

SZEGEDI TUDOMÁNYEGYETEM

Természettudományi és Informatikai Kar

Ökológiai Tanszék

36. Országos Tudományos Diákköri Konferencia

Az élőhelyszigetek hatása a hangyák funkcionális és viselkedésbeli jellegeire

Ratkai Bonita

Biológia MSc II. évfolyam

Témavezető:

Dr. Maák István Elek

egyetemi adjunktus

Szeged, 2023

TARTALOMJEGYZÉK

1.	BEVEZETÉS	3
2.	CÉLKITŰZÉSEK	7
3.	ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK	7
	3.1. Vizsgálati terület.....	7
	3.2. Vizsgált faj.....	8
	3.3. Terepi mintavételezés és a funkcionális jellegek vizsgálata.....	9
	3.4. Viselkedésbeli jellegek vizsgálata	9
	3.5. Statisztikai analízis	11
4.	EREDMÉNYEK	13
	4.1. Az élőhelyparaméterek különbségei a két vizsgált élőhelytípus esetében	13
	4.2. Élőhelyparaméterek hatása a kolóniaparaméterekre	14
	4.3. Viselkedésbeli jellegek korrelációja és konzisztenciája	17
	4.4. Élőhelyparaméterek hatása a viselkedésbeli jellegekre	19
5.	DISZKUSSZIÓ	22
6.	ÖSSZEFOGLALÁS	27
7.	KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	29
8.	IRODALOMJEGYZÉK	30
9.	Függelékek.....	38

1. BEVEZETÉS

A Föld története során többszöri alkalommal következett be éghajlatváltozás, azonban a jelenleg zajló felmelegedés üteme messzemenőleg meghaladja az elmúlt 10.000 évben zajlott klímaváltozás mértékét (*Blois és mtsai., 2013*). A napjainkban tapasztalható éghajlatot érintő jelentős mértékű átalakulás leginkább antropogén hatások eredménye (*Hansen és mtsai., 2001; Karl és Trenberth, 2003*). Az ember általi tevékenységek a légkört és a földfelszínt egyaránt befolyásolják. A légkör összetételének globális változásai főként antropogén úton történő üvegházhatású gázok kibocsátása miatt mennek végbe, emellett az urbanizáció és a mezőgazdasági tevékenységek által bekövetkezett átalakulások a földhasználatban szintén jelentős hatást gyakorolnak az éghajlatra (*Dale, 1997; Chapin III, 2000; Hansen és mtsai., 2001; Karl és Trenberth, 2003*). Ezen tényezők mind térbeli, mind időbeli léptékben befolyásolják az ökológiai rendszerek működését. A földhasználat megváltozásának hatásai közé tartozik az élőhelyek hozzáférhetőségének átalakulása, a talaj erodálódása és degradációja, illetve a kiaknázható források és a vízminőség módosulása (*Dale, 1997; Chapin III, 2000*). Mivel számos területen a természetes borítást felváltja olyan új borítási típus, amely már nem képes fenntartani az addig ott élő fajok egy részét, ennek következtében a biodiverzitás jelentős csökkenése tapasztalható (*Dale, 1997*). Emellett a jelenleg zajló éghajlatváltozás számos élőhely átalakulását, illetve azok eltűnését okozza, aminek következtében mind a növényfajok, mind az állatfajok abundanciája és földrajzi elterjedése jelentősen megváltozik (*Hughes, 2000; Walther és mtsai., 2002; Salazar és mtsai., 2007; Gillings és mtsai., 2014; Pugnaire és mtsai., 2019*).

A biodiverzitás kialakulása a természetes szelekcióval magyarázható. Az ökológiailag fontos fenotípusok különböző variációi az evolúciós változások kiindulópontjainak tekinthetők (*Dall és mtsai., 2004*). A különböző szerveződési szinteken kialakult változatosság fenttartására és fejlődésére számos tényező hatással van, mint például a különböző abiotikus környezeti tényezők, a táplálékforrások hozzáférhetősége és az interakciók a különböző taxonok alkotta csoportok között, illetve a csoportokon belül (*Jandt és Gordon, 2016*). Emellett a különféle mutációk és a mikroklima kismértékű eltérései is szerepet játszanak a fenotipikus változatosság létrejöttében (*Jandt és Gordon, 2016*).

A funkcionális jellegek olyan fiziológiai (pl. alapanyagcsere), morfológiai (pl. testtömeg), illetve viselkedésbeli (pl. táplálkozási stratégiák) tulajdonságok, melyek jelentős szerepet játszanak abban, hogy az egyes élőlények miként képesek reagálni a különböző környezeti feltételekre (*McGill és mtsai., 2006; Nock és mtsai., 2016*). A szociális rovarok, mint például a

hangyák megbízható indikátorai a környezet változásainak, mivel különösen érzékenyek a különböző környezeti tényezők változásaira (Sanders, 2002; Arnan és mtsai., 2014; Trigos-Peral és Reyes-López, 2016; Juhász és mtsai., 2020). Ennek következtében a környezet, amelyben előfordulnak szelektív hatással van a funkcionális jellegeikre, ezáltal kapcsolatot kialakítva a funkcionális jellegek diverzitása és az életterüket biztosító abiotikus környezet között (Dolek és mtsai., 2009; Reymond és mtsai., 2013; Arnan és mtsai., 2014; Tiede és mtsai., 2017; Deák és mtsai., 2021). A hőmérséklet például hatással lehet az egyes dolgozók testméretre, ugyanis melegebb, szárazabb területen jellemzőbb a nagyobb testméret, amely védelemmel szolgál a kiszáradás ellen (Arnan és mtsai., 2014). Ennek következtében olyan környezetben, ahol a hőmérsékleti körülmények szezonálisan változnak, fontos a kolónián belül a dolgozók közötti méretbeli variancia, mivel ez lehetővé teszi, hogy a kolónia hatékonyabban reagáljon a hőmérsékleti változásokra, amely hozzájárul a fitness növekedéséhez (Arnan és mtsai., 2014).

A táplálékforrások jelenléte szintén meghatározó szerepet tölt be a hangyák funkcionális jellegeinek alakulásában (Reymond és mtsai., 2013). Amennyiben a kiaknázható források kevésbé változatosak, akkor a táplálékgyűjtő stratégiák száma is kisebb, így a környezeti szűrőhatás következtében csökken a hangyafajok funkcionális diverzitása (Reymond és mtsai., 2013). Ezzel szemben a szezonálisan változó környezeti tényezők esetében változatosabb táplálékforrások állnak rendelkezésre a kolóniák számára, így lehetővé téve különféle táplálékgyűjtő és táplálkozási stratégiákkal rendelkező fajok együttélését, ezáltal növelve a sokféleséget (Reymond és mtsai., 2013; Arnan és mtsai., 2014). Emellett a rendelkezésre álló táplálékforrások mennyisége hatással van a kolóniák méretére is. Amennyiben az elérhető táplálék mennyisége kicsi, akkor az adott környezet kisebb méretű kolóniák fenntartását teszi lehetővé. Általában egy nagyobb kolónia jobb kompetíciós képességgel rendelkezik és sikeresebb a táplálékkeresésben is, így a környezet a kolóniaméretre gyakorolt hatásán keresztül szintén befolyásolhatja a fajok fitnessét (Palmer, 2004; Lenda és mtsai., 2013).

A környezeti tényezők befolyásolhatják azt is, hogy a különböző kolóniák egykirálynős (monogín), vagy többkirálynős (poligín) formában fordulnak elő (Keller, 1995). A monogín kolóniákból származó királynőkre jellemző a nagy testméret, továbbá a jó diszperziós és kolóniaalapító képesség, így sikeresebbek a kedvező, egymástól távolabbra lévő, vagy kedvezőtlenebb körülményekkel rendelkező területek kolonizálásában (Keller, 1995). Az eltérő királynőszám okozta kolóniák közötti különbségek számos más funkcionális jelleget befolyásolnak, mint például a dolgozók számát, azok méretét, illetve kompetíciós képességét, így jelentősen meghatározhatják a kolónia fitnessét (Reymond és mtsai., 2013). A funkcionális

jellegek befolyásolhatják a hangyaközösségek előfordulását is a különböző környezeti feltételek között, mivel az egyes fajok akkor képesek fennmaradni, ha a funkcionális jellegeik lehetővé teszik az adott környezeti körülményekhez való alkalmazkodást (*Wiescher és mtsai., 2012*). Mindezek következtében az is prediktálható, hogy a hangyaközösségek miként fognak változni a jövőbeli globális változások hatására (*Wiescher és mtsai., 2012; Arnan és mtsai., 2014; Tiede és mtsai., 2017; Nooten és mtsai., 2019*).

A funkcionális jellegekben megnyilvánuló különbségek mellett a viselkedésbeli jellegek is eltérhetnek úgy a dolgozók, mint a kolóniák esetében. Az egyes egyedek között különbségek figyelhetők meg abban, hogy miként reagálnak az új, illetve a kihívást jelentő helyzetekben. Amennyiben ezen viselkedésbeli különbségek konzisztensek időben és eltérő szituációk között, akkor személyiségről beszélünk (*Gosling, 2008; Réale és mtsai., 2010; Wray és mtsai., 2011; Pinter-Wollman, 2012; Réale és Dingemanse, 2012; Tremmel és Müller, 2013; Jandt és mtsai., 2014*). A dolgozók viselkedésbeli különbségeiből adódóan az egyes kolóniák is eltérnek egymástól kollektív viselkedésükben, így egyedszintű és kolóniaszintű személyiségről egyaránt beszélhetünk (*Garrison és mtsai., 2018; Horna-Lowell és mtsai., 2021; Maák és mtsai., 2021*). A dolgozók közötti viselkedésbeli variancia meghatározó szerepet játszik a kolónia személyiségének alakulásában. Mivel a természetes szelekció a kolónia szintjén hat, így nemcsak az egyedek, hanem a kolóniák közötti viselkedésbeli különbségek is jelentős hatással vannak a fitnessre (*Garrison és mtsai., 2018; Maák és mtsai., 2021*).

A leggyakrabban vizsgált viselkedésbeli jellegek közé tartozik a merészség, az agresszivitás, a felfedezőkészség és az aktivitás (*Gosling, 2001; Réale és mtsai., 2007; Wolf és Weissing, 2012*). Ezen viselkedésbeli jelleg-különbségeket számos tényező befolyásolhatja, melyek két fő kategóriába sorolhatók: genetikai és környezeti hatások (*Wright és mtsai., 2019*). A környezet, amelyben a kolóniák élnek, nemcsak a funkcionális tulajdonságokra, hanem az egyedek viselkedésbeli jellegeire is hatással van, amelyekre erős adaptáció jellemző (*Martel és mtsai., 2011*). Az egyes környezeti körülményekre adott válaszok eredményeként alakultak ki az egyedek és a kolóniák közötti viselkedésbeli különbségek (*Dall és mtsai., 2004; Jandt és Gordon, 2016*). Ezen eltérések meghatározzák a környezeti változásokkal szemben mutatott reakciókat, melyek döntő hatással lehetnek a különböző fajok fennmaradására (*Dall és mtsai., 2004; Jandt és Gordon, 2016*).

A jelenleg is zajló klímaváltozás negatív hatással van a biodiverzitásra, mind a funkcionális, mind a viselkedési jellegeken keresztül. Ennek következtében jelentős szereppel bírnak az olyan térségek, amelyek változatos környezeti feltételeket képesek biztosítani, ezáltal lehetővé téve különféle funkcionális és viselkedésbeli jellegekkel rendelkező fajok

fennmaradását, így kiemelt szerepet játszanak a biodiverzitás megőrzésében (*White és mtsai., 1995; Bátori és mtsai., 2019, 2020*). Ilyen tulajdonsággal bíró élőhelyek a Földünk szárazföldi területeinek közel 20%-át borító karszterületek, melyek topográfiai szempontból összetettek (*White és mtsai., 1995; Bátori és mtsai., 2019, 2020*). Emellett, ezen területek változatos mikroklímával is rendelkeznek, aminek következtében heterogén közeget alakítanak ki (*Bátori és mtsai., 2017*). Ennek köszönhetően kedvező élőhelyeket képes fenntartani olyan környezeti preferenciákkal rendelkező élőlények számára, melyek a makrokörnyezeti változások következtében nem lennének képesek fennmaradni az adott területen (*Bátori és mtsai., 2017, 2019, 2020; Raschmanová és mtsai., 2018*). A karszterületek diagnosztikus felszínformái közé tartoznak a töbrök, melyek alja és északi kitettségű lejtője hűvösebb és nedvesebb mikroklímával rendelkezik, mint ami a körülötte lévő platóra jellemző, ezáltal finom léptékben nagy környezeti heterogenitást biztosítanak (*Bátori és mtsai., 2019*). Ennek köszönhetően ezen felszínformák élőhelyszigetekként is funkcionálhatnak (*Bátori és mtsai., 2017; Su és mtsai., 2017*).

