

Doktori (PhD) értekezés
Soproni Egyetem
Roth Gyula Erdészeti és Vadgazdálkodási Tudományok Doktori Iskola
Az erdőgazdálkodás biológiai alapjai Program

**ERDŐVÉDELMI VONATKOZÁSÚ HANGYAVIZSGÁLATOK MAGYARORSZÁGI
TÖLGYESEKBEN**

Készítette: Fürjes-Mikó Ágnes
Témavezető: Dr. Csóka György

Sopron
2025

ERDŐVÉDELMI VONATKOZÁSÚ HANGYAVIZSGÁLATOK MAGYARORSZÁGI TÖLGYESEKBEN

Értekezés doktori (PhD) fokozat elnyerése érdekében
a Soproni Egyetem Roth Gyula Erdészeti és Vadgazdálkodási Tudományok Doktori Iskolája
Az erdőgazdálkodás biológiai alapjai programja keretében.

Írta:
Fűrjes-Mikó Ágnes

Témavezető: Dr. Csóka György

Elfogadásra javaslom (igen / nem)
(aláírás)

A jelölt a komplex vizsgán % -ot ért el,

Sopron,
Komplex vizsga Bizottság elnöke

Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslom (igen /nem)

Első bíráló (Dr.) igen /nem
(aláírás)

Második bíráló (Dr.) igen /nem
(aláírás)

(Esetleg harmadik bíráló (Dr.) igen /nem
(aláírás)

A jelölt az értekezés nyilvános vitáján.....% - ot ért el

Sopron,
a Bírálóbizottság elnöke

A doktori (PhD) oklevél minősítése.....

.....
Az EDHT elnöke

NYILATKOZAT

Alulírott Fürjes-Mikó Ágnes, jelen nyilatkozat aláírásával kijelentem, hogy az „**Erdővédelmi vonatkozású hangyavizsgálatok magyarországi tölgyesekben**” című PhD értekezésem önálló munkám, az értekezés készítése során betartottam a szerzői jogról szóló 1999. évi LXXVI. törvény szabályait, valamint a **Roth Gyula Erdészeti és Vadgazdálkodási Tudományok Doktori Iskolája** által előírt, a doktori értekezés készítésére vonatkozó szabályokat, különösen a hivatkozások és idézések tekintetében.¹

Kijelentem továbbá, hogy az értekezés készítése során az önálló kutatómunka kitétel tekintetében témavezetőmet, illetve a programvezetőt nem tévesztettem meg.

Jelen nyilatkozat aláírásával tudomásul veszem, hogy amennyiben bizonyítható, hogy az értekezést nem magam készítettem, vagy az értekezéssel kapcsolatban szerzői jogsértés ténye merül fel, a Soproni Egyetem megtagadja az értekezés befogadását.

Az értekezés befogadásának megtagadása nem érinti a szerzői jogsértés miatti egyéb (polgári jogi, szabálysértési jogi, büntetőjogi) jogkövetkezményeket.

Sopron, 20.....

.....

doktorjelölt

¹ 1999. évi LXXVI. tv. 34. § (1) A mű részletét – az átvevő mű jellege és célja által indokolt terjedelemben és az eredetihez híven – a forrás, valamint az ott megjelölt szerző megnevezésével bárki idézheti.

36. § (1) Nyilvánosan tartott előadások és más hasonló művek részletei, valamint politikai beszédek tájékoztatás céljára – a cél által indokolt terjedelemben – szabadon felhasználhatók. Ilyen felhasználás esetén a forrást – a szerző nevével együtt – fel kell tüntetni, hacsak ez lehetetlennek nem bizonyul.

Tartalomjegyzék

Kivonat.....	6
Abstract.....	7
1. Bevezetés	8
2. Célkitűzések.....	10
3. Szakirodalmi áttekintés.....	12
3.1. A hazai hangyakutatás főbb képviselői.....	12
3.2. Az erdei hangyákról általánosságban.....	12
3.3. Az erdei vöröshangyák elterjedése és taxonómiája.....	13
3.4. Az erdei vöröshangyák főbb táplálékforrásai.....	16
3.5. Az erdei vöröshangyák herbivor rovarok populációjának szabályozásában betöltött szerepe	17
3.6. A hangyák és levéltetvek közti mutualizmus.....	23
3.7. Az erdei vöröshangyák, mint gerinces állatok táplálékai.....	24
3.8. Az erdei vöröshangyák hatása a talajra és a talajfaunára	25
3.9. Az erdei vöröshangyák szerepe a magok terjesztésében.....	26
3.10. A hangyakolóniákhoz kötődő mirmekofil ízeltlábúak	27
3.11. Tölgy gubacsok, mint erdei hangyák jelentős mikrohabitatjai	28
3.12. A hangyák és madarak közti interakció, a „hangyáztatás”	30
3.13. Az erdei vöröshangyák védelme	31
4. Anyag és módszer	33
4.1. A vizsgálati terület általános jellemzése	33
4.2. A hangyák predációjának vizsgálata ragasztós övcsapdákkal	35
4.3. A hangyák zsákmányspektrumának vizsgálata Chauvin csapdákkal.....	37
4.4. A hangyák hatásának vizsgálata a kocsánytalan tölgy és cser magoncok mennyiségére	41
4.5. Tölgy gubacsokban élő hangyák vizsgálata	41

4.5.1. A gyűjtés ideje és helyszínei	41
4.6. Az adatfeldolgozás során alkalmazott statisztikai módszerek	43
4.6.1. Estimated marginal means.....	43
4.6.2. Huber súlyozású robusztus regresszió	44
4.6.3. Kruskal-Wallis próba.....	44
4.6.4. Welch-próba	44
4.6.5. Klaszteranalízis.....	44
4.6.6. Ordináció	45
4.6.7. Korrespondencia analízis.....	45
5. Eredmények és értékelésük.....	46
5.1. A ragasztós övcsapdákkal való vizsgálat eredményei.....	46
5.2. Az erdei vöröshangyák zsákmányvizsgálatának eredményei	50
5.2.1. Lepkehernyók az erdei vöröshangyák zsákmányspektrumában.....	50
5.2.2. Egyéb ízeltlábúak a hangyák zsákmányspektrumában.....	57
5.3. A hangyák hatásának vizsgálata a kocsánytalan tölgy és cser magoncok mennyiségére	60
5.4. Tölgy gubacsokban élő hangyák vizsgálatának eredményei.....	62
5.4.1. A vizsgálatban szereplő gubacsok rövid jellemzése.....	69
6. Összefoglalás	73
7. Tézisek	76
8. Javaslatok.....	77
9. Köszönetnyilvánítás.....	78
10. Irodalomjegyzék	79
11. Mellékletek	92
12. Ábrák jegyzéke	98
13. Táblázatok jegyzéke.....	100

KIVONAT

Erdővédelmi vonatkozású hangyavizsgálatok magyarországi tölgyesekben

Kutatásunk célja az erdei vöröshangyák (*Formica rufa* csoport) egyes ökológiai szerepeinek feltárása volt dombvidéki, kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*) főfajú állományokban, amelyekről mindeddig kevés adat állt rendelkezésre. A vizsgálat hozzájárul e fajcsoport ökoszisztéma-szolgáltatásainak és erdővédelmi szerepének megértéséhez olyan erdőtípusokban, amelyek eddig háttérbe szorultak a kutatásokban.

A terepi adatgyűjtés a Mátrában, egy kiemelkedően magas, 14 boly/ha vöröshangya-sűrűségű tölgyesben zajlott, lehetőséget teremtve a hangyák által lakott és kontrollterületek összehasonlítására. A vizsgálat négy módszertani elemből épült fel. Az első vizsgálat során 6 éven át ragasztós övcsapdákat helyeztünk ki kocsánytalan tölgy, cser és gyertyán fafajú fákra, amelyekkel egyes lepkecsoportok (főként araszolók) abundanciáját vizsgáltuk. A több mint 77 ezer egyed vizsgálata alapján megállapítottuk, hogy a hangyák szignifikánsan csökkentik a Geometridae fajok egyedszámát, különösen a magas abundanciájú években.

Második módszerként Chauvin csapdák segítségével mintáztuk meg a hangyák zsákmányállatait. Megfigyeléseink alapján részletes képet kaptunk arról, milyen hernyófajokat zsákmányolnak a hangyák, és milyen időszakban a legintenzívebb ez a tevékenység. A vizsgálat során 11 lepkecsalád 33 lepkefaját azonosítottuk, a fogyasztás májusban tetőzött.

A kutatás harmadik eleme a természetes újulatra gyakorolt hatás vizsgálata volt, ami során 300-300 kontroll- és mintaterületen elhelyezett kvadrátban számoltuk meg a kocsánytalan tölgy és cser magoncokat. Eredményeink szerint a hangyák által lakott területeken magasabb volt a magoncok száma, különösen a cser esetében, ahol az eltérés statisztikailag is szignifikáns volt. A negyedik vizsgálat a tölgyeken fejlődő gubacsdarazsak gubacsait mikrohabitatként használó hangyafajokra irányult. A mintákban tizenegy hangyafajt és tíz különböző gubacsdarázs-faj gubacsait azonosítottuk. Eredményeink alapján a talajon és fán élő gubacsokban élő hangyák az esetek többségében egyértelműen elkülönülnek.

Eredményeink alapján az erdei vöröshangyák több trofikus szinten is meghatározó szereplői a tölgyesek ökoszisztémájának: szabályozzák a hernyópopulációkat, elősegítik a magoncok megmaradását, és komplex interakciókat alakítanak ki más ízeltlábú csoportokkal. A *Formica rufa* csoport így nem csupán egy funkcionális szerepkört tölt be, hanem ökológiai kulcsfajként, közösségformáló elemként is értelmezhető.

ABSTRACT

Forest health related myrmecological studies in Hungarian oak forests

Our research explored some ecological roles of red wood ants (*Formica rufa* group) in Hungarian oak forests dominated by sessile oak (*Quercus petraea*), aiming to clarify their ecosystem services and forest protection functions in understudied submontane habitats.

Fieldwork was conducted in the Mátra Mountains, within an oak stand characterized by an exceptionally high wood ant density –14 nests per hectare – providing an ideal opportunity to compare ant-populated areas with control sites across multiple ecological levels. The study was built upon four methodological components.

First, over a six-year period, we deployed sticky belt traps on sessile oak, Turkey oak (*Quercus cerris*), and hornbeam (*Carpinus betulus*) trees to monitor moth abundance on both control and ant-inhabited plots. Analysis of more than 77,000 specimens revealed that the presence of wood ants significantly reduced the abundance of Geometridae species, particularly during years of high population density.

As a second approach, we used Chauvin traps to observe the prey spectrum captured by the ants. These observations provided a detailed picture of the caterpillar species preyed by the ants and the seasonal dynamics of their predation activity. We identified 33 moth species from 11 families, with peak predation occurring in May.

The third element of the study examined the impact of ants on natural regeneration of sessile oak and Turkey oak. We counted their seedlings within 300 control and 300 ant-frequented quadrats. Our results showed that seedling density was higher in ant-inhabited areas, particularly for Turkey oak, where the difference was statistically significant.

The fourth component focused on ant species that utilize cynipid galls produced by gall wasps on oak trees as microhabitats. Within the collected samples, we identified eleven ant species associated with the galls of ten different gall wasp species. Based on our results, ants inhabiting galls on the ground and on trees are, in most cases, clearly separated.

Overall, our findings indicate that wood ants exert significant influence on oak forest ecosystems across multiple trophic levels: they regulate caterpillar populations, promote seedling establishment, and engage in complex interactions with other insect groups. The *Formica rufa* group thus emerges not only as a functionally important taxon, but also as an ecological keystone species and community-structuring agent.

1. BEVEZETÉS

A tölgyes erdei ökoszisztémák különösen fontos szerepet töltenek be mind ökológiai, mind gazdasági szempontból egész Európában, így Magyarországon is. Ökológiai értelemben ezek az élőhelyek kiemelkedően gazdag biodiverzitással rendelkeznek, számos állat-, növény- és mikroorganizmusfaj számára biztosítanak élőhelyet, táplálékforrást és szaporodási lehetőséget. A tölgyekhez közel 700 rovarfaj kapcsolódik, amelyeknek több mint 40%-a tölgyspecialista (Csóka és Ambrus 2016). Ugyanakkor gazdasági jelentőségük is számottevő, hiszen a tölgyfajok – különösen a kocsányos (*Quercus robur* L.) és a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea* Liebl.) – értékes faanyagot szolgáltatnak, amelyek a faipar és az építőipar fontos alapanyagát képezik. Emellett a tölgyesek is jelentős szerepet játszanak a szénmegkötésben, a vízháztartás szabályozásában, valamint a talajvédelmi funkciók ellátásában is.

Az utóbbi évtizedekben azonban az éghajlatváltozás hatására ezek az ökoszisztémák egyre nagyobb nyomás alá kerültek Európa-szerte (Csóka és mtsai 2009, Mátyás és mtsai 2018, Berki és mtsai 2018, Móricz és mtsai 2021, Patacca és mtsai 2023, Hartmann és mtsai 2025). A globális felmelegedés, a csapadékeloszlás változása, az egyre gyakoribb hőhullámok és a szélsőséges időjárási jelenségek mind hozzájárulnak ahhoz, hogy a tölgyerdők környezeti feltételei kedvezőtlenebbé váljanak. Ennek következtében a tölgyes állományok egészségi állapota is egyre több helyen romlik, ami hosszú távon veszélyeztetheti ezen erdőtípusok fennmaradását és az általuk biztosított ökoszisztéma-szolgáltatásokat. Ezen okok miatt a proaktív erdővédelmi szemléletnek kell dominánssá válnia, aminek lényege az erdők (különösen a természetszerű erdők) ellenálló- és alkalmazkodó-képességének tudatos erősítése (Csóka 2022).

A klímaváltozás nemcsak közvetlen hatásokat gyakorol az erdőállományokra, hanem számos közvetett következménye is van, amelyek szintén komoly károkat okozhatnak. Ilyen közvetett hatás például az aszályos időszakok gyakoriságának és intenzitásának növekedése, ami a fák vízháztartásának felborulásához és stresszállapothoz vezethet. A legyengült fák sokkal sebezhetőbbé válnak a különféle kórokozókkal és rovarkártevőkkel szemben, amelyek száma és aktivitása az elmúlt időszakban szintén emelkedő tendenciát mutat, részben az enyhébb telek és a hosszabb vegetációs időszak miatt (Klapwijk és mtsai 2013, Csóka és mtsai 2018a, b, Csóka és mtsai 2020, Demeter és mtsai 2021). Ezen szervezetek között egyaránt

megtalálhatók őshonos és idegenhonos (inváziós) fajok is, amelyek sok esetben gyors terjedésre és nagyfokú károsításra képesek.

Ezeknek a negatív hatásoknak a következtében bizonyos erdővédelmi szempontból pozitív fajok – mint például az erdei vöröshangyák – az eddig feltételezetttnél is fontosabb szerepet kaphatnak az erdei ökoszisztémák ellenálló- és regenerációs képességének fenntartásában és megerősítésében (Damien és mtsai 2016, Fernandez-Conradi és mtsai 2017, Jactel és mtsai 2017). Ezek a ragadozó fajok várhatóan kulcsfontosságúak lehetnek a növekvő mértékű erdei károk megelőzésében, illetve azok gyakoriságának és súlyosságának mérséklésében.

Az erdei vöröshangyák (*Formica rufa* csoport) több szempontból is kiemelt jelentőséggel bírnak az erdei ökoszisztémák működésében, ezért ökológiai szerepük vizsgálata az utóbbi évtizedekben egyre nagyobb figyelmet kapott.

Az erdei vöröshangyafajok ún. kulcsfajként viselkednek: jelenlétük nagy hatást gyakorol a környezetük fajösszetételére, anyagforgalmára és stabilitására. Az általuk nyújtott ökoszisztéma-szolgáltatások – mint például a kártevők szabályozása, a magterjesztés, vagy a szerves anyagok lebontása – több szinten is hozzájárulnak az erdők egészségéhez és regenerációjához.

Ugyanakkor az erdei vöröshangyák ökológiai szerepe számos tekintetben még nem teljesen feltárt. A korábbi kutatások elsősorban fenyőerdőkben (különösen a német nyelvterületeken, például Svájcban és Németországban) és boreális erdőkben (például Skandináviában és Finnországban) történtek, ahol ezek a fajok elterjedtek és viszonylag könnyen vizsgálhatók. Az ezekből a régiókból származó eredmények azonban csak korlátozottan ültethetők át más erdőtípusokra – különösen a mérsékelt övi lombhullató erdők esetében, ahol az erdei vöröshangyák szerepe és viselkedése részben eltérhet.

Ennek megfelelően az utóbbi időszakban fokozott tudományos érdeklődés mutatkozott a vöröshangya-fajok lombos erdőkben betöltött funkcióinak feltárása iránt. E kutatások célja, hogy pontosabb képet kapjunk e fajcsoport erdőkre gyakorolt hatásáról.

2. CÉLKITŰZÉSEK

A kutatásunk célja az erdei vöröshangyák ökológiai, különösen erdővédelmi jelentőségének feltárása volt, valamint, hogy részletesebb, mennyiségi és minőségi adatokkal bővüljenek a fajcsoport szerepéről meglévő ismeretek. A vizsgálatot kocsánytalan tölgy főfafajú állományban végeztük, mivel ezekről – szemben a boreális és fenyves erdőtípusokkal – jóval kevesebb információ áll rendelkezésre. Ebben az állományban az erdei vöröshangyák kiemelkedően nagy egyedsűrűséggel fordultak elő (14 boly/ha). Ez a koncentráció lehetőséget adott a fajcsoport ízeltlábú közösségeire gyakorolt hatásainak pontosabb feltérképezésére. Mivel a témához kapcsolódó hazai vizsgálatok száma igen csekély, a kutatás módszertanának kidolgozása különös körültekintést és hosszabb előkészítést igényelt. Több különböző megközelítésben is igyekeztünk értékelni a hangyák hatását, azonban az adatgyűjtés során rendkívül nagy mennyiségű információ halmozódott fel, ezért a további elemzésekhez szükségesnek láttuk a vizsgálatok értékelésének szűkítését.

Vizsgálataink során a következő kérdésekre kerestük a választ:

1. Feltételezésünk szerint az erdei vöröshangyák jelenléte szignifikánsan csökkenti a tölgyesekben élő herbivor rovarfajok egyedszámát és ezáltal károkozását is.
 - Az erdei vöröshangyák milyen mértékben csökkentik a tölgyesek Mikro- és Makrolepidoptera népességét?
2. Feltételezésünk szerint az erdei vöröshangyák zsákmányspektruma elsősorban lombozaton élő lágy testű rovarokra (pl. hernyók) koncentrálódik, de „mintázza” az erdő különböző szintjeiben élő fajokat is, tükrözve a hangyafajok vertikális aktivitását.
 - Milyen lepkefajok hernyóit, milyen időszakban és milyen mennyiségben fogyasztják a hangyák?
 - Milyen egyéb ízeltlábú fajok szerepelnek az erdei vöröshangyák zsákmánya között?
3. Feltételezésünk szerint az erdei vöröshangyák pozitív hatással vannak a kocsánytalan tölgy és cser magoncok denzitására azáltal, hogy ragadozzák, vagy zavarják a makkokat és magoncokat károsító rovarokat.

- Van-e számottevő különbség a hangyák által használt és nem használt területeken található magoncok számában?
4. A tölgyeken fejlődő gubacsdarazsak gubacsait több ízeltlábú faj (pókok, rovarok) használja mikrohabitatként, a hangyákról azonban kevés információ áll rendelkezésre. Feltételezésünk szerint a hangyák búvóhelyként és szaporodóhelyként is használják a gubacsokat.
- Milyen gubacsokat használnak a hangyák?
 - Milyen hangyafajok és milyen módon hasznosítják mikrohabitatként a tölgyeken fejlődő gubacsdarazsak gubacsait?

3. SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS

3.1. A hazai hangyakutatás főbb képviselői

A hazai mirmekológia (hangyakutatás) meghatározó alakjai közé tartozik többek között Gallé László, akinek kutatásai elsősorban a hangyák ökológiájára és a hangyaközösségek szerveződésére épülnek (Gallé 1978, Gallé és mtsai 1994, 2014). Csósz Sándor a hangyataxonómia kiemelkedő alakja, számos tudományos közleményben tárgyalta a hangyafajok rendszertanát és morfológiáját (Csósz és Markó 2004; Csósz és Fisher 2015, 2016). Tartally András munkássága a hangyafaunisztikára, mirmekofiliára, valamint az inváziós hangyafajokra fókuszál (Tartally és mtsai 2013, 2021). Maák István Elek és csapata a hangyák viselkedés- és közösségökológiájával, valamint inváziós fajok és élőhely szigetek hatásával foglalkozik. Markó Bálint kutatási területe a hangyaökológia és -faunisztika, szociális rovarok viselkedésökológiája, valamint a szárazföldi rovarökológia. Erdővédelmi szempontból jelentős képviselők Győrfi János (1957) és Tóth József (1999), akik az Erdészeti rovartan című könyveikben részletesen foglalkoznak a hangyák bemutatásával. A fiatalon elhunyt Hartner Anna erdei vöröshangyákkal kapcsolatos vizsgálatokat végzett Nyugat-és Dél-dunántúli erdőkben (Hartner 1994, 2004). Az erdei vöröshangyák jelentőségéről Mikó és Csóka (2016), Fürjes-Mikó és munkatársai (2019, 2025) készítettek összefoglaló szakirodalmi áttekintést.

3.2. Az erdei hangyákról általánosságban

A hangyák rendszertani csoportja, a Formicidae család (Hymenoptera: Formicidae), világszerte kimagasló fajgazdagságot mutat. Jelenleg körülbelül 8 800 hangyafajt írtak le tudományosan, de több becslés – köztük Hölldobler és Wilson (1990) véleménye – szerint a valós fajsám elérheti, vagy akár meg is haladhatja a 20 000-et. Ez a kiemelkedő fajsám, párosulva a hangyák rendkívül változatos életmódjával és fejlett társas szerveződésével, hozzájárult ahhoz, hogy a kutatók már régóta kiemelt figyelemmel vizsgálják ezt a csoportot.

A hangyák szinte minden szárazföldi ökoszisztémában megtalálhatók – beleértve az emberi környezetet is –, és jelenlétük alapvető szerepet tölt be az élő rendszerek működésében. Számos ökoszisztémában fontos szereplőnek számítanak, és gyakran úgy tekintenek rájuk, mint ökoszisztéma-mérnökökre (Folgarait 1998).

Ez a megállapítás különösen igaz Közép-Európa, és így Magyarország erdősegeire is, ahol a hangyaközösségek nemcsak fajgazdagok, hanem gyakran nagy egyedszámban fordulnak elő. Ökológiai szerepük ezeken az élőhelyeken sokrétű: részt vesznek a szerves anyag lebontásában és a talajképződésben, elősegítik a növények magvainak terjedését, ragadozóként szabályozzák más ízeltlábúak populációit, ugyanakkor saját maguk is számos állatfaj számára jelentenek táplálékot.

Az „erdei hangya” fogalmának pontos meghatározása nem egyszerű feladat, mivel Magyarországon eddig mintegy 126 hangyafajt jegyeztek fel (Csősz és mtsai 2021), és ezek közül sok faj valamilyen módon kapcsolatban áll az erdei élőhelyekkel, illetve a fás szárú növényekkel. Ez a sokféleség megnehezíti, hogy egyszerű definícióval éljünk. Általánosságban azonban azokat a fajokat sorolhatjuk az erdei hangyák közé, amelyek életmódja szorosan összefonódik az erdő fáival – legyen szó táplálékszerzésről, fészeképítésről vagy mindkettőről. E fajok ökológiai szerepe gyakran elengedhetetlen az adott élőhely működésében.

Az erdei hangyák kolóniái rendkívül sokféle mikroélőhelyen (mikrohabitatban) fordulhatnak elő. Megtelepedhetnek élő fák odvaiban, különféle méretű és formájú holtfákban, lehullott tölgymakkokban, valamint gubacsdarazsak (Cynipidae) által okozott gubacsokban is. Egyes fajok nagyméretű, a talajfelszínen is jól látható bolyokat építenek, amelyek hosszú távon stabil élőhelyet biztosítanak a kolónia számára.

Táplálkozási szokásaik szintén rendkívül változatosak. A hangyák étrendje döntően állati eredetű zsákmányból – főként más ízeltlábúakból – áll, de fontos szerepet kapnak a növényi eredetű táplálékforrások is, például az elhullott magvak, erdei gyümölcsök, hangyakalács és a mézharmat, amelyet levéltetvektől és más növényzívó rovaroktól szereznek be. Ezen kívül gyakran táplálkoznak elhullott állati maradványokon is, így szerepük a tápanyag-körforgásban is jelentős.

3.3. Az erdei vöröshangyák elterjedése és taxonómiája

Az erdei vöröshangyák az északi félteke mérsékelt égövi és boreális erdeiben elterjedt fajok. Stockan és munkatársai (2016) a palearktikus régióban 13, és a nearktikus régióban 19 hangyafajt sorolt az erdei vöröshangyafajok csoportjába, és ezek mellett további, még le nem írt fajokat is feltételeznek (Bernasconi és mtsai 2011). A nearktikus fajok több mindenben eltérnek az eurázsiai vöröshangyáktól: nem építenek fészket, és több faj is cserjés vagy füves területen él, míg az eurázsiai fajok közül csak a *Formica pratensis* (Retzius, 1783). Európában 7 fajuk található (Goropashnaya és mtsai 2004, Fleury és mtsai 2010, Bernasconi és mtsai

2011), amiből hazánkban négy faj (a *Formica rufa* (Linnaeus, 1761), *Formica polyctena* (Foerster, 1850), és a *Formica pratensis* és a *Formica truncorum* (Fabricius, 1804)) fordul elő (Csósz és mtsai 2021). Ezek a fajok jellemzően nagy, több tízezer, de akár százezer dolgozót számláló kolóniákban élnek, és közös jellemzőjük, hogy növényi törmelékből álló fészekdombot építenek. A kolóniák lehetnek egykirálynősek vagy többkirálynősek (utóbbiakat polygyn kolóniáknak nevezzük) (Fortelius 1993, Pamilo és mtsai 1994, Gyllenstrand és mtsai 2004). A kolóniák struktúrája változatos lehet: lehetnek egyetlen fészekhez kötöttek (monodómia), vagy több fészekből álló rendszert is alkothatnak (polidómia), amelyekben az egyes fészkek királynői együttműködnek, és a dolgozók szabadon mozognak közöttük. Ilyen esetekben gyakran egy szuperkolóniáról beszélhetünk, amelynek mérete és egyedszáma rendkívül nagy lehet. Például a *Formica lugubris* (Zettersedt, 1838) faj szuperkolóniái akár 70 hektáron is elterjedhetnek, és több mint 1 200 fészekből is állhatnak (Cherix 1980). A hazai erdeinkben is élő *F. rufa* faj esetében nem találkozunk ilyen extrém esetekkel, többnyire egyfészkes kolóniákat alkotnak, de a szuperkolóniáinak kiterjedése sem haladja meg a 11 hangyafészekből álló rendszereket (Dekoninck és mtsai 2014). Ezzel szemben *F. polyctena* nagy területet lefedő többfészkes kolóniákat alkot, a nagyobb fészkekhez közel kisebb fészkek is megfigyelhetők, amelyeket úthálózat köt össze. A *F. pratensis* elsősorban nyílt füves területen, legelőkön, kaszálókon fordul elő, de fészkei ritkán megfigyelhetők erdőszeleken is. Erre a fajra is jellemző a többfészkes kolóniák létrehozása (Benedek 2012).

A vöröshangyák fajcsoportjának elkülönítését jól szemlélteti a *Formica rufa* és *Formica polyctena* fajpár esete. E két faj között morfológiai különbségek elsősorban a test szőrzete és sertéinek száma alapján mutathatók ki statisztikailag, azonban ezek a különbségek csak részletes mikroszkópos vizsgálatokkal észlelhetők (Seifert 1996, 2007), ami jelentősen megnehezíti a terepi azonosítást. A fajok elkülönítését tovább bonyolítja, hogy egyes fajpárok – például a *F. rufa* és *F. polyctena* (Seifert 1999; Seifert és mtsai 2010, Sorvari 2006), valamint a nálunk nem honos *Formica aquilonia* (Yarrow, 1955) és *Formica paralugubris* (Seifert, 1996) – könnyen hibridizálódnak egymással (Bernasconi és mtsai 2010).

Az utóbbi években genetikai módszerek segítségével igyekeztek pontosabban azonosítani a fajokat (Bernasconi és mtsai 2011). E vizsgálatok megerősítették, hogy az ismert hét európai vöröshangyafaj mindegyike önálló, jól elkülöníthető fajnak tekinthető. Emellett egy nyolcadik, eddig le nem írt, kriptikus faj jelenlétét is kimutatták, amely morfológiailag megtévesztően hasonlít a *F. aquilonia*hoz.

Habár ezek a fajok morfológiailag csak enyhén térnek el egymástól, viselkedésükben jelentős különbségek figyelhetők meg (Fleury és mtsai 2010). Éppen ezért előfordul, hogy egy kolónia

faji hovatartozása terepi, viselkedésalapú megfigyelésekkel megbízhatóbban meghatározható, mint laboratóriumi, mikroszkópos elemzéssel.

A hibrid egyedek és kevert fajú kolóniák nemcsak testfelépítésükben, hanem viselkedésükben is átmenetet képeznek. Megfigyelték, hogy a *F. rufa* és *F. polycтена* nemcsak hibrid utódokat képes létrehozni, hanem esetükben az allometrózis jelensége is előfordul – azaz különböző fajok dolgozói együtt élnek egyazon kolóniában. Ennek oka lehet eltévedt, elárvult egyedek befogadása, de leggyakrabban idegen fajhoz tartozó királynők kolóniába történő beilleszkedése, azaz adoptálása váltja ki ezt a jelenséget (Czechowski 1996).

A *Formica rufa* és a *F. polycтена* növényi maradványokból és talajszemcsékből, leggyakrabban tuskókon, vagy holtfákhoz kapcsolódóan építik fészkeiket (1. ábra). Ökológiai igényeiket tekintve leginkább a lomb elegyes fenyvesek, déli-délnyugati kitettségű, megfelelő fényellátottságú erdő a legmegfelelőbb számukra (Sondej 2018). A tűlevelű állományok az éghajlatváltozás miatt fokozott veszélynek vannak kitéve, pusztulásuk az utóbbi időszakban akkora mértéket öltött, hogy ezeknek az állományoknak a letermelése is szükségessé válhat. A megszokott élőhely elvesztése a hangyák részéről jelentős változásokat generálhat mind a fészekszerkezetben, mind a kolónia méretében és gyűjtögetési, táplálékszerzési szokásaikban is (Juhász és mtsai 2020). A tarvágás hatásait Skandináviában is vizsgálták, amelynek eredménye szintén az volt, hogy a tarvágás csökkenti az erdei vöröshangyák fészekméreteit és hosszútávú túlélését (Sorvari és mtsai 2011). Kedvezőtlen környezeti feltételek mellett képesek különböző alternatívákat találni fészeképítésben és táplálékforrás tekintetében is, hogy fennmaradjanak, azonban ilyen esetekben a populáció csökken, akár el is tűnhet. A kisebb hangyakolóniák hamarabb pusztulnak el, mint a nagyobbak. A rövidtávú változásokat a kolóniák szerkezeti felépítésének köszönhetően átvészelik, azonban a hosszútávú változásokkal szemben kevésbé toleránsak (Csősz 2019).

A hangyafészkek kialakításának helyét nagymértékben befolyásolja a besugárzás (Seifert 2018), a megfelelő fényviszonyok, ugyanis a dolgozók gyakran „napoznak” a fészek felszínén, és az így felvett hőt a fészek belsejében adják le (Risch és mtsai 2016).



1. ábra: Nagy méretű erdei vöröshangya boly a Mátrában (Fénykép: Fürjes-Mikó Ágnes)

3.4. Az erdei vöröshangyák főbb táplálékforrásai

Az erdővédelmi szempontból kiemelten fontos vöröshangyafajok túlnyomó többsége polifág, vagyis mindenevő életmódot folytat. Táplálékuk jelentős része növényi eredetű anyagokhoz köthető, elsősorban a növények felszínén vagy azok közvetlen környezetében elérhető forrásokat hasznosítanak (Way és Khoo 1992). Az erdei vöröshangyák táplálékában két fő komponens emelhető ki: az ízeltlábúak (főként rovarok) és a mézharmat.

A rovarok fogyasztása elsősorban késő tavasszal és kora nyáron figyelhető meg, amikor a kolóniák növekedési üteme és az utódgondozás intenzitása megnöveli a fehérjeszükségletet (Punttila és mtsai 2004). Ekkor a dolgozók aktívan vadásznak különböző rovarokra, különösen a lomb- és tűlevélfogyasztó lárvákra (pl. lepkék és levéldarazsak hernyói/álhernyói), amelyek tömegesen jelennek meg ebben az időszakban. Ezt az intenzív tavaszi rovarfogyasztást Ferrante és munkatársai (2014) is dokumentálták.

A nyár második felére a táplálkozás súlypontja fokozatosan áttevődik a mézharmatra, amelyet levéltetvek és más szipókás rovarok termelnek (Carroll és Janzen 1973). A mézharmat különösen akkor válik elsődleges energiaforrássá, amikor más típusú táplálék kevésbé elérhető (Way 1963). Ugyanakkor, ha egy adott rovarfaj populációja lokálisan megnövekszik, a hangyák átmenetileg felhagyhatnak a mézharmat gyűjtésével, és a bőséges rovarforrásra koncentrálhatnak (Wellenstein 1952).

A vöröshangyák táplálkozási összetételére vonatkozó kvantitatív adatok is rendelkezésre állnak. Győrfi (1957) vizsgálatai szerint a táplálékuk 45%-át rovarok, 42%-át mézharmat, 6%-át kiszivárgó növényi nedvek, 4%-át magvak, míg 3%-át gombák és egyéb

források alkotják. Eidmann (1926) németországi kutatásai alapján a hangyák által fogyasztott állatok 42%-a erdészeti szempontból káros, 28%-a közömbös, 16%-a hasznos, míg 14%-a nem besorolható rovarnak minősült. Wellenstein (1952) becslései szerint a táplálék összetétele 62% mézharmat, 33% rovar, míg 5% egyéb forrás (gyanta, gomba, állati tetemek, magvak) volt. Skinner (1980) szerint a táplálékigény akár 70%-át is a mézharmat biztosíthatja, ugyanakkor hangsúlyozza, hogy a táplálék-összetétel erősen függ a lokálisan elérhető forrásoktól.

Kiegészítő táplálékként kisebb mennyiségben fák és bogyós növények nedveit is fogyasztják (Rosengren és Sundström 1991, Otto 2005). A különböző táplálékkomponensek aránya azonban dinamikusan változhat, például, ha egy adott rovarfaj populációja hirtelen felszaporodik, vagy ha a táplálékforrás térben közel esik a fészekhez, így alacsony energia-ráfordítással is hozzáférhetővé válik.

