

AZ ERDEI VÖRÖSHANGYÁK (FORMICA RUFA CSOPORT) ERDŐVÉDELMI SZEREPE EURÓPÁBAN – SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS

Fürjes-Mikó Ágnes¹, Csősz Sándor² és Csóka György¹

¹NAIK Erdészeti Tudományos Intézet Erdővédelmi Osztály, Mátrafüred

²MTA-ELTE-MTM Ökológiai Kutatócsoport

Kivonat

Az erdei vöröshangyák generalista ragadozók. Tömegesen zsákmányolnak különféle herbivor rovarokat, miáltal jelentősen csökkenthetik azok népességét. Az erdei vöröshangya fajok táplálékukat elsősorban a fák lombkoronájában szerzik, ezáltal a lombfogyasztó rovarok számát hatékonyan csökkenthetik. Az európai irodalom meglehetősen tág határokat ad meg az erdei vöröshangyák táplálékspektrumára vonatkozóan. Vizsgálatok alapján az erdei vöröshangyák étrendjének csaknem felét rovarok, többek között erdészeti szempontból „kártévőknek” minősülő fajok teszik ki. Nagy mennyiségben fogyasztják továbbá a különböző növénytetű- és kabócafajok által termelt mézharmatot. A hangyák és a levéltetvek mutualista kapcsolatának a fák egészségét és növekedését érintő szerepe a mai napig nem egyértelműen tisztázott. Az erdei vöröshangya közösségek a talaj összetételére és szerkezetére is kedvező hatást gyakorolhatnak, fészekanyaguk ugyanis nagy mennyiségben és koncentráltan tartalmaz szerves anyagokat. Ezeket a fészekhez közeli fák hasznosítani tudják, ami serkentheti növekedésüket. Jelen közleményben az erdei vöröshangyák erdővédelmi szerepének hazai és európai szakirodalmát tekintjük át.

Kulcsszavak: erdei vöröshangya, erdőegészség, ragadozás, mézharmat, növénytetű-hangya mutualizmus, talajállapot.

ROLE OF RED WOOD ANTS (FORMICA RUFA GROUP) IN FOREST PROTECTION IN EUROPE – A LITERATURE REVIEW

Abstract

Red wood ants are generalist predators. They prey on many insect groups, so may significantly influence their abundance. Species in *Formica rufa* group obtain their food mainly from tree canopies, so they can effectively reduce the herbivore pressure. European literature gives wide ranges for their food spectra. Based on investigations, almost half of their food consists of insects, including species considered “forest pests”. Honeydew of different Hemiptera species also plays an important role in their nutrition. The ant-aphid mutualistic relationship and its impacts on the health of trees and forests have been discussed for a long time. The ants may also have a positive effect on soil since their nest material contains concentrated minerals bound to organic materials. The trees near the nests can utilize these organic nutrients that can result in accelerated growth. In this paper we review the related Hungarian and European literature.

Keywords: red wood ants, forest health, predation, honeydew, aphid-ant mutualism, soil conditions.

BEVEZETÉS

Egyre inkább nyilvánvaló, hogy a kedvezőtlen irányban változó környezeti viszonyok (klímaváltozás, biológiai inváziók) miatt az erdők egészségi állapotában további negatív változások várhatók. E kedvezőtlen folyamatok miatt egyes, tömegesen előforduló fajokra, mint az erdei vöröshangya populációkra várhatóan még az eddig feltételezettnél is jelentősebb szerep fog hárulni az erdők ellenálló- és visszaszerző-képességének visszaállításában, illetve erősítésében (Damien et al 2016, Fernandez-Conradi et al 2017, Jactel et al 2017). Ezek a ragadozók várhatóan kiemelt szerepet fognak játszani a növekvő erdei károk megelőzésében, illetve gyakoriságuk és mértékük csökkentésében.

A hangyák néhány kisebb sziget, valamint a sarkkörön túli területek kivételével a szárazföldeken mindenütt jelen vannak, és az élőhelyek legtöbbszörében domináns szerepet töltenek be. A trópusi erdei közösségekben a hangyák az elhullott rovar tetemek 60%-ának eltávolításáért felelősek, és a ragadozási rátájuk meghaladja a kifejezetten ragadozó életmódra specializálódott pókokét is (Griffiths et al 2017). Szerepük európai közösségekben is kiemelkedő. Becslések szerint gyepeinkben a felszínen gyűjtögető hangyák biomasszájuk kétszázszorosát fogyasztják el (Way & Khoo 1992), melynek túlnyomó többségét rovarok adják. A tevékenységük az erdei életközösségek működésének szempontjából olyannyira meghatározó, hogy a hangyák kísérletes kizárása után nem marad olyan állatcsoport, amely a nagy mennyiségű rovar maradványt képes lenne eltávolítani, így azok nem tudnak visszakerülni a természetes körforgásba (Griffiths et al 2017).

