & Evolution* **24**: 149–164. DOI: [10.1080/03949370.2011.634438](https://doi.org/10.1080/03949370.2011.634438)
- Markó B., Kiss K., Gallé L. (2004): Mosaic structure of ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in eastern Carpathian marshes: regional versus local scales. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **50**: 77–95.
- Martin, S. (2016): Colony and species recognition among the *Formica* ants. In: Stockan J. A., Robinson E. J., Wood Ant Ecology and Conservation. *Cambridge University Press* ISBN-13: 9781107048331, pp. 106–122. DOI: [10.1017/CBO9781107261402.006](https://doi.org/10.1017/CBO9781107261402.006)
- Mikó Á., Csóka Gy. (2016): A hangyák szerepe a magyarországi erdei ökoszisztémákban. In: Korda M.: Az erdőgazdálkodás hatása az erdők biológiai sokféleségére. Tanulmánygyűjtemény. *Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság* ISBN 978-615-5241-19-2, pp. 109–128.
- Mori A., Grasso D., Le Moli F. (2000): Raiding and foraging behavior of the blood-red ant, *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Insect Behavior* **13**: 421–437. DOI: [10.1023/A:1007766303588](https://doi.org/10.1023/A:1007766303588)
- Mousseau T. A. (1997): Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution* **51**: 630–632. DOI: [10.1111/j.1558-5646.1997.tb02453.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb02453.x)
- Nemzeti Élelmiszerlánc-biztonsági Hivatal Erdészeti Igazgatóság (2019). Elérhető online: <https://erdoterkep.nebih.gov.hu/> valamint http://www.nfk.gov.hu/erdeszeti_foosztaly_menu_116
- Niemelä J. (1997): Invertebrates and Boreal Forest Management. *Conservation Biology* **11**: 601–610. DOI: [10.1046/j.1523-1739.1997.06008.x](https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.06008.x)

- Offenberg J., Nielsen J. S., Damgaard V. (2019): Wood Ant (*Formica polyctena*) services and disservices in a danish apple plantation. *Sociobiology* **66**: 247–256. DOI: [10.13102/sociobiology.v66i2.4251](https://doi.org/10.13102/sociobiology.v66i2.4251)
- Ohashi M., Kilpeläinen J., Finér L., Risch A. C., Domisch T., Neuvonen S., Niemelä P. (2007): The effect of red wood ant (*Formica rufa* group) mounds on root biomass, density, and nutrient concentrations in boreal managed forests. *Journal of Forest Research* **12**: 113–119. DOI: [10.1007/s10310-006-0258-z](https://doi.org/10.1007/s10310-006-0258-z)
- Oksanen J., Blanchet F. G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlenn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Szoecs E., Wagner H. (2019): vegan: Community Ecology Package.
- Overbeck M., Schmidt M. (2012): Modelling infestation risk of Norway spruce by *Ips typographus* (L.) in the Lower Saxon Harz Mountains (Germany). *Forest Ecology and Management* **266**: 115–125. DOI: [10.1016/j.foreco.2011.11.011](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.011)
- Pamilo, P., Seppä, P., Helanterä, H. (2016): Population genetics of wood ants. In: Stockan J. A., Robinson E. J., Wood Ant Ecology and Conservation. *Cambridge University Press* ISBN-13: 9781107048331, pp. 51–80. DOI: [10.1017/CBO9781107261402.004](https://doi.org/10.1017/CBO9781107261402.004)
- Parmentier T., Dekoninck W., Wenseleers T. (2014): A highly diverse microcosm in a hostile world: a review on the associates of red wood ants (*Formica rufa* group). *Insectes Sociaux* **61**: 229–237 DOI: [10.1007/s00040-014-0357-3](https://doi.org/10.1007/s00040-014-0357-3)
- Pisarski B. (1973): Social structure of *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. (Hymenoptera: Formicidae) and its influence on morphology, ecology and ethology of the species. *Zoological Institute PAS*, pp. 134.
- Pisarski, B., Vepsäläinen, K. (1989): Competition hierarchies in ant communities (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici* **42**: 321–329.

- Pisarski B., Czechowski W. (1990): The course of artificial colonization of red wood ants in the Gorce National Park. *Memorabilia Zoologica* **44**: 37–46.
- Pisarski B., Czechowski W. (1994): Ways to reproductive success of wood ant queens. *Memorabilia Zoologica* **48**: 181–186.
- Punntila P. (1996): Succession, forest fragmentation, and the distribution of wood ants. *Oikos* **75**: 281–298. DOI: [10.2307/3546252](https://doi.org/10.2307/3546252)
- Punntila P., Kilpeläinen J. (2009): Distribution of mound-building ant species (*Formica* spp., Hymenoptera) in Finland: preliminary results of a national survey. *Annales Zoologici Fennici* **46**: 1–15. DOI: [10.5735/086.046.0101](https://doi.org/10.5735/086.046.0101)
- Punntila P., Niemelä P., Karhu K. (2004): The impact of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) on the structure of invertebrate community on mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*). *Annales Zoologici Fennici* **41**: 429–446.
- Purcell J., Pellissier L., Chapuisat M. (2015): Social structure varies with elevation in an Alpine ant. *Molecular Ecology* **24**: 498–507. DOI: [10.1111/mec.13042](https://doi.org/10.1111/mec.13042)
- Purcell J., Pirogan D., Avril A., Bouyarden F., Chapuisat M. (2016): Environmental influence on the phenotype of ant workers revealed by common garden experiment. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **70**: 357–367. DOI: [10.1007/s00265-015-2055-1](https://doi.org/10.1007/s00265-015-2055-1)
- R Core Team (2019) R: A Language and Environment for Statistical Computing. Elérhető online: <https://www.R-project.org/>
- Reznikova Z., Dorosheva H. (2004): Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioural patterns of ground beetles (Carabidae). *Pedobiologia* **48**: 15–21. DOI: [10.1016/j.pedobi.2003.06.002](https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2003.06.002)

- Risch A. C., Jurgensen M. F., Schütz M., Page-Dumroese D. S. (2005): The Contribution of Red Wood Ants to Soil C and N Pools and CO₂ Emissions in Subalpine Forests. *Ecology* **86**: 419–430. DOI: [10.1890/04-0159](https://doi.org/10.1890/04-0159)
- Risch, A., Ellis, S., Wiswell, H. (2016): Where and why? Wood ant population ecology. In: Stockan J. A., Robinson E. J., Wood Ant Ecology and Conservation. *Cambridge University Press* ISBN-13: 9781107048331, pp. 81–105. DOI: [10.1017/CBO9781107261402.005](https://doi.org/10.1017/CBO9781107261402.005)
- Robinson E. J. H., Tofilski A., Ratnieks F. L. W. (2008): The use of native and non-native tree species for foraging and nesting habitat by the wood-ant *Formica lugubris* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* **11**: 1–7.
- Robinson N. A., Robinson E. H. J. (2014): Myrmecophiles and other invertebrate nest associates of the red wood ant *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae) in North-west England. *British Journal of Entomology & Natural History* **26**: 67–89.
- Robinson E. J. H., Stockan J., A., Iason G. R. (2016): Wood ants and their interaction with other organisms. In: Stockan J. A., Robinson E. J., Wood Ant Ecology and Conservation. *Cambridge University Press* ISBN-13: 9781107048331, pp. 177–206. DOI: [10.1017/CBO9781107261402.004](https://doi.org/10.1017/CBO9781107261402.004)
- Robinson E. J. H., Stockan, J. A. (2016): Future directions for wood ant ecology and conservation In: Stockan J. A., Robinson E. J., Wood Ant Ecology and Conservation. *Cambridge University Press* ISBN-13: 9781107048331, pp. 177–206. DOI: [10.1017/CBO9781107261402.004](https://doi.org/10.1017/CBO9781107261402.004)
- Rosengren R. (1986): Competition and coexistence in an insular ant community: a manipulation experiment (Hymenoptera: Formicidae). *Annales Zoologici Fennici* **23**: 297–302.