Fontos kiemelni, hogy a vöröshangyák életciklusuk során nem minden időszakban igényelnek nagy mennyiségű cukros táplálékot, mint amilyen a mézharmat (Punntila és mtsai 2004). Léteznek számukra alternatív cukorforrások is – például florális vagy extrafloralis nektár –, így nem kizárólag a levéltetvektől függenek. Ilyen például az egyes gubacsdarazsak által kiválasztott nektár is. Mindazonáltal a mézharmat továbbra is az egyik legkönnyebben elérhető és legnagyobb energiatartalmú forrás, ezért táplálkozásukban központi szerepet játszik.

3.5. Az erdei vöröshangyák herbivor rovarok populációjának szabályozásában betöltött szerepe

Az erdei vöröshangyák kiemelkedő szerepet töltenek be az erdei ökoszisztémák védelmében, elsősorban rendkívüli ragadozói tevékenységük révén. Ennek egyik oka, hogy kiterjedt szuperkolóniákat képesek létrehozni, amelyek akár több hektárra is kiterjedhetnek (Punntila és mtsai 2004, Stockan 2016). Nappal és éjszaka egyaránt aktívak, és a táplálékszerzés során a rovarok szinte minden fejlődési stádiumát és az erdő szinte minden szintjét lefedik (Way 1963).

Nagy testméretük lehetővé teszi, hogy viszonylag nagyobb testű rovarokat is elejtsenek (Savolainen 1990). Hangyasavuk gyorsan felszívódik a rovarok kültakaróján keresztül, és belső szöveteik roncsolásával hatékonyan bénítja vagy pusztítja el a zsákmányt (Csősz 2019). Mindez hozzájárul ahhoz, hogy a vöröshangyák hatékonyabban védekezzenek és vadásszanak, mint sok más ízeltlábú ragadozó.

Fészüket gyakran évtizedeken át ugyanazon a helyen fenntartják, amely lehetővé teszi egy stabil, a környező fákkal szorosan összefonódó táplálkozási hálózat kialakulását (Holt 1955). Egy svájci erdőben egy erdei vöröshangya fészket például 80 éven keresztül figyeltek meg a helyi erdészek. Szervezett kolóniájuk és fejlett kommunikációjuk miatt a túlélési esélyeik kiválóak: például egy kimerült hangya képes jelezni társának, hogy segítsen visszatérni a bolyba – így is csökkentve a ragadozóknak való kitettséget (Csősz 2019).

Az erdei vöröshangyák más ízeltlábúak számát nagymértékben képesek csökkenteni az adott területen (Horák 2014). Néhány szakirodalmi adat szerint (Dolek 2009, Domisch és mtsai 2016) elsősorban a fák törzsén, vagy a lombkoronában keresik táplálékukat. Az erdőkben, tarrágás közben zölden maradó facsoportok (zöld szigetek) kialakulása mögött is az erdei vöröshangyák tevékenysége rejlik (Voute 1942). Valamilyen herbivor rovar tömeges fellépése során, a hangyafészkek vonzaskörzetében kevésbé károsított erdőfoltok figyelhetők meg, amelyek a hangyák védelmének köszönhetően a nem, vagy csak kis mértékben károsodott lombkorona miatt zöldek maradnak. Győrfi (1957) ezeket a területeket „hangyabozótnak” nevezi. A hangyák predációja tehát kimutathatóan csökkenti a lombfogyasztó rovarok népességét, ennek köszönhetően a fák lombkoronájában kisebb mértékű lombvesztés következik be (Laine és Niemelä 1980, Niemelä és Laine 1986, Karhu 1998, Karhu és Neuvonen 1998, Puntila és mtsai 2004). A fészkektől távolodva, a hangyakolónia területének szélé felé, a lombvesztés mértéke folyamatosan növekszik (Adlung 1966). Ha viszont több kolónia területük között átfedés van (pl. superkolóniák), akkor jóval kevesebb olyan terület van, ahol a növényekkel táplálkozó rovarok látványos lombvesztést okozhatnak.

Nem csak a hangyák aktív táplálékszerzése, de önmagában a hangyák jelenléte is védelmi funkcióval szolgálhat. Maňák (2014, 2015) kutatásai során megfigyelte, hogy az erdei vöröshangya fészkek közelében a nagy fenyőormányos (*Hylobius abietis* Linnaeus, 1758) imágóinak károsítása kisebb, mert a hangyák jelenlétükkel zavarják az ormányos táplálkozását. Trigos-Peral és munkatársai (2019) pedig azt tapasztalták, hogy ahol sok *F. polyctena* fészkek voltak, ott a szúfajok károsítása kevésbé volt megfigyelhető, mint a hangyák által kevésbé elfoglalt területeken.

Annak ellenére, hogy az erdei vöröshangyák predációja széles körben kiterjed az erdei rovarokra, viszonylag kevés konkrét fajra vonatkozó adat áll rendelkezésre. Lepkék, legyek, bogarak, levéldarazsak, kabócák, poloskák, szöcskék, és még sok más rovar mellett pókok és százlábúak is táplálékul szolgálhatnak számukra (Győrfi 1957, Adlung 1966). Bár a kemény, erősen kitinizált bogarakat és a szőrrel fedett lepkehernyókat nem tudják szájszervükkel megsebesíteni, hangyasavjuk segítségével a hangyák a cserebogarakat is képesek elpusztítani

(Wellenstein 1957). A bogarak elejtésére vonatkozóan kevés információ áll rendelkezésre, egy közlemény említi, hogy néhány szúfaj is (*Dendroctonus micans* (Kugelann, 1794), *Orthotomicus erosus* (Ferrari, 1867), *Ips sexdentatus* (Börner, 1776), *Ips typographus* (Linnaeus, 1758)) szerepel zsákmányállataik között (Cilbircioğlu és Ünal 2012).

A megfigyelések alapján az erdei vöröshangyák nagyon nagy mennyiségben fogyasztják az erdészeti szempontból jelentős rovarokat, azonban a számszerűsített adatok igen eltérőek (Adlung 1966). Az erdei vöröshangyák, különösen a *F. polycтена* nagyon sok esetben fenyővel elegyes erdőkben fordul elő, ezáltal fenyőféléken élő rovarokat fogyaszthatnak, amelyek gradációjakor a hangyák táplálékának akár 90%-át is kitehetik (Bruns 1954). Egy közepes méretű *F. polycтена* kolónia egy év alatt 8 000 000 rovar ejthet el (Wellenstein 1952). Az erdei vöröshangyák (*F. polycтена*) a fenyőbagoly lepke (*Panolis flammea* Denis & Schiffermüller, 1775) peterakó egyedeit, a fán és a talajon található lárváit, és a talajban található bábjaikat is elpusztítják (Way és Khoo 1992). Mabelis 1979-ben számolt be arról, hogy arasoló lárvák (Geometridae) leptek el galagonya bokrokat. Néhány nap alatt az erdei vöröshangyák (*F. polycтена*) útvonalat építettek ki, és szinte teljesen rovarmentessé tették ezeket a bokrokat.

Lucfenyő-levéldarazsak (*Pristiphora abietina* Christ, 1791) esetében, egy 200 000 dolgozóból álló *F. rufa* kolónia 1 000–10 000 lárvát gyűjt naponta, egy 500 000 dolgozóból álló kolónia akár 100 000 darabot is. Egy 4 hetes gradáció során 1 000 000 lárvát is képesek kolóniánként összegyűjteni, ez az érték a kolónia méretétől függ (Bruns 1954). Rust (1958) szerint tölgyilonca (*Tortrix viridana* Linnaeus, 1758) károsítása során 400 kolónia több mint egymillió hernyót, és ezen kívül egyéb rovarokat is képes elfogyasztani. Hasonlóan ez előző esethez, egy 600 fészekből álló erdei vöröshangya szuperkolónia a becslések szerint naponta 1 000 000 kis téliarasoló (*Operophtera brumata* Linnaeus, 1758) és tölgyilonca lárvát gyűjt össze (Rust 1958). Fenyőbagoly lepke erős gradációjakor az első hetekben az erdei vöröshangyák 112 000 lárvát fogtak, ezáltal „megtisztították” a boly körül lévő fákat a hernyóktól (Behrndt 1933, 1934). Ez a többi adathoz viszonyítva kevés, bár ezt jelentősen befolyásolja a kolóniák mérete, a kártevőnek minősülő rovarok denzitása az adott területen, valamint ezeknek a rovaroknak a nagysága is. Más becslések szerint egy több mint 100 000 dolgozóból álló *F. rufa* fészek naponta közel 60 000 rovar gyűjt be, és a kisebb termetű énekesmadarakat is elkergetik, hogy az összes zsákmány az övék legyen (Csősz 2019). Nehéz meghatározni, hogy a zsákmány mekkora részét cipelik be a bolyba még élve. Egy tanulmányban a *F. polycтена* által bolyba cipelt zsákmány 8%-a már kiszáradt volt (Horstmann 1970).

Inozemtsev (1974) véleménye eltér számos kutatóétól azzal kapcsolatban, hogy az erdei vöröshangyák milyen mértékben generalisták, ugyanis szerinte a *F. rufa* válogat a táplálékforrások közül, a lepkék (Lepidoptera) és bogarak (Coleoptera) rendjébe tartozó rovarokat kedveli, és kevésbé kedveli a csigákat (Gastropoda), pókokat (Araneae), ugróvillásokat (Collembola), egyenesszárnyúakat (Orthoptera), hangyákat (Formicinae) és a félfedelesszárnyúakat (Hemiptera).

Az erdei vöröshangyák táplálékában kisebb arányban vannak jelen a ragadozó rovarok. Ennek nagy valószínűséggel az az oka, hogy az általában gyorsan mozgó ragadozókra nehezebb vadászniuk, mint a lassúbb fitofág rovarokra (Hartner 1994). Ugyanakkor megemlíthető, hogy generalista tulajdonságuk ellenére kisebb méretű rovarokat nem támadnak meg.

Eidmann (1926) megfigyelései szerint a hangyafészkekben nagyon sok bogárfaj maradványa megtalálható (pl. Melolonthidae, Carabidae család fajai), azonban nem egyértelmű, hogy valóban a hangyák ölték meg őket, vagy a már elpusztult egyedeket szállították a fészkekbe. Saját megfigyelésünk, hogy akár még kisebb hullóket (pl. egy kb. 20 cm hosszú lábatlan gyíkot) is képesek elejteni.

A környezeti viszonyok nagymértékben befolyásolják az erdei vöröshangyák predációs aktivitását. Az erdei vöröshangyák zsákmányszerzése nem korlátozódik csak a nappali időszakra, viszont a hőmérséklet sokkal inkább meghatározó tényező. Domisch és munkatársai (2009) megfigyelései alapján a zsákmányolás lineárisan korrelál a hőmérséklettel, a zsákmányszerzés kb. 6 és 25°C között történik. Ha több rovar pusztítanak el, mint amennyit a kolónia egyedei képesek elfogyasztani, akkor elraktározzák azokat. Mivel ezek a fajok aktivitásukban erősen hőmérsékletfüggőek, a mérsékelt övben télen, vagy hűvös időben inaktívak (Adlung 1966, Greathead 1976). Németországban, a Fekete-erdő hegyvidéki területein például egy *F. polyctena* kolónia nem táplálkozott fenyőtükrösmoly (*Epinotia tedella* Clerck, 1759) hernyókkal. Ezek ugyanis akkor tartózkodnak a lucfenyők ágain, amikor a hangyák számára a hőmérséklet még túl alacsony ahhoz, hogy azok vadászni tudjanak. Adlung (1966) olyan esetről is beszámolt, amikor az erdei vöröshangyák annak ellenére sem fogyasztottak lucfenyő-levéldarázs lárvákat, amikor ezresével voltak jelen a fészkek körül. Erdeifenyő-araszoló (*Bupalus piniarius* Linnaeus, 1958) esetében is történt ilyen, a *F. rufa* hangyák jelenléte ellenére sem történt predáció (Zoebelein 1954), pedig ezt a fajt a *F. rufa* csoport összes tagja zsákmányolja (Goesswald 1941, 1951, Wellenstein 1959). A hőmérséklet tehát nagymértékben befolyásolja az erdei vöröshangyák táplálkozási és zsákmányszerzési aktivitását. Néhány növény kémiai összetételének megváltozása is okozhatja a zsákmányolás

csökkenését. Az erdeifenyők gyantasavat tartalmazznak, amennyiben ez a savtartalom magasabb koncentrációban van jelen, a hangyák kevésbé preferálják a fenyőn táplálkozó rovarokat (Larsson és mtsai 1986).

A hangyapredáció relatív mértékének zsákmánydenzitástól való függése (denzitásfüggés) kevésbé tanulmányozott és valószínűleg nem is egyszerűen tanulmányozható kérdéskör. Ezzel együtt is nagyon valószínű, hogy a hangyák hatása alacsony denzitású zsákmánypopuláció esetében valószínűleg nem kevésbé jelentős, mint a zsákmány magas denzitása esetén. Azaz a hangyák erdővédelmi szerepének egyik fontos (ha nem a legfontosabb) összetevője is lehet az, hogy a zsákmánypopulációkat tartósan alacsony népességen tart(hat)ják, és fékezik azoknak gyors, robbanásszerű népességnövekedését. Ennek eredményeként a herbivor rovarok tömegszaporodása ritkábban és kisebb amplitúdóval jelentkezik. Hosszabb távon pedig ez a szerep (még ha kevésbé látványos is) jóval jelentősebb is lehet, mint az, hogy tömegszaporodások esetén bolyaik körül kisebb-nagyobb területen megakadályozzák a jelentősebb lomb-, illetve tűvesztést.

Wellenstein (1980) összegzi az erdei vöröshangyák pozitív és negatív erdővédelmi hatásait. Megállapítja, hogy összességében az erdei vöröshangyák mindenképpen „hasznos és védendő” erdei rovarok. Ezt a megállapítást erősíti meg Hartner (1994) is.

Az 1. táblázatban összefoglaljuk azokat az irodalmi forrásokat, amelyek az erdei vöröshangyák által fogyasztott, erdővédelmi jelentőségű fajokat említik. Számos forrásban nem konkrét hangyafajra, hanem mint erdei vöröshangya csoportra, valamint nem fafajokra, hanem csak nemzetségekre hivatkoznak a szerzők, ezért került a táblázatban is ilyen módon közlésre.

1. táblázat: Néhány erdővédelmi jelentőségű herbivor rovarfaj hangya ragadozói szakirodalom alapján

Rend	Család	Zsákmány	Hangya faj	Fafaj	Stádium	Forrás
Hymenoptera	Diprionidae	<i>Diprion pini</i>	<i>F. poly</i>	<i>Pinus</i>	L	1, 2, 3
		<i>Gilpinia frutetorum</i>	<i>F.r. gr</i>		L	3
		<i>Gilpinia pallida</i>	<i>F.r. gr</i>		L	3
		<i>Neodiprion sertifer</i>	<i>F.r.</i>	<i>Pinus</i>	L	4, 5
			<i>F.r. gr</i>	<i>Pinus</i>	L	6
	Pamphiliidae	<i>Cephalcia abietis</i>	<i>F. poly</i>	<i>Picea</i>	L, I	7
		<i>Neurotoma flaviventris</i>	<i>F.r. gr</i>		L	3
		<i>Pachynematus scutellatus</i>	<i>F.r. gr</i>	<i>Larix</i>	L	8
		<i>Pristiphora abietina</i>	<i>F.r. gr</i>	<i>Picea</i>	L, B	9, 10, 11
			<i>F. poly</i>	<i>Picea</i>	L	12
Lepidoptera	Coleophoridae	<i>Coleophora laricella</i>	<i>F. lug</i>	<i>Larix</i>	B, I	13
			<i>F. nigr</i>	<i>Larix</i>	L	14
	Erebidae	<i>Calliteara pudibunda</i>	<i>F. poly</i>	<i>Fagus</i>	L	15
		<i>Lymantria dispar</i>	<i>F. poly</i>	<i>Quercus</i>	L	16
			<i>F.r. gr</i>	<i>Quercus</i>	L	17
		<i>Lymantria monacha</i>	<i>F.r. gr</i>	<i>Picea, Pinus</i>	B	7, 18
			<i>F. poly</i>			16
	Geometridae	<i>Bupalus piniarius</i>	<i>F. poly</i>	<i>Pinus</i>	L, B, I	3, 16, 19, 20
		<i>Entephria caesiata</i>	<i>F.r. gr</i>		L	21
		<i>Epirrita autumnata</i>	<i>F. aqu</i>	<i>Betula</i>	L	22,23,24,25,26
			<i>F.r. gr</i>	<i>Betula</i>	L	27
		<i>Operophtera brumata</i>	<i>F.r. gr</i>		L	28, 29, 30
	Lasiocampidae	<i>Dendrolimus pini</i>	<i>F.r. gr</i>	<i>Pinus</i>	L	20, 31
	Noctuidae	<i>Panolis flammea</i>	<i>F.r. gr</i>	<i>Pinus</i>	L, I	7,15,32,33,34
	Notodontidae	<i>Thaumetopoea pityocampa</i>	<i>F.r.</i>	<i>Pinus</i>	I	13,35
	Tortricidae	<i>Tortrix viridana</i>	<i>F.r. gr</i>	<i>Quercus</i>	L	36,37,38,39
Coleoptera	Curculionidae	<i>Dendroctonus micans</i>	<i>F. r.</i>	<i>Picea</i>	I	40
		<i>Orthotomicus erosus</i>				
		<i>Ips sexdentatus</i>				
		<i>Ips typographus</i>				

Rövidítések: *F. poly*- *Formica polyctena*; *F. r. gr*- *Formica rufa* group; *F. r.*- *Formica rufa*; *F. lug*- *Formica lugubris*; *F. nigr*- *Formica nigricans*; *F. aqu*- *Formica aquilonia*

Stádiumok rövidítései: L-lárva, B-báb; I-imágó

A hivatkozott irodalmi források rövidítései: 1: Goesswald 1940; 2: Wellenstein 1954; 3: Eidmann 1926; 4: Bruns 1954; 5: Bruns 1958; 6: Egger 1990; 7: Wellenstein 1957; 8: Voute 1951; 9: Bruns és Schrader 1955; 10: Kolonits 1968; 11: Lindstedt és mtsai 2006; 12: Kaitaniemi és mtsai 2007; 13: Pavan 1961; 14: Schwenke 1957; 15: Zobelein 1957; 16: Wellenstein 1959; 17: Györfi 1957; 18: Wellenstein 1942; 19: Goesswald 1941; 20: Goesswald 1951; 21: Linnaluoto és Koponen 1980; 22: Laine és Niemelä 1980; 23: Niemelä és Laine 1986; 24: Karhu 1998; 25: Punttila és mtsai 2004; 26: Karhu és Neuvonen 1998; 27: Riihimäki és mtsai 2005; 28: Rust 1958; 29: Skinner 1980; 30: Skinner és Whittaker 1981; 31: Weckwerth 1952; 32: Behrndt 1933; 33: Behrndt 1934; 34: Sindensberger és Marcus 1937; 35: Pavan 1951; 36: Koenig 1956; 37: Goesswald 1958; 38: Otto 1958; 39: Otto 1959; 40: Cilbircioğlu és Ünal 2012.

3.6. A hangyák és levéltetvek közti mutualizmus

A hangyák legismertebb mutualista kapcsolata a Hemiptera fajokkal alakult ki. Erdővédelmi szempontból különösen fontos az erdei vöröshangyák és a levél-, valamint kéregtetvek együttélése. Bár a hangyák ritkán fogyasztják el ezeket a rovarokat (Skinner 1980), mézharmatukat rendszeresen hasznosítják (Way és Khoo 1992). Ez a kapcsolat kölcsönösen előnyös (Way 1963): a hangyák védelmet nyújtanak a növénytetveknek, ezáltal közvetetten a növényeknek is (Hölldobler és Wilson 1990, Schmutterer 1956, Beattie 1985). Emellett a mézharmat eltávolításával higiéniai szerepet is betöltenek, megelőzve a kórokozók elszaporodását (Nielsen és mtsai 2009). A közelmúlt kutatásai szerint a *F. rufa* csoport egyes fajai (*F. polycтена*, *F. pratensis*, *F. rufa*) képesek felismerni és eltávolítani a *Beauveria bassiana* (Vuillemin, 1912) gombával fertőzött levéltetveket, így gátolva a fertőzések terjedését (Novgorodova és Kryukov 2017). Egyes levéltetűfajok még ürülékük eltávolítására is a hangyák segítségére szorulnak (Györfi 1957).

Az erdei vöröshangyák és a levéltetvek kapcsolatának a fák egészségére és növekedésére gyakorolt hatásának eredője igen sok tényezőtől függ, ezért nem lehet általános érvényűen kijelenteni, hogy ez a hatás pozitív vagy negatív (Whittaker és Warrington 1985b, Mahdi és Whittaker 1993). Kilpeläinen és mtsai (2009) a *Formica rufa* csoport és *Cinara* fajok hatását vizsgálta különböző korú (5, 30, 60 és 100 éves) közönséges lucfenyő állományokban, ahol kizárólag a 30 éves állománynál mutatták ki, hogy a fenyők átmérője kisebb volt a látogatott fákon. A 60 és 100 éves állományok esetében nem tapasztaltak számottevő különbséget. A tűlevelű fák esetében számos publikáció született arról, hogy a hangyák jelenlétében a fák növekedése lelassul (Adlung 1966, Rosengren és Sundström 1991, Wellenstein 1980, Smith és Schowalter 2001, Kilpeläinen és mtsai 2009).

Mahdi és Whittaker (1993) vizsgálatai alapján a hangyák jelenléte pozitív irányban befolyásolhatja a fák hajtásainak növekedését a levélvesztés csökkenésének köszönhetően. Sok esetben ugyanis az erdei vöröshangyák (*F. rufa*) lombfogyasztók elleni védelme kompenzálja a levéltetvek hátrányos hatását a növényekre, sőt az állandóan a lombkoronában tartózkodó hangyák a különböző rovarfajok tömegszaporodásakor fellépő tarrágást is képesek megakadályozni.

A *F. rufa* által gondozott levéltetvek mézharmat termelése jóval magasabb, mint a nem gondozott levéltetveké. A sörtés juhar levéltetű (*Periphyllus testudinaceus* Fernie, 1852) például a *F. rufa* jelenlétében a nem gondozott levéltetvek mézharmat mennyiségének akár többszörösét is képes produkálni (Warrington és Whittaker 1985a). A hangyák védelme a

levéltetvek számát is megnöveli, a *Symydobius oblongus* (von Heyden, 1837) egyedszáma például 82-szer magasabb azokon a nyírfákon, amelyeken *F. lugubris* hangyák is tartózkodnak (Fowler és MacGarvin 1985). A hangyák által elfogyasztott mézharmat mennyisége többféle módszerrel számszerűsíthető: a hangyák közti testtömeg különbségek mérésével, vagy pedig a hangyák gyomrának óvatos megnyomásával visszajuttatott mézharmat mérésével (Domisch 2009, Gibb és Johansson 2010, Johansson és Gibb 2012). A szakirodalomban igen különböző adatok találhatók azzal kapcsolatban, hogy az erdei vöröshangyák mekkora mennyiségű mézharmatot fogyasztanak (Domisch és mtsai 2016). A levéltetvek által termelt mézharmat minőségére hatással vannak az olyan antropogén hatások, mint például a tarvágás. Amennyiben nem áll rendelkezésre a hangyák számára megfelelő mennyiségű és minőségű táplálék (mézharmat) egy ilyen beavatkozás miatt, akkor ez hozzájárulhat a fészkek méretének és egyedszámának csökkenéséhez (Johansson és Gibb 2012).

Mahdi és Whittaker (1993) vizsgálata alapján a különböző levélfogyasztó rovarok által előidézett levélrágás hatszor nagyobb az erdei vöröshangyák (*F. rufa*) által nem látogatott fákon, mint azokon, amelyeken megfigyelhetők hangyák és levéltetvek is. Közöséges nyír csemeték is vizsgálat alá kerültek, és a hangyák által látogatott csemeték hajtásainak növekedése jóval nagyobb volt, mint a nem látogatott csemeték esetében.

Whittaker és Warrington (1985b) hegyi juhar esetében vizsgálta hangyák és lombfogyasztó rovarok mennyiségének hatását a fák növekedésére. Azt tapasztalták, hogy a *F. rufa* hangyák által nem látogatott fák átmérőjének a növekedése 35-47%-kal kisebb volt, mint azoknak, amelyeken rendszeresen megfigyelhetők voltak a hangyák. Csemeték esetében is tapasztalt eltéréseket. A vizsgálat mindhárom évében kisebb herbivor nyomás érte a látogatott csemetéket, és jóval nagyobb volt a súlyuk és a friss hajtásaik mérete is, mint a nem látogatottaknak.

Az imént felsorolt vizsgálatokból egyértelműen látszik, hogy sok esetben ellentmondó eredmények születtek a kutatások során, ezért mindenképpen érdemes lenne további vizsgálatokat is elvégezni.

3.7. Az erdei vöröshangyák, mint gerinces állatok táplálékai

Általánosan elfogadott, hogy a rowarevő énekesmadarak többsége nem fogyaszt hangyákat. Ennek oka egyrészt a kis méretükből adódó alacsony tápérték, másrészt a

hangyasav miatti kellemetlen ízük (Herrera 1984). Ugyan nem minden hangyának van sava, a kétbűtykösök (pl. *Myrmica* fajok) általában fullánkkal rendelkeznek.

Ennek ellenére néhány faj étrendjében jelentős szerepet töltenek be. Ismert hangyaspecialista például a zöld küllő (*Picus viridis* Linnaeus, 1758), amely számos hangyafajt fogyaszt, köztük a *Formica pratensis* fajt is (Csiki 1905). Skandináv vizsgálatok szerint nyáron főként *Serviformica* fajok, télen pedig a *Formica rufa* csoportba tartozó hangyák dominálnak táplálékában (Rolstad és mtsai 2000). A hamvas küllő (*Picus canus* Gmelin, 1788) ritkábban fogyaszt hangyákat, de télen ez a faj is bolyokat bont fel élelemszerzés céljából (Kalotás 2014).

A nyaktekercs (*Jynx torquilla* Linnaeus, 1758) táplálékának is döntő részét hangyák teszik ki (Herman 1901, Herrera 1984). Számára különösen fontos a megfelelő fészkelőhely és a talajlakó hangyák jelenléte, így elsősorban mozaikos, részben nyílt talajfelszínű élőhelyeket részesít előnyben (Mermod és mtsai 2009, Coudrain és mtsai 2010).

Az erdei kétéltűek – például a gyepi béka (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758), az erdei béka (*Rana dalmatina* Fitzinger, 1839) és a barna varangy (*Bufo bufo* Laurenti, 1768) – generalista táplálkozásuk részeként szintén fogyasztanak hangyákat.

Az emlősök közül a borz (*Meles meles* Linnaeus, 1758) és a vaddisznó (*Sus scrofa* Linnaeus, 1758) gyakran túrják szét a hangyabolyokat élelem után kutatva, utóbbi elleni védelem az egyik fontos cél a bolyok megóvásában. Érdekesség, hogy a barnamedve (*Ursus arctos* Linnaeus, 1758) is fogyaszt hangyákat (Swenson és mtsai 1999, Frank és mtsai 2015). A hangyafogyasztás mértéke eltérő: a szlovén bükkösökben kisebb, míg a svéd fenyvesekben nagyobb, ami az eltérő hangyafaunával magyarázható (Große és mtsai 2003). Ez a jelenség Észak-Amerikában is ismert (Noyce és mtsai 1997, Mattson 2001).

3.8. Az erdei vöröshangyák hatása a talajra és a talajfaunára

Az erdei hangyák fontos szerepet játszanak a talaj tápanyag-körforgásában, a talajjavításban és a szerves anyagok lebontásában is (Gotwald 1986). Föld alatti járataik építésével fellazítják, szellőztetik és keverik a talajt, ezáltal javítják annak szerkezetét. A mérsékelt égövön ez az átforgató tevékenység sok esetben még a földigiliszták hasonló hatásán is túlmutat (Seifert 1996). Egyes hangyafajok a fák tuskóit megrágva elősegítik azok gyorsabb lebomlását és beépülését a talaj tápanyag-körforgásába. Fészeképítésük még a sziklás területek begyepesedését is előmozdíthatja (Györfi 1957).

Az erdei vöröshangyák a fészkek környezetében tápanyagban gazdagítják a talajt. A hangyatelemek, a tárolt élelmiszerek és az előregedő fészkekanyag mind jelentős mennyiségű szerves tápanyagot tartalmaz, ami ezekben a területekben koncentrálódik. Ennek hatására a fészkek közelében élő fák jobb kondícióban vannak, leveleiket kevésbé hullatják, mivel képesek hasznosítani ezeket az extra tápanyagforrásokat (Karhu 1998). A hangyabolyok és azok környezete kémiai összetételében is különbségek mutathatók ki (Jílková 2011). A magasabb tápanyagtartalom és hőmérséklet miatt a boly belsejében gyorsabb bomlási folyamatok zajlanak, fokozott a szén-dioxid termelődés, valamint nő a mineralizáció mértéke és a tápanyagok hozzáférhetősége is (Frouz és mtsai 2016).

Ugyanakkor Laakso és Setälä (2000) vizsgálatai arra utalnak, hogy ezek a kedvező hatások nagyrészt a boly belsejére korlátozódnak. Sőt, mivel a hangyák a tápanyagokat a fészkekbe szállítják, a környező talaj akár szegényesebbé is válhat ezen anyagokban.

A *Formica aquilonia* faj azonban negatív hatással lehet a talajon élő rovarpopulációkra, például a futóbogarakra (Carabidae) is (Cherix és Bourne 1980, Laakso és Setälä 1998, Laakso 1999). Duma (2003) szerint a *F. rufa* jelenléte jelentősen befolyásolja a talaj gerinctelen faunáját – csökkenti egyedszámukat, így más rovarfajok is meg tudnak maradni a hangyák mellett. Laakso (1997) arról számolt be, hogy a *F. aquilonia* jelenlétében csökkent az olyan talajlakó állatok száma, mint a pókok (Araneae) és kaszáspókok (*Opiliones*), és ezen bolyok környezetében hétszer gyakrabban fordultak elő, mint távolabb. Ez valószínűleg a fészkek körüli tápanyag-felhalmozódással magyarázható. Érdekes módon a *Dendrobaena octaedra* (Savigny, 1826) nevű földigiliszták száma 54%-kal csökkent azon területeken, ahonnan eltávolították a hangyafészkeket (Laakso és Setälä 2000).

3.9. Az erdei vöröshangyák szerepe a magok terjesztésében

A hangyák által begyűjtött és elszállított magvak burka rendszerint gazdag tápanyagokban. Egyes növényfajok magvai ún. elaioszómával – más néven „olajtestecskékkel” vagy közismertebben „hangyakaláccsal” – rendelkeznek, amit a hangyák elfogyaszthatnak anélkül, hogy magát a szaporító részt károsítanák. Ez az olajtest a növény „jutalma” a hangyáknak a magok terjesztéséért. Az ilyen kölcsönhatás jellemzően aszimmetrikus, mivel a hangyák nem specializálódnak egy-egy növényfajra, hanem általános gyűjtőként viselkednek (Abrahamson 1989). Vagyis bármilyen olyan magot összegyűjtenek, amely elég kicsi ahhoz, hogy elszállítható legyen, és egyben tápanyagforrásként is szolgál.

Becslések szerint a közép-európai lombos erdőkben élő lágyszárú növényfajok körülbelül 50%-ánál a hangyák kisebb-nagyobb mértékben hozzájárulnak a magok terjedéséhez (Abrahamson 1989). Gösswald (1951) megfigyelései alapján egyetlen vöröshangya kolónia évente nagyjából 30 000 magot gyűjt össze és tárol el. Egy tölgyes erdőben körülbelül 80, míg egy bükkösben 45 különböző növényfaj magját képesek így „elvetni” a hangyák.

3.10. A hangyakolóniákhoz kötődő mirmekofil ízeltlábúak

A hangyák kolóniáihoz, illetve fészkeihez fajgazdag, mirmekofil („hangyavendég” vagy „hangyakedvelő”) ízeltlábú közösségek kötődnek, amiknek hangyákkal való együttélése sajátos interakciókon keresztül valósul meg. A hangyafészkekhez kötődő mirmekofil együttes fajgazdagsága vonatkozásában az erdei vöröshangyák nagyméretű bolyai kiemelkedőek. Parmentier és munkatársai (2014) 125 obligát mirmekofil fajt, köztük 52 bogarat, 15 hártvásszárnyút, 10 kétszárnyút, 7 félfedelesszárnyút és 36 pókszabásút (ebből 28 atka) említenek. A mirmekofil bogarak tipikus példái a *Clytra* levélbogarak (2. ábra). A gyakoribb *C. laeviuscula* (Ratzeburg, 1867) kifejlett egyedei füzeken, a ritkább *C. quadripunctata*é (Linnaeus, 1758) pedig tölgyeken táplálkoznak. A nőstények petéiket a hangyabolyok, illetve hangyajáratok közelébe rakják le. Ezeket a hangyák a bolyokba szállítják, ahol a kikelő lárvák szerves maradékokon táplálkoznak (Erber 1988, Merkl és Vig 2009). A lárvák saját testváladékaikból és talajszemcsékből védőköpenyt készítenek, ami megóvjá őket a hangyák rágóitól.



2. ábra: *Clytra laeviuscula* levélbogár, egy tipikus mirmekofil bogárfaj (Forrás: SOE ERTI EVO)



3. ábra: A rezes virágbogár gyakori faj a hangyabolyokban (Forrás: SOE ERTI EVO)

A rezes virágbogár (*Potosia cuprea* Fabricius, 1775) (3. ábra) nőtényei gyakran petéznek hangyabolyok közelébe, így lárváik is rendre megtalálhatók hangyabolyokban, illetve a hangyák által kihordott szerves törmelék („hangya szemétdomb”) alatt (Micó és Galante 2003).

Az egyenesszárnnyúak rendjében unikális család a hangyásztücsköké (Orthoptera: Myrmecophilidae) (Franc és mtsai 2015). Táplálékszerzésük során, obligát módon kötődnek a hangyákhoz, azok nélkül hosszabb ideig nem képesek élni. Életmódjuk tulajdonképpen egyfajta kleptoparazitizmusként definiálható. A *Myrmecophilus acervorum* (Panzer, 1799) a hangyák testéről nyalogatja le a váladékot, illetve hangyák szájából is elfogyasztja a más hangyáknak szánt táplálékot. Időnként hangyapetéket és lárvákat is eszik. Egyik bolyból a másikba gyalogolva, a hangyacsapások feromon jelzéseit követve jut át. Magyarországi viszonylatban a *Formica* fajokat részesíti előnyben (Nagy és mtsai 1998).

