

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM
Természettudományi és Informatikai Kar
Biológia Doktori Iskola
Ökológiai Tanszék

**Fáslegelők hangya- és növényközösségeinek tér- és időbeli
szerveződése**

Doktori (PhD) értekezés

Lőrincz Ádám

témavezető

Dr. Maák István Elek

egyetemi adjunktus, SZTE, Ökológiai Tanszék

társ-témavezető

Dr. Lőrinczi Gábor

egyetemi adjunktus, SZTE, Ökológiai Tanszék

Szeged

2025

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	5
1.1. A biodiverzitás csökkenése és a magas heterogenitást biztosító ökoszisztémák jelentősége	5
1.2. Fenntartható tájhasználati formák jelentősége és Európa fáslegelői	7
1.3. A fáslegelők természetvédelmi jelentősége	8
1.4. Fáslegelők mint a magas heterogenitású élőhelyek modellrendszerei	11
1.4.1. A heterogén élőhelyek és a fajok funkcionális jellegei közötti kapcsolatok	11
1.4.2. A tér- és időbeli niche-dinamika, valamint az élőhelyek időbeli heterogenitása	14
1.5. Az ökológiai vizsgálatok modellorganizmusai	16
2. Célkitűzések	20
2.1. Fáslegelők hangya- és növényközösségeinek taxonómiai és funkcionális összetételét és diverzitását meghatározó tényezők feltárása	20
2.2. Az abiotikus tényezők és interspecifikus kompetíció együttes hatásai a hangyaközösségek szerveződésére	21
2.3. Szezonális hatásának feltárása a hangyaközösségek szerveződésére	21
3. Anyagok és módszerek	22
3.1. Mintavételi területek	22
3.2. Terepi adatgyűjtés	22
3.2.1. Növényzet mintavételezése	24
3.2.2. Hangyák mintavételezése	24
3.2.3. Mikroklímatis paraméterek felvételezése	25
3.3. Hangyafajok csoportosítása	26
3.4. Funkcionális jellegek gyűjtése	29
3.4.1. Növények funkcionális jellegei	29

3.4.2. Hangyák funkcionális jellegei	30
3.5. Adatelemzés.....	32
3.5.1. Az élőhelytípusok mikroklimatikus viszonyai	32
3.5.2. Taxonómiai összetétel és fajsza.....	33
3.5.3. Funkcionális összetétel	34
3.5.4. Funkcionális jellegek és mikroklimatikus változók asszociáltsága	35
3.5.5. Növények és hangyák taxonómiai és funkcionális diverzitását befolyásoló közvetlen és közvetett tényezők	35
3.5.6. Hangyacsoportok aktivitását befolyásoló biotikus és környezeti tényezők.....	37
3.5.7. Hangyaközösségek térbeli és időbeli realizált niche-összetétele.....	38
3.5.8. Az elemzésekhez használt csomagok és függvények	40
4. Eredmények.....	41
4.1. Az élőhelytípusok mikroklimatikus viszonyai	41
4.2. Taxonómiai összetétel és fajsza.....	45
4.2.1. Térbeli (élőhelytípusok közötti) elemzések eredményei	45
4.2.2. Időbeli (szezonális) elemzések eredményei.....	48
4.3. Funkcionális összetétel	50
4.4. Funkcionális jellegek és mikroklimatikus változók asszociáltsága	52
4.4.1. Növények	52
4.4.2. Hangyák	54
4.5. Növény- és hangyaközösségek taxonómiai és funkcionális diverzitását befolyásoló közvetlen és közvetett tényezők	55
4.6. A hangyacsoportok aktivitását befolyásoló biotikus és környezeti tényezők.....	56
4.7. Hangyaközösségek térbeli és időbeli realizált niche-összetétele.....	57

4.7.1. Térbeli (élőhelytípusok közötti) elemzések eredményei	57
4.7.2. Időbeli (évszakok közötti) elemzések eredményei	58
5. Diszkusszió.....	62
5.1. Fáslegelők növény- és hangyaközösségeinek taxonómiai- és funkcionális összetételét és diverzitását meghatározó tényezők	62
5.2. Abiotikus tényezők és interspecifikus kompetíció együttes hatásai a vizsgált hangyaközösségek szerveződésére	68
5.3. Szezonalitás hatása a hangyaközösségek szerveződésére	73
5.4. A vizsgálat korlátai	77
6. Konklúziók	79
7. Összefoglaló	83
8. Summary.....	86
9. Irodalomjegyzék.....	89
10. Köszönetnyilvánítás	110
11. Függelékek.....	111
12. A dolgozat témaköréből készült publikációk jegyzéke.....	129
13. Egyéb publikációk jegyzéke	131
14. Nyilatkozat.....	135

1. Bevezetés

1.1. A biodiverzitás csökkenése és a magas heterogenitást biztosító ökoszisztémák jelentősége

Bolygónk népességének robbanásszerű növekedése, valamint ennek velejárói számos újszerű kihívás elé állítják az emberiséget a 21. században. Mindezek közül talán a legsürgetőbb és egyben legfontosabb feladatunk a biodiverzitás (biológiai sokféleség) rohamos pusztulásának megfékezése, többek között azért is, mivel a biodiverzitás megléte a különböző ökoszisztéma szolgáltatások biztosítása révén saját fajunk hosszú távú fennmaradásának alapfeltétele is egyben (Millennium Ecosystem Assessment, 2006; Sachs és Reid, 2006; Cardinale és mtsai., 2012). A biodiverzitás csökkenése mögött több különböző, emberi tevékenységhez köthető folyamat áll, mint például a szennyezőanyagok környezetbe juttatása (Sigmund és mtsai., 2023), biológiai inváziók (Facon és mtsai., 2006) vagy a globális klímaváltozás (Bellard és mtsai., 2012), jóllehet a legfontosabb kiváltó oknak egybehangzóan a természetes élőhelyek elvesztése és átalakítása tekinthető (Fahrig, 2003; Lichtenberg és mtsai., 2017; Sánchez-Bayo és Wyckhuys, 2019; Seibold és mtsai., 2019). Az antropocén kezdete óta Földünk szárazföldi területének csaknem 75% át átalakítottuk (Ellis és Ramankutty, 2008), több mint 38%-a pedig mezőgazdasági termelés alatt áll (FAOSTAT, 2024; Foley és mtsai., 2011). Mivel az emberiség létszámának további jelentős növekedése jósolható a 21. század folyamán (Gerland és mtsai., 2014; Vollset és mtsai., 2020), a további élőhelyvesztés minden bizonnyal elkerülhetetlen lesz a jövőben. Mindezek tükrében a biodiverzitás megőrzésére irányuló törekvések összehangolása az egyre erősödő emberi tájhasználattal joggal tekinthető korunk egyik legnehezebb, ám ugyanakkor legfontosabb kihívásának (Foley és mtsai., 2011), amely megoldásához elengedhetetlen a mezőgazdasági, természetvédelmi, és törvényhozói szervek tevékenységeinek összehangolása (Wanger és mtsai., 2020).

Az emberi tevékenységekhez köthető, biodiverzitást csökkentő hatások mérsékléséhez több szerző szerint a mezőgazdasági termelés és az emberi tájhasználat gyökeres átalakítására van szükség (Landis, 2017; Grass és mtsai., 2019). Ennek egyik legfontosabb lépése egybehangzóan a kiterjedt monokultúrák által leegyszerűsödött tájszerkezet összetettségének növelése vagy helyreállítása, ugyanis ez közvetlenül és

közvetetten is hozzájárul az életközösségek leegyszerűsödéséhez, ezáltal pedig a biológiai sokféleség pusztulásához (Seibold és mtsai., 2019; Tschamntke és mtsai., 2021). Régóta ismert, hogy a tájszerkezet összetettségének növelése pozitív hatással lehet számos csoport biodiverzitására, az ugyanis a felosztható források számát növelve lehetővé teszi különböző ökológiai igényekkel rendelkező fajok együttélését (MacArthur és MacArthur, 1961). Az erre irányuló törekvések gyakorlati megvalósítása viszont – főleg magas területigényük miatt – számos nehézségbe ütközik a természetvédelmi intézkedések során (Rands és mtsai., 2010). Ebből kifolyólag hasonló intézkedések során előtérbe kerülnek a magas heterogenitást biztosító természetes és féltermészetes rendszerek, ezek ugyanis területükhöz viszonyítva gyakran aránytalanul magas biodiverzitásmegőrző-potenciállal rendelkeznek (Bergmeier és mtsai., 2010; Luza és mtsai., 2014; Jakobsson és Lindborg, 2015; Bátori és mtsai., 2019; Ho és mtsai., 2023). Ezen rendszerek térbeli kiterjedése rendkívül változó lehet, a lokális léptéktől kezdve (pl. magányosan álló fák nyílt gyepmátrixba ágyazva, Manning és mtsai., 2006; Prevedello és mtsai., 2018), a közbenső méreteken át (pl. karsztos tájak felszíni mélyedései, az ún. dolinák vagy töbrök, Bátori és mtsai., 2022; Frei és mtsai., 2023), egészen a tájléptékig (pl. erdő-gyep mozaikok, Kitzberger, 2012; Erdős és mtsai., 2018a,b). Változatosságuk ellenére azonban közös jellemvonásuk, hogy magas ökológiai komplexitással rendelkeznek, amely Bullock és mtsai. (2022) általános definíciója alapján egy rendszerben jelen lévő komponensek (pl. fajok, funkcionális csoportok, élőhelyek) számával, valamint a komponensek között kialakuló kapcsolatok (pl. fajok közötti kölcsönhatások, energiaáramlás, élőhelyfoltok közötti konnektivitás) mennyiségével jellemezhető.

Számottevő bizonyíték áll rendelkezésünkre arra vonatkozóan, hogy a magas ökológiai komplexitás kedvez az emergens tulajdonságok, azaz olyan rendszerjellemzők megjelenésének, amelyek nem a rendszert alkotó egységek jellegeiből adódnak, hanem azok kölcsönhatásaiból fakadnak (Gilbert és Henry, 2015; Bullock és mtsai., 2022). Ezen tulajdonságok közül – emberi szemszögből nézve – talán legfontosabbnak az ún. ökoszisztéma-szolgáltatások tekinthetők, amelyek az emberi jólétet szolgáló és támogató ökoszisztéma-folyamatokat, valamint az azok által létrehozott javakat foglalják magukba (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Mivel a magas heterogenitást biztosító rendszerek megnövekedett ökológiai komplexitásuk révén számos elengedhetetlen

ökoszisztéma-szolgáltatást biztosíthatnak akár kis térléptéken belül is, a természetvédelmi intézkedések fontos célpontjaként szolgálhatnak a jövőben (Manning és mtsai., 2018; van der Plas és mtsai., 2016).

1.2. Fenntartható tájhasználati formák jelentősége és Európa fáslegelői

Földünk népességének folyamatos növekedése, valamint az ehhez köthető mezőgazdasági termelés térfoglalása tükrében elengedhetetlen a mezőgazdasági és biodiverzitás-megőrző tevékenységek összehangolása (Tscharntke és mtsai., 2021). Ezen tevékenységek egyik fontos eszköze lehet az olyan gazdálkodási formák megőrzése, amelyek a termelés biztosítása mellett magas biodiverzitást képesek fenntartani (Barthel és mtsai., 2013; Fischer és mtsai., 2017). Bár a 20. század során lezajló „zöld forradalom” az új, intenzív mezőgazdasági módszerek bevezetésével rendkívüli mértékben hozzájárult az európai tájkép leegyszerűsödéséhez és az ehhez köthető biodiverzitás csökkenéshez, mindmáig számos tradicionális, magas szintű biodiverzitást fenntartó gazdálkodási forma lelhető fel Európa-szerte (Bignal és McCracken, 2000; Oppermann és mtsai., 2012).

Ezen gazdálkodási formák közül Európa-szerte elterjedtek és emiatt kiemelt tudományos figyelmet élveznek a fáslegelők, amelyek az Európai Unió területének körülbelül 4,7%-át (203 000 km²) foglalják el (Plieninger és mtsai., 2015). A fáslegelők Európa egyik legősibb tájhasználati formáinak tekinthetők, amelyek eredete egészen az újkőkorszakig (neolitikum) nyúlik vissza (Luick, 2008; Bergmeier és Roellig, 2014). Széles földrajzi elterjedésük és változatos használatmódjuk miatt a fogalom alatt gyakran eltérő megjelenésű élőhelyeket értenek, az elszórt magányos fákat tartalmazó legelőktől kezdve a nyílt, legeltetett erdőkig (Manning és mtsai., 2006, Goldberg és mtsai., 2007, Bergmeier és Roellig, 2014). Változatosságuk ellenére a fáslegelők közös jellemvonása, hogy a legelt gyepmátrixba ágyazva magányosan álló fák találhatók rajtuk (Hartel és mtsai., 2013; **1A. ábra**). Bár hasonló rendszerek világszerte fellelhetők (Afrika: erdős szavanna, Belsky, 1994; Észak-Amerika: tölgyes szavanna, Nuzzo, 1986; Dél-Amerika: cerrado, Furley, 1999; Ausztrália: száraz belső területek, Facelli és Brock, 2000; Eurázsia: erdő-tundra átmeneti zónák, Sirois, 1992), a legtöbb európai fáslegelő létrejött a zárt erdős vegetáció mesterséges felnyitásához köthető (Bergmeier és mtsai., 2010), így azok féltermészetes élőhelyeknek tekintendők.

A fáslegelők kialakítása több ezer éves múltra tekint vissza, amelyet alapvetően két cél vezérelt, a legelők létrehozása és a faanyag előállítása (Jørgensen és Quelch, 2014). Mivel az állattenyésztésből származó termékek és a faanyag minden történeti háztartás fenntartásának létfontosságú elemei voltak, a fáslegelők egészen a modern időkig alapvető ökoszisztéma szolgáltatásokat nyújtottak az emberek számára. A 19. és 20. század során megvalósult, termelést érintő reformok viszont az erdőgazdálkodás és mezőgazdaság szétválasztását és intenzifikációját eredményezték, amely végső soron a fátlan legelők és zárt erdők kialakulásának kedvezett, hozzájárulva ezzel a fáslegelők jelenleg is zajló visszaszorulásához (Bergmeier és Roellig, 2014). A folyamat alapvetően két útvonalon keresztül valósulhat meg: 1) a növekvő területhasználat következtében felerősödik a legelési nyomás, emiatt sérülnek azon regenerációs folyamatok, amelyek újabb magányos fák megjelenéséhez vezetnek, így az idős fák elpusztulása után fátlan legelő jön létre, 2) megszűnik vagy lecsökken a legeltetés erőssége, emiatt a természetes szukcessziós folyamatokon keresztül visszaáll az eredeti, zárt erdős vegetáció (Van Uytvanck és Verheyen, 2014; Tölgyesi és mtsai., 2018). A fáslegelők tehát rendkívül törékeny és dinamikus változó ökoszisztémák, mivel köztes állapotot foglalnak el a nyílt legelők és a zárt erdők között, és fennmaradásuk két divergens ökológiai folyamat harmóniájához köthető (Gillet, 2008).

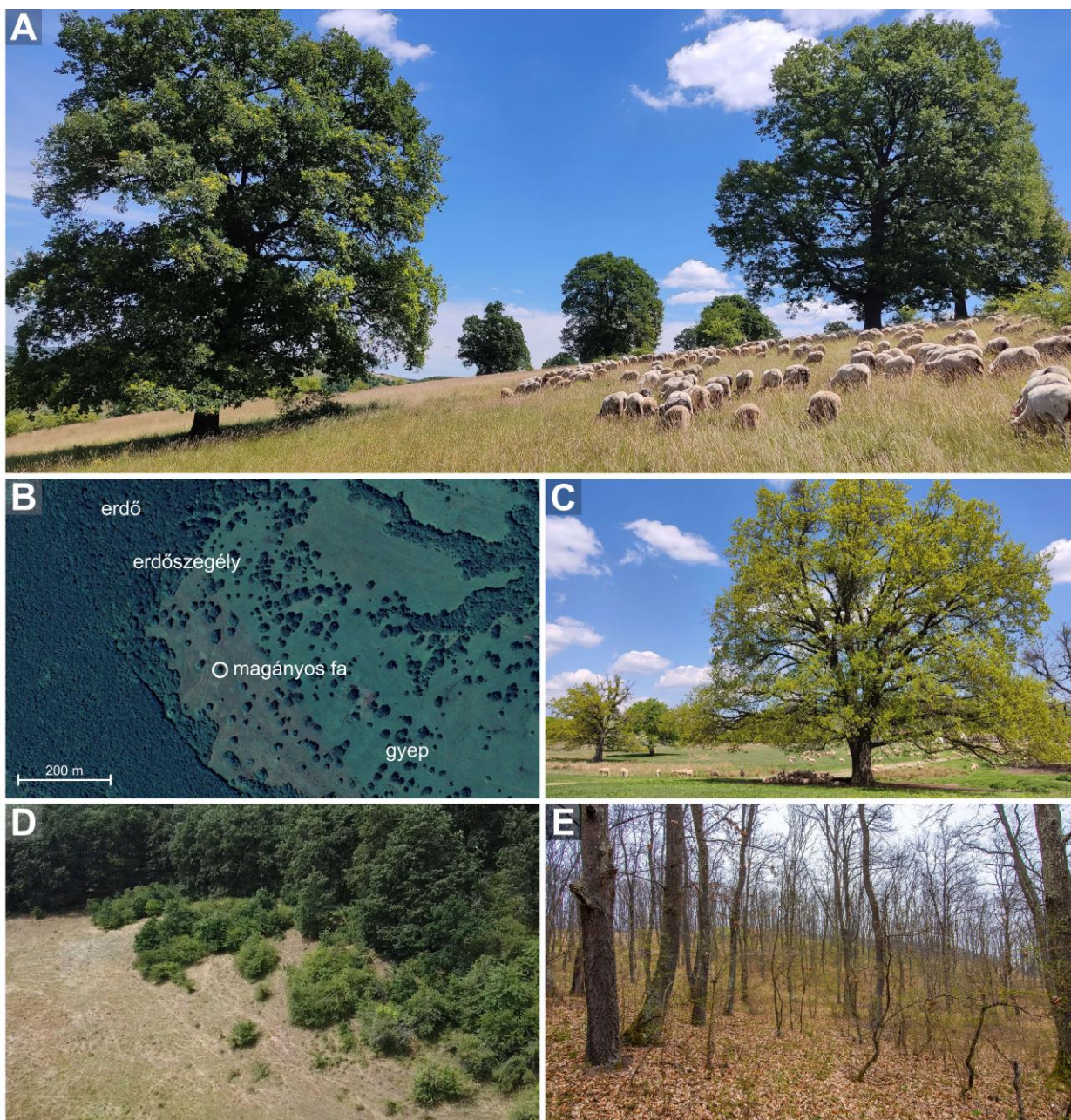
1.3. A fáslegelők természetvédelmi jelentősége

Viszonylag rövid múltra tekint vissza annak felismerése, hogy Európa fáslegelői a legelőállatok táplálása, valamint a jó minőségű faanyag előállítása mellett egy további fontos ökoszisztéma szolgáltatást nyújtanak az emberiség számára, ez pedig a biodiverzitás-megőrzés (Hartel és Plieninger, 2014). Ezen tulajdonságuk gyakran az élőhely arculatát meghatározó magányos fákhoz köthető, amelyek jelenléte globális szinten, eltérő biotópokban és tájkontextusokban egyaránt megnövekedett biodiverzitást biztosít (Prevedello és mtsai., 2018). A magányos fák képesek megváltoztatni környezetük mikroklimatikus és kémiai paramétereit (Rhoades, 1997; Manning és mtsai., 2006), jelentős hatást gyakorolva ezzel az alattuk kialakuló növényközösségek diverzitására és fajösszetételére (Bergmeier és mtsai., 2010; Kiebacher és mtsai., 2017; Tölgyesi és mtsai., 2018). Továbbá ezek a fák szerkezeti összetettségükből adódóan megtörik a táj

homogenitását, növelve ezzel számos állatcsoport lokális fajgazdagságát, mint a madarak (Hartel és mtsai., 2013; Horak és mtsai., 2014), denevérek (Galindo-González és mtsai., 2000; Lumsden és Bennett, 2005), szaprofág bogarak (Parmain és Bouget, 2018), valamint arboreális és talajlakó ízeltlábúak (Majer és mtsai., 2000; Dunn, 2000; Reyes-López és mtsai., 2003; Sebek és mtsai., 2016). A fák törzse és korhadó ágai emellett számos ritka mohafaj, valamint zuzmó- és gombafaj élőhelyéül szolgálnak (Horak és mtsai., 2014; Kiebach és mtsai., 2017).

A magányos fák a fentiek mellett tájleptékvű folyamatokban is fontos szerepet játszanak, így például degradált tájakban ún. nukleációs magvakként működve felgyorsíthatják a természetes regenerációs folyamatokat, ezáltal pedig a természetes vegetáció helyreállítását (Guevara és mtsai., 1986; Dorrough és Moxham, 2005). Jelenlétük továbbá több organizmus számára is megnövekedett élőhelyfoltok közötti konnektivitást biztosít, csökkentve ezzel az emberi tájatalakító tevékenységhez köthető élőhely-fragmentáció negatív hatásait (Guevara és Laborde, 1993; Fischer és Lindenmayer, 2002). Mindezekből adódóan ezen fák az élőhely kulcsfontosságú elemeinek tekinthetők, ugyanis ökológiai szerepük aránytalanul nagyobb térbeli kiterjedésüknél (Manning és mtsai., 2006; López-Sánchez és mtsai., 2016).

Bár a tudományos kutatások terén leggyakrabban a magányos fák élvezik a legnagyobb figyelmet, fontos annak felismerése is, hogy a fáslegelők természetvédelmi értéke minden bizonnyal jóval túlmutat ezen fák meglétéén. A magányos fákat körülvevő, tradicionálisan alacsony szintű legeltetésnek alávetett gyepmátrix gyakran fajgazdag növényközösségeket tart fenn (Fernández-Moya és mtsai., 2011; Rosenthal és mtsai., 2012). Spanyolország ún. „dehesa” rendszerei például a teljes Ibériai-félsziget edényes növényfajainak 30%-át őrzik, ami kiemelkedően magas értéknek tekinthető (Pineda és Montalvo, 1995). A gyepmátrix és a fák aljnövényzete cserjés foltokat is tartalmazhat, amelyek egyedi összetételű, erdei fajokkal tarkított növényközösségeket tarthatnak fenn (Tölgyesi és mtsai., 2018). Mindemellett a fáslegelők közvetlen környezetében gyakran találhatók erdőfoltok és kiterjedt erdők, amelyek egyrészt önálló élőhelyként szolgálva erdei fajokat őrizhetnek meg (Horak és mtsai., 2014; Tăușan és mtsai., 2021), másrészt szegélyeket formálnak a környező gyepekkel.



1. ábra. (A) a fáslegelők jellegzetes megjelenése (Deușu, Románia); (B) egy fáslegelő műholdképe és a rajta található négy különböző élőhelytípus; (C) magányos fák és az azt körülvevő gyepmátrix; (D) erdőszegély, mint önálló élőhelytípus; (E) gyertyános-tölgyes erdő a fáslegelő közvetlen környezetében.

Mivel az erdőszegélyek gyakran egyedi környezeti viszonyokat biztosítanak és önálló fajkompozícióval rendelkező közösségeket tartanak fenn, ezek jelenléte tovább növeli a rendszer élőhelyi összetettségét (Ries és mtsai., 2004; Erdős és mtsai., 2014, 2023; Ho és mtsai., 2023). A fáslegelők tehát nemcsak lokális, hanem táji léptékben is magas

heterogenitással jellemezhetők, mivel viszonylag kis térléptéken belül eltérő szerkezetű élőhelytípusokat tartanak fent (**1B-E. ábrák**). Ezt felismerve néhány szerző „ökoszisztéma-komplexxként” hivatkozik a fáslegelőkre, hangsúlyozva ezzel a rendszer magas tájszintű összetettségét és annak potenciális pozitív hozadékait a biodiverzitás megőrzése szempontjából (Bergmeier és mtsai., 2010; Garbarino és Bergmeier, 2014).

1.4. Fáslegelők mint a magas heterogenitású élőhelyek modellrendszerei

Tágabb értelmezésben tehát a fáslegelők olyan „ökoszisztéma-komplexe”-nek tekinthetők, amelyek viszonylag kis térléptéken belül **különböző élőhelytípusokat** tartanak fenn, növelve ezzel a táj összetettségét (**1B. ábra**). Magas szerkezeti változatossága miatt egy ilyen rendszer eltérő ökológiai kérdések megválaszolására nyújthat kitűnő lehetőséget. Híres és megosztó művében például Vera (2000) azt az általánosan elfogadott elképzelést kérdőjelezte meg, amely szerint Európa ősi, emberi behatás előtti tájképét a zárt erdők dominálták, és helyette egy nyíltabb, magányos fák, facsoportok és erdők által mozaikolt, fáslegelő jellegű tájképet vizionált, amelyet a nagytestű legelő állatok tevékenységei tartottak fenn (fáslegelő hipotézis; Vera, 2000). Ezen elképzelés szerint a mai fáslegelők kitűnő modellrendszerként szolgálhatnak azon ökológiai folyamatok megértéséhez, amelyek ezt a tájat, valamint ennek magas biodiverzitását tartották fenn hosszú időn keresztül a múltban (Vera, 2000). Vera (2000) fáslegelő hipotézisét számos támadás érte, és annak hitelessége mindmáig erősen vitatott (Mitchell, 2005; Birks, 2005). Ettől függetlenül a magas szerkezeti összetettségükből adódóan a fáslegelők kitűnő modellrendszerként szolgálhatnak a kis és köztes térléptékekben lejátszódó közösség-szerveződési és együttélési mechanizmusok feltérképezéséhez és mélyebb megértéséhez, ezzel pedig számos elméleti és gyakorlati szempontból releváns kérdés megválaszolásához teremtenek lehetőséget.

1.4.1. A heterogén élőhelyek és a fajok funkcionális jellegei közötti kapcsolatok

Amennyiben az élővilág különböző csoportjai képesek lekövetni a fáslegelők egyes élőhelytípusai által biztosított környezeti heterogenitást, úgy ezek a rendszerek eltérő összetételű közösségeket fenntartva jelentős mértékben hozzájárulhatnak a tájleptéktű biodiverzitás növeléséhez. Ez új megvilágításba helyezheti a fáslegelők természetvédelmi szerepét az aktuális természetvédelmi elképzelések tükrében, amelyek a tájleptéktű

heterogenitás növelésének fontosságát hangsúlyozzák az egyre homogénebbé váló mezőgazdasági tájakban (pl. Miyashita és mtsai., 2012; Seibold és mtsai., 2019; Tschamntke és mtsai., 2021; Bullock és mtsai., 2022). A heterogén élőhelyek – vélhetően a jövőben egyre erősödő – természetvédelmi relevanciája miatt rendkívül fontos annak megértése, hogy pontosan milyen tényezőkhez és mechanizmusokhoz köthető a biodiverzitás-megőrző szerepük, azaz, hogy hogyan teszik lehetővé a különböző fajok és közösségek együttélését. Ezen ismeretek bővítése érdekében a közelmúltban több szerző célozta meg azon tényezők feltárását, amelyek a különböző, magas környezeti heterogenitást biztosító rendszerek (pl. töbrök, kunhalmok, erdő-gyep mozaikok) biodiverzitásának mintázatait befolyásolják (Deák és mtsai., 2021a,b; Bátori és mtsai., 2023; Frei és mtsai., 2023; Erdős és mtsai., 2023). Emellett gyarapodó ismeretanyaggal rendelkezünk arra vonatkozóan is, hogy a kialakult mintázatok háttérében milyen közösségszervező mechanizmusok állnak, illetve milyen rendezőelvek mentén szerveződnek a különböző közösségek heterogén élőhelyeken (Chytrý és mtsai., 2023; Deák és mtsai., 2024; Frei és mtsai., 2025). Az egyre növekvő tudományos érdeklődés ellenére viszont számos nyitott kérdés maradt a heterogén élőhelyek közösségszerveződésére vonatkozóan, amely alapvetően két, egymással kölcsönhatásban álló tényezőre vezethető vissza: kevés a jelleg-alapú, valamint a több rendszertani csoportot felölelő vizsgálat.

A **jelleg-alapú megközelítések** az utóbbi három évtizedben nagy népszerűségnek örvendenek az ökológiai kutatások körében (Schleuning és mtsai., 2023). A fajok jellegeire (azaz az egyed szintjén mérhető morfológiai, fiziológiai, fenológiai, viselkedésbeli vagy egyéb tulajdonságokra, Violle és mtsai., 2007; Cadotte és mtsai., 2011) fókuszálva lehetőségünk nyílik feltérképezni azon folyamatokat, amelyek a különböző organizmusok, valamint környezetük között megvalósuló kölcsönhatások kialakulásához vezetnek, aminek révén pontosabb képet alkothatunk az ökoszisztémák működéséről (Funk és mtsai., 2016). A jelleg-alapú vizsgálatokban központi teret kapnak az ún. funkcionális jellegek, azaz az olyan jellegek, amelyek befolyásolják az egyed valamelyik fitness komponensét, mint a túlélés, vagy szaporodás (Violle és mtsai., 2007).

A funkcionális jellegek alkalmazása számos területen hozott áttörést az elméleti és alkalmazott ökológiában egyaránt. Mivel a lokális biotikus és abiotikus környezet az organizmusok jellegein keresztül fejt ki összefonódott hatását (Cadotte és Tucker, 2017),

a közösségek funkcionális jelleg-összetételét vizsgálva behatóbb képet kaphatunk az adott élőhelyen működő fő közösségszervező mechanizmusokról (pl. környezeti vagy biotikus szűrőhatások elsődleges szerepe, Kraft és mtsai., 2008; Gotelli és mtsai., 2010; Frei és mtsai., 2025). A jelleg-alapú megközelítés egységes metodikai keretrendszert szolgáltat a különböző taxonok és eltérő fajkompozícióval rendelkező közösségek egyszerű összehasonlítására, lehetővé téve általános mintázatok és közösségszervező mechanizmusok feltérképezését is (Lavorel és Garnier, 2002; Frenette-Dussault és mtsai., 2013). A funkcionális jellegek segítségével megérthetjük, hogy az egyes organizmusok előfordulását milyen tényezők milyen útvonalakon keresztül befolyásolják, valamint azt is, hogy azok hogyan járulnak hozzá az ökoszisztéma-szolgáltatások biztosításához (Suding és mtsai., 2008). Ugyancsak fontos továbbá, hogy a közösségek funkcionális jellegeiben megfigyelt változatosság mértéke (=funkcionális diverzitás, amely egyben a fajok által elfoglalt ökológiai niche-ek változatosságát is számszerűsíti; Cadotte és mtsai., 2011) gyakran pozitív kapcsolatban áll az ökoszisztéma-folyamatok, ezáltal pedig az ökoszisztéma-szolgáltatások számával, valamint a rendszer emberi behatásokkal szembeni rezilienciájával (Petchey és Gaston, 2002; Cadotte és mtsai., 2009; Thompson és mtsai., 2015). Mivel a modern természetvédelmi és restaurációs elképzelések középpontjában az ökológiai funkciók helyreállítása és stabil, ellenálló ökoszisztémák fenntartása vagy létrehozása áll (Thorpe és Stanley, 2011; Bullock és mtsai., 2022), kulcsfontosságú annak megértése, hogy potenciális célpontként a heterogén élőhelyek milyen mechanizmusokon keresztül és mekkora mértékű funkcionális diverzitást, ezáltal pedig ökoszisztéma-szolgáltatást tartanak fenn.

Ahhoz viszont, hogy ténylegesen feltérképezzük és megértsük a fáslegelők vagy bármely más heterogén élőhely kapacitását a tájszintű taxonómiai és funkcionális diverzitás növelésében, egy integratív, több csoportot felölelő megközelítés szükséges. **A többtaxonos megközelítések** segítségével olyan ismétlődő vagy analóg mintázatok tárhatók fel a közösségszerveződési folyamatokban, amelyek taxontól független, általános közösségszerveződési mechanizmusok feltérképezéséhez nyújtanak lehetőséget (Frenette-Dussault és mtsai., 2013). Hasonló megközelítésekben a növényzet, valamint az azzal szorosan asszociált csoportok mellett kiemelt figyelmet érdemelnek a magasabb trofikus szintek képviselői is, azok ugyanis kulcsfontosságú ökológiai folyamatokban vesznek részt

(pl. elsődleges produkció befolyásolása, tápanyagkörforgás biztosítása, populációk szabályozása; Schmitz és mtsai., 2008), és diverzitásuk gyakran szoros összefüggést mutat az élőhelyek által nyújtott ökoszisztéma-szolgáltatások számával és minőségével (Cardinale és mtsai., 2006; Schuldt és mtsai., 2018). Segítségükkel ezáltal pontosabb és átfogóbb képet kaphatunk a biodiverzitás és az ökoszisztéma-folyamatok kapcsolatáról (Schuldt és mtsai., 2018).

Mindezek ellenére az irodalomban a jelleg-alapú, közösségek szerveződésének megértését célzó kutatások terén továbbra is a növények élvezik a túlnyomó figyelmet (Funk és mtsai., 2016; Schleuning és mtsai., 2023). Ez a heterogén élőhelyek esetében sincs másképp. Bár a közelmúltban több kutatás tűzte ki célul annak megértését, hogy különböző heterogén élőhelyek közösségeinek jelleg-összetételét milyen folyamatok befolyásolják, ezek döntő többsége kizárólag növényeket használt modellorganizmusként (Ottaviani és mtsai., 2019; Deák és mtsai., 2024; Frei és mtsai., 2024), magasabb trofikus szintek képviselői ritkán érintettek (de lásd Bátori és mtsai., 2019, 2022; Deák és mtsai., 2021a). Ebből kifolyólag ismereteink hiányosak arra vonatkozóan, hogy milyen direkt és indirekt hatások, valamint esetleges kaszkádfolyamatok befolyásolják a különböző trofikus szintek közösségeinek taxonómiai, valamint funkcionális összetételét és diverzitásmintázatait heterogén élőhelyeken.

1.4.2. A tér- és időbeli niche-dinamika, valamint az élőhelyek időbeli heterogenitása

A fáslegelők és egyéb heterogén élőhelyek magas biodiverzitását leggyakrabban azok magas szerkezeti összetettségének tulajdonítják, amely a felosztható niche-dimenziók számát növelve kis térléptéken belül is elősegíti a különböző ökológiai igényekkel rendelkező fajok együttélését (Garbarino és Bergmeier, 2014; Plieninger és mtsai., 2015; Bátori és mtsai., 2023). A populációk realizált **niche-szélességét** és **niche-átfedéseik mértékét** leíró mérőszámokat előszeretettel használják az ökológiai kutatásokban, ugyanis azok – a funkcionális jelleg-összetételhez hasonlóan – információt szolgáltathatnak a fő közösségszervező mechanizmusról: amennyiben a biotikus szűrőmechanizmus hatása elsődleges, általában niche-túlszóródás és a véletlennél alacsonyabb szintű niche-átfedés figyelhető meg a közösségekben (niche-felosztás), míg ha a környezeti szűrőhatás az elsődleges közösségszervező erő, általában niche-aggregálódás és a véletlennél magasabb

szintű niche-átfedés tapasztalható (Gotelli és mtsai., 2010; Fowler és mtsai., 2014; Seoane és mtsai., 2021; Salas-López és mtsai., 2022). A realizált niche-mutatók széleskörű alkalmazása ellenére kevés információ áll rendelkezésünkre ezek térbeli és időbeli dinamikájáról, valamint potenciális szerepükről különböző közösségek szerveződésében. Bár a magas térbeli heterogenitás kulcsfontosságú szerepet tölt be a különböző fajok együttélésének elősegítésében (Stein és mtsai., 2014; Barton és mtsai., 2024), az időbeli heterogenitás hasonlóan fontos szereppel bírhat (White és Hastings, 2020; Fretwell, 2020). A **szezonalitás** a legjelentősebb és legáltalánosabb forrása a természetes ökoszisztémákat érintő környezeti változatosságnak (Levins, 1968). Földünk tengelyferdeségéhez és Nap körüli keringéséhez köthetően a felszínén felmelegedésbeli különbségek alakulnak ki, amelyek közvetett folyamatokon keresztül hatást gyakorolnak az ökoszisztémák működésére. Az ökológiai szempontból releváns környezeti változókban bekövetkező évszaki változások (pl. besugárzás, hőmérséklet, csapadékmennyiség, nappalok hossza) befolyásolják az élőlények számára rendelkezésre álló erőforrások mennyiségét (McMeans és mtsai., 2015; Furst és mtsai., 2023), ezáltal pedig hatással lehetnek a populációk között kialakuló kölcsönhatásokra (Williams és mtsai., 2017).

Annak érdekében, hogy megbirkózzanak a szezonalitáshoz köthető, környezetüket érintő abiotikus és biotikus változásokkal (pl. környezeti tényezők kedvezőségének megváltozása, táplálék vagy más erőforrás mennyiségének és/vagy minőségének megváltozása), számos faj populációi időbeli változásokat mutatnak bizonyos niche-tengelyek mentén, megváltoztatva ezzel realizált niche-szélességüket és niche-átfedésük mértékét más fajokkal. A *Polyommatus bellargus* boglárkalepke-faj nőtényei például tojásrakásukhoz eltérő habitussal rendelkező tápnövényt (*Hippocrepis comosa*) választanak a hidegebb és melegebb évszakokban annak érdekében, hogy biztosítsák lárváik fejlődéséhez a megfelelő mikroklimatikus viszonyokat. Mivel a jó szigetelést nyújtó, magas növényekből kevesebb áll rendelkezésükre, a hideg-limitált időszakokban (tavasz és ősz) tápnövényválasztásuk jelentősen beszűkül, míg nyáron változatosabb habitusú tápnövényeket használnak (Roy és Thomas, 2003). Egy másik példát nyújt a jelenségre Albrecht és Gotelli (2001) vizsgálata, amely kimutatta, hogy észak-amerikai gyepi hangyaközösségek leggyakoribb fajai a nyári, meleg időszakra koncentrálnak aktivitásukat, amikor szélesebb klimatikus körülmények között gyűjtenek táplálékot, ezáltal megnövelve

a realizált niche-átfedésüket, és így a más fajokkal történő kompetíciójukat is ebben az időszakban.

Az egyéb erőforrásokhoz hasonlóan tehát az idő is működhet önálló niche-tengelyként, amely mind egynapos, mind évszakos (szezonális) skálán felosztható (Case és Gilpin, 1974; Kronfeld-Schor és Dayan, 2003). A szezonális niche felosztás különböző mechanizmusokon keresztül segítheti elő (facilitálja) a fajok együttélését, amelyek egy közös mechanizmus, a „tárolási effektus” („*storage effect*”) körül csoportosulnak (Chesson és Warner, 1981; Warner és Chesson, 1985). Ennek lényege, hogy időben nem állandó környezeti viszonyok között az egyes időszakokban (pl. évszakok, évek) más-más jellegekkel rendelkező organizmusok képesek a leghatékonyabban kiaknázni a rendelkezésre álló erőforrásokat, és az így szerzett erőforrások segítségével (azokat elraktározva) ezek populációi át tudják vészelni a számukra kevésbé kedvező periódusokat. Heterogén élőhelyeken az ehhez hasonló mechanizmusok – a térbeli heterogenitás által lehetővé tett niche-felosztás mellett – fontos szerepet tölthetnek be fajok együttélésének facilitálásában (pl. Angert és mtsai., 2009). Ezek nyomonkövetése viszont sok esetben teljes közösségek niche-összetételének szezonális monitorozását teszi szükségessé (Albrecht és Gotelli, 2001), amely megvalósítása jól megválasztott modellcsoportot és modellrendszert követel.

1.5. Az ökológiai vizsgálatok modellorganizmusai

A különböző közösségek szerveződése mögött meghúzódó ökológiai folyamatok feltárásában mindmáig a **növények** élvezik a legnagyobb figyelmet (Funk és mtsai., 2016), azonban az ízeltlábú csoportokra támaszkodó ismeretanyag is folyamatosan bővül (Gerlach és mtsai., 2013). Bár szerteágazó ökológiai szerepeik miatt hasonló kutatások terén fontos lenne az ízeltlábúak széles spektrumának lefedése, ezt a fajokra vonatkozó ismeretanyag hiánya – különösen a funkcionális jellegeket illetően – jelenleg még erősen korlátozza (Schleuning és mtsai., 2023). Emiatt a választás gyakran olyan kiemelt jelentőségű csoportokra esik, amelyek valamilyen központi szerepet töltenek be az ökoszisztémák működésében, jelenlétükkel megbízhatóan indikálják a lokális élőhelyi és környezeti viszonyokat, valamint megfelelő ismeretanyaggal rendelkezünk fajaik életmódjára és ökoszisztémákban betöltött szerepére vonatkozóan. A **hangyák** messzemenően

megfelelnek ezen követelményeknek és számos olyan egyéb tulajdonsággal rendelkeznek, amelyek kitűnő és széles körben használt modellszervezetekké teszik őket ökológiai kérdések megválaszolásához (Andersen és mtsai., 2002).

A hangyák a molekuláris korbecslekések alapján körülbelül 168 millió éves evolúciós múltra tekintenek vissza (Moreau és mtsai., 2006), amely során részben fokozatosan, részben pedig három jelentős radiációs eseményen keresztül szinte minden szárazföldi ökoszisztéma meghatározó elemévé váltak (Hölldobler és Wilson, 1990; Wilson és Hölldobler, 2005). Bár fajgazdagságuk is magas (eddig több, mint 14.300 fajukat írták le, ld. Bolton, 2025), az ökoszisztémákban betöltött központi szerepükkel tömegességük ruházza fel őket: egyes becslések szerint bolygónkon kb. 20×10^{15} hangyaegyed él, amelyek összbiomasszája (kb. 12 megatonna) az emberi összbiomassza kb. 20%-nak felel meg, és meghaladja a vadon élő madarak és emlősök összevont biomasszáját (Schultheiss és mtsai., 2022).

A hangyák a legkülönbözőbb csoportokkal kialakított interakcióik révén számos szerteágazó ökoszisztéma-folyamatban vesznek részt. Ragadozó szerepet betöltve számos különböző faj populációinak nagyságát szabályozzák (Del Toro és mtsai., 2012), ezzel gyakran teljes közösségek szerkezetét befolyásolva (Floren és mtsai., 2002). Számos szipókás (Hemiptera) csoporttal alakítanak ki trofobiotikus kapcsolatokat (Hölldobler és Wilson, 1990), valamint fészkeik több ezer mürmekofil ízeltlábú-faj számára nyújtanak menedéket (Kronauer és Pierce, 2011). Növényi magvak hangyakalácsainak (elaioszómáinak) fogyasztása révén a hangyák részt vesznek a magterjesztésben (Lengyel és mtsai., 2009), és hatást gyakorolnak a helyi növényközösségek összetételére is (De Almeida és mtsai., 2020). Dögfogyasztó életmódjuk révén fontos szerepet játszanak a lebontó folyamatokban és a tápanyagok körforgásában; a trópusi ökoszisztémákban a talajra kerülő, ízeltlábúak által hasznosított tápláléknak akár 61%-át is elfogyaszthatják (Griffiths és mtsai., 2018). A hangyák hatása emellett a földfelszín alatt is jelentős; „talajmérnök” tevékenységük révén hektáronként több tonna talajt mozgathatnak meg évente (Wilkinson és mtsai., 2009), megváltoztatva ezzel a talaj szervesanyag-tartalmát, oxigén- és vízellátottságát ill. mikrobiális aktivitását (Gabet és mtsai., 2003).

Elterjedtségük és szerteágazó ökológiai szerepkörük mellett a hangyák számos egyéb olyan tulajdonsággal rendelkeznek, amelyek alkalmassá teszik őket különböző

ökológiai kérdések megválaszolásához. Ektoterm élőlények révén rendkívül jól leképezik környezetük klimatikus és mikroklimatikus viszonyait (Perfecto és Vandermeer, 1996; Retana és Cerdá, 2000), valamint érzékenyen reagálnak élőhelyük szerkezetének megváltozására is (Farji-Brener és mtsai., 2002; Gallé és mtsai., 2016), emiatt széleskörűen alkalmazzák őket indikátorcsoportként (Andersen és mtsai., 2002). Emellett kolóniáik többé-kevésbé térben állandó helyzete miatt a dolgozók ritkán tévednek át távoli élőhelyekre, így azok jelenléte más, mobilisebb csoportokhoz képest biztosabb indikátora a helyi viszonyoknak (Stephens és Wagner, 2006).

Ugyancsak a kolóniák „szesszilis” életmódjának következménye, hogy a fajok közötti agresszív interakciók többnyire jól lehatárolható zónákban zajlanak le (Andersen, 1991), lehetővé téve ezzel a közösségeken belüli kompetíciós viszonyok feltérképezését. A hangyaközösségekben megfigyelhető erős kompetíció miatt azok tagjai változatos niche-tengelyek mentén mutathatnak niche-felosztást, úgymint a preferált táplálékforrás (Grevé és mtsai., 2019) vagy napszakos és évszakos aktivitás (Albrecht és Gotelli, 2001; Houadria és mtsai., 2015). Ebből kifolyólag a hangyák kitűnően alkalmasak együttélési mechanizmusok feltérképezésére is (pl. Cerdá és mtsai., 1997; Andersen és mtsai., 2006; Lessard és mtsai., 2009). Ismert továbbá, hogy a hangyaközösségek gyakran eltérő szintek alkotta dominanciahierarchiákba szerveződnek, ahol a magasabb szintek képviselői képesek kizárni a forrásoktól az alacsonyabb szintek képviselőit (Savolainen és Vepsäläinen, 1988). Az azonos szintekhez tartozó fajok gyakran hasonló jellegekkel és ökológiai szerepkörökkel rendelkeznek (Savolainen és Vepsäläinen, 1988; Parr és Gibb, 2010), így a különböző kompetíciós szintek fókuszba helyezése lehetőséget teremt általános, fajtól függetlenített mintázatok és összefüggések feltérképezésére, precízebb képet kapva ezzel a közösségek működéséről és belső dinamikájáról (Cerdá és mtsai., 2013).

A hangyák közvetlen és közvetett útvonalakon keresztül szoros kapcsolatban állnak az élőhelyükül szolgáló növényzettel (pl. növényi anyagban való fészkelés, vagy trofobiotikus kapcsolatok kialakítása növényi nedveket fogyasztó szipókásokkal), így közösségeik összetétele gyakran szoros összefüggést mutat egyes növényzeti paraméterekkel (Frenette-Dussault és mtsai., 2013; Brassard és mtsai., 2023). Emellett a hangyák és növények – bizonyos mértékig – több szempontból is hasonlóságokat mutatnak.