Hazánkban ez idáig 126 hangyafaj előfordulása bizonyított (Csősz et al 2011). A hazai közösségek domináns fajai a vöröshangyák, vagyis a *Formica* s.str. szubgénusz fajai, amelyekről köztudott, hogy tömegesen fogyasztanak fitofág rovarokat. Ezt számos európai, elsősorban közép-európai és északi területekről származó kutatás eredménye igazolja (Adlung 1966, Hölldobler & Wilson 1990, Karhu & Neuvonen 1998). Generalista táplálkozásuk miatt az erdei fákon táplálkozó rovarok széles körét is elejthetik. Mivel territóriumukat intenzíven védik, a területükön található növényeket képesek lehetnek megvédeni/megszabadítani a növényevő rovaroktól.

Jelen közleményben az erdei vöröshangyák erdővédelmi szerepének európai szakirodalmát szándékozunk áttekinteni, jelentős mértékben kibővítve két korábbi szakirodalmi áttekintésünket (Csóka & Csősz 2014, Mikó & Csóka 2016).

GEOGRÁFIA ÉS TAXONÓMIA

A *Formica rufa* csoport egy holarktikus elterjedésű fajcsoport, világviszonylatban 24 fajt sorolunk ide (Goropashnaya et al 2012). Európában mindössze 6 fajuk található (Goropashnaya et al 2004, Fleury et al 2010, Bernasconi et al 2011), amiből hazánkban három faj (a *Formica rufa* (L, 1761), *Formica polyctena* (Foerster, 1850) és a *Formica pratensis* (Retzius,

1783)) fordul elő (Csósz et al 2011). E fajok mindegyike népes, több tízezer dolgozót számoló kolóniákban él, és közös jellemzőjük, hogy növényi törmelékből álló fészekdombot építenek. A *Formica rufa* csoport fajainak fészkeiben egy vagy több királynő is rakhat tojásokat, a többkirálynős kolóniákat polygin kolóniának is hívják (Fortelius 1993, Pamilo et al 1994, Gyllenstrand et al 2004). Egy kolónia kötődhet egy fészekhez (monodómia) vagy több fészek is tartozhat ugyanazon kolóniákhoz (polidómia), s ilyenkor gyakran a saját királynő, vagy királynők fészkeinek hálózata egy hatalmas szuperkolóniaként funkcionál: a dolgozók nem mutatnak agressziót a szomszédos fészkek lakóival, a táplálékforrás és az utódnevelés is közösen zajlik. Egy sok fészekből álló szuperkolónia kiterjedése és egyedszáma óriásira nőhet. Az európai *Formica lugubris* (Zetterstedt, 1838) szuperkolóniái igen kiterjedtek lehetnek, territóriumuk akár 70 hektáros területet is lefedhet, melyben 1 200 fészek található (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 (Dekonick et al 2014). A *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 erdőszéleken is. Erre a fajra is jellemző a többfészkes kolóniák létrehozása (Benedek 2012).

A csoport elkülönítésének nehézségeire jó példát szolgáltat a *F. rufa* és a *F. polyctena* fajpár esete. A két faj között a serték és szőrszálak számában van statisztikailag kimutatható morfológiai különbség, tehát külső jellemzők alapján csak nagyon alapos mikroszkópos vizsgálattal különíthetők el (Seifert 1996, 2007). A fajok azonosítását tovább nehezíti az a tény, hogy egyes fajpárok, mint a *F. rufa* és a *F. polyctena*, (Seifert 1999, Seifert et al 2010, Sorvari 2006), vagy a *Formica aquilonia* (Yarrow, 1955) és a *Formica paralugubris* (Seifert, 1996) (Bernasconi et al 2010) egymással könnyen hibridizálódnak. Az utóbbi időkben genetikai módszerek segítségével végeztek vizsgálatokat a fajok azonosítására (Bernasconi et al 2011). Ez a vizsgálat azt az eredményt hozta, hogy a hibridizációs problémáktól eltekintve a már említett 6 európai faj mindegyike különálló fajnak tekinthető, sőt, egy hetedik, morfológiailag a *F. aquilonia*-hoz megtevesztésig hasonlító, úgynevezett kriptikus faj jelenlétére is rámutatott. Ez az új, még leíratlan faj hazánkban nem fordul elő. Az említett európai taxonok csekély morfológiai eltérések mellett viselkedési jellemzőikben nagyon is eltérnek egymástól (Fleury et al 2010), és egyes kolóniák faji azonosítása a terepi, viselkedési vizsgálatok során gyakran könnyebben elvégezhető, mint a laborban, mikroszkóp alatt. A hibridek, illetve a kevert fajú egyedekből álló kolóniák nem csak morfológiai jellegeikben, hanem viselkedési vonásaikat tekintve is köztes helyet foglalnak el. Megfigyelték, hogy a *F. rufa* és *F. polyctena* nem csak hibrid utódokat hozhat létre, hanem allometrózis (különböző fajú egyedek együttes előfordulása egyazon kolóniában) is megfigyelhető náluk. Ezt a jelenséget elárvult, eltévedt egyedek befogadása mellett leginkább idegen fajba tartozó királynők adoptálása okozhatja (Czechowski 1996).

