

Szegedi Tudományegyetem
Természettudományi és Informatikai Kar
Környezettudományi Doktori Iskola
Ökológiai Tanszék

**A táplálékszallító eszközhasználat jellegzetességei
a bütyköshangyáknál (Myrmicinae)**

Doktori (PhD) értekezés tézisei

Módra Gábor

témavezető:

Dr. Lőrinczi Gábor

egyetemi adjunktus, SZTE, Ökológiai Tanszék

Szeged

2023

1. Bevezetés

Az eszközhasználat egy ritka és különleges viselkedés, amely gyakran volt az állatok kognitív képességeit vizsgáló kutatások fókuszában az elmúlt száz évben. Bár a legtöbb eszközhasználó faj a gerincesek, köztük az emlősök és a madarak közül kerül ki, számos példát láthatunk az eszközhasználatra más taxonok, így például a rovarok képviselőinél is. Az eszközhasználó viselkedés egyik tipikus megjelenési formája az ún. táplálékszállító eszközhasználat, amelyet a nem gerinces állatok körében eddig mindössze a hangyáknál (Hymenoptera: Formicidae), főleg a karcsúhangyáknál (*Aphaenogaster* spp.) figyeltek meg. Ennek során a dolgozók különféle törmelékanyagokat helyeznek a különböző, folyékony jellegű táplálékokba, majd a táplálékkal bevont vagy átitatott törmeléket szállítják vissza a fészükbe. A viselkedés több szempontból is előnyös ezeknek a hangyáknak, ugyanis a tágulékony begy hiányában is nagy mennyiségű táplálék „külsőleg” történő elszállítását teszi lehetővé, valamint kompetíciós előnyökkel is jár, mivel a ráhordott eszközök megakadályozhatják más hangyafajok kolonizációját az így elrejtett táplálékon. Bár a hangyák táplálékszállító eszközhasználatát az utóbbi években számos vizsgálat tárgya volt, a témában még mindig sok kérdés vár tisztázásra, sőt egyes szerzők még azt is megkérdőjelezzik, hogy valódi eszközhasználatnak minősül-e ez a viselkedés.

2. Célkitűzések

Kutatásunk alapvető célja az *Aphaenogaster* génusz egyetlen őshonos hazai képviselőjének, a vörös karcsúhangya (*Aphaenogaster subterranea*) táplálékszállító eszközhasználatának részletesebb feltárása volt, valamint ennek összehasonlítása más bütyköshangya (Myrmicinae) fajok eszközhasználatával. Kérdéseim az alábbi témák köré csoportosultak:

2.1. Valódi eszközhasználat vagy kétkomponensű viselkedés?

Kérdés: Valódi eszközhasználatnak vagy kétkomponensű viselkedésnek minősül a vörös karcsúhangyánál (*A. subterranea*) megfigyelt táplálékszállító viselkedés?

1. hipotézis: A ráhordás célja az eszközök táplálékkal való bevonása a táplálék szállításának megkönnyítése érdekében.

Predikciók: (1) A folyékony táplálékra nagyobb mértékű ráhordás történik, mint a tápláléknak nem minősülő folyadéokra. (2) A fészektől távolabbi folyadékok esetén nagyobb mértékű ráhordás történik. (3) Az előzőleg már befedett folyadékfelszínre is történik ráhordás. (4) Az egészen kisméretű folyadékcseppekre is történik ráhordás. (5) A kolónia éhségi állapota hatással van a folyadékfelszínre való ráhordás intenzitására.

2. hipotézis: A ráhordás egy egyszerű védekezési reakció a folyadékba való beleragadás/belefulladás elkerülésére.

Predikciók: (1) Egyforma mértékű ráhordás történik a folyékony táplálékra és a tápláléknak nem minősülő folyadéokra. (2) A fészekhez közelebbi folyadékokra nagyobb mértékű ráhordás történik. (3) Az előzőleg már befedett folyadékfelszínre nem történik további ráhordás. (4) Az egészen kisméretű folyadékcseppekre nem történik ráhordás. (5) A kolónia éhségi állapotának nincs hatása a folyadékfelszínre való ráhordás intenzitására.