- Rosengren R., Vespäläinen K., Wourenrie H. (1979): Distribution, nest densities, and ecological significance of wood ants (the *Formica rufa* group) in Finland. *Bulletin O.I.L.B. SROP*. **II-3**: 181–213.
- Rosumek F. B., Silveira F. A. O., Neves F. de S., Barbosa N. P. de U., Diniz L., Oki Y., Pezzini F., Fernandes G. W., Cornelissen T. (2009): Ants on plants: a meta-analysis of the role of ants as plant biotic defenses. *Oecologia* **160**: 537–549. DOI: [10.1007/s00442-009-1309-x](https://doi.org/10.1007/s00442-009-1309-x)
- Rubashko G. E., Khanina L. G., Smirnov V. E. (2011): The Dynamics of Vegetation on and around *Formica rufa* Nests. *Entomological Review* **91**: 169–176. DOI: [10.1134/S0013873811020059](https://doi.org/10.1134/S0013873811020059)
- Russell L. (2019): emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.4.2. Elérhető online: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Rutkowski T., Maák I., Vepsäläinen K., Trigos-Peral G., Stephan W., Wojtaszyn G., Czechowski W. (2019): Ants trapped for years in an old bunker; survival by cannibalism and eventual escape. *Journal of Hymenoptera Research* **72**: 177–184. DOI: [10.3897/jhr.72.38972](https://doi.org/10.3897/jhr.72.38972)
- Samson D. A., Rickart E. A., Gonzales P. C. (1997): Ant Diversity and Abundance along an Elevational Gradient in the Philippines. *Biotropica* **29**: 349–363. DOI: [10.1111/j.1744-7429.1997.tb00436.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.1997.tb00436.x)
- Sanders N. J. (2002): Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* **25**: 25–32. DOI: [10.1034/j.1600-0587.2002.250104.x](https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2002.250104.x)
- Sanders N. J., Moss J., Wagner D. (2003): Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology & Biogeography* **12**: 93–102. DOI: [10.1046/j.1466-822X.2003.00324.x](https://doi.org/10.1046/j.1466-822X.2003.00324.x)

- Savolainen R. (1990): Colony success of the submissive ant *Formica fusca* within territories of the dominant *Formica polyctena*. *Ecological Entomology* **15**: 79–85. DOI: [10.1111/j.1365-2311.1990.tb00786.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1990.tb00786.x)
- Savolainen R. (1991): Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **28**: 1–7. DOI: [10.1007/BF00172132](https://doi.org/10.1007/BF00172132)
- Savolainen R., Vepsäläinen K. (1988): A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* **51**: 135–155. DOI: [10.2307/3565636](https://doi.org/10.2307/3565636)
- Savolainen R., Vepsäläinen K. (1989): Niche Differentiation of Ant Species within Territories of the Wood Ant *Formica polyctena*. *Oikos* **56**: 3–16. DOI: [10.2307/3566082](https://doi.org/10.2307/3566082)
- Savolainen R., Vepsäläinen K., Wuorenrinne H. (1989): Ant assemblages in the taiga biome: testing the role of territorial wood ants. *Oekologia* **81**: 481–486. DOI: [10.1007/BF00378955](https://doi.org/10.1007/BF00378955)
- Schelhaas M-J., Nabuurs G-J., Schuck A. (2003): Natural disturbances in the European forests in the 19th and 20th centuries. *Global Change Biology* **9**: 1620–1633. DOI: [10.1046/j.1529-8817.2003.00684.x](https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2003.00684.x)
- Schlyte F., Anderbrandt O. (1993): Competition and niche separation between two barkbeetles: existence and mechanisms. *Oikos* **68**: 437–47. DOI: [10.2307/3544911](https://doi.org/10.2307/3544911)
- Schowalter TD (2012): Ecology and management of bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in southern pine forests. *Journal of Integrated Pest Management* **3**: A1–A7. DOI: [10.1603/IPM11025](https://doi.org/10.1603/IPM11025)

- Seeger J., Filser J. (2008): Bottom-up down from the top: Honeydew as a carbon source for soil organisms. *European Journal of Soil Biology* **44**: 483–490. DOI: [10.1016/j.ejsobi.2008.07.008](https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2008.07.008)
- Seidl R., Schelhaas M.-J., Lexer M. J. (2011): Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology* **17**: 2842–2852. DOI: [10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02452.x)
- Seifert B. (2007): Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. *Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft*, p. 368.
- Seifert B. (2018): The Ants of Central and North Europe. *Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft* ISBN: 9783936412079, pp. 299–332.
- Shiroto A., Satoh T., Hirota T. (2011): The importance of workers for queen hibernation survival in *Camponotus* ants. *Zoological Science* **28**: 327–331. DOI: [10.2108/zsj.28.327](https://doi.org/10.2108/zsj.28.327)
- Skaldina O., Sorvari J. (2017): Wood ant colouration as an ecological indicator for the level of disturbance in managed coniferous forests. *Ecological Indicators* **72**: 444–451. DOI: [10.1016/j.ecolind.2016.08.039](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.08.039)
- Skinner G. J. (1980): Territory, trail structure and activity patterns in the wood-ant, *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae) in limestone woodland in North-West England. *Journal of Animal Ecology* **49**: 381–394. DOI: [10.2307/4253](https://doi.org/10.2307/4253)
- Skinner G. J., Whittaker J. B. (1981): An experimental investigation of inter-relationships between the wood-ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores. *Journal of Animal Ecology* **50**: 313–326. DOI: [10.2307/4047](https://doi.org/10.2307/4047)
- Sondej I., Domisch T., Finér L., Czechowski W. (2018): Wood ants in the Białowieża Forest and factors affecting their distribution. *Annales Zoologici Fennici* **55**: 103–114. DOI: [10.5735/086.055.0110](https://doi.org/10.5735/086.055.0110)

- Sorvari J. (2009): Foraging distances and potentiality in forest pest insect control: an example with two candidate ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* **12**: 211–215.
- Sorvari, J. (2016): Threats, conservation and management. In: Stockan J. A., Robinson E. J., Wood Ant Ecology and Conservation. *Cambridge University Press* ISBN-13: 9781107048331. pp. 264–286. DOI: [10.1017/CBO9781107261402.013](https://doi.org/10.1017/CBO9781107261402.013)
- Sorvari J., Hakkarainen H. (2005): Deforestation reduces nest mound size and decreases the production of sexual offspring in the wood ant *Formica aquilonia*. *Annales Zoologici Fennici* **42**: 259–267.
- Sorvari J., Hakkarainen H. (2007a): Forest clearing and sex ratio in forest-dwelling wood ant *Formica aquilonia*. *Naturwissenschaften* **94**: 392–395. DOI: [10.1007/s00114-006-0201-3](https://doi.org/10.1007/s00114-006-0201-3)
- Sorvari J., Hakkarainen H. (2007b): Wood ants are wood ants: deforestation causes population declines in the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Ecological Entomology* **32**: 707–711. DOI: [10.1111/j.1365-2311.2007.00921.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00921.x)
- Sorvari J., Hakkarainen H. (2009): Forest clear-cutting causes small workers in the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Annales Zoologici Fennici* **46**: 431–438. DOI: [10.5735/086.046.0604](https://doi.org/10.5735/086.046.0604)
- Sorvari J., Hakkarainen H., Rantala M. (2008a): Immune defense of ants is associated with changes in habitat characteristics. *Environmental Entomology* **37**: 51–56. DOI: [10.1093/ee/37.1.51](https://doi.org/10.1093/ee/37.1.51)
- Sorvari J., Theodora P., Turillazzi S., Hakkarainen H., Sundström L. (2008b): Food resources, chemical signaling, and nest mate recognition in the ant *Formica aquilonia*. *Behavioral Ecology* **19**: 441–447. DOI: [10.1093/beheco/arm160](https://doi.org/10.1093/beheco/arm160)