Mindkét csoport „szesszilis” életmódot folytat, közösségeik összetétele pedig jól leköveti a finomléptékű lokális környezeti viszonyokat (Andersen és mtsai., 2006; Deák és mtsai., 2021c). Emellett funkcionális jellegeik viszonylag kis térléptékeken belül is nagy változatosságot mutatnak, amelynek kialakításában a biotikus és környezeti szűrőhatások relatív szerepe eltérő lehet (Götzenberger és mtsai., 2012; Boet és mtsai., 2020). Mindezek miatt a két csoport kitűnően alkalmas jelleg-alapú közösségszervező mechanizmusok tanulmányozására.

A hangyák és növények szoros és szereteágazó kapcsolataira, valamint a két csoport jó indikátorképességeire való tekintettel vizsgálatainkhoz ezen két csoportot választottuk modellorganizmusnak. Két eltérő trofikus szinten elhelyezkedő és központi ökológiai szereppel bíró csoportot vizsgálva célunk a heterogén élőhelyeken működő közösségszervező mechanizmusok feltárása volt, ezzel is közelebb jutva a témában fennálló ismerethiányok csökkentéséhez.

2. Célkitűzések

Jelen dolgozat célja azoknak az ökológiai mechanizmusoknak a feltárása, amelyek a magas környezeti heterogenitást biztosító élőhelyek nagyfokú biodiverzitásának kialakításáért felelősek (figyelembe véve a biodiverzitás taxonómiai és funkcionális dimenzióját is). Ehhez a fáslegelőket használtam magas környezeti heterogenitást biztosító élőhelyek modellrendszereként, és a kitűzött cél elérését két ökológiailag kiemelt jelentőséggel bíró, ám eltérő trofikus szinthez tartozó csoport – a növények és hangyák – közösségszerveződésének mélyreható vizsgálatán keresztül céloztam meg.

2.1. Fáslegelők hangya- és növényközösségeinek taxonómiai és funkcionális összetételét és diverzitását meghatározó tényezők feltárása

A fáslegelők, azáltal, hogy viszonylag kis térléptéken belül négy különböző élőhelytípust (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) foglalnak magukba, egymástól eltérő összetételű és működésű közösségek kialakulásának teremtik meg a lehetőségét, potenciálisan növelve ezáltal a tájszintű biodiverzitást. Ezek alapján feltételeztük, hogy

- az eltérő szerkezetéből adódóan a négy különböző élőhelytípus egymástól jelentősen eltérő mikroklimatikus viszonyokat biztosít az ott élő organizmusok számára mind napszakos, mind pedig évszakos skálán. Várakozásaink alapján az általunk modellesoportoknak választott növények és hangyák közösségei egyaránt képesek lekövetni az egyes élőhelytípusok szerkezeti és mikroklimatikus összetettségét, eltérő összetételű és diverzitásvizonyokat mutató közösségek kialakulását eredményezve.
- a közösségek közötti különbségek nem csupán taxonómiai, hanem funkcionális szinten is megnyilvánulnak, eltérő jelleg-összetétellel és funkcionális diverzitással jellemezhető közösségek kialakulásához vezetve. Várakozásaink alapján az egyes közösségek taxonómiai és funkcionális összetétele szoros kapcsolatban áll a lokális mikroklimatikus viszonyokkal, ezért közvetlen asszociáltságot várunk az egyes funkcionális jellegek értékei/attribútumai¹ és bizonyos mikroklimatikus változók között. Ezen kapcsolatok erőssége viszont várhatóan évszakok közötti

¹ Funkcionális attribútumnak a kategorikus skálán mérhető funkcionális jellegek egyes kategóriáit nevezzük (Vojtkó és Lukács, 2015).

változatosságot mutat, és az azokban az évszakokban lesz kifejezett, amelyekben az egyes élőhelytípusok mikroklimatikus viszonyai jelentősen eltérnek egymástól. Hangyák esetében emellett alulról fölfelé irányuló, növényzet által közvetített hatások meglétére is számítunk.

2.2. Az abiotikus tényezők és interspecifikus kompetíció együttes hatásai a hangyaközösségek szerveződésére

A lokális mikroklimatikus viszonyok mellett a fajok közötti (interspecifikus) kompetíció is jelentős szerepet játszhat a vizsgált hangyaközösségek összetételének és diverzitásviszonyainak kialakításában. Feltételezzük, hogy

- az egyes élőhelytípusok szerkezete és mikroklimatikus viszonyai jelentős hatást gyakorolnak a hangyaközösségekben uralkodó kompetíciós viszonyokra, amely várakozásaink alapján megmutatkozik a közösségek realizált niche-összetételében. Az összetett szerkezeti és mikroklimatikus viszonyokat biztosító élőhelytípusok esetében magasabb szintű niche-differenciációra, ezáltal pedig alacsonyabb realizált niche-szélességet mutató, specialista fajok jelentétére számítunk, míg az egyszerűbb szerkezettel jellemezhető élőhelytípusok esetében magas realizált niche-szélességet mutató (generalista), egymáshoz funkcionálisan hasonló fajok által dominált közösségek kialakulását várjuk.

2.3. Szezonalitás hatásának feltárása a hangyaközösségek szerveződésére

A mérsékelt övi fáslegelők magas térbeli heterogenitásuk mellett jelentős időbeli heterogenitással is rendelkeznek az évszakosság miatt, amelynek szintén fontos hatásai lehetnek a vizsgált közösségek szerveződésére. Feltételezzük, hogy

- a környezeti körülményekben végbemenő szezonális változások eltérően érintik a hangyaközösségek egyes képviselőinek előfordulását, megváltoztatva ezáltal a közösségekben uralkodó kompetíciós viszonyokat. Ennek következtében az alacsonyabb szintű kompetícióval jellemezhető időszakokban a gyengébb kompetíciós képességekkel rendelkező fajok számottevőbb megjelenésére számítunk.

3. Anyagok és módszerek

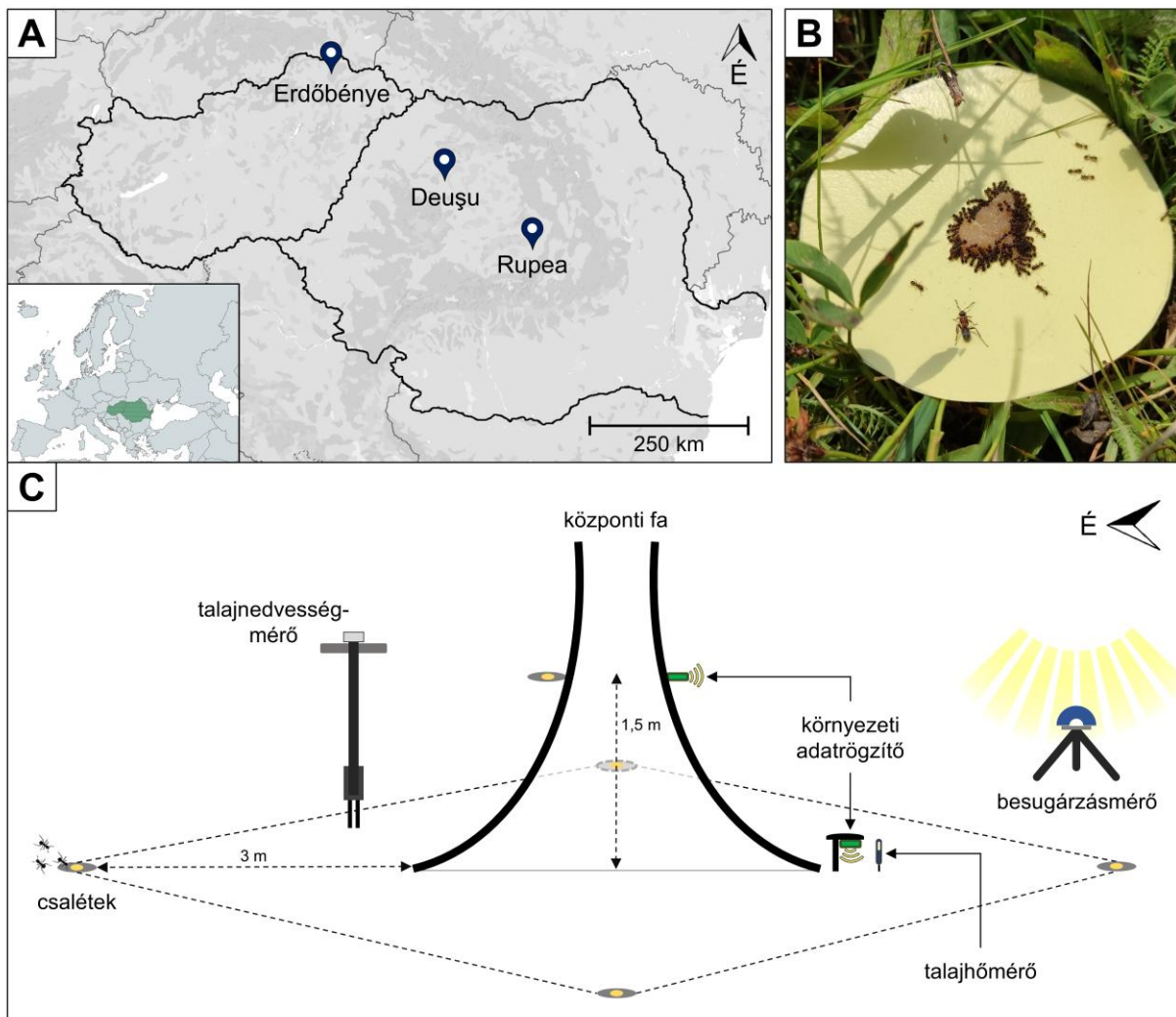
3.1. Mintavételi területek

Vizsgálatainkat Közép- és Kelet-Európa három fáslegelőjén végeztük, amelyek egy csaknem 400 km-es transzekt mentén helyezkednek el a Kárpát-medencében: 1) Erdőbénye (Zempléni-hegység, Északkelet-Magyarország; É 48.276, K 21.319; 215-245 m tszf.), 2) Deușu (Diós) (Kolozs megye, Északnyugat-Románia; É 46.916, K 23.505; 420-490 m tszf.), 3) Rupea (Kőhalom) (Brassó megye, Közép-Románia; É 46.019, K 25.223; 500-580 m tszf.) (**2A. ábra**). A vizsgált fáslegelők mérete összehasonlítható (215 ha, 250 ha, és 393 ha), és azok hasonló környezeti viszonyokkal rendelkeznek. A klíma kontinentális, az éves átlagos csapadékmennyiség 600, 600 és 650 mm, az éves átlaghőmérséklet pedig 9,5, 8,3 és 8,2 °C. Mindhárom fáslegelő enyhe lejtőkkel jellemezhető dombos tájba ágyazódik, és közvetlenül másodlagos gyertyános-tölgyes erdőkhez kapcsolódik. A régió többi fáslegelőjéhez hasonlóan a magányos fák leggyakrabban kocsánytalan és kocsányos tölgyek (*Quercus petraea* és *Q. robur*), de a gyertyán (*Carpinus betulus*), és különböző gyümölcsfák, leginkább körték (*Pyrus pyraeaster* és *P. communis*) egyaránt előfordulnak (Hartel és mtsai., 2018). Az évelő pázsitfűfélék (*Agrostis capillaris*, *Festuca pratensis*, *F. pseudovina* és *F. rubra*) dominálta környező gyepek mérsékelt legeltetésnek vannak kitéve. A leggyakoribb legelőállat a juh (Erdőbénye), valamint a szarvasmarha és a bivaly (erdélyi területek).

3.2. Terepi adatgyűjtés

A növényzet és a hangyák mintavételezése, valamint a mikroklimatikus paraméterek felvételezése állandó mintavételi pontokon történt minden élőhelytípuson (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) belül: négy mintavételi pont/élőhelytípus, 16 pont/fáslegelő, 48 pont összesen. A fás élőhelytípusokban (magányos fák, erdőszegélyek, erdők) minden mintavételi pont középpontjában egy központi tölgyfa állt. Az azonos élőhelytípusok központi fái legalább 20 m-re voltak egymástól, és legalább 50 m-re a legközelebbi szomszédos élőhelytípus kijelölt központi fától. A gyepeken a mintavételi pontok négyzet alakban helyezkedtek el, és legalább 50 m-re voltak a legközelebbi magányos fától vagy erdőszegélytől. A mintavételezést 2022-ben, tiszta

időjárási körülmények között, három különböző hónapban végeztük, amelyek három különböző évszakot képviseltek vizsgálatunkban (április-tavaszi, június-nyári, szeptember-ősz). Az egyes évszakokban a három fáslegelő mintavételezése egy maximálisan 10 napos időablakon belül történt. Egy adott fáslegelő négy élőhelytípusának mintavételezését ugyanazon a napon, párhuzamosan végeztük.



2. ábra. (A) a három mintavételi terület elhelyezkedése a Kárpát-medencében; (B) *Tetramorium* cf. *caespitum* és *Formica rufibarbis* táplálékgyűjtő dolgozói egy csalétken; (C) egy mintavételi pont felépítése: négy csalétek a központi tölgyfa körül, egy csalétek a központi tölgyfa törzsén, valamint a mikroklimatikus paraméterek (besugárzás, talajnedvesség és talajhőmérséklet, levegő hőmérséklet és páratartalom) méréséhez használt műszerek.

3.2.1. Növényzet mintavételezése

A négy különböző élőhelytípus növényzeti összetételének megállapításához minden élőhelytípus mintavételi pontjaiban véletlenszerűen elhelyeztünk egy $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ -es kvadrátot (azaz 16 növényzeti kvadrát/fáslegelő, 48 kvadrát/évszak összesen). A fás élőhelytípusok esetében a kvadrátokat 2–3 m távolságra helyeztük el a fák törzsétől. A kvadrátokban található összes hajtásos növényt (lágyszárúak, cserjék, facsemeték) faji szinten azonosítottuk, míg a borítási arányukat százalékosan becsültük. A növényborítás mellett minden kvadrátban vizuálisan megbecsültük az avar és a csupasz talajfelszín borításának százalékos arányát is. A növényzet mintavételezését tavasszal és nyáron egyaránt elvégeztük, az őszi évszak mintavételezése viszont technikai nehézségek miatt elmaradt.

3.2.2. Hangyák mintavételezése

Mindhárom évszakban nem invazív csalétkezéssel módszert használtunk a különböző hangyaközösségek összetételének megállapításához és a hangyafajok közötti kompetíciós viszonyok feltérképezéséhez. Minden mintavételi ponton öt csalétket helyeztünk el: négyet a fő égtájak irányába, 3 m-re a központi tölgy törzsétől, egyet pedig a központi tölgy törzsének északi oldalára, 1,5 m magasságban (azaz 60 csalétek/élőhelytípus/évszak, összesen 720 csalétek). A gyepeken a központi csalétket – központi fa hiányában – a talajon helyeztük el. A csalétek 1:3 arányú tonhal-méz keverékéből álló csalianyagból, valamint az ennek tárolására szolgáló, 8 cm átmérőjű műanyag korongból (csalilap) álltak. A csalétek megfigyelését 30 percenként, három megfigyelési periódusban végeztük: 7:30–9:30, 11:30–14:00 és 16:00–18:30 között (azaz 17 megfigyelés/csalétek/nap). A választott időintervallumok jól lefedik a nappal aktív hangyafajok fő aktivitási időszakát hasonló élőhelyeken (pl. Tăușan és mtsai., 2017; Maák és mtsai., 2020). A tavaszi mintavételezés során az első megfigyelést 8:30-kor végeztük, mivel a hangyák aktivitása a korábbi órákban túl alacsony volt (azaz 15 megfigyelés/csalétek/nap). Minden megfigyelés 1 percig tartott, amely során feljegyeztük a csalétkeken jelenlévő dolgozók számát, valamint a dolgozók között kialakuló agresszív interakciókat (pl. harapás, támadás, elüldözés; **2B. ábra**). Az elfogyasztott vagy kiszáradó csalianyagot minden megfigyelési periódus előtt, szükség

szerint pótoltuk. A terepi mintavételezés során a hangyafajokat faj vagy génusz szintig azonosítottuk, a megfigyelések végeztével pedig azok néhány dolgozóját begyűjtöttük, és 95%-os etanolban tartósítottuk a laboratóriumi fajsztű azonosításhoz. A határozást Czechowski és mtsai. (2012) és Seifert (2018) határozókulcsai alapján végeztük, a begyűjtött példányokat pedig a Szegedi Tudományegyetem Ökológiai Tanszékén helyeztük el.

3.2.3. Mikroklimatikus paraméterek felvételezése

Annak érdekében, hogy a fajok előfordulási mintázatait összekapcsoljuk a helyi mikroklimatikus viszonyokkal, minden mintavételi ponton figyelemmel kísértük öt kulcsfontosságú mikroklimatikus paraméter finom felbontású változásait, amelyek mindegyike befolyással bírhat a növény- és hangyafajok előfordulási mintázataira helyi és regionális szinten egyaránt (Perfecto és Vandermeer, 1996; Barry, 2008; De Frenne és mtsai., 2013; Seifert, 2017). Ezek az alábbiak voltak: talajnedvesség, talaj- és léghőmérséklet, relatív páratartalom és besugárzás (**2C. ábra**).

A talajnedvességet (térfogati víztartalom – VWC %) minden mintavételi ponton belül négy helyen, a fő égtájaknak megfelelően mértük a talaj felső 12 cm-es rétegében egy Fieldscout TDR 350 talajnedvesség-mérő segítségével. Mivel ezen paraméter napszakos változása csapadék hiányában nem számottevő, annak napszakos változását a többi mikroklimatikus paramétertől eltérően nem kísértük figyelemmel. A talaj hőmérsékletét (°C) a talaj felső 10 cm-es rétegében monitoroztuk minden mintavételi ponton, digitális penetrációs hőmérők segítségével (TFA pocket-digitemp 30.1018). A méréseket minden megfigyelési periódusban, a csalétkék megfigyelését megelőzően végeztük el. A léghőmérsékletben (°C) és a relatív páratartalomban (%) bekövetkező változásokat a fás élőhelytípusok minden mintavételi pontján két digitális környezeti adatrögzítő segítségével kísértük figyelemmel, amelyek ötperces időközönként végeztek méréseket (Optin ADL-TH3). Az egyik adatgyűjtőt sugárzásvédő tetővel ellátva, 10 cm-es talajszint feletti magasságban helyeztük el, míg a másikat a központi tölgy törzsének déli oldalára rögzítettük 1,5 m magasságban annak érdekében, hogy képet kapjunk a fa törzsére helyezett csalétkék közelében uralkodó mikroklimatikus viszonyokról. Azért esett a választás a fák déli oldalára, hogy elkerüljük az esetleges interferenciát az adatrögzítőkkal a

fára helyezett csalilapokon végzett megfigyelések során. A gyepek esetében minden mintavételi ponton egy adatrögzítőt használtunk, amely a központi csalétek közelében, sugárvédő tetővel ellátva került elhelyezésre. A nap besugárzásának intenzitását (W/m^2) élőhelytípusonként egy helyszínen monitoroztuk, Kipp & Zonen SMP3 pyranométerek segítségével. Az érzékelők, amelyek ötperces időközönként végeztek méréseket, állványokra rögzítve, legalább 20 méter távolságra helyeztük el a legközelebbi mintavételi ponttól annak érdekében, hogy elkerüljük a megfigyelést végző kutatók árnyékoló hatását. A mikroklimatikus paraméterek monitorozása azonos módon történt a három évszak során.

3.3. Hangyafajok csoportosítása

Annak érdekében, hogy adataink általánosíthatóságát növeljük, és eredményeinket függetlenítsük a három vizsgált fáslegelő fajkészletének különbségeitől, a hangyafajokat hierarchikus csoportokba soroltuk. Mivel a hangyafajok dominanciahierarchiában betöltött pozíciója kontextus- és élőhelyfüggő lehet (Puntila és mtsai., 1996; Parr és Gibb, 2010), az irodalmi adatok helyett a csoportosítást közvetlen megfigyelésekre és mérésekre támaszkodva végeztük. A csoportosításhoz két mutatót vettünk alapul, amelyek a hangyák dominanciájának két összetevőjét számszerűsítik: a viselkedésbeli és az ökológiai dominanciát (Cerdá és mtsai., 1997; Parr és Gibb, 2010).

A viselkedésbeli dominancia számszerűsítéséhez minden faj számára egy agressziós indexet számoltunk ki, amelyet a heterospecifikus dolgozók ellen irányuló agresszív interakciók (pl. harapás, elüldözés) arányaként határoztunk meg. Hasonló indexeket gyakran használnak a szakirodalomban, és ezek képezik az alapját a hierarchiaviszonyok feltérképezésének a hangyaközösségeken belül (Fellers, 1987; Cerdá és mtsai., 1997, 1998; Bestelmeyer, 2000).

Az ökológiai dominancia számszerűsítéséhez minden faj és élőhelytípus esetében kiszámítottunk egy egyenletesség indexet, amely Pielou J' indexén alapult:

$$J' = \frac{H}{\ln A_v}$$

ahol H az adott faj Shannon-diverzitás értéke, A_v pedig az adott faj számára potenciálisan elérhető csalétek száma, azaz: (1) a csaléteknél mért léghőmérséklet és relatív páratartalom az adott faj aktivitási tartományán belül van, és (2) a faj jelen volt az adott

fáslegelő adott élőhelytípusán (az egyes fajok aktivitási tartományai az **F1. táblázatban** találhatók). A fajok Shannon-diverzitás értékeit (H) a Shannon-féle diverzitás index egy módosított formája alapján határoztuk meg:

$$H = - \sum_{i=1}^{E_c} p_i \ln p_i$$

ahol E_c az adott faj által elfoglalt csalétek száma, p_i pedig az i -edik megfigyelésben jelen lévő dolgozók aránya.

Az agressziós és egyenletesség indexek alapján a hangyafajokat három csoportba soroltuk: **domináns**, **átmeneti** és **szubmisszív** csoportokba (a három csoport jellemzőinek összesítése az **1. táblázatban**, a fajlista pedig a **2. táblázatban** található).

1. táblázat. A három hierarchikus csoportba (domináns, átmeneti, szubmisszív) sorolt hangyafajok főbb jellemzői.

Csoport	Agressziós index (viselkedésbeli dominancia)	Egyenletesség index (ökológiai dominancia)	Abundancia a csaléteken	Elterjedtség a fáslegelőkön
Domináns	magas	magas	magas	magas
Átmeneti	magas	köztes/alacsony	változó	sporadikus
Szubmisszív	alacsony	legtöbbször alacsony	alacsony	alacsony

A **domináns** csoport a viselkedésbeli és ökológiai szempontból egyaránt domináns hangyafajokat tartalmazta. Ezen csoport képviselői (pl. *Formica gagates*, *Lasius niger*) több élőhelytípusban is gyakoriak voltak a vizsgált fáslegelőkön, nagyszámú dolgozót toboroztak az elfoglalt csalétekhez, azokat gyakran kisajátították (monopolizálták), és jelentős agressziót mutattak a heterospecifikus dolgozókkal szemben. Hasonlóan magas agresszivitást mutattak az **átmeneti** csoport képviselői is (pl. *Camponotus ligniperda*, *Formica sanguinea*). Ezen csoport képviselői gyakran a domináns csoport tagjait is képesek voltak elűldözni a csalétekekről, ökológiai dominanciájuk viszont kevésbé volt kifejezett: többnyire sporadikusan elfoglaltak néhány csalétket, de nem voltak elterjedtek az élőhelyeiken (azaz alacsonyabb volt az egyenletesség indexük). Hasonló csoport használata fellelhető a szakirodalomban olyan fajok esetében, amelyek helyileg nagy számban

fordulhatnak elő, de jelenlétük bizonyos fizikai tényezőktől, például mikroklimatikus viszonyoktól és talajviszonyoktól függ (Andersen, 1986).

2. táblázat. A fáslegelőkön megfigyelt hangyafajok, valamint azok agressziós és egyenletesség indexei. A háttérszín az adott faj csoportját jelöli: *piros*: domináns, *kék*: átmeneti, *zöld*: szubmisszív. A csillaggal (*) jelzett fajokat csupán ≤ 10 alkalommal figyeltük meg a három évszak folyamán.

Fajnév	Agressziós index	Egyenletességi index
<i>Lasius fuliginosus</i>	1	0,66
<i>Camponotus ligniperda</i>	1	0,49
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	1	0,42
<i>Camponotus vagus</i>	1	0,36
<i>Formica sanguinea</i>	1	0,33
<i>Lasius niger</i>	0,96	0,65
<i>Lasius platythorax</i>	0,92	0,52
<i>Lasius bombycina</i>	0,79	0,66
<i>Formica pratensis</i>	0,75	0,52
<i>Tetramorium cf. caespitum</i>	0,72	0,61
<i>Formica gagates</i>	0,71	0,71
<i>Myrmica curvithorax</i>	0,67	0,53
<i>Myrmica ruginodis</i>	0,66	0,70
<i>Formica fusca</i>	0,33	0,56
<i>Camponotus atricolor</i>	0,25	0,13
<i>Myrmica sabuleti</i>	0,16	0,42
<i>Temnothorax crassispinus</i>	0	0,69
<i>Formica cunicularia</i>	0	0,46
<i>Formica rufibarbis</i>	0	0,46
<i>Myrmecina graminicola</i>	0	0,41
<i>Myrmica specioides</i>	0	0,38
<i>Tapinoma subboreale</i>	0	0,36
<i>Myrmica scabrinodis</i>	0	0,29
<i>Formica rufa</i>	NA	0,50
<i>Myrmica schencki</i>	NA	0,43
<i>Lasius emarginatus</i>	NA	0,40
<i>Lasius alienus</i>	NA	0,39
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	NA	0,30
<i>Lasius brunneus</i> *	NA	NA
<i>Stenamma debile</i> *	NA	NA
<i>Temnothorax affinis</i> *	NA	NA
<i>Temnothorax corticalis</i> *	NA	NA
<i>Temnothorax turcicus</i> *	NA	NA

Bár eltérő mintázatot mutatott, egy további hangyafaj, a *Myrmica ruginodis* szintén az átmeneti csoportba került. Ez a faj viszonylag magas ökológiai dominanciát mutatott a zártabb élőhelytípusokon (erdőszegélyek és erdők), de interspecifikus kölcsönhatásaik kimenetele kontextusfüggő volt, azokból gyakran vesztesen került ki. A **szubmisszív** csoport viselkedésbeli és ökológiai dominanciát tekintve egyaránt alárendelt fajokat tartalmazott. Ezen csoport képviselőinek előfordulása (pl. *Camponotus atricolor*, *Temnothorax affinis*) gyakran bizonyos környezeti viszonyokhoz vagy mikroélőhelyekhez volt kötött, dolgozóik alacsony szintű agressziót mutattak, és a domináns vagy átmeneti fajok képviselői könnyen kiszorították őket a csalétkéről.

3.4. Funkcionális jellegek gyűjtése

3.4.1. Növények funkcionális jellegei

A növényközösségek funkcionális jellemzéséhez öt funkcionális jelleget használtunk: magasság, levélfelület („*leaf area*” – LA), fajlagos levélfelület („*specific leaf area*” – SLA), virágzás kezdete, életforma. A növényt magasság és a választott levéljellegek alapvető biológiai funkciókkal állnak összefüggésben. A növényt magasság jól tükrözi az adott faj magterjesztési hatékonyságát, valamint – mivel ez legtöbbször erős pozitív kapcsolatban áll a legfelső fotoszintetizáló levelek földfelszíntől számított magasságával – kompetíciós képességeit is (Díaz és mtsai., 2004). Az LA és SLA a források kiaknázási hatékonyságára engednek következtetni: a nagyobb levélfelület általában nagyobb fénybefogó kapacitást, ezáltal pedig gyorsabb növekedést tesz lehetővé magasabb párologtatás mellett (Berendse és mtsai., 2007). Az SLA, azaz a levél egységnyi száraz tömegére eső levélfelület a levél szövetének tömörségére és a levél vastagságára utal (Vojtkó és Lukács, 2015). A magas SLA-értékkel jellemezhető levelek vékonyak és gyors növekedésűek, de általában rövid életűek és védtelenek a herbivókkal szemben – hasonló levelek létrehozása erőforrásokban gazdag környezetben előnyös (Wilson és mtsai., 1999). Ezzel szemben az alacsony SLA-értékkel rendelkező, tömör és tartós levelek tápanyagokban szegény környezetben előnyösek, ahol kulcsfontosságú az erőforrások hatékony felhasználása és védelme (Westoby, 1998; Díaz és mtsai., 2004). Emellett a levéljellegek a növényevők rendelkezésére álló biomassa mennyiségét is meghatározzák

(Wilson és mtsai., 1999). A virágjellegek, mint a virágzás kezdete a növényfajok reprodukciós stratégiájával állnak összefüggésben (Kremen és mtsai., 2007), míg az életforma a közösségek általános megjelenésének és szerkezetének jellemzésére használható (Raunkiaer, 1934). Az adatok gyűjtéséhez regionális adatbázisokat használtunk (**3. táblázat**). A több értékkel rendelkező jellegekhez átlagos értéket számítottunk. A facsemeték és cserjék esetében a magasságot 120 cm-ben maximalizáltuk az adatbázisokban szereplő értékek helyett, ugyanis azok a kifejtett egyedekre jellemző értékeket jelölték.

3.4.2. Hangyák funkcionális jellegei

A hangyaközösségek jellemzéséhez hat funkcionális jelleget használtunk: fejméret, királynőszám, dominancia, hőmérséklet- és páratartalom-optimum, valamint ökológiai plaszticitás. Mivel a hangyák esetében az egyes funkcionális jellegek (pl. dominancia, hőmérséklet- és páratartalom-optimum) élőhelytől és kontextustól függő változatosságot mutatnak (Puntila és mtsai., 1996; Philpott és mtsai., 2010), ezen jellegek esetében saját mérésekre támaszkodtunk. A fejméret szoros összefüggésben áll a dolgozók testméretével (Seifert, 2002), amely meghatározza, hogy a dolgozók hogyan képezik le környezetüket, hol képesek táplálékot gyűjteni, valamint ez a jelleg kapcsolatban áll számos életmenet jelleggel is (Chown és Gaston, 2010). A királynőszám informatív a faj diszperziós képességeire és királynők kolóniaalapítási stratégiájára nézve (Heinze és Foitzik, 2009). A dominancia kifejezi, hogy egy adott faj mennyire képes forrásokat kisajátítani, és két komponensből, a viselkedésbeli (agresszivitás) és ökológiai (tömegesség) dominanciából tevődik össze (Parr és Gibb, 2010). A léghőmérséklet és relatív páratartalom kulcsfontosságú tényezők a hangyák aktivitásmintázatának és táplálékgyűjtési periódusainak kialakításában, amelyeken keresztül befolyásolják a kolóniák növekedéséhez, fejlődéséhez és szaporodásához szükséges erőforrások megszerzését (Roeder és mtsai., 2022). Emellett – főként szélsőséges hőmérsékleti viszonyokkal jellemezhető ökoszisztémákban – önálló niche-tengelyként működve szerepet játszhatnak a fajok közötti forrásfelosztásban, ezáltal facilitálva azok együttélését (Cerdá és mtsai., 1997; Sánchez-García és mtsai., 2022). Végül, az ökológiai plaszticitás kifejezi, hogy egy adott faj mennyire változatos élőhelyi, környezeti, és ökológiai körülmények között képes

fennmaradni (Czechowski és mtsai., 2012). A funkcionális jellegekről további információk a **3. táblázatban** találhatók.

3. táblázat. A vizsgálatokban használt növény és hangya funkcionális jellegek.

NÖVÉNYEK			
Jelleg neve	Leírás	Adattípus	Forrás
Növénymagasság	A kifejtett növény földfelszín feletti részének magassága	Numerikus (cm)	Sonkoly és mtsai., (2023)
Fajlagos levélfelület (SLA)	A levélfelület és a száraz levéltömeg hányadosa	Numerikus (mm ² /mg)	Sonkoly és mtsai., (2023)
Levélfelület (LA)	Frissen gyűjtött, kifejtett és ép levelek egy oldalának felszíne	Numerikus (mm ²)	Sonkoly és mtsai., (2023)
Virágzás kezdete	Annak a hónapnak a sorszáma, amelyben a faj legjellemzőbben kezdi a virágzást	Numerikus (hónap)	Sonkoly és mtsai., (2023)
Életforma	A faj életformatípusa a Raunkiaer-féle életforma-osztályozás szerint. Az osztályozás alapja az áttelelő szerv (mag vagy rügy), utóbbi esetben annak elhelyezkedése a talajfelszínhez képest	Nominális, hat szinttel: kamefiton, geofiton, cserje, fa, hemikriptofiton, terofiton	Király (2009)
HANGYÁK			
Jelleg neve	Leírás	Adattípus	Forrás
Fejméret	Testméret közelítő értéke	Numerikus (µm)	Seifert (2018)
Királynőszám	A tojásrakó királynők száma a kolónián belül	Nominális, két szinttel: monogín, oligo-/poligín	Czechowski és mtsai., (2012); Seifert (2018)
Dominancia	Erőforrások kisajátításának képessége	Nominális, három szinttel: domináns, átmeneti, szubmisszív	Saját megfigyelések és mérések
Hőmérséklet optimum	Adott faj maximális aktivitásánál detektált léghőmérséklet	Numerikus (°C)	Saját megfigyelések és mérések
Páratartalom optimum	Adott faj maximális aktivitásánál detektált levegő páratartalom	Numerikus (%)	Saját megfigyelések és mérések
Ökológiai plaszticitás	Élőhelyi, környezeti, és ökológiai körülmények változatosságának tolerálóképessége	Nominális, négy szinttel: euritopikus, politopikus, oligotopikus, sztenotopikus	Czechowski és mtsai., (2012)

Megjegyzés:

növények: *kamefiton*: évelő növények, amelyek kitartóképletei kevéssel a talaj felszíne felett helyezkednek el; *geofiton*: évelő növények, amelyek kitartóképletei jóval a talaj felszíne alatt vannak; *hemikriptofiton*: évelő növények, amelyek kitartóképletei a talaj felszínén vagy közvetlenül a talajfelszín alatt vannak; *terofiton*: egyéves növények, amelyek kitartóképletei magok és termések; **hangvák:** *monogín*: kolóniánként egy tojásrakó királynő; *oligo-/poligín*: kolóniánként

több mint egy tojásrakó királynő; **domináns**: magas viselkedésbeli és ökológiai dominancia; **átmeneti**: magas viselkedésbeli, de kevésbé kifejezett ökológiai dominancia; **szubmisszív**: alacsony viselkedésbeli és ökológiai dominancia; **euritopikus**: kifejezett élőhelyi (nyílt vagy zárt) vagy környezeti (hőmérséklet) preferenciát nem mutató fajok; **politopikus**: gyenge élőhelyi preferenciát mutató fajok (pl. különböző erdők); **oligotopikus**: erősebb élőhelyi preferenciát mutató fajok, amelyek valamilyen jellegzetes élőhelyhez (pl. fenyvesek) vagy környezeti viszonyokhoz kötődnek; **sztenotopikus**: egy specifikus, jellegzetes környezeti viszonyokkal rendelkező élőhelyhez kötődő fajok (pl. száraz gyepek).

3.5. Adatelemzés

3.5.1. Az élőhelytípusok mikroklimatikus viszonyai

Első lépésként megvizsgáltuk, hogy a fáslegelők négy különböző élőhelytípusa (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) eltérő mikroklimatikus viszonyokat biztosítanak-e az ott élő organizmusok számára. Az elemzések előtt az azonos mintavételi pontokról származó két digitális adatrögzítő mérési eredményeit (léghőmérséklet és relatív páratartalom) kiátlagoltuk. Az egyes élőhelytípusokon mért értékeket minden mikroklimatikus paraméter (léghőmérséklet és relatív páratartalom, talajhőmérséklet, talajnedvesség, besugárzás; folytonos numerikus változók) esetében kevert lineáris modellekkel hasonlítottuk össze (LMM, Gauss hibatag, maximum likelihood illesztés). A léghőmérséklet és relatív páratartalom, valamint a talajhőmérséklet modelljeiben az adott mikroklimatikus paraméter mint függő változó, az élőhelytípus és megfigyelési periódus (reggel, délután, este), valamint a kettő interakciója mint magyarázó változó, a fáslegelő és a mintavételi pont azonosítója pedig mint beágyazott random faktorok szerepeltek. A besugárzás modelljében csak a fáslegelő azonosítója szerepelt random faktorként, mivel annak monitorozása minden fáslegelőn élőhelytípusonként csak egy területen történt. A talajnedvesség modelljében csak az élőhelytípus szerepelt magyarázó változóként, mivel annak napszakos változását nem vizsgáltuk.

A mikroklimatikus viszonyok szezonális változásainak, valamint az azokat moduláló élőhelyi hatások feltárása érdekében az elemzést időben² is elvégeztük. A modellekben az adott mikroklimatikus paraméter mint függő változó, az élőhelytípus és

² **Térbeli elemzés** alatt a fáslegelők négy különböző élőhelytípusa (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) valamilyen paraméterének összehasonlítását, **időbeli elemzés** alatt pedig az egyes élőhelytípusok valamilyen paraméterének évszakok közötti (tavasz, nyár, ősz) összehasonlítását értem a dolgozatban.

az évszak, valamint a kettő interakciója mint magyarázó változó, a fáslegelő és a mintavételi pont azonosítója pedig mint beágyazott random faktorok szerepeltek.

3.5.2. Taxonómiai összetétel és fajszám

A mikroklimatikus viszonyok elemzése után megvizsgáltuk, hogy a fáslegelők egyes élőhelytípusai (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) eltérő taxonómiai összetétellel rendelkező hangya- és növényközösségeket tartanak-e fenn. Ehhez páronkénti permutációs többváltozós varianciaanalízist (PERMANOVA) végeztünk el, Bray-Curtis disszimilitás-indexet és 999 permutációt használva. Az egyes fajok abundanciaértékeit (hangyák) vagy borításértékeit (növények) a gyakori fajok hatásának csökkentése, valamint a normalitás javítása érdekében négyzetgyök-transzformáltuk az elemzés előtt. Az élőhelytípusok közötti fajkompozíciós különbségeket nem-metrikus multidimenzionális skálázást (NMDS, Bray-Curtis disszimilitás-index) alkalmazva, két dimenzióban ábrázoltuk.

A fajkompozíció mellett az egyes élőhelytípusok hangya- és növényközösségeinek fajszámát is összehasonlítottuk. Hangyák esetében a három mintázott fáslegelő azonos élőhelytípusainak adatait összevonva állapítottuk meg a fajszámot minden megfigyelési periódusban (tavasszal 15, nyáron és ősszel pedig 17 érték minden élőhelytípus esetében). Ez a megközelítés a különböző fáslegelők és mintavételi pontok fajkészletének eltéréseit figyelembe véve pontosabb képet ad a fáslegelőkön aktuálisan jelen lévő fajok számáról. Az egyes élőhelytípusok értékeit kevert lineáris modellek (LMM, Gauss hibátag, maximum likelihood illesztés) segítségével hasonlítottuk össze. A hangyák modelljében a fajszám mint függő változó, az élőhelytípus mint magyarázó változó, a megfigyelési periódus pedig mint random faktor szerepelt. Növények esetében az egyes mintavételi pontok kvadrátjaiban detektált fajok számát vettük alapul. A modellekben a fajszám mint függő változó, az élőhelytípus mint magyarázó változó, a fáslegelő azonosítója pedig mint random faktor szerepelt. Annak megállapítása érdekében, hogy az egyes élőhelytípusok közösségeinek egymáshoz viszonyított összetételbeli- és diverzitásviszonyai állandóak-e az évszakok között, az elemzéseket minden évszak esetében elvégeztük (növények: tavasz, nyár; hangyák: tavasz, nyár, ősz).

Az egyes hangya- és növényközösségek összetételében és fajszámában bekövetkező esetleges szezonális változások feltárása érdekében az elemzéseket időben (évszakok között) is elvégeztük. Az elemzéseket a térbeli elemzésekkel megegyező statisztikai módszerekkel végeztük. A fajszámok összehasonlításakor minden élőhelytípus esetében külön modellt futtattunk. Hangyák esetében a fajszám mint függő változó, az évszak mint magyarázó változó, a megfigyelési periódus pedig mint random faktor szerepelt a modellekben, míg a növények modelljeiben a fáslegelő azonosítója szerepelt random faktorként.

3.5.3. Funkcionális összetétel

A taxonómiai összetétel mellett azt is megvizsgáltuk, hogy az élőhelytípusok közötti esetleges kompozicionális eltérések a hangya- és növényközösségek funkcionális jelleg-összetételében (azaz funkcionális kompozíciójában) is megmutatkoznak-e. Ehhez első lépésben minden mintavételi ponthoz közösségi súlyozott átlagot (CWM) számoltunk minden numerikus változóhoz (növények: növénymagasság, SLA, LA, virágzás kezdete; hangyák: fejméret, hőmérséklet és páratartalom optimum), a nominális változók (növények: életforma; hangyák: dominancia, királynőszám, ökológiai plaszticitás) esetében pedig az egyes kategóriákhoz tartozó borításértéket (növények) vagy abundanciaértéket (hangyák) vettük alapul. Ezt követően minta $\times$ jelleg mátrixot hoztunk létre, ahol az értékek az egyes mintavételi pontok közösségeinek CWM és borítás (növények) vagy abundancia (hangyák) értékeit jelölték minden jellegre vonatkozóan (Tölgyesi és mtsai., 2019). Ebből a mátrixból a Gower-távolságot alapul véve távolságmátrixot számoltunk. Ehhez a nominális változók szintjeit ún. „fuzzy” kódolású „dummy” változóként kezeltük, a CWM értékeket pedig min-max normalizáltuk a számolás előtt. A kapott távolságmátrixot használva permutációs többváltozós varianciaanalízist (PERMANOVA) végeztünk el, 999 permutációt használva. Az élőhelytípusok közösségei közötti funkcionális összetételbeli különbségeket főkoordináta-elemzéssel (PCoA) ábráztuk, amelyhez szintén ezt a távolságmátrixot vettük alapul.

3.5.4. Funkcionális jellegek és mikroklimatikus változók asszociáltsága

Annak feltárása érdekében, hogy az egyes funkcionális jellegek értékeinek és attribútumainak térbeli eloszlását milyen mikroklimatikus tényezők befolyásolják, Dray és mtsai. (2014) integratív megközelítést követtük, amely két egymást kiegészítő elemzést foglal magába: az RLQ és a „fourth-corner” elemzéseket (Dolédec és mtsai., 1996; Legendre és mtsai., 1997). Mindkét elemzés a „fourth-corner” mátrixot veszi alapul, amely a fajok jellegeit környezeti változókkal kapcsolja össze közösségi adatokon keresztül. Ennek megfelelően az elemzés elvégzéséhez három adattáblázatot hoztunk létre: 1) R-táblázat: a mért mikroklimatikus változók átlagos értékeit tartalmazta minden mintavételi ponthoz (besugárzás, léghőmérséklet, relatív páratartalom, talajnedvesség, talajhőmérséklet, valamint avarborítás és csupasz felszín borítás); 2) L-táblázat: az egyes fajok borításértékeit (növények) vagy abundanciaértékeit (hangyák) tartalmazta minden mintavételi ponthoz; 3) Q-táblázat: a fajok funkcionális jellegeinek értékeit vagy attribútumait tartalmazta.

Az RLQ elemzés az R, L, és Q táblázatok három különböző ordinációs elemzését kombinálva általános képet nyújt a környezeti paraméterek és a közösségek jellegmintázatainak kapcsolatáról (Dolédec és mtsai., 1996). Az R-táblázathoz (a mikroklimatikus változók skálázása után) főkomponens elemzést (PCA), az L-táblázathoz korrespondencia elemzést (CA), a Q-táblázathoz pedig – mivel az kvantitatív és kvalitatív változókat egyaránt tartalmazott – Hill-Smith ordinációs elemzést alkalmaztunk. Mind a korrespondencia elemzés, mind pedig a Hill-Smith elemzés súlyozva volt a fajok borításértékeivel (növények) vagy abundanciaértékeivel (hangyák). Annak érdekében, hogy az egyes funkcionális jellegek mikroklimatikus paraméterekkel való asszociáltságát statisztikailag teszteljük, „fourth-corner” elemzést hajtottunk végre 4999 permutációval Dray és Legendre (2008) permutációs módszerét alkalmazva.

3.5.5. Növények és hangyák taxonómiai és funkcionális diverzitását befolyásoló közvetlen és közvetett tényezők

A funkcionális jellegek mikroklimatikus paraméterekkel való asszociáltságának tesztelése mellett azt is megvizsgáltuk, hogy milyen egyéb közvetlen és közvetett tényezők befolyásolják a növények és hangyák taxonómiai, valamint funkcionális diverzitását az

egyes élőhelytípusokon. Ehhez elemenkénti („*piecewise*”) strukturális egyenlet modellezésen („*structural equation modeling*” – SEM) alapuló útvonal-elemzést („*path analysis*”) alkalmaztunk, amely több függő- és független változó kapcsolatának egyidejű elemzését teszi lehetővé egyetlen kauzális hálózatban (Lefcheck, 2016). A SEM megközelítések megengedik, hogy egy adott változó különböző komponens modellekben (útvonalakban) függő, majd magyarázó változóként egyaránt szerepeljen, lehetővé téve ezzel változók közötti közvetett kapcsolatok és kaszkád jellegű folyamatok feltérképezését, és erősségük számszerűsítését (Lefcheck, 2016).

A modellezéssel arra kerestük a választ, hogy: 1) a lokális mikroklimatikus viszonyok, valamint a talajfelszín összetettsége milyen kapcsolatban áll a növényzet taxonómiai és funkcionális diverzitásával, és mindezek 2) milyen közvetlen és közvetett útvonalakon keresztül hatnak a hangyák diverzitásmutatóira (taxonómiai és funkcionális diverzitás). A talajfelszín összetettségének számszerűsítéséhez két változót használtunk, amelyek fontos szerepet töltenek be a hangyaközösségek diverzitásának és összetételének kialakításában: az avarborítás és csupasz talajfelszín százalékos értékét (Bestelmeyer és Wiens, 1996). A lokális mikroklíma jellemzéséhez a mért mikroklimatikus paraméterek átlagértékét és terjedelmét vettük alapul minden mintavételi ponthoz (léghőmérséklet, relatív páratartalom, talajhőmérséklet, talajnedvesség, besugárzás). Mivel azonban mind a talajfelszín összetettségének leírásához használt változók, mind pedig a mikroklimatikus változók erősen korreláltak egymással (**F3. táblázat**), azokon főkomponens-elemzést (PCA) hajtottunk végre, majd annak első tengely-értékeit használtuk a talajfelszín összetettsége, valamint a lokális mikroklíma jellemzéséhez.

