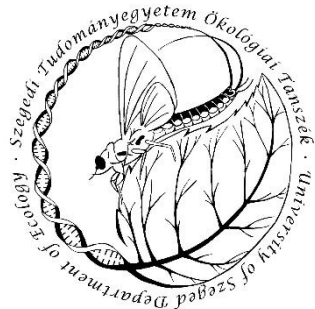


Szegedi Tudományegyetem
Természettudományi és Informatikai Kar
Biológia Doktori Iskola
Ökológiai Tanszék



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

DOKTORI (Ph.D.) ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

Lőrincz Ádám

Témavezető

Dr. Maák István Elek

egyetemi adjunktus, SZTE, Ökológiai Tanszék

Társ-témavezető

Dr. Lőrinczi Gábor

egyetemi adjunktus, SZTE, Ökológiai Tanszék

Szeged

2025

Summary

Due to the increasing conservation relevance of heterogeneous habitats, it is crucial to understand the mechanisms that maintain their high biodiversity and structure the communities inhabiting them. To facilitate 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 groups occupying different trophic levels: plants and ants.

Our results showed that by accommodating four different habitat types on a relatively small spatial scale (grasslands, solitary trees, forests, and forest edges), wood-pastures promote the coexistence of four distinct plant and ant communities, thereby increasing landscape-level biodiversity. Our results also highlight that the taxonomic and functional composition and diversity of plants and ants are shaped by different mechanisms. For plants, local microclimatic conditions played a major role – the spatial distribution of trait values/attributes was well predicted by certain microclimatic variables. In contrast, no significant associations were found between microclimatic variables and ant functional traits. Instead, local microclimate indirectly influenced ant community metrics through vegetation parameters.

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, which varied primarily depending on environmental suitability. Seasons with suboptimal environmental conditions reduced the realized niche-breadths of dominant species, and thus their competitive pressure, creating opportunities for species occupying lower positions in the dominance hierarchy to thrive during these periods.

We can 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, these landscapes can support the coexistence of communities with different taxonomic and functional compositions, organized by distinct ecological mechanisms, even at small spatial scales.

Bevezetés

A biodiverzitás megőrzése az egyre erősödő emberi tájhasználat fényében korunk egyik legnehezebb, ám ugyanakkor legfontosabb kihívásának tekinthető. Hasonló törekvések során egyre inkább előtérbe kerülnek a magas heterogenitást biztosító természetes és féltermészetes élőhelyek, ezek ugyanis kiterjedésükhöz viszonyítva gyakran aránytalanul magas biodiverzitás megőrző-potenciállal rendelkeznek. A heterogén élőhelyek hatékony jövőbeli védelme érdekében fontos mindazon ökológiai folyamatok és mechanizmusok megértése, amelyek különböző trofikus szintek közösségszerveződését irányítják, és végső soron hozzájárulnak ezen élőhelyek magas biodiverzitásának kialakulásához. Az egyre növekvő tudományos érdeklődés ellenére viszont számos nyitott kérdés maradt a heterogén élőhelyek közösségszerveződése tekintetében, amelyek alapvetően két, egymással kölcsönhatásban álló tényezőre vezethetők vissza: kevés a jelleg-alapú, valamint a több rendszertani csoportot felölelő vizsgálat. Az imént megjelölt hiányosságok pótlása érdekében vizsgálatunk során Közép- és Kelet-Európa fáslegelőit használtuk modellrendszerként. Ezen élőhelyek négy különböző élőhelytípust őriznek viszonylag kis térléptéken belül (gyepeket, magányos fákat, erdőket, ill. erdőszegélyeket), így „ökoszisztéma-komplexeknek” tekinthetők. Magas térbeli összetettségük mellett a fáslegelők jelentős időbeli heterogenitást is mutatnak, mivel jelentős szezonális változásokon mennek keresztül – így kiváló lehetőséget nyújtanak heterogén élőhelyek közösségszerveződésének megértését célzó ökológiai vizsgálatok megvalósításához. Modellcsoportoknak a növényeket és hangyákat választottuk, ugyanis rendkívül jó bioindikátorok, valamint magas abundanciájukból és diverzitásukból kifolyólag szinte minden szárazföldi ökoszisztéma központi részét képezik. Vizsgálatainkban arra kerestük a választ, hogy 1) a növények és hangyák közösségei képesek-e lekövetni az egyes élőhelytípusok szerkezeti és mikroklimatikus összetettségét, ahol eltérő taxonómiai, valamint funkcionális összetételű és diverzitásviszonyokat mutató közösségeket hoznak létre; 2) a térbeli heterogenitás mellett a szezonálitáshoz köthető időbeli heterogenitás hogyan és mekkora szerepet játszik a vizsgált közösségek szerveződésében; 3) a mikroklimatikus viszonyok mellett a fajok közötti (interspecifikus) kompetíció hogyan és mekkora szerepet játszik a hangyaközösségek összetételének és diverzitásviszonyainak kialakításában.