- Sorvari J., Haatanen M-K., Vesterlund S-R. (2011): Combined effects of overwintering temperature and habitat degradation on the survival of boreal wood ant. *Journal of Insect Conservation* **15**: 727–731. DOI: [10.1007/s10841-010-9372-5](https://doi.org/10.1007/s10841-010-9372-5)
- Sorvari J., Huhta E., Hakkarainen H. (2014): Survival of transplanted nests of the red wood ant *Formica aquilonia* (Hymenoptera: Formicidae): the effects of intraspecific competition and forest clear-cutting. *Insect Science* **21**: 486–492. DOI: [10.1111/1744-7917.12043](https://doi.org/10.1111/1744-7917.12043)
- Stabentheiner A., Pressl J., Papst T., Hrassnigg N., Crailsheim K. (2003): Endothermic heat production in honeybee winter clusters. *Journal of Experimental Biology* **206**: 353–358. DOI: [10.1242/jeb.00082](https://doi.org/10.1242/jeb.00082)
- Stockan J. A., Robinson E. J. (2016): Wood Ant Ecology and Conservation. *Cambridge University Press* ISBN-13: 9781107048331.
- Stockan, J., Robinson, E., Trager, J., Yao, I., Seifert, B. (2016). Introducing wood ants: Evolution, phylogeny, identification and distribution. In: Stockan J. A., Robinson E. J., Wood Ant Ecology and Conservation. *Cambridge University Press* ISBN-13: 9781107048331, pp. 1–36. DOI: [10.1017/CBO9781107261402.002](https://doi.org/10.1017/CBO9781107261402.002)
- Stuble K. L., Jurić 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.
- Stukalyuk S. V. (2015): Structure of the Ant Assemblages (Hymenoptera, Formicidae) in the Broad-Leaved Forests of Kiev. *Entomological Review* **95**: 370–387. DOI: [10.1134/S0013873815030094](https://doi.org/10.1134/S0013873815030094)
- Torres-Romero E. J., Morales-Castilla I., Olalla-Tárraga M. Á. (2016): Bergmann's rule in the oceans? Temperature strongly correlates with global interspecific patterns of body size

- in marine mammals. *Global Ecology and Biogeography* **25**: 1206–1215. DOI: [10.1111/geb.12476](https://doi.org/10.1111/geb.12476)
- Trigos-Peral G., Juhász O., Kiss P. J., Módra G., Tenyér A., Maák I. E. (bírálat alatt): Wood ants: important components of the forest "immunity system" *Scientific Reports* DOI: [10.21203/rs.3.rs-200088/v1](https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-200088/v1)
- Tsikakos A., Karanikola P., Papageorgiou A. C. (2016): Distribution and physical traits of red wood ant mounds in a managed Rhodope Mountains forest. *Environmental Monitoring and Assessment* **188**: 436. DOI: [10.1007/s10661-016-5398-9](https://doi.org/10.1007/s10661-016-5398-9)
- Väänänen S., Vepsäläinen K., Savolainen, R. (2010): Indirect effects in boreal ant assemblages: territorial wood ants protect potential slaves against enslaving ants. *Annales Zoologici* **60**: 57–67. DOI: [10.3161/000345410X499524](https://doi.org/10.3161/000345410X499524)
- Vandegheuchte M. L., Wermelinger B., Fraefel M., Baltensweiler A., Düggelin Ch., Brändli U-B., Freitag A., Bernasconi Ch., Cherix D., Risch A. C. (2017): Distribution and habitat requirements of red wood ants in Switzerland: Implications for conservation. *Biological Conservation* **212**: 366–375. DOI: [10.1016/j.biocon.2017.06.008](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.008)
- Venables W. N., Ripley B. D. (2002): Modern Applied Statistics with S Fourth Edition. *Springer* ISBN 0-387-95457-0.
- Vepsäläinen K., Wuorenrinne H. (1978): Ecological effects of urbanization on the mound-building *Formica* l. species. *Memorabilia Zoologica* **29**: 191–202.
- Vepsäläinen K.; Pisarski B. (1981): The taxonomy of the *Formica rufa* group: chaos before order. *Systematics Association* **19**: 27–36.
- Vepsäläinen K., Savolainen R. (1990): The effect of interference by Formicine ants on the foraging of *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology* **59**: 643–654. DOI: [10.2307/4886](https://doi.org/10.2307/4886)

- Vepsäläinen K., Savolainen R., Tiainen J. Vilén J. (2000): Successional changes of ant assemblages after ditching of bogs. *Annales Zoologici Fennici* **37**: 135–149.
- Warrington S., Whittaker J. B. (1985): An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by *Formica rufa* predation on sycamore (*Acer pseudoplatanus*) i. Lepidoptera larvae. *Journal of Applied Ecology* **22**: 775–785. DOI: [10.2307/2403230](https://doi.org/10.2307/2403230)
- Way M. J., Khoo K. C. (1992): Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology* **37**: 479–503. DOI: [10.1146/annurev.en.37.010192.002403](https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.002403)
- Wermelinger B. (2004): Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*- a review of recent research. *Forest Ecology and Management* **202**: 67–82. DOI: [10.1016/j.foreco.2004.07.018](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.07.018)
- Wheeler W. M. (1911): The ant-colony as an organism. *Journal of Morphology* **22**: 307–325.
- Wickham H. (2016): ggplot2: Elegant graphics for data analysis. *Springer-Verlag*.
- Wilson E. O., Hölldobler B. (1994): Journey to the ants: a story of scientific exploration. *Harvard University Press* ISBN: 9780674485266, pp. 123–155, 191–204.
- Wilson E. O., Hölldobler B. (2005): The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**: 7411–7414. DOI: [10.1073/pnas.0502264102](https://doi.org/10.1073/pnas.0502264102)
- Wilson E.O., Hölldobler B. (2008): The superorganism: the beauty, elegance, and strangeness of insect societies. *W. W. Norton & Company* ISBN: 978-0-393-06704-0, pp. 3–10.
- Yu T. L., Wang D. L., Busam M., Deng Y. H. (2019): Altitudinal variation in body size in *Bufo minshanicus* supports Bergmann's rule. *Evolutionary Ecology* **33**: 449–460. DOI: [10.1007/s10682-019-09984-1](https://doi.org/10.1007/s10682-019-09984-1)

Zamora-Camacho F. J., Reguera S., Moreno-Rueda G. (2014): Bergmann's Rule rules body size in an ectotherm: heat conservation in a lizard along a 2200-metre elevational gradient. *Journal of Evolutionary Biology* **27**: 2820–2828. DOI: [10.1111/jeb.12546](https://doi.org/10.1111/jeb.12546)

Żihorski M. (2010): Distribution of red wood ants (Hymenoptera: Formicidae) in the clear-cut areas of a managed forest in Western Poland. *Journal of Forest Research* **15**: 145–148. DOI: [10.1007/s10310-009-0161-5](https://doi.org/10.1007/s10310-009-0161-5)

8. Összefoglaló

8.1. Áttekintés, és célkitűzések

Az erdei vöröshangya fajcsoport (*Formica rufa* csoport) tagjai környezetük minden szintjére hatással levő kulcs és élőhelymérnök fajok. Fészkeik körül befolyásolják a talajt, a növény- és ízeltlábú-közösséget, valamint fészkeik belsejében gazdag mikrobiális és ízeltlábú közösségnek nyújtanak élőhelyet, emiatt fontos kutatási célpontok. A szuperorganizmus elmélete alapján a kolónia képezi az egyedet, az általuk épített fészkekstruktúra a test megfelelője, a fészken belül élő kolónia tagok pedig az egyes sejteknek feleltethetőek meg. Ezek alapján a vöröshangya fészkek mérete a kolónia nagyságát és életképességét tükrözi. Továbbá a szuperorganizmus elmélet lehetővé teszi a Bergmann szabály érvényességének vizsgálatát a vöröshangya fészekméret változások nyomon követésével egy földrajzi szélességi és tengerszint feletti magassági gradiens mentén. A Bergmann szabály szerint egy élőlény testmérete a hőmérséklet csökkenésével arányosan növekszik. Ilyen hőmérséklet csökkenés a nagyléptékű gradiensek mentén globálisan tapasztalható a földrajzi szélesség növekedésével az Egyenlítőtől a Sarkokig, vagy a tengerszint feletti magasság növekedésével is megfigyelhető.