Korábbi tanulmányok beszámoltak arról, hogy a töbrök olyan, főleg hideghez és nedvességhez alkalmazkodó fajok élőhelyéül szolgálhatnak, amelyek funkcionális és viselkedésbeli jellegei eltérhetnek a környező platón előforduló fajokétól (*Bátori és mtsai., 2019, 2020*). Azonban arról keveset tudunk, hogy a különböző környezeti tényezők hogyan hatnak ugyanazon faj e két élőhelyen élő populációira. Mivel a szigetszerű élőhelyekhez való alkalmazkodásról szóló komplex tanulmányok száma csekély, így az, hogy a különböző élőhelyszigetek sajátos környezeti tényezői miként befolyásolják egy adott hangyafaj kolóniáinak és dolgozóinak funkcionális és viselkedésbeli jellegeit segít számunkra megérteni ezen feltételekhez való alkalmazkodást a szociális szerveződés több szintjén. A fentiekből következik, hogy a jelenlegi vizsgálatunk fontos előrelépést jelenthet a fajok környezeti változásokhoz való alkalmazkodóképességének részletesebb megismerésében, továbbá meghatározó ismeretekkel bővítheti tudásunkat az élőhelyszigetek élőlényekre kifejtett diverzifikáló hatásáról, annak szerepéről és működéséről. Ezen mechanizmusok létfontosságúak lehetnek a jövőbeli globális klímaváltozás hatásainak előrejelzésében, illetve azok enyhítésére irányuló kezdeményezések kidolgozásában.

2. CÉLKITŰZÉSEK

Célunk volt megvizsgálni, hogy a töbrök által biztosított sajátos mikroklímával rendelkező élőhelyek miként befolyásolják a hangyakolóniák különböző funkcionális jellegeit, illetve, hogy a karakterisztikus környezet hatással van-e az egyes hangyakolóniák és egyedek viselkedésbeli jellegeire, ezáltal befolyásolva az egyed- és kolóniaszintű személyiséget.

Valószínűsíthető, hogy (1) az élőhelyszigetek sajátos jellemzői erős szelektív nyomást gyakorolhatnak az egyes kolóniák funkcionális jellegeire, ugyanis a töbrök kisebb kiterjedése kisebb kolóniaméretet eredményezhet kevesebb királynővel, valamint befolyásolhatja az ivaros alakok arányát is az egyes kolóniákon belül. Emellett, (2) az ideális mikroélőhelyek és a rendelkezésre álló táplálék mennyiségének limitáltsága befolyással lehet a hangyák viselkedésbeli jellegeire is, ezáltal hatást gyakorolva olyan személyiségjegyekre, mint az agresszivitás, prédával szembeni reakció, felfedezőkészség és merészség. Arra számítunk, hogy az élőhelyszigetekeken belül előforduló kolóniák dolgozói erőteljesebben reagálnak a zsákmányra és agresszívakabbak más hangyfajokkal szemben, azonban felfedezőkészségük elmarad a környező platón élő kolóniák egyedei esetében megfigyelttől.

3. ANYAGOK ÉS MÓDSZEREK

3.1. Vizsgálati terület

Vizsgálati területünk az Észak-Magyarországon elterülő Bükk-hegységben található. A régióra jellemző évi középhőmérséklet 6,3 °C, az évi átlagos csapadékmennyiség 800 mm (Bátori és mtsai., 2020). A tengerszint feletti magasság 776 m és 865 m között változott. Az itt található karszterület jellemző felszínformái a töbrök, melyek változatos mikroklímával rendelkeznek (Bátori és mtsai., 2019, 2020). Az északi kitettségű lejtő jelentősen kisebb mértékű besugárzásnak van kitéve, mint a déli kitettségű lejtő és a plató, aminek következtében ezen részek biztosítják a leghűvösebb és legnedvesebb körülményeket (Bátori és mtsai., 2019, 2020; Aguilon és mtsai., 2020). Emellett a töbrök alján az éjszaka folyamán összegyűlik a hideg levegő, ezáltal itt szintén hűvös és nedves mikroklíma alakul ki. Ezzel szemben a déli kitettségű lejtőre a magas szintű besugárzás miatt melegebb és szárazabb mikroklíma lesz a jellemző (Bátori és mtsai., 2019, 2020; Aguilon és mtsai., 2020). A térség domináns növényfaja az európai bükk (*Fagus sylvatica*), emellett a töbrök közelében közönséges lucfenyő (*Picea abies*) ültetvények is előfordulnak (Bátori és mtsai., 2020). Azok a területek, melyeket nem borít erdő,

változatos gyepközösséget tartanak fent. Az északi kitettségű lejtőkre és a töböráljakra nedvességkedvelő gyepi fajok jellemzők, míg a déli kitettségű lejtőkön száraz, sziklás gyepek találhatók. A környező platón a leggyakrabban előforduló gyeptípusok a nedves és a félszáraz gyepek (Bátori és mtsai., 2020). Az kialakult karakterisztikus környezeti feltételek következtében ezen területek egyedülálló és diverz élővilággal rendelkeznek, így a Bükki Nemzeti Park fokozottan védett területének részét képezik (Bátori és mtsai., 2019).

3.2. Vizsgált faj

Modellorganizmusként az erdei bütyköshangyát (*Myrmica ruginodis*) választottuk, amely számos területen elterjedt világszerte. Kolóniai megtalálhatók Nyugat-Európától Közép-, Kelet- és Észak-Európán át egészen Szibériáig, a Távols-Keletig és Japánig (Czechowski és mtsai., 2012). Nedves és hűvös körülményeket kedvelő faj, így erdőkben, cserjésekben, erdei tisztásokon és lápokban egyaránt előfordul. Emellett alpesi hegységek sziklás területein, illetve legelőin is nagy tömegekben fellelhető, azonban kevésbé toleráns a túlzottan csapadékos és az antropogén zavarásnak kitett élőhelyekkel szemben (Czechowski és mtsai., 2012). A szélességi kör és a tengerszint feletti magasság alapvetően meghatározza a faj elterjedését, ugyanis északon leginkább a tengerszinten él, míg a délebbre eső régiókban főleg hegyvidékeken előforduló faj (Radchenko és Elmes, 2010; Czechowski és mtsai., 2012). Mivel a töbrök alja és északi kitettségű lejtője biztosítja az erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) által preferált nedves és hűvös mikroklimát, így ezen faj kolóniai itt találhatók meg a legnagyobb gyakorisággal, de kolóniai kisebb számban a platón is fellelhetők (Bátori és mtsai., 2020).

Az erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) dolgozók generalista ragadozók, táplálékukat főként különféle kisméretű gerinctelenek jelentik (Czechowski és mtsai., 2012). Sokféle növény magjai rendelkeznek hangyakaláccsal (ún. elaioszómák), melyek szintén fontosak ezen hangyafaj táplálkozásában (Czechowski és mtsai., 2012). Emellett levéltetvekkel alakítanak ki trofobiotikus kapcsolatot, amely során a hangyadolgozók elfogyasztják a levéltetvek biztosította mézharmatot, míg cserébe védelmet nyújtanak a táplálékot biztosító partnereik számára (Czechowski és mtsai., 2012).

A kolóniák egykirálynős (monogín) és többkirálynős (poligín) formában is előfordulnak (Czechowski és mtsai., 2012). A monogín kolóniák királynője nagyobb testmérettel rendelkezik, mint a poligín kolóniák királynői, ezáltal jobb a diszperziós képességük, amelynek következtében sikeresebben kolonizálnak új, izoláltabb élőhelyeket, és akár kedvezőtlenebb körülmények között is létre tudnak hozni kolóniákat (Radchenko és Elmes, 2010; Czechowski

és mtsai., 2012). Nászrepülési periódusuk az augusztustól szeptemberig tartó időszakra tehető, azonban a hegységekben élő kolóniák esetében akár október közepére is eltolódhat (Radchenko és Elmes, 2010; Czechowski és mtsai., 2012).

3.3. Terepi mintavételezés és a funkcionális jellegek vizsgálata

Vizsgálatunkhoz öt hasonló paraméterekkel rendelkező gyepes töbröt választottunk ki. Minden töbr északi kitettségű lejtőjéről és aljáról, illetve a töbröket körülvevő platóról két-két erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) kolóniát gyűjtöttünk be (összesen 20 kolónia). Minden egyes mintavételi terület esetében a két begyűjtött kolónia között minimum 15 m távolság volt annak érdekében, hogy biztosak lehessünk kolóniáink függetlenségében. A kiválasztott kolóniák körül egy 9 m² területű kvadrátban felmértük az ott előforduló fajtárs és más, potenciális kompetitor (pl. feketehangyák) fajokhoz tartozó hangyák fészekdenzitását. Emellett, mind a 10 területen megmértük a vegetációmagasságot, illetve mikroklímamérők (Optin Ambient Data Loggers, ADL) segítségével 24 órás intervallumban információt gyűjtöttünk az egyes mintavételi területek hőmérsékletéről és páratartalmáról is.

A begyűjtött kolóniákat a Szegedi Tudományegyetem Ökológiai Tanszékének laboratóriumába szállítottuk, ahol meghatároztuk a begyűjtött kolóniák funkcionális jellegeit, így a dolgozók (kolóniaméret), a királynők, a szárnyas királynők és hímek, illetve a lárvák és bábok számát. Ezt követően minden kolóniát külön-külön egy átlátszó műanyag dobozban (19 × 19 × 10 cm) helyeztünk el a begyűjtött fészekanyag egy részével. A doboz peremét paraffinnal vontuk be annak érdekében, hogy megakadályozzuk a hangyák szökését. Minden kolóniához behelyeztünk egy darab szivacsot, így biztosítva a megfelelő páratartalmat. A kolóniákat hetente két alkalommal etettük mézes vízzel (1:2), illetve tonhal darabokkal.

3.4. Viselkedésbeli jellegek vizsgálata

Az akklimatizációs idő (14 nap) lejártá után kolóniánként létrehoztunk egy-egy alkalóniát, melyeket szintén műanyag dobozokban (8 × 10 × 14 cm) tartottunk. Az alkalónia 20 egyedi színkóddal (eltérő színű Edding márkájú alkoholos filctollal) jelölt takarmányozó dolgozóból, 5-10 lárvából és 5 lárvákat nevelő dolgozóból állt. A 20 jelölt takarmányozó dolgozó közül kiválasztottunk 14-et, így összesen 280 dolgozó állt rendelkezésünkre, hogy megvizsgáljuk a két élőhelytípus jellegzetességeinek hatásait az ott előforduló kolóniák és dolgozók viselkedésbeli jellegeire.

Minden dolgozó esetében négy viselkedésbeli jelleget vizsgáltunk: agresszivitás, prédával szembeni reakció, felfedezőkészség és merészség. A dolgozókat ugyanazon a napon, véletlenszerű sorrendben minden viselkedésbeli vizsgálatnak alávetettük. A vizsgálatok között egy óra telt el, melyet a dolgozók az alkoholóniák dobozában töltöttek. A személyiséget definiáló viselkedésbeli konzisztencia (ismételhetőség) tanulmányozásához dolgozónként minden jelleg vizsgálatát három alkalommal megismételtük két nap különbséggel.

Az **agresszivitás** vizsgálata során frissen lefagyasztott (-20 °C) közönséges feketehangya (*Lasius niger*) tetemeteket használtunk fel, amely az erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) egy rivális hangyafaja. A megfigyelt dolgozót egy petricsésze alá helyeztük, majd egy perc akklimatizációs időt követően a friss közönséges feketehangya (*L. niger*) tetemet óvatosan betettük a petricsésze alá és megfigyeltük a *M. ruginodis* dolgozó tetemre adott első reakcióját: elmenekülés a tetemtől (0 pont), csápolás (1), rágó nyitogatás (2), harapás vagy szúrás (3). A statisztikai elemzések során bináris változóként semleges (elmenekülés a tetemtől, csápolás) és agresszív (rágó nyitogatás, harapás vagy szúrás) reakciókat különítettünk el (Maák és mtsai., 2021)

A **predával szembeni reakció** tesztelése során az erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) dolgozók számára *Drosophila melanogaster* tetemeteket biztosítottunk mint potenciális táplálék, melyeket szintén -20 °C-on fagyasztottunk le a vizsgálat előtt. Az éppen megfigyelt dolgozó az előző teszthez hasonlóan egy perc akklimatizációs időt töltött egy petricsésze alatt, majd ezt követően behelyeztük mellé a *D. melanogaster* tetemet, és 3 percen keresztül figyeltük meg az erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) dolgozó prédára adott reakcióját, és feljegyeztük a **predával való kapcsolatának időtartamát** (pl. préda szállítása) (Maák és mtsai., 2020).

A **felfedezőkészség** teszteléséhez egy műanyag dobozt (37 × 24 × 15 cm) használtunk, melynek alja 35 darab, egyenlő méretű négyzetre (5 × 4,5 cm) volt felosztva. A vizsgált hangyadolgozót a teszt előtt egy fekete színű akklimatizációs csőbe (5 cm hosszú; 1,5 cm Ø) tettük, mely minden alkalommal ugyanazon a négyzeten helyezkedett el a teszt kezdetén. Egy perc letelte után a cső fedelét eltávolítottuk, és 3 percig figyeltük a dolgozó mozgását. Feljegyeztük, hogy az erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) dolgozó mikor hagyta el a csövet (**merészség**), illetve rögzítettük a dolgozó által érintett négyzetek számát, majd ezt követően megszámoltuk, hogy az útvonala során hány darab négyzetet érintett összesen, illetve hány új négyzetet fedezett fel (**felfedezőkészség**).

3.5. Statisztikai analízis

Az élőhelyi jellemzők (élőhely típusa -plató és töbör-, átlagos éjjeli és nappali hőmérséklet, átlagos éjjeli és nappali relatív páratartalom, fészekdenzitás, vegetáciomagasság) és a kolónia jellemzők (dolgozók, királynők, lárvák, bábok, szárnyas királynők és hímek száma) struktúrájának megjelenítésére Nem-metrikus Többdimenziós Skálázást (NMDS, *Podani, 1997*) használtam. Az kolóniajellemzők mint függő változók, valamint az élőhelyi jellemzők közötti kapcsolatot DCA (Detrended Correspondence Analysis) ordinációs módszerrel végeztem Bray-Curtis különbözőségi index felhasználásával. Ugyanezzel a módszerrel vizsgáltam az élőhely típusának hatását az élőhelyi jellemzőkre. Az élőhelyi jellemzők esetében a töbrönkénti átlagos értékeket használtam.