AZ ERDEI VÖRÖSHANGYÁK FŐBB TÁPLÁLÉKFORRÁSAI

Az erdővédelmi szempontból jelentős vöröshangyafajok többsége mindenevő, általában a növényekhez kapcsolódó, növényeken található táplálékot fogyasztják (Way & Khoo 1992). Az erdei vöröshangyák legjelentősebb táplálékai a rovarok és a mézharmat. A rovarokkal való táplálkozás késő tavasszal, kora nyáron történik, mert a hangyáknak ebben az időszakban van a legnagyobb szükségük fehérjére az utódgondozás sikere érdekében (Punttila et al 2004). A tavaszi intenzív rovarfogyasztást Ferrante és munkatársai (2014) is megfigyelték. Ez az időszak egyébként egybeesik a lomb- és a tűlevélfogyasztó rovarlárvák (lepkehernyók, levéldarázs lárvák) tömeges megjelenésével. Késő nyáron inkább mézharmattal táplálkoznak (Carroll & Janzen 1973), illetve akkor is, ha egyéb táplálék nem áll rendelkezésre (Way 1963). Az erdei vöröshangyák általában abbahagyják a mézharmat gyűjtését, amikor valamelyik rovar népsége ugrásszerűen megnövekszik (Wellenstein 1952).

Győrfi (1957) szerint legnagyobb mértékben, 45%-os arányban rovarokat, 42%-ban levéltetű-váladékot (mézharmat), 6%-ban kiszivárgó nedveket, 4%-ban magvakat, 3%-ban pedig gombákat és egyéb táplálékot fogyasztanak. Eidmann (1926) németországi (Babenhäusen) vizsgálatai alapján az általuk fogyasztott állatok 42%-a erdészeti szempontból kártévőnek minősülő, 28%-a erdészeti szempontból közömbös, 16%-a erdészeti szempontból hasznos rovar, a maradék 14% nem meghatározható rovar. Wellenstein (1952) szerint táplálékuk 62%-a mézharmat, 33%-a rovar és 5%-a gyanta, gomba, állati tetemek és magok. Skinner (1980) szerint a táplálékigényük 70%-át a mézharmat teszi ki, ugyanakkor hangsúlyozza, hogy táplálék összetételük elsősorban attól függ, hogy milyen potenciális táplálék van nagy mennyiségben elérhető közelükben. Ezek az arányok jelentősen eltolódhatnak, például egy-egy táplálékul szolgáló rovar tömeges megjelenésekor, vagy ha a táplálékforrás közvetlenül a fészkek közelében van, mert így nagyobb energia befektetés nélkül is táplálékhoz juthatnak. A hangyák nem mindegyik életciklusukban igényelnek nagy mennyiségű mézharmatot (Punttila et al 2004). Számukra léteznek alternatív cukorforrások is (pl. florális és extrafloralis nektár), tehát a hangyák nincsenek mindig rászorulva a levéltetvek mézharmatára, bár számukra kétségkívül ez az egyik legjobb módja a táplálék biztosításának.

AZ ERDEI VÖRÖSHANGYÁK ROVARPREDÁCIÓJA

Az erdei vöröshangyák kiemelkedő erdővédelmi szerepének egyik oka, hogy nagyon nagy területen tudnak szuperkolóniákat létrehozni, így populációjuk igen népes lehet (Punttila et al 2004). A közösségekre gyakorolt hatásukat tovább fokozza, hogy éjjel és nappal is aktívak, és a táplálékul szolgáló rovarok minden fejlődési alakját, az erdő szinte minden szintjében zsákmányolják (Way 1963). Méretükből adódóan is előnyt élveznek, mert a nagyobb méretű hangyák jellemzően nagyobb rovarokat ejtenek el (Savolainen 1990). Ered-

ményességüket tovább fokozza, hogy egy fészek éveken át egy helyen van, közvetlen kapcsolatban a körülötte található fákkal, ezáltal stabil táplálékszerzési rendszer tud kialakulni (Holt 1955).

Az erdei vöröshangyák generalista ragadozók, így más ízeltlábúak számát nagymértékben képesek csökkenteni az adott területen (Horák 2014). Ha több rovar pusztítanak el, mint amennyit a kolónia egyedei képesek elfogyasztani, akkor elraktározzák azokat. Az erdőben, 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 figyelhetőek meg, melyek 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 & Niemelä 1980, Niemelä & Laine 1986, Karhu 1998, Karhu & Neuvonen 1998, Punttila et al 2004). A fészkektől távolodva, a hangyakolónia territóriumának szélé felé, a lombvesztés mértéke folyamatosan növekszik (Adlung 1966). Ha viszont több kolónia territóriuma között átfedés van (pl. szuperkolóniák), 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 (*F. rufa* csoport) fészkek közelében a nagy fenyőormányos (*Hyllobius abietis*) imágóinak károsítása kisebb, mert a hangyák jelenlétükkel zavarják az ormányos táplálkozását.