2.2. Éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozásának hatása az eszközhasználó viselkedésre

Kérdés: Hatással lesz-e az éheztetési és jóllakatási periódusok többszöri egymást követő váltakozása a vörös karcsúhangya (*A. subterranea*) eszközhasználó viselkedésre?

Hipotézis: Az eszközhasználat a kolóniák éhségi állapotának, ill. előzetes tapasztalatának függvényében változik.

Predikciók: (1) A kolóniák éheztetett állapotában mind a ráhordott eszközök száma, mind az eszközhasználat intenzitása összességében magasabb lesz. (2) Az idő előrehaladtával a kolóniák éheztetett és jóllakatott állapotai közötti, eszközhasználatra vonatkozó különbségek lecsökkennek.

2.3. Allospecifikus kompetítorok hatása az eszközhasználó viselkedésre

Kérdés: Van-e hatása a különböző hangyakompetítoroknak a vörös karcsúhangya (*A. subterranea*) eszközhasználatára?

Hipotézis: A kompetítorok jelenléte egy stresszhelyzetet idéz elő, ami a táplálékretjő viselkedés irányába tereli a dolgozókat.

Predikciók: (1) A kompetítorok jelenlétében a dolgozók kevesebb eszközt hordanak rá a folyékony táplálékra, ill. arról kevesebb táplálékkal bevont eszközt szállítanak el. (2) A kompetítorok jelenlétében a dolgozók a nagyobb méretű eszközöket preferálják a kisebbekkel szemben, főleg a ráhordás során. (3) A kompetítorok jelenlétében a csalétek felfedezése és az első ráhordási esemény között eltelt idő nem változik, az első ráhordási és az első elszállítási esemény között eltelt idő viszont kitolódik. (4) A gyengébb és/vagy kisebb méretű kompetítorok (*Formica*

fusca, *Tetramorium* cf. *caespitum*) hatása kisebb mértékű, mint az erősebb és/vagy nagyobb méretű kompetitoroké (*Camponotus vagus*, *Formica polyctena*).

2.4. Egyéni különbségek szerepe az eszközhasználó viselkedésben

Kérdés: Vannak-e egyéni különbségek a vörös karcshangya (*A. subterranea*) dolgozói között az eszközhasználó viselkedésük tekintetében?

Hipotézis: Az egyes dolgozók szerepkörüknek, aktivitásuknak, stb. megfelelően különböző mértékben veszik ki a részüket az eszközhasználatból.

Predikciók: (1) A folyékony táplálékra való ráhordást a táplálékot elsőként felfedező dolgozó(k) kezdi(k) meg. (2) A dolgozók többsége az eszközök ráhordásában és elszállításában is részt vesz, bizonyos dolgozók viszont csak az egyik vagy csak a másik folyamatot végzik. (3) Az eszközhasználatban aktívabban résztvevő dolgozók többféle típusú eszközt használnak.

2.5. Két eszközhasználó faj összehasonlítása

Kérdés: Milyen különbségek vannak a mindenevő vörös karcshangya (*A. subterranea*) és a magfogyasztó maggyűjtőhangya (*Messor structor*) eszközhasználatában?

Hipotézis: A maggyűjtőhangyánál a specializált magfogyasztó életmód következtében az eszközhasználat egyszerűbb megvalósulása figyelhető meg.

Predikciók: (1) A maggyűjtőhangyák a folyékony táplálékra kevesebb eszközt hordanak rá, ill. arról kevesebb táplálékkal bevont eszközt szállítanak el. (2) A maggyűjtőhangyák a ráhordás és az elszállítás során nem mutatnak határozott preferenciát bizonyos eszköztípusok iránt. (3) A maggyűjtőhangyák az eszközök

ráhordását kevésbé dinamikusán, időben elnyújtott módon végzik.

(4) A maggyűjtőhangyák az eszközök ráhordását követően jelentős időkéssel kezdik meg azok elszállítását.