3.11. Tölgy gubacsok, mint erdei hangyák jelentős mikrohabitatjai

A tölgyek rendkívül gazdag rovarközösségek élőhelyei, és Európában több mint 100 gubacsdarázsfajnak (Hymenoptera: Cynipidae) adnak otthont (Csóka és mtsai 2005, Melika 2006). Néhány hangyafaj kolóniai speciális mikrohabitatokban, például lyukas makkokban (Mitrus 2019) és gubacsokban telepsznek meg. Az Európában előforduló Cynipidae gubacsok hangyalakásként betöltött szerepéről meglehetősen kevés adat áll rendelkezésre. Schmitz 1950-ben *Andricus quercustozae* (Bosc, 1792) gubacsban talált *Dolichoderus quadripunctatus* (Linnaeus, 1771), *Colobopsis truncata* (Spinola, 1808) és *Temnothorax* hangyafajokat, majd később, Torossian 1971-ben *A. quercustozae* és *Andricus kollari* (Hartig, 1843) gubacsokban található rovarok vizsgálata során 10 hangyafajt figyelt meg. Ezeket a gubacsokat a talajtól való távolság alapján is csoportosította. Vizsgálatában szerepeltek olyan fajok, amelyek kizárólag talajon lévő gubacsokat foglaltak el (pl.: *Lasius niger* (Linnaeus, 1758), *Aphaenogaster subterranea* (Latreille, 1798), az általa vizsgált többi faj viszont a talajon és a fán lévő és különböző magasságokban megtalálható gubacsokban is egyaránt előfordult (pl.: *D. quadripunctatus*, *Camponotus fallax* (Nylander, 1856), *C. truncata*). Spanyolországban 13 hangyafajt talált Espadaler és Nieves-Aldrey (1983), amik tölgyön előforduló gubacsokat használnak. Magyarországon Fürjes-Mikó és munkatársai (2020) végeztek a témával kapcsolatos vizsgálatokat. A trópusi területekről is származik néhány szakirodalom. Brazíliában egy zsizsikfaj okozta gubacsban a kirepülés után, elsősorban a fán maradt

gubacsoknak csaknem felét 18 hangyafaj foglalta el. A 18 fajból 14 kizárólag a fán lévő gubacsban fordult elő, 4 pedig a talajon és a fán lévő gubacsban is. Az összes 56 hangyakolóniából 46 volt fán, a többi a földön (Craig és mtsai 1991). Szintén Brazíliában figyelték meg, hogy jellemzően a legnagyobb méretű *Apion* (Coleoptera, Curculionidae) gubacsokat 7 hangyafaj foglalta el (Araújo és mtsai 1995).

Giannetti és munkatársai (2025) olaszországi vizsgálatuk során arra az eredményre jutottak, hogy a *Aphelonyx cerricola* (Giraud, 1859) gubacs faj üres gubacsait a *C. truncata* és *Crematogaster scutellaris* (Olivier, 1792) hangyafajok kolonizálják. A *C. truncata* idősebb, már üreges gubacsokkal kapcsolatos preferenciáját azzal magyarázzák, hogy ennek a hangyafajnak az állkapcsa kevésbé alkalmas a tömör gubacsokban való üreg rágására.

A hangyák és a gubacsok közti kapcsolat több módon is létrejöhet. A hangyák a gubacsképző rovarokkal szemben viselkedhetnek predátorként, „társbérlőként”, vagy a gubacsot okozó rovar távozása után a gubacsba költözve kolóniát alapíthatnak. Vannak olyan gubacs fajok, amelyek a hangyák számára vonzó nektárt választanak ki, és ezért a táplálékért cserébe a hangyák védelmezik azt. Ezzel kapcsolatos vizsgálatokat Abe (1988, 1992), Washburn (1984), Seibert (1993), Fernandes és munkatársai (1999), Inouye és Agrawal (2004), valamint Nicholls és munkatársai (2017) végeztek.

A gubacsok hangyák általi elfoglalása legtöbb esetben a gubacsból való rovarok kirepülése után történik (Wheeler 1910, Mani 1964, Craig és mtsai 1991), mivel a hangyák legkönnyebben a darazsak kirepülési nyílásán keresztül tudnak bejutni a gubacs belsejébe. A gubacsok vastag fala és kemény külső rétege védelmet nyújt a hangyák számára (Stone és Schönrogge 2003, Csóka és mtsai 2005, Bailey és mtsai 2009). Néhány hangyafaj kis kolóniákat és fészkeket alakít ki, néhány pedig csak a kolonizálás elő szakaszában használja a gubacsokat (Wheeler 1910). Léteznek ún. szatellit kolóniák is, amely egy olyan jelenség, amikor egy hangyaboly nem egyetlen fészket használ, hanem több, egymástól elkülönülő, de a fő kolóniához tartozó fészket is fenntart. Ezek a szatellit fészkek általában a fő fészkek közelében helyezkednek el, és a dolgozók a szaporodás, táplálkozás, vagy védekezés céljából használják őket (Landa és Tullock 2003). Feltételezhető, hogy a gubacsokban ilyen szatellit kolóniák is előfordulnak. Elsősorban a gubacs keménysége és a klimatikus tényezők befolyásolják a gubacs elfoglalását, azonban jellemzően a nagyobb méretű gubacsokban találhatók meg a kolóniák (Craig és mtsai 1991). Néhány faj képes arra is, hogy a gubacsok belsejét kirágva megváltoztassák igényeiknek megfelelően (Fernandes és mtsai 1999). A kolónia mérete legtöbb esetben a gubacsok méretével is összefüggésben van.

A gubacsok vagy a fán, vagy a földre hullva szolgálhatnak lakóhelyként, a fán található gubacsok azonban számos előnnyel bírhatnak a földre hullottakkal szemben. Amennyiben a gubacs táplálékforrás, úgy leginkább még a fán lévő állapotában alkalmas fogyasztásra, mert a földre hullva száradni és bomlani kezd. A gubacs menedékként is szolgálhat, a fán lévő gubacsban azonban teljesen más a mikroklíma, mint a földre hullottakéban, továbbá a földön található gubacs könnyebben elérhető az ellenség számára is. Ezért bizonyos hangyafajok kizárólag fán található gubacsokat foglalnak el, majd a gubacs földre hullása után elhagyják azokat (Craig és mtsai 1991). Araújo és munkatársai (1995) szerint a fán található gubacsok talajtól való távolsága közt nincs összefüggés, azonban Torossian (1971a) vizsgálatai alapján a hangyák számára leginkább preferált magasság a 2 m, annál magasabban csökken a hangyák által elfoglalt gubacsok száma.

3.12. A hangyák és madarak közti interakció, a „hangyáztatás”

Számos megfigyelés és kutatási eredmény támasztja alá, hogy bizonyos madárfajok és hangyák között egy meglehetősen sajátos, kommenzalista (azaz egyoldalúan előnyös, de a másik fél számára nem káros) kapcsolat alakult ki, amelyet a szakirodalomban „hangyáztatásnak”, vagy „hangyázásnak” neveznek. Ez a különös viselkedés abból áll, hogy egyes madarak – úgy tűnik, szándékosan – hangyákat juttatnak (engednek) a tollazatukba. A kutatók feltételezése szerint ennek több célja is lehet: egyrészt a madarak így próbálhatnak megszabadulni a tollazatukban élő parazitáktól, például atkáktól vagy tetvektől; másrészt a tollak ápolását is szolgálhatja ez a módszer. Emellett a vedlés során fellépő bőrirritáció csökkentésére is alkalmas lehet, illetve a hangyák által kibocsátott hangyasavnak köszönhetően segíthet a gombás és bakteriális fertőzések megelőzésében, illetve csökkentésében is (Revis és Waller 2004, Wiles és McAllister 2011, Morozov 2015).

A hangyasav hatása nem rövid életű: bizonyítottan akár 12 órán keresztül is megmaradhat a tollakon (Kelso és Nice 1963), így a madarak hosszabb távon is élvezhetik ennek előnyeit. A hangyáztatás viselkedése kétféle módon figyelhető meg: aktív és passzív formában (Hauser 1964, Morozov 2015). Aktív hangyáztatásról akkor beszélünk, amikor a madár saját maga, csőrével felveszi a hangyákat, majd azokat szándékosan a szárnya, hát- és hasoldali tollai közé helyezi. Ezzel szemben a passzív hangyáztatás során a madár egyszerűen beleül egy hangyabolyba vagy annak közelébe, miközben tollait szélesre tárja, és hagyja, hogy a hangyák önállóan másszanak fel a testére (Hauser 1964, Rózsa 2003).

A különböző madárfajok eltérő módon végzik ezt a viselkedést: például a seregély (*Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758) főként aktív módon hangyáztat, míg a szajkó (*Garrulus glandarius* Linnaeus, 1758) elsősorban passzívan teszi ugyanezt (Rózsa 2003). Ezt a viselkedési formát eddig több mint 200 madárfajnál dokumentálták, amelyek közül a legtöbb a verébalakúak (Passeriformes) rendjébe tartozik. A fentebb említett fajokon túl hangyáztatást figyeltek meg például a mezei pacsirtánál (*Alauda arvensis* Linnaeus, 1758), a búbos bankánál (*Upupa epops* Linnaeus, 1758) (Kelso és Nice 1963), valamint bizonyos varjúfajoknál is (Hendricks és Norment 2015).

Nemcsak madarak élnek ezzel a különleges módszerrel: megfigyelések szerint az észak-amerikai szürke mókus (*Sciurus carolinensis* Gmelin, 1788), illetve az európai sün (*Erinaceus europaeus* Linnaeus, 1758) is alkalmazza a hangyákat hasonló célból (Hauser 1964). Mindez arra utal, hogy a hangyasav és a hangyák viselkedése olyan evolúciós lehetőséget kínál, amelyet több, egymástól távol álló állatcsoport is képes volt hasznosítani saját jólétének szolgálatában.

3.13. Az erdei vöröshangyák védelme

Összességében kijelenthető, hogy az erdei vöröshangyák szerepe kimagasló az erdei ökoszisztémákban, azonban az erdei vöröshangyafajok egyre inkább veszélybe kerülnek. Ennek oka több tényezőre is visszavezethető. Korábban a hangyakereskedelem jelentett veszélyt rájuk, a hangyák és fészük gyűjtése évszázadokra nyúlik vissza. „Egy kis hangyaszesz, alom, vagy pedig a szedett tojásért kapható néhány fillér a pusztítás magyarázata...” A hangyatojást (a hangyák bábja) a halak és madarak etetésére használták, ami jó kereseti forrásként szolgált (Rösler 1941).

Manapság azonban okkal feltételezhető, hogy az éghajlatváltozás okozta élőhely-megszűnés, az egyre intenzívebb erdőgazdálkodás az erdei vöröshangyákra is negatív hatással van. Hollandiában az intenzív gazdálkodás miatt az erdei vöröshangya bolyok száma csökkenésnek indult (Van Buggenum 2022). Mabelis és Korczyńska (2016) is beszámolt arról, hogy a mezőgazdasági területek mellett lévő erdőszélekre negatív hatással van az intenzív gazdálkodás, a hangyabolyok innen szintén eltűnnek. Belgiumban a *F. rufa* és *F. polycтена* fészkek száma több mint felére csökkent a bolyok környezetének változása miatt: a lombkorona záródott, a cserjék túlnőttek, a szomszédban található mezőgazdasági területen gazdálkodás zajlott, valamint az urbanizáció is egyre intenzívebbé vált (Dekoninck és mtsai

2010). Ugyanezt tapasztalta Çamlıtepe és Aksoy (2019) is. A Természetvédelmi Világszövetség (IUCN) vörös listáján a fajcsoport 1994-ig fenyegetett kategóriába tartozott, azonban később átsorolásra került a fenyegetettség közeli kategóriába. A listában szereplő fajokról kevés információ áll rendelkezésre, ezért nagy szükség lenne ezek kibővítésére, és felülvizsgálatára.

Míg hazánkban már az 1935. évi IV. törvénycikk az erdőkről és a természetvédelemről II. fejezetében “Az erdei kihágások meghatározása” pontban, a 258. paragrafusban is olvashattunk a hangyák védelméről, addig a többi európai államban ez a kérdéskör nem egységes. A különböző országokban eltérő módon értékelik a fajokat, másak a kockázati besorolások, valamint az adathiány nagyon gyakori. Nemzetközileg összehangolva kellene az erdei vöröshangyák védettségi státuszát meghatározni, és az erdőgazdálkodókat is bevonni, mivel az ő tevékenységük is befolyásolja az élőhelyet (Balzani és mtsai 2022).

Magyarországon a 13/2001. (V.9.) KöM rendelet 5. mellékletében találhatóak azok a fészeképítő hangyafajok, amelyeknek a fészkei védettek, eszmei értékük 50 000 Ft. Ezek a következők:

- *Formica rufa* (Erdei vöröshangya)
- *Formica polyctena* (Kis erdei vöröshangya)
- *Formica pressilabris* (Kis nyomottfejű-hangya)
- *Formica exsecta* (Nagy nyomottfejű- hangya)
- *Formica truncorum* (Pirosfejű vöröshangya)
- *Formica pratensis* (Réti vöröshangya)

Az erdei vöröshangyák megóvása összetett feladat. Számos ökoszisztéma szolgáltatást végeznek, amelyek az erdő egészségi állapotára kedvező hatással lehetnek. Azonban több évtizednek kell eltelnie, hogy megfelelő méretű telepeket hozzanak létre, és ezeket a funkciókat betöltsék (Punttila 1996). Megőrzésükhöz természetközeli erdőgazdálkodás, kíméletes erdészeti beavatkozások, és további, az erdei vöröshangyák védelmével kapcsolatos kutatások szükségesek. Ahol elkerülhetetlen a tarvágás, javasolt a hangya fészkek áttelepítése, amit több európai országban már sikeresen alkalmaznak (Sorvari és mtsai 2013). Törökországban a *Formica rufat* biológiai védekezésre használják, a bolyok áttelepítését már a 20. század első felétől végzi a Török Erdészeti Főigazgatóság. 1941 és 2018 között 12 916 fészket telepítettek át. Serttas és munkatársai (2020) olyan szoftvert fejlesztettek, amellyel előrejelezhető az áttelepítés sikeressége. Különböző élőhely paraméterek megadásával összehasonlítható a fészkek jelenlegi helyének környezete, és az a környezet, ahova szándékozzuk áttelepíteni.

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

4.1. A vizsgálati terület általános jellemzése

A kísérleti terület Észak-Magyarországon, az Északi-középhegységben, a Mátrában található. A Mátra-vidék középtáj az Északnyugati-Kárpátok része, a Kárpátok belső vulkáni vonulatának egyik tagja. A vizsgálatokat az Északi-középhegység erdészeti tájcsoporton belül a Mátra erdészeti tájon, ezen belül a Magas-Mátra kistájon végeztük.

A Mátra erdészeti táj természetföldrajzi jellemzése:

A Mátra az Északi-középhegység belső vulkáni övezetéhez tartozó, vulkáni eredetű középhegység, amely hazánk legmagasabb pontját, a Kékestetőt (1014 m) is magában foglalja. Domborzata rendkívül tagolt, nyugat–keleti gerincekkel, meredek északi és lankásabb déli lejtőkkel, valamint mély völgyekkel tagolt szerkezettel bír.

A hegység fő tömegét a középső miocén kori vulkanizmus során képződött andezit, riolit és dácit építi fel. Ezek a kiömlési kőzetek jellemzően porfíros szövetűek. Az andezit előfordulása a leggyakoribb, amelyhez jelentős ércesedés is társult (pl. Recskén cink, réz, ólom).

Az éghajlat változatos: a hegység magassági tagoltsága miatt a klimatikus viszonyok is széles skálán mozognak. Az évi középhőmérséklet a hegy lábánál $\sim 10^{\circ}\text{C}$, míg a magasabb részeken (Kékes) $\sim 5,6^{\circ}\text{C}$. A csapadék mennyisége is emelkedik a magassággal, átlagosan 700–1100 mm/év között változik. A nyári félév a csapadékosabb. A klíma a bükkös (B) és erdőssztyepp (ESZTY) típusok között váltakozik.

A hegységet több kisebb vízfolyás (Gyöngyös-, Bene-, Parádi-patak stb.) szeli át, ezek a Zagyvára és a Tarnára ömlenek. Jelentős tározók is találhatók a térségben (pl. Markazi-, Domszlói-, Csórréti-tározó).

A talajviszonyokat főként agyagbemosódásos barna erdőtalajok jellemzik, emellett előfordulnak váztalajok (meredek lejtőkön), fekete nyirok talajok (bázikus vulkáni kőzeteken), valamint a hegylábi térségekben csernozjom barna erdőtalajok is. A talajok víz- és tápanyagellátottsága változó, de több típus is alkalmas erdőgazdálkodásra.

A növényzet magassági övezetességet mutat. Alacsonyabb térszinteken cseres-kocsánytalan tölgyesek, középtájon gyertyános-tölgyesek, míg a magasabb régiókban

bükkösök az uralkodók. A legfelső zónában montán jellegű bükkösök is megjelennek, több ritka, hűvös-montán fajjal (Balogh és mtsai 2017).

A kísérleti terület részletes jellemzése:

A terület a Gyöngyössolymos 56/A, 57/B és 57/G erdőrészeket érinti (47°52'41,4"N 19°56'41,0"E), a kontroll területet pedig 125 m távolságra DK-i irányban jelöltük ki. Mindhárom erdőrészlet része a Natura 2000 hálózatnak. A Gyöngyössolymos 57/G erdőrészlet elsődleges rendeltetése kísérleti, a Soproni Egyetem Erdészeti Tudományos Intézetének Erdővédelmi Osztálya a területen 42 éve folytat egészségiállapot felmérést. Fő fafajai a kocsánytalan tölgy és cser (*Quercus cerris* L.), a második lombkoronaszintben gyertyánnal (*Carpinus betulus* L.) (4. ábra). A Gyöngyössolymos 56/A erdőrészlet természetességi állapot szerint természeteszerű erdő, a másik két terület származékerdő. A két tölgy faj egyedei a mintavételezés kezdetekor 120 évesek voltak, a gyertyánok másodlagos, természetes újulatból származnak, vegyes korúak. A területek nagysága 5-5 ha. Fekvésük délnyugati, tengerszint feletti magasságuk 550–650 m. A terület lejtése 10–15%. A terület ÉK-i részén bontásból fakadó záródáshiány tapasztalható, a többi részen spontán fakidölések voltak. Az átlagos záródásérték kb. 75%. Mindhárom terület gyertyános-tölgyes klímájú, hidrológiájuk többletvízhatástól független, talajtani besorolásuk barna erdőtalaj. A kísérleti terület kiválasztásánál fő szempont volt, hogy a területen sok hangyaboly helyezkedik el. A kontroll terület környezeti paraméterei közelítőleg ugyanazok, és a vizsgálat során igazoltuk, hogy hangyamozgás a kontroll területen nincs. A kísérleti területen hozzávetőleg 70 hangyafészek található, de ezek száma a hangyák életviteli sajátosságai és a változó környezeti tényezők miatt kisebb mértékben folyamatosan változik. A területen található hangya szuperkolónia pontos kora nem ismert, de minimum 10 éves volt a vizsgálat kezdetén.



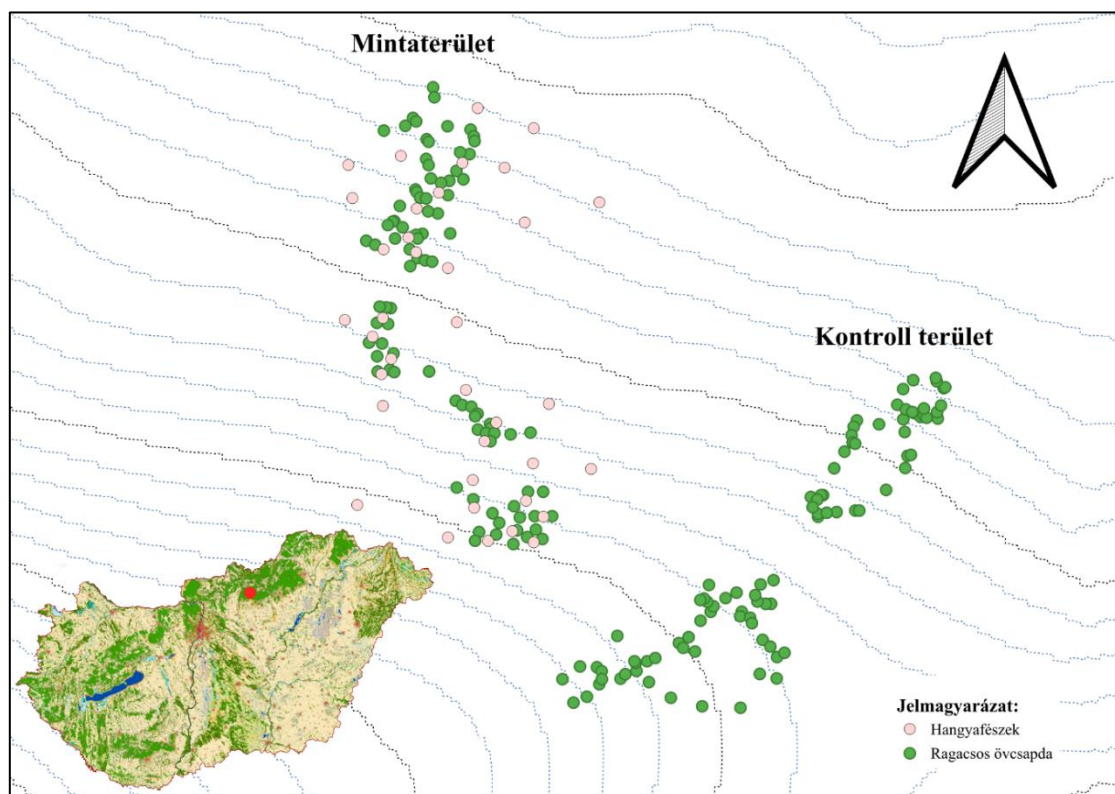
4. ábra: A vizsgálati terület jellemző állományképe (Fénykép: Fürjes-Mikó Ágnes)

4.2. A hangyák predációjának vizsgálata ragasztós övcsapdákkal

A vizsgálat során célunk az erdei vöröshangyák, elsősorban araszolók (Geometridae) egyedsűrűsége gyakorolt hatásának megfigyelése volt. A hangyák predációjának hatását fákra helyezett ragasztós övcsapdákkal vizsgáltuk, amely módszer az araszolólepkék (Lepidoptera, Geometridae) monitorozására használható (La France és Westwood 2006, Jaworski és Sukotava 2020, Eötvös és mtsai 2023). A vizsgálat során több alkalommal is igazoltuk, hogy a kontroll területen hangyamozgás nincs. Az araszolólepkék viszonylag keveset repülnek, és a röpképtelen nőtények a fatörzseken mászva közlekednek (Ambrus és Csóka 1992), így a kontroll és mintaterületen lokális populációkról beszélhetünk. A minta és kontrollterületekre 90-90 db ragasztós övcsapdát (5. ábra) helyeztünk ki a területen 3 fafajra egyenlő arányban.

A vizsgálatok 2018 és 2024 között, novembertől április közepéig zajlottak. A ragasztós övcsapdákat mellmagaságban (kb. 130–150 cm) helyeztük ki, amelyek 15 cm szélesek voltak. A vastagabb kérgű fák esetében szükséges volt a kéreg hántására (ügylve arra, hogy a háncsréteg sértetlen maradjon), hogy a lepkék ne tudjanak az övcsapda alatt áthaladni. Nem száradó ragasztóval fűjtük be a felületüket (Fytofarm, Chemstop Ecofix). A fatörzskerületek közötti eltérések kiegyenlítése érdekében az eredményeket az egy méter csapdahosszra eső,

napi átlagos egyedszámként adtuk meg. Az összes Geometridae családba tartozó egyedet kint a területen csipesszel eltávolítottuk a ragasztóból, fajra meghatároztuk és számoltuk (6. ábra). Emellett az egyéb csoportokba tartozó fajokat (Noctuidae, Microlepidoptera stb.) számoltuk, de fajra nem határoztuk. A téli és a tavaszi rajzású lepkék rajzásgörbéje unimodális eloszlású. A rajzás télen a ködös, nedvesebb, csapadékosabb idő beköszöntével, tavasszal pedig a melegebb hőmérséklettel indul. Ez lehetővé tette, hogy előre tudjuk jelezni a lepkék repülésének intenzitását. Az intenzitásnak megfelelően a csapdákat 2-7 naponta ellenőriztük. A ragasztót minden év januárjában újra kijuttattuk a csapdákra a megfelelő fogóhatás érdekében.



5. ábra: a vizsgálati terület térképe



6. ábra: Ragasztós övcsapda gyertyánon, és egy *Operophtera brumata* nőstény a csapdában (Fénykép: Fürjes-Mikó Ágnes)

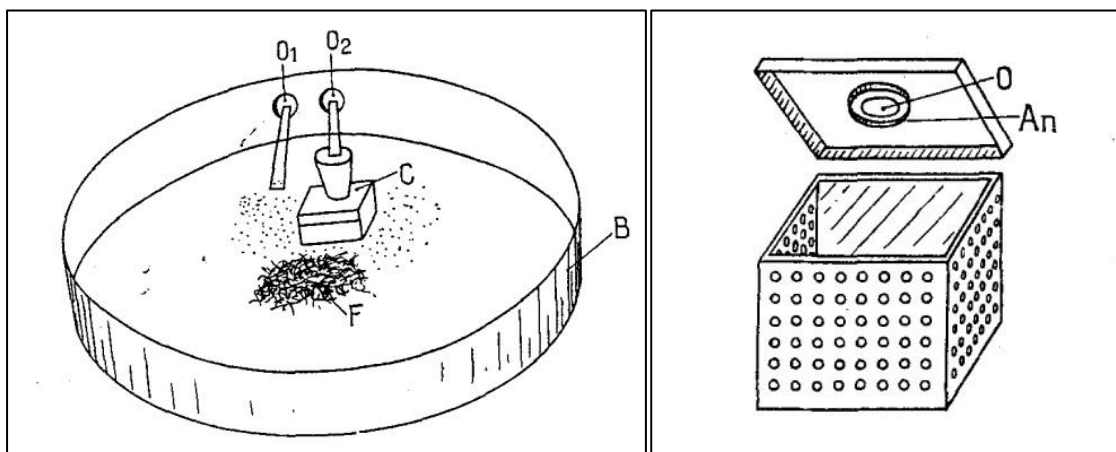
4.3. A hangyák zsákmányspektrumának vizsgálata Chauvin csapdákkal

A Chauvin csapda egy olyan speciális mintavételi eszköz, amelyet kifejezetten a hangyák – elsősorban az erdei vöröshangyák – által zsákmányolt rovarok begyűjtésére fejlesztettek ki (7. ábra). A csapdarendszert Rémy Chauvin francia entomológus dolgozta ki 1966-ban (Chauvin 1966).

A csapda működésének alapja az, hogy a vizsgált hangyaboly környezetét részlegesen elkerítjük, így a dolgozó hangyák mozgását fizikai korlátokkal irányítjuk. Ennek következtében a hangyák csak egy előre meghatározott, mesterségesen kialakított útvonalon keresztül tudnak ki- és bejutni a fészekbe. Az útvonal végén egy sötét, zárt gyűjtődoboz helyezkedik el, amely kulcsfontosságú eleme a csapdának.

A gyűjtődoboz belső tere kis átmérőjű nyílásokkal van ellátva, amelyek úgy vannak kialakítva, hogy a hangyák ezeken keresztül még éppen át tudjanak jutni, azonban csak zsákmány nélkül. Ennek következtében a hangyák kénytelenek elengedni a zsákmányt, mielőtt elhagynák a dobozt. A hátrahagyott rovarmaradványok a doboz belsejében maradnak, és ezeket később manuálisan gyűjtjük be, majd faj- vagy taxonszintű azonosításon esnek át. Ez a módszer

lehetővé teszi számunkra, hogy közvetlen módon információt nyerjünk a hangyák táplálékszerző tevékenységéről és a zsákmányállatok összetételéről.



7. ábra: A Chauvin csapda sematikus ábrája, Rémy Chauvin 1966-os cikkéből

B- hangyaboly elkerítésére szolgáló paraván; **C-**gyűjtődoboz kör alakú nyílásokkal; **F**-hangyaboly; **O₁**-kimeneti nyílás; **O₂**-bemeneti nyílás; **O**-tölcsér csatlakozása a gyűjtődobozhoz; **A_n**-gyűjtődobozon található nyílás



8. ábra: Az általunk épített Chauvin csapda (Fénykép: Fürjes-Mikó Ágnes)

Az adatgyűjtés Chauvin csapdák segítségével, Észak-Magyarországon, a Mátrában, a Gyöngyössolymos 57/B erdőrészletben, egy 125 éves kocsánytalan tölgy állományban (47,878167; 19,944722) zajlott. A csapdákat 2022-ben építettük (8. ábra) és teszteltük működésüket, és ebben az évben sor került a rendszer hibáinak és hiányosságainak javítására is.

2023-ban 3 csapdát állítottunk fel, az idényben 18 vizsgálatot végeztünk, az első vizsgálat 2023. április 12-én volt, majd időjárástól függően heti 2 alkalommal működtettük a csapdákat. 2024-ben szintén 3 csapdát állítottunk fel, ebben az évben 16 alkalommal (9. ábra).

Chauvin csapda 2023. évi mintavételezési időpontjai																											
2023. április							2023. május							2023. június							2023. július						
H	K	Sze	Cs	P	Sz	V	H	K	Sze	Cs	P	Sz	V	H	K	Sze	Cs	P	Sz	V	H	K	Sze	Cs	P	Sz	V
					1	2	1	2	3	4	5	6	7			1	2	3	4						1	2	
3	4	5	6	7	8	9	8	9	10	11	12	13	14	5	6	7	8	9	10	11	3	4	5	6	7	8	9
10	11	12	13	14	15	16	15	16	17	18	19	20	21	12	13	14	15	16	17	18	10	11	12	13	14	15	16
17	18	19	20	21	22	23	22	23	24	25	26	27	28	19	20	21	22	23	24	25	17	18	19	20	21	22	23
24	25	26	27	28	29	30	29	30	31					26	27	28	29	30			24	25	26	27	28	29	30
																					31						

Chauvin csapda 2024. évi mintavételezési időpontjai																											
2024. április							2024. május							2024. június													
H	K	Sze	Cs	P	Sz	V	H	K	Sze	Cs	P	Sz	V	H	K	Sze	Cs	P	Sz	V							
1	2	3	4	5	6	7			1	2	3	4	5						1	2							
8	9	10	11	12	13	14	6	7	8	9	10	11	12	3	4	5	6	7	8	9							
15	16	17	18	19	20	21	13	14	15	16	17	18	19	10	11	12	13	14	15	16							
22	23	24	25	26	27	28	20	21	22	23	24	25	26	17	18	19	20	21	22	23							
29	30						27	28	29	30	31			24	25	26	27	28	29	30							

9. ábra: A mintavételezések dátumai (2023, 2024)

Jelmagyarázat: sárga: csapdák kihelyezése, zöld: mintavételezések napjai

Minden alkalommal megközelítőleg azonos időpontban végeztük a vizsgálatot, a délelőtti órákban. A vizsgálatok időtartama 90 perc volt, amelyet korábbi megfigyelésünk alapján azért határoztunk meg, mert nagyjából ennyi idő után kezdik a hangyák valóban veszélyben érezni magukat, és a zsákmánygyűjtés helyett intenzív támadásba fognak.

A vizsgálatok során figyelembe vettük a környezeti tényezőket, törekedve az azonos időjárási feltételek mellett végzett mintavételre. Az erdei vöröshangyák ektoterm fajok, testük hőmérséklete a környezet hőmérsékletétől függ. Így fizikai aktivitásuk, például a zsákmányolásuk is a hőmérséklettől függ. 6,5 °C-on kezdenek el mozogni, de magas hőmérsékleten (különösen direkt napsugárzásnak kitéve) már csökken az aktivitásuk (Sedlacek és Zeman 2013). Tapasztalataink is alátámasztják ezt, csapadékos, borult, vagy hűvös időben a hangyák aktivitása jelentősen csökken, és a zsákmány bevitele teljesen megszűnhet. A vizsgálat után a zsákmányt fagyasztóban tároltuk a további vizsgálatokig. A zsákmány közt előfordult egészben található rovar is (10. ábra), de találtunk számos hiányos, darabokban behurcolt hernyókat, amelyek nem kerültek a vizsgálatba.



10. ábra: A kijelölt útvonalon haladó hangyák hernyókat szállítanak a Chauvin csapdába (Fénykép: Fürjes-Mikó Ágnes)



11. ábra: A Chauvin csapdából begyűjtött minta válogatás és határozás közben (Fénykép: Fürjes-Mikó Ágnes)

A minták a begyűjtést követően a Soproni Egyetem Erdészeti Tudományos Intézet Erdővédelmi Osztályán, Mátrafüreden kerültek feldolgozásra (11. ábra). A hernyókat Gáspár Csaba, a pókokat Szinetár Csaba, a katicabogarakat Markó Viktor, a hangyákat Csősz Sándor, továbbá az összes többi ízeltlábút Kárpáti Marcell határozta.

4.4. A hangyák hatásának vizsgálata a kocsánytalan tölgy és cser magoncok mennyiségére

A vizsgálat célja az erdő természetes regenerációs képességének felmérése volt. A vizsgálatot 2021. május végén végeztük. Ez az év egy tömeges makktermés utáni időszak volt. A vizsgálati területen (Gyöngyössolymos 56/A, 57/B és 57/G) 300 db 1x1 m-es kvadrátot jelöltünk ki a kontroll- és a mintaterületen is (12. ábra). Ebben a 300-300 kvadrátban jegyeztük fel a kocsánytalan tölgy és cser előző éves makkterméséből származó egy éves magoncainak számát. A kvadrátokat szemi-random módon helyeztük el.