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 táplálékkul szolgálhatnak számukra (Győrfi 1957, Adlung 1966). Bár a kemény, erősen kitinizált bogarakat és a szőrrel fedett lepkehernyókat nem tudják szájszerükkel 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*, *Orthotomicus erosus*, *Ips sexdentatus*, *Ips typographus*) szerepel zsákmány állataik között (Cilibircioğlu & Ünal 2012).

A megfigyelések alapján az erdei vöröshangyák nagyon nagy mennyiségben fogyasztják az erdészeti szempontból károsító rovarokat, azonban a számszerűsített adatok igen eltérőek. Az erdei vöröshangyák, különösen a *F. rufa* nagyon sok esetben fenyővel elegyes erdőben fordul elő, ezáltal fenyőféléken élő rovarokat fogyaszthatnak, melyek gradációjakor a hangyák táplálékának akár 90%-át is kitehetik (Bruns 1954). Egy közepes méretű *F. polyctena* kolónia egy év alatt 8 000 000 rovarot ejtethet el (Wellenstein 1952). Az erdei vöröshangyák (*F. polyctena*) a fenyőbagoly (*Panolis flammea*) tojást rakó egyedeit, a fán és a talajon található lárváit, és a talajban található bábjaikat is elpusztítják (Way & Khoo 1992).



Mabelis 1979-ben számolt be arról, hogy araszoló lárvák (Geometridae) leptek el galagonya bokrokat. Néhány nap alatt az erdei vöröshangyák (*F. polyctena*) útvonalat építettek ki, és szinte teljesen rovarmentessé tették ezeket a bokrokat.

Lucfenyő-levéldarazsak (*Pristiphora abietina*) esetében, egy 200 000 dolgozóból álló *F. rufa* kolónia 1000–10 000 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*) 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 naponta 1 000 000 kis téliaraszoló (*Operophtera brumata*) és tölgyilonca (*Tortrix viridana*) lárvát gyűjt össze (Rust 1958). Fenyőbagoly (*Panolis flammea*) erős gradációjakor az első hetekben az erdei vöröshangyák 112 000 lárvát fogtak (Behrmdt 1933, 1934), ami 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.

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. Saját megfigyeléseink szerint pl. a tölgy-csipkésposloska (*Corythuca arcuata*) tojásait, lárváit és imágóit akkor sem fogyasztották, amikor azok nagy számban voltak jelen, és közvetlen érintkezésbe kerültek a hangyákkal.

Eidmann (1926) megfigyelései alapján a hangyafészkekben (*F. rufa* csoport) 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. Megfigyeltük, 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. Mivel ezek a fajok aktivitásukban erősen hőmérsékletfüggőek, a mérsékelt övben télen, vagy hűvös időben inaktívak (Adlung 1966, Greathead 1976). A túl alacsony hőmérséklet általában akadályozza a hangyák zsákmányszerzését. A Fekete-erdő hegyvidéki területein például egy *F. polyctena* kolónia nem táplálkozott fenyőtükrösmoly hernyókkal (*Epinotia tedella*). A moly lárvája ugyanis akkor tartózkodik a lucfenyők ágain, amikor a hangyák számára a hőmérséklet még túl alacsony ahhoz, hogy azok vadászni tudjanak.

1. táblázat: Néhány erdővédelmi jelentőségű herbivor rovarfaj hangya ragadozóí.

Table 1: Ant predators of some forest insect pests.