A növények és hangyák taxonómiai diverzitását az adott mintavételi ponton detektált fajok számával, funkcionális diverzitását pedig ugyanezen mintavételi pontokhoz számolt Rao-féle kvadratikus entrópia (RaoQ, Botta-Dukát, 2005) értékével számszerűsítettük. A komponens modellek felépítéséhez kevert lineáris modelleket (LMM, Gauss hibatag, maximum likelihood illesztés) vagy általánosított kevert lineáris modelleket (GLMM, Poisson hibatag, maximum likelihood illesztés) használtunk. A fáslegelők, valamint az egyes mintavételi pontok azonosítóját minden komponens modellbe beágyazott random faktorként építettük be a térbeli autokorreláció figyelembevétele érdekében. A SEM-ek megfelelő illeszkedésének, valamint esetleges hiányzó kapcsolatok hatásának

tesztelését Shipley (2000) módszerével végeztük, amely elfogadható illeszkedés esetén $p > 0,05$ értéket vesz fel. A SEM-ek optimalizálása érdekében azokon manuális „backward” eliminációt hajtottunk végre, a kis mintaelemszámokra kifejlesztett Akaike információs kritériumra (AICc) alapozva. Az elimináció során egyesével eltávolítottuk a komponens modellekből a nem szignifikáns magyarázó változókat (a legkisebb magyarázóerővel rendelkező változóval kezdve) mindaddig, amíg megkaptuk a legkisebb AICc értékkel rendelkező, elfogadható illeszkedést mutató végleges modellt ($p > 0,05$). Az elemzéseket a tavaszi és nyári évszakok adatsorán egyaránt elvégeztük annak feltárása érdekében, hogy a szezonálitáshoz köthető, mikroklimatikus változókban és a vegetáció fejlettségében bekövetkező változások hogyan befolyásolják a kialakult kapcsolatrendszert.

3.5.6. Hangyacsoportok aktivitását befolyásoló biotikus és környezeti tényezők

A környezeti tényezők és biotikus interakciók leggyakrabban együttesen, azonos időben fejtik ki hatásukat az organizmusok előfordulási mintázataira (Cadotte és Tucker, 2017). Annak érdekében, hogy képet kapjunk a két tényező egymáshoz viszonyított relatív fontosságáról, valamint arról, hogy a környezeti változók közül melyek elsődlegesek a különböző hangyacsoportok (domináns, átmeneti, szubmisszív) aktivitásának befolyásolásában, a két tényező hatását a hangyacsoportok aktivitására nézve közös modellekben vizsgáltuk. Az elemzésekhez az azonos csoportba sorolt hangyafajok minden megfigyelés során rögzített abundanciaértékeit összeadtuk. Minden élőhelytípus és hangyacsoport esetében külön modelleket futtattunk. A modellezést általánosított kevert lineáris modellekkel végeztük (GLMM, Poisson hibatag, maximum likelihood illesztés). Mivel a gyepek és magányos fák hangyaközösségeiben csupán egyetlen átmeneti csoportba tartozó faj volt jelen kevés előfordulási adattal (*Camponotus vagus*, $N = 13$), ezen élőhelytípusok esetében csak a domináns és szubmisszív csoportok aktivitását modelleztük. A modellekben az adott hangyacsoport abundanciaértéke mint függő változó, a skálázott mikroklimatikus változók, valamint a hierarchiában alacsonyabb szintet betöltő hangyacsoportok skálázott abundanciaértéke (pl. domináns és átmeneti csoportok a szubmisszív csoport modelljeiben) pedig mint magyarázó változó szerepeltek. Random faktorokként a mintavételi pontok azonosítóját, valamint a napszakot használtuk. Az erősen kollineáris mikroklimatikus változók kiszűrését a variancia inflációs faktor (VIF)

segítségével végeztük; a $VIF \geq 5$ értékkel rendelkező változók eltávolításra kerültek a modellekből (James és mtsai., 2013).

3.5.7. Hangyaközösségek térbeli és időbeli realizált niche-összetétele

Az egyes élőhelytípusok hangyaközösségeinek realizált niche-összetételét meghatározva további, az eddigi elemzéseket kiegészítő információhoz juthatunk a közösségek szerveződésére és diverzitásviszonyainak kialakulására vonatkozóan (Albrecht és Gotelli, 2001). Mivel a mintavételezési elrendezésünk lehetővé tette a hangyafajok előfordulási adatainak összekapcsolását az aktuális, finom felbontású mikroklimatikus viszonyokkal, lehetőségünk nyílt annak számszerűsítésére, hogy az adott fajok környezetük mikroklimatikus változatosságának mekkora részében fordulnak elő a nap folyamán. Ezt négydimenziós hipertérfogat-értékek számolásával végeztük el (Blonder és mtsai., 2014; Blonder, 2018). A hipertérfogat-értékek ebben az értelmezésben a hangyafajok termális realizált niche-szélességét (a továbbiakban: realizált niche-szélesség) számszerűsítik: amennyiben egy faj változatos mikroklimatikus viszonyok között előfordul, hipertérfogat-értéke magasabb lesz egy olyan fajéhoz képest, amelynek előfordulása valamilyen specifikus mikroklimatikus viszonyokhoz (pl. extrém magas hőmérséklethez és besugárzáshoz) kötött. A hipertérfogat-megközelítés tehát Hutchinson (1957) niche-konceptiójára épül, és matematikai eszköztárral szolgál az általa megfogalmazott n -dimenziós absztrakt tér számszerűsítéséhez.

A térbeli elemzést – az előzőekhez hasonlóan – a nyári adatsoron végeztük el. A számoláshoz a három mintázott fáslegelő azonos élőhelytípusainak megfigyeléseit összevonva megfigyelés $\times$ mikroklimatikus paraméter mátrixokat (összesen négyet, a négy élőhelytípusnak megfelelően) hoztunk létre. A mátrixok értékeit a számolás előtt min-max normalizáltuk (a megfelelő fáslegelőn és élőhelytípuson mért minimum és maximum értékeket használva), ez a mikroklimatikus paraméterek eltérő mértékegységéből adódó nagyságrendbeli különbségek kiküszöbölése mellett egy másik fontos célt is szolgált, nevezetesen függetlenítette a számolni kívánt hipertérfogat-értékeket az egyes élőhelytípusok mikroklimájának eltérő mértékű változatosságától, lehetővé téve ezzel az élőhelytípusok közötti összehasonlítást. A ≤ 10 megfigyeléssel rendelkező hangyafajokat kizártuk az elemzésekből a hipertérfogat-számolás megbízhatóságának biztosítása

érdekében (Blonder és mtsai., 2014). Ezt követően elvégeztük a hipertérfogat-számolást az egyes hangyafajok észlelésekor mért mikroklimatikus viszonyok (lég hőmérséklet, relatív páratartalom, besugárzás, talajhőmérséklet) értékeivel, négydimenziós hipertérfogat-értékeket kapva ezzel minden élőhelytípus közösségének minden fajához. A számolást a realizált niche-modellezéshez előnyben részesített „*support vector machine*” (svm) módszerrel és alapértelmezett γ paraméterértékkel ($\gamma = 0,5$) végeztük (Blonder és mtsai., 2018).

A fajok hipertérfogat-értékeinek megállapítása mellett az alkalmazott módszer két tetszőleges hipertérfogat közös halmazának számszerűsítését is lehetővé teszi, amely a két megfelelő faj realizált niche-átfedésének feleltethető meg. A fajok páronkénti niche-átfedéseit számszerűsítve közelítő képet kaphatunk a közösségekben uralkodó kompetíciós viszonyokról. Ennek érdekében minden közösség fajpárjaira elvégeztük a számolást. A realizált niche-átfedések mértékét a Jaccard szimilaritási értékkel számszerűsítettük, amely 0 (nincs átfedés) és 1 (teljes átfedés, beágyazottság) közötti értéket vehet fel.

Az eltérő élőhelytípusok közösségei közötti különbségeket a két számolt niche-jellemző terén (realizált niche-szélesség és páronkénti niche-átfedések) átlagértékek és szórások számolásával számszerűsítettük. Az értékek statisztikai összehasonlításától eltekintettünk, mivel elemzéseinkben minden élőhelytípus fajai csupán egy-egy hipertérfogat-értékkel rendelkeztek.

Annak érdekében, hogy képet kapjunk a hangyaközösségek realizált niche-összetételének szezonális változásairól, valamint azok esetleges hatásairól a közösségek kompetíciós viszonyaira nézve, a számolásokat időben, az egyes évszakok között is elvégeztük. A közösségszintű változások feltárása mellett azt is megvizsgáltuk, hogy az egyes hangyacsoportok (domináns, átmeneti, szubmisszív) mutatóit azonosan érintik-e a szezonális hatások. Mivel elemzéseink az évszakai változások általános mintázatainak feltárására irányultak, mérőszámokként medián értékeket és interkvartilis terjedelmeket használtunk, majd megállapítottuk ezek százalékos változását az egyes évszakok között. A számoláshoz minden élőhelytípus esetében a legnagyobb évszakai változáshoz viszonyítva állapítottuk meg a többi csoport változásának százalékos arányát. A számolást minden élőhelytípus minden képviselt hangyacsoportjára elvégeztük. A gyepek és magányos fák hangyaközösségei esetében – az előzőekhez hasonló módon – csak a

domináns és szubmisszív csoportokkal dolgoztunk, ugyanis átmeneti csoportba tartozó fajok ezen élőhelyeken nem, vagy nagyon alacsony egyedszámban voltak jelen (gyepek: 0 faj; magányos fák: 1 faj, összesen 13 megfigyelés).

3.5.8. Az elemzésekhez használt csomagok és függvények

Minden statisztikai elemzést az R statisztikai program segítségével végeztünk (R Core Team, 2024). A kevert lineáris modelleket (LMM) az *lme4* csomag *lmer* függvényével, az általánosított kevert lineáris modelleket (GLMM) pedig a *glmer* függvényével futtattuk (Bates és mtsai., 2025). A modellek eltérő faktorszintjeinek páronkénti (post-hoc) összehasonlítására az *emmeans* függvényt használtuk (*emmeans* csomag, Lenth, 2025). A páronkénti permutációs többváltozós varianciaanalízist (PERMANOVA) a *vegan* csomag *adonis2* függvényével, a nem-metrikus multidimenzionális skálázást (NMDS) a *metaMDS* függvényével, a főkoordináta-elemzést (PCoA) pedig a *wcmdscale* függvényével végeztük (Oksanen és mtsai., 2025). Az RLQ elemzéshez az *ade4* csomag *dudi.coa*, *dudi.pca*, *dudi.hillsmith* és *rlq* függvényeit, a „fourth-corner” elemzéshez pedig a *fourthcorner* függvényét használtuk (Dray és Dufour, 2007). A strukturális egyenlet modellezést (SEM) a *piecewiseSEM* csomag *psem* függvényével végeztük (Lefcheck, 2016). A modellekbe épített Rao-féle kvadratikus entrópia értékeket de Bello és mtsai., (2016) *melodic* függvényével állapítottuk meg. A fajok hipertérfogat-értékeit a *hypervolume* csomag *hypervolume_svm* függvényével, míg a fajok közötti hipertérfogat-átfedések mértékét a *hypervolume_overlap_statistics* függvényével számoltuk ki (Blonder és mtsai., 2014). A *p*-értékeket minden releváns esetben (PERMANOVA, ill. „fourth-corner” elemzések) az FDR módszerrel korrigáltuk a többszörös összehasonlításból adódó hibalehetőségek kiküszöbölésére.

4. Eredmények

A vizsgált fáslegelők négy különböző élőhelytípusa esetében összesen 33 hangyafajt (**F1. táblázat**) és 186 növényfajt (**F2. táblázat**) figyeltünk meg a mintavételezések során. Ezek az értékek Magyarország hangyafaunájának 26%-át, flórájának pedig 5%-át fedik le (Csősz és mtsai., 2011; Bán és mtsai., 2018). Románia esetében ugyanezen értékek hangyák esetében 29%-nak, míg növények esetében körülbelül 4,9%-nak felelnek meg (Ciocârlan, 2009; Csősz és mtsai., 2011). A hangyaközösségek mintavételezése folyamán összesen 11 762 megfigyelést végeztünk, amelyek során 216 509 dolgozót figyeltünk meg. A megfigyelésekkel párhuzamosan összesen 76 096 mikroklimatikus mérést végeztünk.

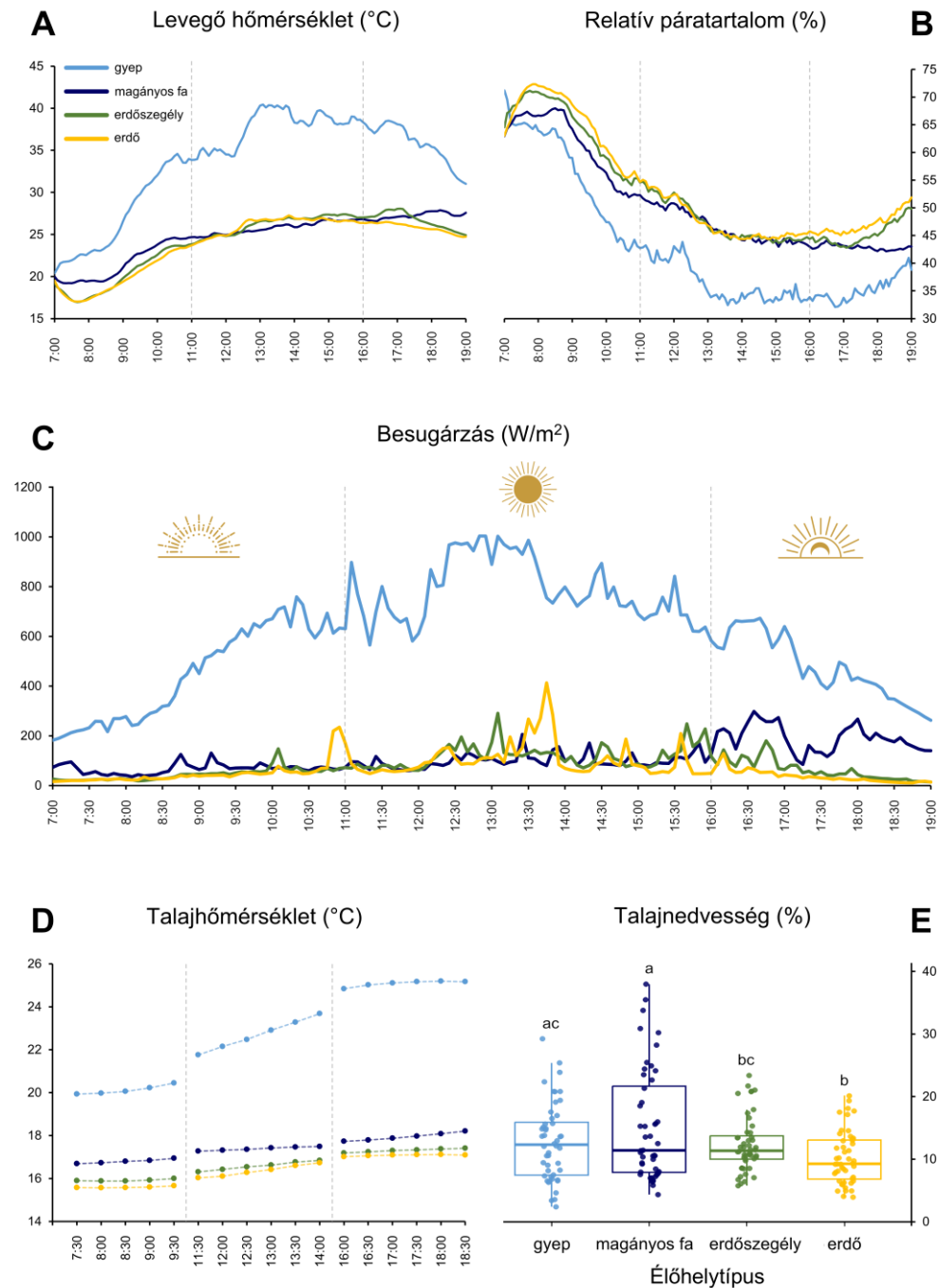
4.1. Az élőhelytípusok mikroklimatikus viszonyai

A fáslegelők négy élőhelytípusának (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) vizsgált mikroklimatikus paraméterei mind napszakos, mind pedig évszakos skálán jelentős különbségeket mutattak.

Eredményeink alapján napszakos skálán az egyes élőhelytípusok egymástól jelentősen eltérő, egyedi mikroklimatikus viszonyokat biztosítanak (**3. ábra**). A legmagasabb léghőmérsékletet a gyepeken detektáltuk a nap folyamán mindhárom napszakban (reggel, délelőtt, este) ($z > 30,26$; $p < 0,001$; **3A. ábra**). A fás élőhelytípusok esetében a reggeli és esti órákban a magányos fák lombkoronája alatt volt a legmagasabb a hőmérséklet, az erdőszegélyek átmeneti értékeket vettek fel, a legalacsonyabb értékeket pedig az erdőkben detektáltuk ($z > 3,26$; $p < 0,01$). A délutáni periódusban azonban a magányos fák az erdőszegélyekhez és erdőkhez képest alacsonyabb hőmérsékletet biztosítottak, de a különbség mindkét összehasonlításban csak marginálisan volt szignifikáns (magányos fák – erdőszegélyek: $z = 2,58$; $p = 0,049$; magányos fák – erdők: $z = 2,50$; $p = 0,06$). Az erdőszegélyek és erdők léghőmérsékleti értékei a délutáni periódusban nem mutattak szignifikáns különbséget ($z = 0,08$; $p = 0,99$).

A relatív páratartalom a léghőmérséklettel ellentétes mintázatot mutatott (**3B. ábra**). A legalacsonyabb értékeket a gyepeken detektáltuk ($z > 15,03$; $p < 0,001$). A fás élőhelytípusok esetében a reggeli és esti órákban a magányos fák, ezt követően pedig az erdőszegélyek és erdők rendelkeztek a legalacsonyabb értékkel ($z > 2,62$; $p < 0,044$).

A délutáni periódusban viszont a három élőhelytípus között nem volt kimutatható szignifikáns különbség ($z < 2,57$; $p > 0,05$).



3. ábra. A vizsgált fáslegelő mikroklamatikus paraméterei a négy különböző élőhelytípus esetében (gyepek: világoskék, magányos fák: sötétkék, erdőszegélyek: sötétzöld, erdők: sárga). Az A-D ábrák az egyes mintavételi pontokon mért átlagos értékeket szemléltetik. Az E ábra esetében az eltérő betűk az élőhelytípusok közötti szignifikáns különbségeket jelzik (LMM, $p < 0,05$). Az egyes ábrarészek (A-E) között a színek kódosak.

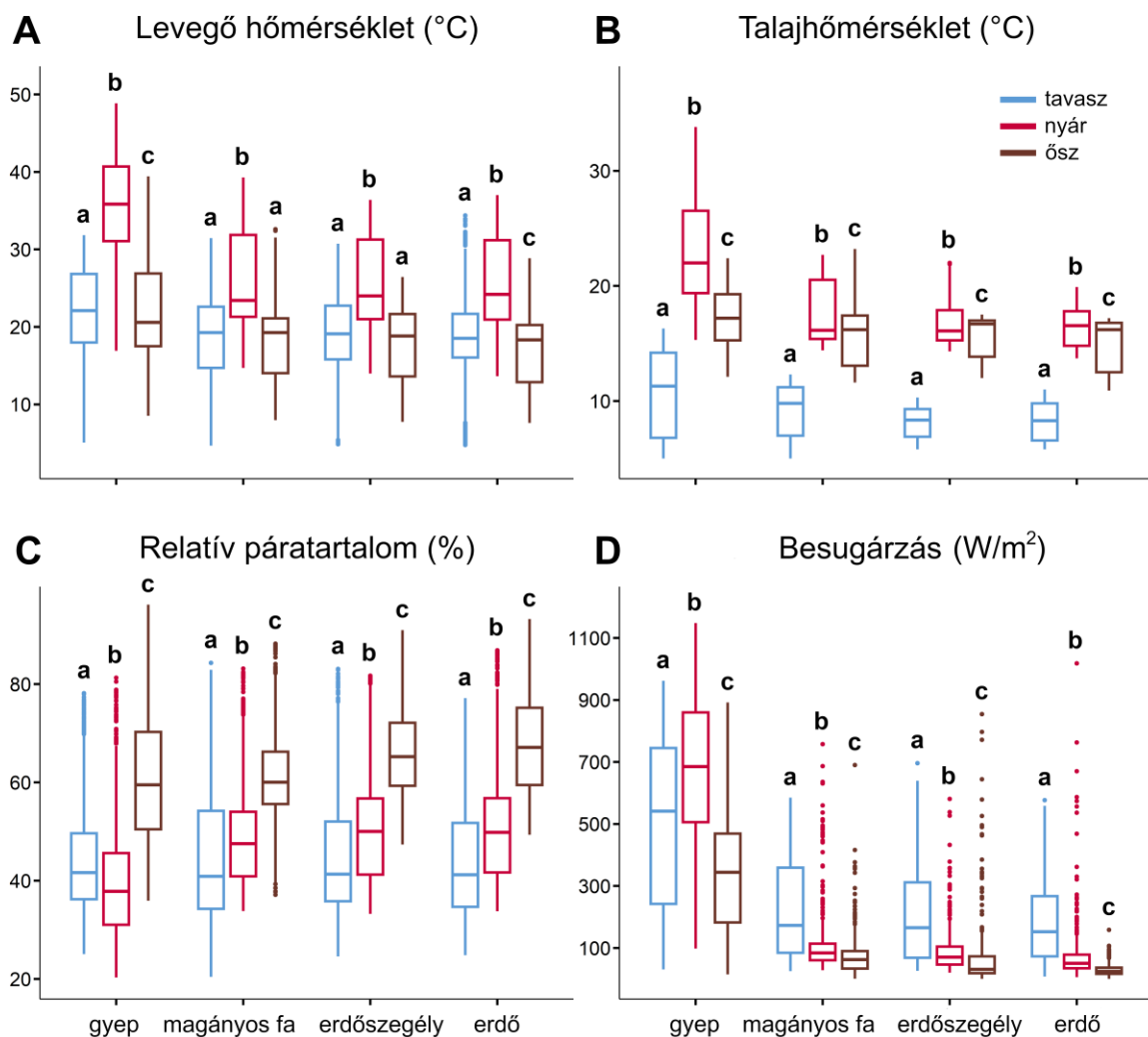
A besugárzás esetében a léghőmérsékletéhez nagyon hasonló mintázatot figyeltünk meg (**3C. ábra**). A nap folyamán, árnyék hiányában, a gyepek rendelkeztek a legmagasabb besugárzás-értékekkel ($z > 15,94$; $p < 0,001$). A fás élőhelytípusok esetében, a reggeli és esti órákban a legmagasabb értékeket a magányos fák, ezt követően pedig az erdőszegélyek és erdők esetében rögzítettünk ($z > 6,56$; $p < 0,001$). A reggeli órákban az erdőszegélyek és erdők közötti besugárzásbeli különbség nem volt statisztikailag szignifikáns ($z = 0,22$; $p = 0,996$). A délutáni periódusban a besugárzás az erdőszegélyekben szignifikánsan magasabb volt az erdőkhöz képest ($z = 3,90$; $p < 0,001$), a többi élőhelytípus értékei között pedig nem, vagy csak marginális különbség volt ($z < 2,41$; $p > 0,075$).

A talajhőmérséklet-értékek napszaktól függetlenül a gyepeken ($z > 12,06$; $p < 0,001$), ezt követően pedig a magányos fák lombkoronája alatt voltak a legmagasabbak ($z > 2,53$; $p < 0,05$; **3D. ábra**). Az erdőszegélyek és erdők e tekintetben nem mutattak szignifikáns különbséget ($z < 1,17$; $p > 0,644$). Ehhez képest a talajnedvesség változatosabb, az eddigiektől eltérő mintázatot mutatott (**3E. ábra**). A legmagasabb értékeket a magányos fák alatt mértük, amelyek szignifikánsan eltértek az erdőszegélyek és erdők értékeitől ($z > 3,25$; $p < 0,008$), a különbség a gyepekhez képest viszont nem volt szignifikáns ($z = 2,08$; $p = 0,164$). A gyepek értékei szignifikánsan magasabbak voltak az erdők értékeinél ($z = 2,75$; $p = 0,033$), a többi összehasonlítás között viszont nem találtunk szignifikáns különbségeket (gyepek – erdőszegélyek: $z = 0,73$; $p = 0,887$; erdőszegélyek – erdők: $z = 2,34$; $p = 0,098$).

Az évszakosság minden vizsgált paraméterre jelentős hatást gyakorolt (**4. ábra**). A változások viszont az egyes élőhelytípusok esetében enyhén eltérő mintázatokat mutattak, indikálva ezzel, hogy az élőhelystruktúra képes modulálni a szezonális helyi mikroklímára gyakorolt globális hatását.

A legmagasabb léghőmérséklet-értékeket minden élőhelytípus esetében nyáron mértük ($z > 39,99$; $p < 0,001$), a tavasz-ősz összehasonlítás viszont élőhelytípusonként eltért. A gyepek esetében ősszel szignifikánsan magasabb értékeket figyeltünk meg ($z = 4,42$; $p < 0,001$), a magányos fák és szegélyek esetében nem mutatkozott szignifikáns eltérés ($z < 0,96$; $p > 0,217$), az erdők esetében pedig tavasszal mértük a magasabb értékeket ($z = 6,21$; $p < 0,001$; **4A. ábra**).

A talajhőmérséklet évszakos változása minden élőhelytípus esetében egységes mintázatot mutatott: tavasszal mértük a legalacsonyabb, nyáron pedig a legmagasabb értékeket, míg ősszel köztes hőmérséklet-viszonyok uralkodtak ($z > 4,18$; $p < 0,001$; **4B. ábra**).



4. ábra. A fáslegelők négy élőhelytípusán (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) mért mikroklimatikus paraméterek évszakos (tavasz: világoskék, nyár: piros, ősz: barna) változásai. Az eltérő betűk a megfelelő paraméter szempontjából szignifikáns különbséget jelölnek két évszak között (LMM, $p < 0,05$).

A relatív páratartalom minden élőhelytípus esetében ősszel volt a legmagasabb, amelyet a fás élőhelytípusok esetében a nyári, majd a tavaszi értékek követtek ($z > 9,04$;

$p < 0,001$). A gyepeken ettől eltérő mintázat figyeltünk meg, és tavasszal rögzítettük a magasabb értékeket ($z = 13,46$; $p < 0,001$; **4C. ábra**).

A besugárzás a fás élőhelytípusok esetében a lombkorona fejlettségi állapotának megfelelően tavasszal volt a legmagasabb, nyáron köztes értékeket mértünk, a legalacsonyabb értékeket pedig ősszel figyeltük meg ($z > 8,45$; $p < 0,001$). A gyepeken nyáron rögzítettük a legmagasabb értékeket, amelyeket a tavaszi, majd az őszi értékek követtek ($z > 5,75$; $p < 0,001$; **4D. ábra**).

4.2. Taxonómiai összetétel és fajszám

4.2.1. Térbeli (élőhelytípusok közötti) elemzések eredményei

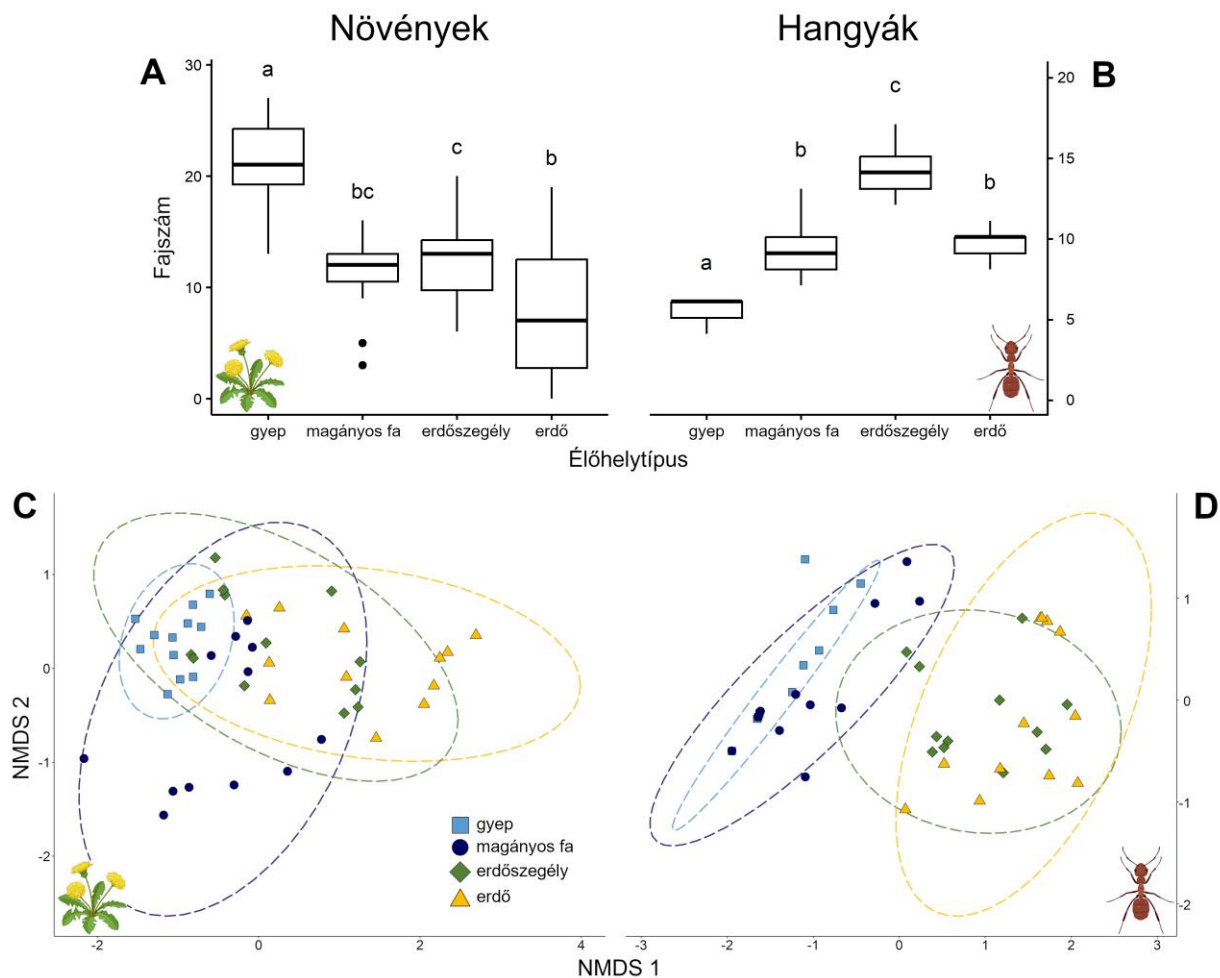
A négy élőhelytípus (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) növény- és hangyaközösségei mindhárom évszakban jelentős és konzisztens összetételbeli különbségeket mutattak (**5. ábra, 4. táblázat**). Növények esetében a PERMANOVA elemzések az erdőszegélyek és erdők összehasonlításának kivételével ($F = 1,56$; $p = 0,094$) minden élőhelytípus közösségei között szignifikáns kompozicionális különbségeket tártak fel ($F > 2,84$; $p < 0,005$), míg a tavaszi időszakban az előbbi összehasonlítás is szignifikáns különbséget mutatott ($F = 2,10$; $p = 0,035$). Hangyák esetében a gyepek és magányos fák közösségeinek összetétele csak marginálisan szignifikánsan tért el egymástól ($F < 2,53$; $p > 0,061$), az erdőszegélyek és erdők közösségeivel ellentétben, ahol nem találtunk szignifikáns eltérést ($F < 1,33$; $p > 0,230$). Minden más összehasonlítás szignifikánsan eltért egymástól ($F > 4,47$; $p < 0,002$). A kapott mintázat minden évszakban azonos volt (**4. táblázat**).

A különböző élőhelytípusok növény- és hangyaközösségeinek fajszámát vizsgálva szintén jelentős különbségeket figyeltünk meg (**5. ábra, 5. táblázat**). Növények esetében a gyepek közösségei rendelkeztek a legmagasabb fajszám-értékekkel, a különbségek viszont (egy kivételtől eltekintve) csak a nyári évszakban voltak szignifikánsak ($t > 4,87$; $p < 0,001$). Ezt követően a legmagasabb fajszámokat az erdőszegélyekben detektáltuk, ahol szignifikánsan több faj fordult elő az erdőkhöz képest ($t > 2,73$; $p < 0,044$), a különbség viszont a magányos fák növényzetével összehasonlítva nem volt szignifikáns ($t < 0,93$; $p > 0,793$), hasonlóan a magányos fák és erdők marginális eltéréséhez ($t < 2,59$; $p > 0,061$).

4. táblázat. A fáslegelők egyes élőhelytípusain előforduló növény- és hangyaközösségek összetételének páronkénti összehasonlítása permutációs többváltozós varianciaanalízissel (PERMANOVA). A tavaszi, nyári és őszi adatsorokra külön elemzéseket futtattunk. A félkövérrel kiemelt értékek szignifikáns ($p < 0,05$), míg a dőlttel kiemelt értékek marginálisan szignifikáns ($0,05 < p < 0,1$) eltéréseket jelölnek.

	NÖVÉNYEK				HANGYÁK					
	Tavaszi		Nyári		Tavaszi		Nyári		Ősz	
Összehasonlítás	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
gyep – magányos fa	6,68	0,001	4,90	0,002	1,60	0,198	1,04	0,315	2,53	0,061
gyep – erdőszegély	7,22	0,001	5,40	0,002	8,04	0,002	10,68	0,002	10,40	0,002
gyep – erdő	8,13	0,001	8,04	0,002	8,13	0,002	11,94	0,002	11,04	0,002
magányos fa – erdőszegély	4,85	0,001	2,84	0,005	5,49	0,002	8,80	0,002	4,47	0,002
magányos fa – erdő	5,01	0,001	3,60	0,002	5,22	0,002	9,12	0,002	5,28	0,002
erdőszegély – erdő	2,10	0,035	1,56	<i>0,094</i>	1,23	0,290	1,33	0,278	1,30	0,230

Tavasszal a gyepek növényzete fajszám tekintetében nem mutatott kiemelkedő értékeket a többi élőhelytípushoz viszonyítva, az ugyanis csupán az erdőkhöz képest volt szignifikánsan magasabb ($t = 5,08$; $p < 0,001$). A többi élőhelytípus viszonya a nyári eredményekkel azonos mintázatot mutatott (**5. táblázat**). A hangyák esetében az erdőszegélyek közösségei esetében detektáltuk a legmagasabb fajszámokat ($t > 5,39$; $p < 0,001$), a magányos fák és erdők közösségei egymáshoz hasonló, köztes fajszám-értékeket mutattak ($t < 2,24$; $p > 0,125$), a gyepeken pedig minden élőhelytípushoz képest szignifikánsan kevesebb fajt figyeltünk meg ($t > 3,46$; $p < 0,006$; **5. ábra**, **5. táblázat**). A mintázat egy kivételtől eltekintve azonos volt az évszakok között (**5. táblázat**).



5. ábra. A vizsgált fáslegelők növény- és hangyaközösségeinek fajszáma (A-B) és fajkompozíciója (C-D) a négy különböző élőhelytípus esetében (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők). Az eltérő évszakok közötti hasonló mintázatok miatt csak a nyári évszak eredményeit szemléltettük. Az A-B ábrákon az eltérő betűk az élőhelytípusok közötti szignifikáns különbségeket jelölik (LMM, $p < 0,05$). Az ábrát a BioRender.com szoftverrel készítettem.

5. táblázat. A fáslegelők egyes élőhelytípusain előforduló növény- és hangyaközösségek fajszámának összehasonlítása kevert lineáris modellekkel (LMM). A tavaszi, nyári és őszi adatsorokra külön modelleket futtattunk. A félkövérrel kiemelt értékek szignifikáns ($p < 0,05$), míg a dőlttel kiemelt értékek marginálisan szignifikáns ($0,05 < p < 0,1$) eltéréseket jelölnek.

	NÖVÉNYEK				HANGYÁK					
	Tavaszi		Nyári		Tavaszi		Nyári		Őszi	
Összehasonlítás	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
gyep – magányos fa	2,50	0,075	5,79	<0,001	-4,07	<0,001	-12,83	<0,001	-4,34	<0,001
gyep – erdőszegély	1,96	0,219	4,87	<0,001	-9,46	<0,001	-24,01	<0,001	-11,87	<0,001
gyep – erdő	5,08	<0,001	7,59	<0,001	-3,46	0,006	-13,59	<0,001	-2,10	0,163
magányos fa – erdőszegély	-0,54	0,950	-0,93	0,793	-5,39	<0,001	-11,17	<0,001	-7,53	<0,001
magányos fa – erdő	2,59	0,061	1,81	0,287	0,61	0,929	-0,76	0,871	2,24	0,125
erdőszegély – erdő	3,12	0,017	2,73	0,044	5,99	<0,001	10,41	<0,001	9,76	<0,001

4.2.2. Időbeli (szezónális) elemzések eredményei

A térbeli elemzések eredményeihez hasonlóan a növény- és hangyaközösségek fajkompozíciója és fajszáma időben (szezónálisan) is jelentős különbségeket mutatott. A PERMANOVA elemzések rávilágítottak arra, hogy a fajkompozíciót érintő változások inkább a növényzetben következtek be, esetükben minden élőhelytípus fajkompozíciója szignifikánsan eltért egymástól a tavaszi és nyári évszakban ($F > 1,99$; $p < 0,045$). A hangyák esetében e tekintetben csak marginális, vagy nem szignifikáns különbségeket figyeltünk meg ($F < 2,79$; $p > 0,051$; **6. táblázat**).

A közösségek fajszámait tekintve a hangyák esetében figyeltünk meg jelentősebb szezónális változásokat (**7. táblázat, F1. ábra**). A tavaszi évszakban minden élőhelytípus esetében szignifikánsan alacsonyabb volt a megfigyelt fajok száma a nyári és őszi évszakokhoz képest ($t > 5,04$; $p < 0,001$). A nyári és őszi évszakok között – az erdők kivételével – nem volt szignifikáns különbség ($t < 1,89$; $p > 0,152$; **7. táblázat**). Az utóbbi élőhelytípus esetében ősszel a fajok száma szignifikánsan visszaesett ($t = 5,20$; $p < 0,001$). A növények esetében csak a gyepek közösségei mutattak szignifikáns fajszámbeli eltéréseket – a megfigyelt fajok száma szignifikánsan magasabb volt a tavaszi évszakhoz képest ($t = 2,63$; $p = 0,016$; **7. táblázat, F2. ábra**).

6. táblázat. A fáslegelők egyes élőhelytípusain előforduló növény- és hangyaközösségek összetételének évszakos összehasonlítása permutációs többváltozós varianciaanalízissel (PERMANOVA). A különböző élőhelytípusok esetében külön elemzéseket futtattunk. A félkövérrel kiemelt értékek szignifikáns ($p < 0,05$), míg a dőlttel kiemelt értékek marginálisan szignifikáns ($0,05 < p < 0,1$) eltéréseket jelölnek.

Évszak	Gyep		Magányos fa		Erdőszegély		Erdő	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
NÖVÉNYEK								
tavaszi – nyári	2,73	0,008	3,28	0,003	2,53	0,011	1,99	0,045
HANGYÁK								
tavaszi – nyári	2,04	0,204	2,79	<i>0,051</i>	0,81	0,568	0,54	0,738
tavaszi – őszi	1,82	0,204	1,57	0,209	1,90	0,250	0,94	0,738
nyári – őszi	0,46	0,608	1,27	0,236	0,79	0,568	0,68	0,738

7. táblázat. A fáslegelők egyes élőhelytípusain előforduló növény- és hangyaközösségek fajszámának évszakos összehasonlítása kevert lineáris modellekkel (LMM). A különböző élőhelytípusok értékeit külön modellekkel elemeztük. A félkövérrel kiemelt értékek szignifikáns ($p < 0,05$), míg a dőlttel kiemelt értékek marginálisan szignifikáns ($0,05 < p < 0,1$) eltéréseket jelölnek.

Évszak	Gyep		Magányos fa		Erdőszegély		Erdő	
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>
NÖVÉNYEK								
tavaszi – nyári	-2,63	0,016	0,840	0,411	0,45	0,658	-0,39	0,698
HANGYÁK								
tavaszi – nyári	-6,93	<0,001	-7,92	<0,001	-12,22	<0,001	-10,07	<0,001
tavaszi – őszi	-8,77	<0,001	-6,10	<0,001	-11,89	<0,001	-5,04	<0,001
nyári – őszi	-1,89	0,152	1,88	0,155	0,35	0,936	5,20	<0,001

4.3. Funkcionális összetétel

A funkcionális PERMANOVA elemzések az előzőhöz hasonló mintázatokat tártak fel, jelezve ezzel, hogy a közösségek nem csupán taxonómiai, hanem funkcionális összetételüket tekintve is jelentősen eltérnek egymástól (**8. táblázat**). A növények esetében tavasszal – az erdőszegélyek és erdők kivételével – minden élőhelytípus között szignifikáns különbségeket találtunk ($F > 4,05$; $p < 0,032$). A nyári eredmények egy kivételtől eltekintve hasonlóan alakultak: a gyepek és magányos fák funkcionális összetétele nem tért el szignifikánsan egymástól ebben az időszakban ($F = 1,01$; $p = 0,390$; **6. ábra**).

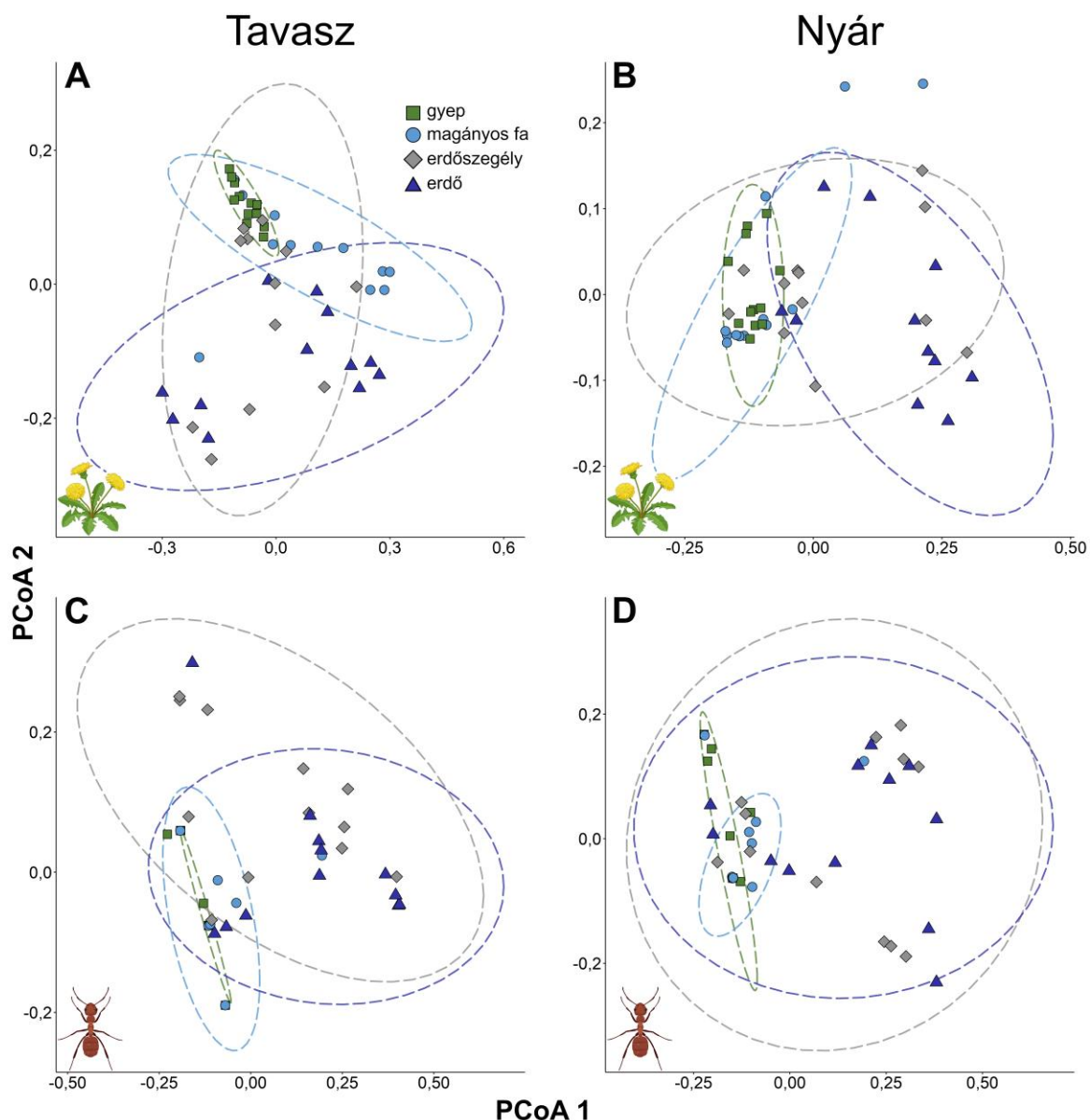
8. táblázat. A fáslegelők egyes élőhelytípusain előforduló hangya- és növényközösségek funkcionális összetételének összehasonlítása páronkénti permutációs többváltozós varianciaanalízissel (PERMANOVA). A tavaszi, nyári és őszi adatsorokra külön elemzéseket futtattunk. A p értékeket az FDR módszerrel korrigáltuk. A félkövérrel kiemelt értékek szignifikáns ($p < 0,05$), míg a dőlttel kiemelt értékek marginálisan szignifikáns ($0,05 < p < 0,1$) eltéréseket jelölnek.

	NÖVÉNYEK				HANGYÁK					
	Tavasz		Nyár		Tavasz		Nyár		Ősz	
Összehasonlítás	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
gyep – magányos fa	10,09	0,006	1,01	0,390	1,20	0,306	1,47	0,204	1,17	0,439
gyep – erdőszegély	9,78	0,003	8,69	0,002	8,64	0,003	12,77	0,003	26,44	0,002
gyep – erdő	13,02	0,003	24,92	0,002	14,10	0,003	11,75	0,003	18,42	0,002
magányos fa – erdőszegély	4,05	0,032	3,56	0,044	5,58	0,009	8,39	0,003	12,58	0,002
magányos fa – erdő	4,12	0,032	11,57	0,002	8,57	0,004	7,93	0,003	10,10	0,002
erdőszegély – erdő	1,62	0,204	3,42	0,058	1,77	0,196	0,07	0,956	0,51	0,654

A hangyák esetében a taxonómiai összetétellel megegyező eredményt kaptunk: a gyepek és magányos fák, valamint az erdőszegélyek és erdők közösségei funkcionális összetételüket tekintve nem tértek el szignifikánsan egymástól ($F < 1,77$; $p > 0,196$), a többi összehasonlítás szignifikáns különbséget eredményezett ($F > 5,58$; $p < 0,009$). A mintázat ebben az esetben is azonos volt a különböző évszakok között (**6. ábra**, **8. táblázat**).