3. Anyag és módszerek

Az első négy vizsgálatunkban 8 (1. és 4. vizsgálat) vagy 10 (2-3. vizsgálat) idősebb, természetes élőhelyről származó *A. subterranea* kolóniával, míg az ötödik vizsgálatunkban 5-5 fiatal, laborban nevelt *A. subterranea* és *M. structor* kolóniával dolgoztunk. A vizsgálatok során csalétekként mézes vizet (1. vizsgálat 4. kísérlete, 2-5. vizsgálat) vagy mézes vizet és vizet (1. vizsgálat 1-3. kísérlete) használtunk. A hangyák számára a legtöbb esetben ötféle törmelékanyagot mint potenciális eszközt biztosítottunk: kis- és nagy talajrögöket, ill. fenyőtű-, levél- és szivacsdarabokat. Ez alól kivételt jelentettek az éheztetéses vizsgálataink (1. vizsgálat 4. kísérlete, 2. vizsgálat), amelyeknél csupán egyféle, adott mennyiségű eszközt (30-30 fenyőtűdarabot) használtunk, ill. az ötödik, komparatív vizsgálatunk, amelynél a fentiek mellett egy hatodik eszköztípust (homokszemeket) is a hangyák rendelkezésére bocsátottunk. Egy megfigyelés 30 másodpercig (2-3., 5. vizsgálat) vagy 1 percre (1. vizsgálat) tartott, amelyet minden kolóniánál 2,5 (2-3., 5. vizsgálat) vagy 4 perccel (1. vizsgálat) később ismételtük 2 (2-3., 5. vizsgálat) vagy 3 órán (1. vizsgálat) keresztül. A negyedik vizsgálatunk során videokamerákkal rögzítettük az eseményeket, majd a felvételek első három óráját elemeztük ki. A megfigyelések során általánosságban a dolgozók által a csalétekbe behordott és az onnét a fészekbe szállított, táplálékkal átítatott eszközök számát és típusát rögzítettük. Ez alól ismét kivételt jelentettek az éheztetéses vizsgálataink (1. vizsgálat 4. kísérlete, 2. vizsgálat), amelyeknél azt jegyeztük fel, hogy körönként mennyi eszköz (fenyőtűdarab) maradt az eredetileg kihelyezett 30 darabból.

Az első vizsgálatunk összesen négy kísérletből állt. Az első kísérletben a különböző, csalétekként felkínált folyadékok (mézes víz és víz) típusának és a

fészektől való távolságuknak a hatását, a második és harmadik kísérletben a beleragadás vagy belefulladás veszélyét nem hordozó, előre befedett folyadékok (mézes víz és víz), ill. apró folyadékcseppek (mézes víz és víz) hatását, a negyedik kísérletben pedig a kolóniák éhségi állapotának hatását teszteltük kéthetes ciklusokban (a kolóniák standard táplálása mellett, egy 2 hetes éheztetési periódust követően, majd egy 2 hetes jóllakatási periódus után) a hangyák eszközhasználatára.

A második vizsgálatunk során az első vizsgálat negyedik kísérletét ismételtük meg úgy, hogy 6 héten keresztül sűrűbb időközönként, hetente váltottuk az éheztetési és a jóllakatási periódusokat a korábbi kéthetes ciklusok helyett.

A harmadik vizsgálatunk során négy potenciális kompetitor hangyafajt használtunk, melyek a következők voltak: kormos rabszolgahangya (*Formica fusca*), gyepihangya (*Tetramorium cf. caespitum*), fekete lóhangya (*Camponotus vagus*) és kis vöröshangya (*Formica polyctena*). A vizsgálatot egy kontrol kísérlettel kezdtük, amelynek során nem volt jelen kompetitor, majd a továbbiakban külön-külön mind a négy kompetitor jelenlétével megismételtük a kísérletet, a *Tetramorium cf. caespitum* esetében 10-10 dolgozóval, míg a többi, nagyobb testméretű faj esetében 5-5 dolgozóval.