Rend	Család	Zsákmány	Hangyafaj	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. csop</i>		L	3
		<i>Gilpinia pallida</i>	<i>F.r. csop</i>		L	3
		<i>Neodiprion sertifer</i>	<i>F.r.</i>	<i>Picea</i>	L	4, 5
	<i>F.r. csop</i>		<i>Picea</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. csop</i>		L	3
	Tenthredinidae	<i>Mesoneura opaca</i>	<i>F.r. csop</i>	<i>Quercus</i>	L	SA
		<i>Pachynematus scutellatus</i>	<i>F.r. csop</i>	<i>Larix</i>	L	8
		<i>Pristiphora abietina</i>	<i>F.r. csop</i>	<i>Pinus</i>	L, B	9, 10, 11
			<i>F. poly</i>	<i>Pinus</i>	L	12
	Lepidoptera	Coleophoridae	<i>Coleophora laricella</i>	<i>F. lug</i>	<i>Larix</i>	B, I
<i>F. nigr</i>				<i>Larix</i>	L	14
Erebidae		<i>Calliteara pudibunda</i>	<i>F. poly</i>	<i>Fagus</i>	L	15
			<i>F. poly</i>	<i>Quercus</i>	L	16, SA
		<i>Lymantria dispar</i>	<i>F.r. csop</i>	<i>Quercus</i>	L	17, SA
			<i>F.r. csop</i>	<i>Picea, Pinus</i>	B	7, 18
Geometridae		<i>Lymantria monacha</i>	<i>F. poly</i>			16
		<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. csop</i>		L	21
Lasiocampidae		<i>Epirrita autumnata</i>	<i>F. aqu</i>	<i>Betula</i>	L	22, 23, 24, 25, 26
			<i>F.r. csop</i>	<i>Betula</i>	L	27
		<i>Operophtera brumata</i>	<i>F.r. csop</i>		L	28, 29, 30, SA
Noctuidae		<i>Dendrolimus pini</i>	<i>F.r. csop</i>	<i>Pinus</i>	L	20, 31
Noctuidae	<i>Panolis flammea</i>	<i>F.r. csop</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. csop</i>	<i>Quercus</i>	L	36, 37, 38, 39, SA	
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/Abbreviations: *F. poly*- *Formica polyctena*; *F.r. csop*- *Formica rufa* csoport/group; *F. r.*- *Formica rufa*; *F. lug*- *Formica lugubris*; *F. nigr*- *Formica nigricans*; *F. aqu*- *Formica aquilonia*

A 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 & Schrader 1955; 10: Kolonits 1968; 11: Lindstedt et al 2006; 12: Kaitaniemi et al 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 & Koponen 1980; 22: Laine & Niemelä 1980; 23: Niemelä & Laine 1986; 24: Karhu 1998; 25: Punttila et al 2004; 26: Karhu & Neuvonen 1998; 27: Riihimäki et al 2005; 28: Rust 1958; 29: Skinner 1980; 30: Skinner & Whittaker 1981; 31: Weckwerth 1952; 32: Behrmdt 1933; 33: Behrmdt 1934; 34: Singersberger & Marcus 1937; 35: Pavan 1951; 36: Koenig 1956; 37: Goesswald 1958; 38: Otto 1958; 39: Otto 1959; 40: Cilbirioğlu & Ünal 2012; SA: saját adat



Adlung (1966) olyan esetről is beszámolt, amikor az erdei vöröshangyák annak ellenére sem fogyasztottak lucfenyő-levéldarázs (*Pristiphora abietina*) lárvákat, amikor ezresével voltak jelen a fészkek körül. Erdeifenyő-araszoló (*Bupalus piniarius*) esetében is történt ilyen, a *F. rufa* hangyák jelenléte ellenére sem történt predáció (Zoebelin 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 erdei fenyők gyantasavat tartalmaznak, amennyiben ez a savtartalom magasabb koncentrációban van jelen, a hangyák kevésbé preferálják a fenyőn táplálkozó rovarokat (Larsson et al 1986).

Az 1. táblázatban összefoglaljuk azokat a szakirodalmi forrásokat, amik erdővédelmi jelentőségű rovarfajokat, és az azokat ragadozó erdei vöröshangya fajokat említenek.

A HANGYA-NÖVÉNY-LEVÉLTETŰ KAPCSOLAT

A hangyák leginkább közismert mutualista kapcsolata a Hemiptera fajokkal fenntartott viszony. Erdővédelmi szempontból azonban a legjelentősebb az erdei vöröshangyák és a levél-, valamint kéregtetvek közti kapcsolat. A hangyák csak ritkán táplálkoznak ezekkel a rovarokkal (Skinner 1980), viszont a mézharmatukat és egyéb mirigyváladékait rendszeresen fogyasztják (Way & Khoo 1992). A kapcsolat mindkét fél számára pozitív (Way 1963), mert a hangyák a táplálékhoz jutásuk közben megvédik a növénytetveket a különböző parazitoidoktól és predátoroktól (Hölldobler & Wilson 1990, Schmutterer 1956), sőt ezáltal a növények is védelmet élveznek a hangyák jelenléte miatt (Beattie 1985). A hangyák szerepe azonban nem korlátozódik pusztán a védelemre. A mézharmat eltávolításával higiéniailag is fontos szerepet töltenek be, mert a felhalmozódó cukros váladék a kórokozók, például gombák elszaporodásának melegágya (Nielsen et al 2009). Arra csak a legutóbbi években derült fény, hogy a *F. rufa* csoport tagjai, a *F. polyctena*, a *F. pratensis* és a *F. rufa* képesek felismerni a rovarpatogén gombával (*Beauveria bassiana*) fertőzött levéltetű egyedeket, és azokat haladéktalanul el is távolítják a telepekről, meggátolva a fertőzés tovaterjedését. Ezek a fajok tehát aktívan hatást gyakorolnak a levéltetű kolóniák állapotára (Novgorodova & Kryukov 2017). Léteznek olyan valódi levéltetűfajok is (pl. *Lachnus taeniatoides*, *Anuraphis farfarae*, *Byrsocrypta caerulescens*), melyek a hangyák segítségével nem tudnak ürülékük-től megszabadulni (Györfi 1957).