1. Ezek alapján feltételeztük, hogy a nagy- (földrajzi szélességi és tengerszint feletti magassági gradiens) és kisléptékű (a fészkek körül elhelyezkedő fák távolsága és átmérője) környezeti tényezők befolyásolják az erdei vöröshangyák fészekméretét.

Az erdei vöröshangya fajcsoport tagjai tülevelű és a kevert tülevelű erdőkhez kötődnek. Dombfészkeiket főként tülevelekből építik, valamint a fertőzésekkel szemben a fészekanyag sterilizálásához fenyőgyantát alkalmaznak. Fő szénhidrátforrásuk is elsősorban a tülevelű fákon található levéltetű kolóniáktól származik. Az antropogén klímaváltozás hatására az erdőket sújtó biotikus és abiotikus káresetek száma növekszik. Ennek következtében a tülevelű erdők visszaszorulóban vannak, ezzel együtt pedig az erdei vöröshangyáknak legkedvezőbb

élőhelytípus is. Megfelelő élőhely hiányában az erdei vöröshangyák életképessége csökken, kolóniáik és fészekstruktúrájuk változásokon mehet át.

2. Ezek alapján feltételeztük, hogy a túlevelű fajok hiánya (tarvágás, lombhullató erdő) hatással van az erdei vöröshangyák fészekméretére és kolónia szerkezetére.

Táplálékkeresési szokásaik révén hatással vannak más ragadozó ízeltlábúak (futóbogarak, farkaspók) elterjedésére és mozgásmintázatára, de befolyásolhatják egyes madarak fészkelési és táplálkozási szokásait is. Fehérje fogyasztásuk csökkenti a herbivór nyomást a növényeken. Például a Skandináv országokban számos lepkehernyó gradációjának negatív hatásait csökkentették sikeresen a territóriumukon belül. A vöröshangyák jelenléte a magoncok biztonságosabb fejlődését is biztosíthatja. Ezzel szemben védelmezik a szénhidrátforrást biztosító levéltetű kolóniákat, mely növelheti a levéltetű nyomást a fákon és magoncaikon, továbbá a fészkeik közvetlen közeléből kigyomláthatják a számukra alkalmatlan növényeket. Az erdei vöröshangyák bizonyítottan alkalmasak bizonyos herbivórok elleni biológiai védekezésre.

3. Ezek alapján feltételeztük, hogy az erdei vöröshangyák jelenléte befolyásolja az erdő egészségügyi állapotát és kolóniái alkalmasak egyes gradációt mutató fajokkal szembeni biológiai védekezésre.

Az erdei vöröshangya fajcsoport tagjai erősen territoriális viselkedésűek. A kompetitív hierarchiában elfoglalt magas pozíciójuknak köszönhetően a hierarchia minden szintjére hatást gyakorolnak. Más territoriális fajokat kiszorítanak saját területükről, az alacsonyabb szinteken lévő encounter és szubmisszív fajok elterjedését pedig erősen befolyásolják. Ugyanakkor az egyes fajok eltérő kolónia szerveződési formái miatt hangyaközösségre gyakorolt hatásukban is különbségek lehetnek.

4. Ezen különbségek miatt feltételeztem, hogy ugyanazon élőhelyen élő két vöröshangya faj (*F. polyctena* és *F. rufa*) kolóniái a fészkeikhez közeli területeken eltérő módon

befolyásolják más hangyafajok előfordulását, de hatásuk függ a kolóniáik méretétől és a tőlük való távolságtól.

8.2. Alkalmazott módszerek

A nagy- és kisléptékű környezeti tényezők hatásainak teszteléséhez és biológiai védekezésre való alkalmasságuk megvizsgálásához 12 közép-európai területen jelöltünk ki 3-3 erdőfoltot, melyek mérete (150 × 150 m) jól reprezentálta a vöröshangyák átlagos territórium méretét. Ezekben a foltokban felvételezésre kerültek a vöröshangya kolóniák jellegzetes paramétereit (fészekméret, keresőútvonalak, fészek árnyékolásában szerepet játszó fák tulajdonságai). Emellett az erdők állapotfelmérése is megtörtént a biotikus és abiotikus károkat szenvedett fák feljegyzésével (kár jellege, fa faja, állapota, helyzete és mérete).

A tűlevelű fajok hiányának hatásait egy esettanulmány keretében mértük fel a Mátra-hegységben. Vizsgálatunkban egy nemrég (2016) tarvágáson átesett területen és egy cseres-tölgyes erdőben kiválasztott mintavételi foltokat hasonlítottunk össze egy kevert tűlevelű erdőben található referencia folttal. A vöröshangya kolóniák tulajdonságait és életképességét a Bergmann szabály vizsgálatokor alkalmazott módon térképeztük fel.

Az erdei vöröshangyák közösségformáló szerepének a vizsgálatához a Białowieża Erdőben (Lengyelország) 10-10 *F. rufa* és *F. polyctnea* fészkek került kiválasztásra. A vizsgálat során felvételezésre kerültek a vöröshangya fészekméretek, valamint azoktól 10-20-30 m távolságban, mind a négy égtáj irányába, 10 m²-es foltokban a territóriumokon belül található hangyaközösség fészektérképezése (más hangyafajok fészkeinek jelenléte, helyzete és faji besorolása).

8.3. Eredmények és megvitatásuk

Vizsgálataink során az erdei vöröshangya fészekméretek szignifikáns növekedését tapasztaltuk a déli vizsgálati régióktól észak felé haladva. Ezen eredményünk összhangban van a Bergmann

szabállyal. Ugyanakkor nem tapasztaltunk fészekméret növekedést a magasabb tengerszint feletti magasság irányába. A különböző válaszreakciót az okozta, hogy a vöröshangyák fészekméretét a hőmérséklet mellett, leginkább a besugárzás határozta meg, mely jelentős csökkenést mutatott az északi szélességi körök felé haladva, viszont nem mutatott jelentős változást a tengerszint feletti magasság változásával. A besugárzás fontosságát más kutatások is alátámasztják, hiszen kimutatták, hogy a dombfészek kialakítása is elősegíti a minél nagyobb besugárzás mennyiség összegyűjtését, valamint a dolgozók szükség esetén „napozással” gyűjtik össze a besugárzás energiáját, majd a fészek belsejében azt hő formájában leadva alakítják ki az optimális fészekhőmérsékletet. A besugárzás csökkenésével a fészekméret meghatározásában előtérbe került a kisléptékű lokális környezeti tényezők befolyásoló hatása, mint a fák árnyékolása, mely tovább csökkentheti a fészkeket érő besugárzás mennyiségét. Úgy tűnik, hogy a fészkek elhelyezkedését főként az optimális besugárzás mennyisége határozza meg, így a déli területekhez képest a lengyelországi területeken a vöröshangya fészkek az erdőben a fáktól távolabb helyezkedtek el, hogy minél kisebb árnyékoló hatást fejtsenek ki a környező fák. A fák árnyékoló hatásnak optimalizálását a bükki műszeres besugárzás mérés, valamint más kutatások is megerősítik.