12. ábra: A magoncok számlálása során alkalmazott kvadrát (Forrás: SOE ERTI EVO)

4.5. Tölgy gubacsokban élő hangyák vizsgálata

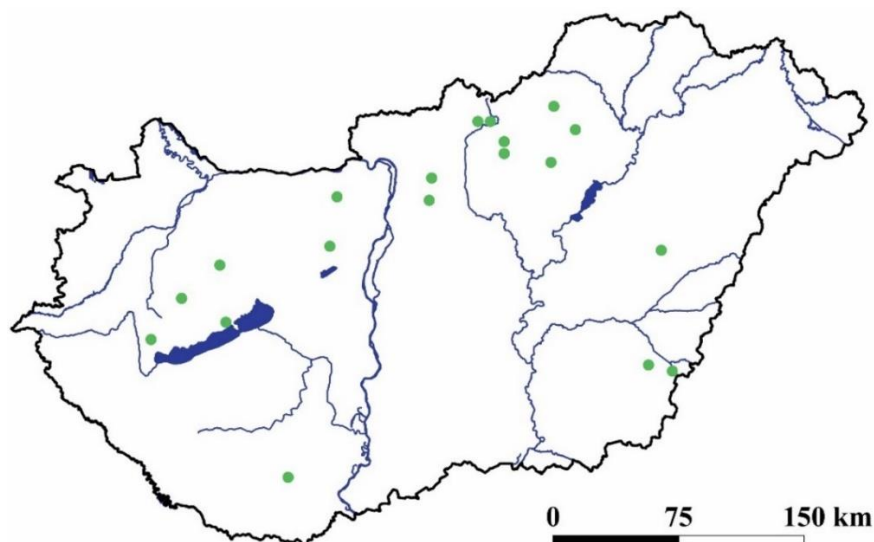
4.5.1. A gyűjtés ideje és helyszínei

A gubacsokat a következő magyarországi településekről nem szisztematikusan, a következő települések közeléből 2014, 2015 és 2016-ban gyűjtöttük: Bélapátfalva, Bélmegyer, Cserépfalu, Fövenyes, Galgamácsa, Gödöllő, Gyermely, Gyöngyös, Gyulavári, Inota, Kerecsend, Kisterenye, Lovasberény, Mátraháza, Mátrafüred, Pécs, Püspökladány, Sárospöl, Szentkút, Várpalota, Zánka (13. ábra, 2. táblázat). A gubacsok megközelítőleg 2 m magasságból kerültek begyűjtésre az *Andricus hungaricus* (Hartig, 1843), *Andricus quercuscalicis* (Burgsdorf 1783) és *Andricus kollari* kivételével, ezek a földről származnak. Az *A. hungaricus* gubacsokat kocsányos tölgyek alól, az *A. quercustozae* gubacsokat molyhos

tölgyről, az *Aphelonyx cerricola* gubacsokat cserről, míg a többi gubacsot kocsánytalan és kocsányos tölgyről vegyesen gyűjtöttük. A mintákat szelektíven gyűjtöttük, az idősebb gubacsokat választottuk ki, amelyeken látható volt kirepülési nyílás, és amely gubacsokban legnagyobb az esélye a hangyák megtelepedésének. Nem azt akartuk megtudni, hogy a gubacsokat milyen mértékben foglalják el a hangyák, hanem hogy milyen hangyafajok számára jelenthetnek bűvó-, vagy élőhelyet. Ennek megfelelően nincs adatunk arról, hogy a hangyák milyen arányban foglalnak el számukra alkalmasnak ítélt gubacsokat.

2. táblázat: A gyűjtés helyszínei, a gyűjtött gubacsfajok és a hangyák által elfoglalt gubacsok száma

Helyszín	Gubacsfaj	Hangyák által lakott gubacsok száma
Bélapátfalva	<i>Aphelonyx cerricola</i>	1
Bélmegyer	<i>A. quercuscalicis</i>	1
Cserépfalu	<i>Synophrus politus</i>	2
Fövenyes	<i>A. coronatus</i>	2
	<i>A. quercustozae</i>	8
Galgamácsa	<i>Aphelonyx cerricola</i>	1
Gödöllő	<i>A. hungaricus</i>	5
Gyermely	<i>Aphelonyx cerricola</i>	1
Gyulavári	<i>A. hungaricus</i>	1
	<i>A. quercuscalicis</i>	1
Kerecsend	<i>Aphelonyx cerricola</i>	2
Kisterenye	<i>A. hungaricus</i>	17
Lovasberény	<i>A. quercuscalicis</i>	1
Mátrafüred	<i>A. conglomeratus</i>	1
	<i>A. glutinosus</i>	4
	<i>A. kollari</i>	1
	<i>A. lignicola</i>	1
	<i>Aphelonyx cerricola</i>	2
Mátraháza	<i>A. kollari</i>	1
Pécs	<i>Aphelonyx cerricola</i>	1
Püspökladány	<i>A. hungaricus</i>	44
Sárosfő	<i>Synophrus politus</i>	2
Szentkút	<i>Aphelonyx cerricola</i>	1
Várpalota	<i>A. quercustozae</i>	60
Zánka	<i>A. quercustozae</i>	21



13. ábra: A mintagyűjtés helyszínei

4.6. Az adatfeldolgozás során alkalmazott statisztikai módszerek

Az adatok feldolgozásánál, kiértékelésénél és a statisztikai elemzéseknél Microsoft™ Office® Excel® 365 és az R program 4.3.2-es verzióját használtam (R Core Team R 2025).

4.6.1. Estimated marginal means

Az estimated marginal means (EMM), vagyis becsült marginális átlagok, olyan statisztikai mutatók, amelyeket egy adott modell alapján számítunk ki annak érdekében, hogy különböző csoportokat összehasonlítható módon tudjunk értékelni. Az EMM-ek úgy viselkednek, mint korrigált csoportátlagok: figyelembe veszik a modell többi tényezőjét (például kovariánsokat, blokkoló változókat), és ezeket kiegyenlítik vagy átlagolják. Így azt tudjuk meg, hogy egy adott tényező (pl. faj vagy kezelési mód) milyen hatással van a vizsgált eredményváltozóra, más körülmények azonosan tartása mellett. Ez a módszer különösen akkor megfelelő, ha a csoportjaink nem kiegyenlített mintanagysággal szerepelnek, vagy ha más befolyásoló tényezők is hatnak az eredményre. Az EMM-ek tehát megbízhatóbb összehasonlítást adnak, mint a nyers átlagok, mivel a csoportkülönbségeket „azonos statisztikai alapra helyezve” vizsgálják. A modellből származó EMM-eket gyakran konfidenciaintervallummal együtt adjuk meg, és statisztikai tesztekkel hasonlítjuk össze őket. Így megállapítható például, hogy két faj között szignifikáns különbség van-e egy adott válaszváltozó tekintetében, úgy, hogy közben más zavaró tényezők hatását kiszűrtük (Lenth 2024).

4.6.2. Huber súlyozású robusztus regresszió

A Huber-súlyozású robusztus regresszió egy olyan statisztikai módszer, amelyet akkor alkalmazunk, ha az adatokban kiugró értékek vannak, és ezek torzíthatják a hagyományos lineáris regressziós modell (legkisebb négyzetek módszer) eredményeit. A módszer lényege, hogy kevésbé érzékeny a szélsőséges megfigyelésekre, így megbízhatóbb becsléseket ad problémásabb adathalmazok esetén is. Ez a megközelítés Peter J. Huber nevéhez fűződik, aki olyan veszteségfüggvényt javasolt, amely rugalmasan kezeli a különböző nagyságú eltéréseket: a kisebb hibákat úgy kezeli, mint a klasszikus OLS (négyzetes súlyozással), míg a nagyobb – potenciálisan kiugró – hibákat már enyhébben, lineárisan súlyozza. Ezáltal csökkenti azok aránytalan hatását a modellre (Li 2006).

4.6.3. Kruskal-Wallis próba

A Kruskal-Wallis-próba egy nem paraméteres statisztikai módszer, amelyet akkor használunk, ha három vagy több független csoport középértékeit szeretnénk összehasonlítani, de az adatok nem felelnek meg a klasszikus (paraméteres) ANOVA feltételeinek – például, ha az adatok nem normál eloszlásúak, vagy ha a szórások nem homogének. A módszer lényege, hogy nem a nyers értékeket, hanem azok sorrendjét (rangját) vizsgálja. Az összes megfigyelést egy közös listába rendezi, sorba állítja őket, majd megnézi, hogy ezek a rangsorok hogyan oszlanak el az egyes csoportok között. Ha a csoportok valóban különböznek egymástól, akkor a rangok is szisztematikusan eltérnek. Ha viszont a rangok hasonlóan oszlanak el, akkor a csoportok közti különbség valószínűleg nem jelentős (Kruskal és Wallis 1952).

4.6.4. Welch-próba

A Welch-próba (vagy d-próba) egy statisztikai eljárás, amely annak meghatározására szolgál, hogy két egymástól független mintában szereplő valószínűségi változók középértékei eltérnek-e egymástól szignifikáns mértékben. A klasszikus kétmintás t-próba csak akkor megbízható, ha a két minta szórása hasonló. Ha ez a feltétel nem teljesül, a Welch-próba pontosabb eredményt ad, mivel korrigálja a szabadságfokot a szórások különbsége alapján (Welch 1947).

4.6.5. Klaszteranalízis

A klaszteranalízis egy feltáró adatelemzési módszer, amelynek célja az adathalmazban található megfigyelések természetes csoportjainak (klasztereknek) azonosítása. A módszer azt vizsgálja, hogy az egyes megfigyelések milyen mértékben hasonlítanak egymásra, és ezek

alapján úgy csoportosítja őket, hogy az azonos klaszterbe tartozók egymáshoz közelebb, a különböző klaszterekbe tartozók pedig egymástól távolabb helyezkedjenek el a változók terében. A klaszteranalízis során nem előre meghatározott csoportokat vizsgálunk (mint például a klasszifikációs eljárásoknál), hanem a csoportképzés maga az elemzés célja. Leggyakrabban többváltozós adatokkal dolgozik, és a megfigyelések közötti hasonlóságot vagy különbséget valamilyen távolságmérték segítségével határozza meg (Kaufman és Rousseeuw 2005).

4.6.6. Ordináció

Az ordináció többváltozós módszerek gyűjtőfogalma. A fajösszetételen alapuló halmazokat tengelyek mentén rendezi el (ter Braak 1987). Az adatponthalmazok ábrázolása két- vagy háromváltozós koordinátarendszerben történhet, úgy, hogy a pontok között megjelenő többdimenziós kapcsolatok megfigyelhetővé válnak. Az ordináció egy olyan többváltozós statisztikai módszercsalád, amelynek célja, hogy nagy dimenziójú adathalmazokat (sok változót, sok objektumot) egyszerűbb, néhány dimenziós térben ábrázoljon úgy, hogy a minták közötti mintázatok, hasonlóságok vagy különbségek jól láthatóvá váljanak. A módszer lényege, hogy komplex, sokváltozós adatokat térképez le vizuálisan értelmezhető síkra vagy térbe, ahol a minták közötti távolságok a biológiai, ökológiai vagy statisztikai különbségeiket tükrözik. Minél közelebb helyezkedik el két pont az ordinációs térképen, annál hasonlóbba egymáshoz az adott szempontból. (Pielou 1984).

4.6.7. Korrespondencia analízis

A korrespondencia analízis egy olyan statisztikai módszer, amelyet elsősorban kategóriák közötti kapcsolatok feltárására használnak. Leggyakrabban olyan táblázatokon alkalmazzák, amelyek sorai és oszlopai különböző csoportokat tartalmaznak – ezeket nevezzük kontingenciátábláknak. A módszer célja, hogy az ilyen nagy és összetett adatokat leegyszerűsítve jelenítse meg, mégpedig egy két- vagy háromdimenziós térképen, ahol a különböző kategóriák egymáshoz viszonyított helyzete jól értelmezhető (Greenacre 2007).

5. EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK

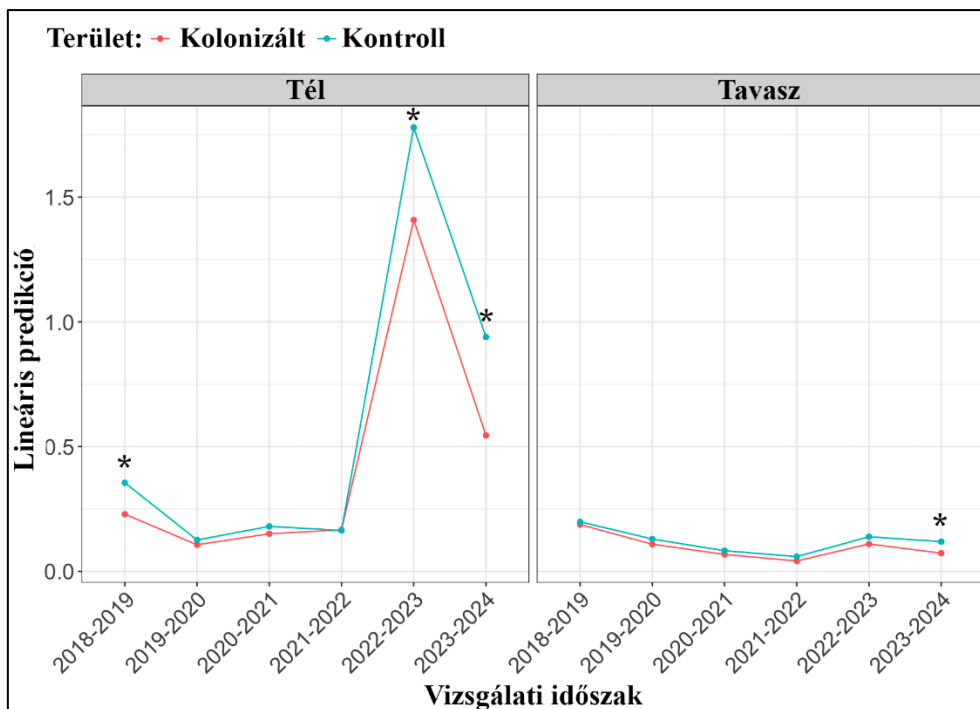
5.1. A ragasztós övcsapdákkal való vizsgálat eredményei

A fatörzskerületek közötti eltérések kiegyenlítése érdekében az eredményeket az egy méter csapdahosszra eső, napi átlagos egyedszámként adtuk meg (1. melléklet). A hat vizsgálati időszak alatt a ragadós övcsapdáinkkal 77 208 lepkét fogtunk be, amelyek közül a Geometridae család volt a domináns (71 467 egyed; 92,56%). A fennmaradó fogások a Microlepidoptera (3347), a Noctuidae (2391), valamint elhanyagolható számú Notodontidae (2) és Erebidae (1) egyedekből álltak.

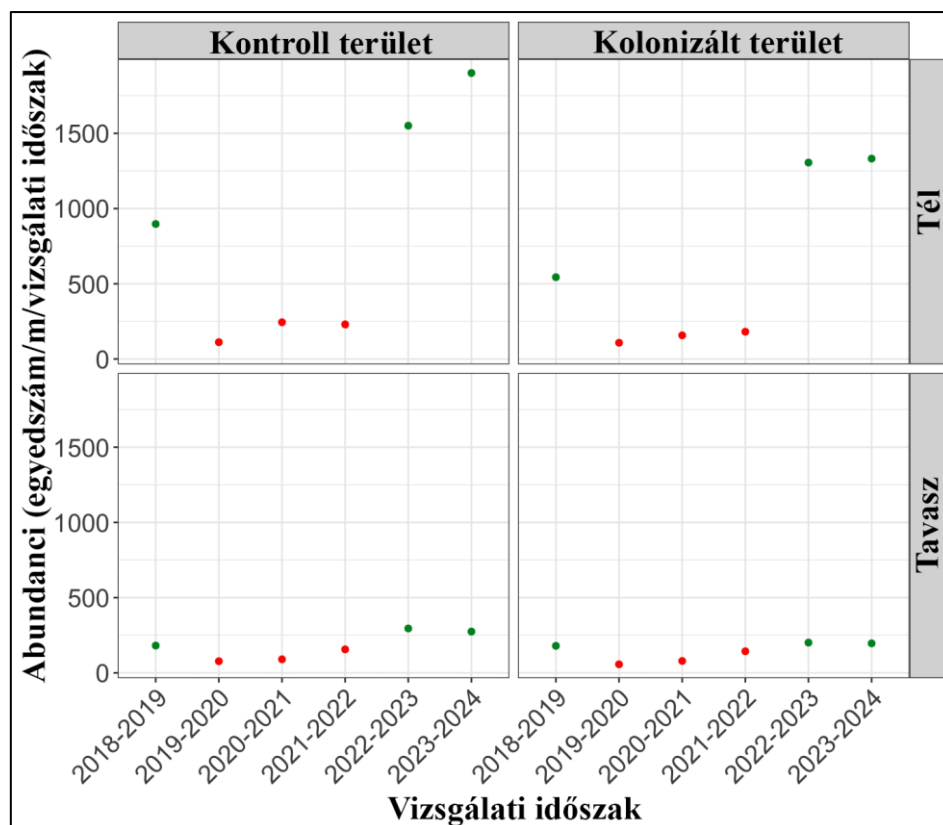
A Geometridae családba tartozó fajok abundanciája jellemzően alacsonyabb volt a mintaterületeken (átlag = 0,531 egyed/m/nap, SD = 1,71, medián = 0,000, IQR = 0,327), mint a kontrollterületeken (átlag = 0,711 egyed/m/nap, SD = 2,07, medián = 0,068, IQR = 0,457), míg a többi lepkecsoport nem mutatott egyértelmű mintázatot. Szignifikáns különbségeket észleltünk a Geometridae családba tartozó fajok gyakoriságában az első, az ötödik és a hatodik szezontelén, valamint a hatodik szezontavaszán (14. ábra). Ezen eredmények alapján az első, az ötödik és a hatodik szezont a nagy abundanciájú időszakoknak (átlag = 2952,600 egyed/m/évszak), míg a fennmaradó három szezont alacsony abundanciával (átlag = 545,073 egyed/m/évszak) jellemeztük. Az eredményhez tartozó statisztikai adatok a 2. mellékletben találhatóak.

A modell alkalmazása során az időszakokat lecseréltük abundancia kategóriákra, és ennek eredményeképp azt tapasztaltuk, hogy a nagy abundanciájú évszakokban szignifikáns különbség mutatkozott a mintaterület és a kontroll terület között. Az alacsony abundanciájú években ez a különbség nem volt jelen (3. melléklet).

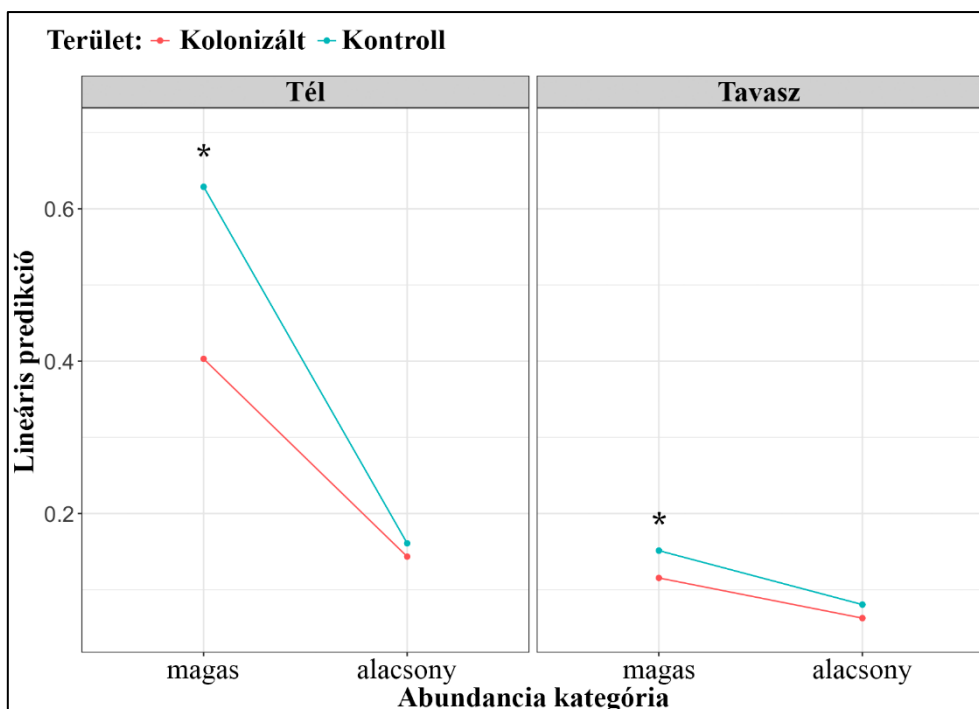
Az első, az ötödik és a hatodik év tele magas abundanciájú időszaknak (zöld pontok), míg a második, harmadik és negyedik évszak alacsony abundanciájú időszaknak (piros pontok) minősült (15. és 16. ábra).



14. ábra: A ragasztós övcsapdák által fogott Geometridae fajok diagramja a hat vizsgálati időszakban (A * a szignifikáns különbséget jelöli az adott időszakban).



15. ábra: A Geometridae fajok abundanciája a hat vizsgálati időszakban



16. ábra: A Geometridae fajok fogásának interakciós táblája az időszakok és az abundancia kategóriák szerint (A * a mintaterület és a kontrollterület közötti szignifikáns különbséget jelzi).

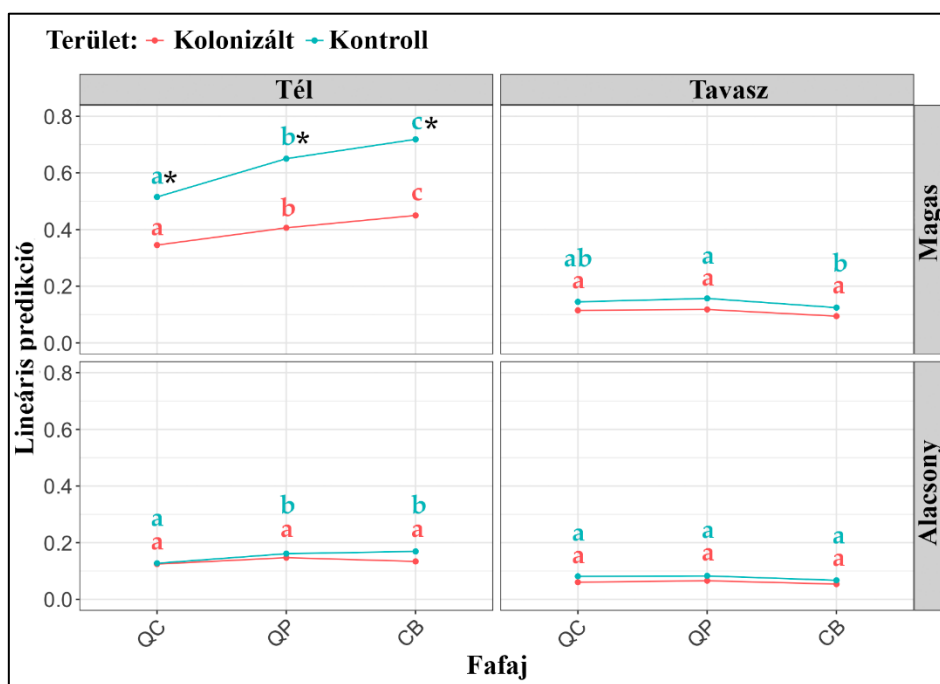
Az erdei vöröshangyák az általuk elfoglalt területen csökkentették az arasoló lepkék (Geometridae) egyedszámát a kontroll területéhez képest. Szignifikáns különbség mutatkozott az arasolók esetén a vizsgált szezonok közül az első és az ötödik év telén, illetve a hatodik év telén és tavaszán. Ezekben az időszakokban szignifikánsan nagyobb lepke egyedszám mutatkozott, mint a többi vizsgálati időszakban. Laine és Niemelä (1980) Lappföldön vizsgálta az *Oporinia autumnata* (Borkhausen, 1794) hernyók tömegszaporodása során az egyik erdei vöröshangya csoportba tartozó faj, a *F. aquilonia* hatását. Azt tapasztalták, hogy a bolyok 15-20 m sugarú körében lényegesen kevesebb hernyó volt jelen, így a fák a lombfogyasztó lepkehernyók tömeges megjelenése esetén alacsonyabb lombvesztést szenvedtek, mint a hangyák által kevésbé járt területeken. A mi eredményünkkel egybehangzóan kijelenthető, hogy az erdei vöröshangyák fontos szerepet játszhatnak a Geometridae fajok populációszabályozásában. Vizsgálataiban Skinner (1981) és Warrington (1985) is kimutatta, hogy a *Formica* fajok által látogatott fákon csökken a hernyópopuláció mértéke.

A lepkefajok és fafajok kapcsolatát is vizsgáltuk. Mindhárom fafaj esetében szignifikáns különbséget figyeltünk meg a Geometridae fajok gyakoriságában azokon a teleken, amikor nagy volt az abundancia. A magas abundanciájú években, a télen aktív arasoló fajok mindkét területen állandó mintázatot mutattak. A legnagyobb gyakoriság a gyertyánon, közepes gyakoriság a kocsánytalan tölgyön, a legkisebb gyakoriság pedig a csertölgyön

mutatkozott. Ez a mintázat a kontroll területen is fennmaradt az alacsony abundanciájú években is.

A tavasszal aktív araszólepkék esetében kisebb eltérések mutatkoztak a fajok között. Szignifikáns különbséget csak a gyertyán és a kocsánytalan tölgy között észleltünk a kontroll területen a nagy egyedszámú években (17. ábra, 4. melléklet). A kontroll és a mintaterület között nem volt szignifikáns különbség.

A hangyák zsákmányválasztási preferenciáinak elemzése csak minimális eltéréseket mutatott a fajok között, statisztikailag nem volt kimutatható szignifikáns különbség (Kruskal–Wallis-próba: $\chi^2 = 0,867$, $df = 2$, $p = 0,648$). A mintavételi és kontrollhelyszínek közötti medián egyedszám-különbségek a következők voltak: *Q. cerris* ($\Delta = 0,2$), *Q. petraea* ($\Delta = 0,4$), és *C. betulus* ($\Delta = 0,7$).



17. ábra: A ragasztós övcsapdák által fogott Geometridae fajok interakciós táblája, szezonok, abundancia kategóriák és fajok szerint. (A * szignifikáns különbséget jelöl a minta- és a kontroll terület között. A különböző betűk szintén szignifikáns eltérést jelölnek a fajok között. QC–*Quercus cerris*, CB–*Carpinus betulus*, QP–*Quercus petraea*.)

Az eredmények alapján a téli időszakban aktív araszó lepkéfajok nagyobb egyedsűrűséggel fordultak elő a korábban fakadó fajokon. A legmagasabb egyedszámot a legkorábban rügyfakadó gyertyánon tapasztaltuk, ezt követte a kocsánytalan tölgy, míg a legalacsonyabb egyedszámot a legkésőbb fakadó cser esetében figyeltük meg. Eredményeink egybevágnak Hunter (1992) eredményeivel, aki vizsgálata során kimutatta, hogy a korábban

fakadó tölgyfák több hernyót vonzanak, mivel azok számára a friss levelek könnyebben fogyaszthatók. Így mindkét kutatás megerősíti, hogy a rügyfakadás fenológiája alapvetően befolyásolja a hernyók eloszlását és abundanciáját, akár egy fajon belül (Hunter vizsgálatai alapján), akár több faj összehasonlításában (a mi vizsgálataink alapján). Az araszolók előnyben részesítik azokat a fajokat, amelyek a legkorábban biztosítanak számukra táplálékot. Ez a fenológiai szinkronizáció elve, amely az erdei ökoszisztémákban tapasztalható kölcsönhatások egyik meghatározó tényezője. Ez a megfigyelés arra utal, hogy a fajon belüli fenológiai különbségek közvetlen hatást gyakorolnak a herbivor nyomás mértékére, így fontos szerepet játszanak a fák egészségi állapotában és regenerációs képességében is.

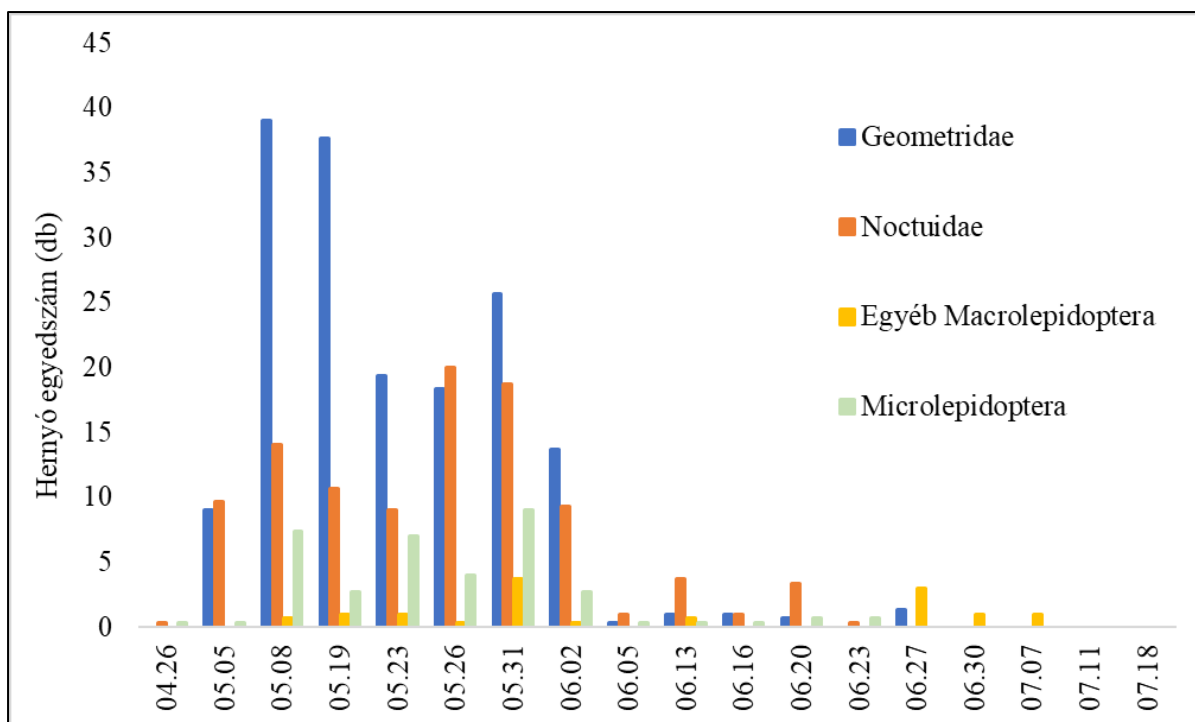
Néhány limitáló tényező befolyásolja jelenlegi eredményeinket. Csak egy mintaterületen végeztük a kísérletet, 6 éven keresztül. Ez nem biztos, hogy elegendő egy ilyen dinamikus táplálkozási rendszer jellemzésére. Továbbá, mivel ez a csapdatípus nem alkalmas minden lepkecsoport mintázására, így nem lehet általános következtetést levonni a hernyódenzitás különbségekre a vizsgált területek között.

Az eredményeink alapján az erdei vöröshangya fajok képesek a herbivor rovarok egyedsűrűségét befolyásolni. A hangyák akkor fogyasztják őket, amikor nagy számban állnak rendelkezésre, tehát pozitív denzitásfüggés tapasztalható.

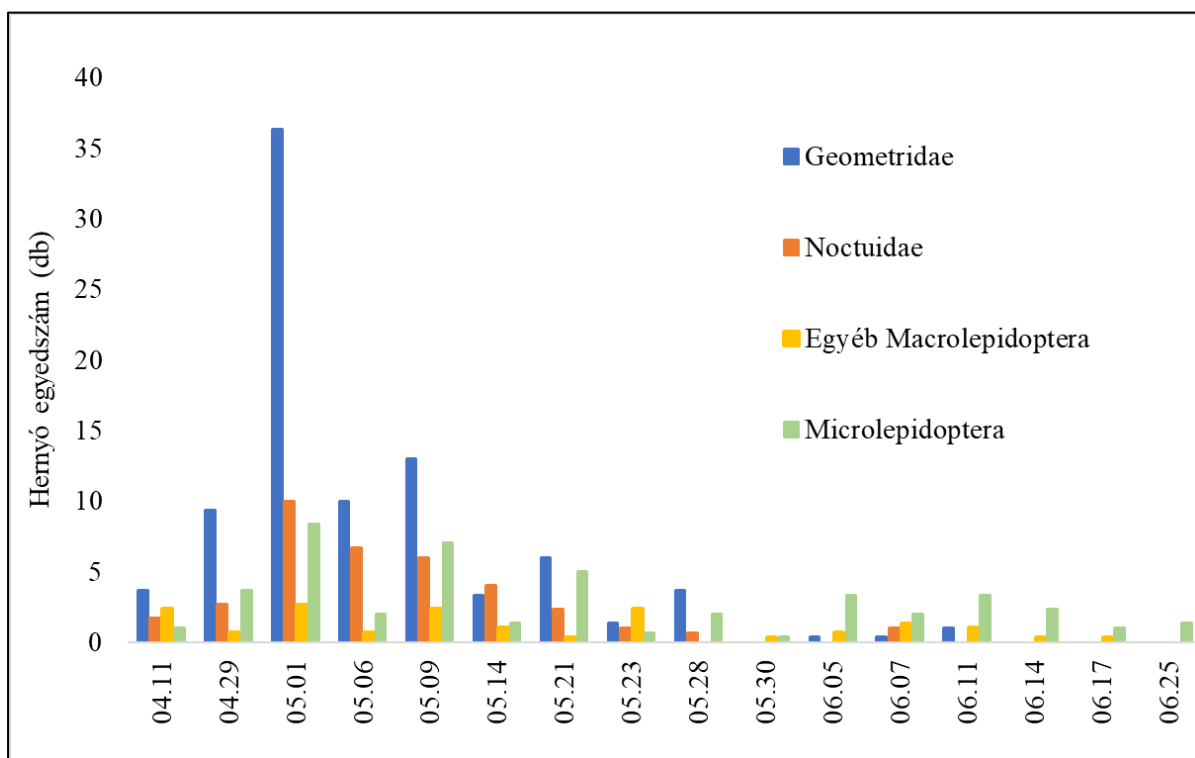
5.2. Az erdei vöröshangyák zsákmányvizsgálatának eredményei

5.2.1. Lepkehernyók az erdei vöröshangyák zsákmányspektrumában

Az egyedszámokat tekintve mindkét évben a hernyók zsákmányolásának csúcsa május elején volt, azonban 2023-ban a tömeges predáció elhúzódott (18. ábra), míg 2024-ben a csúcs után gyorsan visszaesett (19. ábra). A Geometridae fajok esetében mindkét évben megfigyelhető volt egy kisebb másodlagos csúcs is, 2023-ban május végén, 2024-ben május második hetében. A hangyák hernyó zsákmányolása mindkét évben megközelítőleg június végéig-július elejéig tartott. Ez azzal magyarázható, hogy az erdei vöröshangyáknak az április végétől június végéig tartó időszakban megnő a fehérjeszükséglete a kolóniák növekedési üteme és az utódgondozás intenzitása miatt (Punttila és mtsai 2004). A nyár második felére a táplálkozás súlypontja fokozatosan áttevődik a mézharmatra.