A napi mikroklimatikus adatok ábrázolása előtt a hőmérséklet és relatív páratartalom értékeket standardizáltuk oly módon, hogy a töbrönkénti átlagos értékekből (minden időpillanatban végzett mérés értéke esetében) kivontuk a platónkénti átlagos értékeket. Az így kapott értékeket vonaldiagramon ábráztuk. A hangyák kolóniadenzitását (GLM, Poisson eloszlású hibtag, $N=20$), illetve a vegetáció magasságát (LM, Gauss eloszlású hibtag, $N=10$) a két élőhelytípus között külön-külön is összehasonlítottuk. A modellekben az élőhely típusa mint magyarázó faktor szerepelt.

Az élőhelyi jellemzők hatását a kolónia jellemzőkre külön-külön is megvizsgáltam általánosított lineáris modellek (GLMM, $N=20$) segítségével. A modellekben a kolónia jellemzők mint függő változók, az élőhelyi jellemzők (élőhely típusa -faktor-, átlagos napi hőmérséklet és relatív páratartalom, fészekdenzitás, vegetáciomagasság) mint magyarázó változók, míg a töbör mint random változó szerepeltek. A kolóniaméret (dolgozószám) és a királynők száma esetében a modellekben (GLMM, Poisson hibtag, maximum likelihood illesztés) az eredeti értékeket használtam. Ezzel szemben, az ivadékokat (lárvák, bábok, szárnyas királynők és hímek) tartalmazó modellekben (GLMM, binomiális hibtag, maximum likelihood illesztés) az eredeti értékeket elosztottam a dolgozók számával, ugyanis ezek száma egy kolónián belül nagymértékben függ a kolónia méretétől (*Elmes és Wardlaw, 1982*).

A vizsgált viselkedésszerű jellegek közötti (ko)variancia tesztelésére kolóniák és egyedek között két többváltozós kevert modellt alkalmaztam. Az első modellben a négy vizsgált (agresszivitás, prédával szembeni reakció, felfedezőkézség, merészség) egyedi szinten mért viselkedés-jelleg mint függő változó, az élőhely típusa mint magyarázó faktor, míg a kolóniák és egyedek random változóként szerepeltek. A fenti modell lehetővé teszi a fenotípusos variancia lebontását kolóniák és egyedek közötti szintekre, így az egyedi és kolóniák szintjén

jelentkező fenotípusos korreláció a viselkedésbeli szindrómák indikátoraként használható (lásd *Herczeg és Garamszegi, 2012; Dingemanse és Dochtermann, 2013*). Az eredményeket korrelációs koefficiensek és 95%-os kredibilitási intervallumok formájában adtam meg.

A vizsgált viselkedésbeli jellegek kolónia (14 egyed per kolónia) és egyedi (egyedenként három ismétlés) szintű konzisztenciáját csoporton belüli korrelációk segítségével vizsgáltam LMM alapú (Gauss eloszlású hibtag, 1000 ismétlés) általánosított kevert lineáris modellek felhasználásával (*Nakagawa és Schielzeth, 2010*), melyekben az egyedek és kolóniák egyedi azonosítói mint random faktor szerepeltek.

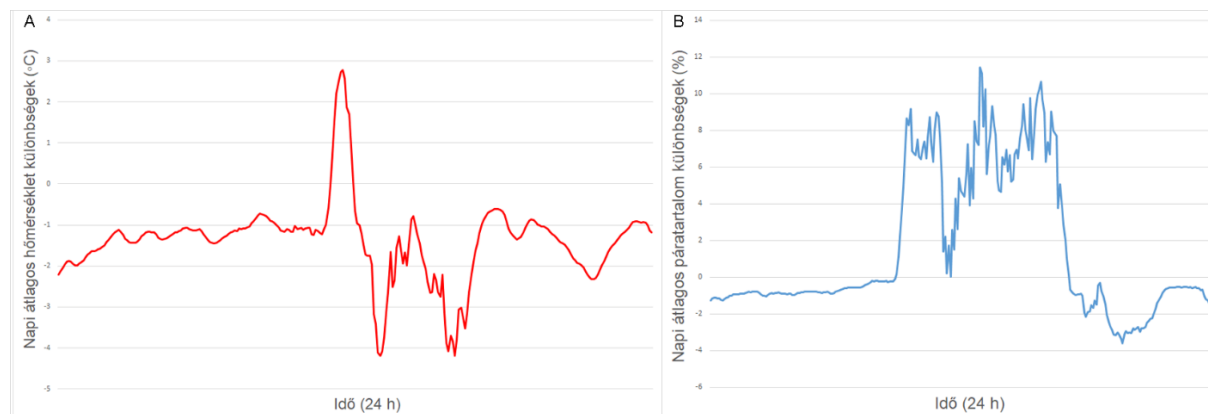
Az élőhelyi jellemzők hatását élőhelytípusonként a viselkedésbeli jellegekre külön-külön is megvizsgáltam általánosított kevert lineáris modellek (GLMM) segítségével. A modellekben a vizsgált viselkedésbeli jellegek (agresszivitás: binomiális eloszlású hibtag, $N=420$; prédával szembeni reakció, felfedezőkészség, merészség: Poisson eloszlású hibtag, $N=420$) mint függő, az élőhelyi jellemzők mint magyarázó, valamint az egyedek és kolóniák egyedi azonosítói mint random faktor szerepeltek.

A statisztikai elemzéseket R statisztikai környezetben végeztem (*R Core Team, 2022*). A Nem-metrikus Többdimenziós Skálázást a *metaMDS*, míg a DCA elemzéseket a *capscale* függvény segítségével végeztem (*vegan* csomag, *Oksanen és mtsai., 2019*). A kevert és általánosított kevert lineáris modelleket az *lme4* csomag *lmer* és *glmer* függvényeivel építettem (*Bates és mtsai., 2015*). Az általánosított lineáris modellekhez az *lm* és *glm* függvényt használtam a *stats* csomagból. A változókat szükség esetén log-transzformáltuk, hogy az elemzéshez szükséges feltételek (normalitás és a varianciák homogenitása) teljesüljenek. A Poisson hibtagú modellek túlszóródása (overdispersion) esetében negatív binomiális hibtagot használtam (lásd *Lindén és Mäntyniemi, 2011*). A legjobb modelleket a nem szignifikáns változók eltávolításával kaptam meg (hátrafele történő eliminációs eljárás). A többváltozós kevert modelleket az *MCMCglmm* függvény segítségével illesztettem (*MCMCglmm* csomag, *Hadfield, 2010*), mely lehetővé teszi hosszú iterációs (1300000) Bayesiánus modellek illesztését; a Markov láncot minden 1000. iteráció után mintáztuk. A viselkedésbeli konzisztenciát az *rpt* függvénnyel vizsgáltam (*rptR* csomag, *Stoffel és mtsai., 2017*). Eredményeink vizuális megjelenítését a *ggplot* függvény (*ggplot2* csomag, *Wickham, 2016*) segítségével végeztem. A modelljeim alapján történő predikciós ábrák készítéséhez a *plot_model* függvényt használtam (*sjPlot* csomag, *Lüdecke, 2022*).

4. EREDMÉNYEK

4.1. Az élőhelyparaméterek különbségei a két vizsgált élőhelytípus esetében

Meghatároztuk a töbrök és platók átlaghőmérsékletét ($^{\circ}\text{C}$) és relatív páratartalmát (%). A töbrökben az átlagos hőmérséklet $17,87 \pm 9,76$ $^{\circ}\text{C}$ volt, míg a platók esetében az átlagos hőmérséklet értéke $19,24 \pm 9,72$ $^{\circ}\text{C}$. A töbrök legmagasabb átlaghőmérséklete $39,69 \pm 7,58$ $^{\circ}\text{C}$, míg a legalacsonyabb $6,48 \pm 0,98$ $^{\circ}\text{C}$ volt. Ezzel szemben a platókon a maximális hőmérséklet $42,62 \pm 5,15$ $^{\circ}\text{C}$, a minimális pedig $8,61 \pm 0,29$ $^{\circ}\text{C}$ volt (1. ábra). Ezzel szemben a töbrök átlagos páratartalma $75,69 \pm 16,15$ %, míg a platók esetében ez az érték $75,42 \pm 18,71$ % volt. A töbrök maximális páratartalma $86,79 \pm 7,76$ %, a minimális érték $41,23 \pm 12,59$ % volt. A platókon mért legnagyobb átlagos páratartalom $88,797 \pm 4,29$ %, a legkisebb $34,42 \pm 4,19$ % volt (1. ábra).



1. ábra. A platókon és a töbrökben (24 h intervallum) mért hőmérséklet (pirossal, A) és páratartalom (késsel, B) közötti különbségek. A töbrönkénti átlagos értékekből kivontuk a platónkénti átlagos értékeket. A nullától való pozitív irányú eltérések a platón mért értékeknél magasabb, míg a negatív irányú eltérések a platónál alacsonyabb értékeket indikálnak.

A töbrökben az átlagos vegetáciomagasság $60,10 \pm 12,16$ cm volt, míg ez az érték a platók esetében $51,54 \pm 11,17$ cm volt. Az legnagyobb átlagos növényzeti magasság a töbrök esetében $68,00 \pm 7,73$ cm, míg a plató esetében $56,20 \pm 6,36$ cm volt (Függelék 1. táblázat). A két élőhely átlagos vegetáció magassága csak marginálisan különbözött a töbrök javára (LM $t=1,94$; $p=0,09$).

A töbrökben a hangyafészkek körül kialakított kvadrátokban összesen 47 fészket találtunk, melyek 6 különböző hangyafajhoz tartoztak. Ezzel szemben a platókról begyűjtött fészkek körüli kvadrátokban mindössze 26 fészkek voltak fellelhető, melyek 4 különböző hangyafajhoz tartoztak (Függelék 2-3. táblázatok). A fészekdenzitás a töbrökben szignifikánsan magasabb volt a platóhoz képest (GLM $z=2,42$; $p=0,01$).

Minden kvadrát esetében meghatároztuk a Shannon, illetve a Simpson diverzitási indexeket. Míg a Simpson diverzitás a fajok relatív gyakoriságára súlyoz, ezért a gyakoribb fajokra érzékeny, addig a Shannon diverzitás a fajgazdagságra fektet nagyobb hangsúlyt, ezzel kiemelve a ritka fajok jelenlétének szerepét az élőhelyen (Peet, 1974; He és Hu, 2005). A töbrökben 4, a platókon 5 olyan kvadrátunk volt, amely esetében a Shannon diverzitási index 0, a Simpson diverzitási index pedig 1 volt. A töbrökben lévő kvadrátok esetében a legmagasabb Shannon diverzitási indexek 0,43 és 0,45 voltak, míg ezzel szemben a platók legmagasabb Shannon diverzitási index értéke 0,32 volt. A Simpson diverzitási indexek hasonlóan alakultak a két élőhely esetében (Függelék 4. táblázat).

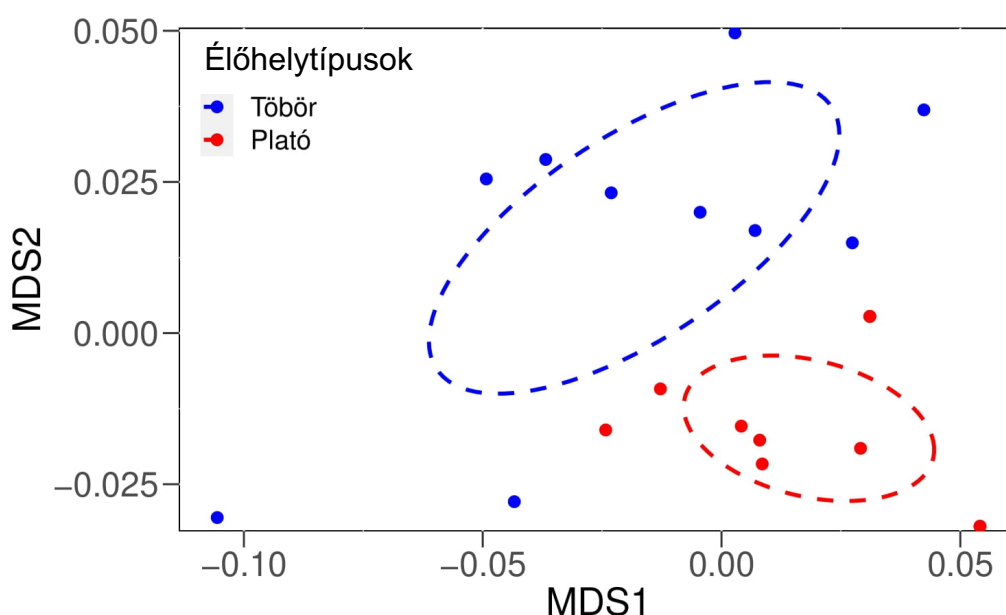
4.2. Élőhelyparaméterek hatása a kolóniaparaméterekre

A dolgozók, lárvák, királynők, szárnyas királynők és bábok száma egyaránt a platóról begyűjtött kolóniák esetében volt nagyobb, ezzel szemben a hímek száma a töbrökből származó kolóniák esetében volt magasabb (1. táblázat).