Az erdei vöröshangyák sokrétű, közösségben betöltött szerepüket túlevelű, vagy vegyes-túlevelű erdőségeken töltik be. Lombhullató erdőkben ritkán fordulnak elő, és ha jelen is vannak, életképességük megváltozik, pl. föld alatti fészket építenek a dombfészkek helyett. Vizsgálatunk során is a fészekméretek csökkenését tapasztaltuk a referencia folthoz képest, és a túlevelű fajoktól mentes területeken az évek között is. A tarvágás során a fészkek feldarabolódtak, a keresőútvonalak megrövidültek a megemelkedett fészkek közötti kapcsolat-számnak köszönhetően. A cseres-tölgyes erdőfoltban a fészkek alakja megváltozott, nyújtottabb és laposabb lett a fészkek stabilitását biztosító túlevelek hiányában. A megfelelő levéltetű kolóniák nélkül főleg a csertölgyet látogatták táplálékszerzés céljából, hozzájuk

jelentősen hosszabb, de kevesebb útvonal vezetett. Feltételeztük, hogy a fenyőgyanta helyettesítésére is szolgálhat a csertölgyek csersav tartalma, ennek megerősítéséhez viszont további vizsgálatok szükségesek.

Az erdei vöröshangya fészkek denzitásának növekedésével szignifikánsan csökkent a szú fajok (*Ips* spp.) által károsított fák száma. Ez alátámasztja hipotézisünket, mi szerint a vöröshangyák alkalmasak egyes gradációra hajlamos kártevő fajok elleni biológiai védekezésre, ezzel tovább bővítve eddigi ismereteinket a vöröshangyák biológiai védekezési potenciáljáról. A vöröshangyák emellett a szú fajok (*Ips* spp.) általi fertőzés „melléktermékeként” fellépő gombás fertőzéseket is csökkenthetik. Ugyanakkor a vöröshangyák jelenléte nem befolyásolta jelentősen a gradációt nem mutató bogárfajok (cincér és díszbogár) hatását. A fentiekre a denzitásfüggő preferencia szolgál magyarázatul, mely jelenség nagyban segíti a védekezést a gradációt mutató erdőkártévők ellen.

Az erdei vöröshangya fajcsoport tagjai ugyan mind territoriális viselkedést mutatnak, a környezetükben élő hangyafaunára kifejtett hatásuk eltérő lehet. A Białowieża Erdőben a *F. rufa* és a *F. polyctena* territóriumán belül más alárendelt hangyafajok fészkeloszlása egyformán egyenletes volt, annak ellenére, hogy a *F. rufa* fészkei jelentősen kisebbek voltak. Ezek alapján úgy tűnik, hogy a *F. rufa* kisebb fészekméret mellett erősebb hatást fejt ki a hangyaközösségre. Ennek oka lehet, hogy a *F. rufa* egyfészkes rendszereket hozott létre a *F. polyctena* többfészkes rendszereivel szemben. Ez utóbbi stratégia a dolgozók alacsonyabb agresszivitásához vezet, ami az egyes kolónia alegységek közötti kapcsolat fennmaradását szolgálja, így biztosított a fészkek között folyamatos a dolgozó és királynő csere az egyfészkes rendszerekhez képest. A vöröshangyák territóriumán belül található más hangya fajok 90%-ban a *Myrmica* nemzetség képviselői voltak. A *Myrmica* fajok ilyen mértékű reprezentáltsága a *Formica* nemzetséghez képest eltérő keresési szokásaiknak, hőmérsékleti preferenciájuknak és

kisebb kolónia, valamint dolgozó méretüknek köszönhető. Emellett a *Myrmica* fajok gazdag táplálékforráshoz juthatnak a vöröshangya tetemek formájában.

Az erdei vöröshangya fajcsoport tagjai az északi félteke palearktikus régiójának kulcs fajai, fennmaradásuk azonban veszélyeztetett. A fajcsoport megőrzése érdekében a tarvágásos erdészeti kezelések előtt a vöröshangya fészkek áttelepítésére lenne szükség kevert-lombhullató erdőkbe. Ezen erdőkben a vöröshangya fajcsoport tagjai az erdő biológiai védelméhez és biológiai sokféleségéhez (pl. mürmekofilok védelme) is hozzájárulhatnak.

9. Summary

9.1. Overview and Aims

The members of the *Formica rufa* species group (commonly known as red wood ants) are keystone, ecosystem engineer and umbrella species therefore they have a great impact all around their habitat. They affect the soil composition, the flora and fauna around their nests, but also sustain a diverse microbial and invertebrate community within their nests. The volume of the nest mounds of the red wood ants is in close relation with the vitality of their colonies. Based on the superorganism theory, the ant colony can be viewed as an individual, the nest structure as the organism's body and the individuals within the colony as the cells of the body. The superorganism theory makes possible to test whether the nest size of the red wood ants follows Bergmann's rule across a latitudinal and altitudinal gradient. Bergmann's rule states that the body size of an organism grows with lowering temperature. Such a temperature gradient can be found from the Equator to the Poles or from lower altitudes towards mountainous areas.

1. Based on the former, we hypothesized that the nest size of red wood ants is affected by large- and small-scale environmental factors.

Red wood ants live in coniferous and mixed-coniferous forests. They use conifer needles to build their nest mounds and use resin to defend against fungal infections. Red wood ants prefer aphid colonies connected to coniferous trees as their main carbohydrate source. Anthropogenic climate change is one of the major threats that humanity has to face in the 21st century as it contributes to various environmental problems, such as extreme weather conditions (e.g., strong storms and frequent temperature changes) and pest outbreaks that affect negatively also the forests, especially coniferous ones. The habitat of red wood ants is the most affected by the consequences of antropogenic climate change that leads to constant habitat loss.

2. Based on this we hypothesized that the change in the red wood ant's primary habitat (clear-cutting, or deciduous forest conditions) will lead to a decrease in colony size but also alters the colony organisation and food searching habits of red wood ant colonies.

Red wood ants are the top predators of the invertebrate community within their habitat; therefore, they are affecting the abundance and diversity of many other invertebrate species involving also predator's like *Carabidae* and *Lycosidae*. They can also alter the nesting (e.g., birds) or feeding habits (e.g., rodents) of vertebrates. Their protein demand will lower the herbivore pressure of plants. For example, in Scandinavia, they are effectively used against caterpillar gradations. The red wood ants use aphid's honeydew as the most important carbohydrate source that can lead to elevated aphid pressure on the trees. However, as red wood ants protect their aphid colonies, they lower the herbivore pressure on seedlings, which contributes to faster seedling development. This territorial behaviour could help in defence against other biotic damages in coniferous forests.

3. Based on these characteristics, we hypothesized that red wood ants can be used as biological control agent against wood-boring beetles and fungi.

Red wood ants are territorial species being on the top of the competitive hierarchy of ants, therefore they affect other ant species from the lower tiers. Within their territory, they exclude other dominant species and have a strong pressure also on the occurrence of subordinate species. Moreover, *Formica rufa* and *F. polyctena* have different colony organisation: *F. rufa* is monogynous and monodomous, whereas *F. polyctena* polygynous and polydomous. These characteristics can lead to differences in colony organisation and different effects on other ant species.

4. Based on the former, we hypothesized that red wood ants have a different effect on the ant community living nearby their mound. Red wood ants exclude other dominant species from their territory and alter the distribution and abundance of subordinates.

9.2. Material and Methods

To test the effects of large- and small-scale environmental factors on the red wood ant colony size and the usefulness of the red wood ant presence against wood-boring beetle and fungi infestation, we chose 12 regions from three Central-European countries (Hungary, Slovakia, Poland). In each region, we chose three sampling plots in coniferous and mixed-coniferous forests with a size of 150×150 m, which is a good representation of a red wood ant territory. In the sampling plots, we noted the main parameters of the red wood ant colonies (nest size, trail system, tree characteristics around the nests which are important in its shading). Besides, within the sampling plots we also noted the location and number of trees affected by biotic and abiotic damages (type of damage, tree species, status, size of the tree).