Anyagok és módszerek

Vizsgálatainkat Közép- és Kelet-Európa három fáslegelőjén végeztük (Diós, Köhalom, valamint Erdőbénye települések közelében). A növényzet és a hangyák mintavételezése, valamint a mikroklimatikus paraméterek felvételezése állandó mintavételi pontokon történt minden élőhelytípus esetében (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők). A négy különböző élőhelytípus növényzeti összetételét 1 m × 1 m-es kvadrátokban vizsgáltuk, amelyekben megbecsültük az edényes növényfajok százalékos borítását. A hangyaközösségek összetételét nem invazív csalétkезéses módszerrel vizsgáltuk. A megfigyelések során feljegyeztük a csalétkeken (tonhaldarabok és méz 1:3 arányú keveréke) jelen lévő hangyadolgozók számát, valamint a különböző fajok közötti interakciókat is a kompetíciós viszonyok feltérképezése érdekében. A megfigyelésekkel párhuzamosan öt kulcsfontosságú mikroklimatikus paraméter finom felbontású változásait is figyelemmel kísértük minden élőhelytípus esetében: talajnedvesség, talaj- és léghőmérséklet, relatív páratartalom és besugárzás. A mintavételezést tavasszal, nyáron és ősszel egyaránt elvégeztük annak érdekében, hogy képet kapjunk a közösségeket érintő szezonális változásokról. Az adatelemzés során az alábbi módszereket alkalmaztuk:

1. kevert lineáris modellekkel (LMM) összehasonlítottuk az egyes élőhelytípusok mikroklimatikus paramétereit;
2. NMDS és PERMANOVA elemzésekkel, valamint kevert lineáris modellekkel (LMM) megvizsgáltuk, hogy a különböző élőhelytípusok eltérő fajszámmal és fajkompozícióval jellemezhető hangya- és növényközösségeket tartanak-e fenn;
3. funkcionális PCoA elemzéssel megvizsgáltuk, hogy az esetleges kompozíciós különbségek a közösségek funkcionális összetételében is megnyilvánulnak-e;
4. RLQ és „fourth-corner” elemzésekkel megvizsgáltuk, hogy a közösségek funkcionális összetételbeli különbségeiért milyen környezeti paraméterek a felelősek;
5. útvonal-elemzésekkel vizsgáltuk a közösségek taxonómiai- és funkcionális diverzitására közvetlenül és közvetetten ható tényezőket;
6. általánosított kevert lineáris modellekkel (GLMM) vizsgáltuk a viselkedésbeli és ökológiai dominanciájuk alapján három csoportba (domináns, átmeneti, szubmisszív) besorolt hangyafajok aktivitását befolyásoló környezeti és biotikus tényezőket;
7. a hangyafajok hipertér-fogat-értékeinek és átfedéseinek kiszámításával megállapítottuk a közösségek térbeli és időbeli realizált niche-összetételét.