A funkcionális PCoA elemzések rávilágítottak, hogy mind a növények, mind pedig a hangyák esetében az erdőszegélyek és erdők rendelkeznek a funkcionálisan

legheterogénebb közösségekkel, ugyanis ezen élőhelyek mintavételi pontjai foglalták el a legnagyobb teret az ordinációs térben (6. ábra). Ezzel szemben mindkét csoport esetében a gyepek közösségei rendelkeztek a leghomogénebb jelleg-összetétellel, ugyanis mintavételi pontjaik kis terjedelmet mutattak az ordinációs térben, és szinte teljesen beágyazódtak a magányos fák által lefedett térrészbe (6. ábra).



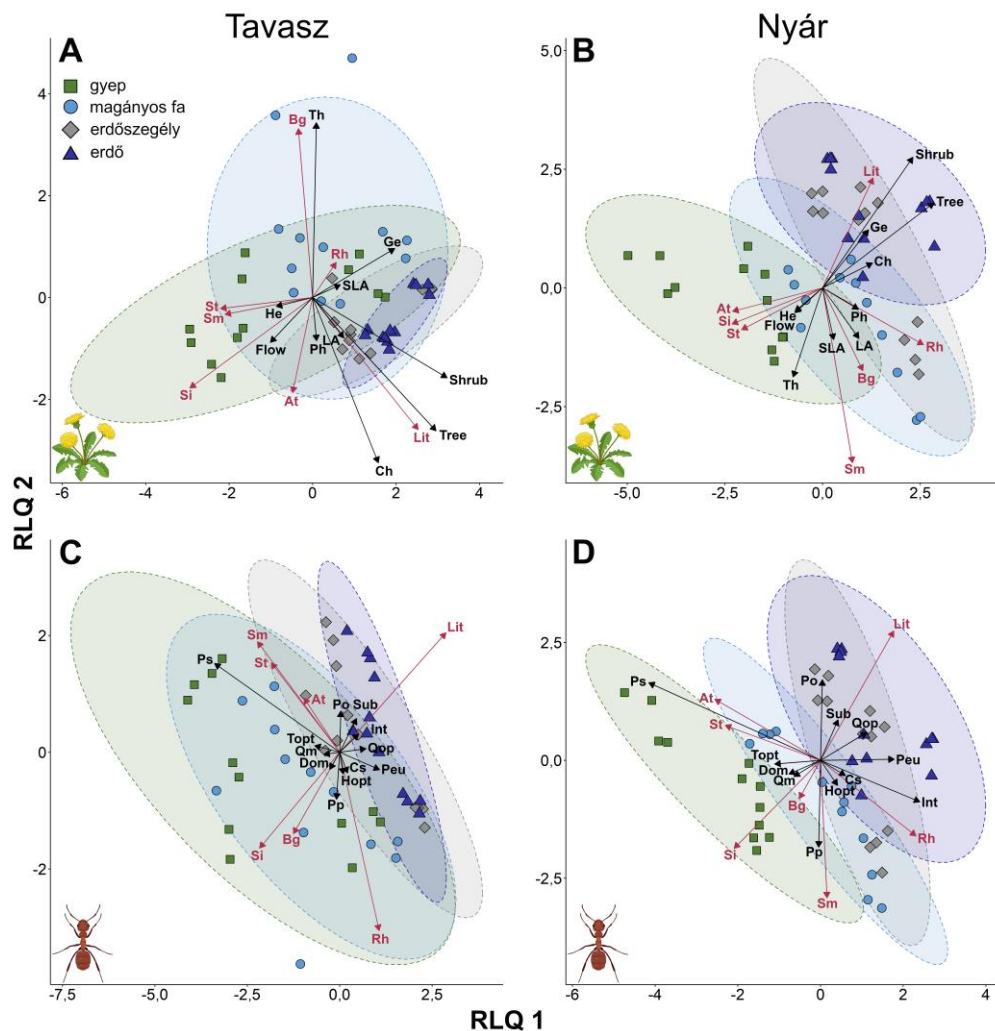
6. ábra. A növény- és hangyaközösségek funkcionális összetétele a vizsgált fáslegelők különböző élőhelytípusain (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) tavasszal (A, C) és nyáron (B, D). A mintavételi pontok mellett minden élőhelytípus esetében feltüntettük a 95%-os konfidencia-ellipsziseket is. Az ábrát a BioRender.com online szoftver felhasználásával készítettem.

4.4. Funkcionális jellegek és mikroklimatikus változók asszociáltsága

4.4.1. Növények

Az RLQ elemzés rávilágított arra, hogy a növények esetében a kompozicionális különbségek jelentős összefüggést mutattak az egyes élőhelytípusokon belül uralkodó mikroklimatikus viszonyokkal, valamint a talajborítás összetettségével (**7A-B. ábra, F4. táblázat**). Mindkét vizsgált évszakban hasonló mintázatot kaptunk. Tavasszal az első RLQ tengely a nyílt és zárt élőhelytípusokat választotta szét egymástól. Ezen tengely negatív oldala főként gyepekről származó mintavételi pontokat foglalt magába, amelyek leginkább hemikriptofiton életformájú, korábban virágzó fajokat tartalmaztak. Ezen fajok előfordulása pozitív kapcsolatban állt a besugárzás szintjével, a talajhőmérséklettel, valamint a talajnedvességgel. Az első tengely pozitív oldala főként az erdőszegélyekről és erdőkből származó mintavételi pontokat foglalta magába, amelyek növényzete magasabb levélfelülettel, valamint több kamefiton és cserje életformájú fajjal volt jellemezhető. Ezen jellegértékek főleg a magasabb avarszintekkel álltak pozitív összefüggésben. A második RLQ tengely pozitív kapcsolatban állt a csupasz talajfelszín százalékos arányával, és a magányos fák mintavételi pontjait foglalta magába, ahol nagyobb arányban fordultak elő geofiton és terofiton életformájú fajok (**7A. ábra, F4. táblázat**).

A nyári évszakban több mikroklimatikus változó állt szignifikáns kapcsolatban az egyes RLQ tengelyekkel, a főbb mintázatok viszont változatlanok maradtak (**7B. ábra, F4. táblázat**). A gyepekről származó mintavételi pontok továbbra is az első RLQ tengely negatív oldalát foglalták el, és főként korábban virágzó, terofiton és hemikriptofiton életformájú fajokat tartalmaztak. Ezen jellegértékek és attribútumok pozitív kapcsolatban álltak a besugárzással, valamint a lég- és talajhőmérséklettel. A tengely pozitív oldala az avarborítással és a relatív páratartalommal mutatott kapcsolatot, és főként erdőszegélyekről és erdőkből származó mintavételi pontokat foglalt magába. Ezen mintavételi pontok növényzete magas arányban tartalmazott geofiton és kamefiton életformájú fajokat, valamint cserjéket és facsemetéket. A második RLQ tengely pozitív kapcsolatban állt a talajnedvességgel, és magányos fák, valamint néhány erdőszegély mintavételi pontjait azonosította, amelyek magas arányban tartalmaztak magas SLA és LA értékekkel rendelkező fajokat (**7B. ábra, F4. táblázat**).



7. ábra. Az RLQ elemzés első két tengelyéből készített ordinációs diagramok, amelyek a mikroklimatikus változók (piros nyilak), funkcionális jellegek (fekete nyilak), valamint a hangya- és növényközösségek összetételének kapcsolatát szemléltetik a fáslegelők négy élőhelytípusán (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők). A **növények** esetében (A-B) az első két RLQ tengely tavasszal a teljes inercia 93,64%-át (1. tengely: 65,65%, 2. tengely: 27,99%), nyáron pedig annak 98,58%-át (1. tengely: 93,03%, 2. tengely: 5,55%) magyarázták. A **hangyák** esetében (C-D) ez az érték tavasszal 94,73% (1. tengely: 66,25%, 2. tengely: 28,48%), nyáron pedig 97,27% (1. tengely: 79,24%, 2. tengely: 18,0%) volt. Minden élőhelytípus esetében feltüntettük a 95%-os konfidencia ellipsziseket is. **Rövidítések: mikroklimatikus változók:** At: léghőmérséklet, Bg: csupasz talajfelszín, Lit: avarborítás, Rh: relatív páratartalom, Si: besugárzás, Sm: talajnedvesség, St: talajhőmérséklet; **növény jellegek:** Ch: kamefiton, Flow: virágzás kezdete, Ge: geofiton, He: hemikriptofiton, LA: levélfelület, Ph: növénymagasság, SLA: fajlagos levélfelület, Th: terofiton; **hangya jellegek:** Cs: fejméret, Dom: dominancia – domináns, Hopt: páratartalom optimum, Int: dominancia – átmeneti, Peu: ökológiai plaszticitás – euritopikus, Po: ökológiai plaszticitás – oligotopikus, Pp: ökológiai plaszticitás – politopikus, Ps: ökológiai plaszticitás – sztenotopikus, Qm: királynőszám – monogín, Qop: királynőszám – oligo-/poligín, Sub: dominancia – szubmisszív, Topt: hőmérséklet optimum. Az ábrát a BioRender.com szoftverrel készítettem.

A „fourth-corner” elemzés megerősítette a funkcionális jellegek és mikroklimatikus változók erősebb asszociáltságát a nyári évszakban: míg tavasszal csupán egy szignifikáns funkcionális jelleg-mikroklimatikus paraméter kapcsolatot detektáltunk, a nyári adatsor esetében ez az érték 18-ra nőtt (**F5. táblázat**). Tavasszal a hemikriptofiton életformájú fajok pozitív kapcsolatban álltak a besugárzással. Nyáron ezen életforma jelenléte a besugárzás mellett szignifikáns pozitív kapcsolatot mutatott a lég- és talajhőmérséklettel, és szignifikáns negatív kapcsolatban állt a relatív páratartalommal és az avarborítással. A növénymagasság ezzel ellentétes mintázatot mutatott, azaz erős negatív kapcsolatban állt a besugárzással, ill. a lég- és talajhőmérséklettel, valamint erős pozitív kapcsolatot mutatott a relatív páratartalommal. Az LA szintén szignifikáns negatív kapcsolatban állt a léghőmérséklettel, ugyanakor pozitív kapcsolatban állt a relatív páratartalommal és a talajnedvességgel. A facsemeték jelenléte pozitív kapcsolatban állt a relatív páratartalommal és az avarborítással, ellenben negatív kapcsolatot mutatott a besugárzással és a léghőmérséklettel. A cserjék jelenléte az avarborítással mutatott szignifikáns pozitív összefüggést, míg a virágzás kezdete a talajhőmérséklettel állt szoros kapcsolatban (**F5. táblázat**).

4.4.2. Hangyák

A hangyák esetében egyik évszakban sem találtunk szignifikáns kapcsolatokat az egyes RLQ tengelyek és mikroklimatikus változók között (**F4. táblázat**). Ehhez hasonlóan a „fourth-corner” elemzés sem mutatott ki szignifikáns asszociáltságot az egyes funkcionális jellegek és mikroklimatikus változók között, ami arra utal, hogy a hangyák taxonómiai- és funkcionális kompozícióját elsődlegesen (közvetlenül) nem a mikroklimatikus változók értékei formálják (**F5. táblázat**). A taxonómiai és funkcionális PERMANOVA elemzésekkel megegyező módon, az első RLQ tengely két csoportra osztotta a mintavételi pontokat az ordinációs térben; a gyepek és a magányos fák mintavételi pontjai (negatív oldal), valamint az erdőszegélyek és az erdők mintavételi pontjai (pozitív oldal) helyezkedtek el közel egymáshoz (**7C-D. ábra**). A gyepek és magányos fák közösségei több politopikus és sztenotopikus ökológiai plaszticitással rendelkező, domináns csoportba tartozó, magas hőmérsékleti optimummal rendelkező fajt tartalmaztak. Bár közvetlen asszociáltság nem feltételezhető, ezen jellegértékek és

attribútumok általánosságban a magas besugárzásértékekhez és hőmérsékletértékekhez kötötten fordultak elő a közösségekben. Ezzel szemben az erdőszegélyek és erdők hangyaközösségei több átmeneti és szubmisszív csoportba tartozó, euritopikus és politopikus ökológiai plaszticitással, és nagyobb fejmérettel rendelkező fajt tartalmaztak. Bár közvetlen asszociáltság ebben az esetben sem feltételezhető, ezen jellegértékek és attribútumok általánosságban az alacsonyabb léghőmérséklethez, magasabb páratartalom-értékekhez, valamint a magasabb avarborításhoz kötötten fordultak elő.

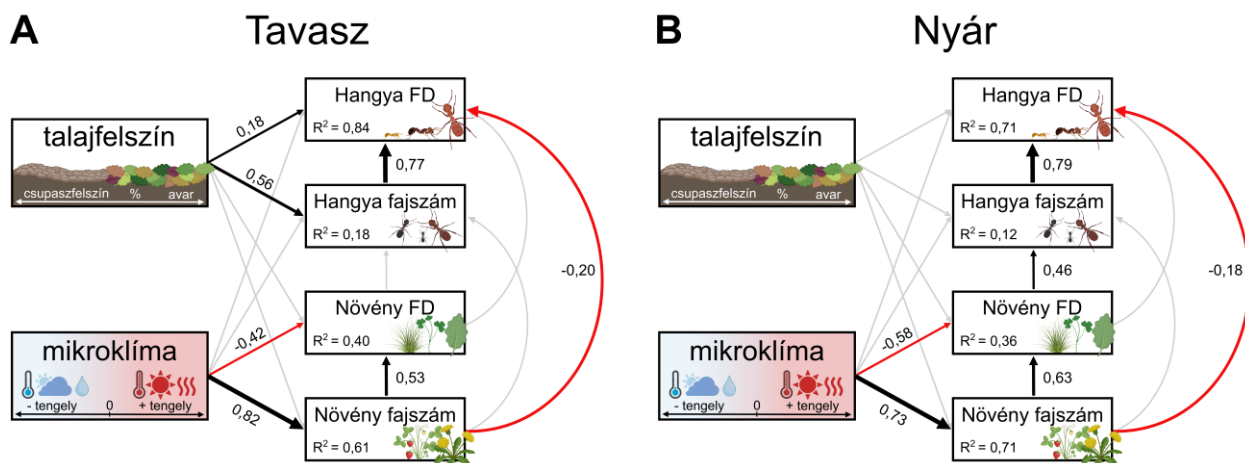
4.5. Növény- és hangyaközösségek taxonómiai és funkcionális diverzitását befolyásoló közvetlen és közvetett tényezők

Az útvonal-elemzések („path analyses”) eredményei további bizonyítékot szolgáltatottak a lokális mikroklimatikus viszonyok és a növényzeti mutatók szoros kapcsolatára. A SEM modelljeink alapján a magas besugárzásnak kitett, meleg, alacsony relatív páratartalommal rendelkező körülmények évszaktól függetlenül szignifikáns pozitív kapcsolatban álltak a kialakult növényzet fajgazdagságával, ezen viszonyok viszont negatívan hatottak a növényzet funkcionális diverzitására (**8. ábra**).

Hangyákra nézve ugyancsak elmondható, hogy az útvonal-elemzések megerősítették az RLQ és „fourth-corner” elemzéseink eredményét: a közösségek mutatóit (fajsza és funkcionális diverzitás) elsődlegesen nem a helyi mikroklimatikus viszonyok befolyásolták, ugyanis közvetlen kapcsolatot azok és a hangyaközösségek mutatói között egyik évszakban sem detektáltunk. Ehelyett azok közvetett módon hatottak a hangyák mutatóira a növényzetre gyakorolt erős hatásukon keresztül (**8. ábra**).

A növényzet fajsza és funkcionális diverzitását tartalmazó modellek enyhén nagyobb mértékben magyarázták a hangyák vizsgált mutatóinak változatosságát (fajsza és funkcionális diverzitás) a növénykompozíciót tartalmazó modelleknél (magasabb kondicionális R^2 értékek; **F6. táblázat**). A kapcsolatrendszer összetétele és az egyes kapcsolatok erőssége eltéréseket mutatott a két vizsgált évszakban (tavasz és nyár), jelezve ezzel, hogy a hangyaközösségek vizsgált mutatóit a két évszakban más mechanizmusok formálják. Tavasszal a talajfelszín összetettsége (magasabb avarborítás és alacsonyabb csupasz felszín borítás) pozitív hatást gyakorolt a hangyaközösségek detektált fajszaára és funkcionális diverzitására (**8A. ábra**). Ez a hatás nyáron megszűnt, amikor a hangyák

mutatóit közvetlenül csak növényzeti mutatók befolyásolták: a növényzet fajszáma negatívan hatott a hangyák funkcionális diverzitására (ez a kapcsolat tavasszal is jelen volt), míg a növényzet funkcionális diverzitása pozitív kapcsolatban állt a hangyák fajszámával (**8B. ábra**). Végül, mind a hangyák, mind a növények esetében pozitív kapcsolatot mutattunk ki a közösségek fajszáma és funkcionális diverzitása között, amely mindkét évszakban erősebb volt a hangyák esetében.



8. ábra. A fáslegelők növény- és hangyaközösségeinek fajszámát és funkcionális diverzitását közvetlenül és közvetetten befolyásoló tényezők feltárását célzó útdiagramok. A **fekete** nyilak pozitív, a **piros** nyilak pedig negatív egyirányú szignifikáns kapcsolatokat jelölnek. A nem szignifikáns kapcsolatok ($p > 0,05$) **szürke** nyilak formájában kerültek ábrázolásra. A nyilak vastagsága arányos a standardizált regressziós koefficienssel, amely értékei a megfelelő nyilakon szerepelnek. A komponensmodellek kondicionális R^2 értékei a függő változók dobozaiban szerepelnek. **FD**: funkcionális diverzitás (Rao-féle kvadratikus entrópia formájában számszerűsítve). Az ábrát a BioRender.com szoftverrel készítettem.

4.6. A hangyacsoportok aktivitását befolyásoló biotikus és környezeti tényezők

Eredményeink alapján mind a mikroklimatikus viszonyok, mind pedig a hangyacsoportok között kialakuló interakciók jelentős szerepet játszottak az egyes hangyafajok aktivitásmintázatának kialakításában (**9. táblázat**). A kapott eredmények eltéréseket mutattak viszont az egyes élőhelytípusok között, ami arra utal, hogy a különböző élőhelytípusok esetében a két tényező egymáshoz viszonyított relatív fontossága eltérő.

A vizsgált mikroklimatikus paraméterek mind az élőhelytípustól, mind pedig a modellezett hangyacsoporttól függően eltérő hatásokat mutattak (**9. táblázat**). A hangyák

aktivitását leginkább befolyásoló mikroklimatikus paraméter a léghőmérséklet volt – ez volt az egyetlen paraméter vizsgálatunkban, amely minden élőhelytípus esetében szignifikáns hatást fejtett ki. A hangyacsoporthoz közti kölcsönhatások erőssége és iránya szintén eltéréseket mutatott az élőhelytípusok között, legtöbb esetben viszont érvényesült a dominanciahierarchia, mivel a magasabb szinten lévő csoportok negatív hatást gyakoroltak az alacsonyabb szinten elhelyezkedő csoportok aktivitására.

9. táblázat. A mikroklimatikus paraméterek és hangyacsoporthoz (domináns, átmeneti, szubmisszív) közötti interakciók hatása a fáslegelők négy élőhelytípusa esetében (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) kialakult hangyaközösségek aktivitásmintázatára. A nyilak a félkövérrel kiemelt szignifikáns kapcsolatok (GLMM, $p < 0,05$) irányát mutatják (↗ pozitív, ↘ negatív).

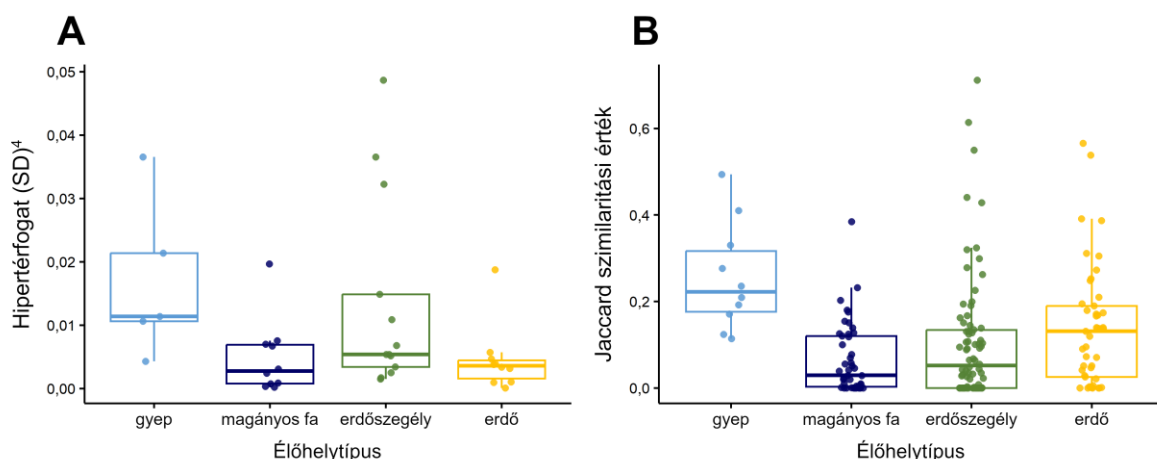
Élőhely-típus	Hangya-csoporthoz	Mikroklimatikus paraméter						Csoportok közötti interakciók			
		Léghőmérséklet		Relatív páratartalom		Besugárzás		Domináns		Átmeneti	
		Irány	<i>p</i>	Irány	<i>p</i>	Irány	<i>p</i>	Irány	<i>p</i>	Irány	<i>p</i>
Gyep	Domináns	↘	<0,001	↘	<0,001	↘	<0,001				
	Szubmisszív	↗	<0,001			↘	<0,001	–	0,252		
Mag. fa	Domináns	↗	<0,001	–	0,383	↘	0,027				
	Szubmisszív	↗	<0,001			–	0,721	↗	<0,001		
Erdő-szegély	Domináns	↗	<0,001	↘	<0,001	↘	<0,001				
	Átmeneti	–	0,847	↗	0,007	–	0,242	↘	<0,001		
	Szubmisszív	–	0,883	–	0,287	–	0,563	↘	<0,001	↘	0,034
Erdő	Domináns	–	0,382	–	0,982	–	0,286				
	Átmeneti	↘	<0,001	↗	0,025	–	0,951	–	0,851		
	Szubmisszív	–	0,403	↘	0,046	–	0,828	↗	0,023	↘	<0,001

4.7. Hangyaközösségek térbeli és időbeli realizált niche-összetétele

4.7.1. Térbeli (élőhelytípusok közötti) elemzések eredményei

A különböző élőhelytípusok közösségei jelentős eltéréseket mutattak a realizált niche-összetételüket illetően (9. ábra). A legmagasabb hipertérfogathatárértékeket a gyepek közösségeinek fajai esetében találtuk ($\mu = 0,017$; $SD = 0,013$), amelyeket az erdőszegélyek ($\mu = 0,014$; $SD = 0,016$), magányos fák ($\mu = 0,005$; $SD = 0,006$), majd az erdők ($\mu = 0,005$; $SD = 0,005$) közösségei követték (9A. ábra). A realizált niche-szélességben mutatott

különbségek hatást gyakoroltak a fajok páronkénti niche-átfedéseire is. A hipertérfogat-értékekhez hasonlóan, a legmagasabb hipertérfogat-átfedéseket (azaz Jaccard szimilaritási értékeket) a gyepek közösségeinek fajai esetében detektáltuk ($\mu = 0,255$; $SD = 0,124$), amelyeket az erdők ($\mu = 0,139$; $SD = 0,139$), erdőszegélyek ($\mu = 0,105$; $SD = 0,146$), legvégül pedig a magányos fák ($\mu = 0,065$; $SD = 0,082$) közösségei követték (**9B. ábra**).



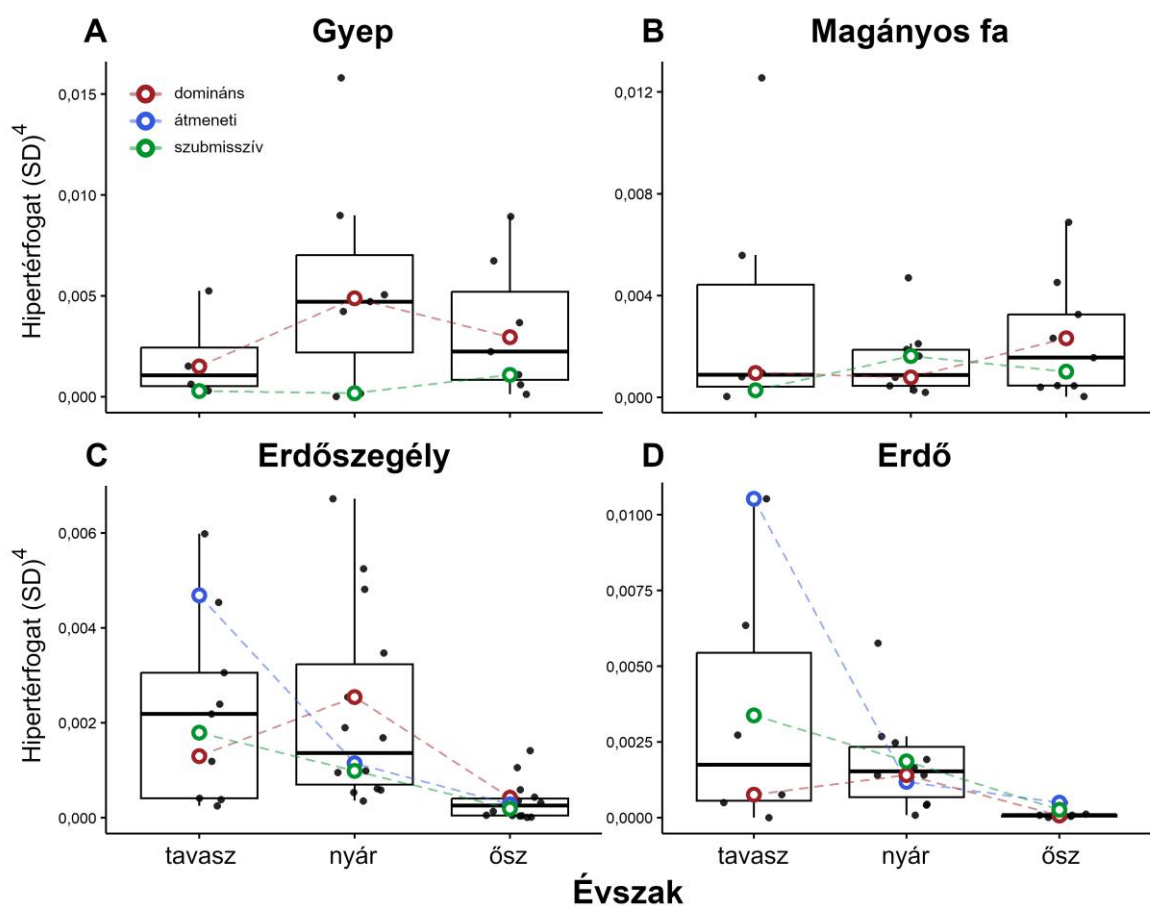
9. ábra. A fáslegelők négy élőhelytípusának (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) hangyaközösségeit alkotó fajok hipertérfogat-értékei (A), valamint az egyes fajpárok közötti hipertérfogat-átfedések (B). A hipertérfogat-értékek a megfelelő fajok realizált niche-szélességének, a hipertérfogat-átfedések mértéke pedig a két megfelelő faj realizált niche-átfedésének feleltethető meg (ld. 3.5.7. fejezet). Az ábra – az elemzésnek megfelelően – a nyári adatsor felhasználásával készült.

4.7.2. Időbeli (évszakok közötti) elemzések eredményei

A hangyaközösségek fajszerkezetéhez és abundancia-viszonyaihoz hasonlóan azok realizált niche-összetétele is jelentős évszakos változásokat mutatott. Az egyes hierarchikus csoportokba (domináns, átmeneti, szubmisszív) tartozó hangyafajok hipertérfogat-értékei az évszakok során élőhelyspecifikus mintázatokat mutattak (**10. ábra, F7. táblázat**). Ez utóbbi szintén élőhelyspecifikus változásokat idézett elő a közösségek realizált niche-átfedéseiben (**11. ábra, F8. táblázat**).

A gyepek közösségei esetében a domináns csoport képviselőinek hipertérfogat-értékei unimodális görbét mutattak: a tavaszi évszakhoz képest nyáron az értékeik jelentősen megnöttek (100%-os növekedés, azaz a legnagyobb detektált niche-expanzió), a nyár-ősz átmenet során pedig az értékeik egy köztes szintre álltak vissza (42,9%-os

csökkenés). Ezzel szemben a szubmisszív csoport hipertérfogat-értékei folyamatosan alacsonyan maradtak az év során, és kisebb évszakos változásokat mutattak (3,6%-os csökkenés tavasz és nyár között, majd 27,7%-os növekedés a nyár-ősz átmenet során; **10A. ábra**). A magányos fák közösségei esetében a domináns csoport hipertérfogat-értékei enyhén lecsökkentek a tavasz-nyár átmenetkor (-11,2%), majd jelentősen megnőttek a nyár-ősz átmenetkor (+100%). A szubmisszív csoport képviselői ezzel ellentétes mintázatot mutattak, értékeik megnőttek a tavasz-nyár átmenetkor (+86%), majd lecsökkentek a nyár-ősz átmenetkor (-39,7%, **10B. ábra**).

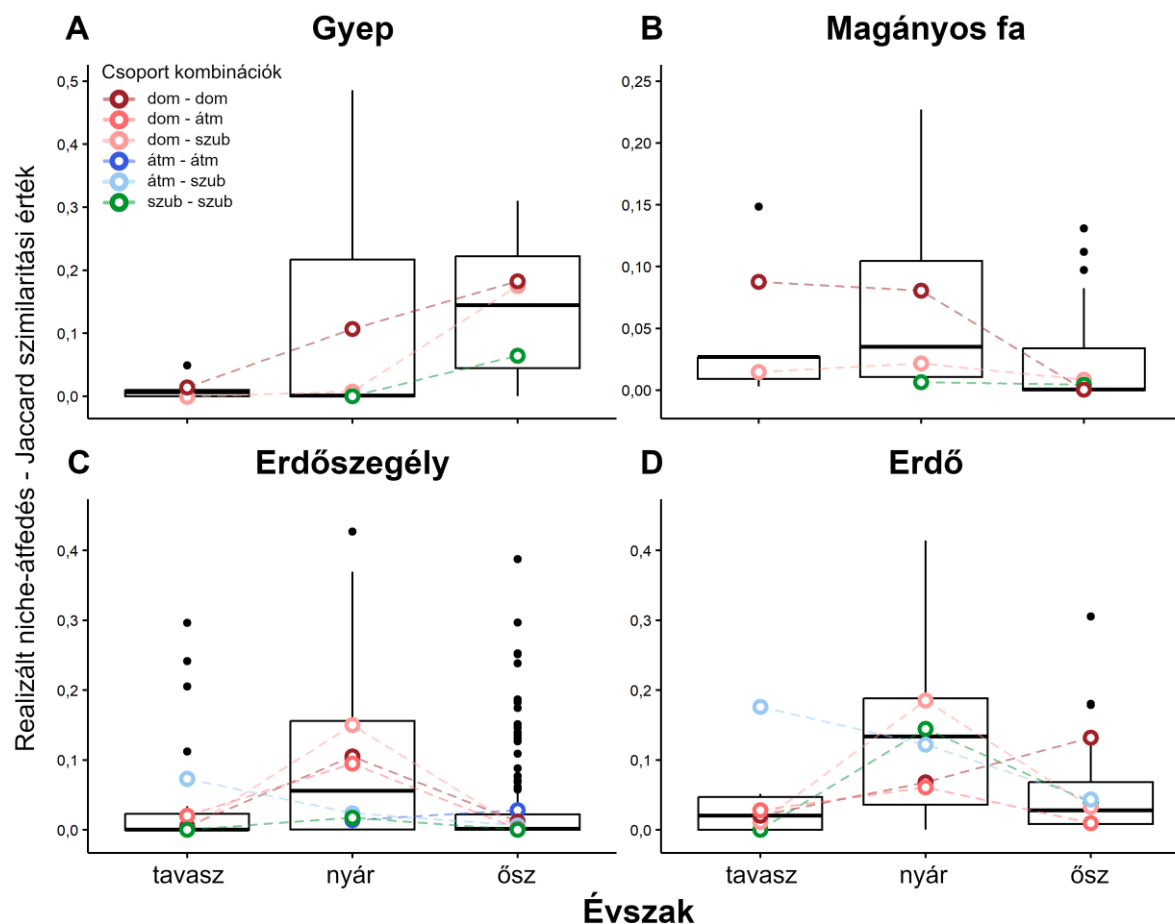


10. ábra. A fáslegelők négy élőhelytípusának (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) hangyaközösségeit alkotó fajok hipertérfogat-értékeinek évszakos változása. A hipertérfogat-értékek a megfelelő fajok realizált niche-szélességének feleltethetők meg (ld. 3.5.7. fejezet). A dobozok a teljes közösségek mediánját, alsó és felső kvartiliseinek értékét, valamint a kiugró értékeket, míg a színes körök a megfelelő hangyacsoport medián értékeit jelölik (*piros*: domináns, *kék*: átmeneti, *zöld*: szubmisszív).

Az erdőszegélyek és erdők esetében az egyes hangyacsoportok azonos irányú évszaki változásokon mentek keresztül (**10C-D. ábra**). Mindkét élőhelytípus közösségei esetében az átmeneti csoport értékei estek át a legnagyobb évszaki változáson, értékeik jelentősen (100%) lecsökkentek a tavasz-nyár átmenet között, majd további csökkenést mutattak a nyár-ősz átmenet során (erdőszegélyek: -24,3%; erdők: -7,3%). A szubmisszív csoportok értékei hasonló irányú, de kisebb amplitúdójú változáson estek át: értékeik lecsökkentek a tavasz-nyár átmenet során (erdőszegélyek: -22,7%; erdők: -16,3%), majd további csökkenést mutattak a nyár-ősz átmenet során (erdőszegélyek: -22,4%; erdők: -17,1%). A domináns csoport képviselőinek értékei – a gyepek közösségeihez hasonlóan – optimum görbét mutattak: értékeik megnöttek a tavasz-nyár átmenet során (erdőszegélyek: +35,1%; erdők: +6,9%), majd újra lecsökkentek az őszi időszakban (erdőszegélyek: -59,9%; erdők: -14,2%).

A hipertérfogat-értékekhez hasonlóan a fajok közötti hipertérfogat-átfedések (azaz realizált niche-átfedések) is élőhelyspecifikus mintázatokat mutattak az év folyamán (**11. ábra**; a pontos értékeket és százalékos változásokat az **F8. táblázat** tartalmazza). Gyepek esetében az átfedések minden csoport között növekvő tendenciát mutattak az év folyamán (a domináns csoportba tartozó fajok növekvő realizált niche-átfedéseket mutattak más domináns, ill. szubmisszív csoportba tartozó fajokkal, a szubmisszív csoport fajai – hasonló módon – növekvő átfedéseket mutattak más szubmisszív fajokkal). A legmagasabb átfedéseket minden esetben a domináns csoportba tartozó fajok között figyeltük meg, a szubmisszív csoport fajai mind a domináns, mind pedig a szubmisszív csoportok fajaival alacsonyabb szintű átfedést mutattak (**11A. ábra**). A magányos fák közösségei esetében a domináns csoportba tartozó fajok átfedés-értékei enyhén lecsökkentek a tavaszi és nyári évszak között, majd további jelentős csökkenésen estek át a nyár-ősz átmenet során. A szubmisszív csoportba tartozó fajok értékei ezzel szemben mindkét kombinációban (domináns-szubmisszív és szubmisszív-szubmisszív) alacsonyabb értékeket vettek fel, és többnyire változatlanok maradtak az év folyamán (**11B. ábra**). Az erdőszegélyek és erdők esetében a hipertérfogat-értékek azonos irányú változásai a realizált niche-átfedések terén is egymáshoz nagyban hasonló mintázatokat eredményeztek. A nyári időszakban minden hangyacsoport képviselői megnövekedett átfedést mutattak a domináns csoport képviselőivel, tavasszal és ősszel pedig alacsonyabb értékeket kaptunk (kivéve az erdők

közösségeinek domináns csoportba tartozó fajait, amelyek között az átfedés mértéke tovább nőtt a nyár-ősz átmenet során). A szubmisszív fajok értékei hasonló unimodális mintázatot mutattak, míg a szubmisszív-átmeneti kombináció esetében folyamatos csökkenést figyeltünk meg az év folyamán (11C-D. ábra).



11. ábra. A fáslegelők négy élőhelytípusának (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) hangyaközösségeit alkotó fajok páronkénti hipertérfogat-átfedései a három évszak során (tavasz, nyár, ősz). A dobozok a teljes közösségek mediánját, alsó és felső kvartiliseinek értékét, valamint a kiugró értékeket, míg a színes körök a megfelelő hangyacsoport-párok medián értékeit jelölik. A hipertérfogat-átfedések a két megfelelő faj realizált niche-átfedésének feleltethetők meg (ld. 3.5.7. fejezet). Rövidítések: **dom**: domináns, **átm**: átmeneti, **szub**: szubmisszív.

5. Diszkusszió

5.1. Fáslegelők növény- és hangyaközösségeinek taxonómiai- és funkcionális összetételét és diverzitását meghatározó tényezők

Mikroklimatikus méréseink alapján a fáslegelők különböző élőhelytípusai (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) egymástól jelentősen eltérő, egyedi környezeti körülményeket tartanak fenn, jelentősen növelve ezzel ezen ökoszisztémák tájléptékű környezeti heterogenitását. Ezt a magas környezeti heterogenitást mind a növények, mind pedig a hangyák egyaránt jól lekövezték, eltérő fajkompozícióval és diverzitásvizonyokkal rendelkező közösségeket alkotva. A megfigyelt fajkompozíciós különbségek összhangban állnak a hasonló élőhelyeken végzett korábbi vizsgálatok eredményeivel (Tölgyesi és mtsai., 2018; Gaytán és mtsai., 2021; Täušan és mtsai., 2021), és megerősítést nyújtanak a fáslegelők magas környezeti heterogenitásából adódó megnövekedett biodiverzitás-megőrző potenciáljára vonatkozóan. Fontos továbbá, hogy az egyes közösségek közötti kompozicionális különbségek nem csupán taxonómiai, hanem funkcionális szinten is megnyilvánulnak, megnövekedett tájszintű funkcionális diverzitással ruházva fel a fáslegelőket. Mivel a funkcionális diverzitás összefüggésben áll az ökoszisztémák produktivitásával, az általuk nyújtott ökoszisztéma-szolgáltatások számával, valamint az ökoszisztémák rezilienciájával külső behatásokkal szemben (Díaz és Cabido, 2001; Cadotte és mtsai., 2011), a fáslegelők és egyéb heterogén élőhelyek védelme jól beilleszthető a modern természetvédelmi és restaurációs elképzelések keretrendszerébe, amelyek az ökológiai funkciók helyreállítását és stabil, ellenálló ökoszisztémák fenntartását tekintik elsődleges célnak (Thorpe és Stanley, 2011; Bullock és mtsai., 2022).

Ezen mintázatok leírásán túlmutatóan eredményeink hozzájárulnak a magas környezeti heterogenitást biztosító élőhelyek taxonómiai- és funkcionális diverzitását kialakító és fenntartó ökológiai folyamatok megértéséhez is. Két különböző trofikus szint ökológiailag kiemelt jelentőséggel bíró csoportját vizsgálva (növények és hangyák) eredményeink rávilágítottak, hogy azok közösségeinek taxonómiai és funkcionális kompozícióját és diverzitását eltérő mechanizmusok irányítják. Várakozásainknak megfelelően az RLQ és „fourth-corner” elemzések rávilágítottak, hogy a növényzet taxonómiai és funkcionális kompozíciójára közvetlen és erős hatást gyakoroltak a lokális

mikroklimatikus tényezők. A vizsgált fáslegelőkön például a hemikriptofiton életformával rendelkező fajok mindkét vizsgált évszakban (tavasszal és nyáron) szoros asszociációt mutattak az erős besugárzásnak kitett, meleg (főleg gyepi) körülményekkel. Ezen fajok jól alkalmazkodtak a magas fényellátottságú körülményekhez, és mivel kitartóképleteik a talaj felszínén vagy közvetlenül az alatt helyezkednek el, ellenállóak a legeléssel és faggyal szemben (Leuschner és Ellenberg, 2017; Midolo és mtsai., 2024). Hasonló körülmények között fordultak elő továbbá a kisebb levélfelülettel (LA) és kisebb fajlagos levélfelülettel (SLA) rendelkező fajok, szintén indikálva ezzel a szélsőséges környezeti viszonyokhoz és legelésnyomáshoz alkalmazkodott fajok dominanciáját ezeken az élőhelytípusokon (Díaz és mtsai., 2004; Maracahipes és mtsai., 2018).

Ezzel szemben a főként erdőszegélyekben és erdőkben megfigyelt árnyékos, hűvös, és párásabb körülmények magas cserje- és facsemeteborítással rendelkező növényzet kialakulásának kedveztek. Hasonló körülmények között a magasabbra növő növényfajok domináltak, amelyek előnyt élveznek a fényért való kompetícióban (Lavorel és Garnier, 2002; Díaz és mtsai., 2004), és hatékonyan képesek áthatolni a vastag avarrétegen (Loydi és mtsai., 2014). A magányos fák aljnövényzete nagyobb arányban tartalmazott magas LA és SLA értékekkel rendelkező fajokat, amelyek hatékony fotoszintézisre és gyors forráskiaknázásra képesek (Díaz és mtsai., 2004; Pellegrini, 2016). Ezen jellegértékek előfordulását vélhetően a magányos fák egyedi mikroklimatikus körülményei és zavarásrezsimje magyarázza. A fák lombkoronája a környező gyepeknél hűvösebb, párásabb, és nedvesebb körülményeket biztosít az aljnövényzet számára, csökkentve ezzel a vízstresszt és annak korlátozó hatását az LA és SLA értékekre (Marcelis és mtsai., 1998; Wright és mtsai., 2005). Emellett a magányos fák lombkoronája alatti talaj tápanyagmennyisége gyakran magas az avarfelhalmozódás, a fa elpusztuló gyökereinek bomlása, valamint az árnyékot kereső legelőállatok jelenlétéből adódó trágyázás miatt (Manning és mtsai., 2006; Tölgyesi és mtsai., 2023). A megnövekedett tápanyagellátottság és az állatok jelenlétéből adódó zavarás szintén kedvez a magas LA és SLA értékekkel rendelkező, hatékony forráskiaknázásra és gyors növekedésre képes ruderális fajok megjelenésének (Westoby, 1998; Kelemen és mtsai., 2016).

A növényzet funkcionális jellegei erősebb asszociáltságot mutattak a fáslegelőkön uralkodó mikroklimatikus viszonyokkal a nyári évszak folyamán (18 szignifikáns

asszociáció, tavasszal mindössze egy). Ez a mintázat vélhetően a növények előfordulását meghatározó mikroklimatikus tényezők évszakos váltoásaival áll összefüggésben. Míg bizonyos erőforrások, mint a talaj tápanyagtartalma, főként térbeli változatosságot mutat, más erőforrások mennyisége, mint a rendelkezésre álló fény és talajnedvesség térben és időben egyaránt változatos lehet, nagyrészt a fák lombkoronájának fejlődése miatt. Tavasszal, a lombzat megjelenése és a lombkorona záródása előtt minden élőhelytípuson nagy mennyiségű fény áll rendelkezésre, valamint a talaj vízellátottsága is magas (még a csapadékmentes időszakokban is). Ilyen körülmények között az aljnövényzet összetételét főként a lokális mikroklimatikus és talajtani tényezők, valamint a fásszárúakkal kialakított kompetíciós és facilitációs kölcsönhatások együttese határozza meg elsődlegesen (Tölgyesi és mtsai., 2023). Nyáron viszont – ahogyan arra méréseink is rámutattak – a fejlett lombkorona jelentősen csökkenti a talajra jutó fénymennyiséget, valamint a talajnedvességre is negatív hatást gyakorol a transzspiráción és a csapadék-visszatartó hatásán keresztül (Manning és mtsai., 2006), különösen a magas lombkoronaborítással rendelkező élőhelytípusokon (azaz az erdőszegélyekben és az erdőkben) belül. A nyári időszakban kiélesedő, mikroklimatikus tényezők terén mutatott különbségek, valamint a rendelkezésre álló erőforrások (pl. fény, víz) korlátozottsága vélhetően erős szűrőhatást fejt ki a növényzetre, magyarázva ezzel az erősebb asszociáltságot a mikroklimatikus tényezők és a funkcionális jellegek között ebben az időszakban.

A növényekkel – és várakozásainkkal – ellentétben a hangyák esetében egyetlen szignifikáns asszociációt sem találtunk a mikroklimatikus tényezők és funkcionális jellegek között. Eredményeink ehelyett azt mutatták, hogy a lokális mikroklimatikus tényezők leginkább közvetett úton, növényzeti paramétereken keresztül befolyásolták a hangyaközösségek taxonómiai és funkcionális kompozícióját és diverzitását. Ez az eredmény meglepőnek tűnhet annak tükrében, hogy számos ízeltlábúcsoport együttélésének facilitálásában és aktivitásmintázataik kialakításában jelentős szerepet játszik a helyi mikroklíma (pl. Cerdá és mtsai., 1997; Philpott és mtsai., 2010). Más kutatások ugyanakkor hasonló eredményekről számoltak be különböző ízeltlábú taxonok esetében, beleértve a hangyákat is. Ezek eredményei alapján bizonyos növényzeti változók (pl. fajkompozíció, fajszám) hangsúlyosabb szereppel bírtak a környezeti tényezőkre vagy élőhelystruktúrára vonatkozó változóknál a növényevő ízeltlábúak taxonómiai- és jellegösszetétel

változatosságának magyarázatában (sáskák: van der Plas és mtsai., 2012; orrmányosbogárfélék, tajtékos és sarkantyús kabócák: Schaffers és mtsai., 2008). Hasonló eredmények a magasabb trofikus szintek képviselői esetében is ismertek (pókok, futóbogarak: Schaffers és mtsai., 2008; hangyák: Frenette-Dussault és mtsai., 2013), ami arra utal, hogy a növényzettel kialakított obligát vagy erősen specializált kapcsolatok megléte nem előfeltétele az erős alulról felfelé gyűrűző („*bottom-up*”) hatások érvényesülésének. Ennek magyarázata a növényzet központi, integráló szerepében rejlik.