1. táblázat. A két élőhelyen előforduló kolóniák funkcionális jellegei.

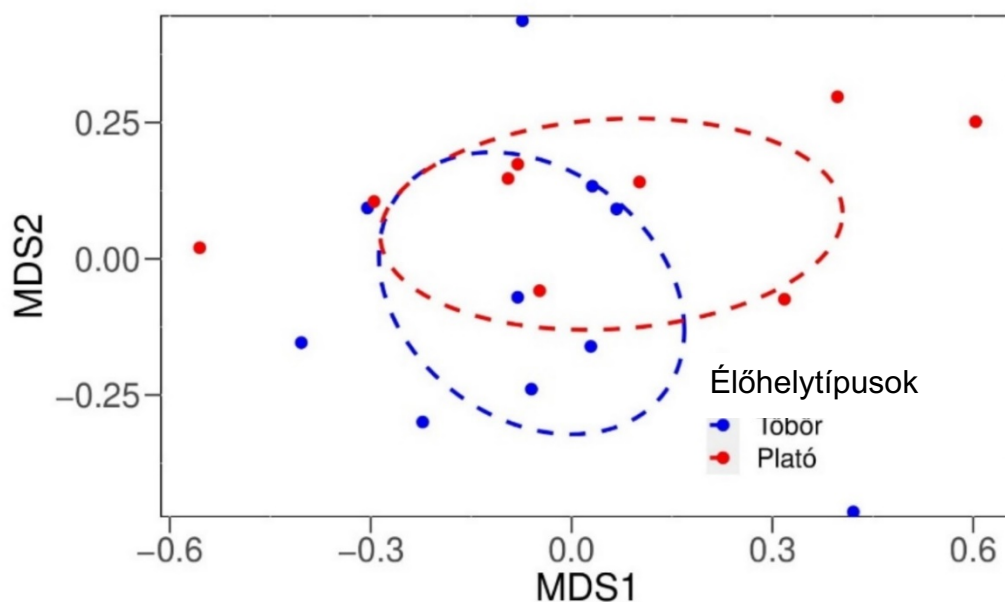
Kolóniák funkcionális jellegei	Töbrök (átlag±szórás)	Platók (átlag±szórás)
Dolgozók	793,2±300	989,9±443
Lárvák	351,1±134	356,2±194
Királynők	1,7±1,6	4±4,5
Szárnnyas királynők	3,8±6,6	47,4±68
Hímek	6,7±13,7	5,5±11,40
Bábok	8,5±17,4	15,2±42

Az élőhelyparaméterek együttes vizsgálata alapján szignifikáns különbséget találtunk a két élőhelytípus között ($F=3,53$; $R^2=0,17$; $p=0,02$; 2. ábra).



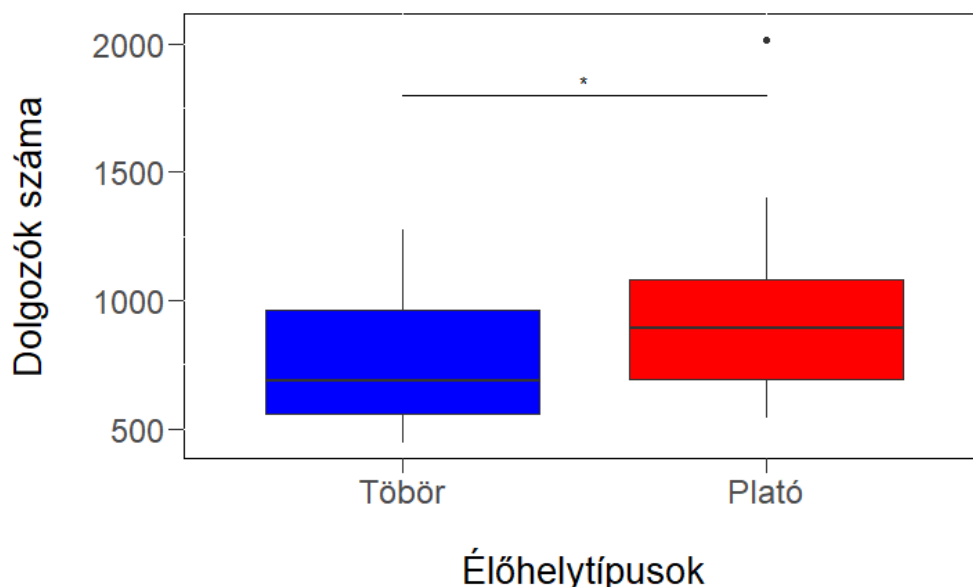
2. ábra. A Nem-metrikus Többdimenziós Skálázás (NMDS) vizuális megjelenítése az élőhelyparaméterek esetében. A megfelelő pontok az egyes mintavételi kvadrátok helyét jelölik az ordinációs térben. Az illesztett kovariancia ellipszisek a két élőhelytípus (töbör -kék- és plató -piros-) elkülönülését szemléltetik (stressz=0,092).

A vizsgált élőhelyparamétereknek ellenben nem volt szignifikáns hatása a kolóniák összesített paramétereire ($F=0,56$; $R^2=0,27$; $p=0,92$; 3. ábra).



3. ábra. A Nem-metrikus Többdimenziós Skálázás (NMDS) vizuális megjelenítése az kolóniaparaméterek esetében. A megfelelő pontok az egyes kolóniák helyét jelölik az ordinációs térben. Az illesztett kovariancia ellipszisek a két élőhelyről származó kolóniák (töbör -kék- és plató -piros-) elkülönülését szemléltetik (stressz=0,086).

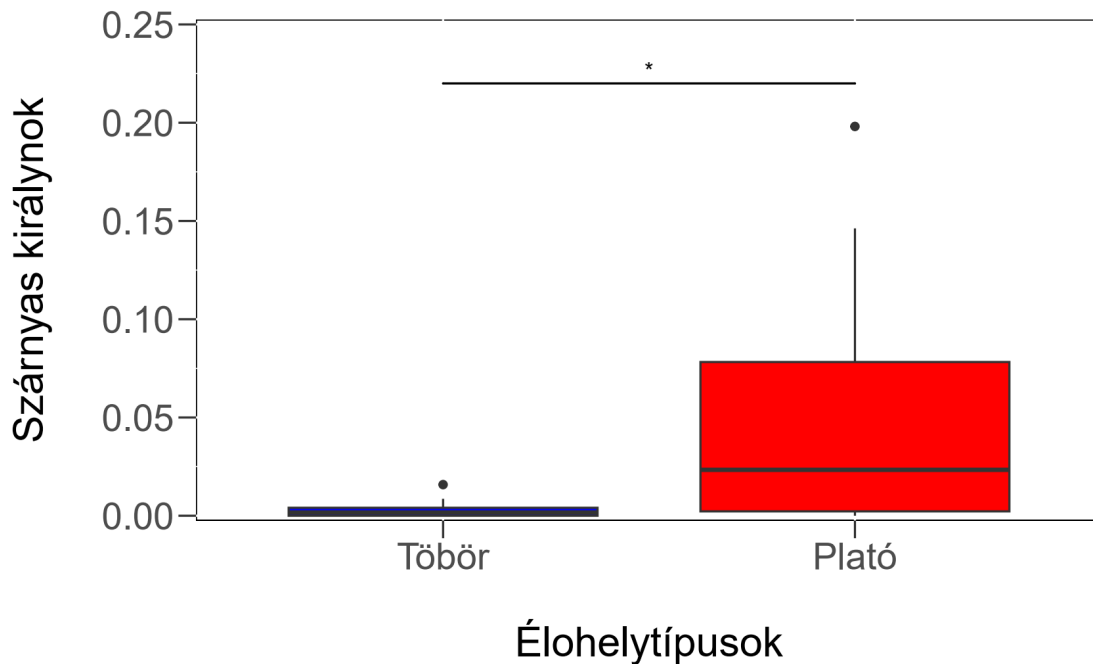
A két élőhelytípus jellemzőinek hatását az egyes kolóniaparaméterekre külön-külön vizsgálva azt találtuk, hogy az élőhelynek szignifikáns hatása volt a dolgozósámszámra, ugyanis a platókon nagyobbak voltak a vizsgált kolóniák (GLMM $z=2,16$; $p=0,03$; 4. ábra). A többi paraméter hatása nem volt szignifikáns ($z<1,31$; $p>0,19$).



4. ábra. A két élőhelytípus (töbrök kékkel, platók pirossal) közötti különbség a dolgozósámszám tekintetében (medián, felső és alsó kvartilis, minimum és maximum érték, kiugró értékek; * $p<0,05$).

A királynők száma magasabb volt a platókon (GLMM $z=2,54$, $p=0,01$), valamint a napi átlagos páratartalomnak negatív ($z=-2,25$, $p=0,02$), míg a kolóniadenzitásnak pozitív hatása volt ($z=2,38$, $p=0,02$) a királynők számára. A többi paraméter hatása nem volt szignifikáns ($z<0,34$; $p>0,73$).

A kolóniamérettel súlyozott lárvaszámra csak a napi átlagos páratartalomnak (GLMM $z=1,79$; $p=0,07$) volt közel szignifikáns pozitív hatása, míg a többi élőhelyparaméternek a hatása nem volt szignifikáns ($z<1,48$; $p>0,14$). A kolóniamérettel súlyozott szárnyas királynők száma szignifikánsan magasabb volt a platókon (GLMM $z=2,16$; $p=0,03$; 5. ábra), valamint a kolóniadenzitás negatív hatással volt a szárnyas királynők számára ($z=-4,24$; $p<0,001$). A többi paraméter hatása itt sem volt szignifikáns ($z<1,49$; $p>0,13$).



5. ábra. Az két élőhelytípus (töbrök kékkel, platók pirossal) közötti különbség a kolóniamérettel súlyozott szárnyas királynők tekintetében (medián, felső és alsó kvartilis, minimum és maximum érték, kiugró értékek; * $p < 0,05$).

A kolóniamérettel súlyozott hímek száma is a platón volt magasabb ($z=2,1$; $p=0,04$). A napi átlagos hőmérsékletnek szignifikánsan negatív ($z=-2,08$; $p=0,04$), míg a kolóniadenzitásnak szignifikánsan pozitív ($z=5,06$; $p<0,001$) hatása volt a hímek súlyozott számára. Ezzel szemben, a kolóniamérettel súlyozott bábok száma a töbörben volt magasabb ($z=2,6$; $p<0,01$), valamint a napi átlagos hőmérsékletnek pozitív ($z=2,98$; $p<0,01$), és a kolóniadenzitásnak negatív ($z=-2,67$; $p<0,01$) hatása volt erre a jellegre. A többi paraméter hatása nem volt szignifikáns sem a hímek ($z<1,37$; $p>0,17$), sem a bábok esetében ($z<0,87$; $p>0,38$).

4.3. Viselkedésbeli jellegek korrelációja és konzisztenciája

Az élőhelytípusnak nem volt szignifikáns hatása a személyiségre egyedi szinten ($est=0,15$; CrI $[-0,36-0,34]$; $pMCMC=0,96$). Az egyed szintű változók kolónia szinten nem korreláltak, azonban egyed szinten a prédával való kontaktust és a merészséget leszámítva minden viselkedésbeli jelleg korrelált egymással (2. táblázat).

2. táblázat. A egyedi és kolónia szinten vizsgált viselkedéssbeli jellegek korrelációja kolóniák között és kolónián belül (egyedek között).

Viselkedéssbeli jellegek	Szerveződési szint	Variancia (95% CI)
Prédával való kontaktus	Kolóniák között	-0,14 (-0,28–0,53)
- Felfedezőkészség	Egyedek között	0,22 (0,07–0,51)
Prédával való kontaktus - Merészség	Kolóniák között	0,02 (-0,47–0,43)
	Egyedek között	-0,31 (-0,52–0,02)
Prédával való kontaktus - Agresszivitás	Kolóniák között	0,33 (-0,27–0,55)
	Egyedek között	0,45 (0,32–0,76)
Felfedezőkészség - Merészség	Kolóniák között	-0,27 (-0,61–0,09)
	Egyedek között	-0,54 (-0,71–(-0,31))
Felfedezőkészség - Agresszivitás	Kolóniák között	-0,06 (-0,29–0,53)
	Egyedek között	0,33 (0,07–0,51)
Merészség - Agresszivitás	Kolóniák között	-0,35 (-0,50–0,24)
	Egyedek között	-0,34 (-0,58–(-0,06))

A töbörből származó kolóniák esetében kolónia szinten a legmagasabb ismételhetőségi értéket az agresszivitás esetén kaptam ($R=0,12$), míg a legalacsonyabbat a merészség esetén ($R=0,07$), illetve kolónia szinten az összes jelleg ismételhető volt (3. táblázat). Egyed szinten a legmagasabb ismételhetőségi értéket a prédával való kontaktus ($R=0,27$), a legalacsonyabbat a merészség ($R=0,12$) esetében kaptam. A konzisztencia egyed szinten szintén minden viselkedéssbeli jelleg esetében szignifikáns volt (3. táblázat).

3. táblázat. A töbörből származó kolóniák viselkedéssbeli jellegeinek ismételhetősége egyedi és kolónia szinteken.