Az erdei vöröshangyák agresszív viselkedése megmutatkozhat a mézharmattal való táplálkozással kapcsolatban is, hiszen képesek megakadályozni, hogy más rovar mézharmatot gyűjtsön a fákról (Karhu 1998). A katicabogárfélékkel szemben ez a viselkedés mind az imágók, mind a lárvák ellen megfigyelhető. A vöröshangya addig üldözi az ellenséget, míg meg nem öli, vagy az menekülésként le nem dobja magát a növényről. Ennek eredményeképp a katicabogárfélék csak akkor próbálkoznak a hangyák által gondozott levéltetű

telepeken táplálkozni, amikor a nem gondozott levéltetvekből hiány lép fel. Számos katicabogár-féle rendelkezik valamilyen védekezési stratégiával a hangyák agresszivitása ellen, melyek lehetnek viselkedésbeli, kémiai vagy fizikális formák (Selman 1988).

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 & Warrington 1985b, Mahdi & Whittaker 1993). Kilpeläinen és munkatársai (2009) a *Formica rufa* csoport és *Cinara* fajok hatását vizsgálta különböző korú (5, 30, 60 és 100 éves) közönséges lucfenyő (*Picea abies*) állományokban. Az öt éves állományokban a látogatott fenyők magasságának éves növekedése 16,3%-kal volt magasabb, mint ahonnan kizárták a hangyákat. Ez a különbség nem volt szignifikáns, viszont a 30 éves állományoknál szignifikánsan is kimutatható volt, hogy a fenyők átmérője 7,3%-kal volt alacsonyabb a látogatott fákban. A 60 és 100 éves állományok esetében nem tapasztaltak számottevő különbséget.

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 gradációjakor 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*) például a *F. rufa* jelenlétében a nem gondozott levéltetvek mézharmat mennyiségének akár többszörösét is képes produkálni (Warrington & Whittaker 1985a). A hangyák védelme a levéltetvek számát is megnöveli, a *Symydobius oblongus* egyedszáma például 82-szer magasabb azokon a nyírfákban, amelyeken *F. lugubris* hangyák is tartózkodnak (Fowler & Macgarvin 1985).

A 2. táblázatban két vöröshangya faj a *F. rufa* (Skinner & Whittaker 1981) és a *F. lugubris* (Breen 1979) fásszárúakon élő Hemiptera fajokkal való kapcsolatait mutatjuk be.

A hangyák és a növények kapcsolata több módon jöhet létre. A növények vonzhatják őket egyrészt direkt módon (nektár, táplálék), másrészt indirekt módon, különböző Hemiptera fajok mézharmat előállítására miatt (Reyes-López & Carpintero 2014). A növények is fontos közreműködői a rovarok közötti interakcióknak, valamint különböző szolgáltatásokat nyújtanak a hangyák számára. Példaként említhető, hogy a fészkek felépítéséhez szükséges anyagokat szolgáltatnak. A növények is rendelkeznek védekező mechanizmusokkal, de a hangyák jelenléte jelentősen megnövelheti azok védettségét. White (1984) írta le a „növényi-stressz” teóriáját. Ha a növényt stressz hatás éri, a növény anyagcsere választ ad, fitokemikáliákat választ ki. Ezek a fitokemikáliák taszítják a fitofág rovarokat. Ilyen stresszfaktor a tápanyaghiány is, de ha van a közelben hangyafészkek, amelynek köszönhetően nagyobb a tápanyag ellátottság és a fák fel tudják használni, akkor ez a növényi stressz a feltételezések szerint még inkább lecsökken a hangyafészkek közelében.

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 megfigyelhetőek hangyák és levéltetvek is. Közönséges nyír (*Betula pendula*) 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 (*Acer pseudoplatanus*) 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 megfigyelhetőek voltak a hangyák. Csemeték esetében is tapasztalt eltéréseket. A vizsgálat mindhárom évében kisebb herbivor nyomás érte a látogatott csemetéket, és jóval nagyobb volt a tömegük és a friss hajtásaik mérete is, mint a nem látogatottaknak.