A negyedik vizsgálatunk során kolóniánként egy-egy alkalóniát hoztunk létre, melyek 20-20 egyedi szinkóddal jelölt dolgozóból, valamint 5-10 lárvából álltak. Minden alkalóniával három ismétlést végeztünk. Az elemzés során a dolgozók által a csalétekre ráhordott, ill. onnét a fészekbe szállított eszközök száma és típusa mellett feljegyeztük az első ráhordási és elszállítási esemény idejét is, valamint, hogy melyik egyedileg jelölt dolgozó végezte az adott feladatot. Sajnos a vizsgálat során a nyolc alkalóniából négynél a dolgozók nagy része elpusztult, így csupán a másik négy megmaradt alkalóniáról sikerült felhasználható mennyiségű adatot nyernünk.

A csalétekre ráhordott és onnét a fészekbe szállított eszközök típusonkénti számát kevert lineáris modellekkel (GLMM, maximum likelihood illesztés), a különböző eszköztípusok csalétekre hordásának ütemét pedig Cox regresszióval elemeztük. Az adatelemzést az R szoftver segítségével végeztük. A lineáris

modellek eltérő faktorszintjeinek páronkénti (post-hoc, Tukey HSD) összehasonlítására az *lsmeans* vagy az *emmeans* függvényeket használtuk. Minden modellünk esetében a kolóniák száma mint random változó szerepelt.

4. Főbb eredmények és megvitatásuk

4.1. Valódi eszközhasználat vagy kétkomponensű viselkedés?

Az első vizsgálatunk eredményei alapján az *A. subterranea*-nál megfigyelt viselkedés valódi eszközhasználatnak minősül, azaz a törmelékrahordás nem egy egyszerű védekező reakciónak tekinthető a beleragadás vagy belefulladás veszélyét jelentő folyadékokkal szemben, hanem a táplálékszerzést szolgálja. A kísérleteink során a dolgozók egyértelműen különbséget tettek az egyszerre felkínált folyékony táplálék (mézes víz) és a tápláléknak nem minősülő folyadék (víz) között, előbbibe szignifikánsan több eszközt hordva, valamint, összhangban az ún. „központi helyre gyűjtögetés” („central place foraging”) teóriával, sokkal több energiát fektettek a fészektől távolabb elhelyezkedő mézesvíz-cseppek eszközökkel történő kiaknázásába. Ezenfelül a dolgozók olyan folyékony táplálékokba is hordtak eszközöket, amelyek valószínűleg nem hordozták magukban a beleragadás vagy belefulladás veszélyét, mint amilyen a fenyőtűdarabokkal előre befedett mézes víz vagy a nagyon apró mézesvíz-cseppek, míg ezzel szemben a hasonló módon felkínált vízcseppeket teljesen ignorálták. Végül pedig a kolóniák éhségi állapota szintén jelentős hatással volt a hangyák eszközhasználatára, bár a ráhordott eszközök száma, ill. az eszközrahordás intenzitása nem a kolóniák éheztetett, hanem azok jóllakatott állapotában volt a legmagasabb. Ennek magyarázata lehet, hogy a hosszú éheztetés után a dolgozók először a saját szénhidrátszükségletüket próbálták kielégíteni a táplálék eszközökkel történő elszállítása előtt, vagy a táplálékrajtó viselkedés, amely a főlős, ám a későbbiekben szükség esetén kiaknázható táplálék kompetitorok előli elrejtését szolgálhatja.

4.2 Éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozásának hatása az eszközhasználó viselkedésre