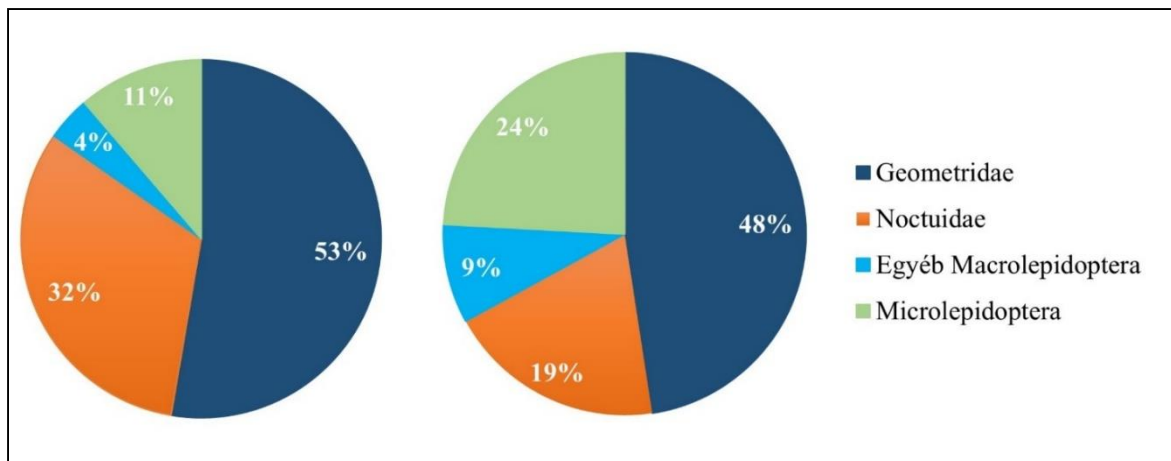
18. ábra: A három csapdában megfigyelt átlagos hernyóegyedszám időbeli változása 2023-ban



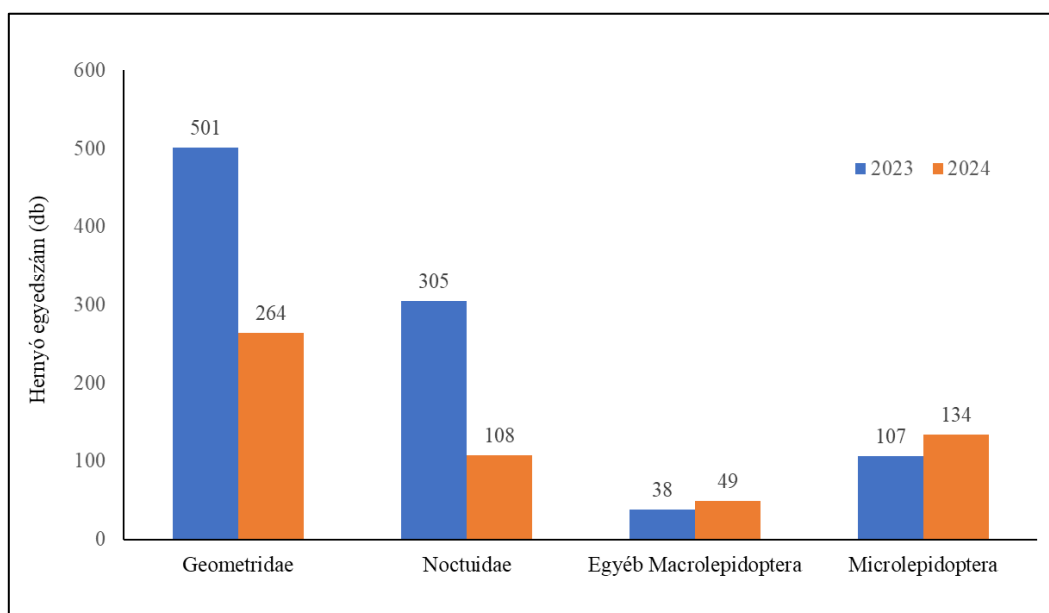
19. ábra: A három csapdában megfigyelt átlagos hernyóegyedszám időbeli változása 2024-ben

A lepkék csoportjainak megoszlásával kapcsolatos vizsgálat során azt tapasztaltuk, hogy mindkét évben a Geometridae család dominált, csaknem 50%-át tette ki az összes

zsákmányolt hernyónak. A 2023-as évben a teljes hernyómennyiség 32%-át a Noctuidae családba tartozó hernyók tették ki. Ezzel szemben 2024-ben a Noctuidae család hernyói kisebb arányban szerepeltek, így a második leggyakoribb csoport a Microlepidoptera volt (20. ábra). Mindkét évben az egyéb családokba tartozó lepkék hernyói szerepeltek legkisebb arányban a fogásokban.



20. ábra: Lepkehernyók csoportjainak megoszlása (2023 és 2024)



21. ábra: A három csapda összegzett hernyó fogásai csoportonként, a két vizsgált évben

A két vizsgálati évben a hernyók száma nagy eltérést mutatott. A 2023-as évben a 18 vizsgálat során a három csapda átlagával számolva, 317 db hernyót szállítottak a bolyba. A 2024-es év 16 alkalma során átlagosan 185 hernyót. A két év csoportok közti eloszlásai a 21. ábrán láthatóak. A Geometridae és Noctuidae családok esetében 2023-ban sokkal nagyobb

egyedszámban szállították a hangyák a hernyókat, mint 2024-ben. Ennek oka nagy valószínűséggel az időjárási körülményekben keresendő, továbbá a fajok egyedszámának ingadozása is előfordulhat, ami egy természetes jelenség.

Mintáinkból az alábbiakat tudtuk faji, illetve genusz szinten azonosítani. A családokat alfabetikus sorrendben soroltuk fel:

Coleophoridae: *Coleophora ibipennella* (2023), *Coleophora* sp. (2023).

Drepanidae: *Cymatophorina diluta* (2023, 2024), *Watsonalla binaria* (2024).

Erebidae: *Lymantria dispar* (2023).

Geometridae: *Apocheima hispidaria* (2023), *Agriopsis aurantiaria/marginaria* (2023, 2024), *Agriopsis leucophaearia* (2023, 2024), *Alsophila aceraria* (2023), *Alsophila aescularia* (2023), *Alsophila* sp. (2023, 2024), *Biston strataria* (2024), *Campaea margaritata* (2023), *Colotois pennaria* (2023, 2024), *Epirrita* sp. (2023), *Erannis defoliaria* (2023, 2024), *Eupithecia* sp. (2023, 2024), *Idaea aversata* (2023), *Idaea* sp. (2023, 2024), *Lycia hirtaria* (2023, 2024), *Operophtera brumata* (2023, 2024).

Lasiocampidae: *Poecilocampa populi* (2024)

Lycaenidae: *Favonius quercus* (2023, 2024).

Lypusidae: *Diurnea* sp. (2023, 2024).

Noctuidae: *Allophyes oxyacanthae* (2023), *Amphipyra berbera/pyramidea* (2023, 2024), *Amphipyra* sp. (2023), *Anorthoa munda* (2023, 2024), *Catocala* sp. (2023, 2024), *Conistra* sp. (2024), *Cryphia algae* (2023, 2024), *Eupsilia transversa* (2023, 2024), *Griposia aprilina* (2023, 2024), *Lithophane ornitopus* (2023, 2024), *Orthosia cerasi* (2023, 2024), *Orthosia cruda* (2023, 2024), *Orthosia gothica* (2024).

Nolidae: *Pseudoips prasinana* (2024).

Notodontidae: *Drymonia ruficornis* (2023, 2024), *Drymonia* sp. (2024).

Pyralidae: *Acrobasis tumidana* (2024), *Acrobasis* sp. (2024).

Thyatiridae: *Polyploca ridens* (2024).

Tortricidae: *Tortricodes alternella* (2024).

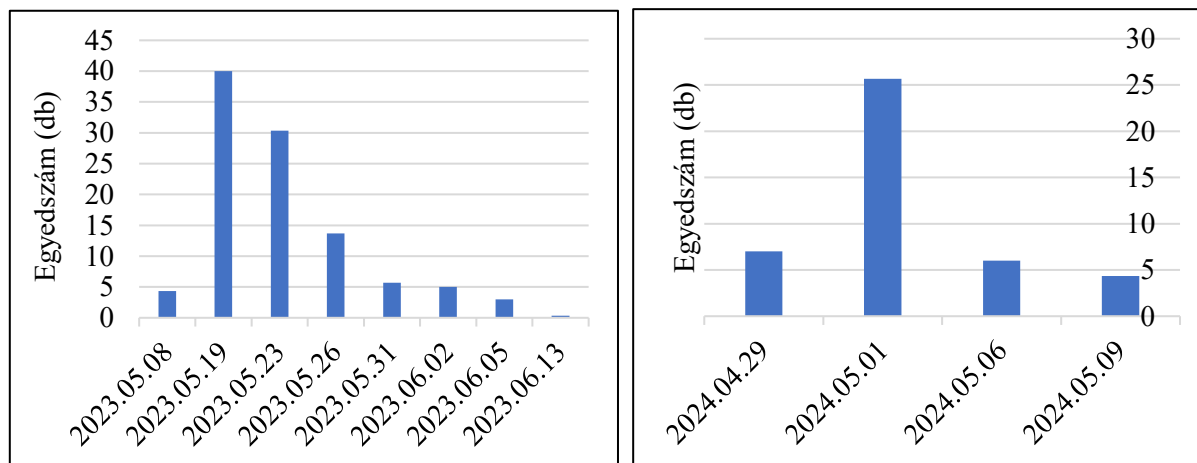
A Geometridae családból az *Operophtera brumata* dominált, 2023-ban 27,8%, 2024-ben 23,2% volt az aránya az összes hernyóból. Az *Agriopis aurantiaria/marginaria* fajok hernyó alakban nagyon nehezen megkülönböztethetők, ezért összevonva kezeltük őket. Ezek a fajok szerepelnek második helyen, majd az *Agriopis leucophaearia* (Denis & Schiffermüller, 1775) követi őket. A Noctuidae családból származó hernyók nagy részét 2023-ban csak család szinten tudtuk meghatározni. A következő évben már nagyobb arányban voltak meghatározható egyedek, itt az *Orthosia* fajok (*O. cerasi* és *O. cruda*) egyedszáma volt kiemelkedő (3. táblázat).

3. táblázat: Gyakoribb hernyófajok és egyéb csoportok százalékos megoszlása

Család	Faj	2023	2024
Geometridae	<i>Operophtera brumata</i>	27,8%	23,2%
	<i>Agriopis aurantiaria/marginaria</i>	6,6%	8,1%
	<i>Agriopis leucophaearia</i>	5,8%	0,5%
	Egyéb Geometridae	12,5%	15,7%
Noctuidae	<i>Orthosia cruda</i>	0,9%	4,3%
	<i>Orthosia cerasi</i>	0,6%	7,4%
	Egyéb Noctuidae	30,5%	7,7%
Egyéb Macrolepidoptera		11,3%	24,1%
Microlepidoptera		4,0%	8,8%

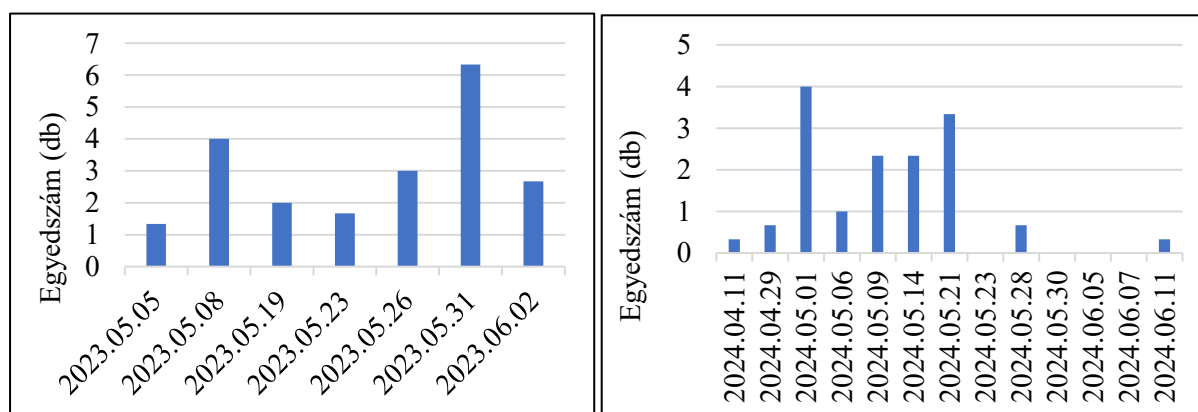
Az eredmények is rámutatnak, hogy az erdei vöröshangyák nagymértékben zsákmányolnak lombfogyasztó lepkehernyókat is. Ismételten megjegyezzük, hogy itt csak a teljes hernyókat vettük figyelembe, az értékelésbe nem vontuk be a kisebb-nagyobb darabokat, maradványokat. Továbbá azt is, hogy a lepkebábok, a kifejlett lepkék, sem pedig a peték predációja nem szerepel az értékelésben. Megjegyzendő, hogy az utóbbiakra vonatkozóan nincs is adatunk. A vizsgálat időtartamát szándékosan úgy határoztuk meg, hogy az a lombfogyasztó lepkehernyók tömeges fellépésével átfedjen. Így nyilván nem érintjük a más fejlődési stádiumokra gyakorolt hatásokat, holott azok is számottevőek lehet, azaz még inkább alátámaszthatják az erdei vöröshangyák erdővédelmi jelentőségét. Erre vonatkozóan azonban további vizsgálatok szükségesek.

Az *Operophtera brumata* meghatározó faj volt a fogott egyedek között, ennek 2023-as és 2024-es egyedszám változása a 22. ábrán látható. A 2023-as évben a 05. 08. és 05.19. közötti időszakban hűvös, csapadékos idő volt, ez idő alatt többszöri megfigyelés alatt sem tapasztaltunk hangyamozgást, nem történt zsákmányhordás a bolyba. A hernyók száma ez idő alatt is növekedett. Míg 2023-ban elhúzódóbb hernyó jelenlétet figyeltünk meg, addig 2024-ben gyakorlatilag másfél hét alatt lezajlott a folyamat, és ebben az évben kisebb egyedszámot is figyeltünk meg.



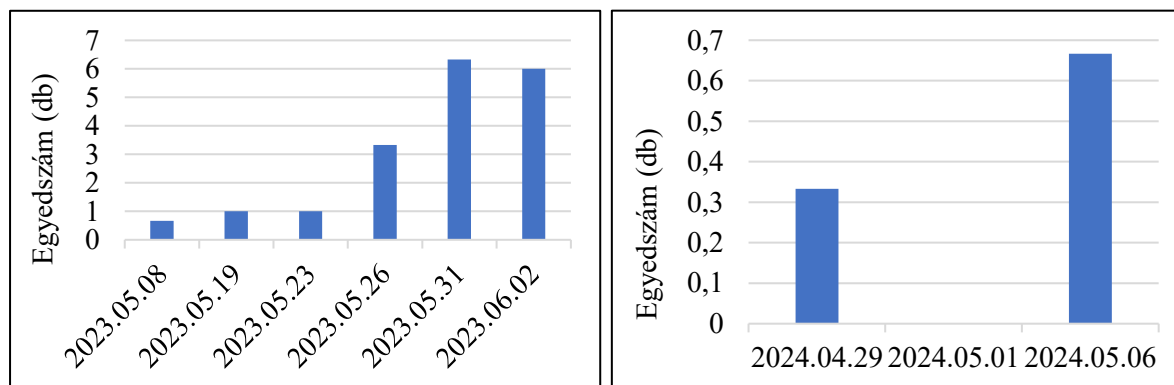
22. ábra: Az *O. brumata* hernyók egyedszámának változása a két vizsgált év során

Az *Agriopsis aurantiaria/marginaria* fajpár esetén elhúzódóbb rajzást figyeltünk meg, ugyanakkor jóval kevesebb egyed volt megfigyelhető. Mindkét évben a rajzásnak két csúcspontja ábrázolódik (23. ábra).



23. ábra: Az *A. aurantiaria/marginaria* fogott egyedszámainak időbeni változása a két vizsgált év során

Az *Agriopsis leucophaearia* fajnál szintén nagyobb egyedszámot tapasztaltunk a 2023-as évben a 2024. évhez képest, ugyanúgy, mint a többi Geometridae fajnál (24. ábra).



24. ábra: Az *A. leucophaearia* fogott egyedszámainak időbeni változása a két vizsgált év során

Az erdei vöröshangyák territóriumának nagyságát több tényező is befolyásolja. Skinner (1980) vizsgálatai alapján a bolyok territóriumuk 272 m² (~0,03 ha) és 1280 m² (~0,13 ha) közötti területet fed le, azonban jelentős faktorok a szomszédos bolyok közelsége és a rendelkezésre álló táplálék bolytól való távolsága is. Ezeket az adatokat alapul véve feltételezhető, hogy a hangyák 9,3–20,2 m sugarú körből zsákmányolnak. Hartner (2004) 1999. évi felvételezése alapján a táplálkozási territórium mérete 0,11–0,18 ha (18,7–23,9 m sugarú kör) közötti. Megjegyzendő, hogy az egyes hangyabolyok territóriumuk csak nagyvonalú közelítéssel tekinthető szabályos körnek. Mint ahogy a méretét, úgy az alakját is számos tényező befolyásolja.

Skinner (1980) territórium nagyságra vonatkozó adataira alapozva egy nagyvonalú becslést végeztünk. Ennek során mindkét évben csak a május hónapot vettük figyelembe, mivel ebben az időszakban történt a legnagyobb mértékű hernyószállítás a bolyba (2023-ban a hernyók 84%-a, 2024-ben a hernyók 76%-a). A napi aktivitásmenet kétszcúszú görbével jellemezhető, amelynek minimum értéke a déli órákban tapasztalható. A maximum értékek a kora délelőtti és délutáni órákban jelentkeznek (Hartner 2004). Ha egy napra 10 órás napi aktivitást feltételezünk, akkor a 2023 májusában 6 napnyi mintagyűjtésből átlagolva 893 db, a 2024 májusában 8 napnyi mintagyűjtésből átlagolva pedig 352 db hernyót szállíthatnak a hangyák a bolyba naponként. Ezeket az eredményeket, ha május hónap 31 napjára átszámítjuk, akkor 2023-ban 27 683 db, 2024-ben 10 912 db hernyót feltételezhetünk.

Skinner (1980) territórium méréseire hivatkozva, ha 272 m² a territórium, akkor 1 ha-on, május 31 napjára átszámítva 2023-ban összesen 307 589, 2024-ben 121 244 hernyót szállíthatnak. Ha 1280 m² territóriumot veszünk figyelembe, akkor 1 ha-on 2023-ban 70 982,

és 2024-ben 27 979 hernyószám a becslésünk. Természetesen hangsúlyozni kell, hogy ezek az értékek meglehetősen „nagyvonalú” becslés eredményei, ennek megfelelően kezelendők.

Habár az itt bemutatott eredményeink nyilvánvalóan csak az erdei vöröshangyák zsákmányspektrumának egyetlen (de jelentős) szegmensére vonatkoznak, egyértelműen megállapítható, hogy jelentős szerepet játszanak a tavaszi lombfogyasztók népességének csökkentésében. Meglévő adataink további elemzésével, illetve további terepi mintavételekkel tervezzük a témakör további kutatását.

5.2.2. Egyéb ízeltlábúak a hangyák zsákmányspektrumában

Az erdei vöröshangyák zsákmányvizsgálata során egyéb rovarcsoportokat is azonosítottunk. A pókok (Araneae) rendjében 17 család 83 egyedét találtuk a csapdákbán, amely 26 meghatározható és 9 nem meghatározható fajt foglal magába (4. táblázat). A zsákmányként bevitt pókok közül egy védett faj, a kövi torzpók (*Atypus muralis*, Bertkau, 1890), két faj pedig igen ritka fajnak számít (*Atypus* sp.). A többség lombos erdők (tölgyesek) gyakori jellemző faja, amelyek a talajszinttől a lombkoronáig megtalálhatóak. Fontos továbbá megjegyezni, hogy a hímek a zsákmányban többségben vannak, ez valószínűleg a hímek nagyobb mozgás-aktivitásával magyarázható. Ezen eredmények alapján is elmondható, hogy az erdő minden szintjében mozognak és vadásznak az erdei vöröshangyák.

Mint a többi behurcolt zsákmány esetében, itt is voltak olyan mértékben roncsolódott rovartetemek, amelyeket faji szinten nem lehetett meghatározni. Ennek több oka is lehet. Az egyik, hogy a hangyák a rovar már elhullott állapotban eleve hiányosan vitték be a bolyba, a másik pedig az, hogy a hangyák a nagyobb egyedeket gyakran feldarabolják a könnyebb szállíthatóság érdekében.

A szakirodalomban Győrfi (1957) és Adlung (1966) is beszámolt arról, hogy a hangyák táplálékában találhatók pókok is. Inozemtsev (1974) szerint azonban válogatnak a zsákmányban, és pókokat nem fogyasztanak. Moya-Laraño és Wise (2007) *Camponotus* és *Formica* hangyákkal végzett vizsgálatainak eredményei is alátámasztják, hogy a hangyák zsákmányspektrumában megtalálhatóak a különböző pókfajok, viszont vannak olyan pókfajok is, amelyek egyedszáma nő a hangyabolyok közelében. Laboratóriumi kísérletek során a *Schizocosa* pókok 28%-át predálták, és ezt terepi vizsgálatokkal is megerősítették. A *Gnaphosa* pókfaj egyedszáma viszont megnövekedett a hangyabolyok közelében, mivel ez a faj a hangyákat zsákmányolja. Elmondható, hogy a hangyák és pókok között intraguild predáció áll fenn, ami egy olyan ökológiai jelenség, amikor két (vagy több) azonos trofikus szinten lévő

ragadozó faj nemcsak verseng ugyanazon zsákmányért, hanem egyikük a másikat is zsákmányolja, tehát a „versenytársak” egymásnak is ragadozói. Az eredmény igazolja egyetlen rend példáján keresztül is az erdei vöröshangyák igen széles préda-spektrumát.

4. táblázat: A Chauvin csapdában talált pókfajok

Család	Fajnév	Egyedszám	nem/ivar
Agelenidae	Agelenidae sp.	1	juvenilis
	Coelotes sp.	2	juvenilis
Anyphaenidae	<i>Anyphaena accentuata</i> (Walckenaer, 1802)	1	hím
Araneidae	<i>Araneus sturmi</i> (Hahn, 1831)	1	nőstény
	<i>Araneus sturmi</i> (Hahn, 1831)	1	hím
	<i>Araniella cucurbitina</i> (Clerck, 1757)	2	hím
	<i>Araniella opisthographa</i> (Kulczyński, 1905)	2	hím
	<i>Araniella</i> sp.	1	juvenilis
Atypidae	<i>Atypus</i> sp.	1	juvenilis
Cheiracathidae	<i>Cheiracanthium</i> sp.	1	juvenilis
Clubionidae	<i>Clubiona marmorata</i> (L. Koch, 1866)	2	nőstény
	<i>Clubiona marmorata</i> (L. Koch, 1866)	2	hím
	<i>Clubiona</i> sp.	1	juvenilis
	<i>Clubiona terrestris</i> (Westring, 1851)	1	nőstény
Dysderidae	<i>Dysdera erythrina</i> (Walckenaer, 1802)	2	hím
	<i>Dysdera</i> sp.	2	juvenilis
	Dysderidae sp.	1	juvenilis
	Dysderidae sp. (<i>Harpactea</i> sp.)	1	nőstény
	Dysderidae sp. (<i>Harpactea</i> sp.)	2	juvenilis
	<i>Harpactea hombergi</i> (Scopoli, 1763)	2	hím
	<i>Harpactea</i> sp.	1	juvenilis
Gnaphosidae	<i>Drassodes</i> sp.	1	juvenilis
	<i>Drassyllus villicus</i> (Thorell, 1875)	2	hím
	<i>Gnaphosa</i> sp.	1	juvenilis
	<i>Zelotes apricorum</i> (L. Koch, 1876)	1	nőstény
Linyphiidae	<i>Nerienne radiata</i> (Walckenaer, 1841)	1	nőstény
	<i>Nerienne</i> sp.	1	hím
	<i>Trichoncoides piscator</i> (Simon, 1884)	1	hím
	<i>Walckenaeria alticeps</i> (Denis, 1952)	1	nőstény
Liocranidae	<i>Agroeca brunnea</i> (Blackwall, 1833)	1	hím
	<i>Agroeca</i> sp.	1	juvenilis
	Liocranidae sp.	1	juvenilis
Lycosidae	<i>Aulonia albimana</i> (Walckenaer, 1805)	1	hím
	Lycosidae sp. (<i>Aulonia</i> sp.)	1	juvenilis
	<i>Pardosa alacris</i> (C. L. Koch, 1833)	1	nőstény
	<i>Pardosa alacris</i> (C. L. Koch, 1833)	3	hím
	<i>Pardosa</i> sp.	1	juvenilis
Lycosidae	<i>Trochosa</i> sp.	1	nőstény
	<i>Trochosa</i> sp.	3	juvenilis

Család	Fajnév	Egyedszám	Nem/ivar
Philodromidae	<i>Philodromus dispar</i> (Walckenaer, 182	2	nőstény
	<i>Philodromus dispar</i> (Walckenaer, 1826)	3	hím
	<i>Philodromus rufus</i> (Walckenaer, 1826)	1	hím
	<i>Philodromus</i> sp.	4	juvenilis
Salticidae	<i>Marpissa muscosa</i> (Clerck, 1757)	1	nőstény
	<i>Pseudicius encarpatus</i> (Walckenaer, 1802)	1	nőstény
	Salticidae sp.	1	juvenilis
	Salticidae sp. (<i>Evarcha</i> sp.)	1	juvenilis
	Salticidae sp. (<i>Pseudicius</i> sp.)	1	juvenilis
	Salticidae sp. (<i>Salticus</i> sp.)	1	juvenilis
Segestridae	<i>Segestria</i> sp.	1	juvenilis
Theridiidae	<i>Enoplognatha thoracica</i> (Hahn, 1833)	1	hím
	<i>Robertus lividus</i> (Blackwall, 1836)	1	hím
Thomisidae	<i>Diaea livens</i> (Simon, 1876)	1	nőstény
	<i>Diaea livens</i> (Simon, 1876)	1	hím
	<i>Tmarus</i> sp.	1	juvenilis
	<i>Tmarus stellio</i> (Simon, 1875)	1	hím
	<i>Xysticus lanio</i> (C. L. Koch, 1835)	1	hím
	<i>Xysticus</i> sp.	4	juvenilis
Zodariidae	<i>Zodarion germanicum</i> (C. L. Koch, 1837)	1	nőstény
	<i>Zodarion germanicum</i> (C. L. Koch, 1837)	1	hím

Jelen dolgozatban nem tüntetjük fel a teljes zsákmányspektrumot, azonban a tölgy-csipkéspoloska (*Corythucha arcuata*, Say 1832) zsákmányban való jelenlétét meg kell említeni. A fajt Magyarországon 2013-ban találták meg, és az azóta eltelt idő óta nagymértékben elszaporodott. Napjainkra hazánk összes megyéjében megtalálható, nagy területen való, állományszintű tömeges megjelenése több szempontból is negatív az erdőállományokra nézve.

A Chauvin csapdákból a vizsgálat 2 éve során összesen 1432 tölgy-csipkéspoloska egyedet találtunk. A mintákból nem tudtuk megállapítani, hogy élő, vagy már elhullott állapotban kerültek beszállításra a poloskák. Korábban végeztünk vizsgálatot az erdei vöröshangyák tölgy-csipkéspoloska fogyasztásával kapcsolatban – általunk elkészített eledelbe kevertünk porított poloskát, azonban a hangyák elkerülték és a poloska nélküli eledelt fogyasztották. Ezért még nem egyértelmű, hogy a hangyák miért szállítják a poloskákat is a bolyba, így további vizsgálatokra van szükség.

A Chauvin csapdával végzett vizsgálatok és az anyag értékelése során arra a következtetésre jutottunk, hogy mivel sok esetben a zsákmány darabokban érkezik be, ezért konkrét egyedszámot nem lehet pontosan meghatározni. Egy adott rendre vonatkozó testméret alapján konzekvensebb eredményeket lehet elérni.

5.3. A hangyák hatásának vizsgálata a kocsánytalan tölgy és cser magoncok mennyiségére

A magoncok vizsgálatának időszakát megelőzte egy kimagasló makktermésű év, a vizsgálati területen számottevő makkmennyiséget figyeltünk meg. Ez jó indokot adott arra, hogy 2021-ben magoncvizsgálatot végezzünk. Hazánkban jól ismert jelenség, hogy a tölgyfélék maghozama nem minden évben egyforma, a bőséges termés hozam csak nagyjából öt- hat évente fordul elő (Hirka 2003). Mátyás (1962, 1965) szerint a magtermés ciklikusságát az ökológiai feltételek befolyásolják a virágzás kezdetétől a termés beéréséig tartó időszakban. A termés mennyiségét pedig az abiotikus tényezők és a biotikus károsítások befolyásolhatják.

A 2021-es évben kocsánytalan tölgy esetében a mintaterületen a csemeték száma nagyobb volt, mint a kontroll területen, azonban az eltérés nem volt szignifikáns. A mintaterületen 5646 db és a kontroll területen 3344 db magoncot számoltunk. Ez a mintaterületen $18,8 \text{ db/m}^2$, a kontroll területen pedig $11,1 \text{ db/m}^2$ magoncot jelent. Szórás tekintetében is nagy különbséget tapasztaltunk, a mintaterületen 33,7, a kontrollon pedig 17,5 volt ($p = 0,00051$). A maximum érték és a szórás is arra utal, hogy a mintaterületen több kiugró érték lehet. A median értékek közel állnak egymáshoz, ami azt mutatja, hogy a legtöbb mintavételi ponton hasonló magoncszámot találtunk, a magasabb átlag pedig a kiugró értékek miatt emelkedett meg (5. táblázat).

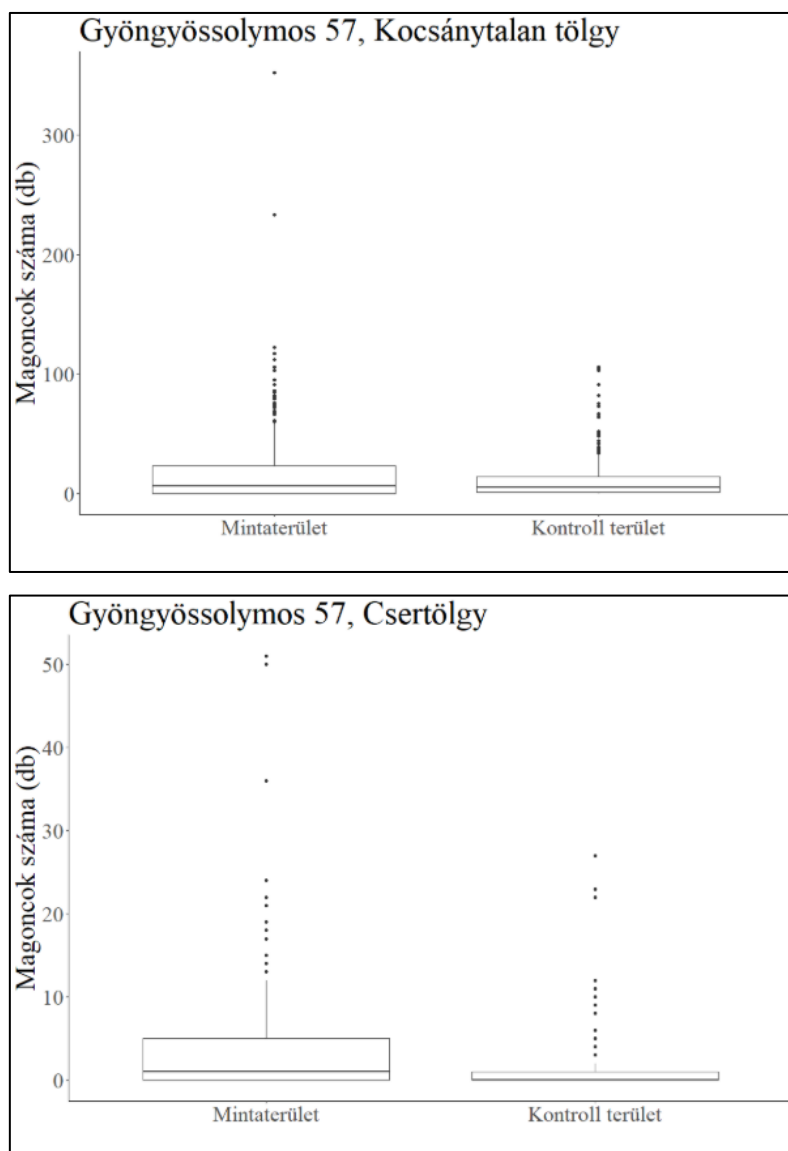
5. táblázat: A kocsánytalan tölgy magoncsűrűségét leíró statisztika

Terület	Mintas szám	Medián	Átlag	Maximum	Szórás (SD)
Kontroll	300	5	11,1	106	17,5
Minta	300	6	18,8	352	33,7

A cser esetében a mintaterületen 1182 db, a kontroll területen pedig 386 db magoncot jegyeztünk fel, ami a mintaterületen $3,9 \text{ db/m}^2$, a kontroll területen pedig $1,3 \text{ db/m}^2$ átlagosan ($p = 2,053 \times 10^{-9}$). A mintaterületen a szórás (6,83) több mint kétszerese a kontroll területének, ami több kiugró, lokálisan sűrűbb magoncelőfordulásra utal (6. táblázat). A mediánértékek azt mutatják, hogy a kontroll területen a legtöbb ponton nem volt magonc, míg a mintaterületen már az eloszlás “alsó felében” is volt egyed. Itt szignifikáns eltérést tapasztaltunk (25. ábra). A kiértékelés során a Welch-próbát alkalmaztuk, mert a klasszikus kétmintás t-próbánál megbízhatóbbnak véltük, mivel korrigálja a szabadságfokot a szórások különbsége alapján.

6. táblázat: A cser magoncsűrűségét leíró statisztika

Terület	Mintaszám	Medián	Átlag	Maximum	Szórás (SD)
Kontroll	300	0	1,29	27	3,08
Minta	300	1	3,94	51	6,83



25. ábra: A kocsánytalan tölgy és cser magoncok egyedszámának különbségei a minta- és kontroll területeken

A cser és a kocsánytalan tölgy esetében is magasabb magonc számot tapasztaltunk a hangyák által lakott területeken, mint a kontroll, hangyák által nem használt területen. Az eredmények utalnak arra, hogy a mintaterületen a hangyák jelenléte miatt az előző évben

lehullott makkok egészségesebbek és életképesebbek voltak. Ennek oka egyrészt lehet, hogy a hangyák a makkokat károsító rovarokat (pl. *Curculio* fajok, *Cydia* és *Pammene* fajok) zsákmányolhatják, vagy jelenlétükkel zavarhatják is, így károsításuk kisebb mértékű. Másik oka lehet az is, hogy a hangyák a nagy mennyiségű szerves anyag bolyba szállításával fontos szerepet játszanak a talaj tápanyag-körforgásában, a talajjavításban és a szerves anyagok lebontásában is, ami által a makkok és a magoncok is jobb életfeltételeket kapnak, szemben a hangyák által nem használt területekkel.

Felmerülhet a kérdés, hogy a nagyvad fajok jelen vannak-e a vizsgált területen. A kutatás helyszíne nem vadtól kizárt terület, azonban a sertéspestis 2018-tól kezdődően a vaddisznók egyedszámát jelentősen lecsökkentette, így a makktermés és a magoncok a vaddisznó általi károsításnak jóval kevésbé vannak kitéve, mint a sertéspestist megelőző években. Mint ahogy a gerinces állatok táplálékai fejezetnél is említettük, a vaddisznó gyakran túrja szét a hangyabolyokat is táplálék után kutatva. Ebben az időszakban ezzel a jelenséggel sem találkoztunk. Az egyéb nagyvad fajokkal (őz, gímszarvas, muflon) kapcsolatban az a feltételezésünk, hogy a hangyák jelentőse befolyásolja, zavarja a nagyvad fajok cser és kocsánytalan tölgy makkok, valamint magoncok fogyasztását. Erre irányuló vadkamerás vizsgálatokat tervezünk a jövőben végezni.