2. táblázat: Néhány fásszárúakon élő, erdei vöröshangyák által látogatott Hemiptera faj (SA= saját adat)

Table 2: Some hemipterans, living on woody plants tended by red wood ants (SA= own data)

Növénytetű faj	Tápnövény	Forrás
Aphididae		
<i>Aphis sambuci</i>	<i>Sambucus</i>	Skinner & Whittaker 1981
<i>Betulaphis quadrituberculata</i>	<i>Betula pendula</i>	Skinner & Whittaker 1981
<i>Chaitophorus horii beuthami</i>	<i>Salix</i>	Breen 1979
<i>Periphillus testudinaceus</i>	<i>Platanus</i>	Skinner & Whittaker 1981
<i>Symydobius oblongus</i>	<i>Betula pendula, B. pubescens</i>	Breen 1979
<i>Thelaxes dryophila</i>	<i>Quercus petraea</i>	Breen 1979, Skinner & Whittaker 1981
<i>Cinara abieticola (C. confinis)</i>	<i>Abies procera</i>	Breen 1979
<i>Cinara bogdanovi (C. pruinosa)</i>	<i>Picea abies, P. sitchensis</i>	Breen 1979
<i>Cinara kochiana</i>	<i>Larix decidua, L. kaemperi</i>	Breen 1979
<i>Cinara piceae</i>	<i>Picea sitchensis, P. abies</i>	Breen 1979, SA
<i>Cinara pilicornis</i>	<i>Picea sitchensis, P. abies</i>	Breen 1979
<i>Cinara pinea</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	Breen 1979, Skinner & Whittaker 1981
<i>Eulachnus brevipilosus</i>	<i>Pinus sylvestris</i>	Breen 1979
<i>Lachnus roboris</i>	<i>Quercus petraea</i>	Breen 1979, Skinner & Whittaker 1981
<i>Lachnus roboris</i>	<i>Quercus robur, Q. cerris</i>	SA
Psyllidae		
<i>Psylla crataegi</i>	<i>Crataegus</i>	Skinner & Whittaker 1981, SA

A HANGYÁK HATÁSA A TALAJRA, A TALAJ FAUNÁJÁRA

Az erdei hangyák a talaj tápanyagainak körforgásában, a talajjavításban, és az abba kerülő szerves anyagok feldolgozásában is részt vesznek (Gotwald 1986). A hangyák a járataik építése által lazítják, szellőztetik, összekeverik a talajt, így annak szerkezete javul. A mérsékelt égövön a hangyák talaj átforgató tevékenysége még a földigiliszták hasonló aktivitásán is túltesz (Seifert 1996). Egyes hangyafajoknak köszönhetően a fák tuskóinak szétrágása miatt a tuskók anyaga sokkal hamarabb kapcsolódik be a talaj tápanyag körforgalmába. A hangyák fészeképítése elősegítheti a sziklák begyepesedését is (Györfi 1957).

Az erdei vöröshangyák a fészkek körül tápanyagokkal látják el a talajt, a hangyatelemek, a raktározott táplálék, és a hangyafészkek pusztuló anyaga nagy mennyiségben tartalmaz értékes, organikus tápanyagot, amely ezeken a területeken felhalmozódik, koncentrációja emelkedik. Ennek következtében a fészkekhez közel lévő fák levélvesztése csökken, mert hasznosítani tudják ezeket a forrásokat és jobb lesz a fák kondíciója (Karhu 1998). Laakso és Setälä (2000) vizsgálatai során azonban azt állapították meg, hogy a hangyák jelenléte nem befolyásolja a talaj mikrobiális jellemzőit, a talajban található ásványi anyagokat, és a növények növekedését sem.

A *F. aquilonia* hangyák a talajon tartózkodó rovarok (Pl.: Carabidae) populációira negatív hatással vannak (Cherix & Bourne 1980, Laakso & Setälä 1998, Laakso 1999). Duma (2003) szerint a *F. rufa* jelenléte erősen befolyásolja a talaj gerinctelen élővilágát, azonban nem megszünteti, hanem lecsökkenti a denzitást a hangyák jelenléte, így a talajban más rovarok mellett is egyidejűleg lehetnek jelen. Laakso (1997) számolt be a *F. aquilonia* talajban élő állatokra gyakorolt hatásáról. A hangyák jelenlétében a pók (Araneae) és kaszáspók (Opiliones) fajok száma lecsökkent. Két földigilisztafaj, a *Dendrodilus rubidus* és a *Dendrobaena octaedra* kapcsolatát is vizsgálta, az előbbi reprodukciós teljesítménye megnőtt magas hangya denzitásnál, míg utóbbinál nem mutatott ki ilyen hatást. A földigiliszták biomaszája hétszeresére emelkedik a hangyafészkekben, ami annak köszönhető, hogy a gilisztáknak kedvez a fészkek hőmérséklete, páratartalma, savassága és táplálékkínálata (Laakso & Setälä 1997). A talajban található *Dendrobaena octaedra* földigiliszta faj előfordulása 54%-kal csökkent azokon a területeken, ahonnan a hangyafészkeket eltávolították (Laakso & Setälä 2000).

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Jelen tanulmány az OTKA 128008 (Erdővédelmi jelentőségű ökoszisztéma szolgáltatások számszerűsítése magyarországi tölgyesekben) kutatási projekt keretében készült.