Bizonyos növényzeti paraméterek több kulcsfontosságú tényező hatását integrálják és közvetítik az ízeltlábúak felé (Schaffers és mtsai., 2008). Mivel a növényzet taxonómiai és funkcionális kompozíciójára gyakran erős hatást fejtenek ki a környezeti szűrőmechanizmusok, ezen mutatók jól tükrözik a lokális környezeti viszonyokat, valamint az élőhely zavarás- és kezelésrejsimjét is (Klimek és mtsai., 2007). A kialakult növényzet összetétele hatást gyakorol a lokális mikroklimára, valamint meghatározza az élőhelystruktúrát és az olyan rendelkezésre álló erőforrások mennyiségét is az ízeltlábúak számára, mint a táplálék, fészkelőhely vagy tojásrakóhely (van Klink és mtsai., 2015). Az általunk használt növényzeti mutatók (fajszám és funkcionális diverzitás) tehát vélhetően több kulcsfontosságú tényező együttes hatását közvetítették a hangyák felé (Frenette-Dussault és mtsai., 2013), magyarázva ezzel központi szerepüket a hangyaközösségek diverzitásmutatóinak (fajszám és funkcionális diverzitás) magyarázatában.

Az útvonal-elemzéseink („*path analyses*”) feltárták, hogy a meleg és jól megvilágított körülmények pozitív hatást gyakoroltak a növényzet fajszámára, amely viszont negatívan érintette a hangyák funkcionális diverzitását mindkét évszakban (tavasz és nyár). Ennek megfelelően a legalacsonyabb funkcionális diverzitással rendelkező hangyaközösségeket, valamint a legmagasabb fajszámmal rendelkező növényközösségeket egyaránt a legnyíltabb élőhelytípusokon, a gyepeken detektáltuk. Fontos azonban, hogy a gyepek fajgazdag növényzete alacsony funkcionális diverzitást és magas funkcionális homogenitást mutatott (alacsony RaoQ értékek, valamint legkisebb elfoglalt térrész a funkcionális ordinációs térben). Ez utóbbi a növényfajok hasonló adaptációit tükrözi a szélsőséges környezeti viszonyokhoz, illetve a legelésnyomáshoz, összhangban a stresszdominancia hipotézissel (Weiher és Keddy, 1995). A körülmények hasonló kombinációja

egymással ellentétes módon érintheti a hangyákat. A magas besugárzás és hőmérséklet egyrészt kedvez az ivadékok gyors fejlődésének, ezáltal pedig a kolóniák növekedésének (Hölldobler és Wilson, 1990), amelyet szintén elősegít a nagy mennyiségben rendelkezésre álló táplálék (pl. növényi magvak vagy szipókások által termelt mézharmat). Másrészt viszont a homogén élőhelystruktúra erősen korlátozza a rendelkezésre álló fészkelőhelyek és táplálékforrások változatosságát, kevés teret engedve ezáltal a fajok közötti niche-differenciációnak. Ezen tényezők kombinációja vélhetően kevés, hasonló funkcionális jellegekkel és jó kompetíciós képességekkel rendelkező faj fennmaradását teszi lehetővé ezeken az élőhelyeken, magyarázva ezzel a gyepi hangyaközösségek alacsony fajszámát és funkcionális diverzitását. A gyepi fajok realizált niche-összetétele szintén alátámasztja ezt az eredményt: a magas hipertérfogat-értékek nagy realizált niche-szélességgel rendelkező generalista fajok jelenlétét jelzik, amelyek között a kompetíció jelentős (nagy detektált niche-átfedések³).

A fajszám mellett a növényzet funkcionális diverzitása is hatással volt a hangyaközösségek mutatóira, nevezetesen pozitív kapcsolatban állt a hangyák fajszámával, ezen keresztül pedig azok funkcionális diverzitásával. Ez a kapcsolat azonban csak nyáron mutatkozott szignifikánsnak. Egyes növényi funkcionális jellegek, mint az életforma, magasság, levélfelület vagy a virágzás kezdete jelentős hatást gyakorolnak a mikroélőhelyi jellemzőkre a növényzeti szerkezet, mikroklíma vagy az avarfelhalmozódás és visszatartás befolyásolásán keresztül (Chillo és mtsai., 2017). Ezáltal ezen funkcionális jellegek változatossága megnöveli a hangyák számára rendelkezésre álló erőforrások (pl. fészkelőhelyek, táplálékforrások, táplálékgyűjtő területek) és/vagy mikroklimatikus körülmények változatosságát (van Klink és mtsai., 2015), elősegítve a fajok közötti niche-differenciációt, ezáltal pedig azok együttélését (Cerdá és mtsai., 2013). Ennek megfelelően a szerkezetileg összetett, magas növényzeti funkcionális diverzitással és heterogenitással

³ A nagy niche-átfedések nem minden esetben indikálnak megnövekedett interspecifikus kompetíciót a közösségekben belül. Bizonyos körülmények, mint például az erős környezeti szűrőmechanizmusok hatása extrém környezeti viszonyok között (pl. magas tengerszint feletti magasságokban vagy magas szélességi körök mentén, Arnan és mtsai., 2017; Silvestre és mtsai., 2021) vagy a rendelkezésre álló források mennyiségének extrém megnövekedése (Connell, 1983) előidézheti a fajok közötti niche-átfedések és interspecifikus kompetíció szétkapcsolódását. Mivel azonban vizsgálatunkban hasonló körülmények nem fordultak elő, és a fajok között számos agresszív interakciót és egyéb negatív kölcsönhatást figyeltünk meg, a realizált niche-átfedések mértékének használata az interspecifikus kompetíció intenzitásának jellemzésére megalapozott.

rendelkező élőhelytípusokon (pl. erdőszegélyek és erdők; legmagasabb RaoQ értékek és legnagyobb elfoglalt terület a funkcionális ordinációs térben) több oligotopikus ökológiai plaszticitású, valamint átmeneti és szubmisszív csoportba tartozó faj fordult elő. Ezen fajok gyakran specifikus mikroélőhelyekhez és mikroklimatikus körülményekhez kötődtek, ahogyan azt az alacsonyabb hipertérfogat-értékek és átfedések is mutatták. Ez utóbbi közvetlen bizonyítékot nyújt az élőhelystruktúra összetettsége által lehetővé váló niche-differenciáció megvalósulására ezen hangyaközösségekben.

Tavasszal a növényzet funkcionális diverzitása helyett a talajborítás összetettsége gyakorolt elsődleges hatást a hangyaközösségek diverzitásmutatóira. Mivel a növényzet diverzitásmutatók terén nem mutatott jelentős évszakos változásokat, a talajborítás a tavaszi évszakban vélhetően kulcsfontosságú hatással bír a hangyák diverzitásmutatóira, fölülírva ezzel a növényzeti mutatók hatását. Ennek magyarázatára több, egymást nem kizáró magyarázat is elképzelhető. A tavaszi alacsony hőmérsékletértékek jelentősen visszavetik a legtöbb hangyafaj aktivitását (Bishop és mtsai., 2014), és ez a fáslegelőkön sincs másképp: ebben az időszakban minden élőhelytípus esetében szignifikánsan alacsonyabb fajszámokat figyeltünk meg a nyári és őszi évszakokhoz képest. A tavaszi hűvös körülmények között a jól fejlett avarréteg a hőmérsékleti fluktuációkat csökkentve előnyösebb mikroklimát teremt a hangyák számára, valamint védelmet biztosít a szél ellen is (Sayer, 2006), amely magyarázatot nyújthat a talajborítás és hangya diverzitásmutatók pozitív kapcsolatára.

A közösségek fajszáma és funkcionális diverzitása közötti pozitív kapcsolat mindkét évszakban a hangyák esetében volt erősebb. Mivel ezen kapcsolat erőssége a közösségek funkcionális redundanciájának mértékére utal (Cadotte és mtsai., 2011), ez az eredmény további információt nyújt a két csoport közösségeinek szerveződéséről. A növények esetében megfigyelt gyengébb kapcsolat magasabb funkcionális redundanciára, azaz magasabb hasonlóságra utal a fajok funkcionális jellegeit illetően. Ez a jelleg-konvergencia gyakran a fajok hasonló adaptációit tükrözi a helyi mikroklimatikus viszonyokhoz és a legelésnyomáshoz (Carmona és mtsai., 2012; Chillo és mtsai., 2017). Ezzel szemben a hangyák esetében megfigyelt erős kapcsolat alacsonyabb funkcionális redundanciát jelez: közösségeikben minden faj sajátos jelleg-értékekkel és attribútumokkal rendelkezik, magasabb szintű niche-differenciációra és niche-komplementaritásra utalva

(Chillo és mtsai., 2017). Ez további bizonyítékot szolgáltat arra vonatkozóan, hogy bár számos tekintetben hasonlóságokat mutatnak, a növények és hangyák közösségeinek taxonómiai és funkcionális összetételét és diverzitását elsődlegesen meghatározó mechanizmusok (környezeti szűrés és interspecifikus kompetíció) eltérőek.

Az eddig tárgyalt eredményeink alapján a fáslegelők által biztosított magas környezeti heterogenitást a növények és hangyák egyaránt lekövetik, eltérő taxonómiai és funkcionális összetétellel rendelkező közösségek kialakulását eredményezve. Elemzéseink ugyanakkor rávilágítottak arra, hogy a mintázat mögött meghúzódó ökológiai mechanizmusok eltérőek a két csoport esetében. A növényzet taxonómiai és funkcionális összetétele szoros és közvetlen kapcsolatban állt a lokális mikroklimatikus viszonyokkal, míg a hangyák esetében közvetlen hatást nem mutattunk ki a mikroklimatikus tényezők és a diverzitásmutatók vagy funkcionális jelleg értékek/attribútumok között. Ehelyett a hangyák közösségszerkezete növényzeti mutatókkal állt szoros kapcsolatban, taxonómiai és funkcionális diverzitásuk pedig az összetett vegetációszerkezettel rendelkező élőhelytípusokon volt magas. Mivel egyes növényzeti mutatók (pl. fajszám) negatívan hatottak a hangyák diverzitásmutatóira, a két csoport taxonómiai és funkcionális diverzitásának térbeli eloszlása a fáslegelőkön egymással nem átfedő mintázatot mutatott. Ez az eredmény hangsúlyozza a fáslegelők „ökoszisztéma-komplex” megközelítését: egyes kitüntetett élőhelytípusok helyett a jövőbeli természetvédelmi intézkedések során a teljes rendszer megőrzésére és fenntartására érdemes törekednünk a maximális biodiverzitás-megőrzés érdekében.

5.2. Abiotikus tényezők és interspecifikus kompetíció együttes hatásai a vizsgált hangyaközösségek szerveződésére

Az előzőekben tárgyalt eredmények tükrében fontos annak hangsúlyozása, hogy a növényzet és a hangyák diverzitásmutatói közötti szoros és közvetlen kapcsolat – más ízeltlábú csoportokhoz hasonlóan – nem vonja kétségbe a lokális mikroklimatikus tényezők vagy a felülről lefelé gyűrűző („*top-down*”) hatások fontosságát a fajok előfordulási mintázatainak magyarázatában (Schaffers és mtsai., 2008). Bár eredményeink alapján a növényzet taxonómiai és funkcionális összetétele és diverzitása a niche-differenciációnak, ezáltal pedig az interspecifikus kompetíció csökkentésének teret engedve meghatározó

szerreppel bír a hangyaközösségek összetételének kialakításában, bizonyos esetekben a lokális mikroklimatikus tényezők önálló niche-tengelyként működve szintén jelentős szerepet játszhatnak a fajok együttélésének facilitálásában. Utóbbi eset állt elő a vizsgált gyepeken, ahol a délután mért szélsőségesen magas besugárzás- és hőmérsékletértékek a domináns hangyafajok aktivitására negatív, míg a szubmisszív fajok előfordulására pozitív hatást gyakoroltak. A gyepeken előforduló három, szubmisszív csoportba sorolt hangyafaj (*Camponotus atricolor*, *Tapinoma subboreale*, *Formica rufibarbis*) egyaránt extrém hőmérsékleti viszonyok között mutatta legmagasabb aktivitását (40,5; 35,6; 35,5 °C), és gyakran egyedüli fajokként fordultak elő ezen szélsőséges viszonyok között. Ezen fajok extrém környezeti viszonyokkal való asszociáltságát – magas hőmérséklet-optimumuk mellett – jól jelezték ezek alacsony hipertér-fogat-értékei is.

Ez az eredmény jól összeegyeztethető a dominancia-hőtolerancia csereviszony hipotézisével, amely negatív kapcsolatot feltételez a hangyák kompetíciós képességei és hőtűrő képessége között (Bestelmeyer, 2000). A szélsőséges környezeti viszonyok között is aktív szubmisszív fajoknak ezekben a periódusokban lehetőségük nyílik az egyébként jobb kompetíciós képességekkel rendelkező, domináns hangyafajok által monopolizált erőforrások kiaknázására, lehetővé téve ezzel fennmaradásukat ezeken az élőhelyeken. A dominancia-hőtolerancia csereviszony elsődleges fontossággal bír a mediterrán és szubtrópusi éghajlati övek hangyaközösségeinek strukturálásában (Cerdá és mtsai., 2013), eredményeink alapján azonban a vizsgált élőhelyeken is jelentős szereppel bírhat, magyarázva a szubmisszív gyepi fajok előfordulását.

Bár közvetlenül a gyepekbe ágyazva fordulnak elő, a magányos fák közösségei lényegesen eltérő diverzitásviszonyokat és realizált niche-összetételt mutattak. A fák lombkoronája és ágrendszere lényegesen mérsékelte a mikroklimatikus körülmények szélsőségességét, lehetővé téve ezáltal a domináns hangyafajok folyamatos táplálékgyűjtését a nap folyamán. A gyepekhez és erdőszegélyekhez hasonlóan viszont a magas besugárzás a magányos fák esetében is negatívan érintette a domináns fajok aktivitását, vélhetően a kiszáradás megnövekedett veszélye miatt. Fontos azonban, hogy a domináns fajok folyamatos jelenléte – a gyepektől eltérően – nem vonta maga után a közösségek homogenizációját és fajszámanak csökkenését. A gyepekhez viszonyított alacsonyabb hipertér-fogat-értékek és átfedések, valamint a közösségek magasabb

funkcionális heterogenitása (nagyobb lefedett terület a funkcionális ordinációs térben) specializáltabb fajok jelenlétére utal, amelyek valamilyen mikroélőhelyhez kötődve képesek együttélni a domináns fajokkal ezeken az élőhelyeken. Ez az eredmény összhangban áll a korábbi vizsgálatok eredményeivel, amelyek a magányos fák pozitív hatásáról számoltak be a lokális hangyaközösségek fajszámára és közösségösszetételére nézve (Reyes-López és mtsai., 2003; Gaytán és mtsai., 2021; Tăușan és mtsai., 2021). A magányos fák szerkezeti összetettségükből adódóan különböző mikroélőhelyeket hoznak létre és tartanak fenn (pl. korhadó ágak, gubacsok, üregek, repedések, zuzmós és mohás foltok), amelyek száma a fa korával gyakran tovább növekszik (Regnery és mtsai., 2013; Horak és mtsai., 2014; Sebek és mtsai., 2016). Emellett a fa lombkoronája változatos megvilágítási viszonyokat teremt, amelynek pozitív hatása az arboreális hangyafajok diverzitására szintén ismert (Dolek és mtsai., 2009). Ezen tényezők összessége vélhetően jelentősen hozzájárul a magányos fák fajgazdagabb hangyaközösségeinek kialakulásához.

Érdekes módon, várakozásainkkal ellentétesen a domináns hangyafajok jelenléte pozitív hatást gyakorolt a szubmisszív fajok előfordulására a magányos fák és erdők esetében egyaránt. Hasonló eredmények nem ismeretlenek a szakirodalomban, és magyarázatuk vélhetően a domináns, átmeneti, és szubmisszív hangyafajok között kialakuló aszimmetrikus kompetíciós viszonyokban rejlik (Arnan és mtsai., 2011). Az idézett szerzők szerint heterogén élőhelyeken a domináns fajok dolgozói gyakran a legjobb minőségű foltokra összpontosítják táplálékgyűjtésüket, ahonnan kizárják más fajok vagy más kolóniák képviselőit. Egyes szubmisszív fajok viszont opportunisták táplálékgyűjtési stratégiáik, kis kolóniaméreteik, valamint alacsony szintű agressziójuk és egyéb viselkedésbeli adaptációik révén képesek beférkőzni a domináns hangyafajok közé, táplálékhoz jutva ezzel a gyengébben kiaknázott foltokban (Arnan és mtsai., 2011; Yitbarek és mtsai., 2017). Ez a stratégia ugyanakkor kevésbé hatékony a középső kompetíciós szintek képviselőivel szemben, amelyekre lokális léptékű, de erős és homogén forráskihasználás jellemző (Maák és mtsai., 2020). Vizsgálatunkban számos szubmisszív csoportba sorolt hangyafajt figyeltünk meg a magányos fák közösségeiben, amelyek egyes képviselői valószínűleg kompetícióban álltak egymással, illetve domináns fajokkal is. Hasonló körülmények között, az „ellenségem ellensége” elv alapján a szubmisszív fajok

számára előnyös lehet a jó kompetitorokkal való asszociáció, mivel azok hatékonyan kizárják az elvegyülést elősegítő adaptációkkal nem rendelkező fajokat.

A négy élőhelytípus közül az erdőszegélyek tartották fenn a legmagasabb taxonómiai és funkcionális diverzitással rendelkező hangyaközösségeket. A hipertérfogatértékek és átfedések egyaránt nagy változatosságot mutattak ezen élőhelytípusok esetében, jelezve ezzel a különböző realizált niche-szélességgel (azaz eltérő mértékű specializáltsággal) rendelkező fajok együttes előfordulását. Ennek megfelelően a generalista, domináns gyepi és erdei fajok mellett nagy számban találtunk átmeneti és szubmisszív fajokat is ezeken az élőhelytípusokon. Az erdőszegélyek pozitív hatása a hangyák és egyéb ízeltlábú csoportok diverzitására viszonylag jól ismert jelenség (pl. Magura és mtsai., 2001; Pinheiro és mtsai., 2010; Gallé és mtsai., 2014), és az vélhetően az élőhelytípus összetett növényzeti szerkezetéhez és az általa biztosított mikroélőhelyi és mikroklimatikus változatossághoz köthető (Risser, 1995). Ez utóbbit jól tükrözi vizsgálatunkban a növényzet magas funkcionális diverzitása és heterogenitása az erdőszegélyekben, amely pozitív kapcsolatban állt a hangyák diverzitásmutatóival. A magas szerkezeti és mikroklimatikus változatosság a már kifejtett módokon (pl. fészkelőhelyek és táplálékforrások változatossága) teret engedhet a niche-differenciációnak, elősegítve ezzel a különböző fajok együttélését az interspecifikus kompetíció csökkentésén keresztül. Ez a mechanizmus eredményeink alapján kulcsfontosságú szerepet tölt be az erdőszegélyek hangyaközösségeinek formálásában, mivel azokban az interspecifikus kompetíció mértéke jelentős. A többi élőhelytípustól eltérően az erdőszegélyekben teljes lineáris hierarchiát figyeltünk meg a közösségeken belül, ahol a domináns fajok az átmeneti és szubmisszív fajok előfordulására, az átmeneti fajok pedig a szubmisszív fajok előfordulására gyakoroltak negatív hatást. Ez a mintázat az interspecifikus kompetíció elsődleges szerepére utal ezen közösségek szerveződésében, és összhangban áll a korábbi kutatások eredményeivel, amelyek szintén ezt a mechanizmust tekintik a legfőbb közösségsszervező erőnek hasonló élőhelyeken (Savolainen és Vepsäläinen, 1988; Pisarski és Vepsäläinen, 1989). A mikroklimatikus paraméterek hatása a domináns fajok aktivitására a magányos fák esetében megfigyelttel azonos mintázatot mutatott, míg a levegő relatív páratartalma pozitív hatást gyakorolt az átmeneti csoport képviselőinek előfordulására. A párás (és hűvös) körülményekkel asszociált előfordulás

potenciális stratégia lehet az átmeneti csoport képviselői számára a domináns fajokkal való kompetíció csökkentésére.

Az erdők esetében a mikroklimatikus paraméterek hasonlóképpen befolyásolták az átmeneti csoport aktivitását: a páratartalom pozitív, míg a léghőmérséklet növekedése negatív hatást gyakorolt ezen hangyafajok előfordulására, jelezve ezzel azok hűvös és párás körülményekkel való asszociáltságát. Az eredmény értelmezésekor fontos annak szem előtt tartása, hogy mind az erdőkben, mind pedig az erdőszegélyekben a *Myrmica ruginodis* volt a leggyakrabban előforduló, átmeneti csoportba tartozó hangyafaj. Korábbi vizsgálatok eredményei alapján ennek a fajnak a dolgozói a *Myrmica* génusz több képviselőjéhez hasonlóan leginkább alacsony hőmérsékleteken mutatnak fokozottabb aktivitást a domináns fajokkal való kompetíció csökkentése érdekében (Mabelis, 1983; Vepsäläinen és Savolainen, 1990), ami magyarázatot ad a kapott eredményre.

Hasonlóan az erdőszegélyekhez, az erdőkben is viszonylag magas számban fordultak elő alacsony hipertérfogat-értékekkel rendelkező, szubmisszív csoportba tartozó fajok. Ezen fajok előfordulására – a magányos fákhöz hasonlóan – pozitív hatást gyakorolt a domináns fajok jelenléte, míg negatív hatást gyakorolt az átmeneti csoport képviselőinek növekvő jelenléte. A jelenség magyarázata a magányos fák esetében ismertetett mechanizmussal lehet azonos: a domináns fajok képviselői között elvegyülve a szubmisszív fajok dolgozói felszabadulhatnak az átmeneti csoportba tartozó fajok kompetíciós nyomása alól, amelyek a lokális táplálékforrások intenzívebb kiaknázása révén a szubmisszív fajok erősebb kompetitorai lehetnek (Arnan és mtsai., 2011). Az erdei fajok alacsony hipertérfogat-értékei ellenére azok között meglepően magas hipertérfogat-átfedéseket mutattunk ki. Ez a hangyák foltos előfordulási mintázatát tükrözi az erdőkben, amely bizonyos „jó” foltokban a fajok aggregációjához vezet. Az aggregált előfordulási mintázat mögött több tényező állhat, kialakulásában a fészkelőhelyek és táplálékforrások nem homogén térbeli eloszlása, valamint különböző fajok közötti asszociációk (hasonlóan a korábban ismertettekhez) meglehetősen tekinthető leghangúlyosabbnak (Kaspari, 1996; Kaspari és Majer, 2000).

Eredményeink ezen része az egyes hangyacsoportok egymásra gyakorolt hatásain keresztül rávilágít az interspecifikus kompetíció meghatározó szerepére a vizsgált hangyaközösségek összetételének és diverzitásviszonyainak kialakításában. A változatos

növényzeti struktúrával rendelkező élőhelytípusok a hangyák rendelkezésére álló erőforrások változatosságának növelése révén, a niche-differenciációt elősegítve, ezáltal pedig az interspecifikus kompetíciót csökkentve lehetőséget teremtenek a különböző ökológiai igényekkel rendelkező fajok együttélésére. Bizonyos esetekben emellett a mikroklimatikus tényezők egy önálló és felosztható niche-tengelyként működve szintén elősegíthetik a fajok együttélését, ahogyan azt gyepek esetében, a dominancia-hőtolerancia jelenség kapcsán sikerült kimutatnunk. A környezeti tényezők és biotikus interakciók egymáshoz viszonyított relatív fontossága eltérő lehet tehát az egyes élőhelytípusok esetében a hangyaközösségek összetételének kialakításában, és mindkét tényező közvetítésében jelentős szerepet játszik a növényzet.

5.3. Szezonális hatása a hangyaközösségek szerveződésére

Eredményeink alapján a fáslegelők magas térbeli heterogenitása mellett az azokon évszakosan végbemenő, környezeti tényezőket érintő változások is fontos szereppel bírnak a különböző hangyafajok együttélésének facilitálásában. A vizsgált mikroklimatikus tényezők aktuális értékei jelentős és csoportspecifikus hatást gyakoroltak az egyes hangyafajok táplálékgyűjtő aktivitására. A négy élőhelytípus közül – nyitottságukból adódóan – a gyepek biztosították a legjobb körülményeket a hangyák aktivitásához az év folyamán, ezáltal hozzájárulva a domináns csoportba tartozó fajok magas abundanciájához és prevalenciájához. Tavasszal azonban ezek a domináns fajok a környezeti körülmények szűk keresztmetszetében fordultak elő, ahogyan azt viszonylag alacsony hipertérfogatóértékeik is jelezték. Ez minden bizonnyal az alacsony talaj- és léghőmérsékletekhez köthető, amely a legtöbb hangyafaj aktivitására korlátozó hatással bír (Crist és Williams, 1999; Azcárate és mtsai., 2007). Nyáron viszont, a hőmérséklet- és besugárzásértékek kedvezőbbé válásával, ugyanezen hangyafajok jelentősen kiterjesztették realizált niche-szélességüket, és változatosabb környezeti körülmények között voltak aktívak, emiatt pedig – más vizsgálatok eredményeivel összhangban – közösségeik leggyakoribb alkotóelemeivé váltak (Cros és mtsai., 1997; Retana és Cerdá, 2000). Ez az expanszió elkerülhetetlenül magával hozta a fajok közötti kompetíció növekedését, ahogyan azt a realizált niche-átfedések mértékének megnövekedett szintje is jelezte a tavaszi évszakhoz képest. A kompetíció erőssége eredményeink alapján ősszel tovább nőtt, amikor

a domináns fajok aktivitása – a környezeti körülmények enyhülésével és kedvezőtlenebbé válásával – szűkebb korlátok közé kényszerült. A gyepi szubmisszív fajok hipertérfogat-értékei ezzel szemben az egész év során alacsony és kevésbé változékony értékeket mutattak. Ennek magyarázata a már tárgyalt dominancia-hőtolerancia csereviszonyban rejlik: szuboptimális környezeti viszonyok (pl. szélsőségesen meleg vagy hideg hőmérsékletek) között is aktivitást mutató szubmisszív fajoknak lehetőségük nyílik a domináns fajokkal való kompetíció csökkentésére, biztosítva ezzel az azokkal való koegzisztenciájukat (Cerdá és mtsai., 1997; Bestelmeyer, 2000; Lessard és mtsai., 2009).

A magányos fák egyedi mikroklimatikus és strukturális viszonyai a gyepektől eltérő, egyedi belső dinamikával ruházták fel az ott létrejött hangyaközösségeket. Tavasszal, a gyepekhez hasonlóan, a hideg körülmények erősen korlátozták a hangyafajok aktivitását (alacsony fajszaámok és hipertérfogat-értékek). A tavasz-nyár átmenet viszont a gyepektől eltérően ezen élőhelytípus esetében nem eredményezte a domináns fajok expanzióját. A domináns fajok hipertérfogat-értékei és az azok közötti átfedések mértéke egyaránt minimális változást mutatott, ami arra utal, hogy azok nem aknázták ki a magányos fák által nyújtott környezeti változatosság teljes egészét. Ehelyett táplálékgyűjtő aktivitásuk nagy részét valószínűleg a jobb környezeti körülményekkel és abundánsabb táplálékforrásokkal rendelkező gyepekre összpontosították a nyári évszakban. A magányos fák által biztosított szerkezeti és mikroklimatikus heterogenitás tehát – hasonló mechanizmusokon keresztül – jelentősen hozzájárult az ott kialakuló közösségek magasabb fajszaámához.

Bár az erdőszegélyek és erdők mikroklimatikus viszonyai napszakos skálán különbségeket mutattak, azok évszakosan egymással nagyrészt megegyező változásokon mentek keresztül. Ennek megfelelően a két élőhely közösségei esetében egymáshoz nagyon hasonló évszakos dinamikát figyeltünk meg. Az átmeneti csoport képviselői mindkét élőhelytípus esetében kiemelkedően magas hipertérfogat-értékekkel rendelkeztek a tavaszi évszakban, értékeik pedig csökkenő tendenciát mutattak az év folyamán. A szubmisszív fajok, bár kevésbé kiemelkedő tavaszi maximumot mutattak, de ezzel azonos változásokon mentek keresztül. Ezen eredmények értelmezésénél, a már említett módon, fontos szem előtt tartani, hogy mindkét élőhelytípus esetében magasan a *Myrmica ruginodis* volt a leggyakoribb átmeneti csoportba tartozó hangyafaj, de a szubmisszív csoportban is szép

számmal voltak jelen *Myrmica* fajok. Korábbi kutatások eredményei alapján ismert, hogy ezen génusz több képviselője a domináns fajokkal való kompetíció csökkentése érdekében hűvösebb időben gyűjt táplálékot (Mabelis, 1983; Vepsäläinen és Savolainen, 1990), ami a dominancia-hőtolerancia csereviszony jelentőségét mutatja ezen körülmények között is (Lessard és mtsai., 2009).

Bár a lombkorona hiánya miatt a besugárzás viszonylag magas értékeket vett fel tavasszal, a talaj- és léghőmérséklet alacsony maradt a nap folyamán, gátolva ezzel számos hangyafaj aktivitását (Pol és Casenave, 2004). Ennek megfelelően tavasszal észleltük a legkevesebb fajt, valamint a legalacsonyabb hipertérfogat-átfedéseket a domináns és egyéb csoportok képviselői között a közösségeken belül. Mindezek arra utalnak, hogy a közösségekben uralkodó kompetíció alacsony mértéket ölt a tavaszi évszakban. Az interspecifikus kompetíció alóli felszabadulás gyakran idézi elő különböző fajok realizált niche-szélességének megnövekedését (Bolnick és mtsai., 2010; Neves és mtsai., 2021), magyarázva ezzel az átmeneti és szubmisszív csoportok nagy realizált niche-szélességét a tavaszi, hűvös időszakban.

Az erdőszegélyek és erdők közösségei jelentős változásokon estek át a tavasz-nyár átmenet során, amelyek valószínűleg a környezeti tényezők kedvezőségének megváltozásához köthetők. Hasonlóan a gyepekhez, a magasabb hőmérséklet-értékek ezeken az élőhelytípusokon is a domináns fajok realizált niche-expanzióját eredményezték, azaz e fajok sokkal változatosabb környezeti viszonyok között, nem csupán a „legmegfelelőbb” időszakokban végeztek táplálékgyűjtést. A domináns fajok realizált niche-expanziója a melegebb évszakokban viszonylag jól ismert jelenség a szakirodalomban, amely vélhetően az előnyösebb körülményekhez és a táplálékforrások megnövekedett mennyiségéhez köthető (Dunn és mtsai., 2007; Lessard és mtsai., 2009). Ezen fajok megnövekedett prevalenciája viszont elkerülhetetlenül maga után vonta a kompetíciós nyomás megnövekedését a közösségeken belül, ahogyan azt a domináns és egyéb csoportok közötti megnövekedett hipertérfogat-átfedések is jól mutatták mindkét élőhelytípus esetében. Ez a megnövekedett kompetíciós nyomás – más vizsgálatokhoz hasonlóan – negatívan érintette az átmeneti és szubmisszív csoportba sorolt, gyengébb kompetíciós képességekkel rendelkező fajok előfordulását, amelyek hipertérfogat-értékei

jelentősen visszaestek a tavaszi évszakhoz képest (Savolainen és Vepsäläinen, 1988; Arnan és mtsai., 2011).

A tavasz-nyár átmenethez hasonlóan, a nyár-ősz átmenet során is jelentős változások zajlottak le a közösségekben. A domináns fajok hipertérfogat-értékei visszaestek a nyári évszakhoz képest, amely – az előzőekhez hasonlóan – minden bizonnyal a hűvösebbé váló környezeti viszonyok korlátozó hatásának tudható be. A domináns fajok visszaszorulása az őszi évszakban a kompetíciós nyomás enyhülését eredményezte, amely a tavaszihoz hasonló értékre állt vissza. Ezen párhuzamok mellett a két élőhelytípus közösségei bizonyos tekintetekben különbségeket mutattak az őszi évszakban. Az erdőszegélyek esetében a jelen lévő fajok száma, valamint a fajok aktivitása viszonylag magas maradt (a csalilapok 76%-át elfoglalták, míg ez az érték az erdőkben csupán 50% volt). Ez vélhetően az erdőszegélyek nyitottabb szerkezetének és kedvezőbb mikroklimatikus viszonyainak tudható be. Az erdők ezzel szemben lombkoronájuk zártsága, ezáltal pedig a besugárzás alacsony mértéke miatt lényegesen hűvösebb körülmények közé kényszerítették az ott élő hangyákat, azok aktivitásának visszaesését idézve elő. Az ilyen körülmények között aktivitást mutató domináns hangyafajok alacsony hipertérfogat-értékeket és magas hipertérfogat-átfedéseket mutattak, jelezve ezzel a fajok aggregálódását egyes, vélhetően jobb környezeti körülményekkel vagy abundánsabb táplálékforrásokkal rendelkező élőhelyfoltokban (Kaspari és Majer, 2000; Ribas és Schoereder, 2002).

Eredményeink ezen része rávilágít arra, hogy a fáslegelők magas térbeli heterogenitása mellett az azokon évszakosan végbemenő, környezeti tényezőket érintő változások is fontos szereppel bírnak a különböző fajok együttélésének elősegítésében. A domináns, átmeneti és szubmisszív csoportokba sorolt fajok jelentős évszakai változásokat mutattak a realizált niche-szélességeik terén, közösségszintű évszakai változásokat idézve elő. A domináns fajok hipertérfogat-értékei (realizált niche-szélessége) elsődlegesen a környezeti körülmények megfelelősége szerint változtak, és azok növekedése jelentősen megváltoztatta a közösségekben uralkodó kompetíció erősségét (azaz a realizált niche-átfedések mértékét). A szuboptimális környezeti viszonyokkal jellemezhető évszakok a domináns fajok hipertérfogat-értékeinek, ezáltal pedig a kompetíciós nyomásuk visszaesését idézték elő, lehetőséget teremtve az átmeneti és

szubmisszív csoportokba tartozó fajok érvényesülésének ezekben az időszakokban. Az előző eredményekhez hasonlóan viszont ezen mechanizmus jelentősége is eltért az egyes élőhelytípusok között, és főként az erdőszegélyek és erdők esetében volt kiemelkedő.

5.4. A vizsgálat korlátai

Vizsgálataim eredményeire potenciálisan két tényező gyakorolhat jelentős hatást, amelyek szem előtt tartása fontos a konklúziók levonása során. A vizsgálatok során végzett adatgyűjtést egyetlen évben, 2022-ben végeztük, amely egy extrém száraz év volt a Kárpát-medence legnagyobb részén (Szentés, 2023). Bár a 2022-es év tavaszi és őszi időszakában mért csapadékmennyiség nem tért el a sokéves átlagtól (Szentés, 2023; **F3-F4. ábrák⁴**), a nyári periódusban viszont lényegesen kevesebb csapadék hullott.

A növényzeti adataink kapcsán elmondható, hogy mind a detektált fajok számát, mind azok borításviszonyait tekintve összevethetők ugyanezen, vagy egyéb, közeli fáslegelőkön gyűjtött korábbi adatokkal (pl. Tölgyesi és mtsai., 2018; 2023). A fásszárúakat tekintve sem figyeltünk meg jelentős változásokat a 2022-es évben (pl. nem volt szárazságstressz indukálta pusztulás a magányos fák körében vagy az erdőkben), így az élőhelyek általános megjelenése változatlan maradt. A hangyák tekintetében szintén elmondható, hogy adatsoraink a fajok számát és a közösségek összetételét tekintve összhangban álltak korábbi, közeli fáslegelőkön végzett munkákkal (pl. Tăușan és mtsai., 2021). Mindezekből kifolyólag a közösségek összetételét és diverzitásviszonyait tekintve eredményeinket feltehetően nem befolyásolta számottevően az aszályos év. A csapadékhiány ezzel szemben erőteljesebben érinthette a növényzet és hangyák kapcsolati viszonyait, valamint egyes hangyacsoportok hipertérfogat-értékeit. Az aszály, valamint az ahhoz köthető szélsőséges környezeti viszonyok kiélezhetik az élőhelytípusok közötti mikroklimatikus és szerkezeti különbségeket, amely – egyéb zavarásokhoz hasonlóan – a növényzet és ízeltlábúak szorosabb asszociáltságát eredményezheti (Kansman és mtsai., 2021; Torma és mtsai., publikálás alatt). Ez a jelenség magasabb útvonal-együtthatók formájában jelentkezhet a nyári évszak útvonal-elemzésében. A hipertérfogat-értékeket tekintve az aszály következtében leginkább a gyepi domináns hangyafajok lehetnek érintettek, aktivitásukra a tartós szárazság, valamint a szélsőséges

⁴ Ezt a kimutatást – magyarországi adatok hiányában – csak az erdélyi fáslegelők esetében tudtam elvégezni.

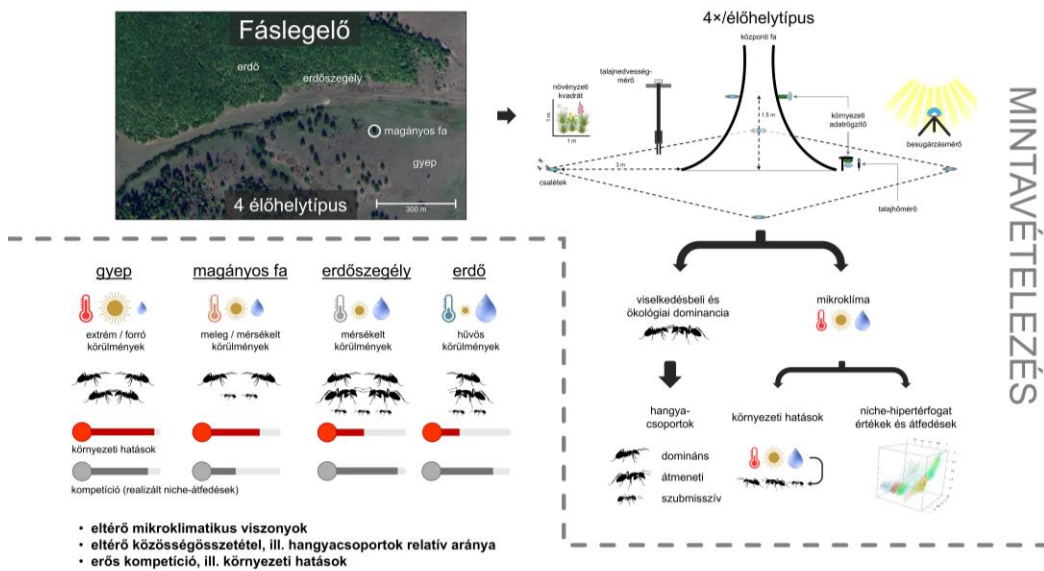
környezeti körülmények negatív hatást gyakorolhatnak (pl. Andersen, 1992). Emiatt ezen fajok hipertérfogat-értékei alacsonyabbak lehetnek egy csapadékosabb évhez képest a nyári periódusban. Más, kevésbé szélsőséges környezeti viszonyokkal jellemezhető élőhelytípusok esetében hasonló jelenség rövidtávon limitáltan érvényesülhet.

Vizsgálataink másik fontos limitációja a mintavételezett fáslegelők kezelését érintő különbségekben rejlik. Míg az erdőbényei fáslegelő legeltetése juhokkal történt, az erdélyi helyszíneken ehhez szarvasmarhát és bivalyokat használtak. Viszonylag jól ismert, hogy a legelőállatok típusa, valamint a legeltetés intenzitása egyaránt jelentős hatást gyakorolhat a kialakuló növény- és ízeltlábúközösségek összetételére és diverzitásviszonyaira (pl. Schmidt és mtsai., 2012; Tóth és mtsai., 2018), potenciálisan befolyásolva eredményeinket. Bár vizsgálataink során nem volt lehetőségünk a különböző fáslegelőket érintő kezelés megváltoztatására, a mintavételi területek kijelölésénél törekedtünk az egyes fáslegelők közötti különbségek minimalizálására. Ennek érdekében egymással összevethető lágyszárú- és cserjeborítással, növényzeti magassággal, ill. lombkorona zártsággal jellemezhető pontokat jelöltünk ki minden fáslegelő esetében. Ezen szempontok betartása nagyban hozzájárult a kezelés eltéréseiből adódó hatások csökkentéséhez, de kétségtelenül nem tüntette el azokat teljes mértékben. Jövőbeli, célzott vizsgálatok segíthetnek annak feltárásában, hogy a legeltetés jellege és intenzitása hogyan érinti az általunk feltárt kapcsolatrendszer a fáslegelőkön, míg az így kapott eredmények segíthetik ezen élőhelyek optimális kezelésének kidolgozását.

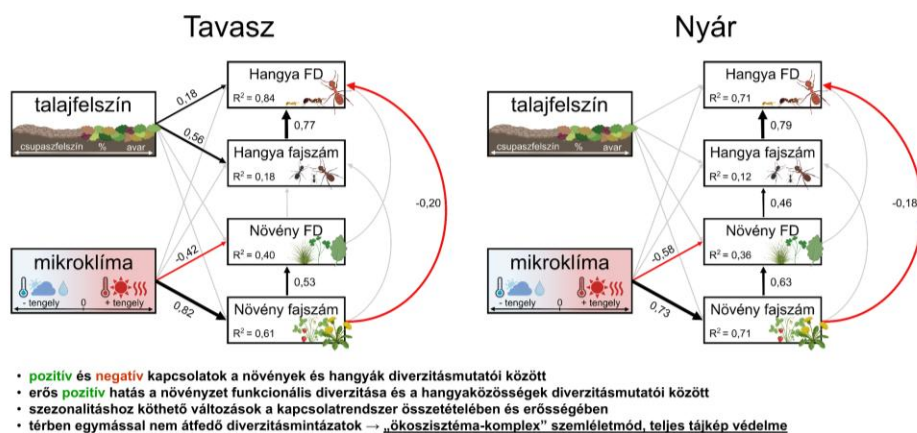
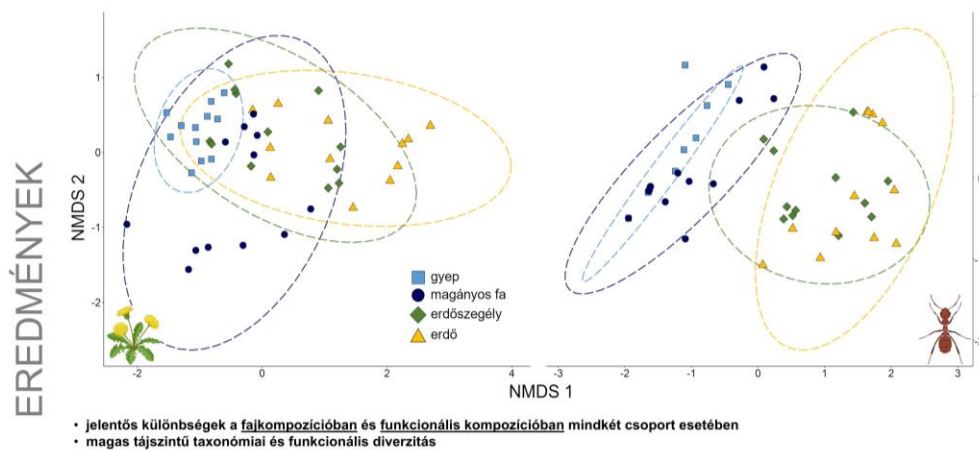
6. Konklúziók

A fáslegelők mint modellrendszer kiváló lehetőséget biztosítottak a magas környezeti heterogenitást fenntartó élőhelyek biodiverzitásmegőrző-potenciáljának vizsgálatára, valamint hozzájárultak ezen élőhelyek magas biodiverzitását kialakító ökológiai törvényszerűségek és folyamatok megértéséhez. Eredményeink alapján a fáslegelők különböző élőhelytípusai (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) viszonylag kis térléptéken belül egymástól jelentősen eltérő mikroklimatikus feltételeket biztosítanak, amelyeket leképezve eltérő összetétellel rendelkező közösségek alakulhatnak ki az élővilág különböző csoportjai (növények és hangyák) esetében. Az egyes közösségek közötti összetételbeli különbségek nem csupán taxonómiai, hanem funkcionális szinten is megnyilvánultak, megnövekedett tájszintű funkcionális diverzitással ruházva fel a fáslegelőket (**12. ábra**).

Ezen mintázatok feltárásán túl vizsgálataink betekintést nyújtottak a megfigyelt mintázatok mögött meghúzódó ökológiai folyamatokba is. Kimutattuk, hogy bár a különböző trofikus szintek képviselői (növények és hangyák) egyaránt lekövezték a rendszer heterogenitását, a közösségszerkezetüket és diverzitásviszonyaikat (taxonómiai és funkcionális diverzitás) kialakító elsődleges tényezők eltértek. Eredményeink alapján a növényközösségek taxonómiai és funkcionális összetételét elsődlegesen a lokális környezeti tényezők határozták meg, míg a hangyák ugyanezen mutatóira a környezeti tényezők közvetetten, különböző növényzeti paramétereken keresztül hatottak (**12. ábra**). Eredményeink rávilágítottak továbbá arra is, hogy a hangyák esetében a lokális környezeti tényezők mellett a közösségeik strukturálásában jelentős szerepet kap az interspecifikus kompetíció, amely lenyomatai fellelhetők az egyes közösségek realizált niche-összetételében. A magasabb strukturális összetettséggel jellemezhető élőhelytípusok esetében szűkebb realizált niche-szélességeket figyeltünk meg, ugyanis közösségeiket egymással alacsonyabb szintű niche-átfedést (kisebb mértékű kompetíció) mutató fajok alkották. Ezen közösségek, vélhetően a fajok közötti niche-differenciáció miatt, magasabb taxonómiai és funkcionális diverzitással jellemezhetők.



MINTAVÉTELEZÉS



12. ábra. A vizsgálat rövid grafikus összefoglalója, amely feltünteti a mintavételi elrendezést és a legfőbb eredményeket.

A magas térbeli heterogenitás mellett a fáslegelők magas időbeli (szezónális) heterogenitása is fontos szerepet játszott a különböző ökológiai igényekkel rendelkező fajok együttélésének facilitálásában. Ez vizsgálatunkban főként a domináns fajok realizált niche-szélességeinek évszakai változásaihoz volt köthető, amelyek értékei jelentős hatást gyakoroltak a közösségekben uralkodó kompetíció mértékére. A kevésbé kedvező környezeti feltételeket bizottsító évszakokban (tavasz és ősz) a domináns fajok realizált niche-szélessége lecsökkent (azaz táplálékgyűjtésük bizonyos körülmények közé korlátozódott), teret engedve ezzel a szubmisszív és átmeneti csoportokba tartozó hangyafajoknak ezekben az időszakokban.