5.4. Tölgy gubacsokban élő hangyák vizsgálatának eredményei

A vizsgálat célja annak felmérése volt, hogy Magyarországon a különböző hangyafajok milyen gubacsokat foglalnak el élőhelyül. Összesen 10 gubacs faj 182 hangyák által lakott gubacsát vizsgáltuk. Ezekben a gubacsokban összesen 11 hangyafajt találtunk (7. táblázat). A hangyafajok előfordulásának százalékos aránya a 6. mellékletben található. A gubacsokat aszerint is vizsgáltuk, hogy földön vagy fán találhatóak-e. A fán található gubacsokban 6 *Temnothorax*, 1 *Camponotus*, 1 *Colobopsis* és 1 *Dolichoderus* fajt találtunk. A gubacsok közül 3 faj volt (*A. hungaricus*, *A. kollari*, *A. quercuscalicis*), ami talajról került begyűjtésre, ebben a *Temnothorax crassispinus* hangyafajt találtuk legtöbb esetben, valamint kizárólag itt találtunk *Lasius platythorax*-ot. Egy hangyafaj, a *T. turcicus* a talajon és a fán található gubacsokban is jelen volt. A leginkább hangyák által használt gubacs az *A. quercustozae* és az *A. hungaricus* volt.

7. táblázat: Hangyafajok/gubacsfajok társulásai Magyarországon, saját vizsgálataink alapján

Hangyafajok/gubacsfajok	Fán							Talajon		Mind- kettő	Gubacs- típusok száma
	ACG (1)	ACR (2)	AGT (2)	ALC (1)	AQT (8)	APC (2)	SYP (3)	AHU (2)	AQC (2)	AKL (2)	
<i>Camponotus fallax</i>	0	0	0	0	19	0	0	0	0	0	1
<i>Colobopsis truncata</i>	0	1	2	0	4	6	2	0	0	0	5
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	0	0	0	0	21	0	1	0	0	1	3
<i>Lasius platythorax</i>	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	1
<i>Temnothorax affinis</i>	1	1	2	1	6	3	0	0	0	0	6
<i>Temnothorax albipennis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Temnothorax crassispinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	63	2	1	3
<i>Temnothorax parvulus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Temnothorax tuberum</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Temnothorax turcicus</i>	0	0	0	0	35	0	0	0	1	0	2
<i>Temnothorax unifasciatus</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1
Elfoglalt gubacsok száma	1	2	4	1	89	9	4	67	3	2	

(Zöld színnel jelölve azok a hangyafaj/gubacs faj társulások, amelyek csak Magyarországról ismertek.
A gubacsfajok rövidítése alatti számok a gubacsban talált hangyafajok számát jelzi)

Gubacsfajok rövidítései: **ACG**-*Andricus conglomeratus*, **ACR**-*Andricus coronatus*, **AGT**-*Andricus glutinosus*, **AHT**-*Andricus hartigi*, **AHU**-*Andricus hungaricus*, **AKL**-*Andricus kollari*, **ALC**-*Andricus lignicola*, **AQC**-*Andricus quercuscalicis*, **AQT**-*Andricus quercustozae*, **APC**-*Aphelonyx cerricola*, **SYP**-*Synophrus politus*

8. táblázat: A hangyafajok/gubacstípusok társulásainak összehasonlítása a 3 régióban (Torossian 1971b, Espadaler and Nieves 1983). A *Temnothorax albipennis*-t Spanyolországból *Leptothorax tubero-interruptus* néven jegyezték. (Normál betűtípus: talajról gyűjtött, dőlt betűtípus: fáról gyűjtött, félkövér betűtípus: mindkettő. Zöld színnel jelöltük, amelyek csak Magyarországra vonatkozó adatok.

X: gubacsokban található, de a gubacsfajok ismeretlenek).

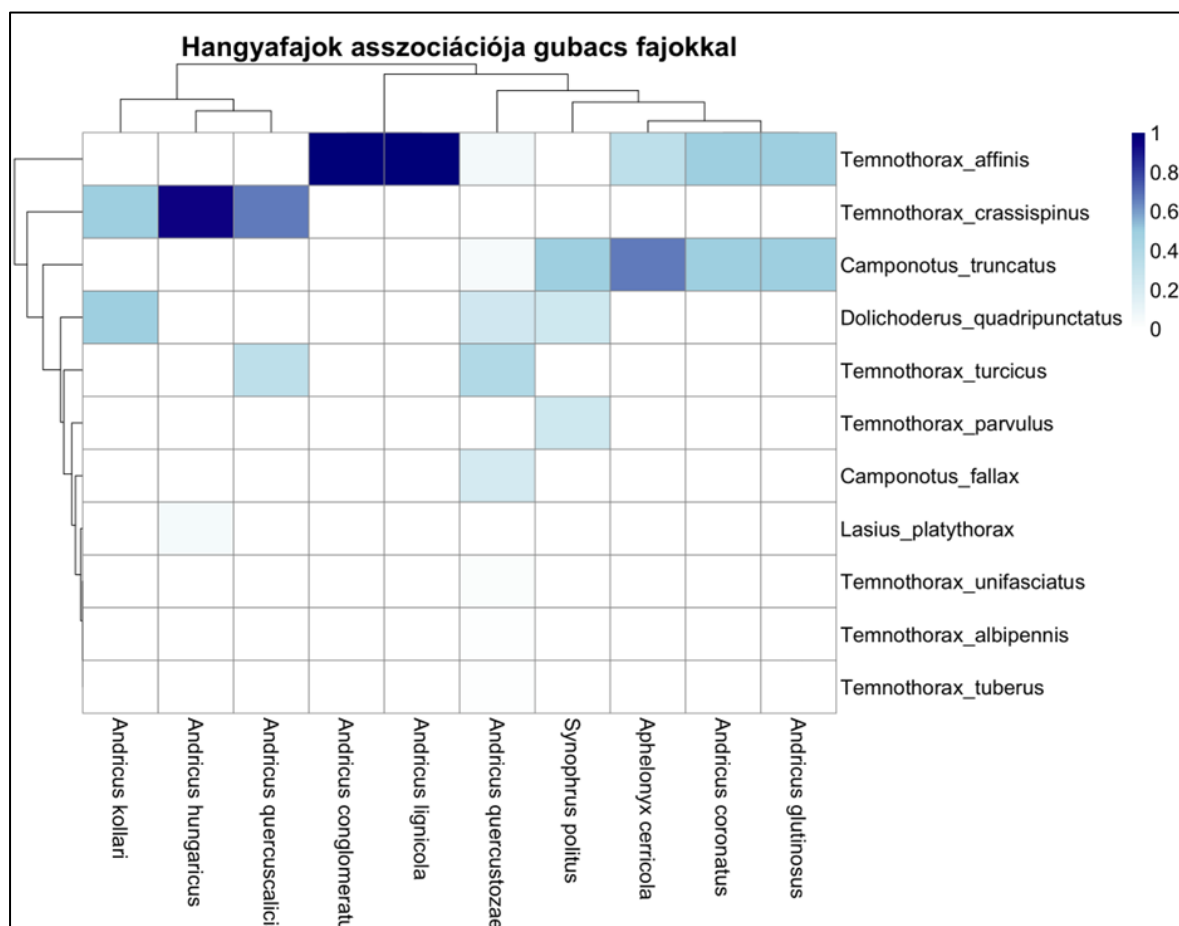
Hangyafajok/Országok	ES	FR	HU
<i>Aphaenogaster subterranea</i>		AQT, AKL	
<i>Camponotus fallax</i>	x	AQT, AKL	AQT
<i>Camponotus lateralis</i>	x		
<i>Camponotus truncatus</i>	x	AQT, AKL	ACR, AGT, AQT, APC, SYP
<i>Crematogaster scutellaris</i>	x	AQT, AKL	
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	x	AQT, AKL	AKL, AQT, SYP
<i>Lasius alienus</i>		AQT, AKL	
<i>Lasius niger</i>		AQT, AKL	
<i>Lasius platythorax</i>			AHU
<i>Myrmecina graminicola</i>		AQT, AKL	
<i>Ponera coarctata</i>		AQT, AKL	
<i>Temnothorax affinis</i>			ACG, ACR, AGT, ALC, AQT, APC
<i>Temnothorax albipennis</i>	x		AQT
<i>Temnothorax angustulus</i>	x		
<i>Temnothorax berlandi</i>	x		
<i>Temnothorax crassispinus</i>			AHU, AKL, AQC
<i>Temnothorax nylanderi</i>		AQT, AKL	
<i>Temnothorax parvulus</i>			SYP
<i>Temnothorax rabaudi</i>	x	AQT, AKL	
<i>Temnothorax racovitzai</i>	x		
<i>Temnothorax recedens</i>	x		
<i>Temnothorax tuberum</i>			AQT
<i>Temnothorax turcicus</i>			AQC, AQT
<i>Temnothorax unifasciatus</i>	x		AQT

Az eredményeinket összehasonlítottuk két másik európai ország (Franciaország és Spanyolország) hasonló kutatásainak eredményeivel (8. táblázat). A Torossian (1971a) által vizsgált hangyafajok közül számos előfordul fán és talajon található gubacsokban egyaránt, azonban a mi eredményeink alapján a *Lasius platythorax* és a *T. crassispinus* él kizárólag talajon, a *T. turcicus* fán és talajon is, a többi faj pedig kizárólag a fán található gubacsokban

él. A francia és a magyar eredmények alapján, faji összetétel szempontjából 3 faj (*Camponotus fallax*, *Colobopsis truncata*, *Dolichoderus quadripunctatus*) fordult elő mindhárom ország adataiban.

A spanyol eredményekhez hasonlóan (Espadaler és Nieves-Aldrey 1983), a legtöbb hangyát, összesen 8 fajt, mi is az *Andricus quercustozae* gubacsában találtuk. A magyar és spanyol vizsgálatok során is kisebb számban fordultak elő *Andricus kollari* és *Synophrus politus* gubacsokban élő hangyák. A hangyák faji összetételét tekintve, 4 faj (*Camponotus fallax*, *Colobopsis truncata*, *Dolichoderus quadripunctatus*, *Temnothorax unifasciatus*) fordult elő a magyar és a spanyol mintákban egyaránt. A *Crematogaster scutellaris*, *Camponotus lateralis*, *Temnothorax recedens* és 6 *Temnothorax* faj kizárólag a spanyol mintákban, míg a *Lasius platythorax* és 6 *Temnothorax* faj kizárólag a magyar mintákban fordult elő.

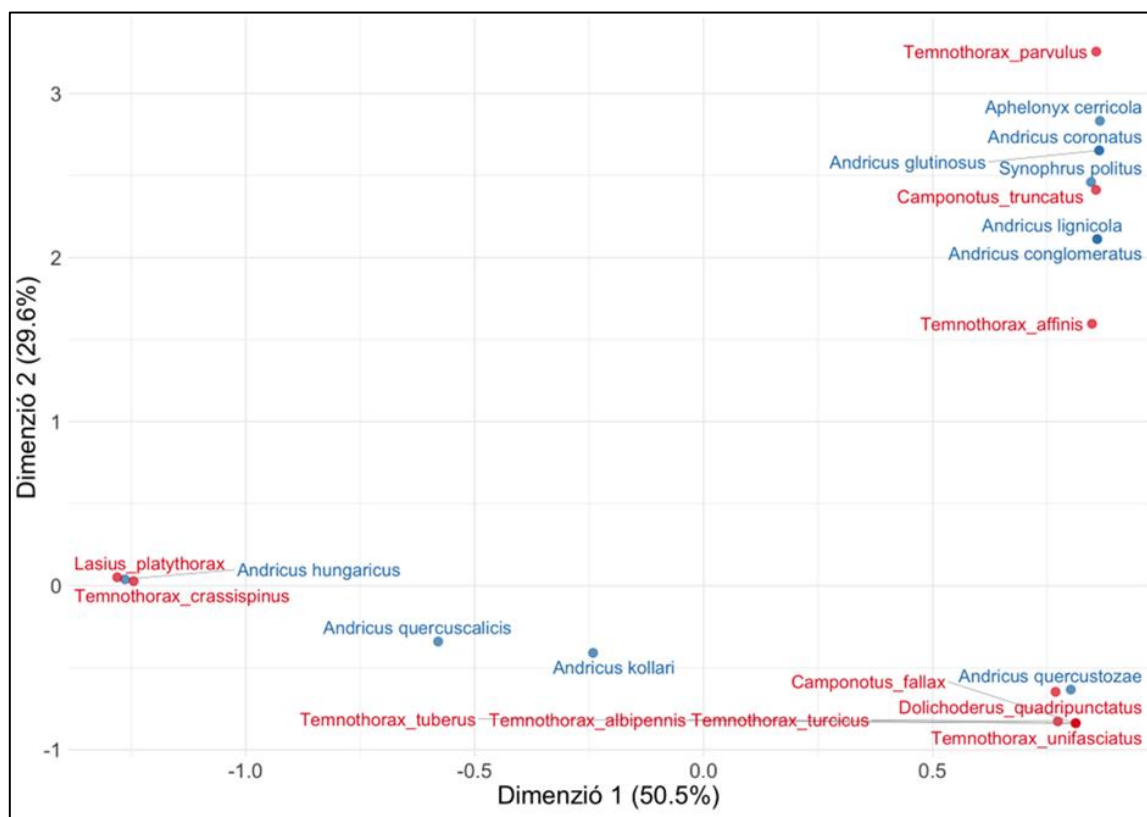
Az eredményeink alapján elmondható, hogy a talajon és fán lévő gubacsokban élő hangyák határozottan elkülönülnek: A *T. crassispinus* csak talajról származó gubacsokban volt jelen, míg a *T. turcicus* (egyetlen kivételtől eltekintve) csak a fákról származó gubacsokban volt jelen.



26. ábra: A gubacsokban talált hangyafajok asszociációja a gubacsokkal

A hangyafajok és gubacsfajok asszociációját a 26. ábra szemlélteti, amely egy hőtérkép, amelyhez klaszteranalízis is társul, mivel a sorok és oszlopok hierarchikus csoportosítása is megjelenik. A sötétkékekkel színezett cellák mutatják az asszociáció legmagasabb fokát, ezeknél a fajoknál legszorosabb a kapcsolat. A *Temnothorax turcicus* fajtól lefelé nem tapasztalunk kötődést egyik gubacsfajhoz sem. Az is látható az ábrán, hogy amelyik gubacshoz van erős asszociáció, az ki is van sajátítva egy hangyafaj által. Például az *Andricus conglomeratus* gubacsban csak egy hangyafaj, a *Temnothorax affinis* hangyafaj fordult elő. Az *Andricus lignicola* gubacsot szintén ez a hangyafaj foglalta el. Ennek a két gubacsfajnak közös tulajdonsága, hogy fán találhatóak, méretük és struktúrájuk is hasonló, és az eredmény alapján a bennük élő hangyafajok alapján sem különülnek el.

Az *Andricus quercustozae* rendelkezik a legdiverzebb hangyafaunával, amely többek között annak az eredménye, hogy nagyméretű, belül üreges szerkezetű, sokáig a fán maradó gubacs. A nagy kirepülési nyílás miatt a hangyák könnyen el tudják foglalni, valamint a gubacs falát belülről könnyen ki tudják rágni, és formázni. Azonban az is látható, hogy a gubacsnak nincs erős asszociációja egyik hangyafajjal sem.



27. ábra: Korrespondencia analízis a hangya-gubacs kölcsönhatások feltérképezésére

(Jelmagyarázat: piros: hangya, kék: gubacs)

A hangyák és gubacsok közötti asszociációt ordinációs ábrával is bemutatjuk a 27. ábrán. A hangyafajok és gubacsképző darazsak közötti kapcsolatok feltérképezésére korrespondencia analízist alkalmaztunk. Az elemzés célja az volt, hogy feltárja az egyes fajok közötti asszociációs mintázatokat, valamint az esetleges specializációt vagy ökológiai csoportosulásokat. A korrespondencia analízis célja itt az, hogy feltárja, mely hangyafajok mely gubacsképző fajokkal mutatnak erős kapcsolatot, és ezek hogyan csoportosulnak a fő dimenziók mentén. Az egyes pontok közelsége az asszociáció erősségére utal. Minél közelebb van egymáshoz egy hangyafaj és egy gubacs faj, annál erősebb az asszociáció közöttük. Az adatok közti kapcsolatok vizualizálására a khí-négyzet alap távolságot használtuk, amelynek értékei a 7. számú mellékletben találhatók.

Az első dimenzió mentén éles elkülönülés figyelhető meg a fajcsoportok között. A bal alsó kvadránsban elhelyezkedő fajok, a *Temnothorax crassispinus*, *Lasius platythorax* és a hozzájuk legközelebb eső gubacs faj az *Andricus hungaricus* erőteljes, specializált asszociációra utalnak. Ezek a fajkapcsolatok valószínűleg ökológiai vagy viselkedési szempontból is kiemelkedő jelentőségűek.

A jobb felső kvadránsban csoportosuló fajok, többek között *Temnothorax parvulus*, *Temnothorax affinis*, *Camponotus truncatus*, valamint az általuk preferált gubacs fajok (*Aphelonyx cerricola*, *Andricus coronatus*, *Andricus glutinous*, *Synophrus politus*) egy másik, elkülönült asszociációs egységet képeznek. Ez a klaszter feltehetően eltérő élőhelyi feltételekhez vagy tölgyfajokhoz kötődhet.

A tengelyek metszéspontjához közel elhelyezkedő fajok a *Temnothorax albipennis*, *Temnothorax turcicus* és *Andricus kollari* kevésbé szoros, általánosabb kapcsolatrendszeret jeleznek. Ezek a fajok valószínűleg generalista stratégiát követnek, illetve különféle gubacstípusokat is képesek használni.

A jobb alsó kvadránsban található fajok a *Dolichoderus quadripunctatus*, *Temnothorax unifasciatus*, *Camponotus fallax* – pozíciója eltér a többi csoporttól. Ez arra utalhat, hogy ezek ritkábban előforduló, kevésbé vizsgált fajok, vagy olyan egyedi ökológiai stratégiával rendelkeznek, amelyek nem illeszkednek szorosan a domináns mintázatokhoz.

Összességében az elemzés három fő mintázatot tárt fel: a specializált fajkapcsolatokat, az elkülönült asszociációs klasztereket, valamint a gubacshasználat szempontjából tekintve generalista fajokat. A kapott eredmények alátámasztják, hogy a hangyák és gubacsképző darazsak közötti kapcsolatok jelentős ökológiai struktúrát mutatnak, amelyek elemzése kulcsfontosságú lehet az asszociációs hálózatok működésének megértésében.

Az *Andricus hungaricus* szintén nagy gubacs, nagy kirepülési nyílással, viszont ez a talajra hullik. Magas tannintartalma miatt nehezen bomlik le (Stone és mtsai 2002), ami akár 6-8 évig is eltarthat, továbbá jó a hőszigetelése, ezáltal a hangyák számára megfelelő mikroklíma is biztosított, továbbá vastag, kemény fala miatt a ragadozók ellen is számottevő védelmet biztosít. A talajon lévő lyukas makkok is hasonló szerepet tölthetnek be (28. ábra), azonban erre vonatkozó adat kevés áll rendelkezésünkre.



28. ábra: *Temnothorax* kolónia csermakk belsejében (Forrás: SOE ERTI EVO)

Azok a fajok élhetnek valóban a gubacsban, ahol találtunk különböző fejlődési alakokat, esetleg királynőt is (pl: *D. quadripunctatus*, *T. turcicus*). Néhány nagyobb méretű hangya (*Camponotus* fajok) is használja a gubacsokat, azonban itt jellemzően kezdő kolóniák kialakítása céljából. Vannak olyan fajok is (*Lasius* fajok), amelyek nagy valószínűséggel csak "betévedtek", vagy alkalmi búvóhelyként használhatják a gubacsokat.

A gubacsfajok számos hangyafajnak nyújtanak menedéket. A gubacsok jelenléte segíti a hangyák megtelepedését, növelheti számukat. Ezek a hangyafajok ragadozóként fán élő herbivor rovarokat zsákmányolnak, ezáltal értékes ökoszisztéma-szolgáltatást nyújtanak. A hangyákon kívül, a gubacsok ideiglenes menedéket és szaporodási helyet is nyújthatnak különböző hártácsszárnyú fajoknak is, mint például a levéltetvek parazitoid darazsai (Pemphredoninae), amik gyakori zsákmányára magyar nevük is utal. Ezek alapján a gubacsok kisebb térbeli léptékben is fontos résztvevői az ökoszisztéma-szolgáltatásoknak.

5.4.1. A vizsgálatban szereplő gubacsok rövid jellemzése

***Andricus conglomeratus* (Giraud, 1859) aszexuális nemzedék:**

Dél-, és Kelet-Európában elterjedt faj. Tápnövényei általában a *Quercus petraea*, *Q. pubescens* és *Q. robur*, de néha előfordul *Q. dalechampii*, *Q. frainetto* fajokon is. Leggyakrabban csúcsrügyeken fordul elő, cserjéken, sarjhajtásokon, csemetekertekben tömeges. A gubacs 6–10 mm átmérőjű, gömbölyű, csoportosan elhelyezkedő, sima felületű és zöld színű (Csóka 1997) (29. ábra).



29. ábra: *Andricus conglomeratus* csoportos gubacsai (Forrás: SOE ERTI EVO)

***Andricus coronatus* (Giraud, 1859) aszexuális nemzedék:**

Közép-, és Délkelet-Európában elterjedt. Tápnövényei a *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*, *Q. frainetto*, *Q. virgiliana*. Rügygubacs, alakja koronára hasonlít, hengeres testéből háromszög alakú nyúlványok fejlődnek. Átmérője 8–15 mm, színe sárgásbarna, felülete enyves (Csóka 1997).

***Andricus glutinosus* (Giraud, 1859) aszexuális nemzedék:**

Közép-Európában elterjedt közönséges faj. Tápnövényei a *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*. 10–12 mm nagyságú, üreges, tojás alakú rügygubacs, amely fiatalon zöldes-pirosas színű és enyves felületű, majd később megbarnul (Csóka 1997) (30. ábra).



30. ábra: *A. glutinosus* gubacs, benne egy *Colobopsis truncata* hangya (Forrás: SOE ERTI EVO)

***Andricus hungaricus* (Hartig, 1843) aszexuális nemzedék:**

Közép-és Dél- Európában elterjedt, gyakran tömeges faj. Tápnövényei főként a *Q. robur*, de ritkán *Q. petraea*-n is kifejlődhet. Kifejezetten nagy (20–40 mm) rügygubacs, melynek felületén kúpos nyúlványok találhatóak (Csóka 1997) (31. ábra).



31. ábra: *Andricus hungaricus* gubacsok, és a gubacs belső szerkezete (Forrás: SOE ERTI EVO)

***Andricus kollari* (Hartig, 1843) aszexuális nemzedék:**

Észak-Afrikában, Kis-Ázsiában és Európa nagy részén elterjedt közönséges faj. Egyivarú nemzedékének tápnövényei a *Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. frainetto*, *Q. virgiliana*, valamint Spanyolországban a *Q. pyrenaica*, *Q. faginea*, *Q. fruticosa*, *Q. canariensis*. Kétivarú nemzedéke kizárólag cseren fejlődik ki. 10-30 mm nagyságú, szabályos gömb alakú, sima felszínű rügygubacs, amely csoportosan, előző évi hajtásokon jelenik meg (Csóka 1997).

***Andricus lignicola* (Hartig, 1840) aszexuális nemzedék:**

Európában szinte mindenütt elterjedt, számos tölgyfajon előfordul tápnövényei: *Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. frainetto*, *Q. virgiliana*, *Q. macranthera*, *Q. hartwisiana*. Az egyivarú nemzedék 7–15 mm nagyságú rügygubacsban fejlődik, a gubacs kemény és fás, amely kezdetben zöldesszürke, majd később barna színűvé válik. Kétivarú nemzedéke kizárólag a *Q. cerrisen* fejlődik (Csóka 1997).

***Andricus quercuscalicis* (Burgsdorf, 1783) aszexuális nemzedék:**

Európában megtalálható, ahol tápnövényei (*Q. robur* és *Q. cerris*) jelen vannak. A *Q. robur* makkján képez szabálytalan alakú, 15–30 mm nagyságú gubacsot, amelynek külső fala kemény és fás, fiatalon zöld és ragadós, majd megbarnul. A köznyelven zsíros gubacsnak is nevezik fényes felülete miatt. A kikelt darazsak 1–3 év diapauza után kikelve, tojásaikat a *Q. cerris* virágrügyeibe rakják, a gubacsok a hím virágzat tengelyén tömegesen fejlődnek. A makktermés akár 95%-át is fertőzheti, jelentős minőségi kárt okozva (Csóka 1997).

***Andricus quercustozae* (Bosc, 1792) aszexuális nemzedék:**

Észak-Afrikában, Kis-Ázsiában, Dél-, és Közép-Európában elterjedt faj, aszexuális nemzedéke rügygubacsot okoz. Tápnövényei: *Q. robur*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. virgiliana*, illetve további mediterrán tölgyek is. A gubacs 15–40 mm nagyságú, gömbölyű, felső peremén kisebb gallérszerű képződmények találhatók (Csóka 1997) (32. ábra).



32. ábra: Az *Andricus quercustozae* hangyák által lakott gubacsa (balra) és egy *Temnothorax turcicus* kolónia a gubacs belsejében (Forrás: SOE ERTI EVO)

***Aphelonyx cerricola* (Giraud, 1859) aszexuális nemzedék:**

Mindenhol elterjedt, ahol tápnövénye (*Q. cerris*) elterjedt. A 10–25 mm nagyságú rügygubacs frissen világoszöld, molyhos felületű, ami később világosbarnává válik. Általában csoportosan találhatóak a hajtásokon (Csóka 1997) (33. ábra).



33. ábra: *Aphelonyx cerricola* csoportos gubacsai és a gubacs belső, üreges szerkezete (Forrás: SOE ERTI EVO)

***Synophrus politus* (Hartig, 1843) kétivarú nemzedék:**

Inquilin faj. Észak-Afrikában, Kis-Ázsiában, Dél-, és Közép-Európában elterjedt rügygubacs. Tápnövénye a *Q. cerris*. Fiatal hajtásokon 3–5 mm nagyságú, idősebb hajtásokon pedig 10–20

mm nagyságú gömb alakú, kemény, fás gubacsokat okoz. Ritkábban a levél nyelén, vagy főerén is kifejlődhet (Csóka 1997) (34. ábra).



34. ábra: *Colobopsis truncata* hangyafaj a *Synophrus politus* gubacs elfásodott gubacsában (Forrás: SOE ERTI EVO)

6. ÖSSZEFOGLALÁS

Kutatásaink elsődleges célja az volt, hogy mélyrehatóbb, kvantitatív és kvalitatív adatokkal gazdagítsuk ismereteinket az erdei vöröshangyák (*Formica rufa* csoport) erdei ökoszisztémákban betöltött szerepéről. Különös hangsúlyt fektettünk a tölgyes erdőtípusra, mivel ezekről a vegetációtípusokról – ellentétben a boreális és fenyves erdőkkel – lényegesen kevesebb adat áll rendelkezésre a hangyák jelentőségével kapcsolatban. Ennek megfelelően kutatásainkat egy hegyvidéki, kocsánytalan tölgy főfafajú erdőtársulásban végeztük, ahol az erdei vöröshangyák magas populációsűrűségben voltak jelen. E koncentráció lehetővé tette, hogy a faj tölgyerdőkben betöltött szerepét nagyobb pontossággal vizsgáljuk.

A 2014 és 2024 közötti tízéves időszakban számos vizsgálatot végeztünk, amelyek célja az volt, hogy minél több ökológiai aspektust feltárjunk a hangyák szerepével kapcsolatban. A kutatási periódus kezdeti éveiben több módszertani kihívással szembesültünk, és ezek következtében számos mérésünk nem szolgáltatott kiértékelhető eredményeket. Az elvégzett és kiértékelt vizsgálatok négy fő témakörre bonthatók, melyeket az alábbiakban részletesen ismertetek.

1. Az erdei vöröshangyák, mint biológiai szabályozó szervezetek a tölgyes ökoszisztémák herbivor rovarfaunájában

A vizsgálat célja az erdei vöröshangyák növényevő rovarokra, különösen az araszólepkékre (Lepidoptera: Geometridae) gyakorolt hatásának értékelése volt. A hangyák predációs tevékenységét a fák törzsére rögzített, nem száradó ragasztóval bevont övcsapdák segítségével követtük nyomon, mely módszer megbízhatóan alkalmazható a korlátozott mobilitású, illetve röpképtelen nőtényekkel rendelkező Geometridae fajok monitorozására.

2018 és 2024 között, hat mintavételezési időszakban a ragasztós övcsapdák összesen 77 208 lepke egyedet fogtak. A fogott lepkék legnagyobb aránnyal a Geometridae családba tartoztak. A fennmaradó csoportok (Mikrolepidoptera, Noctuidae, Notodontidae és Erebiidae) csekély számban voltak jelen a csapdákban. A Geometridae családhhoz tartozó fajok egyedszáma szignifikánsan alacsonyabbnak bizonyult a hangyák által elfoglalt mintaterületeken, mint a kontrollterületeken, míg a többi vizsgált lepkecsoport esetében nem rajzolódott ki hasonlóan egyértelmű mintázat. Az eredmény alapján elmondható, hogy a Geometridae fajok egyedsűrűségét befolyásolják az erdei vöröshangyák, viszont ez nem

minden évben mutatható ki. Ez arra enged következtetni, hogy a hangyák nem válogatnak a táplálékban, hanem azt fogyasztják, ami nagy mennyiségben és elérhető közelségben van jelen. Tehát a hangyák tápláléka eltolódik abba az irányba, amiből az adott időszakban több van, és ezáltal tudják szabályozni az egyedsűrűséget. A gradációkat nagy valószínűséggel megszüntetni nem tudják, viszont a két tömegszaporodás közt eltelt időszakot megnyújthatják, valamint a gradáció amplitúdóját csökkenthetik.

2. Lepkehernyók az erdei vöröshangyák zsákmányspektrumában

Noha a vöröshangyák ragadozó viselkedéséről több közlemény is beszámol, ezek döntő többsége túlevelűek uralta erdőkben, főként boreális ökoszisztémákból származik. Az ilyen kutatások számszerű eredményei jelentős variabilitást mutatnak, ami felveti a vegetációtípus-specifikus zsákmányprofilok meglétét. Ennek fényében 2023–2024 folyamán Chauvin csapdákat alkalmaztunk, hogy feltárjuk, milyen lepkefajok (Lepidoptera) hernyói képezik a vöröshangyák zsákmányállományát, illetve milyen mennyiségi jellemzők mutatkoznak az év különböző időszakában.

A Chauvin csapdás vizsgálat eredménye szerint 2023-ban a három csapdában átlagosan 317, a második évben átlagosan 185 hernyót találtunk. Ebből 13 lepkecsalád 33 fajt sikerült azonosítanunk. Mindkét évben május első felében volt a hernyózsákmányolás csúcsa. Mindkét évben a Geometridae család fajai, ezen belül is az *Operophtera brumata* volt a domináns zsákmányfaj, továbbá a Geometridae családból az *Agriopis aurantiaria/marginaria*, *Agriopis leucophaearia*, a Noctuidae családból pedig az *Orthosia* fajok (*O. cruda* és *O. cerasi*) voltak gyakoribbak. A vizsgálat bizonyította, hogy az erdei vöröshangyák széles spektrumban szállítanak a bolyba mind még élő rovarokat, mind már elpusztult egyedeket, egész és feldarabolt állapotban is. Ez a módszer az adott élőhely rovarfaunájába és dominanciaviszonyaiba is betekintést ad, továbbá olyan fajokról is kaphatunk információt, amik más módszerekkel nem, vagy csak nehezen gyűjthetők (pl. lombkoronában élő fajok).

3. A hangyák hatása a magoncokra

Az erdei vöröshangyák a cser magoncok denzitására szignifikáns pozitív hatással voltak, kocsánytalan tölgnél pedig, bár volt különbség, nem volt szignifikáns az eltérés. Kocsánytalan tölgy esetében a mintaterületen 18,8 db/m², a kontroll területen pedig 11,2 db/m² magoncot jegyeztünk fel. Csernél a mintaterületen 3,9 db/m², a kontroll területen pedig 1,3

db/m² volt az átlagos magonc mennyiség. Ennek egyik lehetséges oka, hogy a hangyák a fán lévő és földre hullott tölgy makkokat fogyasztó és károsító élőlényeket jelenlétükkel zavarják.

4. Hangyák előfordulása tölgy gubacsokban

A tölgyféléken (*Quercus* spp.) képződő gubacsokban élő hangyafajokkal kapcsolatos ismeretek jelenleg meglehetősen hiányosak, különösen a kontinentális éghajlatú közép-európai térségekben. Ebből kiindulva célul tűztük ki a Magyarországon előforduló hangyák és a különböző gubacstípusok közötti kapcsolat feltérképezését. A vizsgálatok során összesen 182 hangyák által lakott gubacsot gyűjtöttünk be és elemeztünk. A gubacsok morfológiai azonosítása alapján 10 különböző gubacsajt sikerült elkülöníteni, amelyekben összesen 11 hangyafaj előfordulását dokumentáltuk.

A vizsgálat eredménye több érdekes összefüggésre világított rá a hangyák és gubacsdarazsak gubacsai közötti kapcsolatokat illetően:

Bizonyos hangyák egyértelműen kedvelnek egyes gubacsfajokat. Az adatok alapján néhány hangyafaj rendszeresen előfordul meghatározott gubacsokban. Ennek hátterében valószínűleg olyan tényezők állnak, mint a gubacsok által nyújtott védelem, stabil mikroklíma, vagy akár táplálék.

A fajok térben is elkülönülnek – nem mindenki mindenhol él együtt. Az eredmények alapján látszik, hogy bizonyos hangyák és gubacsfajok inkább külön csoportokat alkotnak, és nem keverednek másokkal. Ez arra utal, hogy különböző fajok eltérő életfeltételeket részesítenek előnyben – például más-más tölgyfajokat, élőhelytípusokat vagy mikroklimatikus körülményeket. Az ilyen elkülönülés segíti a fajokat abban, hogy ne versengjenek közvetlenül ugyanazért az erőforrásért.

A kapcsolatok hálózatként is értelmezhetők: A fajok nem véletlenszerűen kapcsolódnak egymáshoz, hanem kisebb-nagyobb, egymással szorosabb kapcsolatban álló klasztereket alkotnak. Ezek az „ökológiai hálózatok” hasonlóan működnek, mint más közösségi rendszerek: vannak központi fajok, ritkábban kapcsolódó szereplők, sőt akár „híd-fajok” is, amelyek több klaszter között is kapcsolatot teremtenek. Ezek feltérképezése segíthet jobban megérteni, hogyan áll össze a természetes közösségek szerkezete.