A második vizsgálatunk eredményei alapján hipotézisünk, miszerint az *A. subterranea*-nál az eszközhasználat a kolóniák éhségi állapotának, ill. előzetes tapasztalatának függvényében változik, csupán részben nyert igazolást. A korábbi kísérlet eredményeivel összehangban a kolóniák éheztetett állapotában a dolgozók szignifikánsan kevesebb eszközt hordtak rá a csalétkekre, ill. mindezt kisebb intenzitással (lassabban) tették, mint a kolóniák jóllakatottsága esetén. Mindezek alapján valószínűleg konzisztens viselkedésnek tekinthető, hogy amikor éheznek a kolóniák, a dolgozók kevésbé aktívak az eszközhasználat terén, míg ha jóllakottak, nagyobb aktivitást mutatnak e tekintetben, melynek legvalószínűbb oka a táplálékrejtő viselkedés lehet, de természetesen nem vethető el a többi lehetséges magyarázat sem (pl. egyéni szénhidrátszükséglet kielégítése). A 6 héten át, hetente történő éheztetési és jóllakatási periódusok váltakozása ellenére nem találtunk jelentős különbségeket a ráhordott eszközök számának és a ráhordás intenzitásának tekintetében sem az éheztetési, sem a jóllakatási periódusok között, azaz a kolóniák éheztetett és jóllakatott állapotai közötti különbségek mindvégig megmaradtak. Ez arra utal, hogy a dolgozók nem képesek felismerni és megtanulni az éheztetési és jóllakatási hetek periodikus váltakozásának mintázatát ilyen rövid idő alatt, vagy legalábbis ez nem tükröződik jelentősen az eszközhasználó viselkedésükben.

4.3. Allospecifikus kompetitorok hatása az eszközhasználó viselkedésre

A harmadik vizsgálatunk során kapott eredmények csupán részben támasztják alá hipotézisünket, miszerint a különböző kompetitorok jelenléte által kiváltott stresszhelyzet jelentős hatással van az *A. subterranea* dolgozók eszközhasználatára, és a táplálékrejtő viselkedés irányába tolja el azt. A kompetitorok jelenlétében összességében csökkent a ráhordott és elszállított eszközök száma, valamint a dolgozók eszközpreferenciájában is történt változás.

A dolgozók ugyanakkor nem részesítették egyértelműen előnyben a nagyobb méretű eszközöket a kisebbekkel szemben, jóllehet szignifikánsan kevesebb kis talajrögöt használtak a kontrol állapothoz képest mind a ráhordás, mind az elszállítás során. Ez feltehetőleg egyfajta optimalizáció lehet a részükről, hiszen a nagyobb méretű eszközökkel gyorsabban befedhető és ezáltal elrejthető a táplálék a kompetitorok elől. A kontrol állapothoz képest nem volt kimutatható különbség a csalétek felfedezése és az első ráhordási esemény között eltelt idő tekintetében, ami jól mutatja, hogy a kompetitorok jelenléte okozta stresszhelyzetben is a táplálékba történő eszközhordás az elsődleges reakció a dolgozók részéről, hiszen az így elrejtett táplálékért később még akkor is visszatérhetnek, ha a kompetitorok esetleg kizárnák őket a táplálékforrásról. Az első ráhordási és első elszállítási esemény között eltelt idő tekintetében szintén nem volt kimutatható különbség a kompetitorok jelenlétében végzett kísérletek és a kontrol állapot között, vélhetően azért, mert mire a dolgozók megkezdték az eszközök elszállítását, addigra más dolgozók már végeztek a kompetitorokkal. A kompetitor típusának (erős, gyenge) és/vagy méretének (kicsi, nagy) nem volt jelentős hatása a dolgozók eszközhasználatra, amelynek oka az lehet, hogy a kompetitorok csupán kis egyedszámban voltak jelen, így nem jelentettek olyan mértékű fenyegetést a dolgozók számára, mint természetes körülmények között tették volna.

4.4. Egyéni különbségek szerepe az eszközhasználó viselkedésben

A negyedik vizsgálatunk eredményei alapján hipotézisünk, miszerint az *A. subterranea*-nál a dolgozók a közöttük lévő egyéni különbségek következtében különböző mértékben vesznek részt az eszközhasználatban, beigazolódott. A legtöbb eszközhasználati esemény csupán a táplálékkereső dolgozók egy kisebb, aktívabb csoportjához volt köthető, jóllehet valószínűleg minden dolgozó képes erre a feladatra, hiszen volt olyan alkalom, ahol szinte az összes dolgozó hordott és/vagy szállított eszközöket. Az eszközök ráhordását csaknem minden esetben a csalétek elsőként felfedező dolgozók kezdték meg, még azelőtt, hogy további fészektársakat