A Földünkön zajló folyamatos élőhelyvesztés és az ehhez köthető biodiverzitás-csökkenés tükrében a magas környezeti heterogenitást, ezáltal pedig magas biodiverzitást fenntartó élőhelyek védelme kiemelkedő jelentőséggel bír. Bár hasonló kezdeményezések során a természetes ökoszisztémák megőrzése az előnyben részesítendő megközelítés, az erre irányuló erőfeszítések gyakran kihívások tömkelegével szembesülnek, különösképpen olyan emberi tevékenység által erősen módosított tájakban, ahol a természetes élőhelyek száma alacsony (Rands és mtsai., 2010). Eredményeink alapján elmondható, hogy ilyen tájakban a fáslegelőkhöz hasonló féltermészetes élőhelyek kitűnő alternatívaként szolgálhatnak, ugyanis azok magas heterogenitásukból adódóan különböző taxonómiai és funkcionális összetételű, különböző rendezőelvek mentén szerveződő közösségek fenntartását biztosíthatják viszonylag kis térléptéken belül. Ahhoz viszont, hogy az általuk fenntartott biodiverzitás legnagyobb részét megőrizzük, bizonyos kitüntetett élőhelytípusok helyett a teljes élőhely fenntartására kell törekednünk a jövőben.

Hasonló célok megvalósításához kulcsfontosságú lesz a jövőben annak elérése, hogy a fáslegelők önálló tájhasználati formaként, ne pedig egyszerű legelőként vagy kaszálóként jelenjenek meg a törvényhozói és támogatási rendszerekben, védelmük ugyanis csakis így szavatolható (Hartel és mtsai., 2013). Ugyancsak fontos jövőbeli feladatunk a fáslegelők széleskörű bevonása az Európai Unió vidékfejlesztési programjaiba (Európai Unió, 2013), amelyek támogatást nyújtanak a természetközeli, tradicionális gazdálkodási rendszerek fenntartásához (Plieninger és mtsai., 2015). Utóbbi különösen fontos a Kelet-Európában zajló társadalmi és gazdasági változások tükrében, amelyek a tájhasználat intenzitásának és jellegének megváltoztatásán keresztül veszélyeztetik a fáslegelők

fennmaradását. Mivel ezen törékeny élőhelyek köztes állapotot foglalnak el a nyílt legelők és a zárt erdők között, a stabilitásukat biztosító legeltetés intenzitásának mindkét irányú megváltozására érzékenyen reagálnak. A legfontosabb veszélyeztető tényezőnek a legeltetés felhagyása tekinthető (Hartel és mtsai., 2013), amely előbb cserjésedést, majd további szukcessziós folyamatokon keresztül a teljes élőhely záródását eredményezi (Van Uytvanck és Verheyen, 2014). Emiatt kiemelten fontosak ezen élőhelyek védelme szemontjából az olyan támogatási rendszerek, amelyek szorgalmazzák a tradicionálisan alkalmazott extenzív legeltetést, valamint esetlegesen aktív beavatkozásokkal, például a túlzott cserjésedés visszaszorításával fenntartják a tájkép összetettségét, ezáltal pedig hozzájárulnak a magas szintű biodiverzitás és kulturális értékek megőrzéséhez.

Mindezek mellett a fáslegelők számos további tudományos érdekességgel és természetvédelmi relevanciával rendelkező nyitott kérdést tartogatnak számunkra. Így például kevés információ áll rendelkezésünkre arra vonatkozóan, hogy ezen élőhelyek magas környezeti heterogenitása hogyan befolyásolja egyes fajok (intraspecifikus) funkcionális jelleg-összetételét, valamint populációik genetikai összetételét. Ugyancsak keveset tudunk arról, hogy a fáslegelők szélesebb táji környezete milyen esetleges hatást gyakorol az ezen élőhelyek által fenntartott biodiverzitásra, valamint arról is, hogy a fáslegelők milyen táji környezetben biztosítják a legnagyobb biodiverzitás-megőrzést. Ez utóbbi különösen érdekes és releváns a globális klímaváltozás, valamint a közép-európai tájkép folyamatos leegyszerűsödésének tükrében. Hasonló kérdések feltárása remélhetőleg elősegíti a jövőben ezen törékeny ökoszisztémák működésének, természetvédelmi értékének és ökoszisztéma-szolgáltatásainak teljeskörű feltárását, szilárd alapot nyújtva ezzel a szükséges törvényhozói és támogatási rendszerek megreformálásához a fáslegelők védelme érdekében.

7. Összefoglaló

A biodiverzitás (biológiai sokféleség) rohamos pusztulásának megfékezése az egyre erősödő mezőgazdasági tájhasználat tükrében korunk egyik legnehezebb, ugyanakkor legfontosabb kihívásának tekinthető. Ennek egyik legfontosabb lépése egybehangzóan a kiterjedt monokultúrák által leegyszerűsödött tájszerkezet összetettségének növelése vagy helyreállítása, ugyanis ez közvetlenül és közvetetten is hozzájárul az életközösségek leegyszerűsödéséhez, ezáltal pedig a biodiverzitás csökkenéséhez. A tájszerkezet helyreállítása mellett kiemelt jelentőséggel bír a még meglévő, magas heterogenitást biztosító természetes és féltermészetes élőhelyek védelme, ezek ugyanis területükhöz viszonyítva gyakran aránytalanul magas biodiverzitásmegőrző-potenciállal rendelkeznek.

A hasonló élőhelyek – vélhetően a jövőben egyre erősödő – természetvédelmi relevanciája miatt fontos annak megértése, hogy pontosan milyen tényezőkhez és mechanizmusokhoz köthető a magas biodiverzitás-megőrző képességük. Bár erre vonatkozóan egyre gyarapodó ismeretanyaggal rendelkezünk, mindmáig számos kérdés maradt megválaszolatlanul a heterogén élőhelyek közösségszerveződésére vonatkozóan, amely alapvetően két okra vezethető vissza: kevés a jelleg-alapú, illetve többtaxonos, magasabb trofikus szinteket is érintő vizsgálat.

A jelen dolgozatban bemutatott vizsgálatok fő célja azon ökológiai mechanizmusok feltárása volt, amelyek a heterogén élőhelyek magas biodiverzitásának (beleértve annak taxonómiai és funkcionális dimenzióit is) kialakításáért felelősek. Ehhez Európa elterjedt, magas heterogenitást biztosító tájhasználati formáit, a fáslegelőket használtuk modellrendszerként, és két kiemelt ökológiai jelentőséggel bíró, eltérő trofikus szinthez tartozó csoport közösségeire fókuszáltunk, a növényekre és a hangyákra. Mivel a fáslegelők viszonylag kis térléptéken belül négy különböző szerkezetű élőhelytípust (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) is magukba foglalnak, egymástól eltérő összetételű és működésű közösségek kialakulásának teremtik meg a lehetőségét, növelve ezáltal a tájszintű biodiverzitást. Várakozásaink alapján (1) a különböző élőhelytípusok egymástól eltérő mikroklimatikus viszonyokat biztosítanak, amelyek szélsőségessége a nyílt gyepektől a zárt erdőkig egy grádiens mentén változik. Feltételeztük, hogy (2) ez a mikroklimatikus változatosság eltérő funkcionális jellegekkel rendelkező növény- és hangyafajok

fennmaradását biztosítja, eltérő taxonómiai és funkcionális kompozícióval rendelkező közösségek kialakulásához vezetve. Feltételeztük továbbá, hogy (3) a hangyaközösségek realizált niche-összetétele tükrözi a közösségekben uralkodó interspecifikus kompetíció szintjét, amelyre elsődleges hatást gyakorol az egyes élőhelytípusok eltérő struktúrája és mikroklimatikus viszonyai. A térbeli heterogenitás mellett (4) a szezonálitáshoz köthető időbeli heterogenitás számottevő szerepére is számítottunk a fajok együttélésének facilitálásában, amely várakozásaink szerint a domináns fajok aktivitásmintázatainak befolyásolásán, ezen keresztül pedig közösségekben uralkodó kompetíciós viszonyok megváltoztatásán keresztül fejti ki hatását.

Várakozásainknak megfelelően a fáslegelők egyes élőhelytípusai mind napszakos, mind pedig évszakos skálán egymástól jelentősen eltérő mikroklimatikus viszonyokat tartottak fenn. Ezt lekövetve a vizsgált növény- és hangyaközösségek jelentős összetételbeli különbségeket mutattak a mintavételezett év során. Az összetételbeli különbségek nem csupán taxonómiai, hanem funkcionális szinten is megnyilvánultak, megnövekedett tájszintű funkcionális diverzitással ruházva fel a fáslegelőket.

Ezen hasonlóságok feltárása mellett eredményeink rávilágítottak arra is, hogy a két csoport (növények és hangyák) közösségeinek taxonómiai és funkcionális kompozícióját és diverzitását eltérő mechanizmusok formálják. Várakozásainknak megfelelően a növényzet ezen mutatóira közvetlen és erős hatást gyakoroltak a lokális mikroklimatikus tényezők, ugyanis jellegeik értékeinek/attribútumainak térbeli eloszlását jól prediktálták az egyes mikroklimatikus változók. A növényekkel – és várakozásainkkal – ellentétben a hangyák esetében viszont nem találtunk szignifikáns asszociációkat a mikroklimatikus változók és a funkcionális jellegek között. Eredményeink ehelyett azt mutatták, hogy a lokális mikroklima leginkább közvetett úton, növényzeti paramétereken keresztül befolyásolta a hangyaközösségek taxonómiai és funkcionális kompozícióját és diverzitását. Ennek magyarázata vélhetően a növényzet központi, integráló szerepében rejlik – az jól összegzi a lokális környezeti viszonyokat és az élőhely zavarásrejsimjét, valamint meghatározza az élőhelystruktúrát, finomléptékű mikroklimát, és az olyan rendelkezésre álló erőforrások mennyiségét is, mint a táplálék, vagy a fészkelőhely.

A változatos növényzeti struktúrával rendelkező élőhelytípusok (pl. magányos fák, erdőszegélyek) a hangyák rendelkezésére álló erőforrások változatosságának növelése

révén, a niche-differenciációt elősegítve, ezáltal pedig az interspecifikus kompetíciót csökkentve lehetőséget teremtettek különböző ökológiai igényekkel rendelkező fajok együttéléséhez. Vizsgálatainkban ez utóbbit jól tükrözte a hangyaközösségek realizált niche-összetétele: a komplex struktúrával rendelkező élőhelytípusok több, szűk realizált niche szélességgel jellemezhető specialista fajt őriztek, míg a nyílt, homogén struktúrával rendelkező gyepek fajszegény, generalista fajok alkotta közösségeket tartottak fenn. Hasonló élőhelyeken a mikroklimatikus tényezők önálló niche-tengelyként működve járulhatnak hozzá a fajok együttélésének elősegítéséhez, ahogyan azt a dominancia-hőtolerancia jelenség kapcsán (negatív kapcsolat a hangyák hőtűrő-képessége és dominanciahierarchiában betöltött pozíciója között) sikerült kimutatnunk.

A fáslegelők magas térbeli heterogenitása mellett az azokon évszakosan végbemenő változások is fontos szereppel bírtak a különböző fajok együttélésének facilitálásában. Ez vizsgálatunkban főként a domináns fajok realizált niche-szélességeinek évszakos változásaihoz volt köthető. Ezen értékek (négydimenziós hipertérfogat-értékek formájában számszerűsítve) elsődlegesen a környezeti körülmények megfelelősége szerint változotak, és azok növekedése jelentősen megváltoztatta a közösségekben uralkodó kompetíció erősségét (realizált niche-átfedések mértékét). A szuboptimális környezeti viszonyokkal jellemezhető évszakok a domináns fajok hipertérfogat-értékeinek, ezáltal pedig a kompetíciós nyomásuknak a visszaesését idézték elő, lehetőséget teremtve a hierarchiában alacsonyabb szinteket elfoglaló fajok érvényesülésének ezekben az időszakokban.

Eredményeink alapján elmondható, hogy az emberi tevékenység által erősen módosított tájakban a fáslegelőkhöz hasonló féltermészetes élőhelyek kitűnő lehetőséget biztosítanak a biodiverzitás megőrzéséhez, ugyanis azok magas heterogenitásukból adódóan különböző taxonómiai és funkcionális összetételű, különböző rendezőelvek mentén szerveződő közösségek fenntartását biztosíthatják viszonylag kis térléptéken belül. Eltérő szerveződésükből adódóan viszont a különböző trofikus szintek képviselői alkotta közösségek diverzitásmutatói (taxonómiai és funkcionális diverzitás) egymással nem átfedő térbeli mintázatot mutatnak ezeken az élőhelyeken. Ez tovább hangsúlyozza a fáslegelők „ökoszisztéma-komplex” megközelítését: egyes kitüntetett élőhelytípusok helyett a jövőbeli természetvédelmi intézkedések során a teljes rendszer megőrzésére és fenntartására érdemes törekednünk a maximális biodiverzitás-megőrzés érdekében.

8. Summary

Aligning biodiversity conservation efforts with the increasing agricultural utilization of landscapes is a challenging, yet crucially important task of our century. One of the key steps in this effort is to increase or restore the complexity of landscapes simplified by extensive monocultures, as these directly and indirectly contribute to the simplification of ecological communities, and consequently, to biodiversity loss. In addition to landscape restoration, the protection of existing natural and semi-natural habitats that provide high heterogeneity is of crucial importance, as these habitats often harbor disproportionately high levels of biodiversity relative to their spatial extent.

Due to the increasing conservation relevance of such habitats, it is important to understand exactly what factors and mechanisms are responsible for their high biodiversity-conserving capacity. Although our knowledge in this area is steadily growing, substantial knowledge gaps remain in understanding community organization in heterogeneous landscapes, largely due to the lack of two interacting elements: trait-based studies and multitrophic approaches.

The main objective of the studies presented in this thesis was to identify the ecological mechanisms responsible for the high biodiversity (including its taxonomic and functional dimensions) of heterogeneous habitats. For this, we used wood-pastures – land-use forms widespread throughout Europe that ensure high heterogeneity – as a model system and focused on the communities of two ecologically prominent and diverse groups occupying different trophic levels: plants and ants. By accommodating four structurally different habitat types on a relatively small spatial scale (grasslands, solitary trees, forests, and forest edges), wood-pastures might promote the coexistence of compositionally and functionally distinct communities, thereby potentially increasing landscape-level biodiversity. We expected that (1) the different habitat types of wood-pastures provide distinct microclimatic conditions, with their extremity varying along a gradient from open grasslands to closed forests. We assumed that this microclimatic complexity (2) will select for species with different traits, leading to significant differences in both the taxonomic and functional composition of plant and ant communities. Additionally, we expected that (3) the realized niche composition of ant communities reflects the level of interspecific

competition prevailing within the communities, which is primarily influenced by the differing structure and microclimatic conditions of the various habitat types. Lastly, we expected that besides the high spatial heterogeneity, (4) temporal heterogeneity related to seasonality would also play a significant role in facilitating species coexistence by influencing the activity patterns of dominant species, and thereby altering the competitive relationships within communities.

In line with our expectations, the different habitat types of wood-pastures (grasslands, solitary trees, forests, and forest edges) differed considerably in terms of the measured microclimatic parameters (air and soil temperature, soil moisture, relative air humidity, solar irradiation) both on a daily and seasonal scale. Reflecting these differences, the studied plant and ant communities showed significant and consistent compositional differences throughout the sampling year. Importantly, these compositional differences were reflected at the functional level, highlighting the potential of wood-pastures to promote not only the taxonomic but also the functional diversity at the landscape scale.

Beyond revealing these patterns, our results highlighted that the taxonomic and functional composition and diversity of plants and ants were shaped by different mechanisms. As expected, plant taxonomic and functional composition was primarily and directly shaped by local environmental conditions – the spatial distribution of their trait values/attributes was well predicted by certain microclimatic variables. In contrast to our expectations and to the findings for plants, no significant associations were found between microclimatic variables and ant functional traits. Instead, our results indicated that local microclimatic conditions influenced the taxonomic and functional composition and diversity of ant communities indirectly, through vegetation parameters. This is likely due to the central, integrative role of vegetation, which summarizes local environmental conditions and the disturbance regime of the habitat, determines habitat structure and fine-scale microclimate, and influences the availability of resources such as food or nesting sites.

Our results revealed that habitat types with diverse vegetation structures (e.g., solitary trees, forest edges) created opportunities for the coexistence of species with different ecological needs by increasing the diversity of resources available to ants and facilitating niche differentiation, thereby reducing interspecific competition. This was

reflected in the realized niche composition of ant communities observed in our study: habitat types with complex structures supported more specialist species with narrow realized niche breadths, while open, homogeneous grasslands supported species-poor communities dominated by a few generalist species. In similar habitats, microclimatic factors – under certain circumstances – might act as independent niche axes, and contribute to species coexistence, as we demonstrated in the dominance-heat tolerance trade-off (i.e., a negative relationship between ants' heat tolerance and their position in the dominance hierarchy) in the studied grasslands.

In addition to the high spatial heterogeneity of wood-pastures, seasonal environmental changes also played an important role in facilitating the coexistence of different species. This was mainly related to seasonal changes in the realized niche breadths of dominant species. The realized niche breadth of dominant species (quantified as four-dimensional hypervolume values) varied primarily depending on environmental suitability, and the increase of these values significantly altered the level of competition within communities (i.e., the extent of realized niche overlap). Seasons with suboptimal environmental conditions reduced the hypervolume values of dominant species, and thus their competitive pressure, creating opportunities for ant species occupying lower positions in the dominance hierarchy to thrive during these periods.

Based on our results, we conclude that in landscapes heavily modified by human activity, semi-natural heterogeneous habitats like wood-pastures offer excellent opportunities to preserve biodiversity without compromising agricultural production. Due to their high heterogeneity, they can support the coexistence of communities with different taxonomic and functional compositions, organized by distinct ecological mechanisms, even at small spatial scales. However, due to their differing community assembly processes, the diversity patterns (taxonomic and functional) of communities from different trophic levels show non-overlapping spatial patterns in these habitats. This spatial mismatch reinforces the “ecosystem complex” approach of wood-pastures and other heterogeneous landscapes, emphasizing that conservation initiatives should focus on the system as a whole, rather than individual habitat types, to maximize biodiversity conservation.

9. Irodalomjegyzék

- Albrecht, M., & Gotelli, N. J. (2001). Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia*, **126**, 134–141.
- Andersen, A. N. (1986). Diversity, seasonality and community organization of ants at adjacent heath and woodland sites in southeastern Australia. *Australian Journal of Zoology*, **34**, 53–64.
- Andersen, A. N. (1991). Responses of ground-foraging ant communities to three experimental fire regimes in a savanna forest of tropical Australia. *Biotropica*, **23**, 575–585.
- Andersen, A. N. (1992). Regulation of "momentary" diversity by dominant species in exceptionally rich ant communities of the Australian seasonal tropics. *The American Naturalist*, **140**, 401–420.
- 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.
- Andersen, A. N., Hertog, T., & Woinarski, J. C. (2006). Long-term fire exclusion and ant community structure in an Australian tropical savanna: congruence with vegetation succession. *Journal of Biogeography*, **33**, 823–832.
- Angert, A. L., Huxman, T. E., Chesson, P., & Venable, D. L. (2009). Functional tradeoffs determine species coexistence via the storage effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 11641–11645.
- Arnan, X., Gaucherel, C., & Andersen, A. N. (2011). Dominance and species co-occurrence in highly diverse ant communities: a test of the interstitial hypothesis and discovery of a three-tiered competition cascade. *Oecologia*, **166**, 783–794.
- 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.
- Azcárate, F. M., Kovacs, E., & Peco, B. (2007). Microclimatic conditions regulate surface activity in harvester ants *Messor barbarus*. *Journal of Insect Behavior*, **20**, 315–329.
- Barry, R. G. (2008). *Mountain weather and climate*. Cambridge University Press, Cambridge, Egyesült Királyság.
- Barthel, S., Crumley, C. L., & Svedin, U. (2013). Biocultural refugia: combating the erosion of diversity in landscapes of food production. *Ecology and Society*, **18**, 71.
- Barton, P. S., Evans, M. J., & Lewis, J. (2024). Microhabitats shape ant community structure in a spatially heterogeneous grassy woodland. *Ecosphere*, **15**, e4798.

- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2025). *lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4*. R csomag, verzió: 1.1-37. Elérhető online: <https://cran.r-project.org/web/packages/lme4/index.html>.
- Bátori, Z., Vojtkó, A., Maák, I. E., Lőrinczi, G., Farkas, T., Kántor, N., Tanács, E., Kiss, P. J., Juhász, O., & Keppel, G. (2019). Karst dolines provide diverse microhabitats for different functional groups in multiple phyla. *Scientific Reports*, **9**, 7176.
- Bátori, Z., Gallé, R., Gallé-Szpisjak, N., Császár, P., Nagy, D. D., Lőrinczi, G., Torma, A., Tölgyesi, C., Maák, I. E., ..., & Hornung, E. (2022). Topographic depressions provide potential microrefugia for ground-dwelling arthropods. *Elementa: Science of the Anthropocene*, **10**, 00084.
- Bátori, Z., Tölgyesi, C., Li, G., Erdős, L., Gajdács, M., & Kelemen, A. (2023). Forest age and topographic position jointly shape the species richness and composition of vascular plants in karstic habitats. *Annals of Forest Science*, **80**, 1–20.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, **15**, 365–377.
- Belsky, A. J. (1994). Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology*, **75**, 922–932.
- Berendse, F., de Kroon, H., & Braakhekke, W. G. (2007). Acquisition, use, and loss of nutrients. Megjelent: Pugnaire, F., & Valladares, F. (szerk.) *Functional plant ecology*. CRC Press, Florida, Egyesült Államok, pp. 259–285.
- Bergmeier, E., Petermann, J., & Schröder, E. (2010). Geobotanical survey of wood-pasture habitats in Europe: diversity, threats and conservation. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2995–3014.
- Bergmeier, E., & Roellig, M. (2014). Diversity, threats and conservation of European wood-pastures. Megjelent: Hartel, T., & Plieninger, T. (szerk.) *European wood-pastures in transition: a social-ecological approach*. Routledge, Abingdon, Egyesült Királyság, pp. 19–39.
- Bestelmeyer, B. T., & Wiens, J. A. (1996). The effects of land use on the structure of ground-foraging ant communities in the Argentine Chaco. *Ecological Applications*, **6**, 1225–1240.
- Bestelmeyer, B. T. (2000). The trade-off between thermal tolerance and behavioural dominance in a subtropical South American ant community. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 998–1009.
- Signal, E. M., & McCracken, D. I. (2000). The nature conservation value of European traditional farming systems. *Environmental Reviews*, **8**, 149–171.

- Birks, H. J. B. (2005). Mind the gap: how open were European primeval forests? *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 154–156.
- Bishop, T. R., Robertson, M. P., van Rensburg, B. J., & Parr, C. L. (2014). Elevation-diversity patterns through space and time: ant communities of the Maloti-Drakensberg Mountains of southern Africa. *Journal of Biogeography*, **41**, 2256–2268.
- Blonder, B., Lamanna, C., Violle, C., & Enquist, B. J. (2014). The n-dimensional hypervolume. *Global Ecology and Biogeography*, **23**, 595–609.
- Blonder, B. (2018). Hypervolume concepts in niche-and trait-based ecology. *Ecography*, **41**, 1441–1455.
- Blonder, B., Morrow, C. B., Maitner, B., Harris, D. J., Lamanna, C., Violle, C., Enquist, B. J., & Kerkhoff, A. J. (2018). New approaches for delineating n-dimensional hypervolumes. *Methods in Ecology and Evolution*, **9**, 305–319.
- Boet, O., Arnan, X., & Retana, J. (2020). The role of environmental vs. biotic filtering in the structure of European ant communities: a matter of trait type and spatial scale. *PloS One*, **15**, e0228625.
- Bolnick, D. I., Ingram, T., Stutz, W. E., Snowberg, L. K., Lau, O. L., & Paull, J. S. (2010). Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 1789–1797.
- Botta-Dukát, Z. (2005). Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 533–540.
- Brassard, F., Pettit, M. J., Murphy, B. P., & Andersen, A. N. (2023). Fire influences ant diversity by modifying vegetation structure in an Australian tropical savanna. *Ecology*, **104**, e4143.
- Bullock, J. M., Fuentes-Montemayor, E., McCarthy, B., Park, K., Hails, R. S., Woodcock, B. A., Watts, K., Corstanje, R., & Harris, J. (2022). Future restoration should enhance ecological complexity and emergent properties at multiple scales. *Ecography*, **2022**, ecog.05780
- Cadotte, M. W., Cavender-Bares, J., Tilman, D., & Oakley, T. H. (2009). Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PloS One*, **4**, e5695.
- Cadotte, M. W., Carscadden, K., & Mirotchnick, N. (2011). Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 1079–1087.
- Cadotte, M. W., & Tucker, C. M. (2017). Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology & Evolution*, **32**, 429–437.

- Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Emmett Duffy, J., Wright, J. P., Downing, A. L., Sankaran, M., & Jouseau, C. (2006). Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, **443**, 989–992.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., ..., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, **486**, 59–67.
- Carmona, C. P., Azcárate, F. M., de Bello, F., Ollero, H. S., Lepš, J., & Peco, B. (2012). Taxonomical and functional diversity turnover in Mediterranean grasslands: interactions between grazing, habitat type and rainfall. *Journal of Applied Ecology*, **49**, 1084–1093.
- Case, T. J., & Gilpin, M. E. (1974). Interference competition and niche theory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **71**, 3073–3077.
- Cerdá, X., Retana, J., & Cros, S. (1997). Thermal disruption of transitive hierarchies in Mediterranean ant communities. *Journal of Animal Ecology*, **66**, 363–374.
- Cerdá, X., Retana, J., & Manzaneda, A. (1998). The role of competition by dominants and temperature in the foraging of subordinate species in Mediterranean ant communities. *Oecologia*, **117**, 404–412.
- Cerdá, X., Arnan, X., & Retana, J. (2013). Is competition a significant hallmark of ant (Hymenoptera: Formicidae) ecology. *Myrmecological News*, **18**, 131–147.
- Ciocârlan, V. (2009). *Flora Ilustrată a României. Pteridophyta et Spermatophyta*. Editura Ceres, Bukarest, România.
- Chesson, P. L., & Warner, R. R. (1981). Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *The American Naturalist*, **117**, 923–943.
- Chillo, V., Ojeda, R. A., Capmourteres, V., & Anand, M. (2017). Functional diversity loss with increasing livestock grazing intensity in drylands: the mechanisms and their consequences depend on the taxa. *Journal of Applied Ecology*, **54**, 986–996.
- Chown, S. L., & Gaston, K. J. (2010). Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews*, **85**, 139–169.
- Chytrý, K., Helm, N., Hülber, K., Moser, D., Wessely, J., Hausharter, J., Kollert, A., Mayr, A., Rutzinger, M., ..., & Dullinger, S. (2023). Limited impact of microtopography on alpine plant distribution. *Ecography*, **2**, e06744.
- Connell, J. H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *The American Naturalist*, **122**, 661–696.

- Csősz, S., Báthori, F., Gallé, L., Lőrinczi, G., Maák, I., Tartally, A., Kovács, É., Somogyi, A. Á., & Markó, B. (2021). The myrmecofauna (Hymenoptera: Formicidae) of Hungary: Survey of ant species with an annotated synonymic inventory. *Insects*, **12**, 78.
- Crist, T. O., & Williams, J. A. (1999). Simulation of topographic and daily variation in colony activity of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) using a soil temperature model. *Environmental Entomology*, **28**, 659–668.
- Cros, S., Cerdá, X., & Retana, J. (1997). Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience*, **4**, 269–278.
- Czechowski, W., Radchenko, A., Czechowska, W., & Vepsäläinen, K. (2012). *The ants of Poland with reference to the myrmecofauna of Europe*. Natura Optima dux Foundation, Varsó, Lengyelország.
- De Almeida, T., Blight, O., Mesléard, F., Bulot, A., Provost, E., & Dutoit, T. (2020). Harvester ants as ecological engineers for Mediterranean grassland restoration: impacts on soil and vegetation. *Biological Conservation*, **245**, 108547.
- de Bello, F., Carmona, C. P., Lepš, J., Szava-Kovats, R., Pärtel, M. (2016). Functional diversity through the mean trait dissimilarity: resolving shortcomings with existing paradigms and algorithms. *Oecologia*, **180**, 933–940.
- De Frenne, P., Rodríguez-Sánchez, F., Coomes, D. A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellend, M., Bernhardt-Römermann, M., Brown, C. D., Brunet, J., ..., & Verheyen, K. (2013). Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **110**, 18561–18565.
- Deák, B., Báthori, F., Lőrinczi, G., Végvári, Z., Nagy, D. D., Mizser, S., Torma, A., Valkó, O., & Tóthmérész, B. (2021)^a. Functional composition of ant assemblages in habitat islands is driven by habitat factors and landscape composition. *Scientific Reports*, **11**, 20962.
- Deák, B., Rádai, Z., Bátor, Z., Kelemen, A., Lukács, K., Kiss, R., Maák, I. E., & Valkó, O. (2021)^b. Ancient burial mounds provide safe havens for grassland specialist plants in transformed landscapes – a trait-based analysis. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **9**, 619812.
- Deák, B., Kovács, B., Rádai, Z., Apostolova, I., Kelemen, A., Kiss, R., Lukács, K., Palpurina, I., Sopotlieva, D., ..., & Valkó, O. (2021)^c. Linking environmental heterogeneity and plant diversity: the ecological role of small natural features in homogeneous landscapes. *Science of The Total Environment*, **763**, 144199.

- Deák, B., Botta-Dukát, Z., Rádai, Z., Kovács, B., Apostolova, I., Bátori, Z., Kelemen, A., Lukács, K., Kiss, R., ..., & Valkó, O. (2024). Meso-scale environmental heterogeneity drives plant trait distributions in fragmented dry grasslands. *Science of The Total Environment*, **947**, 174355.
- Del Toro, I., Ribbons, R. R., & Pelini, S. L. (2012). The little things that run the world revisited: a review of ant-mediated ecosystem services and disservices (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, **17**, 133–146.
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646–655.
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J. P., Zarrinkamar, F., ..., & Zak, M. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 295–304.
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C. J., & Champely, S. (1996). Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, **3**, 143–166.
- Dolek, M., Freese-Hager, A., Bussler, H., Floren, A., Liegl, A., & Schmidl, J. (2009). Ants on oaks: effects of forest structure on species composition. *Journal of Insect Conservation*, **13**, 367–375.
- Dorrough, J., & Moxham, C. (2005). Eucalypt establishment in agricultural landscapes and implications for landscape-scale restoration. *Biological Conservation*, **123**, 55–66.
- Dray, S., & Dufour, A. B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, **22**, 1–20.
- Dray, S., & Legendre, P. (2008). Testing the species traits-environment relationships: the fourth-corner problem revisited. *Ecology*, **89**, 3400–3412.
- Dray, S., Choler, P., Dolédec, S., Peres-Neto, P. R., Thuiller, W., Pavoine, S., & ter Braak, C. J. (2014). Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology*, **95**, 14–21.
- Dumitrescu, A., Micu, D., Guijarro, J., Manea, A., & Cheval, S. (2025). Long-term homogenized air temperature and precipitation datasets in Romania, 1901-2023. *Scientific Data*, **12**, 1116.
- Dunn, R. R. (2000). Isolated trees as foci of diversity in active and fallow fields. *Biological Conservation*, **95**, 317–321.
- Dunn, R. R., Parker, C. R., & Sanders, N. J. (2007). Temporal patterns of diversity: assessing the biotic and abiotic controls on ant assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society*, **91**, 191–201.

- Ellis, E. C., & Ramankutty, N. (2008). Putting people in the map: anthropogenic biomes of the world. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **6**, 439–447.
- Erdős, L., Tölgyesi, C., Horzse, M., Tolnay, D., Hurton, Á., Schulcz, N., Körmöczi, L., Lengyel, A., & Bátori, Z. (2014). Habitat complexity of the Pannonian forest-steppe zone and its nature conservation implications. *Ecological Complexity*, **17**, 107–118.
- Erdős, L., Ambarlı, D., Anenkhonov, O. A., Bátori, Z., Cserhalmi, D., Kiss, M., Kröel-Dulay, G., Liu, H., Magnes, M., ..., & Török, P. (2018)^a. The edge of two worlds: A new review and synthesis on Eurasian forest-steppes. *Applied Vegetation Science*, **21**, 345–362.
- Erdős, L., Kröel-Dulay, G., Bátori, Z., Kovács, B., Németh, C., Kiss, P. J., & Tölgyesi, C. (2018)^b. Habitat heterogeneity as a key to high conservation value in forest-grassland mosaics. *Biological Conservation*, **226**, 72–80.
- Erdős, L., Ho, K. V., Bátori, Z., Kröel-Dulay, G., Ónodi, G., Tölgyesi, C., Török, P., & Lengyel, A. (2023). Taxonomic, functional and phylogenetic diversity peaks do not coincide along a compositional gradient in forest-grassland mosaics. *Journal of Ecology*, **111**, 182–197.
- Európai Unió (2013). Regulation (EU) No. 1305/2013 of the European Parliament and of the Council of 17 December 2013 on support for rural development by the European Agricultural Fund for Rural Development (EAFRD) and repealing council regulation (EC) No. 1698/2005. *Official Journal of the European Union*, **347**, 487–584.
- Facelli, J. M., & Brock, D. J. (2000). Patch dynamics in arid lands: localized effects of *Acacia papyrocarpa* on soils and vegetation of open woodlands of south Australia. *Ecography*, **23**, 479–491.
- Facon, B., Genton, B. J., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A., & David, P. (2006). A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 130–135.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 487–515.
- Farji-Brener, A. G., Corley, J. C., & Bettinelli, J. (2002). The effects of fire on ant communities in north-western Patagonia: the importance of habitat structure and regional context. *Diversity and Distributions*, **8**, 235–243.
- Fellers, J. H. (1987). Interference and exploitation in a guild of woodland ants. *Ecology*, **68**, 1466–1478.
- Fernández-Moya, J., San Miguel-Ayanz, A., Cañellas, I., & Gea-Izquierdo, G. (2011). Variability in Mediterranean annual grassland diversity driven by small-scale changes in fertility and radiation. *Plant Ecology*, **212**, 865–877.

- Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2002). The conservation value of paddock trees for birds in a variegated landscape in southern New South Wales. 2. Paddock trees as stepping stones. *Biodiversity & Conservation*, **11**, 833–849.
- Fischer, J., Meacham, M., & Queiroz, C. (2017). A plea for multifunctional landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **15**, fee.1464.
- Floren, A., Biun, A., & Linsenmair, E. K. (2002). Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. *Oecologia*, **131**, 137–144.
- Foley, J. A., Ramankutty, N., Brauman, K. A., Cassidy, E. S., Gerber, J. S., Johnston, M., Mueller, N. D., O’Connell, C. O., Ray, D. K., ..., & Zaks, D. P. (2011). Solutions for a cultivated planet. *Nature*, **478**, 337–342.
- FAOSTAT – Food and Agriculture Organization of the United Nations (1997). FAOSTAT statistical database. Elérhető: <https://www.fao.org/home/en/>, hozzáférve: 2024. október.
- Fowler, D., Lessard, J. P., & Sanders, N. J. (2014). Niche filtering rather than partitioning shapes the structure of temperate forest ant communities. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 943–952.
- Frei, K., Vojtkó, A., Farkas, T., Erdős, L., Barta, K., Anna, E., Tölgyesi, C., & Bátori, Z. (2023). Topographic depressions can provide climate and resource microrefugia for biodiversity. *iScience*, **26**, 108202.
- Frei, K., Anna, E., Tölgyesi, C., Vojtkó, A., Farkas, T., Erdős, L., Li, G., Lőrincz, Á., & Bátori, Z. (2025). Topographic complexity drives trait composition as well as functional and phylogenetic diversity of understory plant communities in microrefugia: New insights for conservation. *Forest Ecosystems*, **12**, 100278.
- Frenette-Dussault, C., Shipley, B., & Hingrat, Y. (2013). Linking plant and insect traits to understand multitrophic community structure in arid steppes. *Functional Ecology*, **27**, 786–792.
- Fretwell, S. D. (2020). *Populations in a seasonal environment*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Fuirst, M., Elliott, K. H., Ferguson, S. H., Fisk, A. T., Harris, L. N., Hedges, K. J., Jacobs, K. B., Johnson, K. F., Loewen, T. N., ..., & Yurkowski, D. J. (2023). Seasonal variation in trophic structure and community niche dynamics of an Arctic coastal community of marine vertebrates. *Arctic Science*, **10**, 34–47.
- Funk, J. L., Larson, J. E., Ames, G. M., Butterfield, B. J., Cavender-Bares, J., Firn, J., Laughlin, D. C., Sutton-Grier, A. E., Williams, L., & Wright, J. (2017). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, **92**, 1156–1173.

- Furley, P. A. (1999). The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography*, **8**, 223–241.
- Gabet, E. J., Reichman, O. J., & Seabloom, E. W. (2003). The effects of bioturbation on soil processes and sediment transport. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, **31**, 249–273.
- Galindo-González, J., Guevara, S., & Sosa, V. J. (2000). Bat- and bird-generated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. *Conservation Biology*, **14**, 1693–1703.
- Gallé, R., Kanizsai, O., Ács, V., & Molnár, B. (2014). Functioning of ecotones – spiders and ants of edges between native and non-native forest plantations. *Polish Journal of Ecology*, **62**, 815–820.
- Gallé, R., Torma, A., & Maák, I. (2016). The effect of forest age and habitat structure on the ground-dwelling ant assemblages of lowland poplar plantations. *Agricultural and Forest Entomology*, **18**, 151–156.
- Garbarino, M., & Bergmeier, E. (2014). Plant and vegetation diversity in European wood-pastures. Megjelent: Hartel, T., & Plieninger, T. (szerk.) *European wood-pastures in transition: a social-ecological approach*. Routledge, Abingdon, Egyesült Királyság, pp. 113–125.
- Gaytán, Á., Bautista, J. L., Bonal, R., Moreno, G., & González-Bornay, G. (2021). Trees increase ant species richness and change community composition in Iberian oak savannahs. *Diversity*, **13**, 115.
- Gerlach, J., Samways, M., & Pryke, J. (2013). Terrestrial invertebrates as bioindicators: an overview of available taxonomic groups. *Journal of Insect Conservation*, **17**, 831–850.
- Gerland, P., Raftery, A. E., Ševčíková, H., Li, N., Gu, D., Spoorenberg, T., Alkema, L., Fosdick, B. K., Chunn, J., ..., & Wilmoth, J. (2014). World population stabilization unlikely this century. *Science*, **346**, 234–237.
- Gilbert, J. A., & Henry, C. (2015). Predicting ecosystem emergent properties at multiple scales. *Environmental Microbiology Reports*, **7**, 20–22.
- Gillet, F. (2008). Modelling vegetation dynamics in heterogeneous pasture-woodland landscapes. *Ecological Modelling*, **217**, 1–18.
- Goldberg, E., Kirby, K., Hall, J., & Latham, J. (2007). The ancient woodland concept as a practical conservation tool in Great Britain. *Journal for Nature Conservation*, **15**, 109–119.

- Gotelli, N. J., Graves, G. R., & Rahbek, C. (2010). Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 5030–5035.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., ..., & Zobel, M. (2012). Ecological assembly rules in plant communities – approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, **87**, 111–127.
- Grass, I., Loos, J., Baensch, S., Batáry, P., Librán-Embid, F., Ficiciyan, A., Klaus, F., Riechers, M., Rosa, J., ..., & Tschardt, T. (2019). Land-sharing/-sparing connectivity landscapes for ecosystem services and biodiversity conservation. *People and Nature*, **1**, 262–272.
- Grevé, M. E., Houadria, M., Andersen, A. N., & Menzel, F. (2019). Niche differentiation in rainforest ant communities across three continents. *Ecology and Evolution*, **9**, 8601–8615.
- Griffiths, H. M., Ashton, L. A., Walker, A. E., Hasan, F., Evans, T. A., Eggleton, P., & Parr, C. L. (2018). Ants are the major agents of resource removal from tropical rainforests. *Journal of Animal Ecology*, **87**, 293–300.
- Guevara, S., & Laborde, J. (1993). Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures: consequences for local species availability. Megjelent: Fleming, T. H., & Estrada, A. (szerk.) *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects*. Springer, New York, USA, pp. 319–338.
- Guevara, S., Purata, S. E., & Van der Maarel, E. (1986). The role of remnant forest trees in tropical secondary succession. *Vegetatio*, **66**, 77–84.
- Hartel, T., Dorresteyn, I., Klein, C., Máthé, O., Moga, C. I., Öllerer, K., Roelling, M., von Wehrden, H., & Fischer, J. (2013). Wood-pastures in a traditional rural region of Eastern Europe: characteristics, management and status. *Biological Conservation*, **166**, 267–275.
- Hartel, T., & Plieninger, T. (2014). The social and ecological dimensions of wood-pastures. Megjelent: Hartel, T., & Plieninger, T. (szerk.) *European wood-pastures in transition: a social-ecological approach*. Routledge, Abingdon, Egyesült Királyság, pp. 3–19.
- Hartel, T., Hanspach, J., Moga, C. I., Holban, L., Szapanyos, Á., Tamás, R., Horváth, C., & Réti, K. O. (2018). Abundance of large old trees in wood-pastures of Transylvania (Romania). *Science of The Total Environment*, **613**, 263–270.
- Heinze, J., & Foitzik, S. (2009). The evolution of queen numbers in ants: from one to many and back. Megjelent: Gadau, J., & Fewell, J. (szerk.) *Organization of insect societies: from genome to sociocomplexity*. Harvard University Press, Cambridge, USA, pp. 26–50.

- Ho, K. V., Čuk, M., Šikuljak, T., Kröel-Dulay, G., Bátori, Z., Tölgyesi, C., Fűrész, A., Török, P., Hábczyus, A. A., ..., & Erdős, L. (2023). Forest edges revisited: Species composition, edge-related species, taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Global Ecology and Conservation*, **46**, e02625.
- Ho, V. K., Süle, G., Kovács, B., & Erdős, L. (2024). Strong differences in microclimate among the habitats of a forest-steppe ecosystem. *Időjárás*, **128**, 1–26.
- Hölldobler, B., & Wilson, E. O. (1990). *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, USA.
- Horak, J., Vodka, S., Kout, J., Halda, J. P., Bogusch, P., & Pech, P. (2014). Biodiversity of most dead wood-dependent organisms in thermophilic temperate oak woodlands thrives on diversity of open landscape structures. *Forest Ecology and Management*, **315**, 80–85.
- Houadria, M., Salas-Lopez, A., Orivel, J., Blüthgen, N., & Menzel, F. (2015). Dietary and temporal niche differentiation in tropical ants – can they explain local ant coexistence? *Biotropica*, **47**, 208–217.
- Hutchinson, G. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**, 415–427.
- Jakobsson, S., & Lindborg, R. (2015). Governing nature by numbers – EU subsidy regulations do not capture the unique values of woody pastures. *Biological Conservation*, **191**, 1–9.
- James, G., Witten, D., Hastie, T., & Tibshirani, R. (2013). *An introduction to statistical learning*. Springer, New York, USA.
- Jørgensen, D., & Quelch, P. (2014). The origins and history of medieval wood-pastures. Megjelent: Hartel, T., & Plieninger, T. (szerk.) *European wood-pastures in transition: a social-ecological approach*. Routledge, Abingdon, Egyesült Királyság, pp. 55–70.
- Kansman, J. T., Crowder, D. W., & Finke, D. L. (2021). Primacy of plants in driving the response of arthropod communities to drought. *Oecologia*, **195**, 833–842.
- Kaspari, M. (1996). Testing resource-based models of patchiness in four Neotropical litter ant assemblages. *Oikos*, **76**, 443–454.
- Kaspari, M., & Majer, J. D. (2000). Using ants to monitor environmental change. Megjelent: Agosti, D., Majer, J. D., Alonso, L. E., & Schultz, T. R. (szerk.) *Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA, pp. 89–99.

- Kelemen, A., Valkó, O., Kröel-Dulay, G., Deák, B., Török, P., Tóth, K., Migléc, T., & Tóthmérész, B. (2016). The invasion of common milkweed (*Asclepias syriaca*) in sandy old-fields – is it a threat to the native flora? *Applied Vegetation Science*, **19**, 218–224.
- Kiebach, T., Scheidegger, C., & Bergamini, A. (2017). Solitary trees increase the diversity of vascular plants and bryophytes in pastures. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **239**, 293–303.
- Király, G. (2009). *Új magyar fűvészkönyv: Magyarország hajtásos növényei: határozókulcsok*. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvalő, Magyarország.
- Kitzberger, T. (2012). Ecotones as complex arenas of disturbance, climate, and human impacts: the Trans-Andean forest-steppe ecotone of northern Patagonia. Megjelent: Myser, R. W. (szerk.) *Ecotones between forest and grassland*. Springer, New York, USA, pp. 59–88.
- Klimek, S., Hofmann, M., & Isselstein, J. (2007). Plant species richness and composition in managed grasslands: the relative importance of field management and environmental factors. *Biological Conservation*, **134**, 559–570.
- Kraft, N. J., Valencia, R., & Ackerly, D. D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, **322**, 580–582.
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., ..., & Ricketts, T. H. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, **10**, 299–314.
- Kronauer, D. J., & Pierce, N. E. (2011). Myrmecophiles. *Current Biology*, **21**, R208–R209.
- Kronfeld-Schor, N., & Dayan, T. (2003). Partitioning of time as an ecological resource. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 153–181.
- Landis, D. A. (2017). Designing agricultural landscapes for biodiversity-based ecosystem services. *Basic and Applied Ecology*, **18**, 1–12.
- Lavorel, S., & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545–556.
- Lefcheck, J. S. (2016). piecewiseSEM: piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, **7**, 573–579.
- Legendre, P., Galzin, R., & Harmelin-Vivien, M. L. (1997). Relating behavior to habitat: solutions to the fourth-corner problem. *Ecology*, **78**, 547–562.