We had an opportunity to test the effects of the absence of coniferous species (due to clear cutting or deciduous forest conditions) on the nest structure and colony organisation of *F. polyctena* in the Mátra Mountains (Hungary). For our study, we chose a freshly clear-cutted sampling plot (clear-cutting occurred one year before examination), a deciduous sampling plot (with *Quercus cerris*, *Q. petraea*, and *Carpinus betulus*) and compared them to a mixed-coniferous sampling plot (reference site). In the sampling plots, we noted the main parameters of the colonies and their surroundings (nest size, trail system, tree characteristics around the nests which are important in its shading).

To inspect the role of red wood ants in shaping the ant community in Białowieża Forest (Poland), we chose 10 nests of *F. rufa* and *F. polyctena*, respectively. We noted the red wood ant nest sizes and in the surrounding of each colony we placed 12 study plots situated along four transects in the direction of every quarter. Within study plots of 10 m^2 situated at 10-20-30 m from the red wood ant mounds we noted the presence of red wood ant workers (RWA \pm) and the nests (or workers) locations of other ant species.

9.3. Results and Discussion

We found that the red wood ant nest sizes increase with latitude. This finding is in accordance with our prediction and with the Bergmann's rule. However, we did not find such a relationship with altitude. Along the increasing latitude, besides temperature, the irradiation was the strongest determining factor of the changes in the nest size of red wood ants. The importance of irradiation is in accordance with other studies, which found that the half-ellipsoid shape of the nest mounds can absorb the irradiation in a very efficient way. The workers also collect the irradiation by "sunbathing" on the nest surface and later they emit the heat inside of the nest to maintain an ideal temperature within. With the decrease of irradiation, local environmental factors had a stronger role in nest size determination, such as the shading effect of trees around the nest. Because of this stronger local effect in the Northern regions (Poland plain), the nests were located further from the trees to be able to absorb as much irradiation as possible. This is also in accordance with our irradiation measurements from the Bükk Mountains, based on which the ants seem to be able to actively choose the location of their nests according to its insolation characteristics.

Red wood ants fulfil a community shaping role in their natural habitats, coniferous and mixed-coniferous forests. During our investigation, we found in accordance with our predictions that clear-cutting lowers the nest size of red wood ants and also changes their colony structure (smaller nests with elevated connections among them). In the deciduous forest, we found smaller nest sizes compared to our reference site and changed colony structure with longer but fewer foraging routes. Similarly to other studies, we also found a changed nest structure with a flatter but elongated shape. We also observed that red wood ants use *Q. cerris* trees as the main food search in the deciduous forest. We suspect that aphid colonies of the *Q. cerris* could be a good substitute for the aphid colonies of coniferous trees and perhaps tannin from *Q. cerris* can

be also a good disinfecting agent replacing the resin of coniferous trees. However, further investigations are needed.

The increasing number of red wood ant nests caused a significant decrease in the number of trees affected by bark beetles (*Ips* spp.). This is in accordance with our prediction that red wood ants can be used as biological control agents against bark beetle (*Ips* spp.) infections. Moreover, red wood ants had a slight negative effect also on fungal infections that are usually a side effect of bark beetle (*Ips* spp.) infection. However, red wood ants did not influence the proportion of trees affected by other wood-boring beetle species [such as longhorn beetles (Cerambycidae) and jewel beetles (Buprestidae)]. These species are less prone to gradations, which supports the density-dependent predation of red wood ants. We did not find any negative effect of the wood ant nest size on the proportion of trees affected by wood-boring beetles or fungi, and nor the latitude, nor the altitude and nor the forest age had an influence on the infestation rates.

In the Białowieża Forest (Poland), we found that *F. rufa* and *F. polycтена* have different nest sizes, but similar effects on the ant community near their mounds that contradict our prediction. Moreover, we found a quite even distribution of subordinate species within the territory of the two wood ant species, but also similar species occurrence and nest number of subordinates. This could be due to the colony structure of monogynous species that are more aggressive than polygynous ones. This could have resulted that *F. rufa*, regardless of its smaller colony size, had a similar effect on the ant community within their territories compared to *F. polycтена* that has a bigger colony size. The species that were found in the red wood ant territories belonged mostly to the *Myrmica* genus (90%). This can be because the *Myrmica* species have different life-history traits than the *Formica* species. The *Myrmica* colonies and workers are smaller in size, they search for food within the litter layer and prefer humid and cold habitats, whereas the species from the *Formica* genus have larger worker and colony size, they search for food above

the litter layer and are more thermophilic. Moreover, *Myrmica* species can utilize alternative food sources like red wood ant corpses, which can be a rich source of nutrition.

The members of the *Formica rufa* group are keystone species of the Palearctic region, however, their survival is periclitated. To protect this ecologically important species group, before clear-cutting the relocation of the nests would be advantageous into mixed deciduous-coniferous forests. This would be beneficial for the protection of this species group but also it would contribute to the biological protection of the forests and maintain its biodiversity (such as rich myrmecophilous fauna).

10. Függelék

Függelék 1. táblázat. A mintavételi területek makroklimatikus jellemzői (éves minimum, maximum és átlag hőmérséklet, átlagos havi csapadékmennyiség és besugárzás) délről észak felé haladva.

Mintavételi folt	t_{\min} (°C)	t_{\max} (°C)	t_{avg} (°C)	prec (mm)	srad (kJ m ⁻² day ⁻¹)
Ásotthalom 1	5,83	15,58	10,69	44,67	12874,50
Ásotthalom 2	5,83	15,58	10,69	44,67	12874,50
Ásotthalom 4	5,84	15,53	10,68	44,83	12863,08
Kiskunság 1	5,54	15,27	10,38	43,08	12425,75
Kiskunság 2	5,54	15,37	10,46	42,83	12366,92
Kiskunság 3	5,78	15,33	10,57	43,33	12608,42
Mátra 1	4,89	13,11	8,99	47,42	11836,75
Mátra 2	4,89	13,11	8,99	47,42	11836,75
Bükk 1	2,65	10,15	6,38	57,92	11566,33
Bükk 2	2,67	10,09	6,37	57,75	11581,58
Bükk 3	2,65	10,15	6,38	57,92	11566,33
Fátra 1	0,11	9,27	4,67	85,33	10843,83
Fátra 2	0,03	9,02	4,54	86,92	10868,58
Fátra 3	0,65	10,10	5,38	79,33	10898,67
Tátra 1	0,81	9,98	5,39	85,00	10624,33
Tátra 2	0,93	10,38	5,67	77,75	10666,83
Pieniny 1	2,36	11,40	6,88	81,50	10746,08

Mintavételi folt	t _{min} (°C)	t _{max} (°C)	t _{avg} (°C)	prec (mm)	srad (kJ m ⁻² day ⁻¹)
Pieniny 2	2,03	11,17	6,58	82,67	10745,58
Pieniny 3	1,74	10,70	6,23	85,17	10764,75
Gorce 1	1,24	9,97	5,61	99,50	10572,00
Gorce 3	1,42	10,52	5,97	91,67	10637,08
Świętokrzyska 1	3,53	11,89	7,71	49,67	10673,67
Świętokrzyska 2	3,51	11,81	7,65	50,17	10667,83
Świętokrzyska 3	3,54	11,94	7,75	49,25	10661,67
Kampinos 1	3,92	12,36	8,14	40,17	10392,50
Kampinos 3	3,91	12,32	8,12	40,33	10402,75
Kampinos 6	3,88	12,30	8,09	40,33	10417,08
Białowieża 1	2,83	10,60	6,71	50,25	10513,33
Białowieża 2	2,82	10,59	6,72	49,92	10552,08
Białowieża 3	2,87	10,60	6,73	49,83	10543,00
Koszalin 1	4,07	11,16	7,62	55,92	10052,58

Függelék 2. táblázat. A mintavételi foltok sarokpontjainak koordinátái délről észak felé haladva.