rekrutáltak volna, ráadásul többnyire ezen dolgozók közül kerültek ki a legaktívabb eszközhasználók is, tehát a jó felfedező képesség, mint személyiségjegye feltehetőleg nagyban erősítheti a hajlamot az eszközhasználatra. A dolgozók többsége mind az eszközök ráhordásában, mind azok elszállításában is részt vett, tehát e tekintetben nem alakult ki munkamegosztás közöttük, bár akadtak olyan dolgozók is, amelyek csak az egyik vagy csak a másik folyamatot végezték. Az egyes dolgozók minél aktívabban vettek részt az eszközhasználatban, azaz minél több eszköz ráhordását és elszállítását végezték, annál többféle eszköztípust használtak ennek során, amely alighanem nagyban meggyorsíthatja az eszközhordás, és így a táplálékforrás kiaknázásának folyamatát.

4.5. Két eszközhasználó faj összehasonlítása

Az utolsó, ötödik vizsgálatunk eredményei megerősítik hipotézisünket, miszerint a mindenevő *A. subterranea* számos különbséget mutat eszközhasználatában a nagyrészt magfogyasztó *M. structor*-hoz képest. Az *A. subterranea* dolgozói szignifikánsan több eszközt hordtak a felkínált mézes vízbe, ill. szignifikánsan több eszközt is szállítottak el róla, mint a *M. structor* dolgozók. Az eszközpreferencia is eltért a két faj esetében; míg az *A. subterranea* dolgozók a kisebb eszközöket preferálták a nagyobbakkal szemben, addig a *M. structor* dolgozói nem mutattak határozott preferenciát egyik eszköz iránt sem. Ezenfelül jelentős különbség volt kimutatható az eszközhasználat intenzitásában is a két faj között; az *A. subterranea* esetében az eszközhordás szignifikánsan gyorsabbnak bizonyult, valamint mind az eszközhordás, mind az eszközök elszállítása szignifikánsan hamarabb kezdődött meg, mint a *M. structor* esetében. A két faj eszközhasználatában való különbségek oka valószínűleg abban keresendő, hogy a maggyűjtő hangyák esetében nem létfontosságú, hogy egy folyékony táplálékból nagy mennyiséget mobilizáljanak, szemben egy mindenevő fajjal, amely alighanem rendszeresen aknáz ki folyékony táplálékforrásokat (pl. mézharidot). Mindezek ellenére az eszközhasználat a maggyűjtő hangyák számára is lehet adaptív

értékű, ha például a kolóniáik más jellegű táplálékforrások hasznosítására kényszerülnek rá azokban az időszakokban, amikor nem állnak számukra rendelkezésre begyűjthető magvak.

5. Summary

Tool use is a rare and peculiar behaviour which has been a focus of research on animal cognitive abilities in the past century. One of the many types of tool-using behaviour is the so-called foraging tool use, which has so far only been observed in ants, particularly in *Aphaenogaster* species, among non-vertebrate animals. During this behaviour, workers drop various kinds of debris into liquid foods, and then they carry the food-soaked debris back to nest. Although the foraging tool use in ants has been the subject of many studies in the recent years, there are still many questions on the subject to be answered, and some authors even question whether this behaviour can be considered as true tool use.

Our research aimed to explore in more detail the tool-using behaviour of *Aphaenogaster subterranea*, and to compare it with that of other myrmicine species. We used manipulative laboratory experiments to test whether (1) debris dropping and retrieving behaviour constitute true tool use or represent a two-component behaviour; (2) the repeated alternations of starvation and satiation periods affect the tool-using behaviour of workers; (3) the different types of ant competitors affect the tool-using behaviour of workers; (4) there are individual differences among workers in terms of their tool-using behaviour; (5) there are differences in the tool-using behaviour between the omnivorous *A. subterranea* and the granivorous *Messor structor*.

The results of our studies show that (1) the debris dropping and retrieving behaviour of *A. subterranea* is more complex than that predicted by the two-component behavior hypothesis and deserves to be considered as true tool use; (2) when colonies of *A. subterranea* are starving, workers are less active in tool use,

while when colonies are satiated, workers show greater activity in this respect; (3) the presence of competitors has a significant effect on the tool preference and the rate of tool usage of *A. subterranea* workers; (4) some *A. subterranea* workers show a higher tendency for using tools than others; (5) *A. subterranea* has more flexible and effective tool-using skills when foraging on liquid food than *M. structor*, whose tool-using behaviour appears to be less complex and vigorous.