Viselkedéssbeli jellegek	Kolónia szint N=60, R (95% CI), p	Egyed szint N= 840, R (95% CI), p
Agresszivitás	0,12 (0-0,23), $p<0,001$	0,22 (0,08-0,35), $p<0,001$
Prédával való kontaktus	0,10 (0,003-0,14), $p<0,001$	0,27 (0,12-0,31), $p<0,001$
Felfedezőkészség	0,10 (0,02-0,19), $p<0,001$	0,14 (0,06-0,24), $p<0,001$
Merészség	0,07 (0,003-0,12), $p<0,001$	0,12 (0,02-0,19), $p=0,002$

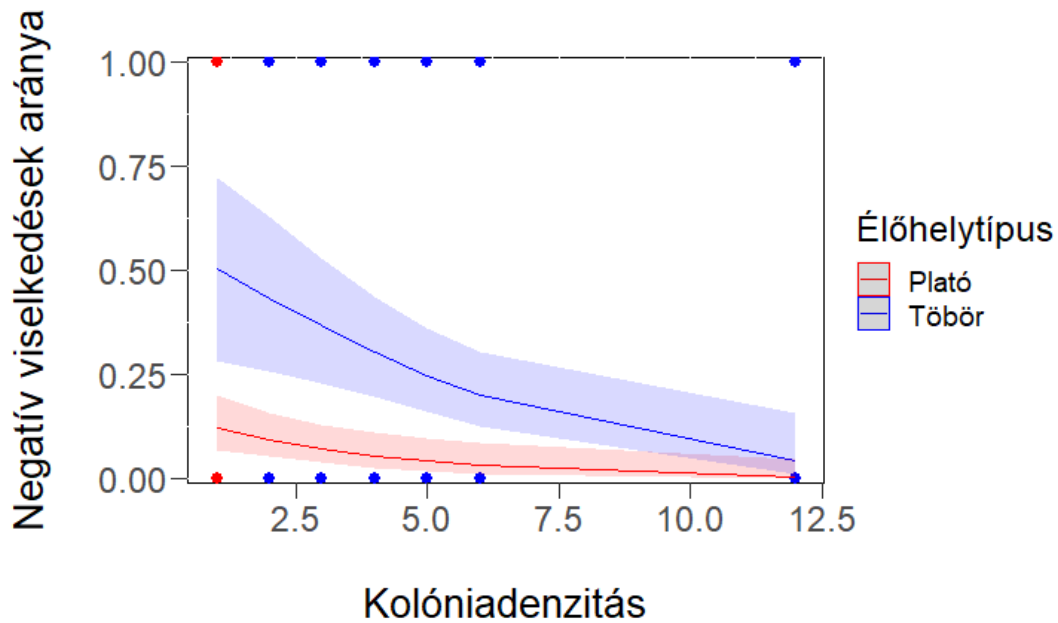
A platóról származó kolóniák esetében, kolónia szinten, a prédával való kontaktust ($R=0,01$) leszámítva minden viselkedésbeli jelleg szignifikáns konzisztenciát mutatott, azonban a vizsgált viselkedésbeli jellegek kolóniaszintű ismételhetősége alacsony szintű volt ($0,4 < R < 0,18$; 4. táblázat). A konzisztens jellegek közül a legkisebb ismételhetőségi értéket az agresszivitás ($R=0,04$), a legmagasabbat a merészség ($R=0,18$) esetében kaptam (4. táblázat). Az egyedi szintű ismételhetőség, a prédával való kontaktus ($R=0,35$) kivételével, nagyon alacsony mértékű volt (4. táblázat).

4. táblázat. A platóról származó kolóniák viselkedésbeli jellegeinek ismételhetősége egyedi és kolónia szinteken.

Viselkedésbeli jellegek	Kolónia szint N=60, R (95% CI), p	Egyed szint N= 840, R (95% CI), p
Agresszivitás	0,04 (0-0,13), $p=0,03$	0,04 (0-0,17), $p=0,25$
Prédával való kontaktus	0,01 (0-0,07), $p=0,32$	0,35 (0,15-0,44), $p<0,001$
Felfedezőkészség	0,13 (0-0,27), $p<0,001$	0,09 (0-0,23), $p=0,08$
Merészség	0,18 (0,003-0,33), $p<0,001$	0,09 (0-0,20), $p=0,05$

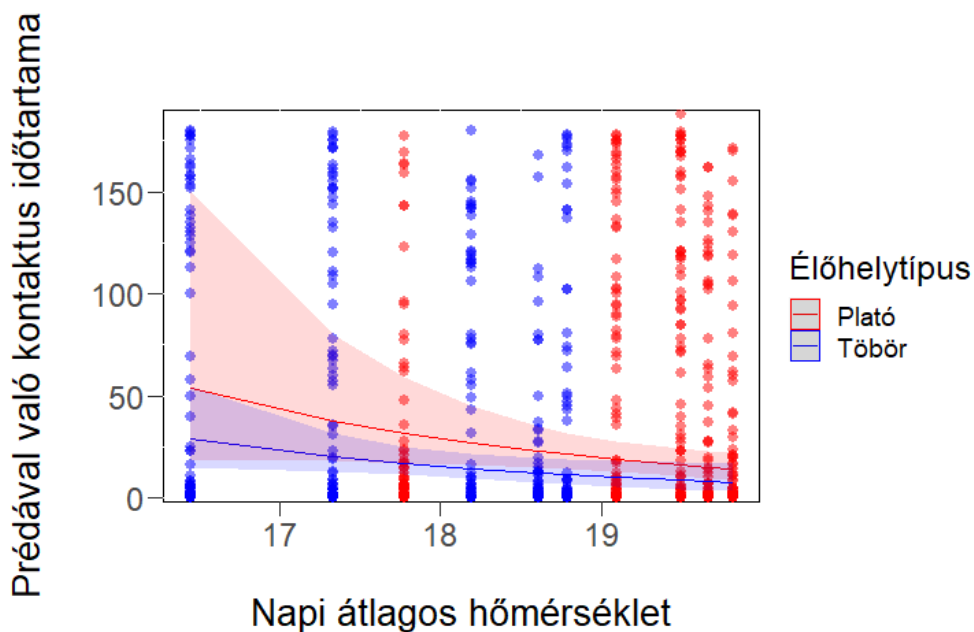
4.4. Élőhelyparaméterek hatása a viselkedésbeli jellegekre

Az agresszivitás esetében szignifikánsan nagyobb arányú negatív reakciót figyeltünk meg a töbörből származó kolóniák dolgozói esetében (GLMM $z=3,69$; $p<0,001$; 6. ábra). Emellett a vegetáciomagasságnak ($z=-2,25$; $p=0,02$) és a kolóniadenzitásnak ($z=-2,92$; $p=0,003$) is szignifikáns negatív hatása volt a negatív viselkedések arányára (6. ábra). A kolóniaméretnek, a napi átlagos hőmérsékletnek és páratartalomnak nem volt szignifikáns hatása ($z<0,89$; $p>0,38$).



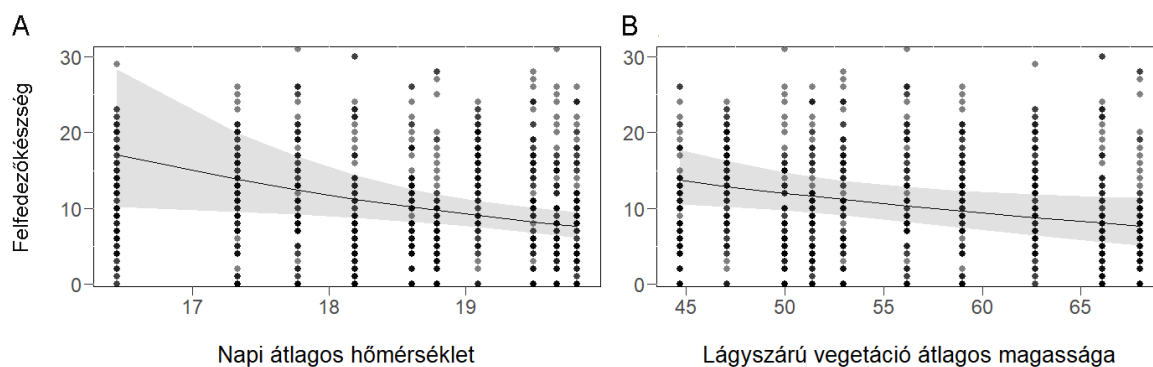
6. ábra. A kolóniadenzitás hatása a negatív viselkedések (rágónyitogatás, harapás, szúrás) arányára a két vizsgált élőhely esetében a végső modell által prediktált értékek alapján. A platóra vonatkozó predikció pirossal, a töbörre kékkel jelölve.

A prédával való kontaktus időtartamára a napi átlagos hőmérsékletnek (GLMM $z=-2,18$; $p=0,03$; 7. ábra) és a napi átlagos páratartalomnak ($z=-2,14$; $p = 0,03$) szignifikáns negatív hatása volt. A töbörkben a prédával való kontaktus időtartama marginálisan rövidebb volt ($z=-1,77$; $p=0,08$), mint a platón. A kolóniaméretnek, a vegetációmagasságnak és a kolóniadenzitásnak nem volt szignifikáns hatása ($z<1,28$; $p>0,2$).



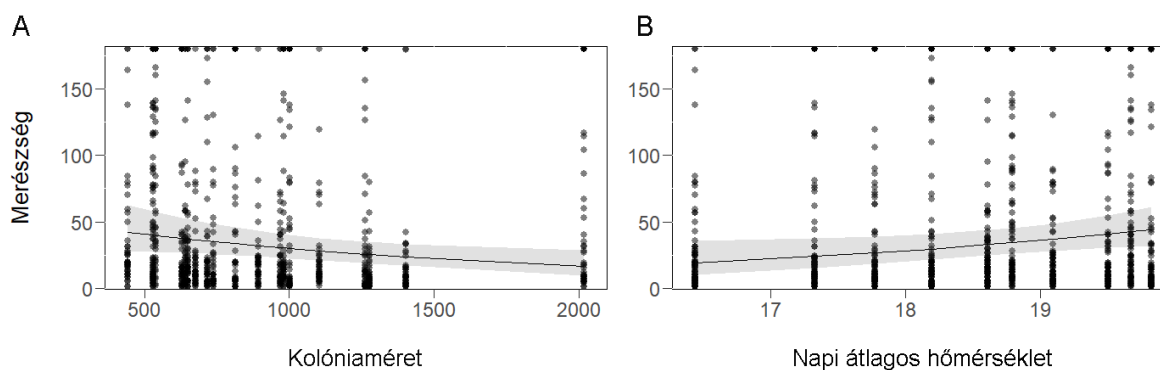
7. ábra. A napi átlagos hőmérséklet hatása a prédával való kontaktus időtartamára a két vizsgált élőhely esetében a végső modell által prediktált értékek alapján. A platóra vonatkozó predikció pirossal, a töbörre kékkel jelölve.

A felfedezőkészségre a napi átlagos hőmérsékletnek (GLMM $z=-1,94$, $p=0,05$; 8A. ábra) és a vegetáció magasságának ($z=-1,92$; $p=0,05$; 8B. ábra) marginálisan szignifikáns negatív hatása volt. Az élőhelynek, a kolóniaméretnek, a napi átlagos páratartalomnak és a kolóniadenzitásnak nem volt szignifikáns hatása ($z<1,41$; $p>0,15$).



8. ábra. A napi átlagos hőmérséklet (A) és a lágyszárú vegetáció magasságának (B) hatása a felfedezőkészségre a végső modell által prediktált értékek alapján.

A merészségre a kolóniaméretnek pozitív (GLMM $z=2,39$; $p=0,02$; 9A. ábra), a napi átlagos hőmérsékletnek ($z=2,74$; $p=0,006$; 9B. ábra) és a lágyszárú vegetáció magasságának ($z=2,08$; $p=0,04$) szignifikáns negatív hatása volt. Az élőhely típusának, a napi átlagos páratartalomnak és a kolóniadenzitásnak nem volt szignifikáns hatása ($z<1,3$; $p>0,19$).



9. ábra. A kolóniaméret (A) és a napi átlagos hőmérséklet (B) hatása a merészségre a végső modell által prediktált értékek alapján.

5. DISZKUSSZIÓ

Vizsgálatunk során jelentős eltéréseket találtunk a töbrök és a környező plató élőhelyi paramétereik között, így például a töbrök alján és északi kitettségű lejtőjén magasabb volt a hangyakolóniák denzitása, valamint a nappali időszakban a páratartalom magasabb, míg a hőmérséklet alacsonyabb értékeket mutatott a platóhoz képest, összhangban más töbrökben végzett rövidebb és hosszabb távú vizsgálatok eredményeivel (Bátori és mtsai., 2019, 2022). Emellett meghatározó lehet a töbrök mikroklimatikus paramétereinek nagyfokú kiegyenlítettsége a környező területekkel szemben (Marcin és mtsai. 2021; Bátori és mtsai. 2022). Ezen élőhelyi különbségek ellenére a töbrökből és az azokat körülvevő platóról begyűjtött erdei bütökshangya (*M. ruginodis*) kolóniák funkcionális és viselkedésbeli jellegei nem mutattak eltérő mintázatokat, ellenben az egyes fajok belüli funkcionális és viselkedésbeli jellegek esetében jelentős eltéréseket tapasztaltunk. Míg a platókon a kolóniák fészekmérete, királynőszáma, valamint a szárnyas királynők és hímek száma volt nagyobb, addig a bábok száma a töbrökben mutatott magasabb értékeket. Ezen különbségek esetében a hőmérséklet és a páratartalom mellett a hangyakolóniák denzitása volt meghatározó. A fentiekkel összhangban a töbrökben a dolgozók agresszivitásának mértéke és egyedi szintű ismételhetsége magasabb volt, szemben a platóval, ahol a prédára adott reakció mértéke nagyobb, míg a dolgozók viselkedésének ismételhetsége alacsonyabb volt.