Eredményeink hozzájárulnak a hangyák és más élőlénycsoportok közötti komplex trofikus és kompetíciós hálózatok jobb megértéséhez, valamint a biodiverzitás mikroélőhelyekhez kötődő aspektusainak feltárásához.

7. TÉZISEK

A fentebb összefoglalt eredmények alapján az alábbi tézisek kerültek megfogalmazásra:

1. A ragasztós övecsapdákkal végzett vizsgálatok során a fogott lepkék 93%-a a Geometridae családba tartozott. A többi lepke a Mikrolepidoptera, Noctuidae, Notodontidae és Erebidae lepkecsoportokba sorolható. Az eredmények kimutatták, hogy a hangyák hatással voltak a lepkefajok egyedszámára, de ez csak a legnagyobb számú csoport, az araszolók esetében volt kimutatható.
2. A Chauvin csapdás vizsgálat során a 2023-as és 2024-es vizsgálati években a hernyófogyasztás csúcsa május hónapra esett, mindkét évben a Geometridae család hernyóinak dominanciájával (2023-ban 53% és 2024-ben 48%), melyen belül az *Operophtera brumata* faj volt a leggyakoribb (28%, illetve 23%). A két év során összesen 13 lepkecsalád 33 fájának hernyóit sikerült azonosítani.
3. A magoncok vizsgálata során a cser esetében szignifikánsan magasabb volt a magoncok száma a kolonizált területen, mint a kontroll területen. A kocsánytalan tölgy esetében is tapasztaltunk különbséget, azonban az eltérés nem volt szignifikáns.
4. A gubacsvizsgálat során 10 gubacsdarázs gubacsaiban 11 hangyafaj előfordulását igazoltuk. A hangyák és gubacsok közti kapcsolatoknak három fő mintázatát észleltük. Az eredményeink alapján elmondható, hogy a talajon és fán élő gubacsokban élő hangyák az esetek többségében egyértelműen elkülönülnek. A 11 hangyafajból 7 kizárólag fán, 2 kizárólag talajon és 2 hangyafaj fán és talajon egyaránt megtalálható gubacsban fordult elő.

8. JAVASLATOK

Kutatásunk során több módszertani megközelítést alkalmaztunk annak érdekében, hogy átfogó képet kapjunk az erdei vöröshangyák ökológiai szerepéről. Az adatgyűjtés eredményeként jelentős mennyiségű, sokrétű információ halmozódott fel, amelynek csak egy része került feldolgozásra a jelen tanulmány keretein belül. Ennek fényében különösen indokoltnak tartjuk a már meglévő, de eddig ki nem elemzett adatok további feldolgozását. Ide tartozik többek között:

- a különböző lepkecsoportokra vonatkozó adatok részletes vizsgálata, különösen a varsás illatcsapdákkal végzett mintavételek alapján,
- a kocsánytalan tölgy és cser fajok makktermésére vonatkozó adatok értékelése,
- valamint a rendelkezésre álló dendrokronológiai adatok elemzése, amelyek segítségével hosszú távú erdődinamikai változások és azok esetleges összefüggései a hangyatevékenységgel is vizsgálhatók.

Ezen felül új vizsgálati irányok bevezetése is indokolt lenne, amelyek tovább bővíthetik az ökológiai összefüggések megértését:

- Vadkamerák telepítése, amelyek segítségével feltérképezhető lenne, hogy a vöröshangyák bolyainak jelenléte befolyásolja-e a nagyvadfajok (pl. gímszarvas, vaddisznó) viselkedését, térhasználatát vagy táplálkozási mintázatait.
- Meteorológiai állomás telepítése a mikroklimatikus viszonyok pontosabb nyomon követésére, amelyek a hangyák aktivitásával és hatásával összefüggésbe hozhatók.
- Faunisztikai és florisztikai vizsgálatok végzése a vöröshangyák által lakott és kontrollterületeken, amelyek segítenék az élőhelyi diverzitás és közösségi szerkezet alakulásának jobb megértését.

Továbbá javasoljuk a jelen vizsgálat során alkalmazott módszerek finomítását, valamint a kutatás földrajzi kiterjesztését más hazai tölgyesekre vagy eltérő ökológiai adottságú erdőtípusokra. Ez lehetővé tenné a kapott eredmények általánosíthatóságának tesztelését, illetve az erdei vöröshangyák szerepének összehasonlító értékelését eltérő környezeti feltételek között.

9. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Mindenekelőtt a családomnak tartozom köszönettel, akik végtelen türelemmel viselték hogy a kutatómunkámmal, majd a dolgozat megírásával töltött idő alatt nélkülözniük kellett. Köszönöm Férjemnek és Édesanyámnak, hogy erős háttérként segítettek a mindennapi teendőkben, a dolgozatom elkészülése érdekében. Hálás vagyok a Lányomnak, amiért – hol könnyebben, hol nehezebben – nélkülözni tudott, és türelemmel elfogadta, hogy a szokásosnál több időt töltök munkával.

Köszönettel tartozom Csóka György témavezetőmnek, aki a kutatás megvalósításában és a disszertáció megírásában irányítúként mutatta a helyes utat, és kapcsolatai révén több szakemberrel is megismerkedhettem. Köszönöm neki, hogy időnként humorosan, időnként kellő következetességgel és határozottsággal támogatott és a biztatott ezen a hosszú úton (és csendben viselte női szeszélyeimet).

Köszönet illeti a Soproni Egyetem Erdészeti Tudományos Intézet Erdővédelmi Osztályának minden volt és jelenlegi dolgozóját, akikkel együtt dolgozhattam. Külön köszönet illeti Paulin Mártont, akivel a terepi munkák nagy részét, valamint a disszertációink megírását közösen végeztük és támogattuk egymást. Köszönöm Eötvös Csabának a módszerek fejlesztésében, a terepmunkában, és a statisztikai kérdésekben nyújtott hatalmas segítségét. Köszönöm Gáspár Csabának a terepmunkában, valamint a lepkék határozásában nyújtott segítséget, és hogy bevezetett a lepkék világába. Köszönöm Hirka Anikónak, hogy a dolgozat elkészítése során észrevételeivel, tanácsaival támogatott, nagyban segítette a szöveg szerkesztésével és tördelésével való teendők elvégzését, és a magyar helyesírás olykor rejtélyes szabályait együtt próbáltuk megfejteni. Köszönöm Kis Imrénének a labormunkában nyújtott nélkülözhetetlen segítségét, valamint Majsai Erikának és Koltay Andrásnak, hogy a munkám során biztattak.

Az ízeltlábúak határozásának nagy részét Kárpáti Marcell végezte, aki a terepi munkában is nagy segítségemre volt. A mintákat határozta továbbá Csősz Sándor, Szinetár Csaba és Markó Viktor, ezúton köszönöm nekik is a munkát.

Köszönöm a dolgozatom bírálatát és a házi védésem során nyújtott tanácsokat bírálóimnak, Tuba Katalinnak és Andrási Dánielnek, valamint Varga Juditnak a tanulmányaim során nyújtott segítséget.

A doktori kutatásom háttérét az OTKA 128008 (Erdővédelmi jelentőségű ökoszisztéma szolgáltatások számszerűsítése magyarországi tölgyesekben) kutatási projekt támogatta.

10. IRODALOMJEGYZÉK

- Abe, Y. 1988: Trophobiosis between the Gall Wasp, *Andricus symbioticus*, and the Gall-Attending Ant, *Lasius niger*. *Applied Entomology and Zoology*, 23(1): 41–44.
- Abe, Y. 1992: The advantage of attending ants and gall aggregation for the gall wasp *Andricus symbioticus* (Hymenoptera: Cynipidae). *Oecologia*, 89:166–167.
- Abrahamson, W.G. 1989: Plant-animal interactions. McGraw-Hill Publishing, New York, 480 pp.
- Adlung, K. G. 1966: A critical evaluation of the European Research on use of red wood ants (*Formica rufa* group) for the protection of forests against harmful insects. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 57: 167–189.
- Ambrus, A. & Csóka, G. 1992: Studien Über Das Schwärmen Und Die Dichte-Abschätzung Des Frostspanners, *Operophtera brumata* L. (Lep., Geometridae) Mit Hilfe von Markierungen Und Pheromofallen in Ungarn. *Anzeiger für Schädlingkunde Pflanzenschutz Umweltschutz*, 65: 88–92.
- Araújo, L.M.; Lara, A.C.F. & Fernandes, G.W. 1995: Utilization of *Apion* sp. (Coleoptera Apionidae) galls by an ant community in southeastern Brazil. *Tropical Zoology*, 8(2): 319–324.
- Bailey, R.; Schönrogge, K.; Cook, J.M.; Melika, G.; Csóka, G.; Thúröczy, Cs. & Stone, G.N. 2009: Host Niches and Defensive Extended Phenotypes Structure Parasitoid Wasp Communities. *PLoS Biology*, 7(8): 1–12.
- Balogh L.; Bán I.; Berki I.; Bidló A.; Boruzs G.; Bölöni G. és mtsai 2017: 22. Mátra erdészeti táj. In: Főhrer E. és Kovácssevis P. (szerk.): Magyarország erdészeti tájai-II. Északi-középhegység erdészeti tájcsoport. NÉBIH, Budapest, 339–353.
- Balzani, P.; Dekoninck, W.; Feldhaar, H.; Freitag, A.; Frizzi, F.; Frouz, J.; Masoni, A.; Robinson, E.; Sorvari, J. & Santini, G. 2022: Challenges and a call to action for protecting European red wood ants. *Conservation Biology*, 36, e13959.
- Beattie, A. 1985: The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge.
- Behrndt, G. 1933: Die Bedeutung der Roten Waldameise bei Forleulenkalamitäten. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, 65: 479–498.
- Behrndt, G. 1934: Einige Beobachtungen über die Bedeutung von *Formica rufa* und *F. fusca* bei Forleulenkalamitäten. *Forstarchiv*, 10(18): 289–294.
- Benedek K. 2012: Territoriális *Formica* fajok fészekomplexumainak szerveződése és közösségsszervező hatása. Doktori értekezés. Szegedi Tudományegyetem.
- Berki, I.; Mőricz, N.; Rasztoivits, E.; Gulyás, K.; Garamszegi, B.; Horváth, A. & Balázs, P. 2018: Fapusztulás És Gyorsuló Nővekedés Kocsánytalan Tölgyeseinkben. *Erdészettudományi Közlemények*, 8: 119–130.
- Bernasconi, C.; Cherix, D. & Pamilio, P. 2011: Molecular taxonomy of the *Formica rufa* group (red wood ants) (Hymenoptera: Formicidae): a new cryptic species in the Swiss Alps? *Myrmecological News*, 14: 37–47.

- Bernasconi, C.; Pamilo, P. & Cherix, D. 2010: Molecular markers allow sibling species identification in red wood ants (*Formica rufa* group). *Systematic Entomology*, 35(2): 243–249.
- Bruns, H. 1954: Beobachtungen zum Verhalten der Roten Waldameise während des Nahrungserwerbes. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 11(1): 151–154.
- Bruns, H. 1958: Untersuchungen und Beobachtungen an einer Naturkolonie der Roten Waldameise (*Formica rufa*) im Schadgebiet der Kl. Fichtenblattwespe (*Pristiphora abietina*). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 43(3): 326–335.
- Bruns, H. & Schrader, A. 1955: Abnahme der Kokondichte der Roten Kiefernbuschhornblattwespe (*Neodiprion sertifer*) bei Nestern der Roten Waldameise. *Waldhygiene*, 1: 33–68.
- Çamlıtepe, Y. & Aksoy, V. 2019: Distribution and conservation status of the European red wood ant species *Formica pratensis* Retzius, 1783 (Hymenoptera, Formicidae) in (European) Turkey. *Journal of the Entomological Research Society*, 21(2): 199–211.
- Carroll, C.R. & Janzen, D.H. 1973: Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 4: 231–257.
- Chauvin, R. 1966: Un Procédé pour récolter automatiquement les proies que les *Formica polyctena* rapportent au nid. *Insectes Sociaux*, 13: 59–67.
- Cherix, D. 1980: Note préliminaire sur la structure, la phenologie et le régime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. *Insectes Sociaux*, 27: 226–236.
- Cherix, D. & Bourne, J.D. 1980: A field study on a supercolony of the red wood ant *Formica lugubris* in relation to the predatory arthropods (spiders, harvestmen and ants). *Revue Suisse de Zoologie*, 87: 955–973.
- Cilbircioğlu, C. & Ünal, S. 2012: Bark beetles and their natural enemies on oriental spruce from the black sea region of Turkey. *Journal of Agricultural and urban Entomology*, 28: 42–56.
- Craig, T.P.; Araújo, L.M.; Itami, J.K. & Fernandes, G.W. 1991: Development of the insect community centered on a leaf-bud gall formed by a weevil (Coleoptera, Curculionidae) on *Xylopia aromatica* (Annonaceae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 35(2): 311–317.
- Csóka Gy. 1997: Gubacsok-Plant galls. *Agroinform Kiadó és Nyomda Kft., Budapest*, 160 pp.
- Csóka Gy. 2022: Az erdővédelem aktuális kihívásai Magyarországon. *Növényvédelem*, 58(4): 141–148.
- Csóka Gy. & Ambrus A. 2016: Erdei fa- és cserjefajok szerepe a herbivor rovarok fajgazdagságának fenntartásában. In: Korda M. (szerk.): *Az erdőgazdálkodás hatása az erdők biológiai sokféleségére. Tanulmánygyűjtemény. Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság*, 155–192.
- Csóka, Gy.; Hirka, A.; Csepelényi, M.; Szőcs, L.; Molnár, M.; Tuba, K.; Hillebrand, R. & Lakatos, F. 2018a: Erdei rovarok reakciói a klímaváltozásra (esettanulmányok). *Erdészettudományi Közlemények*, 8(1): 149–162.
- Csóka, Gy.; Hirka, A.; Mutun, S.; Glavendekic, M.; Mikó, Á.; Szőcs, L. et al. 2020: Spread and potential host range of the invasive oak lace bug [*Corythucha arcuata* (Say, 1832) – Heteroptera: Tingidae] in Eurasia. *Agricultural and Forest Entomology*, 22(1): 61–74.

- Csóka, Gy.; Hirka, A.; Szócs, L.; Móricz, N.; Rasztovits, E. & Pödör, Z. 2018b: Weather-dependent fluctuations in the abundance of the oak processionary moth, *Thaumetopoea processionea* (Lepidoptera: Notodontidae). *European Journal of Entomology*, 115: 249–255.
- Csóka, Gy.; Koltay, A.; Hirka, A. & Janik, G. 2009: The effect of drought on the health state of our sessile oak and beech stands. *Klíma-21 Füzetek*, 57: 64–73.
- Csóka, Gy.; Stone, G.N. & Melika, G. 2005: Biology, Ecology and Evolution of Gall-inducing Cynipidae. In: Raman, A.; Schaefer, C. W. and Withers, T. M.: *Biology, Ecology and Evolution of Gall-Inducing Arthropods*. Science Publishers, USA, 573–642.
- Csősz S. 2019: Földi idegenek-A hangyák világa. Athenaeum Kiadó, Budapest, pp. 207.
- 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(1): 78.
- Csősz, S. & Fisher, B.L. 2015: Diagnostic survey of Malagasy *Nesomyrmex* species-groups and revision of hafahafa group species via morphology based cluster delimitation protocol. *ZooKeys*, 526: 19–59.
- Csősz, S. & Fisher, B.L. 2016: Toward objective, morphology-based taxonomy: a case study on the Malagasy *Nesomyrmex sikorai* species group (Hymenoptera: Formicidae). *PloS one*, 11(4): e0152454.
- Csősz, S. & Markó, B. 2004: Redescription of *Tetramorium hungaricum* (Rösler, 1935) a related species of *T. caespitum* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecologische Nachrichten*, 6: 49–59.
- Czechowski, W. 1996: Colonies of hybrids and mixed colonies; interspecific nest takeover in wood ants (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica*, 50: 1–116.
- Csiki E. 1905: Biztos adatok madaraink táplálkozásáról. *Aquila* 1905(1–4): 312–330.
- Damien, M.; Jactel, H.; Meredieu, C.; Régolini, M.; Van Halder, I. & Castagnérol, B. 2016: Pest damage in mixed forests: Disentangling the effects of neighbor identity, host density and host apparency at different spatial scales. *Forest Ecology and Management*, 378: 103–110.
- Dekoninck, W.; Hendrickx, F.; Grootaert, P. & Maelfait, J.P. 2010: Present conservation status of red wood ants in northwestern Belgium: Worse than previously, but not a lost cause. *European Journal of Entomology*, 107: 209–218.
- Dekoninck, W.; Maebe, K.; Breyne, P. & Hendrickx, F. 2014: Polygyny and strong genetic structuring within an isolated population of the wood ant *Formica rufa*. *Journal of Hymenoptera Research*, 41: 95–111.
- Demeter, L.; Molnár, Á.P.; Öllerer, K.; Csóka, G.; Kiš, A.; Vadász, C. et al. 2021: Rethinking the natural regeneration failure of pedunculate oak: The pathogen mildew hypothesis. *Biological Conservation*, 253: 108928.
- Dolek, M.; Freese-Hager, A.; Bussler, H.; Floren, A.; Lieg, A. & Schmidl, J. 2009: Ants on oaks: effects of forest structure on species composition. *Journal of Insect Conservation*, 13: 367–375.
- Domisch, T.; Finér, L.; Neuvonen, S.; Niemela, P.; Risch, A.; Kilpelainen, J. et al. 2009: Foraging activity and dietary spectrum of wood ants (*Formica rufa* group) and their role in nutrient fluxes in boreal forests. *Ecological Entomology*, 34(3): 369–377.

- Domisch, T.; Risch, A. & Robinson, E. 2016: Wood ant foraging and mutualism with aphids. In: Stockan J. A., Robinson E. J., Wood Ant Ecology and Conservation. Cambridge University Press, pp. 145–176.
- Duma, I. 2003: The impact of red wood ants *Formica rufa* on the distribution of invertebrate fauna from the forest's floor (I). Annals of West University of Timisoara: Series of Biology, 5-6: 121–130.
- Egger, A. 1990: Künstliche Ameisenvermehrung der *Formica polyctena* Foerst. (Kleine Waldameise) über Ablegerbildung in Oberösterreich. Waldhygiene, 18(3–4): 65–92.
- Eidmann, H. 1926: Die forstliche Bedeutung der Roten Waldameise. Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 12(2): 298–331.
- Eötvös, Cs.B.; Fürjes-Mikó, Á.; Paulin, M.; Gáspár, Cs.; Kárpáti, M.; Hirka, A. & Csóka, Gy. 2023: Enhanced natural regeneration potential of sessile oak in Northern Hungary: Role of artificially increased density of insectivorous birds. Forests, 14(8): 1548.
- Erber, D. 1988: Biology of Camptosoma Clytrinae–Cryptocephalinae–Chlamisinae–Lamprosomatinae. – In: Jolivet, P., Petitpierre, E. és Hsiao, T. H. (szerk.): Biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht – Boston – London, pp. 513–552.
- Espadaler, X. & Nieves, J.L. 1983: Hormigas (Hymenoptera, Formicidae) pobladoras de agallas abandonadas de cinipidos (Hymenoptera, Cynipidae) sobre *Quercus* sp. en la Peninsula Iberica. Boletin de la Estacion Central de Ecologia, 12(23): 89–93.
- Fernandes, G.W.; Fagundes, M.; Woodman, R.L. & Price, P.W. 1999: Ant effects on three-trophic level interactions: plant, galls, and parasitoids. Ecological Entomology, 24: 411–415.
- Fernandez-Conradi, P.; Borowiec, N.; Capdevielle, X.; Castagneyrol, B.; Maltoni, A.; Robin, C.; Federico, S.; Van Halder, I.; Vétillard, F. & Jactel, H. 2017: Plant neighbour identity and invasive pathogen infection affect associational resistance to an invasive gall wasp. Biological Invasions, 20: 1459–1473.
- Ferrante, M.; LoCacciato, A. & Lövei, G.L. 2014: Quantifying predation pressure along an urbanisation gradient in Denmark using artificial caterpillars. European Journal of Entomology, 111 (5): 000–000.
- Fleury, M.; Bernasconi, C.; Freitag, A.; Pamilo, P. & Cherix, D. 2010: Behavioural species discrimination in red wood ants (*Formica rufa* group). Journal on Protected Mountain Areas Research, 2: 13–20.
- Folgarait, P.J. 1998: Ant biodiversity and its relationship to ecosystem functioning: a review. Biodiversity and Conservation, 7(9): 1221–1244.
- Fortelius, W.; Rosengren, R.; Cherix, D. & Chautems, D. 1993: Queen recruitment in a highly polygynous supercolony of *Formica lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). Oikos, 67(2): 193–200.
- Fowler, S.V. & MacGarvin, M. 1985: The impact of hairy wood ants, *Formica lugubris*, on the guild structure of herbivorous insects on birch, *Betula pubescens*. The Journal of Animal Ecology, 847–855.
- Franc, V.; Majzlan, O.; Krištín, A. & Wiezik, M. 2015: On the distribution and ecology of the ant cricket (*Myrmecophilus acervorum*) (Orthoptera: Myrmecophilidae) in Slovakia. Matthias Belivs Univ. Proc. 5, Suppl. 2, pp. 40–50.

- Frank, S.C.; Steyaert, S.M.; Swenson, J.E.; Storch, I.; Kindberg, J.; Barck, H. & Zedrosser, A. 2015: A “clearcut” case? Brown bear selection of coarse woody debris and carpenter ants on clearcuts. *Forest Ecology and Management*, 348: 164–173.
- Fürjes-Mikó Á.; Csősz S. & Csóka Gy. 2019: Az erdei vöröshangyák (*Formica rufa* csoport) erdővédelmi szerepe Európában – Szakirodalmi áttekintés. *Erdészettudományi Közlemények*, 9(1): 35–50.
- Fürjes-Mikó, Á.; Csősz, S. & Csóka, Gy. 2020: Ants Inhabiting Oak Cynipid Galls in Hungary. *North-Western Journal of Zoology*, 16(1): 95.
- Fürjes-Mikó, Á.; Csősz, S.; Paulin, M.J. & Csóka, Gy. 2025: The role of red wood ants (*Formica rufa* species group) in Central European forest ecosystems – a literature review. *Insects*, 16(5): 518.
- Frouz, J.; Jílková, V. & Sorvari, J. 2016: Contribution of wood ants to nutrient cycling and ecosystem function. In: Stockan J.A., Robinson E.J.: *Wood Ant Ecology and Conservation*. Cambridge University Press, pp. 207–220.
- Gallé L. 1978: Formicoidea populációk denzitása és produktivitása gyepcönózisokban. Kandidátusi értekezés, Szeged.
- Gallé, L.; Kanizsai, O.; Maák, I. & Lőrinczi, G. 2014: Close nesting association of two ant species in artificial shelters: Results from a long-term experiment. *Acta Zoologica Academia Scientiarum Hungaricae*, 60(4): 359–370.
- Gallé, L.; Kovács, É. & Hevér, A. 1994: Pattern transformation of ant colonies in a succesional sandy grassland. *Memorabilia Zooogica*, 48: 81–90.
- Giannetti, D.; Gil-Tapetado, D.; Schifani, E.; Nalini, E.; Grasso, D.A. & Polidori, C. 2025: Behavioral, Ecological, and Morphological Data Suggest a Close Relationship Between the Ant *Colobopsis truncata* and the Gall Wasp *Aphelonix cerricola*. *Integrative Zoology*, 0: 1–12.
- Gibb, H. & Johansson, T. 2010: Forest succession and harvesting of hemipteran honeydew by boreal ants. *Annales Zoologici Fennici*, 47: 99–110.
- Goesswald, K. 1940: Beobachtungen über den Schutz eines Kieferbestandes vor der Kiefernbuschhornblattwespe durch die Roten Waldameise. *Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen*, 72(2): 370–378.
- Goesswald, K. 1941: Ist nun die Rote Waldameise nützlich oder schädlich? *Anzeiger für Schädlingskunde*, 17(1): 1–7.
- Goesswald, K. 1951: Die Rote Waldameise im Dienste der Waldhygiene. *Forstwirtschaftliche Bedeutung, Nutzung, Lebensweise, Zucht, Vermehrung und Schutz*. Kinau Verlag, Lüneburg.
- Goesswald, K. 1958: Weitere Beobachtungen über die Auswirkung der Roten Waldameise auf den Eichenwickler. *Waldhygiene*, 2: 143–153.
- Goropashnaya, A.V.; Fedorov, V.B. & Pamilo, P. 2004: Recent speciation in the *Formica rufa* group ants (Hymenoptera, Formicidae): interference from mitochondrial DNA phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32(1): 198–206.
- Gotwald, W.H. 1986: The beneficial economic role of ants. In: Vinson S. B. (ed): *Economic Impact and Control of Social Insects* New York: Praeger Scientific, 290–313.

- Greathead, D.J. 1976: A review of biological control in western and southern europe. Technical Communications of Commonwealth Institute of Biological Control, No. 7 Farnham: CIBC, 182 p.
- Greenacre, M.J. 2007: Correspondence Analysis in Practice (2nd ed.). Chapman & Hall/CRC
- Große, C.; Kaczensky, P. & Knauer, F. 2003: Ants: A food source sought by Slovenian brown bears (*Ursus arctos*)? Canadian Journal of Zoology, 81(12): 1996–2005.
- Gyllenstrand, N.; Seppä, P. & Pamilo, P. 2004: Genetic differentiation in sympatric wood ants, *Formica rufa* and *F. polyctena*. Insectes Sociaux, 51: 139–145.
- Györfi J. 1957: Erdészeti rovartan. Akadémiai Kiadó, Budapest, 126–127.
- Hartmann, H.; Battisti, A.; Brockerhof, E.G. et al. 2025: European forests are under increasing pressure from global change-driven invasions and accelerating epidemics by insects and diseases. Journal für Kulturpflanzen, 77(2): 6–24.
- Hartner A. 1994: Formicoidea vizsgálatok Nyugat- és Dél-dunántúli erdőkben. Kandidátusi értekezés
- Hartner A. 2004: A *Formica rufa* L. és *Formica pratensis* Retz. (Hym.: Formicidae) napi aktivitásának vizsgálata belső-somogyi mintaterületeken. Somogyi Múzeumok Közleményei, 16: 337–341.
- Hauser, D.C. 1964: Anting by gray squirrels. Journal of Mammalogy, 45(1): 136–138.
- Hendricks, P. & Norment, G. 2015: Anting behavior by the northwestern crow (*Corvus caurinus*) and american crow (*Corvus brachyrhynchos*). Northwestern Naturalist, 96(2): 143–146.
- Herman O. 1901: A madarak hasznáról és káráról. – A Magyar Királyi Földművelésügyi Miniszter kiadványai, Budapest, 124 pp.
- Herrera, C.M. 1984: Significance of ants in the diet of insectivorous birds in southern spanish mediterranean habitats. Ardeola, 30: 77–81.
- Hirka A. 2003: Vizsgálatok a magyarországi tölgyek karpofág rovaraival. Doktori (PhD) értekezés. Nyugat-Magyarországi Egyetem, Sopron.
- Holt, S.J. 1955: On the foraging activity of the wood ant. Journal of Animal Ecology, 24: 1–34.
- Horák, J. 2014: Introduction to forest protection. Faculty of Forestry and Wood Sciences, CULS Prague.
- Horstmann, K. 1970: Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameisen *Formica polyctena* (Foerster) im Eichenwald I. Zusammensetzung der Nahrung, Abhängigkeit von Witterungsfaktoren und von der Tageszeit. Oecologia, 5: 138–157.
- Hölldobler, B. & Wilson, E.O. 1990: The Ants. Harvard University Press, Cambridge.
- Hunter, M.D. 1992: A variable insect–plant interaction: the relationship between tree budburst phenology and population levels of insect herbivores among trees. Ecological Entomology, 17: 91–95.
- Inouye, B.D. & Agrawal, A.A. 2004: Ant mutualists alter the composition and attack rate of the parasitoid community for the gall wasp *Disholcaspis eldoradensis* (Cynipidae). Ecological Entomology, 29: 692–696.

- Inozemtsev, A.A. 1974: Dinamika troficheskikh svyazey ryzikh lesnykh murav'ev i ikh rol'v regulyatsii chislennosti vrednykh bespozvonochnykh v dubravakh Tul'skoy oblasi. *Ekologiya*, 3: 63–71.
- Jactel, H.; Bauhus, J.; Boberg, J.; Bonal, D.; Castagneyrol, B.; Gardiner, B.; Olabarria, J.; Koricheva, J.; Meurisse, N. & Brockerhoff, E. 2017: Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. *Current Forestry Reports*, 3: 223–243.
- Jaworski, T. & Sukovata, L. 2020: Tools for Monitoring Oak Defoliating Geometrids – Traps for Catching Males and Females. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 35: 506–512.
- Jílková, V.; Matejíček, L. & Frouz, J. 2011: Changes in the pH and other soil chemical parameters in soil surrounding wood ant (*Formica polyctena*) nests. *European Journal of Soil Biology*, 47: 72–76.
- Johansson, T. & Gibb, H. 2012: Forestry Alters Foraging Efficiency and Crop Contents of Aphid-Tending Red Wood Ants, *Formica aquilonia*. *PLoS ONE*, 7(3): e32817.
- Juhász, O.; Fürjes-Mikó, Á.; Tenyér, A.; Somogyi, A.Á.; Aguilon, D.J.; Kiss, P.J., Bátori, Z. & Maák, I. 2020: Consequences of climate change-induced habitat conversions on red wood ants in a Central-European mountain: a case study. *Animals*, 10: 1677.
- Kaitaniemi, P.; Riihimäki, J.; Koricheva, J. & Vehviläinen, H. 2007: Experimental evidence for associational resistance against european pine sawfly in mixed tree stands. *Silva Fennica*, 41(2): 259–268.
- Kalotás Zs. 2014: Hamvas küllő.– In: Haraszthy, L. (szerk.): Natura 2000 fajok és élőhelyek Magyarországon. Pro Vértes Közalapítvány, Csákvár, pp. 637–640.
- Karhu, K. 1998: Green Islands- top-down and bottom up effects of wood ants in forests under folivore attack. *Annales Universitatis Turkuensis*.
- Karhu, K. & Neuvonen, S. 1998: Wood ants and a geometrid defoliator of birch: predation outweighs beneficial effects through the host plant. *Oecologia*, 113: 509–516.
- Kaufman, L. & Rousseeuw, P.J. 2005: Finding Groups in Data: An Introduction to Cluster Analysis. Wiley.
- Kelso, L. & Nice, M.M. 1963: A russian contribution to anting and feather mites. *The Wilson bulletin*, 75(1): 23–26.
- Kilpeläinen, J.; Finér, L.; Neuvonen, S.; Niemelä, P.; Domisch, T.; Risch, A.C. et al. 2009: Does the mutualism between wood ants (*Formica rufa* group) and *Cinara* aphids affect Norway spruce growth? *Forest Ecology and Management*, 257: 238–243.
- Klapwijk, M.J.; Csóka, G.; Hirka, A.; Björkman, C. 2013: Forest Insects and Climate Change: Long-Term Trends in Herbivore Damage. *Ecology and Evolution*, 3: 4183–4196.
- Koenig, H. 1956: Über die Auswirkungen künstlicher Vermehrung der Kl. Roten Waldameise im Staatlichen Forstamt Münster. *Waldhygiene*, 1: 227–229.
- Kolonits J. 1968: A fenyőrontó darázs (*Neodiprion sertifer* Geoffr.) elleni védekezési eljárások. In: Keresztesi B. (szerk.): Erdészeti Kutatások. Az Erdészeti Tudományos Intézet közleményei, Debrecen.
- Kruskal, W.H. & Wallis, W.A. 1952: Use of ranks in one-criterion variance analysis. *Journal of the American Statistical Association*, 47(260): 583–621.
- Laakso, J. 1999: Short-term effects of wood ants (*Formica aquilonia* Yarr.) on soil animal community structure. *Soil Biology and Biochemistry*, 31: 337–343.

- Laakso, J. & Setälä, H. 1997: Nest mounds of red wood ant (*Formica aquilonia*): hot spots for litter dwelling-earthworms. *Oecologia*, 111: 565–568.
- Laakso, J. & Setälä, H. 1998: Composition and trophic structure of detrital food web in ant nest mounds of *Formica aquilonia* and in the surrounding forest soil. *Oikos*, 81: 266–278.
- Laakso, J. & Setälä, H. 2000: Impacts of wood ants (*Formica aquilonia* Yarr.) on the invertebrate food web of the boreal forest floor. *Annales Zoologici Fennici*, 37: 93–100.
- Laine, K.J. & Niemelä, P. 1980: The influence of ants on the survival of mountain birches during an *Oporinia autumnata* (Lep., Geometridae) outbreak. *Oecologia*, 47: 39–42.
- La France, K.R. & Westwood, A.R. 2006: An assessment of tree banding techniques to capture cankerworm defoliators of elm and ash trees in Winnipeg, Manitoba, Canada. *Arboric Urban Forestry*, 32: 10–17.
- Landa, J.T. & Tullock, G. 2003: Why ants do but honeybees do not construct satellite nests. *Journal of Bioeconomics*, 5: 151–164.
- Larsson, S.; Björkman, C. & Gref, R. 1986: Responses of *Neodiprion sertifer* (Hym., Diprionidae) larvae to variation in needle resin acid concentration in Scots pine. *Oecologia*, 70: 77–84.
- Lenth, R.V. 2024: emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version
- Li, G. 2006: Robust Regression. In *Exploring Data Tables, Trends, and Shapes*; Hoaglin, D.C., Mosteller, F., Tukey, J.W., Eds.; Wiley Series in Probability and Statistics; Wiley, pp. 281–343.
- Lindstedt, C.; Mappes, J.; Päivinen, J. & Varama, M. 2006: Effects of group size and pine defence chemicals on Diprionid sawfly survival against ant predation. *Oecologia*, 150: 519–526.
- Linnaluoto, E.T. & Koponen, S. 1980: Lepidoptera of Utsjoki, northernmost Finland. *Kevo Notes*, 5: 1–68.
- Mabelis, A.A. 1979: Wood ant wars - The relationship between aggression and predation in the red wood ant (*Formica polyclctena* Först). *Netherlands Journal of Zoology*, 29(4): 451–620.
- Mabelis, A.A. & Korczyńska, J. 2016: Long term impact of agriculture on the survival of wood ants of the *Formica rufa* group (Formicidae). *Journal of Insect Conservation*, 20: 621–628.
- Mahdi, T. & Whittaker, J.B. 1993: Do birch trees (*Betula pendula*) grow better if foraged by wood ants? *Journal of Animal Ecology*, 62: 101–116.
- Maňák, V. 2014: Interactions between ants and pine weevils- Effect on forest regeneration. Doctoral thesis-Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Maňák, V.; Björklund, N.; Lenoir, L. & Nordlander, G. 2015: The effect of red wood ant abundance on feeding damage by the pine weevil *Hylobius abietis*. *Agricultural and Forest Entomology*, 17: 57–63.
- Mani, M.S. 1964: Ecology of plant galls. The Hague: W. Junk, 434 pp.
- Mattson, D.J. 2001: Myrmecophagy by Yellowstone grizzly bears. *Canadian Journal of Zoology*, 79(5): 779–793.