Eredmények

1. A fáslegelők egyes élőhelytípusai (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) között minden vizsgált mikroklimatikus paraméter tekintetében jelentős különbségeket mutattunk ki. Ezek a különbségek a három vizsgált évszakban (tavasz, nyár, ősz) egyaránt jelen voltak (Lőrincz és mtsai., 2024a,b).
2. A magas mikroklimatikus összetettséget mind a növények, mind pedig a hangyák közösségei lekövezték, ugyanis jelentős különbségeket mutattunk ki a közösségeik fajkompozíciójában és fajszaarában. A növények és hangyák fajszáma egymással nem mutatott átfedő mintázatot, azaz nem azonos élőhelytípuson érte el a maximális értékét (Lőrincz és mtsai., 2025a).
3. A kompozíciós különbségek nem csupán taxonómiai, hanem funkcionális szinten is megnyilvánultak, ugyanis a közösségek funkcionális összetételében is szignifikáns különbségeket mutattunk ki (Lőrincz és mtsai., 2025a).
4. A közösségek funkcionális összetételében megfigyelhető változatosságot növények esetében jól magyarázták az egyes mikroklimatikus viszonyok, minthogy több szignifikáns asszociációt mutattunk ki az egyes környezeti paraméterek, valamint a funkcionális jelleg értékek/attribútumok között. Emellett az egyes RLQ tengelyek és bizonyos környezeti paraméterek között szintén szignifikáns korreláció volt kimutatható. Hangyák esetében hasonló korreláció nem volt megfigyelhető, valamint a „fourth-corner” elemzés során egyetlen szignifikáns funkcionális jelleg-környezeti paraméter asszociációt sem találtunk (Lőrincz és mtsai., 2025a).
5. Az útvonal-elemzések rávilágítottak arra, hogy a mikroklimatikus viszonyok – a növényekkel ellentétben – a hangyákra közvetett hatást gyakorolnak, amely leginkább a növényzet funkcionális diverzitásán keresztül érvényesül. A növényközösségek fajszámát pozitívan, míg ezek funkcionális diverzitását negatívan érintették a gyepekre jellemző szélsőséges mikroklimatikus körülmények (Lőrincz és mtsai., 2025a).
6. Mind a mikroklimatikus viszonyok, mind pedig a hangyacsoportok között kialakuló interakciók jelentős hatást gyakoroltak az egyes hangyafajok aktivitásmintázatára. A kapott eredmények eltéréseket mutattak az egyes élőhelytípusok között, ami alapján a két tényező egymáshoz viszonyított relatív fontossága eltért a különböző élőhelytípusok esetében (Lőrincz és mtsai., 2024b).
7. A különböző hangyáközösségek jelentősen eltértek a realizált niche-összetételükben. A legmagasabb hipertér-fogat-értékeket a gyepek hangyáközösségeinek fajai esetében

találtuk, valamint a fajok közötti niche-átfedések (hipertérfogatok átfedéseiként számszerűsítve) szintén itt voltak a legmagasabbak. A magányos fák – bár közvetlenül a gyepekbe ágyazottan fordultak elő – más mintázatot mutattak, közösségeik esetében a hipertérfogat-értékek és a niche-átfedések egyaránt jóval alacsonyabbak voltak. Az erdőszegélyek esetében nagy szórás volt megfigyelhető a hipertérfogat-értékekben, míg a niche-átfedések az erdőszegélyek és erdők esetében egyaránt jelentősek voltak, ami a kompetíció meghatározó szerepére utal ezen közösségekben (Lőrincz és mtsai., 2024a,b).

8. A hangyaközösségek realizált niche-összetétele jelentős évszakos változásokat mutatott, ugyanis az egyes hierarchikus csoportokba (domináns, átmeneti, szubmisszív) tartozó hangyafajok hipertérfogat-értékei az évszakok során élőhelyspecifikus mintázatokat mutattak. Ez utóbbi szintén élőhelyspecifikus változásokat idézett elő a közösségek realizált niche-átfedéseiben is (Lőrincz és mtsai., 2024a,b).

Megvitatás

Várakozásainknak megfelelően a fáslegelők egyes élőhelytípusai (gyepek, magányos fák, erdőszegélyek, erdők) mind napszakos, mind pedig évszakos skálán egymástól jelentősen eltérő mikroklimatikus viszonyokat tartottak fenn. Ezt lekövetve a vizsgált növény- és hangyaközösségek jelentős összetételbeli különbségeket mutattak. Az összetételbeli különbségek nem csupán taxonómiai, hanem funkcionális szinten is megnyilvánultak, megnövekedett tájszintű funkcionális diverzitással ruházva fel a fáslegelőket. Mindezek alapján a hasonló élőhelyek védelme központi szerepet érdemel a természetvédelmi intézkedések során.

Ezen hasonlóságok feltárása mellett eredményeink rávilágították arra is, hogy a növények és hangyák közösségeinek taxonómiai és funkcionális összetételét és diverzitását eltérő folyamatok alakítják. Várakozásainknak megfelelően a növényzet ezen mutatóira közvetlen és erős hatást gyakoroltak a lokális környezeti tényezők, ugyanis jellegeik értékeinek/attribútumainak térbeli eloszlását jól magyarázták az egyes mikroklimatikus változók. A növényekkel 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 (főként a növényzet funkcionális diverzitásán) keresztül befolyásolta a

hangyaközösségek taxonómiai és funkcionális összetételét és diverzitását. Ennek magyarázata vélhetően a növényzet központi, integráló szerepében rejlik – az jól összegzi a lokális környezeti viszonyokat és az élőhely zavarásrezsimjét, valamint meghatározza az élőhelyszerkezetet, finomléptékű mikroklímát, és az olyan rendelkezésre álló erőforrások mennyiségét is, mint a táplálék, vagy a fészkelőhely.