- Lengyel, S., Gove, A. D., Latimer, A. M., Majer, J. D., & Dunn, R. R. (2009). Ants sow the seeds of global diversification in flowering plants. *PloS One*, **4**, e5480.
- Lenth, R. (2025): *emmeans: estimated marginal means, aka least-squares means*. R csomag, verzió: 1.11.1. Elérhető online: <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>.
- Lessard, J. P., Dunn, R. R., & Sanders, N. J. (2009). Temperature-mediated coexistence in temperate forest ant communities. *Insectes Sociaux*, **56**, 149–156.
- Leuschner, C., & Ellenberg, H. (2017). Life forms and growth types of central European plant species. Megjelent: Leuschner, C., & Ellenberg, H. (szerk.) *Ecology of Central European forests: vegetation ecology of Central Europe*. Springer, New York, USA, pp. 23–28.
- Levins, R. (1968). *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Lichtenberg, E. M., Kennedy, C. M., Kremen, C., Batáry, P., Berendse, F., Bommarco, R., Bosque-Pérez, N. A., Carvalheiro, L. G., Snyder, W. E., ..., & Crowder, D. W. (2017). A global synthesis of the effects of diversified farming systems on arthropod diversity within fields and across agricultural landscapes. *Global Change Biology*, **23**, 4946–4957.
- López-Sánchez, A., San Miguel, A., López-Carrasco, C., Huntsinger, L., & Roig, S. (2016). The important role of scattered trees on the herbaceous diversity of a grazed Mediterranean dehesa. *Acta Oecologica*, **76**, 31–38.
- Loydi, A., Lohse, K., Otte, A., Donath, T. W., & Eckstein, R. L. (2014). Distribution and effects of tree leaf litter on vegetation composition and biomass in a forest-grassland ecotone. *Journal of Plant Ecology*, **7**, 264–275.
- Luick, R. (2008). Transhumance in Germany. Megjelent: *European forum on nature conservation and pastoralism*. European Forum on Nature Conservation and Pastoralism (EFNCP) & University of Applied Sciences Rottenburg, Rottenburg, Németország, pp. 137–154.
- Lumsden, L. F., & Bennett, A. F. (2005). Scattered trees in rural landscapes: foraging habitat for insectivorous bats in south-eastern Australia. *Biological Conservation*, **122**, 205–222.
- Luza, A. L., Carlucci, M. B., Hartz, S. M., & Duarte, L. D. (2014). Moving from forest vs. grassland perspectives to an integrated view towards the conservation of forest-grassland mosaics. *Natureza & Conservação*, **2**, 166–169.

- Maák, I., Czekes, Z., Erős, K., Pálfi, Z., & Markó, B. (2020). Living on the edge: changes in the foraging strategy of a territorial ant species occurring with a rival supercolony – a case study. *Journal of Insect Behavior*, **33**, 59–68.
- Mabelis, A. A. (1983). Interference between wood ants and other ant species (Hymenoptera, Formicidae). *Netherlands Journal of Zoology*, **34**, 1–20.
- MacArthur, R. H., & MacArthur, J. W. (1961). On bird species diversity. *Ecology*, **42**, 594–598.
- Magura, T., Tóthmérész, B., & Molnár, T. (2001). Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity & Conservation*, **10**, 287–300.
- Majer, J. D., Delabie, J. H., & Smith, M. R. (1994). Arboreal ant community patterns in Brazilian cocoa farms. *Biotropica*, **26**, 73–83.
- Majer, J. D., Recher, H. F., & Ganesh, S. (2000). Diversity patterns of eucalypt canopy arthropods in eastern and western Australia. *Ecological Entomology*, **25**, 295–306.
- Manning, A. D., Fischer, J., & Lindenmayer, D. B. (2006). Scattered trees are keystone structures – implications for conservation. *Biological Conservation*, **132**, 311–321.
- Manning, P., Van Der Plas, F., Soliveres, S., Allan, E., Maestre, F. T., Mace, G., Whittingham, M. J., & Fischer, M. (2018). Redefining ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, **2**, 427–436.
- Maracahipes, L., Carlucci, M. B., Lenza, E., Marimon, B. S., Marimon Jr, B. H., Guimaraes, F. A., & Cianciaruso, M. V. (2018). How to live in contrasting habitats? Acquisitive and conservative strategies emerge at inter-and intraspecific levels in savanna and forest woody plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **34**, 17–25.
- Marcelis, L. F. M., Heuvelink, E., & Goudriaan, J. (1998). Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae*, **74**, 83–111.
- McMeans, B. C., McCann, K. S., Humphries, M., Rooney, N., & Fisk, A. T. (2015). Food web structure in temporally-forced ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, **30**, 662–672.
- Midolo, G., Axmanová, I., Divíšek, J., Dřevojan, P., Lososová, Z., Večeřa, M., Karger, D. N., Thuiller, W., Bruelheide, H., ..., & Chytrý, M. (2024). Diversity and distribution of Raunkiaer's life forms in European vegetation. *Journal of Vegetation Science*, **35**, e13229.
- Millennium Ecosystem Assessment. (2005). *Ecosystems and human well-being: policy responses*. Island Press, Washington, D.C., USA.

- Mitchell, F. J. (2005). How open were European primeval forests? Hypothesis testing using palaeoecological data. *Journal of Ecology*, **93**, 168–177.
- Miyashita, T., Chishiki, Y., & Takagi, S. R. (2012). Landscape heterogeneity at multiple spatial scales enhances spider species richness in an agricultural landscape. *Population Ecology*, **54**, 573–581.
- Moreau, C. S., Bell, C. D., Vila, R., Archibald, S. B., & Pierce, N. E. (2006). Phylogeny of the ants: diversification in the age of angiosperms. *Science*, **312**, 101–104.
- Neves, M. P., Costa-Pereira, R., Delariva, R. L., & Fialho, C. B. (2021). Seasonality and interspecific competition shape individual niche variation in co-occurring tetra fish in Neotropical streams. *Biotropica*, **53**, 329–338.
- Nuzzo, V. A. (1986). Extent and status of Midwest oak savanna: presettlement and 1985. *Natural Areas Journal*, **6**, 6–36.
- Oksanen J., Simpson, G. L., Guillaume-Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Sólymos, P., Stevens, M. H. H., ..., & Borman, T. (2025). *Vegan: Community ecology package*. R csomag, verzió: 2.6-10. Elérhető online: <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>.
- Oppermann, R., Beaufoy, G., & Jones, G. (2012). *High nature value farming in Europe*. Verlag Regionalkultur, Ubstadt-Weiher, Németország.
- Ottaviani, G., Keppel, G., Marcantonio, M., Mucina, L., & Wardell-Johnson, G. (2019). Woody species in resource-rich microrefugia of granite outcrops display unique functional signatures. *Austral Ecology*, **44**, 575–580.
- Parmain, G., & Bouget, C. (2018). Large solitary oaks as keystone structures for saproxylic beetles in European agricultural landscapes. *Insect Conservation and Diversity*, **11**, 100–115.
- Parr, C. L., & Gibb, H. (2010). Competition and the role of dominant ants. Megjelent: Lach, L., Parr, C., & Abbott, K. (szerk.) *Ant ecology*. Oxford University Press, Oxford, Egyesült Királyság, pp. 77–96.
- Pellegrini, A. F. (2016). Nutrient limitation in tropical savannas across multiple scales and mechanisms. *Ecology*, **97**, 313–324.
- Perfecto, I., & Vandermeer, J. (1996). Microclimatic changes and the indirect loss of ant diversity in a tropical agroecosystem. *Oecologia*, **108**, 577–582.
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2002). Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269**, 1721–1727.

- Philpott, S. M., Perfecto, I., Armbrrecht, I., & Parr, C. L. (2010). Ant diversity and function in disturbed and changing habitats. Megjelent: Lach, L., Parr, C., & Abbott, K. (szerk.) *Ant ecology*. Oxford University Press, Oxford, Egyesült Királyság, pp. 137–156.
- Pineda, F. D., & Montalvo, J. (1995). Dehesa systems in the western Mediterranean. Megjelent: Halladay, P., & Gilmour, D. A. (szerk.) *Conserving biodiversity outside protected areas*. IUCN, Gland, Svájc, pp. 107–122.
- Pinheiro, E. R., Duarte, L. D. S., Diehl, E., & Hartz, S. M. (2010). Edge effects on epigeic ant assemblages in a grassland-forest mosaic in southern Brazil. *Acta Oecologica*, **36**, 365–371.
- Pisarski, B., & Vepsäläinen, K. (1989). Competition hierarchies in ant communities (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici*, **42**, 321–329.
- Plieninger, T., Hartel, T., Martín-López, B., Beaufoy, G., Bergmeier, E., Kirby, K., Montero, M. J., Moreno, G., Oteros-Rozas, E., & Van Uytvanck, J. (2015). Wood-pastures of Europe: geographic coverage, social-ecological values, conservation management, and policy implications. *Biological Conservation*, **190**, 70–79.
- Pol, R., & de Casenave, J. L. (2004). Activity patterns of harvester ants *Pogonomyrmex pronotalis* and *Pogonomyrmex rastratus* in the central Monte desert, Argentina. *Journal of Insect Behavior*, **17**, 647–661.
- Prevedello, J. A., Almeida-Gomes, M., & Lindenmayer, D. B. (2018). The importance of scattered trees for biodiversity conservation: A global meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, **55**, 205–214.
- Punttila, P., Haila, Y., & Tukia, H. (1996). Ant communities in taiga clearcuts: habitat effects and species interactions. *Ecography*, **19**, 16–28.
- R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Bécs, Ausztria. Elérhető online: <https://www.r-project.org>.
- Rands, M. R., Adams, W. M., Bennun, L., Butchart, S. H., Clements, A., Coomes, D., Entwistle, A., Hodge, I., Kapos, V., ..., & Vira, B. (2010). Biodiversity conservation: challenges beyond 2010. *Science*, **329**, 1298–1303.
- Raunkiaer, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography*. Claredon Press, Oxford, Egyesült Királyság.
- Regnery, B., Couvet, D., Kubarek, L., Julien, J. F., & Kerbiriou, C. (2013). Tree microhabitats as indicators of bird and bat communities in Mediterranean forests. *Ecological Indicators*, **34**, 221–230.

- Retana, J., & Cerdá, X. (2000). Patterns of diversity and composition of Mediterranean ground ant communities tracking spatial and temporal variability in the thermal environment. *Oecologia*, **123**, 436–444.
- Reyes-López, J., Ruiz, N., & Fernández-Haeger, J. (2003). Community structure of ground-ants: the role of single trees in a Mediterranean pastureland. *Acta Oecologica*, **24**, 195–202.
- Ribas, C. R., & Schoereder, J. H. (2002). Are all ant mosaics caused by competition? *Oecologia*, **131**, 606–611.
- Ries, L., Fletcher Jr, R. J., Battin, J., & Sisk, T. D. (2004). Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 491–522.
- Risser, P. G. (1995). The status of the science examining ecotones. *BioScience*, **45**, 318–325.
- Roeder, D. V., Paraskevopoulos, A. W., & Roeder, K. A. (2022). Thermal tolerance regulates foraging behaviour of ants. *Ecological Entomology*, **47**, 331–338.
- Rosenthal, G., Schrautzer, J., & Eichberg, C. (2012). Low-intensity grazing with domestic herbivores: A tool for maintaining and restoring plant diversity in temperate Europe. *Tuexenia*, **32**, 167–205.
- Roy, D. B., & Thomas, J. A. (2003). Seasonal variation in the niche, habitat availability and population fluctuations of a bivoltine thermophilous insect near its range margin. *Oecologia*, **134**, 439–444.
- Sachs, J. D., & Reid, W. V. (2006). Investments toward sustainable development. *Science*, **312**, 1002–1002.
- Salas-López, A., Violle, C., Munoz, F., Menzel, F., & Orivel, J. (2022). Effects of habitat and competition on niche partitioning and community structure in neotropical ants. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **10**, 863080.
- Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, **232**, 8–27.
- Sánchez-García, D., Cerdá, X., & Angulo, E. (2022). Temperature or competition: which has more influence on Mediterranean ant communities? *Plos One*, **17**, e0267547.
- Savolainen, R., & Vepsäläinen, K. (1988). A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*, **51**, 135–155.
- Sayer, E. J. (2006). Using experimental manipulation to assess the roles of leaf litter in the functioning of forest ecosystems. *Biological Reviews*, **81**, 1–31.

- Schaffers, A. P., Raemakers, I. P., Sýkora, K. V., & ter Braak, C. J. (2008). Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. *Ecology*, **89**, 782–794.
- Schleuning, M., García, D., & Tobias, J. A. (2023). Animal functional traits: towards a trait-based ecology for whole ecosystems. *Functional Ecology*, **37**, 4–12.
- Schmidt, A. C., Fraser, L. H., Carlyle, C. N., & Bassett, E. R. (2012). Does cattle grazing affect ant abundance and diversity in temperate grasslands? *Rangeland Ecology & Management*, **65**, 292–298.
- Schmitz, O. J., Grabowski, J. H., Peckarsky, B. L., Preisser, E. L., Trussell, G. C., & Vonesh, J. R. (2008). From individuals to ecosystem function: toward an integration of evolutionary and ecosystem ecology. *Ecology*, **89**, 2436–2445.
- Schuldt, A., Assmann, T., Brezzi, M., Buscot, F., Eichenberg, D., Gutknecht, J., Härdtle, W., He, J., Klein, A., ..., & Bruehlheide, H. (2018). Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests. *Nature Communications*, **9**, 2989.
- Schultheiss, P., Nooten, S. S., Wang, R., Wong, M. K., Brassard, F., & Guénard, B. (2022). The abundance, biomass, and distribution of ants on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **119**, e2201550119.
- Sebek, P., Vodka, S., Bogusch, P., Pech, P., Tropek, R., Weiss, M., Zimova, K., & Cizek, L. (2016). Open-grown trees as key habitats for arthropods in temperate woodlands: the diversity, composition, and conservation value of associated communities. *Forest Ecology and Management*, **380**, 172–181.
- Seibold, S., Gossner, M. M., Simons, N. K., Blüthgen, N., Müller, J., Ambarlı, D., Ammer, C., Bauhus, J., Fischer, M., ..., & Weisser, W. W. (2019). Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, **574**, 671–674.
- Seifert, B. (2002). How to distinguish most similar insect species – improving the stereomicroscopic and mathematical evaluation of external characters by example of ants. *Journal of Applied Entomology*, **126**, 445–454.
- Seifert, B. (2017). The ecology of Central European non-arboreal ants – 37 years of a broad-spectrum analysis under permanent taxonomic control. *Soil Organisms*, **89**, 1–69.
- Seifert, B. (2018). *The ants of Central and North Europe*. Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft, Tauer, Németsorház.
- Seoane, J., Silvestre, M., Hevia, V., Ariño, R., & Azcárate, F. M. (2021). Abiotic controls, but not species richness, shape niche overlap and breadth of ant assemblages along an elevational gradient in central Spain. *Acta Oecologica*, **110**, 103695.

- Shipley, B. (2000). A new inferential test for path models based on directed acyclic graphs. *Structural Equation Modeling: A Multidisciplinary Journal*, **7**, 206–218.
- Sigmund, G., Ågerstrand, M., Antonelli, A., Backhaus, T., Brodin, T., Diamond, M. L., Erdelen, W. R., Evers, D. C., Hofmann, T., ..., & Groh, K. J. (2023). Addressing chemical pollution in biodiversity research. *Global Change Biology*, **29**, 3240–3255.
- Silvestre, M., Carmona, C. P., Azcárate, F. M., & Seoane, J. (2021). Diverging facets of grassland ant diversity along a Mediterranean elevational gradient. *Ecological Entomology*, **46**, 1301–1314.
- Sirois, L. (1992). The transition between boreal forest and tundra. Megjelent: Shugart, H. H., Leemans, R., & Bonan, G. B. (szerk.) *A systems analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge, Egyesült Királyság, pp. 196–215.
- Sonkoly, J., Tóth, E., Balogh, N., Balogh, L., Bartha, D., Csendesné Bata, K., Bátori, Z., Békefi, N., Botta-Dukát, Z., ..., & Török, P. (2023). PADAPT 1.0 – the Pannonian dataset of plant traits. *Scientific Data*, **10**, 742.
- Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, **17**, 866–880.
- Stephens, S. S., & Wagner, M. R. (2006). Using ground foraging ant (Hymenoptera: Formicidae) functional groups as bioindicators of forest health in northern Arizona ponderosa pine forests. *Environmental Entomology*, **35**, 937–949.
- Suding, K. N., Lavorel, S., Chapin Iii, F. S., Cornelissen, J. H., Díaz, S., Garnier, E., Goldberg, D., Hooper, D. U., Jackson, S. T., & Navas, M. L. (2008). Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, **14**, 1125–1140.
- Szentes, O. (2023). Szárazság Magyarországon 2022-ben és a múltban. *Légkör: az Országos Meteorológiai Intézet szakmai tájékoztatója*, **68**, 9–19.
- Tăușan, I., Dauber, J., Trică, M. R., & Markó, B. (2017). Succession in ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in deciduous forest clear-cuts – an Eastern European case study. *European Journal of Entomology*, **114**, 92.
- Tăușan, I., Muraru, I. M., & Öllerer, K. (2021). Monitoring ant assemblages of oak wood-pastures. A case study from Eastern Europe. *Biologia*, **76**, 1153–1160.
- Thompson, P. L., Davies, T. J., & Gonzalez, A. (2015). Ecosystem functions across trophic levels are linked to functional and phylogenetic diversity. *PloS One*, **10**, e0117595.
- Thorpe, A. S., & Stanley, A. G. (2011). Determining appropriate goals for restoration of imperilled communities and species. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 275–279.

- Tóth, E., Deák, B., Valkó, O., Kelemen, A., Migléc, T., Tóthmérész, B., & Török, P. (2018). Livestock type is more crucial than grazing intensity: Traditional cattle and sheep grazing in short-grass steppes. *Land Degradation & Development*, **29**, 231–239.
- Tölgyesi, C., Bátori, Z., Gallé, R., Urák, I., & Hartel, T. (2018). Shrub encroachment under the trees diversifies the herb layer in a Romanian silvopastoral system. *Rangeland Ecology & Management*, **71**, 571–577.
- Tölgyesi, C., Török, P., Kun, R., Csathó, A. I., Bátori, Z., Erdős, L., & Vadász, C. (2019). Recovery of species richness lags behind functional recovery in restored grasslands. *Land Degradation & Development*, **30**, 1083–1094.
- Tölgyesi, C., Kelemen, A., Bátori, Z., Kiss, R., Hábcenyus, A. A., Havadtői, K., Varga, A., Erdős, L., Frei, K., ..., & Török, P. (2023). Maintaining scattered trees to boost carbon stock in temperate pastures does not compromise overall pasture quality for the livestock. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **351**, 108477.
- Tscharntke, T., Grass, I., Wanger, T. C., Westphal, C., & Batáry, P. (2021). Beyond organic farming – harnessing biodiversity-friendly landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, **36**, 919–930.
- van der Plas, F., Anderson, T. M., & Olff, H. (2012). Trait similarity patterns within grass and grasshopper communities: multitrophic community assembly at work. *Ecology*, **93**, 836–846.
- van der Plas, F., Manning, P., Soliveres, S., Allan, E., Scherer-Lorenzen, M., Verheyen, K., Wirth, C., Zavala, M. A., Ampoorter, E., ..., & Fischer, M. (2016). Biotic homogenization can decrease landscape-scale forest multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **113**, 3557–3562.
- van Klink, R., van der Plas, F., Van Noordwijk, C. G. E., WallisDeVries, M. F., & Olff, H. (2015). Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. *Biological Reviews*, **90**, 347–366.
- Van Uytvanck, J., & Verheyen, K. (2014). Grazing as a tool for wood-pasture restoration and management. Megjelent: Hartel, T., & Plieninger, T. (szerk.) *European wood-pastures in transition: a social-ecological approach*. Routledge, Abingdon, Egyesült Királyság, pp. 149–162.
- Vepsäläinen, K., & Savolainen, R. (1990). The effect of interference by formicine ants on the foraging of *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology*, **59**, 643–654.
- Vera, F. W. M. (2000). *Grazing Ecology and Forest History*. CABI publishing, Wallingford, Egyesült Királyság.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882–892.

- Vojtkó, A. E., & Lukács, B. A. (2015). Növényi jellegek és alkalmazásuk növényökológiai kutatásokban I.: történeti áttekintés, jelleg típusok, módszertan és adatbázisok. *Kitaibelia*, **20**, 286–299.
- Vollset, S. E., Goren, E., Yuan, C. W., Cao, J., Smith, A. E., Hsiao, T., Bisignano, C., Azhar, G. S., Castro, E., ..., & Murray, C. J. (2020). Fertility, mortality, migration, and population scenarios for 195 countries and territories from 2017 to 2100: a forecasting analysis for the Global Burden of Disease Study. *The Lancet*, **396**, 1285–1306.
- Wagner, D. L. (2020). Insect declines in the Anthropocene. *Annual Review of Entomology*, **65**, 457–480.
- Warner, R. R., & Chesson, P. L. (1985). Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *The American Naturalist*, **125**, 769–787.
- Weiher, E., & Keddy, P. A. (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, **74**, 159–164.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**, 213–227.
- White, E. R., & Hastings, A. (2020). Seasonality in ecology: progress and prospects in theory. *Ecological Complexity*, **44**, 100867.
- Wilkinson, M. T., Richards, P. J., & Humphreys, G. S. (2009). Breaking ground: pedological, geological, and ecological implications of soil bioturbation. *Earth-Science Reviews*, **97**, 257–272.
- Williams, C. M., Ragland, G. J., Betini, G., Buckley, L. B., Cheviron, Z. A., Donohue, K., Hereford, J., Humphries, M. M., Lisovski, S., ..., & Visser, M. E. (2017). Understanding evolutionary impacts of seasonality: an introduction to the symposium. *Integrative and Comparative Biology*, **57**, 921–933.
- 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.
- Wilson, P. J., Thompson, K. E. N., & Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *The New Phytologist*, **143**, 155–162.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Cornelissen, J. H., Falster, D. S., Groom, P. K., Hikosaka, K., Lee, W., Lusk, C., H., Niinemets, Ü., ..., & Westoby, M. (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, **14**, 411–421.
- Yitbarek, S., Vandermeer, J. H., & Perfecto, I. (2017). From insinuator to dominator: foraging switching by an exotic ant. *Diversity and Distributions*, **23**, 820–827.

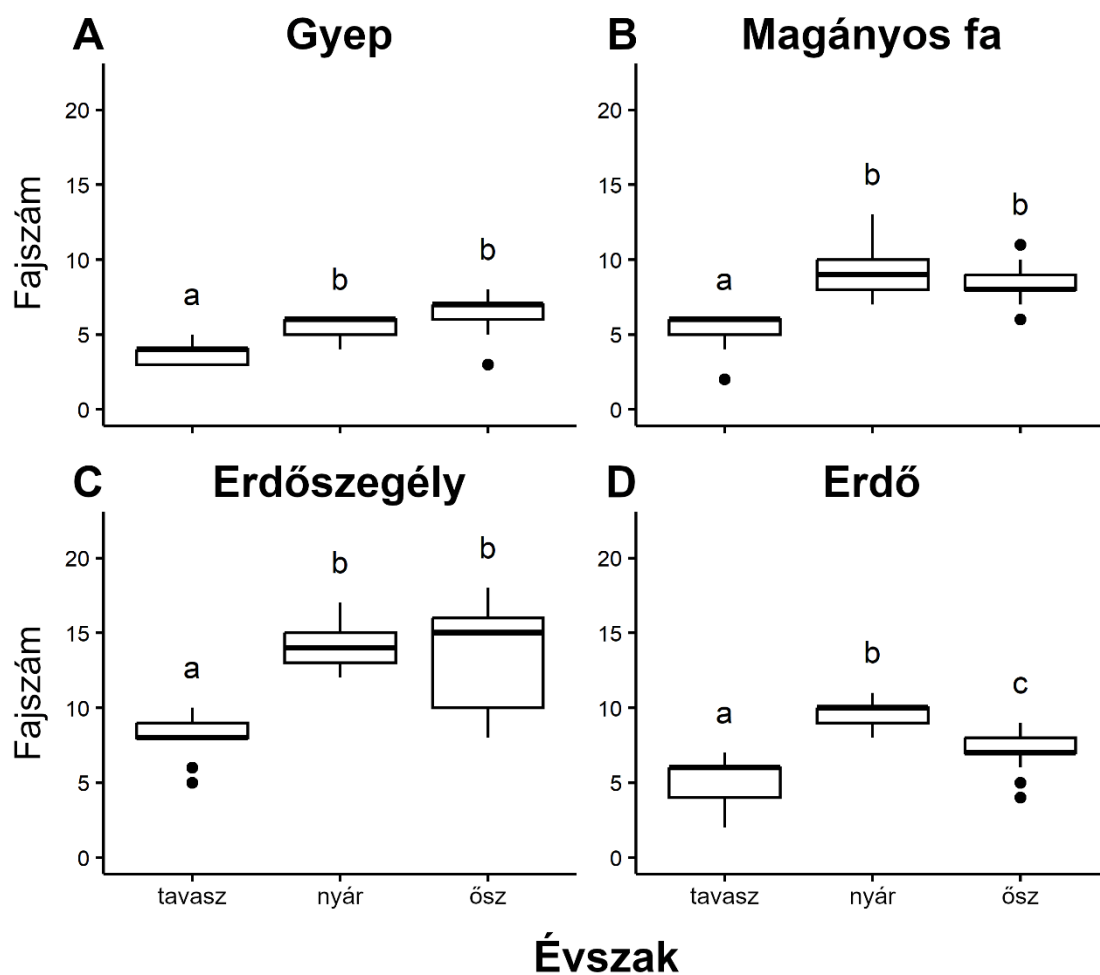
10. Köszönetnyilvánítás

Legnagyobb köszönettel témavezetőimnek, Dr. Maák Istvánnak és Dr. Lőrinczi Gábornak tartozom, akik a doktori képzésem összes fázisában hasznos szakmai támogatással láttak el. Segítségük és iránymutatásuk elengedhetetlen volt kutatásom minden szakaszában, a terepi adatgyűjtéstől kezdődően egészen a publikációk elkészítéséig és e disszertáció megírásáig.

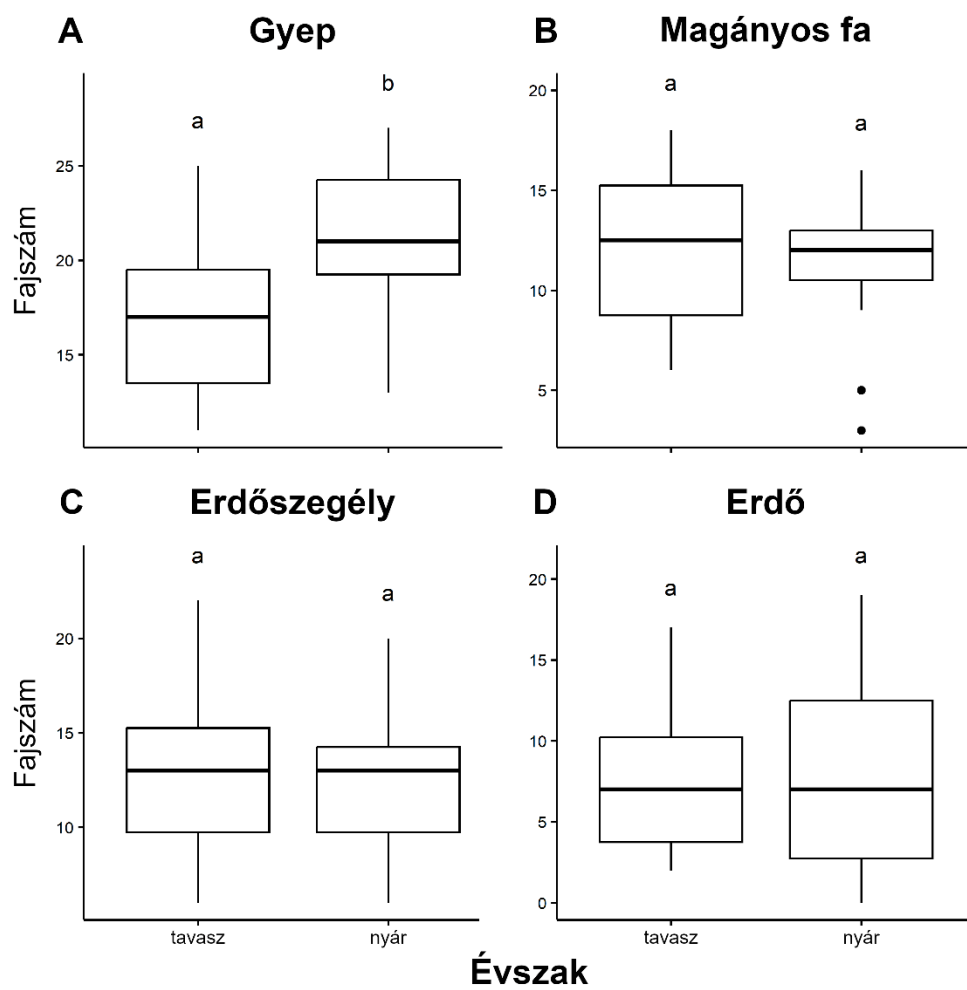
Hálával tartozom doktorandusz hallgatótársaimnak, Frei Katának, Hábenczyus Alida Annának és Ratkai Bonitának a terepi mintavételezésben nyújtott elengedhetetlen segítségükért és fáradalmas munkájukért. Köszönet illeti továbbá Dr. Bátori Zoltánt és Dr. Tölgyesi Csabát, amiért rendelkezésemre bocsátották a szükséges mérőműszereket kutatásom megvalósításához, és hasznos szakmai tanácsokkal láttak el az eredmények publikálása során. Emellett hálával tartozom összes tanszéki kollégámnak, akik ösztönző és motiváló környezetet teremtve hatalmas mértékben hozzájárultak szakmai fejlődésemhez és disszertációm elkészüléséhez.

Végül, de nem utolsó sorban köszönöm családtagjaimnak, hogy személyes támogatásukkal és bátorításukkal hozzájárultak a kutatásaim sikeres megvalósításához és e disszertáció létrejöttéhez.

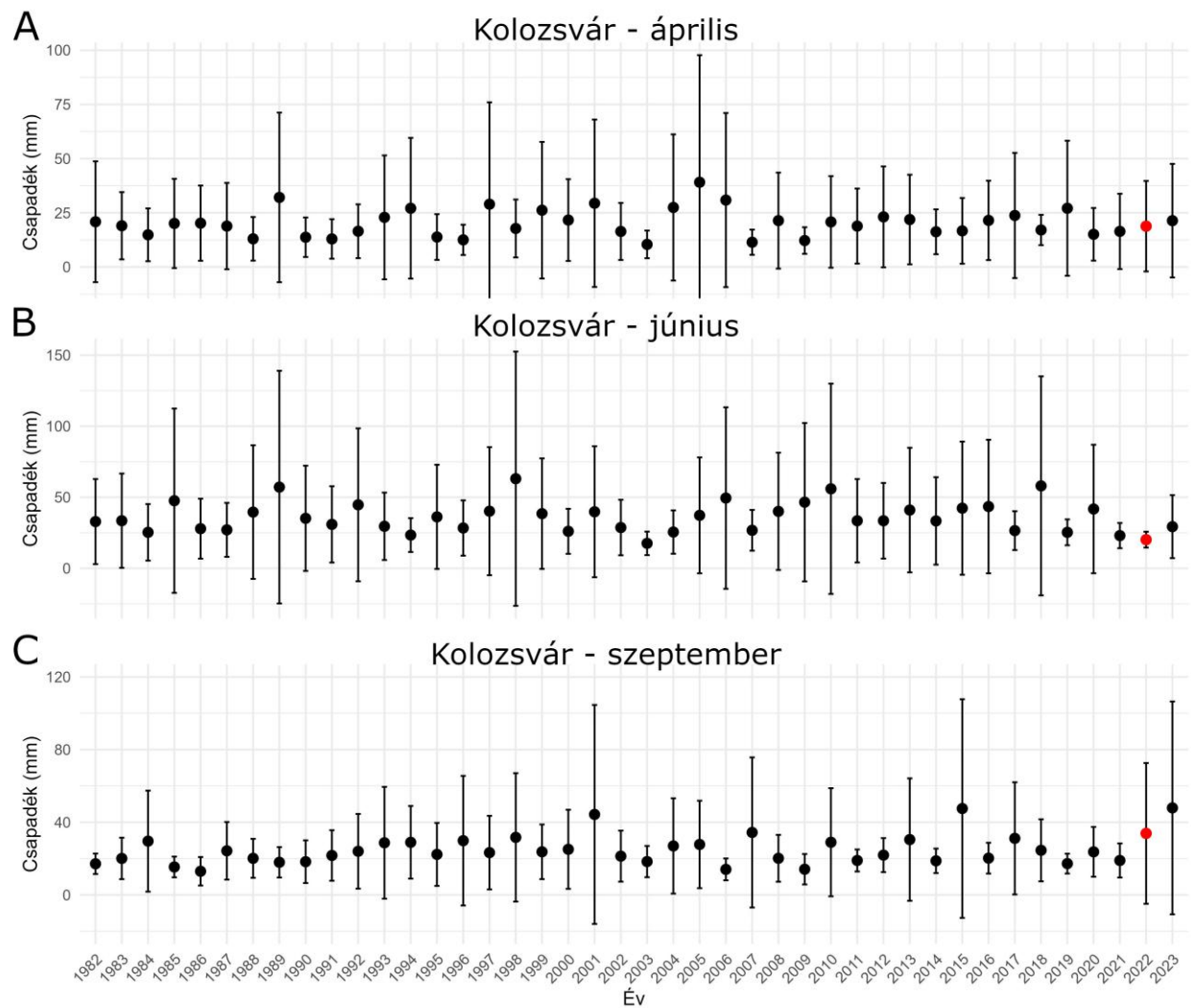
11. Függelék



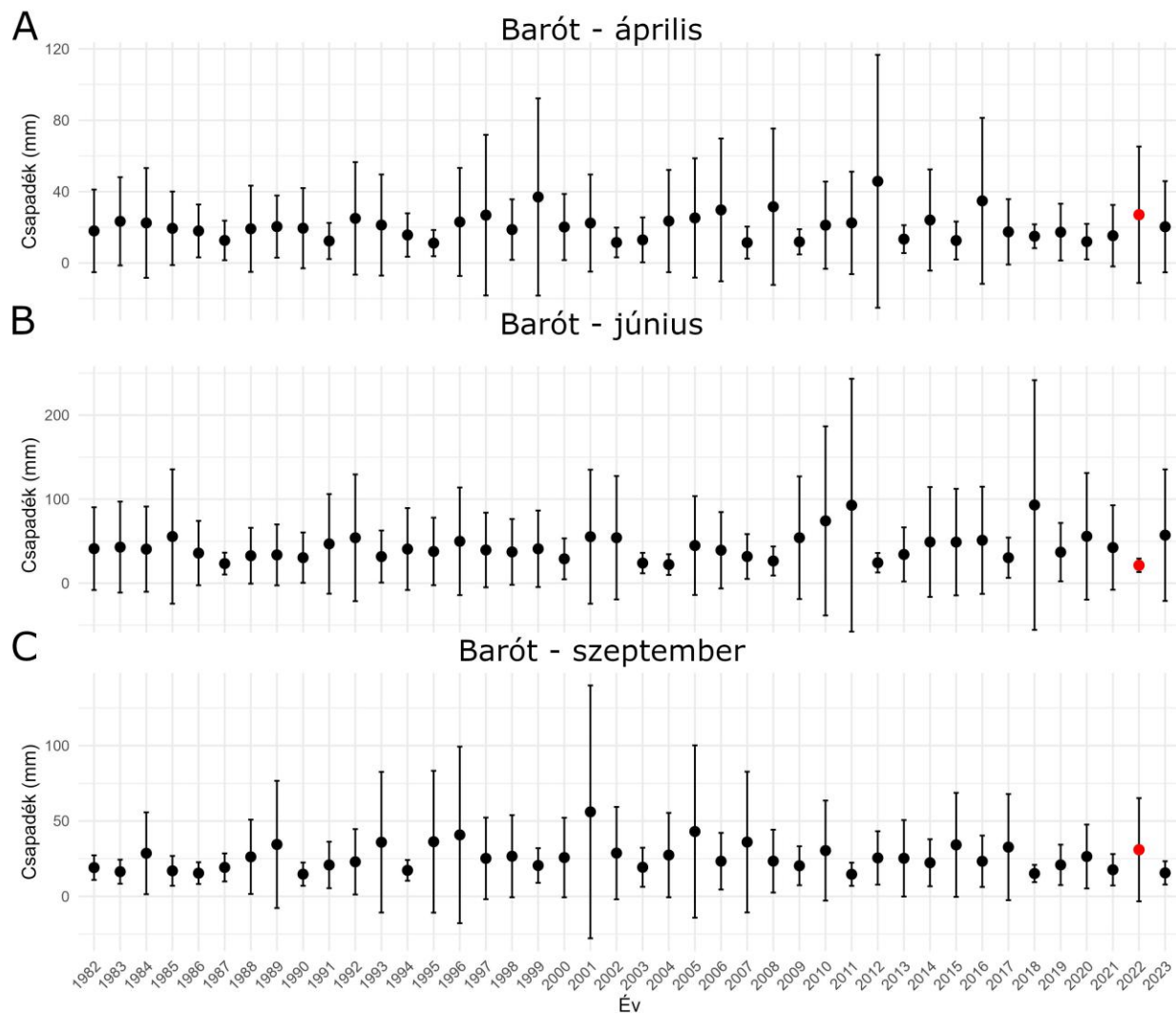
F1. ábra. Az egyes élőhelytípusokon megfigyelt hangyafajok száma tavasszal, nyáron, és ősszel. Az eltérő betűk az évszakok közötti szignifikáns különbségeket jelölik (LMM, $p < 0,05$).



F2. ábra. Az egyes élőhelytípusokon megfigyelt növényfajok száma tavasszal és nyáron. Az eltérő betűk az évszakok közötti szignifikáns különbségeket jelölik (LMM, $p < 0,05$).



F3. ábra. A diósi fáslegelő közelében (Kolozsváron, távolság: 16 km) mért csapadékmennyiség vizsgálatunk évében (pirossal jelölt érték), valamint az ezt megelőző 40 évben tavasszal (A), nyáron (B), illetve ősszel (C). Az ábra Dumitrescu és mtsai. (2025) adataira készült.



F4. ábra. A kőhalmi fáslegelő közelében (Baróton, távolság: 27,5 km) mért csapadékmennyiség vizsgálatunk évében (pirossal jelölt érték), valamint az ezt megelőző 40 évben tavasszal (A), nyáron (B), illetve ősszel (C). Az ábra Dumitrescu és mtsai. (2025) adataira készült.

F1. táblázat. Azon mikroklimatikus paraméterek terjedelme, amelyekben a fáslegelőkön megfigyelt egyes hangyafajok aktivitást mutattak. Az aktivitástartományok mellett feltüntettük az egyes hangyafajok által elfoglalt élőhelytípusokat, valamint az évszakot is, amely során az adott fajt megfigyeltük. A tíznél kevesebb megfigyeléssel rendelkező fajok esetében a terjedelmet nem állapítottuk meg.

Fajok	Mikroklimatikus paraméter				Élőhelytípus				Évszak		
	Besugárzás (W/m ²)	Lég-hőmérséklet (°C)	Relatív páratartalom (%)	Talaj- hőmérséklet (°C)	Gyep	Mag. fa	Erdő- szegély	Erdő	Tavaszi	Nyár	Ősz
<i>Aphaenogaster subterranea</i>	1,6 – 495,8	19,0 – 34,7	35,2 – 63,8	16,9 – 20,2			×			×	×
<i>Camponotus atricolor</i>	72,1 – 940,1	27,7 – 43,0	29,2 – 44,7	13,0 – 28,4	×					×	
<i>Camponotus ligniperda</i>	2,2 – 189,6	12,5 – 32,6	31,2 – 80,3	12,4 – 17,5			×	×		×	×
<i>Camponotus vagus</i>	1,6 – 495,8	12,5 – 34,9	29,1 – 72,9	13,0 – 21,4		×	×			×	×
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	0,9 – 355,8	17,8 – 38,3	34,3 – 73,1	15,6 – 21,8		×				×	
<i>Formica cunicularia</i>	1,6 – 791,2	15,7 – 35,4	33,1 – 73,1	8,3 – 23,1	×	×	×		×	×	×
<i>Formica fusca</i>	1,6 – 670,0	12,5 – 29,4	32,3 – 88,1	6,3 – 17,8			×	×	×	×	×
<i>Formica gagates</i>	1,6 – 670,0	5,3 – 34,9	29,1 – 88,1	6,3 – 17,5			×	×	×	×	×
<i>Formica pratensis</i>	1,6 – 1138,1	10,4 – 42,3	32,9 – 79,7	5,6 – 24,0	×	×	×		×	×	×
<i>Formica rufa</i>	1,4 – 173,6	11,3 – 23,8	37,9 – 81,6	10,0 – 14,9				×		×	
<i>Formica rufibarbis</i>	5,2 – 1138,7	11,2 – 45,7	26,6 – 86,0	6,3 – 32,9	×	×	×		×	×	×
<i>Formica sanguinea</i>	1,6 – 136,5	18,5 – 35,1	39,5 – 64,0	17,0 – 22,0			×				×
<i>Lasius alienus</i>	1,6 – 495,8	19,3 – 24,2	49,1 – 60,4	16,9 – 17,3			×				×
<i>Lasius brunneus</i>	NA	NA	NA	NA		×	×			×	
<i>Lasius bombycina</i>	0,9 – 1138,7	14,2 – 45,5	22,1 – 82,4	8,5 – 33,8	×	×	×		×	×	×

F1. táblázat (folytatás). Azon mikroklimatikus paraméterek terjedelme, amelyekben a fáslegelőkön megfigyelt egyes hangyafajok aktivitást mutattak. Az aktivitástartományok mellett feltüntettük az egyes hangyafajok által elfoglalt élőhelytípusokat, valamint az évszakot is, amely során az adott fajt megfigyeltük. A tíznél kevesebb megfigyeléssel rendelkező fajok esetében a terjedelmet nem állapítottuk meg.

Fajok	Mikroklimatikus paraméter				Élőhelytípus				Évszak		
	Besugárzás (W/m ²)	Lég-hőmérséklet (°C)	Relatív páratartalom (%)	Talaj- hőmérséklet (°C)	Gyep	Mag. fa	Erdő- szegély	Erdő	Tavaszi	Nyár	Ősz
<i>Lasius emarginatus</i>	7,6 – 111,9	16,2 – 20,7	29,0 – 43,5	9,8 – 10				×	×		
<i>Lasius fuliginosus</i>	0 – 540,8	13,2 – 38,3	21,0 – 85,1	8,3 – 23,2		×	×	×	×	×	×
<i>Lasius niger</i>	6,4 – 1138,7	10,4 – 44,9	24,5 – 86,0	5,2 – 30,9	×	×		×	×	×	×
<i>Lasius platythorax</i>	1,6 – 670,0	13,5 – 34,7	28,1 – 80,4	6,5 – 20,2			×	×	×	×	×
<i>Myrmecina graminicola</i>	1,1 – 169,3	11,3 – 22,6	53,5 – 79,5	13,0 – 16,2			×			×	
<i>Myrmica curvithorax</i>	14,8 – 727,4	15,6 – 32,4	41,3 – 73,9	17,1 – 22,1	×						×
<i>Myrmica ruginodis</i>	0 – 670,0	5,5 – 31,8	27,7 – 86,8	5,8 – 17,7			×	×	×	×	×
<i>Myrmica sabuleti</i>	1,6 – 495,8	4,9 – 35,2	29,1 – 84,6	5,9 – 21,9			×	×	×	×	×
<i>Myrmica scabrinodis</i>	3,9 – 283,2	13,4 – 23,4	47,3 – 80,5	6,2 – 17,3		×		×		×	×
<i>Myrmica schencki</i>	13,0 – 540,8	7,6 – 22,8	30,8 – 87,1	8,5 – 17,0			×		×		×
<i>Myrmica speciosoides</i>	22,6 – 355,8	16,4 – 21,2	55,5 – 72,4	15,2 – 18,0		×					×
<i>Stenamma debile</i>	NA	NA	NA	NA				×	×		
<i>Tapinoma subboreale</i>	1,6 – 519,7	18,5 – 42,3	24,1 – 64,0	16,8 – 33,8	×		×			×	×
<i>Temnothorax affinis</i>	NA	NA	NA	NA		×		×		×	
<i>Temnothorax crassispinus</i>	0 – 670,0	12,5 – 36,1	26,5 – 86,8	6,8 – 22,0			×	×	×	×	×
<i>Temnothorax corticalis</i>	NA	NA	NA	NA		×				×	
<i>Temnothorax turcicus</i>	NA	NA	NA	NA		×					×
<i>Tetramorium cf. caespitum</i>	0,9 – 1138,7	13,0 – 39,0	27,9 – 87,1	11,5 – 33,5	×	×	×		×	×	×

F2. táblázat. A vizsgált fáslegelők egyes élőhelytípusain megfigyelt növényfajok.

Fajok	Élőhelytípus				Fajok	Élőhelytípus			
	Gyep	Mag. fa	Erdő-szegély	Erdő		Gyep	Mag. fa	Erdő-szegély	Erdő
<i>Acer campestre</i>		×	×	×	<i>Chaerophyllum temulum</i>		×	×	
<i>Achillea collina</i>	×	×	×		<i>Chenopodium album</i>		×		
<i>Achillea millefolium</i>	×		×		<i>Cichorium intybus</i>	×	×		
<i>Acinos arvensis</i>		×	×		<i>Cirsium vulgare</i>	×	×		
<i>Agrimonia eupatoria</i>	×	×			<i>Clinopodium vulgare</i>			×	×
<i>Agrostis capillaris</i>	×	×	×	×	<i>Convolvulus arvensis</i>	×			
<i>Ajuga reptans</i>				×	<i>Crataegus monogyna</i>	×	×	×	×
<i>Alliaria petiolata</i>		×			<i>Crocus heuffelianus</i>				×
<i>Allium oleraceum</i>				×	<i>Cruciata glabra</i>		×	×	×
<i>Alopecurus pratensis</i>	×				<i>Cruciata pedemontana</i>			×	
<i>Anacamptis morio</i>	×				<i>Cynosurus cristatus</i>	×	×		
<i>Anemone nemorosa</i>	×			×	<i>Dactylis glomerata</i>	×	×	×	
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	×	×	×		<i>Dactylis polygama</i>				×
<i>Anthriscus sylvestris</i>		×			<i>Danthonia decumbens</i>	×			
<i>Arenaria serpyllifolia</i>			×		<i>Daucus carota</i>	×	×		
<i>Asperula cynanchica</i>			×		<i>Dianthus armeria</i>	×			
<i>Ballota nigra</i>		×			<i>Dictamnus albus</i>				×
<i>Betonica officinalis</i>				×	<i>Elymus repens</i>	×	×		×
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	×				<i>Erigeron annuus</i>		×		
<i>Brachypodium pinnatum</i>			×	×	<i>Erigeron canadensis</i>	×			
<i>Brachypodium sylvaticum</i>		×	×	×	<i>Erophila verna</i>	×			
<i>Bromus hordaceus</i>			×		<i>Eryngium campestre</i>	×			
<i>Campanula patula</i>	×		×		<i>Erythronium dens-canis</i>				×
<i>Campanula persicifolia</i>	×				<i>Euonymus europaeus</i>				×
<i>Capsella bursa-pastoris</i>		×			<i>Euphorbia cyparissias</i>	×		×	×
<i>Cardaminopsis arenosa</i>				×	<i>Fallopia dumetorum</i>			×	×
<i>Carduus acanthoides</i>		×			<i>Festuca gigantea</i>			×	×
<i>Carex caryophyllea</i>	×	×	×		<i>Festuca heterophylla</i>			×	
<i>Carex divulsa</i>		×	×	×	<i>Festuca pratensis</i>	×	×	×	
<i>Carex hirta</i>	×		×		<i>Festuca pseudovina</i>	×	×	×	
<i>Carex michelii</i>			×	×	<i>Festuca rubra</i>	×	×	×	
<i>Carex montana</i>				×	<i>Festuca rupicola</i>	×		×	
<i>Carex pallescens</i>	×		×	×	<i>Ficaria verna</i>	×	×	×	×
<i>Carex praecox</i>			×	×	<i>Filipendula vulgaris</i>			×	
<i>Carex spicata</i>	×	×	×	×	<i>Fragaria vesca</i>	×		×	×
<i>Carex tomentosa</i>	×			×	<i>Fragaria viridis</i>	×	×	×	×
<i>Carpinus betulus</i>		×	×	×	<i>Fraxinus excelsior</i>		×		
<i>Carum carvi</i>		×			<i>Gagea lutea</i>		×	×	×
<i>Centaurea jacea</i>	×	×	×		<i>Galium aparine</i>		×	×	×
<i>Cerastium fontanum</i>	×	×	×		<i>Galium mollugo</i>		×		
<i>Cerastium pumilum</i>	×				<i>Galium odoratum</i>			×	×
<i>Chaerophyllum aureum</i>			×		<i>Galium verum</i>	×	×	×	

F2. táblázat (folytatás). A vizsgált fáslegelők egyes élőhelytípusain megfigyelt növényfajok.