A globális klímaváltozás során kiemelt szereppel bírnak a karsztterületek geomorfológiai szempontból komplex felszínformái, melyek, mint korábbi tanulmányok beszámoltak róla, változatos környezeti körülményeket képesek fenntartani (Shanks és Norris, 1950; Bárány-Kevei, 1999; Clements és mtsai., 2003; Bátori és mtsai., 2017, 2019, 2022). E változatos körülmények következtében kialakult heterogén környezet fontos szerepet játszhat a biodiverzitás megőrzésében, ugyanis ezen élőhelyszigetek olyan funkcionális- és viselkedésbeli jellegekkel rendelkező fajok populációinak biztosítanak életteret, melyek ritkák vagy hiányoznak a környező területekről (White és mtsai., 1995; Bátori és mtsai., 2019, 2020, 2022). Arról azonban kevés információ áll rendelkezésünkre, hogy az eltérő környezeti tényezők milyen hatással vannak egy adott faj különböző populációinak funkcionális és viselkedésbeli jellegeire.

Az eltérő élőhelyi paraméterek ellenére, a két élőhelynek nem volt jelentős hatása a kolóniák összesített funkcionális jelleg-mintázataira, azonban az egyes funkcionális jellegek esetében a változatos élőhelyi paraméterek jelentős hatásait sikerült kimutatnunk. A töbrökből származó kolóniák kisebbek voltak, mely az eltérő mikroklimatikus viszonyok hatásai mellett

a töbrök limitált méretéből fakadó okokra is visszavezethető. Korábbi tanulmányok kimutatták, hogy a hőmérséklet jelentős mértékben befolyásolja a rovarok egyedfejlődésének gyorsaságát (Davidson, 1944; Honek és Kocourek, 1988). Habár a töbrök mikroklimatikus körülményei kedveznek a nedvesebb és hűvösebb környezetet kedvelő erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) táplálékkeresési aktivitásának (Czechowski és mtsai. 2012), mely a nyári időszakban az alacsonyabb hőmérséklet és magasabb páratartalom irányába tolódik el (Savolainen és Vepsäläinen 1989; Maák, 2010), eredményeink azt mutatják, hogy a töbrökben található hűvösebb körülmények jelentősen késleltetik az ivadékok fejlődését. Ennek következtében a bábok töbrökben detektált magasabb száma és a kisebb kolóniaméret vélhetően az egyedfejlődés lassúbb megvalósulásának, így az újabb dolgozógeneráció későbbi megjelenésének tudható be.

A töbrökben előforduló kisebb méretű kolóniák alternatív magyarázata lehet a fokozott kompetíció a táplálékforrásokért, mint pl. a mézharmat cseppekért való küzdelem, melyek állandó szénhidrogénforrást jelentenek a dolgozóknak, továbbá ezen táplálék nélkülözhetetlen a szaporodáshoz és a dolgozó ivadékok fejlődéséhez (Hölldobler és Wilson, 1990). Azonban, ha figyelembe vesszük, hogy a fészekdenzitásnak nem volt hatása a kolóniák méretére, felmerül a más taxonokkal szembeni kompetíció lehetősége is, ugyanis a töbrök, mint hidrológiai refúgium, fontos menedékhelyül szolgálhatnak más nedvességkedvelő csoportok számára is (Bátori és mtsai., 2022), különösképpen egy olyan aszályos évben, mint amilyen a 2022-es volt. A más állati csoportokkal való kompetíció lehetőségét támaszthatja alá a töbrö-kolóniák dolgozóinak nagyfokú agresszivitása is, melyet negatívan befolyásolt a hangyakolóniák nagyobb denzitása.

A magas hangyakolónia denzitás negatívan befolyásolta a szárnyas királynők számát, melyek a platóról származó kolóniákban voltak jelen nagyobb mennyiségben. Ezen eredmény nagy valószínűséggel a forrásokért folyó intra- és interspecifikus kompetíció következménye. A szárnyas királynők kinevelése magasabb fehérjeigényű, mint a dolgozók és hímek létrehozása (Boomsma és Isaaks, 1985; Grześ és Okrutniak, 2016), így az alacsonyabb fészekdenzitással és nagyobb kolóniamérettel rendelkező platók könnyebben biztosíthatják ezen energiatöbbletet.

Az ivaros alakok eltérő arányáért a mikroklimatikus viszonyokban detektált különbségek is felelősek lehetnek. A szárnyas királynők száma mellett a hímek száma szintén a platóról származó kolóniákban volt magasabb, amelynek egy potenciális magyarázata lehet a platókon detektált magasabb átlagos hőmérséklet. A magasabb hőmérséklet magasabb besugárzásértékre

utal, mely direkt, valamint összetett indirekt hatást gyakorolhat a kolóniák produktivitására (Elmes és Wardlaw, 1982). A nagyobb besugárzásértékek következtében kialakult melegebb tavaszi hőmérséklet például a vegetáció, illetve az ezzel asszociált rovarok gyorsabb fejlődését teheti lehetővé (Liautard és mtsai., 2003), fontos táplálékforráshoz juttatva ezzel a platón élő kolóniákat a kritikus tavaszi periódusban.

A hőmérséklet a funkcionális jellegek mellett a hangyák viselkedését is jelentősen befolyásolhatja (Cerdá és mtsai., 1998; Ślipiński és mtsai., 2021). Korábbi tanulmány beszámolt arról, hogy a *Temnothorax rugatulus* hangyafaj melegebb környezetből származó kolóniái alacsonyabb szintű agresszivitást mutatnak, mint a hidegebb helyről származó kolóniák (Bengston és Dornhaus, 2014). Vizsgálati fajunk esetében hasonló eredményeket kaptunk, ugyanis kimutattuk, hogy a napi átlagos hőmérséklet negatívan befolyásolta a merészséget, a felfedezőkészséget és az agresszivitást is. A víz elvesz a hangyák áteresztőképességű kutikula rétegén keresztül, így meleg, száraz környezetben jelentős a kiszáradás veszélye, emellett ezen faj az alacsonyabb hőmérsékletet preferálja, így magasabb hőmérsékleten a dolgozók kevéssé jönnek elő a fészekből és kevesebb időt töltenek el a fészken kívül (Pinter-Wollman és mtsai., 2012; Bátori és mtsai., 2020).

A vegetáció mérete ugyancsak jelentős hatással lehet egy élőhely mikroklímájára, mely magasabb vegetáció esetében segíthet pufferelni a mikroklíma ingadozásait (alacsonyabb maximum értékek és magasabb minimum értékek; Ray és mtsai. 2022), így például negatív hatással lehet a talaj szintjén mért hőmérsékletre is (Gardiner és Hassall, 2009). A magasabb vegetáció negatív hatása főként a töbor esetében lehet hangsúlyos, ugyanis annak alja és északi kitettségű lejtője már a vegetáció magasságának hatása nélkül is hűvösebb mikroklímával rendelkezik, ezáltal tovább késleltetve az ivaros alakok fejlődését. Emellett, a magasabb vegetáció növeli a terület strukturáltságát is, aminek következtében több táplálék (pl. ízeltlábúak) áll rendelkezésre (lásd Torma és mtsai., 2014), ezáltal a dolgozóknak kisebb távokat kell megtenniük ahhoz, hogy táplálékhoz jussanak.

A funkcionális jellegek mellett a viselkedésbeli jellegek is fontos szerepet tölthetnek be a klímaváltozás következtében megváltozott környezeti körülményekhez való alkalmazkodásban. Kiemelkedően fontosak lehetnek a populációk fennmaradása szempontjából, ugyanis az egyes egyedek eltérő reakciókat mutathatnak a környezet változásaira (Dingemanse és mtsai., 2010; Dingemanse és Wolf, 2013; Keiser és mtsai., 2018; Maák és mtsai., 2021). Azonban kevés tanulmány keresett választ arra a kérdésre, hogy a különböző környezeti körülmények közvetlen módon hogyan befolyásolják a szociális rovarok személyiségét (lásd pl. Maák és mtsai., 2021).

Vizsgálataink azt mutatják, hogy az élőhelyszigeteknek nem volt közvetlen hatása sem egyedi, sem kolónia szinten az erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) viselkedésbeli mintázatára, azonban az agresszivitás, a felfedezőkészség, a merészség és a prédával szembeni reakció is fontos jellegek a takarmányozó dolgozók személyisége szempontjából. Az egyedi szinten kimutatott korreláció alapján az agresszívebb takarmánykereső egyedek merészebbek, jobb felfedezőkészséggel rendelkeznek és hosszabb időt töltöttek el a prédával. Ugyanezen fajon végzett korábbi tanulmány egy hasonlóan összetett viselkedési szindrómát írt le a felderítő dolgozók esetében (*Chapman és mtsai., 2011*), mely szerint ezen dolgozók lényegesen aktívabbak, merészebbek és agresszívebbek, mint az ivadékgondozó és takarmánykereső egyedek. Azonban velünk ellentétben a takarmánykereső dolgozók esetében nem találtak viselkedésbeli szindrómát (*Chapman és mtsai., 2011*). Vizsgálatunkhoz hasonló eredményre jutottak a közönséges bütyköshangya faj (*M. rubra*) takarmányozó dolgozói esetében, ahol azt találták, hogy az aktívabb takarmánykereső dolgozók agresszívebbek, magasabb fokú felfedezőkészséggel jellemezhetők, valamint egyenesebb útvonalon haladnak (*Maák és mtsai., 2021*). Ezen értekezéssel összhangban az eredményeink azt sugallják, hogy a két tanulmányozott élőhely takarmányozó dolgozói jobban illeszkednek egy, a „proaktív-reaktív tengelyen” elhelyezkedő általánosabb szindrómához, amelyet számos fajnál már leírtak (*Sih és mtsai., 2004; Blight és mtsai., 2016*). Látszólag a jó felfedezőkészséggel rendelkező dolgozók nagyon agresszívak (proaktívak), míg mások félénkebbek és óvatosabbak (reaktívak). A magányos állatokhoz hasonlóan a proaktív dolgozók várhatóan nagyon aktívak és stabil környezetben lesznek sikeresek, míg a reaktívak jobban alkalmazkodnak a változó környezethez (*Sih és mtsai., 2004; Blight és mtsai., 2016; Segev és Foitzik, 2019*). A két élőhely dolgozói között azonban nem találtunk olyan eltérést a viselkedési szindrómában, amely összefüggésben állhatna a vizsgálatunkhoz választott viselkedési jellegek jellemzőivel. Úgy tűnik, hogy a kapott viselkedési szindróma kisebb plaszticitást mutat, ugyanis nagy jelentőséggel bír a takarmányozó dolgozók számára, hiszen ezek fontos szerepet töltenek be a környező táj felfedezése, táplálékforrások felkutatása és a kolóniák védelme során (*Hölldobler és Wilson, 1990*).

A fent említett tanulmányokkal ellentétben, kolónia szinten nem sikerült kimutatnunk viselkedésbeli szindrómát, melynek oka feltehetően a kolónián belül megfigyelhető, egyedek közötti nagyfokú viselkedésbeli variancia (*Chapman és mtsai., 2011*). A dolgozók közötti variancia az ismételhetőséget figyelembe véve szintén szembetűnik, ugyanis míg a töbörben minden jelleg, habár kis mértékben, de ismételhetőnek bizonyult kolónia és egyedi szinten egyaránt, addig a platón csak a prédával való interakció mutatott ismételhetőséget egyedi

szinten. Ez nem meglepő annak fényében, hogy a mikroklíma jóval kiegyenlítettebb a töbrökben, mint a környező területeken (Marcin és mtsai. 2021; Bátori és mtsai. 2022). Továbbá, ha figyelembe vesszük, hogy a viselkedési jellegek korrelálása jelentős hatással lehet a fitnessre (Biro és Stamps, 2008), akkor feltételezhető, hogy a platókon inkább a nagyfokú változatosság, míg a töbrökben inkább a vizsgált viselkedésbeli jellegek konzisztenciája befolyásolja a vizsgált kolóniák fitnessét. Szintén ezen hangyafaj laboratóriumi körülmények között tartott kolóniai esetében a szociabilitás-merészség szindrómát írták le kolónia szinten (Chapman és mtsai., 2011), míg a közönséges bütyköshangya (*M. rubra*) esetében a viselkedésbeli szindróma az aktivitást és a felfedezőkészséget foglalta magába kolónia szinten. Ez utóbbi esetben az inváziós növényfajok által dominálta élőhelyek esetében magasabb egyedi szintű, míg alacsonyabb kolónia szintű konzisztenciát találtak a természetközeli gyepekhez képest (Maák és mtsai., 2021). Ez is azt támasztja alá, hogy a viselkedésbeli plaszticitás mértéke eltérő lehet a különböző környezetekben az egyes populációkon belül (Segev és Foitzik, 2019). Feltehetően a nagyobb viselkedésbeli plaszticitást mutató fajok szélesebb niche-el, illetve több kompetíciós stratégiával rendelkezhetnek (Horna-Lowell és mtsai., 2021). Továbbá, az egyes egyedekre jellemző viselkedésbeli jellegek és azok kifejeződése nagy szerepet játszhat a dolgozók feladatválasztásában, és meghatározhatja a feladatok elvégzésének hatékonyságát is (Chaman és mtsai., 2011; Maák és mtsai., 2020; Maák és mtsai., 2021). Összességében elmondható, hogy az egyes egyedek eltérő módon reagálhatnak a különböző környezeti körülményekre, ezáltal a plaszticitás szerepet játszhat a különböző környezeti feltételekhez való alkalmazkodásban és meghatározó lehet a kolónia fitnessének szempontjából (Pinter-Wollman és mtsai., 2012; Horna-Lowell és mtsai., 2021; Maák és mtsai., 2021).