- Mátyás V. 1962: Tölgyeink virágzás- és termésbiológiája, mint a magtermés fokozásának alapja. *Erdészeti Kutatások*, 58(1-3): 5–35.
- Mátyás V. 1965: Ökológiai megjegyzések a tölgy és a bükk termésének idszakosságához. *Erdészeti Kutatások*, 99–121.
- Mátyás, C.; Berki, I.; Bidló, A.; Csóka, G.; Czimmer, K.; Führer, E. et al. 2018: Sustainability of Forest Cover under Climate Change on the Temperate-Continental Xeric Limits. *Forests*, 9(8): 489.
- Melika, G. 2006: Gall wasps of Ukraine. Cynipidae. *Vestnik Zoologi, Supplement* 21. 644 pp.
- Merkel O. & Vig K. 2009: Bogarak a Pannon régióban. – Vas Megyei Múzeumok Igazgatósága, B. K. L. Kiadó, Magyar Természettudományi Múzeum, Szombathely, 496 pp.
- Mermod, M.; Reichlin, T.S.; Arlettaz, R. & Schaub, M. 2009: The importance of ant-rich habitats for the persistence of the Wryneck *Jynx torquilla* on farmland. *Ibis*, 151: 731–742.
- Micó, E. & Galante, E. 2003: Biology and new larval descriptions for three cetoniine beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Cetoniinae: Cetoniini: Cetoniina, Leucocelina). – *Annals of Entomological Society of America*, 96(2): 95–106.
- Mikó Á. & Csóka Gy. 2016: A hangyák szerepe a magyarországi erdei ökoszisztémákban. In: Korda M. (szerk.): Az erdőgazdálkodás hatása az erdők biológiai sokféleségére. Tanulmánygyűjtemény. Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, 109–128.
- Mitrus, S. 2019: Nest modifications by the acorn ant *Temnothorax crassispinus* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 29.
- Morozov, N.S. 2015: Why do birds practice anting? *Biology Bulletin Reviews*, 5(4): 353–365.
- Moya-Laraño, J. & Wise, D.H. 2007 Direct and indirect effects of ants on a forest-floor food web. *Ecology*, 88(6): 1454–1465.
- Móricz, N.; Illés, G.; Mészáros, I.; Garamszegi, B.; Berki, I.; Bakacsi, Z. et al. 2021: Different Drought Sensitivity Traits of Young Sessile Oak (*Quercus Petraea* (Matt.) Liebl.) and Turkey Oak (*Quercus Cerris* L.) Stands along a Precipitation Gradient in Hungary. *Forest Ecology and Management*, 492: 119165.
- Nagy B.; Kriska G. & Lovas B. 1998: A hangyásztücsök és mozgásetológiája. *Állattani Közlemények*, 83: 161.
- Nicholls, J.A.; Melika, G. & Stone, G.N. 2017: Sweet tetra-trophic interactions: Multiple evolution of nectar secretion, a defensive extended phenotype in cynipid gall wasps. *The American Naturalist*, 189: 67–77.
- Nielsen, C.; Agrawal, A.A. & Hajek, A.E. 2009: Ants defend aphids against lethal disease. *Biology letters*, 6(2): 205–208.
- Niemelä, P. & Laine, K. 1986: Green islands-predation not nutrition. *Oecologia*, 68: 476–478.
- Novgorodova, T.A. & Kryukov, V.Y. 2017: Quarantining behaviour of ants towards infected aphids as an antifungal mechanism in ant-aphid interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 162(3): 293–301.
- Noyce, K.V.; Kanno, P.B. & Riggs, M.R. 1997: Black bears as ant-eaters: seasonal associations between bear myrmecophagy and ant ecology in north-central Minnesota. *Canadian Journal of Zoology*, 75(10): 1671–1686.

- Otto, D. 1958: Zur Schutzwirkung der Waldameisenkolonien gegen Eichenschädlinge. *Waldhygiene*, 2: 137–142.
- Otto, D. 1959: Der Einfluß von Waldameisenkolonien auf Eichenschadinsekten in einem Forstrevier des nördlichen Harzrandes. *Waldhygiene*, 3(3–4): 65–93.
- Otto, D. 2005: Die Roten Waldameisen. Westarp Wissenschaften: Hohenwarsleben, Germany.
- Pamilo, P.; Sundström, L.; Fortelius, W. & Rosengren, R. 1994: Diploid males and colony-level selection in *Formica* ants. *Ethology Ecology and Evolution*, 6: 221–235.
- Parmentier, T.; Dekoninck, W. & Wenseleers, T. 2014: A highly diverse microcosm in a hostile world: A review on the associates of red wood ants (*Formica rufa* group). *Insectes Sociaux*, 61(3): 229–237.
- Patacca, M.; Lindner, M.; Lucas-Borja, M.E. et al. 2023: Significant increase in natural disturbance impacts on European forests since 1950. *Global Change Biology*, 29(5): 1359–1376.
- Pavan, M. 1951: Primi risultati di un esperimento pratico di lotta biologica con *Formica rufa* L. contro Processionaria del pino (*Thaumetopoea pityocampa* Schiff.). *Atti della Società italiana di scienze naturali*, 90: 1–12.
- Pavan, M. 1961: *Formica lugubris* Zett. predatrice della *Coleophora laricella* Hb. (Lep. Coleoph.). *Notiziario Forestale e Montani*, 6(91–92): 2920–2921.
- Pielou, E.C. 1984: *The Interpretation of Ecological Data: A Primer on Classification and Ordination*. Wiley, New York. 288 pp.
- Punttila, P. 1996: Succession, forest fragmentation, and the distribution of wood ants. *Oikos*, 75: 281–298.
- Punttila, P.; Niemelä, P. & Karhu, K. 2004: The impact of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) on the structure of invertebrate community on mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*). *Annales Zoologici Fennici*, 41: 429–446.
- R Core Team *R* 2025: *A Language and Environment for Statistical Computing*; R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria
- Revis, H.C. & Waller, D.A. 2004: Bactericidal and fungicidal activity of ant chemicals on feather parasites: an evaluation of anting behavior as a method of self-medication in songbird. *The Auk* 121(4): 1262–1268.
- Riihimäki, J.; Kaitaniemi, P.; Koricheva, J. & Vehviläinen, H. 2005: Testing the enemies hypothesis in foreststands: the important role of tree species composition. *Oecologia*, 142: 90–97.
- Risch, A.; Ellis, S. & Wiswell, H. 2016: Where and why? Wood ant population ecology. In: Stockan J. A., Robinson E. J., *Wood Ant Ecology and Conservation*. Cambridge University Press, pp. 81–105.
- Rolstad, J.; Løken, B. & Rolstad, E. 2000: Habitat selection as a hierarchical spatial process: the green woodpecker at the northern edge of its distribution range. *Oecologia*, 124: 116–129.
- Rosengren, R. & Sundström, L. 1991: The interaction between red wood ants *Cinara aphids*, and pines. A ghost of mutualism past. In C. R. Huxley and D. F. Culter (eds), *Ant–Plant Interactions*. Oxford, UK: Oxford Scientific Publications, pp. 80–91.
- Rózsa L. 2003: A madarak tetvei (Phthiraptera). *Állattani Közlemények*, 88(2): 3–29.

- Rösler P. 1941: Az erdő és a hangya. Erdészeti Lapok, 80(8): 449–457.
- Rust, E. 1958: Aufbau der ersten Ameisenfarm. Forst und Jagd, 8: 131–135.
- Savolainen, R. 1990: Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 28: 1–7.
- Schmitz, H. 1950: Formicidae quaedam a cl. A. Stärke determinatae, qua sin Lusitania collegit. *Broteria*, Ser. C.N. 19:12–16.
- Schmutterer, H. 1956: Saugschäden an Eichen und Buchen durch Lachniden in Abhängigkeit von Ameisen-Trophobie. Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 39(2): 178–185.
- Schwenke, W. 1957: Über die räuberische Tätigkeit von *Formica rufa* L. and *F. nigrans* Emery außerhalb einer Insektenmassenvermehrung. Beiträge zur Entomologie, 7(3–4): 226–246.
- Sedlacek, J. & Zeman, J. 2013: The dependence of the speed movement of the forest ant (*Formica rufa*) on the temperature. Conference proceeding–5th International Conference: Trends in Agricultural Engineering.
- Seibert, T.F. 1993: A nectar secreting gall wasp and ant mutualism: selection and counter selection shaping gall wasp phenology, fecundity and persistence. Ecological Entomology, 18: 247–253.
- Seifert, B. 1996: Ameisen beobachten, bestimmen. Naturbuch Verlag Augsburg
- Seifert, B. 1999: Interspecific hybridisations in natural populations of ants by example of a regional fauna (Hymenoptera, Formicidae). Insectes Sociaux, 46(1): 45–52.
- Seifert, B. 2007: Die Ameisen Mittel-und Nordeuropas. Lutra Verlag-u. Vertriebsges.
- Seifert, B. 2018: The Ants of Central and North Europe. Lutra Verlags- und Vertiebsgesellschaft, 299–332.
- Seifert, B.; Kulmuni, J. & Pamilo, P. 2010: Independent hybrid populations of *Formica polyctena* X *rufa* wood ants (Hymenoptera: Formicidae) abound under conditions of forest fragmentation. Evolutionary Ecology, 24(5): 1219–1237.
- Serttaş, A.; Bakar, Ö.; Alkan, U.M.; Yılmaz, A.; Yolcu, H.I. & Ipekdağ, K. 2020: Nest survival and transplantation success of *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae) ants in Southern Turkey: A predictive approach. Forests, 11(5): 533.
- Sindersberger, M. & Marcus, B.A. 1937: Das Auftreten der Forleule in Mittelfranken. Mitteil. Bavarian Staatsforstverwaltung H., 22: 11–18.
- Skinner, G.J. 1980: The feeding habits of the wood ant *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae) in limestone woodland in north west England. Journal of Animal Ecology, 49: 417–433.
- Skinner, G.J. & Whittaker, J.B. 1981: An experimental investigation of the inter-relationships between the wood ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores. Journal of Animal Ecology, 50: 313–326.
- Smith, J. & Schowalter, T. 2001: Aphid-induced reduction of shoot and root growth in Douglas-fir seedlings. Ecological Entomology, 26: 411–416.
- Sondej, I.; Domisch, T.; Finér, L. & Czechowski, W. 2018: Wood ants in the Białowieża Forest and factors affecting their distribution. Annales Zoologici Fennici, 55: 103–114.

- Sorvari, J. 2006: Two distinct morphs in the wood ant *Formica polyctena* in Finland: a result of hybridization? *Entomologica Fennica*, 17(1): 1.
- Sorvari, J.; Haatanen, M.K. & Vesterlund, S.R. 2011: Combined effects of overwintering temperature and habitat degradation on the survival of boreal wood ant. *Journal of Insect Conservation*, 15: 727–731.
- Sorvari, J.; Huhta, E. & Hakkarainen, H. 2013: Survival of transplanted nests of the red wood ant *Formica aquilonia* (Hymenoptera: Formicidae): the effects of intraspecific competition and forest clear-cutting. *Insect Science*, 21: 486–492.
- Stockan, J.A.; Robinson, E.J.H.; Trager, J.C.; Yao, I. & Seifert, B. 2016: Introducing wood ants: evolution, phylogeny, identification and distribution. In: Stockan J. A., Robinson E. J., Wood ant ecology and conservation. Cambridge University Press, pp. 1–36.
- Stone, G.N. & Schönrogge, K. 2003: The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(10): 512–521.
- Stone, G.N.; Schönrogge, K.; Atkinson, R.J.; Bellido, D. & Pujade-Villar, J. 2002: The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Annual Review of Entomology*, 47: 633–668.
- Swenson, J.E.; Jansson, A.; Riig, R. & Sandegren, F. 1999: Bears and ants: myrmecophagy by brown bears in central Scandinavia. *Canadian Journal of Zoology*, 77: 551–561.
- Tartally, A.; Rodrigues, M.C.; Brakels, P. & Arnaldo, P.S. 2013: *Myrmica aloba* (Hymenoptera: Formicidae) hosts isolated populations of a hoverfly, a butterfly and an ichneumon species in NE-Portugal. *Journal of Insect Conservation*, 15: 465–467.
- Tartally, A.; Szabó, N.; Somogyi, A.Á.; Báthori, F.; Haelewaters, D.; Mucsi, A.; Fürjes-Mikó, A. & Nash, D. 2021: Ectoparasitic fungi of *Myrmica* ants alter the success of parasitic butterflies. *Scientific Reports*, 11(1): 24031.
- ter Braak, C.J.F. 1987: Ordination. In: Jongman, R.H.; ter Braak, C.J.F. and van Tongeren, O.F.R. (eds.) *Data Analysis in community and landscape ecology*. Pudoc Wageningen. 91–173.
- Torossian, C. 1971a: Étude biologique des fourmis forestières peuplant les galles de cynipidae des chênes. *Insectes Sociaux*, 18: 193–202.
- Torossian, C. 1971b: Faune secondaire des galles de Cynipidae: I. Etude systématique des fourmis et des principaux arthropodes récoltés dans les galles. *Insectes Sociaux*, 18: 135–184.
- Tóth J. 1999: Vörös erdei hangya. In: Tóth J.: *Erdészeti rovartan*, Agroiinform, Budapest, 431–432.
- Trigos-Peral, G.; Juhász, O.; Kiss, P.J.; Módra, G.; Tenyér, A. & Maák, I. 2021: Wood ants as biological control of the forestpest beetles *Ips* spp. *Scientific reports*, 11:17931.
- Van Buggenum, H.J.M. 2022: Presence after three decades of red wood ants (*Formica rufa* group; Hymenoptera: Formicidae) in forests in an agricultural landscape. *European Journal of Entomology*, 119: 85–91.
- Voûte, A.D. 1942: Classification of factors influencing the natural growth of a population of insects. *Acta Biotheoretica*, 7(1): 99–116.
- Voûte, A.D. 1951: Zur Frage Der Regulierung der Insekten-Populationdichte durch räuberische Tierarten. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 33(1–2): 47–52.

- Washburn, J.O. 1984: Mutualism between a cynipid gall wasp and ants. *Ecology*, 65(2): 654–656.
- Way, M.J. 1963: Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annual Review of Entomology*, 8: 307–344.
- Way, M.J. & Khoo, K.C. 1992: Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology*, 37: 479–503.
- Weckwerth, W. 1952: Der Kieferspinner und seine Feinde. N Brehm-Bücherei, 40 p.
- Welch, B.L. 1947: The generalization of Student's problem when several different population variances are involved. *Biometrika*, 34(1–2): 28–35.
- Wellenstein, G. 1942: Die Nonne in Ostpreussen. *Monographie Angewandte Entomologie*, 15: 207–279.
- Wellenstein, G. 1952: Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz*, 59(11): 430–451.
- Wellenstein, G. 1954: Die Insektenjagd der Roten Waldameise. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 36: 185–217.
- Wellenstein, G. 1957: Die Beeinflussung der forstlichen Arthropodenfauna durch Waldameisen (*Formica rufa* gruppe), I. Teil. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 41: 368–385.
- Wellenstein, G. 1959: Möglichkeiten und Grenzen des Einsatzes von Krankheitserregern, Nutzinsekten und Vögeln im praktischen Forstschutz. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 78(5–6): 150–166.
- Wellenstein, G. 1980: Auswirkung hügelbauender Waldameisen der *Formica rufa* Gruppe auf forstschädliche Raupen und das Wachstum der Waldbaume. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 89: 144–157.
- Wheeler, W.M. 1910: *Ants: their structure, development and behavior*, 2nd ed. New York: Columbia University Press, XXV + 663 pp.
- Whittaker, J.B. & Warrington, S. 1985a: An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by *Formica rufa* predation on sycamore (*Acer pseudoplatanus*) II. Aphidoidea. *Journal of Applied Ecology*, 22: 787–796.
- Whittaker, J.B. & Warrington, S. 1985b: An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by *Formica rufa* predation on sycamore (*Acer pseudoplatanus*) III. Effects on tree growth. *Journal of Applied Ecology*, 22: 797–811.
- Wiles, G.J. & McAllister, K.R. 2011: Records of anting by birds in Washington and Oregon. *Washington Birds*, 11: 28–34.
- Zoebelein G. 1954: Versuche zur Feststellung des Honigtauertrags von Fichtenbeständen mit Hilfe von Waldameisen. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 36: 358–362.
- Zoebelein, G. 1957: Zur Frage des biologischen Nutzwertes der Roten Waldameise. *Mitteil. d. Bayer. Staatsforstverw.* H. 29.

11. MELLÉKLETEK

1. melléklet: Az összesített napi egyedszám 1 méter ragasztós csapdára vetítve. (A zöld háttér a kontrollterületen mért magasabb egyedszámot jelöli, míg a lila háttér ennek ellenkezőjét.)

Vizsgálati időszak	Évszak	Terület	Geometridae	Noctuidae	Microlepidoptera	Notodontidae	Erebidae	Összes Lepidoptera
2018-2019	Tél	Hangyás	543,543	4,304	8,724	0,000	0,000	556,570
		Kontroll	897,178	3,060	13,884	0,000	0,025	914,146
	Tavaszi	Hangyás	179,719	21,385	128,378	0,000	0,000	329,482
		Kontroll	181,570	16,148	24,186	0,000	0,000	221,904
	Évszakok együtt	Hangyás	723,261	25,689	137,102	0,000	0,000	886,052
		Kontroll	1078,747	19,207	38,070	0,000	0,025	1136,050
2019-2020	Tél	Hangyás	107,772	0,339	3,801	0,392	0,000	112,304
		Kontroll	111,817	0,090	8,237	0,000	0,000	120,144
	Tavaszi	Hangyás	56,806	3,213	6,434	0,000	0,000	66,453
		Kontroll	77,398	6,846	7,064	0,000	0,000	91,308
	Évszakok együtt	Hangyás	164,578	3,551	10,236	0,392	0,000	178,757
		Kontroll	189,215	6,936	15,301	0,000	0,000	211,452
2020-2021	Tél	Hangyás	157,348	6,191	10,912	0,000	0,000	174,451
		Kontroll	244,182	3,223	7,609	0,000	0,000	255,013
	Tavaszi	Hangyás	79,035	67,643	42,832	0,000	0,000	189,510
		Kontroll	90,046	52,917	41,089	0,000	0,000	184,052
	Évszakok együtt	Hangyás	236,383	73,834	53,744	0,000	0,000	363,961
		Kontroll	334,227	56,140	48,699	0,000	0,000	439,066

Vizsgálati időszak	Évszak	Terület	Geometridae	Noctuidae	Microlepidoptera	Notodontidae	Erebidae	Összes Lepidoptera
2021-2022	Tél	Hangyás	181,247	1,098	3,346	0,000	0,000	185,691
		Kontroll	229,868	0,325	1,419	0,000	0,000	231,612
	Tavaszi	Hangyás	143,510	7,915	41,153	0,000	0,000	192,578
		Kontroll	156,190	7,898	35,700	0,000	0,000	199,789
	Évszakok együtt	Hangyás	324,757	9,013	44,499	0,000	0,000	378,269
		Kontroll	386,059	8,223	37,119	0,000	0,000	431,400
2022-2023	Tél	Hangyás	1305,634	5,562	2,371	0,000	0,000	1313,567
		Kontroll	1550,656	6,026	2,060	0,000	0,000	1558,742
	Tavaszi	Hangyás	201,154	5,121	14,819	0,000	0,000	221,095
		Kontroll	295,132	5,764	28,279	0,000	0,000	329,175
	Évszakok együtt	Hangyás	1506,787	10,684	17,190	0,000	0,000	1534,661
		Kontroll	1845,788	11,790	30,338	0,000	0,000	1887,916
2023-2024	Tél	Hangyás	1331,843	1,438	2,656	0,000	0,000	1335,937
		Kontroll	1900,907	1,315	2,297	0,000	0,000	1904,520
	Tavaszi	Hangyás	195,891	7,404	12,845	0,000	0,000	216,140
		Kontroll	274,576	3,095	21,444	0,000	0,000	299,115
	Évszakok együtt	Hangyás	1527,734	8,842	15,501	0,000	0,000	1552,077
		Kontroll	2175,483	4,411	23,741	0,000	0,000	2203,635
Összesen		Hangyás	4483,500	131,613	278,272	0,392	0,000	4893,777
		Kontroll	6009,519	106,707	193,269	0,000	0,025	6309,520

2. melléklet: A ragasztós övcsapdákkal fogott Geometridae fajok szezonális összehasonlítása (A vastag betűvel szedett sorok a szignifikáns különbségeket jelzik)

Season	Subseason	contrast	estimate	SE	z ratio	p-value
First	Spring	Sample-Control	0.01097	0.0155	0.709	1.0000
	Winter	Sample-Control	0.12580	0.0120	10.507	<.0001
Second	Spring	Sample-Control	0.02063	0.0189	1.090	0.9997
	Winter	Sample-Control	0.01922	0.0143	1.341	0.9948
Third	Spring	Sample-Control	0.01480	0.0134	1.106	0.9996
	Winter	Sample-Control	0.02948	0.0155	1.905	0.8249
Fourth	Spring	Sample-Control	0.01763	0.0105	1.679	0.9376
	Winter	Sample-Control	-0.00244	0.0170	-0.144	1.0000
Fifth	Spring	Sample-Control	0.02889	0.0114	2.532	0.3228
	Winter	Sample-Control	0.37083	0.0169	21.911	<.0001
Sixth	Spring	Sample-Control	0.04612	0.0114	4.042	0.0022
	Winter	Sample-Control	0.39413	0.0134	29.457	<.0001

3. melléklet: A ragasztós övcsapdák fogásainak eredményei időszak és abundanciakategória szerint, robusztus regresszió statisztikai elemzés alapján. (A vastag betűvel szedett sorok a szignifikáns különbséget mutatják.)

Subseason	Abundance category	Contrast	estimate	SE	z ratio	p-value
Spring	High	Sample-Control	0.0358	0.00790	4.539	0.0001
	Low	Sample-Control	0.0178	0.00835	2.127	0.2702
Winter	High	Sample-Control	0.2258	0.00871	25.914	<0.0001
	Low	Sample-Control	0.0174	0.00986	1.767	0.5015

4. melléklet: A ragasztós övcsapdák Geometridae lepkefogásainak eredményei robusztus regresszió elemzés alapján, szezononként, abundancia kategóriánként, és fafajonként. (A vastag betűvel szedett sorok a szignifikáns különbségeket jelölik. QC–*Quercus cerris*, CB–*Carpinus betulus*, QP–*Quercus petraea*).

Subseason	Abundance category	Tree species	Contrast	estimate	SE	z ratio	p-value
Winter	High	QC	Sample-Control	0.16976	0.0141	12.082	<0.0001
		QP	Sample-Control	0.24415	0.0141	17.376	<0.0001
		CB	Sample-Control	0.26864	0.0141	19.105	<0.0001
	Low	QC	Sample-Control	0.00286	0.0159	0.180	1.0000
		QP	Sample-Control	0.01406	0.0159	0.885	1.0000
		CB	Sample-Control	0.03535	0.0160	2.216	0.6212
Spring	High	QC	Sample-Control	0.03018	0.0127	2.370	0.4884
		QP	Sample-Control	0.03897	0.0127	3.059	0.0944
		CB	Sample-Control	0.03020	0.0127	2.371	0.4909
	Low	QC	Sample-Control	0.02069	0.0135	1.535	0.9816
		QP	Sample-Control	0.01712	0.0135	1.270	0.9984
		CB	Sample-Control	0.01340	0.0135	0.994	1.0000

5. melléklet: Az araszoló fogások becsült marginális középértéke a fafajok és abundancia kategóriák szerint. (A vastag betűvel szedett sorok a szignifikáns különbségeket jelölik. QC–*Quercus cerris*, CB–*Carpinus betulus*, QP–*Quercus petraea*).

Subseason	Site	Abundance category	Tree species (pairwise)	estimate	SE	z ratio	p-value
Winter	Sample	High	QC-QP	-0.06088	0.0141	-4.333	<0.0001
			QC-CB	-0.10466	0.0141	-7.443	<0.0001
			QP-CB	-0.04379	0.0141	-3.114	0.0018
		Low	QC-QP	-0.02269	0.0159	-1.428	0.1533
			QC-CB	-0.00937	0.0159	-0.588	0.5568
			QP-CB	0.01332	0.0160	0.834	0.4040
	Control	High	QC-QP	-0.13527	0.0141	-9.627	<0.0001
			QC-CB	-0.20354	0.0141	-14.486	<0.0001
			QP-CB	-0.06827	0.0141	-4.859	<0.0001
		Low	QC-QP	-0.03389	0.0159	-2.133	0.0329
			QC-CB	-0.04187	0.0159	-2.634	0.0072
			QP-CB	-0.00798	0.0159	-0.502	0.2562
Spring	Sample	High	QC-QP	-0.00336	0.0127	-0.263	0.7923
			QC-CB	0.02044	0.0127	1.604	0.1086
			QP-CB	0.02379	0.0127	1.868	0.0618
		Low	QC-QP	-0.00512	0.0135	-0.380	0.7041
			QC-CB	0.00685	0.0135	0.508	0.6114
			QP-CB	0.01197	0.0135	0.888	0.3746
	Control	High	QC-QP	-0.01214	0.0127	-0.953	0.3405
			QC-CB	0.02042	0.0127	1.603	0.1088
			QP-CB	0.03256	0.0127	2.556	0.0106
		Low	QC-QP	-0.00154	0.0135	-0.114	0.9089
			QC-CB	0.01414	0.0135	1.049	0.2941
			QP-CB	0.01568	0.0135	1.164	0.2446

6. melléklet: Hangyafajok előfordulásának százalékos aránya az egyes gubacsokban

Gubacs faj	N	<i>Temnothorax crassispinus</i>	<i>Camponotus fallax</i>	<i>Temnothorax turcicus</i>	<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	<i>Camponotus truncatus</i>	<i>Temnothorax affinis</i>	<i>Lasius platythorax</i>	<i>Temnothorax parvulus</i>	<i>Temnothorax unifasciatus</i>	<i>Temnothorax albipennis</i>	<i>Temnothorax tuberus</i>
<i>Andricus conglomeratus</i>	1	0/1 (0%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)	1/1 (100%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)
<i>Andricus coronatus</i>	2	0/2 (0%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)	1/2 (50%)	1/2 (50%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)
<i>Andricus glutinosus</i>	4	0/4 (0%)	0/4 (0%)	0/4 (0%)	0/4 (0%)	2/4 (50%)	2/4 (50%)	0/4 (0%)	0/4 (0%)	0/4 (0%)	0/4 (0%)	0/4 (0%)
<i>Andricus hungaricus</i>	69	65/69 (94.2%)	0/69 (0%)	0/69 (0%)	0/69 (0%)	0/69 (0%)	0/69 (0%)	4/69 (5.8%)	0/69 (0%)	0/69 (0%)	0/69 (0%)	0/69 (0%)
<i>Andricus kollari</i>	2	1/2 (50%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)	1/2 (50%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)	0/2 (0%)
<i>Andricus lignicola</i>	1	0/1 (0%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)	1/1 (100%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)	0/1 (0%)
<i>Andricus quercuscalicis</i>	3	2/3 (66.7%)	0/3 (0%)	1/3 (33.3%)	0/3 (0%)	0/3 (0%)	0/3 (0%)	0/3 (0%)	0/3 (0%)	0/3 (0%)	0/3 (0%)	0/3 (0%)
<i>Andricus quercustozae</i>	89	0/89 (0%)	19/89 (21.3%)	35/89 (39.3%)	21/89 (23.6%)	4/89 (4.5%)	6/89 (6.7%)	0/89 (0%)	0/89 (0%)	2/89 (2.2%)	1/89 (1.1%)	1/89 (1.1%)
<i>Aphelonox cericola</i>	9	0/9 (0%)	0/9 (0%)	0/9 (0%)	0/9 (0%)	6/9 (66.7%)	3/9 (33.3%)	0/9 (0%)	0/9 (0%)	0/9 (0%)	0/9 (0%)	0/9 (0%)
<i>Synophrus politus</i>	4	0/4 (0%)	0/4 (0%)	0/4 (0%)	1/4 (25%)	2/4 (50%)	0/4 (0%)	0/4 (0%)	1/4 (25%)	0/4 (0%)	0/4 (0%)	0/4 (0%)

7. melléklet: Hangya-gubacs fajpárok közötti ökológiai asszociációk khi-négyzet (χ^2 -próba) alapján

Hangyafaj	Gubacs faj	Khi-négyzet érték	p-érték	Asszociáció típusa
<i>Temnothorax crassispinus</i>	<i>Andricus hungaricus</i>	155,2865	0,0000	Pozitív
<i>Camponotus truncatus</i>	<i>Aphelonyx cerricola</i>	43,2720	0,0000	Pozitív
<i>Temnothorax turcicus</i>	<i>Andricus quercustozae</i>	42,7718	0,0000	Pozitív
<i>Dolichoderus quadripunctatus</i>	<i>Andricus quercustozae</i>	19,4026	0,0000	Pozitív
<i>Temnothorax affinis</i>	<i>Andricus glutinosus</i>	10,4524	0,0012	Pozitív
<i>Camponotus truncatus</i>	<i>Synophrus politus</i>	9,5633	0,0020	Pozitív
<i>Camponotus truncatus</i>	<i>Andricus glutinosus</i>	9,5633	0,0020	Pozitív
<i>Temnothorax affinis</i>	<i>Aphelonyx cerricola</i>	8,9080	0,0028	Pozitív
<i>Temnothorax affinis</i>	<i>Andricus coronatus</i>	5,1688	0,0230	Pozitív
<i>Camponotus truncatus</i>	<i>Andricus coronatus</i>	4,7291	0,0297	Pozitív

12. ÁBRÁK JEGYZÉKE

1. ábra: Nagy méretű erdei vöröshangya boly a Mátrában (Fénykép: Fürjes-Mikó Ágnes)
2. ábra: *Clytra laeviuscula* levélbogár, egy tipikus mirmekofil bogárfaj (Forrás: SOE ERTI EVO)
3. ábra: A rezes virágbogár gyakori faj a hangyabolyokban (Forrás: SOE ERTI EVO)
4. ábra: A vizsgálati terület jellemző állományképe (Fénykép: Fürjes-Mikó Ágnes)
5. ábra: A vizsgálati terület térképe
6. ábra: Ragasztós övcsapda gyertyánon és egy *Operophtera brumata* nőtény a csapdában (Fénykép: Fürjes-Mikó Ágnes)
7. ábra: A Chauvin csapda sematikus ábrája, Rémy Chauvin 1966-os cikkéből
8. ábra: Az általunk épített Chauvin csapda (Fénykép: Fürjes-Mikó Ágnes)
9. ábra: A mintavételezések dátumai (2023, 2024)
10. ábra: A kijelölt útvonalon haladó hangyák hernyókat szállítanak a Chauvin csapdába (Fénykép: Fürjes-Mikó Ágnes)
11. ábra: A Chauvin csapdából begyűjtött minta válogatás és határozás közben (Fénykép: Fürjes-Mikó Ágnes)
12. ábra: A magoncok számlálása során alkalmazott kvadrát (Forrás: SOE ERTI EVO)
13. ábra: A mintagyűjtés helyszínei
14. ábra: A ragasztós övcsapdák által fogott Geometridae fajok diagramja a hat vizsgálati időszakban
15. ábra: A Geometridae fajok abundanciája a hat vizsgálati időszakban
16. ábra: A Geometridae fajok fogásának interakciós táblája az időszakok és az abundancia kategóriák szerint.
17. ábra: A ragasztós övcsapdák által fogott Geometridae fajok interakciós táblája, szezonok, abundancia kategóriák és fajok szerint.
18. ábra: A három csapdában megfigyelt átlagos hernyóegyedszám időbeli változása 2023-ban
19. ábra: A három csapdában megfigyelt átlagos hernyóegyedszám időbeli változása 2024-ben
20. ábra: Lepkehernyók csoportjainak megoszlása (2023 és 2024)
21. ábra: A három csapda összegzett hernyó fogásai csoportonként, a két vizsgált évben
22. ábra: Az *O. brumata* hernyók egyedszámának változása a két vizsgált év során
23. ábra: Az *A. aurantiaria/marginaria* fogott egyedszámainak időbeni változása a két vizsgált év során

24. ábra: Az *A. leucophaearia* fogott egyedszámainak időbeni változása a két vizsgált év során
25. ábra: A kocsánytalan tölgy és cser magoncok egyedszámának különbségei a minta- és kontroll területeken
26. ábra: A gubacsokban talált hangyafajok asszociációja a gubacsokkal
27. ábra: Korrespondencia analízis a hangya-gubacs kölcsönhatások feltérképezésére
28. ábra: *Temnothorax* kolónia csermakk belsejében (Forrás: SOE ERTI EVO)
29. ábra: *Andricus conglomeratus* csoportos gubacsai (Forrás: SOE ERTI EVO)
30. ábra: *Andricus glutinosus* gubacs, és benne egy *Colobopsis truncata* hangya (Forrás: SOE ERTI EVO)
31. ábra: *Andricus hungaricus* gubacsok, és a gubacs belső szerkezete (Forrás: SOE ERTI EVO)
32. ábra: Az *Andricus quercustozae* hangyák által lakott gubacs (balra) és egy *Temnothorax turcicus* kolónia a gubacs belsejében. (Forrás: SOE ERTI EVO)
33. ábra: *Aphelonyx cerricola* csoportos gubacsai és a gubacs belső, üreges szerkezete (Forrás: SOE ERTI EVO)
34. ábra: *Colobopsis truncata* hangyafaj a *Synophrus politus* gubacs elfásodott gubacsában (Forrás: SOE ERTI EVO)

13. TÁBLÁZATOK JEGYZÉKE

1. táblázat: Néhány erdővédelmi jelentőségű herbivor rovarfaj hangya ragadozói
2. táblázat: A gyűjtés helyszínei, a gyűjtött gubacsok és a hangyák által elfoglalt gubacsok száma
3. táblázat: Gyakoribb hernyófajok és egyéb csoportok százalékos megoszlása
4. táblázat: A Chauvin csapdában talált pókfajok
5. táblázat: A kocsánytalan tölgy magoncsűrűségét leíró statisztika
6. táblázat: A cser magoncsűrűségét leíró statisztika
7. táblázat: Hangyafajok/gubacsok társulásai Magyarországon, saját vizsgálataink alapján
8. táblázat: A hangyafajok/gubacsstípusok társulásainak összehasonlítása a 3 régióban