6. A dolgozat témaköréből készült publikációk

Módra G., Maák I., Lőrincz Á. és Lőrinczi G. (2022): Comparison of foraging tool use in two species of myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* **69**, 5–12. IF₂₀₂₁=1,946

Módra G., Maák I., Lőrincz Á., Juhász O., Kiss P. J. és Lőrinczi G. (2020): Protective behavior or ‘true’ tool use? Scrutinizing the tool use behavior of ants. *Ecology and Evolution* **10**(24), 13787–13795. IF=2,912

Lőrinczi G., **Módra G.**, Juhász O. és Maák I. (2018): Which tools to use? Choice optimization in the tool-using ant, *Aphaenogaster subterranea*. *Behavioral Ecology* **29**(6), 1444–1452. IF=2,695

Maák I., Lőrinczi G., Quinquis P. L., **Módra G.**, Bovet D., Call J. és d'Ettorre P. (2017): Tool selection during foraging in two species of funnel ants. *Animal Behaviour* **123**, 207–216. IF=3,067

7. Egyéb publikációk

Gallé R., Tölgyesi Cs., Torma A., Bátor Z., Lőrinczi G., Szilassi P., Gallé-Szpisjak N., Kaur H., Makra T., **Módra G.** és Batáry P. (2022): Matrix quality and habitat type drive the diversity pattern of forest steppe fragments. *Perspectives in Ecology and Conservation* **20**(1), 60–68. IF₂₀₂₁=5,652

Csathó A. I., Gallé L., Lőrinczi G., Tartally A., Báthori F., Kovács É., Maák I., Markó B., **Módra G.**, Nagy Cs., Somogyi A. Á. és Csősz S. (2021): A hazánkban előforduló és az ismertebb külföldi hangyafajok magyar nevei. *Állattani közlemények* **106**(1-2), 47–102.

Trigos-Peral G., Juhász O., Kiss P. J., **Módra G.**, Tenyér A. és Maák I. (2021): Wood ants as biological control of the forest pest beetles *Ips* spp.. *Scientific Reports* **11**(1), 17931. IF=4,997

Bátor Z., Lőrinczi G., Tölgyesi Cs., **Módra G.**, Juhász O., Aguilon D. J., Vojtkó A., Valkó O., Deák B., Erdős L. és Maák I. (2020): Karstic Microrefugia Host Functionally Specific Ant Assemblages. *Frontiers in Ecology and Evolution* **8**, e613738. IF=4,171

Bátor Z., Vojtkó A., Keppel G., Tölgyesi Cs., Čarni A., Zorn M., Farkas T., Erdős L., Kiss P. J., **Módra G.** és Breg V. M. (2020): Anthropogenic disturbances alter the conservation value of karst dolines. *Biodiversity and Conservation* **29**(2), 503–525. IF=3,551

Juhász O., Bátor Z., Trigos-Peral G., Lőrinczi G., **Módra G.**, Bóni I., Kiss P. J., Aguilon D. J., Tenyér A. és Maák I. (2020): Large- and small-scale environmental factors drive distributions of ant mound size across a latitudinal gradient. *Insects* **11**(6), 350. IF=2,769

Bátori Z., Vojtkó A., Maák I. E., Lőrinczi G., Farkas T., Kántor N., Tanács E., Kiss P. J., Juhász O., **Módra G.**, Tölgyesi Cs., Erdős L., Aguilon D. J. és Keppel G. (2019): Karst dolines provide diverse microhabitats for different functional groups in multiple phyla. *Scientific Reports* **9**, 7176. IF=3,998

Hardeep K., Torma A., Gallé-Szpisjak N., Šeat J., Lőrinczi G., **Módra G.** és Gallé R. (2019): Road verges are important secondary habitats for grassland arthropods. *Journal of Insect Conservation* **23**, 899–907. IF=1,553

Összesített IF=37,311