A viselkedésbeli jellegek variabilitása jelentős hatással lehet a populációk közötti interakciókra, meghatározva ezáltal a közösségek kialakulását is. A *Pogonomyrmex barbatus* hangyafajnál megfigyelték az aktivitás nagyobb egyedi szintű variabilitása kedvező hatással lehet a takarmánykeresés sikerességére azokon az élőhelyeken, ahol nagyobb a populáción belüli versengés, és összefügghet a takarmányozási reakció környezeti jelek általi kollektív szabályozásával (Gordon és mtsai., 2011). Ezzel ellentétben eredményeink azt mutatják, hogy az erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) agresszivitásának mértékét negatívan befolyásolta a kolóniadenzitás, ugyanis ezen paraméter növekedése csökkentette az agresszivitás szintjét. Ez feltételezhetően azzal magyarázható, hogy amennyiben minden jelenlévő nem fajtárs kolóniával szemben magasszintű agresszivitást mutatnának a dolgozók az túlságosan költséges lenne a kolónia számára. Ezenfelül a vizsgálati területeken fellelt fészkek legnagyobb része erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) fészkek volt, így az alacsony mértékű agresszivitást

magyarázhatja a fajtárs kolóniákkal szemben mutatott kevésbé agresszív viselkedés is (Czechowski és mtsai., 2012).

6. ÖSSZEFOGLALÁS

A klímaváltozás számos élőhely átalakulását vagy akár eltűnését eredményezheti, hozzájárulva ezzel a biodiverzitás globális szintű csökkenéséhez. Ennek tükrében kiemelt jelentőséggel bírnak azon területek, melyek kis léptékben változatos környezeti körülményeket képesek fenntartani, életteret biztosítva ezzel a különböző környezeti preferenciákkal rendelkező élőlények számára. Ilyen tulajdonságokkal rendelkező térségek a geomorfológiaiag összetett karszterületek diagnosztikus felszínformái közé tartozó töbrök, melyek északi kitettségű lejtője és alja hűvösebb és nedvesebb mikroklímával rendelkezik, mint ami a környező platókra jellemző, így ezen felszínformák élőhelyszigetekként is funkcionálhatnak számos faj számára. Korábbi tanulmányok igazolták, hogy a töbrök lehetővé teszik olyan hidegebb és nedvesebb körülményekhez alkalmazkodott növény- és hangyafajok fennmaradását, melyek funkcionális és viselkedésbeli jellegei eltérnek a környező területeken előforduló fajokétól. Arról azonban kevés információ áll rendelkezésünkre, hogy a különböző környezeti tényezők milyen hatással vannak egy olyan faj eltérő populációira, melyek mind a két élőhelyen előfordulnak. Kutatásunk során az erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) töbrökből, és ezen töbröket körülvevő platókról származó kolóniáinak funkcionális és viselkedésbeli jellegeit vizsgáltuk az ezen élőhelyszigetekhez történő adaptáció mélyebb megértése érdekében. Bár vizsgálataink alapján az eltérő élőhelytípusoknak nem volt szignifikáns hatása a vizsgált erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) kolóniáink funkcionális és viselkedésbeli jellemzőizataira, eredményeink azt mutatják, hogy a töbrök sajátos körülményei jelentős hatással vannak ezen faj egyes funkcionális és viselkedésbeli jellegeire. A töbrökben tapasztalható kiegyenlített, de alacsonyabb hőmérséklet és magasabb páratartalom, illetve a limitált forrásokért és fészkelőhelyekért folytatott kompetíció eredményezheti a funkcionális és viselkedésbeli jellegekben tapasztalható különbségeket. Az energetikailag költséges királynők és ivaros alakok relatív aránya az alacsonyabb fészekdenzitás-értékekkel rendelkező platókon, míg a fejlődésükhöz magasabb hőmérsékletet igénylő bábok aránya az alacsonyabb hőmérséklettel rendelkező, így fejlődésüket lassító töbrökben volt magasabb. Kimutattuk emellett, hogy a hőmérséklet növekedése negatív hatást gyakorol a dolgozók viselkedésbeli jellegeire, mivel ezen faj a hűvösebb körülményeket preferálja. A viselkedésbeli jellegekben detektált különbségek, mint például a töbrökben tapasztalható megnövekedett egyedi szintű

agresszivitás, ugyanakkor fontos szerepet játszhat a bütyköshangya dolgozók személyiségének meghatározásában a felfedezőkészséggel, merészséggel és a prédával szembeni reakcióval együtt. Továbbá a töbrök kiegyenlítettebb paraméterei esetében a kereső dolgozók viselkedésbeli jellegei konzisztensebbek, szemben a platók ingadozó paraméterei esetében megfigyelhető plasztikusabb viselkedésbeli jellegekkel. Munkánk az erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) különböző élőhelyekről származó kolóniáinak átfogó, funkcionális és viselkedésbeli jellegeket egyaránt érintő vizsgálata által betekintést nyújt az eltérő környezeti tényezőkhez történő adaptáció mechanizmusaiba. Vizsgálatunk a globális klímaváltozás tükrében kiemelt jelentőséggel bír, ugyanis az élőhelyek átalakulása és eltűnése várhatóan számos faj populációit fogja alkalmas élőhelyszigetekre kényszeríteni, így az ezekhez történő alkalmazkodás mechanizmusainak feltárása elengedhetetlen a biodiverzitás megőrzése érdekében.

7. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönettel tartozom elsősorban témavezetőmnek, Dr. Maák Istvánnak, aki kiemelkedő szakmai tudásával, áldozatos munkájával és támogatásával lehetővé tette, hogy ez a dolgozat elkészülhessen. Szeretnék köszönetet mondani Dr. Bátori Zoltánnak, aki nagy segítséget nyújtott számomra a terepen végzett munka során. Köszönet illeti Bán Katát, Frei Katát, Lőrincz Ádámot, Lőrinczi Gábort és Pécsy Fannit, akik hatalmas odaadással és fáradhatatlan munkájukkal kísérték végig dolgozatom elkészülését. Továbbá köszönettel tartozom a Szegedi Tudományegyetem Ökológiai Tanszékének összes munkatársának az ösztönző légkörért és a vizsgálatban nyújtott rengeteg munkáért és szakmai segítségért. Végül köszönet illeti Li Gábort, aki folyamatos motiválásával és biztatásával támogatott munkám elkészülése során.

8. IRODALOMJEGYZÉK

- Arnan X., Cerdá X., Retana J. (2014). Ant functional responses along environmental gradients. *Journal of Animal Ecology*, 83, 1398–1408.
- Aguilon D. J., Vojtkó A., Tölgyesi Cs., Erdős L., Kiss P. J., Lőrinczi G., Juhász O., Frei K., Bátori Z. (2020). Karst environments and disturbance: evaluation of the effects of human activity on grassland and forest naturalness in dolines. *Biologia*, 75, 1529–1535.
- Bates D., Maechler M., Bolker B., Walker S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Bátori Z., Vojtkó A., Farkas T., Szabó A., Havadtői K., Vojtkó A. E., Tölgyesi Cs., Cseh V., Erdős L., Maák I., Keppel G. (2017). Large- and small-scale environmental factors drive distributions of cool-adapted plants in karstic microrefugia. *Annals of Botany*, 119, 301–309.
- Bátori Z., Vojtkó A., Maák I., Lőrinczi G., Farkas T., Kántor N., Tanács E., Kiss P. J., Juhász O., Módra G., Tölgyesi Cs., Erdős L., Aguilon D. J., Keppel G. (2019). Karst dolines provide diverse microhabitats for different functional groups in multiple phyla. *Scientific Reports*, 9, 7176.
- Bátori Z., Lőrinczi G., Tölgyesi Cs., Módra G., Juhász J., Aguilon D. J., Vojtkó A., Valkó O., Deák B., Erdős L., Maák I. (2020). Karstic microrefugia host functionally specific ant assemblages. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 8, 482.
- Bátori Z., Gallé R., Gallé-Szpisjak N., Császár P., Nagy D. D., Lőrinczi G., Torma A., Tölgyesi Cs., Maák I. E., Frei K., Hábcenyus A. A., Hornung E. (2022). Topographic depressions provide potential microrefugia for ground-dwelling arthropods. *Elementa. Science of the Anthropocene*, 10, 00084.
- Bárány-Kevei I. (1999). Microclimate of karstic dolines. *Acta climatologica*, 32-33, 19–27.
- Bengston S. E., Dornhaus A. (2014). Be meek or be bold? A colony-level behavioural syndrome in ants. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 281. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0518>
- Biro P. A., Stamps J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 361–368.
- Blight O., Díaz-Mariblanca G. A., Cerdá X., Boulay R. (2016). A proactive–reactive syndrome affects group success in an ant species. *Behavioral Ecology*, 27, 118–125.

- Blois J. L., Zarnetske P. L. (2013). Climate change and the past, present, and future of biotic interactions. *Science*, 341, 499–504.
- Boomsma J. J., Isaaks J. A. (1985). Energy investment and respiration in queens and males of *Lasius niger* (Hymenoptera: Formicidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18, 19–27.
- Braschler B., Baur B. (2003). Effects of experimental small-scale grassland fragmentation on spatial distribution, density, and persistence of ant nests. *Ecological Entomology*, 28, 651–658.
- Cammaerts-Tricot M. C. (1974). Production and perception of attractive pheromones by differently aged workers of *Myrmica rubra* (Hymenoptera Formicidae). *Insectes Sociaux*, 21, 235–247.
- Cerdá X., Retana J., Cros S. (1998). Critical thermal limits in Mediterranean ant species: trade-off between mortality risk and foraging performance. *Functional Ecology*, 12, 45–55.
- Chapin III F. S., Zavaleta E. S., Eviner V. T., Navlor R. L., Vitousek P. M., Reynolds H. L., Hooper D. U., Lavorel S., Sala O. E., Hobbie S. E., Mack M., Díaz S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.
- Chapman B. B., Thain H., Coughlin J., Hughes O. H. W. (2011). Behavioural syndromes at multiple scales in *Myrmica* ants. *Animal Behaviour*, 82, 391–397.
- Clements C. B., Whiteman C. D., Horel J. D. (2003). Cold-air-pool structure and evolution in a mountain basin: Peter Sinks, Utah. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 42, 752–768.
- Czechowski W., Radchenko A., Czechowska W., Vepsäläinen K. (2012). The ants of Poland with reference to the myrmecofauna of Europe. *Fauna Poloniae 4. Natura Optima Dux Foundation*, Warsaw.
- Dale V. H. (1997). The relationship between land-use change and climate change. *Ecological Applications*, 7, 753–769.
- Dall S. R. X., Alasdair I. H., McNamara J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, 7, 734–739.
- Davidson J. (1944). On the relationship between temperature and rate of development of insects at constant temperatures. *Journal of Animal Ecology*, 13, 26–38.
- Deák B., Báthori F., Lőrinczi G., Végvári Zs., D. Nagy D., Mizser Sz., Torma A., Valkó O., Tóthmérész B. (2021). Functional composition of ant assemblages in habitat islands is driven by habitat factors and landscape composition. *Scientific Reports*, 11, 20962.

- Dingemanse N. J., Kazem A. J., Réale D., Wright J. (2010). Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 81–89.
- Dingemanse N. J., Dochtermann N. A. (2013). Quantifying individual variation in behaviour: mixed-effect modelling approaches. *Journal of Animal Ecology*, 82, 39–54.
- Dingemanse N. J., Wolf M. (2013). Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: causes and consequences. *Animal Behaviour*, 85, 1031–1039.
- Dolek M., Freese-Hager A., Bussler H., Floren A., Liegl A., Schmidl J. (2009). Ants on oaks: effects of forest structure on species composition. *Journal of Insect Conservation*, 13, 367–375.
- Elmes G. W., Wardlaw J. C. (1982). A population study of the ants *Myrmica sabuleti* and *Myrmica scabrinodis*, living at two sites in the South of England. I. A comparison of colony copulations. *Journal of Animal Ecology*, 51, 651–664.
- Gardiner T., Hassall M. (2009) Does microclimate affect grasshopper populations after cutting of hay in improved grassland? *Journal of Insect Conservation*, 13, 97–102.
- Garrison L. K., Kleineidam C. J., Weidenmüller A. (2018). Behavioral flexibility promotes collective consistency in a social insect. *Scientific Reports*, 8, 1–11.
- Gillings S., Balmer D. E., Fuller R. J. (2014). Directionality of recent bird distribution shifts and climate change in Great Britain. *Global Change Biology*, 21, 2155–2168.
- Gordon D. M., Guetz A., Greene M. J., Holmes S. (2011). Colony variation in the collective regulation of foraging by harvester ants. *Behavioral Ecology*, 22, 429–435.
- Gosling S. D. (2001). From mice to men: What can we learn about personality from animal research? *Psychological Bulletin*, 127, 45–86.
- Gosling S. D. (2008). Personality in non-human animals. *Social and Personality Psychology Compass*, 10, 985–1001.
- Grześ I. M., Okrutniak M. (2016). Pre-adaptive cadmium tolerance in the black garden ant. *Chemosphere*, 148, 316–321.
- Hadfield J. D. (2010). MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: the MCMCglmm R Package. *Journal of Statistical Software*, 33, 1–22.
- Hansen A. J., Neilson R. P., Dale V. H., Flather C. H., Iverson L. R., Currie D. J., Shafer S., Cook R., Bartlein P. J. (2001). Global change in forests: responses of species, communities, and biomes: interactions between climate change and land use are projected to cause large shifts in biodiversity. *BioScience*, 51, 765–779.