Fajok	Élőhelytípus				Fajok	Élőhelytípus			
	Gyep	Mag. fa	Erdő-szegély	Erdő		Gyep	Mag. fa	Erdő-szegély	Erdő
<i>Genista tinctoria</i>			×		<i>Potentilla heptaphylla</i>	×			
<i>Geranium molle</i>		×			<i>Potentilla reptans</i>	×	×		
<i>Geranium pusillum</i>		×			<i>Primula veris</i>				×
<i>Geum urbanum</i>	×	×	×	×	<i>Prunella vulgaris</i>	×	×	×	
<i>Glechoma hederacea</i>	×	×	×	×	<i>Prunus avium</i>			×	×
<i>Glechoma hirsuta</i>			×		<i>Prunus spinosa</i>		×	×	×
<i>Helleborus purpurascens</i>		×	×	×	<i>Pulmonaria mollis</i>			×	
<i>Hieracium bauhinii</i>	×		×		<i>Pyrus pyraeaster</i>		×	×	
<i>Hieracium pilosella</i>	×		×		<i>Quercus cerris</i>			×	×
<i>Holcus lanatus</i>	×		×		<i>Quercus petraea</i>		×	×	×
<i>Hypochaeris radicata</i>	×	×			<i>Ranunculus acris</i>	×			
<i>Juncus conglomeratus</i>	×				<i>Ranunculus auricomus</i>				×
<i>Juncus effusus</i>	×				<i>Ranunculus bulbosus</i>	×	×	×	
<i>Knautia arvensis</i>	×				<i>Ranunculus polyanthemos</i>	×		×	
<i>Koeleria cristata</i>			×		<i>Ranunculus repens</i>	×			
<i>Lamium purpureum</i>		×			<i>Rosa canina</i>		×	×	×
<i>Lathyrus niger</i>			×	×	<i>Rubus caesius</i>				×
<i>Leontodon autumnalis</i>	×	×			<i>Rubus fruticosus</i>			×	
<i>Leontodon hispidus</i>	×	×	×		<i>Rumex acetosa</i>	×			
<i>Ligustrum vulgare</i>			×	×	<i>Rumex acetosella</i>	×		×	
<i>Lolium perenne</i>	×	×	×		<i>Rumex crispus</i>	×			
<i>Lotus corniculatus</i>	×		×		<i>Sagina procumbens</i>		×		
<i>Luzula campestris</i>	×	×	×		<i>Sanicula europaea</i>		×	×	×
<i>Lysimachia nummularia</i>	×		×	×	<i>Sedum hexangulare</i>			×	
<i>Medicago lupulina</i>	×				<i>Silene gallica</i>			×	
<i>Moehringia trinervia</i>			×	×	<i>Silene vulgaris</i>	×			
<i>Myosotis stricta</i>	×	×			<i>Sisymbrium officinale</i>		×		
<i>Nardus stricta</i>	×				<i>Sisymbrium strictissimum</i>		×		
<i>Ophioglossum vulgatum</i>				×	<i>Stellaria graminea</i>	×			
<i>Origanum vulgare</i>		×			<i>Stellaria media</i>		×		
<i>Pimpinella saxifraga</i>	×	×	×		<i>Symphytum tuberosum</i>				×
<i>Plantago major</i>		×			<i>Taraxacum officinale</i>	×	×		
<i>Plantago media</i>		×			<i>Teucrium chamaedrys</i>			×	
<i>Poa angustifolia</i>	×	×			<i>Thymus glabrescens</i>			×	
<i>Poa annua</i>		×			<i>Thymus pulegioides</i>	×		×	
<i>Poa bulbosa</i>		×			<i>Tilia platyphyllos</i>			×	
<i>Poa nemoralis</i>		×	×	×	<i>Trifolium arvense</i>	×			
<i>Poa pratensis</i>	×	×			<i>Trifolium alpestre</i>	×			
<i>Polygala vulgaris</i>	×				<i>Trifolium dubium</i>	×			
<i>Polygonum aviculare</i>		×			<i>Trifolium montanum</i>				×
<i>Potentilla argentea</i>	×	×	×		<i>Trifolium pratense</i>	×	×		

F2. táblázat (folytatás). A vizsgált fáslegelők egyes élőhelytípusain megfigyelt növényfajok.

Fajok	Élőhelytípus				Fajok	Élőhelytípus			
	Gyep	Mag. fa	Erdő-szegély	Erdő		Gyep	Mag. fa	Erdő-szegély	Erdő
<i>Trifolium repens</i>	×	×	×		<i>Vicia angustifolia</i>	×		×	×
<i>Urtica dioica</i>		×			<i>Vicia lathyroides</i>	×		×	
<i>Verbascum blattaria</i>			×		<i>Vicia sepium</i>			×	
<i>Veronica arvensis</i>	×				<i>Vicia tetrasperma</i>	×			
<i>Veronica chamaedrys</i>	×	×	×	×	<i>Viola arvensis</i>	×	×		
<i>Veronica hederifolia</i>		×			<i>Viola canina</i>	×	×	×	×
<i>Veronica officinalis</i>		×	×		<i>Viola hirta</i>			×	
<i>Veronica persica</i>		×			<i>Viola reichenbachiana</i>			×	×
<i>Veronica serpyllifolia</i>	×				<i>Vulpia myuros</i>	×		×	
<i>Veronica sublobata</i>		×	×	×					

F3. táblázat. Az egyes környezeti paraméterek (felső táblázat), valamint az egyes talajfelszín összetettségét leíró változók (alsó táblázat) közötti Pearson-féle korrelációs együtthatók (r). A felső háromszögek a tavasszal, míg az alsó háromszögek a nyáron mért értékek közötti r -értékeket jelölik. **Rövidítések:** *átl.*: átlag; *Bes.*: besugárzás; *Lev. hő.*: léghőmérséklet; *Rel. pára*: relatív páratartalom; *Talajhő.*: talajhőmérséklet; *Talajnedv.*: talajnedvesség; *ter.*: terjedelem.

Környezeti paraméterek										
Tavasz →										
	Bes. ter.	Lev. hő. ter.	Lev. pára. ter.	Talajhő. ter.	Bes. átl.	Lev. hő. átl.	Rel. pára. átl.	Talajhő. átl.	Talajnedv.	
Nyár →	Bes. ter.		0,266	-0,104	0,477	0,831	0,311	-0,077	0,39	0,55
	Lev. hő. ter.	0,743		0,784	0,294	0,347	0,028	0,494	-0,271	-0,334
	Lev. pára. ter.	0,432	0,777		0,194	0,101	0,102	0,396	-0,269	-0,473
	Talajhő. ter.	0,766	0,531	0,074		0,84	0,572	-0,09	0,604	0,157
	Bes. átl.	0,9	0,745	0,401	0,83		0,551	-0,108	0,579	0,374
	Lev. hő. átl.	0,428	0,315	-0,189	0,721	0,583		-0,757	0,777	0,49
	Lev. pára. átl.	-0,442	-0,352	0,133	-0,672	-0,509	-0,888		-0,739	-0,666
	Talajhő. átl.	0,554	0,29	-0,246	0,868	0,669	0,908	-0,796		0,634
	Talajnedv.	-0,033	-0,016	0,183	-0,203	-0,014	-0,453	0,566	-0,303	

Talajfelszín összetettségét leíró változók			
Tavasz →			
Nyár ↓	Csupasz felszín borítás		Avarborítás
	Csupasz felszín borítás		-0,506
	Avarborítás	-0,502	

F4. táblázat. A mért környezeti tényezők korreláltsága (Pearson-féle korrelációs együttható (r) formájában kifejezve) az első és második RLQ tengellyel, a „fourth-corner” elemzések alapján. Mind a növények, mind pedig a hangyák esetében külön elemzéseket futtattunk a tavaszi és nyári adatsorra. A félkövérrel kiemelt értékek szignifikánsan ($p < 0,05$), míg a dőlttel kiemelt értékek marginálisan szignifikánsan ($0,05 < p < 0,1$) tértek el egymástól.

<u>NÖVÉNYEK</u> <i>TAVASZ</i>	Besugárzás		Léghőmérséklet		Relatív páratartalom		Talajhőmérséklet		Talajnedvesség		Csupasz felszín		Avarborítás	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
1. tengely	-0,35	0,006	-0,03	0,881	0,05	0,831	-0,26	<i>0,095</i>	-0,26	0,012	-0,07	0,726	0,34	0,004
2. tengely	-0,16	0,383	-0,12	0,508	0,03	0,881	-0,02	0,881	-0,04	0,831	0,24	0,012	-0,18	0,205

<u>NÖVÉNYEK</u> <i>NYÁR</i>	Besugárzás		Léghőmérséklet		Relatív páratartalom		Talajhőmérséklet		Talajnedvesség		Csupasz felszín		Avarborítás	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
1. tengely	-0,44	<0,001	-0,43	<0,001	0,49	<0,001	-0,39	<0,001	0,14	0,210	0,19	<i>0,077</i>	0,24	0,021
2. tengely	-0,05	0,688	-0,03	0,751	-0,08	0,594	-0,06	0,665	-0,24	0,005	-0,11	0,215	0,15	<i>0,097</i>

<u>HANGYÁK</u> <i>TAVASZ</i>	Besugárzás		Léghőmérséklet		Relatív páratartalom		Talajhőmérséklet		Talajnedvesség		Csupasz felszín		Avarborítás	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
1. tengely	-0,33	0,509	-0,15	0,600	0,16	0,600	-0,28	0,543	-0,34	0,509	-0,19	0,543	0,44	0,509
2. tengely	-0,21	0,543	0,12	0,600	-0,39	0,509	0,19	0,543	0,24	0,543	-0,18	0,543	0,26	0,543

<u>HANGYÁK</u> <i>NYÁR</i>	Besugárzás		Léghőmérséklet		Relatív páratartalom		Talajhőmérséklet		Talajnedvesség		Csupasz felszín		Avarborítás	
	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p	r	p
1. tengely	-0,34	0,222	-0,41	0,146	0,37	0,146	-0,37	0,146	0,03	0,901	-0,08	0,431	0,29	0,300
2. tengely	-0,19	0,517	0,13	0,615	-0,16	0,517	0,08	0,775	-0,30	0,146	-0,08	0,431	0,28	0,300

F5. táblázat. Funkcionális jellegek és környezeti paraméterek közötti páronkénti asszociációk „fourth-corner” elemzéssel vizsgálva. Az asszociáltság mértékét a D2 módszert alkalmazva, Pearson-féle korrelációs együttható (r) formájában fejeztük ki. Mind a növények, mind pedig a hangyák esetében külön elemzéseket futtattunk a tavaszi és nyári adatsorra. A félkövérrel kiemelt értékek szignifikáns ($p < 0,05$), míg a dőlttel kiemelt értékek marginálisan szignifikáns ($0,05 < p < 0,1$) eltéréseket jelölnek.

NÖVÉNYEK	Besugárzás		Léghőmérséklet		Relatív páratartalom		Talaj-hőmérséklet		Talajnedvesség		Csupasz felszín		Avarborítás	
<i>TAVASZ</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Növénymagasság	0,04	0,872	0,08	0,750	-0,02	0,939	-0,06	0,844	-0,03	0,864	-0,18	0,141	0,13	0,555
SLA	-0,19	0,448	-0,06	0,844	0,02	0,934	-0,06	0,844	-0,06	0,767	0,01	0,934	0,13	0,546
LA	-0,08	0,767	0,04	0,872	0,07	0,743	-0,13	0,666	-0,16	0,302	-0,17	0,141	0,29	<i>0,050</i>
Kamefiton	-0,04	0,857	0,04	0,773	-0,04	0,743	-0,04	0,805	0,01	0,939	-0,05	0,659	0,12	0,546
Geofiton	-0,25	0,123	-0,07	0,740	0,02	0,933	-0,12	0,598	-0,12	0,485	0,08	0,521	0,13	0,546
Hemikriptofiton	0,37	0,035	0,01	0,939	0,02	0,939	0,23	0,343	0,22	0,141	-0,03	0,923	-0,22	0,196
Cserje	-0,08	0,721	0,01	0,950	0,03	0,773	-0,10	0,573	-0,09	0,574	-0,07	0,533	0,15	0,444
Fa	-0,15	0,485	0,07	0,721	-0,04	0,780	-0,14	0,485	-0,12	0,444	-0,14	0,269	0,24	<i>0,097</i>
Terofiton	-0,11	0,682	-0,02	0,939	-0,01	0,950	-0,03	0,934	-0,07	0,740	0,15	0,229	-0,16	0,444
Virágzás kezdete	0,29	<i>0,097</i>	0,12	0,666	-0,09	0,696	0,20	0,444	0,20	0,118	-0,10	0,464	-0,07	0,773

F5. táblázat (folytatás). Funkcionális jellegek és környezeti paraméterek közötti páronkénti asszociációk „fourth-corner” elemzéssel vizsgálva. Az asszociáltság mértékét a D2 módszert alkalmazva, Pearson-féle korrelációs együttható (r) formájában fejeztük ki. Mind a növények, mind pedig a hangyák esetében külön elemzéseket futtattunk a tavaszi és nyári adatsorra. A félkövérrel kiemelt értékek szignifikáns ($p < 0,05$), míg a dőlttel kiemelt értékek marginálisan szignifikáns ($0,05 < p < 0,1$) eltéréseket jelölnek.

NÖVÉNYEK		Besugárzás		Léghőmérséklet		Relatív páratartalom		Talaj-hőmérséklet		Talajnedvesség		Csupasz felszín		Avarborítás	
<i>NYÁR</i>		<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Növénymagasság		-0,26	0,047	-0,27	0,034	0,31	0,010	-0,24	0,047	0,15	0,119	0,15	0,127	0,12	0,162
SLA		-0,08	0,641	-0,06	0,738	0,12	0,459	-0,04	0,846	0,15	<i>0,090</i>	0,11	0,303	-0,03	0,796
LA		-0,24	<i>0,068</i>	-0,27	0,027	0,36	0,003	-0,22	<i>0,082</i>	0,22	0,011	0,15	0,138	0,07	0,506
Kamefiton		-0,09	0,620	-0,04	0,846	0,06	0,733	-0,03	0,886	0,00	1,000	0,07	0,620	0,07	0,593
Geofiton		-0,08	0,674	-0,09	0,593	0,07	0,733	-0,07	0,674	0,02	0,935	-0,02	0,923	0,06	0,620
Hemikriptofiton		0,38	0,003	0,34	0,003	-0,36	0,003	0,30	0,010	-0,01	0,987	-0,14	0,183	-0,28	0,003
Cserje		-0,21	<i>0,068</i>	-0,21	<i>0,087</i>	0,17	0,178	-0,18	0,134	0,00	0,987	0,01	0,987	0,16	0,043
Fa		-0,31	0,003	-0,27	0,027	0,32	0,003	-0,26	<i>0,053</i>	0,00	0,987	0,14	0,175	0,22	0,017
Terofiton		0,05	0,790	0,06	0,738	-0,03	0,846	0,06	0,738	0,00	0,987	0,06	0,699	-0,04	0,725
Virágzás kezdete		0,22	<i>0,090</i>	0,23	<i>0,058</i>	-0,19	0,145	0,24	0,047	0,00	0,998	-0,07	0,593	-0,11	0,205

F5. táblázat (folytatás). Funkcionális jellegek és környezeti paraméterek közötti páronkénti asszociációk „fourth-corner” elemzéssel vizsgálva. Az asszociáltság mértékét a D2 módszert alkalmazva, Pearson-féle korrelációs együttható (r) formájában fejeztük ki. Mind a növények, mind pedig a hangyák esetében külön elemzéseket futtattunk a tavaszi és nyári adatsorra. A félkövérrel kiemelt értékek szignifikáns ($p < 0,05$), míg a dőlttel kiemelt értékek marginálisan szignifikáns ($0,05 < p < 0,1$) eltéréseket jelölnek.

HANGYÁK															
<i>TAVASZ</i>		Besugárzás		Léghőmérséklet		Relatív páratartalom		Talaj-hőmérséklet		Talajnedvesség		Csupasz felszín		Avarborítás	
		<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Domináns		0,21	0,853	-0,12	0,853	0,09	0,936	0,14	0,874	0,08	0,944	0,23	0,853	-0,38	0,853
Átmeneti		-0,03	0,944	0,20	0,853	0,01	0,977	-0,11	0,853	-0,09	0,853	-0,08	0,853	0,18	0,853
Szubmisszív		-0,21	0,853	0,00	1,000	-0,11	0,898	-0,08	0,944	-0,03	0,981	-0,19	0,853	0,30	0,853
Fejméret		-0,01	1,000	-0,15	0,853	0,22	0,853	-0,13	0,853	-0,23	0,853	-0,04	0,944	0,00	1,000
Monogín		0,31	0,853	0,17	0,853	-0,12	0,874	0,21	0,853	0,26	0,853	0,15	0,853	-0,39	0,853
Oligo-/poligín		-0,31	0,853	-0,17	0,853	0,12	0,874	-0,21	0,853	-0,26	0,853	-0,15	0,853	0,39	0,853
Hőmérséklet optimum		0,33	0,853	0,18	0,853	-0,22	0,853	0,31	0,853	0,39	0,853	0,17	0,853	-0,41	0,853
Páratartalom optimum		0,05	0,981	-0,06	0,944	0,21	0,853	-0,12	0,853	-0,15	0,853	0,10	0,855	-0,02	1,000
Euritopikus		-0,05	0,939	-0,07	0,853	0,08	0,853	-0,10	0,853	-0,07	0,853	-0,05	0,853	0,12	0,874
Oligotopikus		-0,23	0,853	0,02	0,981	-0,34	0,853	0,22	0,853	0,19	0,853	-0,15	0,853	0,24	0,853
Politopikus		0,24	0,853	0,00	1,000	0,31	0,853	-0,20	0,853	-0,17	0,853	0,17	0,853	-0,28	0,853
Sztenotopikus		0,09	0,853	0,04	0,944	-0,03	0,944	0,09	0,853	0,10	0,853	-0,01	1,000	-0,06	0,953

F5. táblázat (folytatás). Funkcionális jellegek és környezeti paraméterek közötti páronkénti asszociációk „fourth-corner” elemzéssel vizsgálva. Az asszociáltság mértékét a D2 módszert alkalmazva, Pearson-féle korrelációs együttható (r) formájában fejeztük ki. Mind a növények, mind pedig a hangyák esetében külön elemzéseket futtattunk a tavaszi és nyári adatsorra. A félkövérrel kiemelt értékek szignifikáns ($p < 0,05$), míg a dőlttel kiemelt értékek marginálisan szignifikáns ($0,05 < p < 0,1$) eltéréseket jelölnek.

HANGYÁK <i>NYÁR</i>	Besugárzás		Léghőmérséklet		Relatív páratartalom		Talaj-hőmérséklet		Talajnedvesség		Csupasz felszín		Avarborítás	
	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
Domináns	0,30	0,661	0,24	0,661	-0,22	0,661	0,24	0,661	0,04	0,894	0,01	0,920	-0,24	0,661
Átmeneti	-0,22	0,661	-0,29	0,661	0,33	0,661	-0,25	0,661	0,07	0,780	0,02	0,894	0,15	0,751
Szubmisszív	-0,17	0,751	-0,05	0,894	0,00	0,997	-0,08	0,891	-0,10	0,869	-0,03	0,894	0,14	0,763
Fejméret	-0,11	0,851	-0,23	0,661	0,17	0,703	-0,20	0,661	0,10	0,780	-0,10	0,661	0,09	0,869
Monogín	0,25	0,661	0,26	0,661	-0,20	0,661	0,23	0,661	0,06	0,894	0,13	0,661	-0,28	0,661
Oligo-/poligín	-0,25	0,661	-0,26	0,661	0,20	0,661	-0,23	0,661	-0,06	0,894	-0,13	0,661	0,28	0,661
Hőmérséklet optimum	0,31	0,661	0,36	0,661	-0,33	0,661	0,32	0,661	0,03	0,925	0,03	0,869	-0,24	0,661
Páratartalom optimum	0,01	0,997	-0,17	0,703	0,18	0,686	-0,14	0,751	0,12	0,751	-0,08	0,661	0,04	0,894
Euritopikus	-0,10	0,751	-0,15	0,661	0,06	0,751	-0,12	0,703	0,00	0,996	-0,10	0,661	0,05	0,917
Oligotopikus	-0,18	0,733	0,14	0,751	-0,13	0,752	0,06	0,894	-0,27	0,661	-0,09	0,661	0,31	0,661
Polítopikus	0,19	0,703	-0,12	0,780	0,15	0,743	-0,07	0,894	0,29	0,661	0,13	0,661	-0,30	0,661
Sztenotopikus	0,14	0,703	0,15	0,703	-0,18	0,661	0,19	0,661	-0,08	0,763	-0,01	0,917	-0,10	0,751

F6. táblázat. A hangyák diverzitásmutatóit (fajszám és funkcionális diverzitás) prediktáló komponens modellek kondicionális R^2 értékei két különböző felépítésű SEM modell alapján: az első modell a növényzet fajszámát és funkcionális diverzitását, a második pedig a növényzet fajkompozícióját (PCoA 1. tengely értékei alapján számszerűsítve) vette alapul a hangyák diverzitásmutatóinak magyarázásához.

	Növényzeti mutatók			
	Fajszám és funkcionális diverzitás		Fajkompozíció (PCoA)	
	Tavaszi	Nyári	Tavaszi	Nyári
Hangya fajszám	0,18	0,12	0,17	0,04
Hangya funkcionális diverzitás	0,84	0,71	0,87	0,73

F7. táblázat. A három hierarchikus csoportba (domináns, átmeneti, szubmisszív) tartozó hangyafajok medián hipertérfogat értéke a fáslegelők négy különböző élőhelytípusán (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők). A három különböző évszakban (tavasz, nyár, ősz) megfigyelt értékek külön kerültek feltüntetésre.

Évszak	Csoport	Élőhelytípus			
		Gyep	Magányos fa	Erdőszegély	Erdő
Tavasz	Domináns	$1,504 \times 10^{-3}$	$9,538 \times 10^{-4}$	$1,296 \times 10^{-3}$	$7,566 \times 10^{-4}$
	Átmeneti	<i>NA</i>	<i>NA</i>	$4,537 \times 10^{-3}$	$1,053 \times 10^{-2}$
	Szubmisszív	$2,849 \times 10^{-4}$	$2,825 \times 10^{-4}$	$1,790 \times 10^{-3}$	$3,176 \times 10^{-3}$
Nyár	Domináns	$4,879 \times 10^{-3}$	$7,808 \times 10^{-4}$	$2,540 \times 10^{-3}$	$1,403 \times 10^{-3}$
	Átmeneti	<i>NA</i>	<i>NA</i>	$9,968 \times 10^{-4}$	$1,178 \times 10^{-3}$
	Szubmisszív	$1,646 \times 10^{-4}$	$1,620 \times 10^{-3}$	$9,861 \times 10^{-4}$	$1,654 \times 10^{-3}$
Ősz	Domináns	$2,953 \times 10^{-3}$	$2,326 \times 10^{-3}$	$4,211 \times 10^{-4}$	$7,330 \times 10^{-5}$
	Átmeneti	<i>NA</i>	<i>NA</i>	$1,351 \times 10^{-4}$	$4,945 \times 10^{-4}$
	Szubmisszív	$1,082 \times 10^{-3}$	$1,009 \times 10^{-3}$	$1,922 \times 10^{-4}$	$5,926 \times 10^{-5}$

F8. táblázat. A három hierarchikus csoportba (domináns, átmeneti, szubmisszív) tartozó hangyafajok közötti realizált niche-átfedések medián értékei a fáslegelők négy különböző élőhelytípusán (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők). A három különböző évszakban (tavasz, nyár, ősz) megfigyelt értékek külön kerültek feltüntetésre. Az átfedéseket a Jaccard szimilaritási értékkel számszerűsítettük, mellette pedig feltüntettük az egyes évszakok közötti változás százalékos értékét. Ez utóbbi számolásához minden élőhelytípus esetében a legnagyobb évszakai változáshoz viszonyítva állapítottuk meg a többi csoportpár változásának százalékos arányát. A tavasz-nyár átmenet változásai a nyári, a nyár-ősz átmenet változásai pedig az őszi értékeknél szerepelnek.

Évszak	Csoport párok	Élőhelytípus							
		Gyep		Magányos fa		Erdőszegély		Erdő	
		Szimilaritás- érték	%-os változás	Szimilaritás- érték	%-os változás	Szimilaritás- érték	%-os változás	Szimilaritás- érték	%-os változás
Tavasz	Domináns – Domináns	$7,921 \times 10^{-3}$		$8,754 \times 10^{-2}$		0		$2,020 \times 10^{-2}$	
	Domináns – Átmeneti	NA		NA		$2,037 \times 10^{-2}$		$2,811 \times 10^{-2}$	
	Domináns – Szubmisszív	0		$1,467 \times 10^{-2}$		$7,030 \times 10^{-5}$		$1,397 \times 10^{-2}$	
	Átmeneti – Átmeneti	NA		NA		NA		NA	
	Átmeneti – Szubmisszív	NA		NA		$6,727 \times 10^{-2}$		$1,730 \times 10^{-1}$	
	Szubmisszív – Szubmisszív	NA		NA		0		0	
Nyár	Domináns – Domináns	$1,005 \times 10^{-1}$	+52,91	$8,037 \times 10^{-2}$	-8,97	$9,996 \times 10^{-2}$	+66,67	$6,809 \times 10^{-2}$	+27,52
	Domináns – Átmeneti	NA		NA		$9,468 \times 10^{-2}$	+49,56	$6,104 \times 10^{-2}$	+18,92
	Domináns – Szubmisszív	$8,279 \times 10^{-3}$	+4,73	$2,149 \times 10^{-2}$	+8,53	$1,500 \times 10^{-1}$	+100	$1,880 \times 10^{-1}$	+100
	Átmeneti – Átmeneti	NA		NA		$1,704 \times 10^{-2}$		$1,442 \times 10^{-1}$	
	Átmeneti – Szubmisszív	NA		NA		$1,757 \times 10^{-2}$	-33,15	$1,192 \times 10^{-1}$	-30,91
	Szubmisszív – Szubmisszív	0		$3,451 \times 10^{-3}$		$1,759 \times 10^{-2}$	+11,73	$1,445 \times 10^{-1}$	+83,03
Ősz	Domináns – Domináns	$1,763 \times 10^{-1}$	+43,32	$4,016 \times 10^{-4}$	-100	$6,922 \times 10^{-3}$	-62,05	$1,320 \times 10^{-1}$	+36,72
	Domináns – Átmeneti	NA		NA		$1,578 \times 10^{-3}$	-62,01	$9,579 \times 10^{-3}$	-29,57
	Domináns – Szubmisszív	$1,758 \times 10^{-1}$	+100	$8,391 \times 10^{-3}$	-16,38	$3,890 \times 10^{-3}$	-97,45	$3,575 \times 10^{-2}$	-87,48
	Átmeneti – Átmeneti	NA		NA		$3,101 \times 10^{-2}$	+9,32	NA	
	Átmeneti – Szubmisszív	NA		NA		$2,814 \times 10^{-4}$	-11,53	$4,038 \times 10^{-2}$	-45,29
	Szubmisszív – Szubmisszív	$6,416 \times 10^{-2}$	+36,67	$1,395 \times 10^{-3}$	-2,57	0	-11,73	$3,899 \times 10^{-2}$	-60,63

12. A dolgozat témaköréből készült publikációk jegyzéke

Tudományos közlemények:

Lőrincz, Á., Frei, K., Hábcnczyus, A. A., Ratkai, B., Lőrinczi, G., Kelemen, A., Tölgyesi, C., Bártori, Z., & Maák, I. E. (2025). Contrasting trait-based assembly mechanisms on different trophic levels: ants and plants on wood-pastures. *Oecologia*, **207**, 166.

Lőrincz, Á., Ratkai, B., Tölgyesi, C., Lőrinczi, G., Bán, K. A., Frei, K., Jéggh, T., Bártori, Z., & Maák, I. E. (2024). Ants in space and time: spatiotemporal niche changes facilitate species coexistence in semi-natural ecosystem complexes. *Global Ecology and Conservation*, **54**, e03170.

Lőrincz, Á., Hábcnczyus, A. A., Kelemen, A., Ratkai, B., Tölgyesi, C., Lőrinczi, G., Frei, K., Bártori, Z., & Maák, I. E. (2024). Wood-pastures promote environmental and ecological heterogeneity on a small spatial scale. *Science of The Total Environment*, **906**, 167510.

Előadások és poszterek megjelent kivonatokkal:

Lőrincz, Á., Frei, K., Hábcnczyus, A. A., Ratkai, B., Lőrinczi, G., Kelemen, A., Tölgyesi, C., Bártori, Z., & Maák, I. E. (2025). Community organization of ants and plants in complex landscapes. Megjelent: *8th Central European IUSSI Meeting - Book of Abstracts*. Szeged, Magyarország, 2025. augusztus 27–30, p. 20.

Lőrincz, Á., Frei, K., Hábcnczyus, A. A., Ratkai, B., Lőrinczi, G., Kelemen, A., Tölgyesi, C., Bártori, Z., Bán, K. A., & Maák, I. E. (2025). Plant and ant community organization is driven by contrasting trait-based mechanisms on Central European wood-pastures. Megjelent: *33rd Conference of the European Vegetation Survey*. Perugia, Olaszország, 2025. április 28–május 2, p. 99.

Lőrincz, Á., Frei, K., Hábcnczyus, A. A., Ratkai, B., Lőrinczi, G., Kelemen, A., Tölgyesi, C., Bártori, Z., & Maák, I. E. (2025). Elterő jelleg-alapú közösségsszervező mechanizmusok két különböző trofikus szinten: növények és hangyák fáslegelőkön. Megjelent: *25. Kolozsvári Biológus Napok*. Kolozsvár, Románia, 2025. április 11–12, p. 19.

- Lőrincz, Á.,** Ratkai, B., Tölgyesi, C., Lőrinczi, G., Bán, K. A., Frei, K., Bátori, Z., & Maák, I. E. (2024). Ants on wood-pastures: spatio-temporal niche changes facilitate species coexistence in semi-natural ecosystem complexes. Megjelent: *9th Central European Workshop of Myrmecology*. Nagyszeben, Románia, 2024. szeptember 8–11, p. 17.
- Lőrincz, Á.,** Bán, K. A., Bátori, Z., Frei, K., Lőrinczi, G., Ratkai, B., Tölgyesi, C., & Maák, I. E. (2024). Európa fáslegelői hangyaszemmel – hangyaközösségek együttélése térben és időben. Megjelent: *13. Magyar Ökológus Kongresszus*. Szeged, Magyarország, 2024. augusztus 21–23, p. 55.
- Lőrincz, Á.,** Ratkai, B., Tölgyesi, C., Lőrinczi, G., Frei, K., Bátori, Z., Bán, K. A., & Maák, I. E. (2024). Ants in space and time: spatiotemporal niche dynamics in ecosystem complexes. Megjelent: *European Congress International Union for the Study of Social Insects*. Lausanne, Svájc, 2024. július 7–11, p. 154.
- Lőrincz, Á.,** Bán, K. A., Bátori, Z., Frei, K., Jégh, T., Lőrinczi, G., Ratkai, B., Tölgyesi, C., & Maák, I. E. (2024). Hangyák térben és időben: tér- és időbeli niche-változások fáslegelőkön. Megjelent: *24. Kolozsvári Biológus Napok*. Kolozsvár, Románia, 2024. április 19–20, p. 38.
- Lőrincz, Á.,** Bátori, Z., Frei, K., Hábczyus, A. A., Kelemen, A., Lőrinczi, G., Ratkai, B., Tölgyesi, C., & Maák, I. E. (2023). Wood-pastures promote environmental and ecological heterogeneity on a small spatial scale: the “ecosystem complex” approach. Megjelent: *7th Central European Section Meeting of the International Union for the Study of Social Insects*. Kolozsvár, Románia, 2023. szeptember 17–20, p. 29.
- Lőrincz, Á.,** Bátori, Z., Frei, K., Hábczyus, A. A., Kelemen, A., Lőrinczi, G., Ratkai, B., Tölgyesi, C., & Maák, I. E. (2023). Fáslegelők hangyaközösségeinek szerveződése - The organization of ant communities on wood-pastures. Megjelent: *23. Kolozsvári Biológus Napok*. Kolozsvár, Románia, 2023. március 31–április 1, p. 42.

13. Egyéb publikációk jegyzéke

Tudományos közlemények:

- Lőrincz, Á., Bán, K. A., Maruzs, T., & Maák, I. (2025). Direct evidence for cannibalistic necrophagy as a way of nitrogen recycling in ants. *Ecology and Evolution*, **15**, e72253.
- Frei, K., E-Vojtkó, A., Tölgyesi, C., Vojtkó, A., Farkas, T., Erdős, L., Li, G., Lőrincz, Á., & Bátori, Z. (2025). Topographic complexity drives trait composition as well as functional and phylogenetic diversity of understory plant communities in microrefugia: new insights for conservation. *Forest Ecosystems*, **12**, 100278.
- Ratkai, B., Bán, K. A., Frei, K., Horváth, G., Li, G., Lőrincz, Á., Lőrinczi, G., Pécsy, F., Bátori, Z., & Maák, I. (2024). Climate microrefugia promote intraspecific trait variability of the Palaearctic ant species *Myrmica ruginodis* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, **34**, 159–171.
- Trigos-Peral, G., Maák, I. E., Schmid, S., Chudzik, P., Czaczkes, T. J., Witek, M., Casacci, L. P., Sánchez-García, D., Lőrincz, Á., Kochanowski, M., & Heinze, J. (2024). Urban abiotic stressors drive changes in the foraging activity and colony growth of the black garden ant *Lasius niger*. *Science of The Total Environment*, **915**, 170157.
- Módra, G., Maák, I., Lőrincz, Á., & Lőrinczi, G. (2022). Comparison of foraging tool use in two species of myrmicine ants (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, **69**, 5–12.
- Módra, G., Maák, I., Lőrincz, Á., Juhász, O., Kiss, P. J., & Lőrinczi, G. (2020). Protective behavior or ‘true’ tool use? Scrutinizing the tool use behavior of ants. *Ecology and Evolution*, **10**, 13787–13795.

Előadások és poszterek megjelent kivonatokkal:

- Bán, K. A., Lőrincz, Á., Maruzs, T., & Maák, I. E. (2025). Service from beyond – direct evidence for cannibalistic necrophagy in ants. Megjelent: *8th Central European IUSSI Meeting - Book of Abstracts*. Szeged, Magyarország, 2025. augusztus 27–30, p. 30.
- Pécsy, F., Lőrinczi, G., Bán, K. A., Lőrincz, Á., Ratkai, B., Czechowski, W., & Maák, I. E. (2025). Seasonal variation in host ant aggressiveness elicited by different social parasite

- types. Megjelent: *8th Central European IUSSI Meeting - Book of Abstracts*. Szeged, Magyarország, 2025. augusztus 27–30, p. 23.
- Ratkai, B., Bán, K. A., Frei, K., Horváth, G., Li, G., **Lőrincz, Á.**, Lőrinczi, G., Pécsy, F., Bátor, Z. & Maák, I. E. (2025). The role of climate microrefugia in shaping intraspecific trait variability in *Myrmica ruginodis*. Megjelent: *II. Natural Hazards and Climate Change Conference: International Conference for identifying and tackling challenges together*. Szeged, Magyarország, 2025. május 21–23, p. 26.
- Bán, K. A., Markó, B., **Lőrincz, Á.**, & Maák, I. E. (2025). A *Temnothorax crassispinus* hangyafaj kolóniáinak eltérő funkcionális jellegei a fáslegelők különböző élőhelytípusaiban. Megjelent: *25. Kolozsvári Biológus Napok*. Kolozsvár, Románia, 2025. április 11–13, p. 57.
- Bán, K. A., Cseh, F., Frei, K., **Lőrincz, Á.**, & Maák, I. E. (2024). Kognitív képességek alakulása mesterséges környezetben – spontán mennyiségi diszkrimináció vizsgálata két karmosmajomfaj (*Callitrichinae*) esetében. Megjelent: *A Magyar Etológiai Társaság XXVI. Konferenciája*. Veszprém, Magyarország, 2024. november 21–23, p. 18.
- Pécsy, F., Lőrinczi, G., Bán, K. A., **Lőrincz, Á.**, Ratkai, B., & Maák, I. (2024). Szociálparaziták hatása a kormos rabszolgahangya agresszivitásának évszakos mintázatára. Megjelent: *A Magyar Etológiai Társaság XXVI. Konferenciája*. Veszprém, Magyarország, 2024. november 21–23, p. 34.
- Bán, K. A., Markó, B., **Lőrincz, Á.**, & Maák, I. E. (2024). The different habitat types of wood-pastures affect the functional traits of the ant *Temnothorax crassispinus*. Megjelent: *9th Central European Workshop of Myrmecology*. Nagyszeben, Románia, 2024. szeptember 8–11, p. 13.
- Bán, K. A., Cseh, F., Frei, K., **Lőrincz, Á.**, Pécsy, F., & Maák, I. E. (2024). Mennyiségi diszkrimináció vizsgálata mesterséges környezetben élő karmosmajmoknál (*Callitrichinae*). Megjelent: *13. Magyar Ökológus Kongresszus*. Szeged, Magyarország, 2024. augusztus 21–23, p. 20.
- Li, G., Ratkai, B., Bán, K., Frei, K., Horváth, G., **Lőrincz, Á.**, Lőrinczi, G., Pécsy, F., Bátor, Z., & Maák, I. E. (2024). A töbrök hatása egy hangyafaj intraspecifikus funkcionális

- jellegeire. Megjelent: *13. Magyar Ökológus Kongresszus*. Szeged, Magyarország, 2024. augusztus 21–23, p. 117.
- Maák, I. E., Bán, K. A., Markó, B., & **Lőrincz, Á.** (2024): Egy fáslegelő eltérő élőhely-típusainak hatása egy hangyafaj funkcionális jellegeire. Megjelent: *13. Magyar Ökológus Kongresszus*. Szeged, Magyarország, 2024. augusztus 21–23, p. 90.
- Pécsy, F., Lőrinczi, G., Bán, K. A., **Lőrincz, Á.**, Ratkai, B., & Maák, I. E. (2024). Szociálpazsiták elleni agresszivitás szezonális dinamikája egy rabszolga hangyafajnál. Megjelent: *13. Magyar Ökológus Kongresszus*. Szeged, Magyarország, 2024. augusztus 21–23, p. 62.
- Bán, K. A., Cseh, F., Frei, K., **Lőrincz, Á.**, Pécsy, F., & Maák, I. E. (2024). Numerikus kompetencia vizsgálata újvilági majmokban (Cebidae: Callitrichinae). Megjelent: *24. Kolozsvári Biológus Napok*. Kolozsvár, Románia, 2024. április 19–20, p. 16.
- Pécsy, F., Lőrinczi, G., Bán, K. A., Fejér, H., **Lőrincz, Á.**, Ratkai, B., & Maák, I. E. (2024). Előnyös-e mindig agresszívnak lenni? Szociálpazsiták elleni agresszivitás évszakos változásai a kormos rabszolgahangyánál. Megjelent: *24. Kolozsvári Biológus Napok*. Kolozsvár, Románia, 2024. április 19–20, p. 52.
- Ratkai, B., Bán, K., Bátori, Z., Frei, K., Li, G., **Lőrincz, Á.**, Lőrinczi, G., Pécsy, F., & Maák, I. (2023). Karsztos élőhelyszigetek hatásai egy hangyafaj populációinak funkcionális és viselkedésbeli jellegeire. Megjelent: *VII. Móra Kárpát-medencei Interdiszciplináris Szakkollégiumi Konferencia*. Szeged, Magyarország, 2023. november 17–19, p. 101.
- Lőrincz, Á.**, Lőrinczi, G., Módra, G., & Maák, I. (2023). A táplálékgyűjtő eszközhasználat megvalósulása mindenevő és maggyűjtő hangyáknál. Megjelent: *Magyar Etológiai Társaság XXV. Konferenciája*. Debrecen, Magyarország, 2023. október 26–28, p. 18.
- Ratkai, B., Bán, K., Bátori, Z., Frei, K., Li, G., **Lőrincz, Á.**, Lőrinczi, G., Pécsy, F., & Maák, I. (2023). Karsztos élőhelyszigetek hatásai egy hangyafaj populációinak funkcionális és viselkedésbeli jellegeire. Megjelent: *Magyar Etológiai Társaság XXV. Konferenciája*. Debrecen, Magyarország, 2023. október 26–28, p. 54.
- Maák, I. E., Markó, B., Bán, K., & **Lőrincz, Á.** (2023). Effect of different wood-pasture habitat types on ant functional traits. Megjelent: *7th Central European Section Meeting of the*

- International Union for the Study of Social Insects*. Kolozsvár, Románia, 2023. szeptember 17–20, p. 29.
- Ratkai, B., Bán, K., Bátori, Z., Frei, K., Li, G., **Lőrincz, Á.**, Lőrinczi, G., Pécsy, F., & Maák, I. (2023). Effects of sinkhole habitats on the functional and behavioural traits of *Myrmica ruginodis*. Megjelent: *7th Central European Section Meeting of the International Union for the Study of Social Insects*. Kolozsvár, Románia, 2023. szeptember 17–20, p. 38.
- Trigos-Peral, G., Witek, M., Chudzik, P., **Lőrincz, Á.**, Sánchez-García, D., Maák, I., & Heinze, J. (2023). Development of ant colonies in an urban-rural gradient. Megjelent: *7th Central European Section Meeting of the International Union for the Study of Social Insects*. Kolozsvár, Románia, 2023. szeptember 17–20, p. 45.
- Fejér, H., Markó, B., Vizauer, T. C., **Lőrincz, Á.**, & Maák, I. E. (2023). Treatment-dependent occurrence of *Myrmica* ant nests in a protected area from Transylvania. Megjelent: *23. Kolozsvári Biológus Napok*. Kolozsvár, Románia, 2023. március 31–április 1, p. 24.
- Ratkai, B., Bán, K., Bátori, Z., Frei, K., Li, G., **Lőrincz, Á.**, Lőrinczi, G., Pécsy, F., & Maák, I. (2023). Karsztos élőhelyszigetek hatásai egy hangyafaj populációinak funkcionális és viselkedéssel jellegeire. Megjelent: *23. Kolozsvári Biológus Napok*. Kolozsvár, Románia, 2023. március 31–április 1, p. 54.
- Módra, G., Maák, I., **Lőrincz, Á.**, Juhász, O., Kiss, P. J., & Lőrinczi, G. (2020). Védekezési mechanizmus vagy eszközhasználat? Az *Aphaenogaster subterranea* táplálékszerző viselkedésének jellegzetességei. Megjelent: *VI. Móra Kárpát-medencei Interdiszciplináris Szakkollégiumi Konferencia*. Szeged, Magyarország, 2022. november 4–6, p. 27.
- Lőrincz, Á.**, Módra, G., Maák, I., & Lőrinczi, G. (2021). Comparison of the foraging tool use in omnivorous and granivorous ants. Megjelent: *Taxomara 2021 Virtual*. Online, 2021. december 11–12, p. 11.
- Lőrincz, Á.**, Módra, G., Maák, I., & Lőrinczi, G. (2021). Eszközökkel vagy eszközök nélkül? A táplálékszallító eszközhasználat összehasonlítása mindenevő és maggyűjtő hangyáknál. Megjelent: *IV. Móra Kárpát-medencei Interdiszciplináris Szakkollégiumi Konferencia*. Szeged, Magyarország, 2021. március 19–20, p. 30.

14. Nyilatkozat

Mint az alábbi közlemények felelős szerzője igazolom, hogy Lőrincz Ádám Ph.D. jelölt jelentős mértékben hozzájárult az alábbi tudományos publikációk létrehozásához, és tézisében közölt eredményeit más Ph.D. értekezésben nem használjuk fel.

Lőrincz, Á., Frei, K., Hábczyus, A. A., Ratkai, B., Lőrinczi, G., Kelemen, A., Tölgyesi, C., Bártori, Z., & Maák, I. E. (2025). Contrasting trait-based assembly mechanisms on different trophic levels: ants and plants on wood-pastures. *Oecologia*, **207**, 166.

Lőrincz, Á., Ratkai, B., Tölgyesi, C., Lőrinczi, G., Bán, K. A., Frei, K., Jéghe, T., Bártori, Z., & Maák, I. E. (2024). Ants in space and time: spatiotemporal niche changes facilitate species coexistence in semi-natural ecosystem complexes. *Global Ecology and Conservation*, **54**, e03170.

Lőrincz, Á., Hábczyus, A. A., Kelemen, A., Ratkai, B., Tölgyesi, C., Lőrinczi, G., Frei, K., Bártori, Z., & Maák, I. E. (2024). Wood-pastures promote environmental and ecological heterogeneity on a small spatial scale. *Science of The Total Environment*, **906**, 167510.



Dr. Maák István Elek
egyetemi adjunktus
SZTE TTIK Ökológiai Tanszék

Szeged, 2025. október 29.