A változatos növényzeti szerkezettel 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: az összetett szerkezettel rendelkező élőhelytípusok több, szűk realizált niche-szélességgel jellemezhető specialista fajt őriztek, míg a nyílt, homogén struktúrával rendelkező gyepek fajszegény, generalista fajok alkotta hangyaközösségeket tartottak fenn. Hasonló élőhelyeken a mikroklimatikus tényezők önálló niche-tengelyként működve járulhatnak hozzá a fajok együttélésének elősegítéséhez, ahogyan azt a dominancia-hőtolerancia csereviszony kapcsán sikerült kimutatnunk. Ezen élőhelytípusokon a hőmérséklet extrém tartományokba történő emelkedése negatívan érintette a domináns hangyafajok aktivitását, míg ez pozitívan hatott a szubmisszív hangyafajokéra.

A fáslegelők magas térbeli heterogenitása mellett az évszakosan végbemenő, környezeti tényezőket érintő változások is fontos szereppel bírtak a különböző fajok együttélésének elősegítésében. Ez vizsgálatunkban főként a domináns fajok realizált niche-szélességeinek évszakos változásaihoz volt köthető. A domináns fajok realizált niche-szélessége (négydimenziós hipertérfogat-értékek formájában számszerűsítve) elsődlegesen a környezeti körülmények megfelelősége szerint változott, és azok növekedése jelentősen megváltoztatta a közösségekben uralkodó kompetíció erősségét (azaz a realizált niche-átfedések mértékét). A szuboptimális környezeti viszonyokkal jellemezhető évszakok (leginkább tavasz és ősz) a domináns fajok hipertérfogat-értékeinek, ezáltal pedig a kompetíciós nyomásuknak visszaesését idézték elő, lehetőséget teremtve a hierarchiában alacsonyabb szinteket elfoglaló hangyafajok 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 megőrzésére, ugyanis ezek magas heterogenitásukból adódóan különböző taxonómiai és funkcionális összetételű, más-más 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 mintázatokat mutathatnak ezeken az élőhelyeken. Ez hangsúlyozza a fáslegelők „ökoszisztéma-komplex” megközelítését, amely szerint az egyes kitüntetett élőhelytípusok védelme helyett a jövőbeli természetvédelmi intézkedéseknek a teljes rendszer megőrzésére és fenntartására kell törekedniük a lehető legmagasabb szintű biodiverzitás megőrzése érdekében.

Az értekezés témaköréből készült publikációk jegyzéke

Lőrincz, Á., Frei, K., Hábcenyus, A. A., Ratkai, B., Lőrinczi, G., Kelemen, A., Tölgyesi, C., Bátori, Z., & Maák, I. E. (2025)^a. Contrasting trait-based assembly mechanisms on different trophic levels: ants and plants on wood-pastures. *Oecologia*, **207**, 166. MTMT: 36358263, **Q1, IF: 2,3**

Lőrincz, Á., Ratkai, B., Tölgyesi, C., Lőrinczi, G., Bán, K. A., Frei, K., Jégh, T., Bátori, Z., & Maák, I. E. (2024)^a. Ants in space and time: spatiotemporal niche changes facilitate species coexistence in semi-natural ecosystem complexes. *Global Ecology and Conservation*, **54**, e03170. MTMT: 35253976, **Q1, IF: 3,4**

Lőrincz, Á., Hábcenyus, A. A., Kelemen, A., Ratkai, B., Tölgyesi, C., Lőrinczi, G., Frei, K., Bátori, Z., & Maák, I. E. (2024)^b. Wood-pastures promote environmental and ecological heterogeneity on a small spatial scale. *Science of The Total Environment*, **906**, 167510. MTMT: 34187575, **D1, IF: 8,0**

Egyéb publikációk jegyzéke

Lőrincz, Á., Bán, K. A., Maruzs, T., & Maák, I. (2025)^b. Direct evidence for cannibalistic necrophagy as a way of nitrogen recycling in ants. *Ecology and Evolution*, **15**, e72253. MTMT: 36399969, **Q1, IF: 2,3**

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. MTMT: 35598262, **D1, IF: 4,4**

Ratkai, B., Bán, K. A., Frei, K., Horváth, G., Li, G., **Lőrincz, Á.**, Lőrinczi, G., Pécsy, F., Bátor, Z., & Maák, I. (2024). Climate microrefugia promote intraspecific trait variability of the Palaearctic ant species *Myrmica ruginodis* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, **34**, 159–171. MTMT: 35425656, **D1, IF: 2,4**

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. MTMT: 34531297, **D1, IF: 8,0**

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. MTMT: 32478219, **Q2, IF: 1,3**

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. MTMT: 31665943, **Q1, IF: 2,9**

Összesített IF: 35,0.

Jegyzetek