Mintavételi folt	1/Észak	1/Kelet	2/ Észak	2/Kelet	3/Észak	3/Kelet	4/Észak	4/Kelet
Ásotthalom 1	46° 12.917'	19° 46.967'	46° 12.950'	19° 46.867'	46° 12.888'	19° 46.789'	46° 12.852'	19° 46.894'
Ásotthalom 2	46° 12.833'	19° 46.767'	46° 12.767'	19° 46.700'	46° 12.816'	19° 46.607'	46° 12.883'	19° 46.673'
Ásotthalom 4	46° 13.929'	19° 44.593'	46° 13.967'	19° 44.490'	46° 13.893'	19° 44.443'	46° 13.856'	19° 44.545'
Kiskunság 1	47° 7.269'	19° 30.290'	47° 7.331'	19° 30.370'	47° 7.321'	19° 30.198'	47° 7.382'	19° 30.276'
Kiskunság 2	47° 10.858'	19° 27.039'	47° 10.791'	19° 26.969'	47° 10.808'	19° 27.134'	47° 10.742'	19° 27.064'
Kiskunság 3	46° 52.351'	19° 57.106'	46° 52.289'	19° 57.027'	46° 52.287'	19° 57.180'	46° 52.228'	19° 57.105'
Mátra 1	47° 49.637'	19° 58.497'	47° 49.663'	19° 58.607'	47° 49.550'	19° 58.555'	47° 49.590'	19° 58.655'
Mátra 2	47° 49.712'	19° 58.442'	47° 49.665'	19° 58.605'	47° 49.638'	19° 58.495'	47° 49.738'	19° 58.557'
Bükk 1	48° 4.860'	20° 30.160'	48° 4.780'	20° 30.138'	48° 4.773'	20° 30.258'	48° 4.852'	20° 30.280'
Bükk 2	48° 4.807'	20° 30.583'	48° 4.888'	20° 30.575'	48° 4.882'	20° 30.453'	48° 4.800'	20° 30.468'
Bükk 3	48° 4.798'	20° 30.437'	48° 4.880'	20° 30.428'	48° 4.878'	20° 30.308'	48° 4.797'	20° 30.317'
Fátra 1	48.882444°	19.211333°	48.881528°	19.209833°	48° 52.817'	19° 12.633'	48° 52.872'	19° 12.723'
Fátra 2	48° 52.553'	19° 11.847'	48° 52.475'	19° 11.868'	48° 52.580'	19° 11.962'	48° 52.503'	19° 11.978'
Fátra 3	48° 52.312'	19° 11.647'	48° 52.352'	19° 11.538'	48° 52.272'	19° 11.515'	48° 52.232'	19° 11.618'
Tátra 1	49° 19.539'	20° 9.238'	49° 19.464'	20° 9.288'	49° 19.484'	20° 9.410'	49° 19.560'	20° 9.358'
Tátra 2	49° 21.235'	19° 43.392'	49° 21.272'	19° 43.280'	49° 21.192'	19° 43.303'	49° 21.185'	19° 43.416'
Pieniny 1	49° 26.151'	20° 25.389'	49° 26.134'	20° 25.269'	49° 26.057'	20° 25.289'	49° 26.072'	20° 25.411'
Pieniny 2	49° 26.020'	20° 22.672'	49° 26.016'	20° 22.794'	49° 26.100'	20° 22.683'	49° 26.094'	20° 22.809'
Pieniny 3	49° 25.328'	20° 20.907'	49° 25.407'	20° 20.879'	49° 25.391'	20° 20.758'	49° 25.315'	20° 20.785'
Gorce 1	49° 31.216'	20° 13.970'	49° 31.153'	20° 14.046'	49° 31.183'	20° 13.850'	49° 31.121'	20° 13.931'
Gorce 3	49° 29.390'	20° 7.811'	49° 29.379'	20° 7.934'	49° 29.456'	20° 7.979'	49° 29.468'	20° 7.853'
Świętokrzyska1	50° 53.216'	21° 5.674'	50° 53.162'	21° 5.764'	50° 53.151'	21° 5.600'	50° 53.095'	21° 5.692'
Świętokrzyska2	50° 52.782'	21° 6.022'	50° 52.784'	21° 6.150'	50° 52.862'	21° 5.993'	50° 52.863'	21° 6.122'

Mintavételi folt	1/Észak	1/Kelet	2/ Észak	2/Kelet	3/Észak	3/Kelet	4/Észak	4/Kelet
Świętokrzyska3	50° 52.876'	21° 5.802'	50° 52.945'	21° 5.870'	50° 52.926'	21° 5.702'	50° 52.994'	21° 5.769'
Kampinos 1	52° 21.684'	20° 47.563'	52° 21.645'	20° 47.678'	52° 21.611'	20° 47.505'	52° 21.576'	20° 47.625'
Kampinos 3	52° 21.643'	20° 46.962'	52° 21.642'	20° 47.093'	52° 21.722'	20° 47.090'	52° 21.725'	20° 46.938'
Kampinos 6	52° 21.930'	20° 46.341'	52° 21.853'	20° 46.300'	52° 21.826'	20° 46.427'	52° 21.902'	20° 46.468'
Białowieza 1	52° 41.891'	23° 53.477'	52° 41.881'	23° 53.609'	52° 41.802'	23° 53.598'	52° 41.811'	23° 53.467'
Białowieza 2	52° 42.263'	23° 53.591'	52° 42.259'	23° 53.728'	52° 42.179'	23° 53.739'	52° 42.184'	23° 53.607'
Białowieza 3	52° 42.516'	23° 54.830'	52° 42.519'	23° 54.697'	52° 42.600'	23° 54.680'	52° 42.598'	23° 54.815'
Koszalin 1	54° 4.179'	16° 32.100'	54° 4.172'	16° 32.239'	54° 4.259'	16° 32.105'	54° 4.253'	16° 32.243'

Függelék 3. táblázat. A vizsgálati foltok tengerszint feletti magasság szerinti beosztása délről észak felé haladva.

Mintavételi folt	tszf. min. (m)	tszf. átl. (m)	tszf. max. (m)	Magas/alacsony
Ásotthalom 1	115	117	119	0
Ásotthalom 2	115	117	118	0
Ásotthalom 4	120	122	123	0
Kiskunság 1	140	142	143	0
Kiskunság 2	123	124	126	0
Kiskunság 3	101	103	104	0
Mátra 1	316	339	350	1
Mátra 2	326	348	360	1
Bükk 1	775	786	800	1
Bükk 2	775	786	803	1
Bükk 3	779	793	810	1
Fátra 1	926	954	972	1
Fátra 2	790	826	861	1
Fátra 3	785	846	883	1
Tátra 1	802	805	807	1
Tátra 2	744	785	781	1
Pieniny 1	521	551	602	1
Pieniny 2	575	614	640	1
Pieniny 3	617	645	661	1
Gorce 1	755	793	816	1
Gorce 3	681	702	731	1
Świętokrzyska 1	275	297	313	0
Świętokrzyska 2	273	395	306	0
Świętokrzyska 3	275	288	302	0
Kampinos 1	78	87	95	0
Kampinos 3	87	93	98	0
Kampinos 6	84	85	87	0
Białowieza 1	179	183	184	0
Białowieza 2	178	184	187	0
Białowieza 3	166	171	177	0
Koszalin 1	84	96	104	0

Függelék 4. táblázat. A Mátra vizsgálati területen található kolóniák keresőútvonal paraméterei és keresési preferenciái.