- He F., Hu X-S. (2005). Hubbell's fundamental biodiversity parameter and the Simpson diversity index. *Ecology Letters*, 8, 386–390.
- Herczeg G., Garamszegi L. (2012). Individual deviation from behavioural correlations: a simple approach to study the evolution of behavioural syndromes. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66, 161–169.
- Honek A., Kocourek F. (1988). Thermal requirements for development of aphidophagous Coccinellidae (Coleoptera), Chrysopidae, Hemerobiidae (Neuroptera), and Syrphidae (Diptera): some general trends. *Oecologia*, 76, 455–460.
- Horna-Lowell E., Neumann K. M., O'Fallon S., Rubio A., Pinter-Wollman N. (2021). Personality of ant colonies (Hymenoptera: Formicidae) – underlying mechanisms and ecological consequences. *Myrmecological News*, 31, 47–59.
- Hölldobler B., Wilson E. O. (1990). *The Ants*. Harvard University Press, Cambridge.
- Hughes L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 56–61.
- Jandt J. M., Bengston S., Pinter-Wollman N., Pruitt J. N., Raine N. E., Dornhaus A., Sih A. (2014). Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels. *Biological Reviews*, 89, 48–67.
- Jandt J. M., Gordon D. M. (2016). The behavioral ecology of variation in social insects. *Current Opinion in Insect Science*, 15, 40–44.
- Juhász O., Bátori Z., Trigos-Peral G., Lőrinczi G., Módra G., Bóni I., Kiss P. J., Aguilon D. J., Tenyér A., Maák I. (2020). Large- and small-scale environmental factors drive distributions of ant mound size across a latitudinal gradient. *Insects*, 11, 350.
- Karl T. R., Trenberth K. E. (2003). Modern Global Climate Change. *Science*, 302, 1719–1723.
- Keiser C. N., Vojvodic S., Butler I. O., Sartain E., Rudolf V. H. W., Saltz J. B. (2018). Queen presence mediates the relationship between collective behaviour and disease susceptibility in ant colonies. *Journal of Animal Ecology*, 87, 379–387.
- Keller L. (1995). Social-life: the paradox of multiple-queen colonies. *Trends in Ecology & Evolution*, 10, 355–360.
- Lenda M., Witek M., Skóra P., Morón D., Woyciechowski M. (2013). Invasive alien plants affect grassland ant communities, colony size and foraging behaviour. *Biological Invasions*, 15, 2403–2414.

- Liautard C., Brown W. D., Helms K. R., Keller L. (2003). Temporal and spatial variations of gyne production in the ant *Formica exsecta*. *Oecologia*, 136, 558–564.
- Lindén A., Mäntyniemi S. (2011). Using the negative binomial distribution to model overdispersion in ecological count data. *Ecology*, 97, 1414–1421.
- Lüdecke D (2022). *_sjPlot: Data Visualization for Statistics in Social Science_*. R package version 2.8.11, <https://CRAN.R-project.org/package=sjPlot>.
- Maák I. (2010). A *Formica pratensis* térhasználata egy *Formica exsecta* szuperkolónia területén: állandó verseny vagy osztzkodás? Magiszteri disszertáció, Babeş-Bolyai Tudományegyetem.
- Maák I., Roelandt G., d’Ettorre P. (2020). A small number of workers with specific personality traits perform tool use in ants. *eLife*, 9, e61298.
- Maák I., Trigos-Peral G., Ślipiński P., Grześ I. M., Horváth G., Witek M. (2021). Habitat features and colony characteristics influencing ant personality and its fitness consequences. *Behavioral Ecology*, 32, 124–137.
- Marcin M., Raschmanová N., Miklisová D., Kováč L. (2021). Microclimate and habitat heterogeneity as important drivers of soil Collembola in a karst collapse doline in the temperate zone. *Invertebrate Biology*, 140, e12315.
- Martel V., Schlyter F., Ignell R., Hansson B. S., Anderson P. (2011). Mosquito feeding affects larval behaviour and development in a moth. *PLoS ONE*, 6, e25658.
- McGill B. J., Enquist B. J., Weiher E., Westoby M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- Nakagawa S., Schielzeth H. (2010). Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 85, 935–956.
- Nock C. A., Vogt R. J., Beisner B. E. (2016). Functional traits. In: *eLS*, John Wiley & Sons, Chichester. doi: 10.1002/9780470015902.a0026282
- Nooten S. S., Schultheiss P., Rowe R. C., Facey L., Cook J. M. (2019). Habitat complexity affects functional traits and diversity of ant assemblages in urban green spaces (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 29, 67–77.
- Oksanen J., Blanchet F. G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Szoecs E., Wagner H. (2019). *vegan: Community Ecology Package*.

- Palmer T. M. (2004). Wars of attrition: colony size determines competitive outcomes in a guild of African acacia ants. *Animal Behaviour*, 68, 993–1004.
- Peet K. R. (1974). The Measurement of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 285–307.
- Pinter-Wollman N., M. Gordon D., Holmes S. (2012). Nest site and weather affect the personality of harvester ant colonies. *Behavioral Ecology*, 23, 1022–1029.
- Pinter-Wollman N. (2012). Personality in social insects: How does worker personality determine colony personality? *Current Zoology*, 58, 580–588.
- Podani J. (1997). Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe. Scientia Kiadó, Budapest, 211–279.
- Pugnaire F. I., Morillo J. A., Penuelas J., Reich O. B., Bardgett R. D., Gaxiola A., Wardle D. A., Van Der Putten W. H. (2019). Climate change effects on plant-soil feedbacks and consequences for biodiversity and functioning of terrestrial ecosystems. *Science Advances*, 5. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aaz1834>.
- R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Radchenko A. G., Elmes G. W. (2010). *Myrmica* ants of the Old World (Hymenoptera: Formicidae). Natura Optima Dux Foundation, Warsaw.
- Raschmanová N., Miklisová D., Kováč L. (2018). A unique small-scale microclimatic gradient in a temperate karst harbours exceptionally high diversity of soil Collembola. *International Journal of Speleology*, 47, 247–262.
- Ray C. A., Kapas R. E., Opedal Ø. E., Bloner B. W. (2022). Linking microenvironment modification to species interactions and demography in an alpine plant community. *Oikos*, e09235.
- Réale D., Reader S. M., Sol D., McDougall P. T., Dingemanse N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82, 291–318.
- Réale D., Garant D., Humphrie M. M., Bergeron P., Careau V., Montiglio P. O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 365, 4051–4063.
- Réale D. N. J., Dingemanse, N. J. (2012). *Animal Personality*. John Wiley & Sons, Chichester, <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0023570>.

- Reymond A., Purcell J., Cherix D., Guisan A., Pellissier L. (2013). Functional diversity decreases with temperature in high elevation ant fauna. *Ecological Entomology*, 38, 364–373.
- Salazar L. F., Nobre C. A., Oyama M. D. (2007). Climate change consequences on the biome distribution in tropical South America. *Geophysical Research Letters*, 34. <https://doi.org/10.1029/2007GL029695>.
- Sanders N. J. (2002). Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography*, 25, 25–32.
- Savolainen R., Vepsäläinen K. (1989). Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polycetena*. *Oikos*, 56, 3–16.
- Segev U., Foitzik S. (2019). Ant personalities and behavioral plasticity along a climatic gradient. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75, 107.
- Shanks R. E., Norris F. H. (1950). Microclimatic variation in a small valley in eastern Tennessee. *Ecology*, 31, 532–539.
- Sih A., Bell A., Chadwick Johnson J. (2004). Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 372–378.
- Ślipiński P., Trigos-Peral G., Maák I., Wojciechowska I., Witek M. (2021). The influence of age and development temperature on the temperature-related foraging risk of *Formica cinerea* ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75.
- Stoffel M. A., Nakagawa S., Schielzeth H. (2017). rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 1639–1644.
- Su Y., Tang Q., Mo F., Xue Y. (2017). Karst tiankengs as refugia for indigenous tree flora amidst a degraded landscape in southwestern China. *Scientific Reports*, 7, 4249.
- Tiede Y., Schlautmann J., Donoso D. A., Wallis C. I. B., Bendix J., Brandl R., Frawig N. (2017). Ants as indicators of environmental change and ecosystem processes. *Ecological Indicators*, 83, 527–537.
- Torma A., Gallé R., Bozsó M. (2014). Effects of habitat and landscape characteristics on the arthropod assemblages (Araneae, Orthoptera, Heteroptera) of sand grassland remnants in Southern Hungary. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 196, 42–50.
- Tremmel M., Mülle C. (2013). Insect personality depends on environmental conditions. *Behavioral Ecology*, 24, 386–392.

- Trigos-Peral G., Reyes-López J. L. (2016). Las hormigas como bioindicadores para la gestión de zonas verdes urbanas en el sur de la península ibérica. Propuesta de grupos funcionales. [Ants as bioindicators for monitoring of urban green in the south of the Iberian Peninsula. Proposal of functional groups]. *Iberomyrmex*, 8, 38–39.
- Walther G-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T. J. C., Fromentin J-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.
- White W. B., Culver D. C., Herman J. S., Kane T. C., Mylroie J. E. (1995). Karst Lands. The dissolution of carbonate rock produces unique landscapes and poses significant hydrological and environmental concerns. *American Scientist*, 83, 450–459.
- Wickham H. (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag, New-York.
- Wiescher P. T., Pearce-Duvet J. M. C., Feener D. H. (2012). Assembling an ant community: species functional traits reflect environmental filtering. *Oecologia*, 169, 1063–1074.
- Wolf M., Weissing F. J. (2012). Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 452–461.
- Wray M. K., Mattila H. R., Seeley T. D. (2011). Collective personalities in honeybee colonies are linked to colony fitness. *Animal Behaviour*, 81, 559–568.
- Wright C. M., Lichtenstein J. L. L., Doering G. N., Pretorius J., Meunier J., Pruitt J. N. (2019). Collective personalities: present knowledge and new frontiers. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 73, 31.

9. Függelék

1. táblázat. A átlagos vegetáció magasság az egyes töbrökben és plató területeken.

Élőhely	Átlag ± Szórás (cm)
Töbör 1	44,70±10,09
Töbör 2	66,10±7,61
Töbör 3	68,00±7,73
Töbör 4	62,70±8,67
Töbör 5	59,00±11,34
Plató 1	50,00±13,45
Plató 2	53,00±11,90
Plató 3	47,10±13,996
Plató 4	51,40±8,33
Plató 5	56,20±6,36

2. táblázat. A töbrökből begyűjtött két-két erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) kolónia körül kialakított kvadrátokban talált hangyafajok fészekszámaának megoszlása.

Fajok	1. Töbör		2. Töbör		3. Töbör		4. Töbör		5. Töbör	
	1. kol.	2. kol.	1. kol.	2. kol.	1. kol.	2. kol.	1. kol.	2. kol.	1. kol.	2. kol.
<i>Lasius distinguendus</i>	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lasius platythorax</i>	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leptothorax acervorum</i>	-	2	-	-	-	-	1	-	-	-
<i>Myrmica lobicornis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-
<i>Myrmica ruginodis</i>	5	8	4	5	6	1	2	2	2	1
<i>Myrmica scabrinodis</i>	-	-	-	-	-	2	-	-	-	1

3. táblázat. A platókról begyűjtött két-két erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) kolónia körül kialakított kvadrátban megtalált hangyafajok fészekszámaának megoszlása.

Fajok	1. Plató		2. Plató		3. Plató		4. Plató		5. Plató	
	1. kol.	2. kol.	1. kol.	2. kol.	1. kol.	2. kol.	1. kol.	2. kol.	1. kol.	2. kol.
<i>Lasius niger</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-
<i>Lasius platythorax</i>	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
<i>Myrmica ruginodis</i>	1	4	2	3	1	1	2	3	1	2
<i>Myrmica scabrinodis</i>	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-

4. táblázat. Mindegyik töbör mindkét élőhelytípusáról begyűjtött két-két erdei bütyköshangya (*M. ruginodis*) kolónia körül kialakított kvadrátok esetében meghatározott Shannon-Wiener és Simpson diverzitási indexek.

Élőhely típusok		Diverzitási indexek	
		Shannon diverzitás	Simpson diverzitás
1. Töbör	1. kvadrát	0,196	0,667
	2. kvadrát	0,427	0,439
2. Töbör	1. kvadrát	0	1
	2. kvadrát	0	1
3. Töbör	1. kvadrát	0	1
	2. kvadrát	0,117	0,333
4. Töbör	1. kvadrát	0	1
	2. kvadrát	0,452	0,167
5. Töbör	1. kvadrát	0,276	0,333
	2. kvadrát	0,151	0
1. Plató	1. kvadrát	0,333	0
	2. kvadrát	0,217	0,6
2. Plató	1. kvadrát	0,276	0,333
	2. kvadrát	0,244	0,5
3. Plató	1. kvadrát	0	0
	2. kvadrát	0	0
4. Plató	1. kvadrát	0	1
	2. kvadrát	0	1
5. Plató	1. kvadrát	0,150	0
	2. kvadrát	0	1