Fészekszám	Keresőútvonalak száma	Átlagos hosszúság (m)	Min. hossz (m)	Max. hossz (m)	<i>Quercus cerris</i>
MA1.1	53	25,97	5,2	69,6	n/a
MA1.2	11	8,96	5,21	14,58	n/a
MA1.3	7	7,32	2,29	11,61	n/a
MA1.4	48	20,31	0,62	48,36	40
MA1.5	20	21,9	5,46	44,8	12
MA1.6	7	7,14	2,74	16,11	0
MA1.7	1	1,76	1,76	1,76	0
MA1.8	16	12,93	3,91	23,91	16
Cc1	34	18,62	3,03	31,38	30
Cc2	9	5,13	1,78	14,7	8
Cc3	4	5,75	2,08	7,64	n/a
Cc4	17	12,73	3,69	23,52	15
Cc5	9	6,71	2,6	16,13	3
Cc6	22	13,42	2,15	24,81	19
Cc7	8	2,57	2,44	5,22	n/a
Cc8	15	11,13	1,63	32,6	9
Cc9	12	12,2	7,34	19,01	8
Cc10	6	7,06	3,48	11,82	4
Cc11	5	2,68	1,59	4,01	n/a
Cc12	19	10,42	2,54	22,09	16
Cc13	4	8,19	4,61	12,99	2
Cc14	9	5,6	2,76	9,71	6

Fészekszám	Keresőútvonalak száma	Átlagos hosszúság (m)	Min, hossz (m)	Max, hossz (m)	<i>Quercus cerris</i>
Cc15	12	8,16	4,22	15,32	11
Cc16	9	3,2	1,5	5,2	0
Cc17	5	4,48	2,27	9,64	0
Cc18	23	13,17	2,16	31,42	16
Cc19	43	15,08	1,19	25,64	38
Qu1	4	7,27	5,16	8,43	n/a
Qu2	19	24,41	2,21	48,2	n/a
Qu3	9	19,26	3,21	45,04	n/a
Qu4	2	14,48	6,29	22,66	n/a
Qu5	23	27,7	1,82	49,15	n/a
Qu6	2	6,6	3,05	10,15	n/a
Qu7	2	9,36	9	9,7	n/a
Qu8	14	21,39	6,1	36,14	n/a
Qu9	2	8,66	3,47	13,86	n/a
Qu10	4	12,58	3,58	28,73	n/a
Qu11	2	15,32	3,57	27,08	n/a
Qu12	5	10,61	3,72	22,05	2
Qu13	4	18,57	10,21	28,58	n/a
Qu14	1	18,9	18,9	18,9	1

Függelék 5. táblázat. A Mátra vizsgálati területen talált fészkek közelében levő fák tulajdonságai.

Fészekszám	Közeli fák (db)	Átlagos távolság (m)	Min. táv (m)	Max. táv (m)	Átlagos kerület (cm)	Min. kerület (cm)	Max. kerület (cm)	Hangya látogatott fák	Hangyás <i>Q. cerris</i>
MA1.1	9	2,64	0,96	5,56	13,82	1,5	59	1	0
MA1.2	6	3,37	2,8	4	47,56	17,9	114,7	2	0
MA1.3	7	2,66	2,33	3,42	37,64	10	119	2	1
MA1.4	7	1,95	0	3,89	33,34	7	99,4	5	1
MA1.5	11	2,44	1,35	5,46	28,86	6,7	113	1	0
MA1.6	14	2,17	0	3,55	44,42	8	128	10	0
MA1.7	6	2,01	1,55	2,63	62,63	23,5	131	1	0
MA1.8	6	4,88	2,64	6,64	56,45	23,9	109	4	1
MA1.9	4	1,84	0	3,57	47,8	18,7	81	0	0
Cc1	6	4,94	3,03	8,03	89,22	31	147	6	4
Cc2	6	2,81	1,77	4,44	87,5	39,5	123	6	5
Cc3	12	4,62	0	8,23	60,62	38	94	7	7
Cc4	4	3,4	0	5,18	52	25,5	75,5	4	3
Cc5	16	5,7	2,26	16,13	54,75	9	147	9	6
Cc6	14	6,06	2,15	12,05	64,28	11	128	7	6
Cc7	9	3,56	2,44	5,22	29,55	12	45	8	3
Cc8	6	4,07	1,63	6,2	55,3	4,8	108	3	2
Cc9	1	0	0	0	13	13	13	1	1
Cc10	5	1,65	0	3,48	29,13	1	125,4	5	0
Cc12	10	6,16	2,54	9,15	53,75	15	102	8	7
Cc13	5	3,3	0,85	5,8	40,8	17	66	1	0

Fészekszám	Közeli fák (db)	Átlagos távolság (m)	Min, táv (m)	Max, táv (m)	Átlagos kerület (cm)	Min, kerület (cm)	Max, kerület (cm)	Hangya látogatás	Hangyás <i>Q. cerris</i>
Cc14	9	5,05	2,76	7,71	56,11	18	93,5	9	6
Cc15	10	8,35	3,5	13,1	84,63	29	251,32	5	4
Cc16	4	1,39	0	2,5	10,52	7,85	14,13	4	0
Cc17	2	2,64	2,27	3	33	26	40	2	0
Cc18	4	2,41	0	4,45	90,33	40,8	150	4	2
Cc19	5	3,5	1,19	7,4	114,46	70,5	251,32	5	4
Qu1	10	6,26	4,15	8,43	134,38	100	166,5	4	4
Qu2	5	3,41	2,16	6,68	92,6	72,5	123,8	1	1
Qu3	8	5,15	2,68	8,59	119,92	63	145,5	2	2
Qu4	8	4,73	3,15	6,86	108,14	50,5	163,9	0	0
Qu5	6	4,35	1,82	5,81	105,71	50,3	164,5	3	3
Qu6	10	5,07	3,05	7,59	85,02	39,4	191,6	1	1
Qu7	3	3,13	2,12	3,76	118,45	90,7	147,65	0	0
Qu8	6	7,3	1,91	11,19	122,37	78	190	2	2
Qu9	8	4,83	2,72	7,16	106,76	76,7	144,5	1	1
Qu10	5	5,88	1,56	10,01	82,8	11,2	156,5	1	1
Qu11	6	4,28	3,27	6,96	125,45	70,5	167,5	1	1
Qu12	7	4,66	1,84	7,02	126,27	65	145	2	2
Qu13	5	5,67	2,86	9,64	118,27	65,4	164,3	0	0

Függelék 6. táblázat. Az aktív (RWA+) és inaktív (RWA-) foltokban található összfészekszám a *F. polyctena* és a *F. rufa* territóriumain belül a különböző égtájak (Kelet, Észak, Dél, Nyugat) és transzekttek mentén mért távolságok (10, 20, 30 m) szerint.

	<i>F. polyctena</i>						<i>F. rufa</i>					
	RWA-			RWA+			RWA-			RWA+		
	10 m	20 m	30 m	10 m	20 m	30 m	10 m	20 m	30 m	10 m	20 m	30 m
A vöröshangya territóriumokon található összes fészkek												
Kelet	3	2	6	14	20	10	12	14	13	10	12	11
Észak	4	NA	8	18	17	24	8	16	12	21	4	14
Dél	NA	NA	8	18	13	10	5	13	12	16	8	9
Nyugat	5	11	20	17	22	3	0	15	17	35	13	11
A <i>Myrmica</i> nemhez tartozó fajok fészkei												
Kelet	3	2	5	12	20	9	11	11	13	8	12	10
Észak	3	NA	8	18	17	22	8	13	12	21	4	12
Dél	NA	NA	8	18	13	10	4	13	12	15	7	4
Nyugat	4	6	15	16	22	3	0	15	17	31	13	10
Fészkek a <i>Myrmica</i> nem fészkein kívül												
Kelet	0	0	1	2	0	1	1	3	0	2	0	1
Észak	1	NA	0	0	0	2	0	3	0	0	0	2
Dél	NA	NA	0	0	0	0	1	0	0	1	1	5
Nyugat	1	5	5	1	0	0	0	0	0	4	0	1