FELHASZNÁLT IRODALOM

- 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. DOI: [10.1111/j.1439-0418.1966.tb03822.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1966.tb03822.x)
- Beattie A. 1985: The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge. DOI: [10.1017/CBO9780511721878](https://doi.org/10.1017/CBO9780511721878)
- 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 fészekkomplexumainak szerveződése és közösségszervező hatása. Doktori értekezés. Szegedi Tudományegyetem. DOI: [10.14232/phd.1572](https://doi.org/10.14232/phd.1572)
- 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. DOI: [10.1111/j.1365-3113.2009.00503.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2009.00503.x)
- 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.
- Breen J. 1979: Aphids visited by *Formica lugubris* (Hymenoptera: Formicidae) including eleven species new to Ireland. *Irish Naturalists' Journal* 19: 349–352.
- Bruns H. 1954: Beobachtungen zum Verhalten der Roten Waldameise während des Nahrungserwerbes. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 11(1): 151–154. DOI: [10.1111/j.1439-0310.1954.tb02042.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1954.tb02042.x)
- Bruns H. & Schrader A. 1955: Abnahme der Kokondichte der Roten Kiefernbuschhornblattwespe (*Neodiprion sertifer*) bei Nestern der Roten Waldameise. *Waldhygiene* 1: 33–68.
- 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. DOI: [10.1111/j.1439-0418.1958.tb01328.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1958.tb01328.x)
- Carroll C.R. & Janzen D.H. 1973: Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 231–257. DOI: [10.1146/annurev.es.04.110173.001311](https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.001311)
- 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. DOI: [10.5962/bhl.part.85566](https://doi.org/10.5962/bhl.part.85566)
- 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. DOI: [10.1007/bf02223666](https://doi.org/10.1007/bf02223666)
- Cilbirioğlu 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. DOI: [10.3954/1523-5475-28.1.42](https://doi.org/10.3954/1523-5475-28.1.42)
- Csóka Gy. & Csósz S. 2014: Hangyák és a holtfa. In: Csóka Gy. & Lakatos F. (eds): A holtfa. *Silva naturalis*, 5: 109–114.
- Csósz S., Markó B. & Gallé L. 2011: The myrmecofauna (Hymenoptera: Formicidae) of Hungary: an updated checklist. *North-Western Journal of Zoology* 7(1): 55–62.
- Czechowski W. 1996: Colonies of hybrids and mixed colonies; interspecific nest takeover in wood ants (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica*, 50.
- Damien M., Jactel H., Meredieu C., Régolini M., Van Halder I. & Castagneyrol 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. DOI: [10.1016/j.foreco.2016.07.025](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.07.025)
- Dekoninck W., Maebe K., Breyne P. & Hendrick F. 2014: Polygyny and strong genetic structuring within an isolated population of the wood ant *Formica rufa*. *Journal of Hymenoptera Research* 41: 95–111. DOI: [10.3897/JHR.41.8191](https://doi.org/10.3897/JHR.41.8191)

- 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. DOI: [10.1111/j.1439-0418.1927.tb00274.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1927.tb00274.x)
- Fernandez-Conradi P., Borowiec N., Capdevielle X., Castagneyrol B., Maltoni A., Robin C., et al. 2017: Plant neighbour identity and invasive pathogen infection affect associational resistance to an invasive gall wasp. Biological Invasions 20: 1459–1473. DOI: [10.1007/s10530-017-1637-4](https://doi.org/10.1007/s10530-017-1637-4)
- 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): 649–654. DOI: [10.14411/eje.2014.082](https://doi.org/10.14411/eje.2014.082)
- Fleury M., Bernasconi C., Freitag A., Pamilo P. & Cherix D. 2010: Behavioural species discrimination in red wood ants (*Formica rufa* group). eco. mont Journal on Protected Mountain Areas Research 2: 13–20. DOI: [10.1553/eco.mont-2-2s13](https://doi.org/10.1553/eco.mont-2-2s13)
- Fortelius W., Rosengren R., Cherix D. & Chautems D. 1993: Queen recruitment in a highly polygynous supercolony of *Formica lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). Oikos 193–200. DOI: [10.2307/3545463](https://doi.org/10.2307/3545463)
- 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*. Journal of Animal Ecology 54(3): 847–855. DOI: [10.2307/4382](https://doi.org/10.2307/4382)
- 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 Schädlingkunde 17(1): 1–7. DOI: [10.1007/bf02338045](https://doi.org/10.1007/bf02338045)
- 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. DOI: [10.1016/j.ympev.2003.11.016](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.11.016)
- Goropashnaya A.V., Fedorov V.B., Seifert B. & Pamilo P. 2012: Phylogenetic relationships of palaeartic *Formica* species (Hymenoptera, Formicidae) based on mitochondrial cytochrome b sequences. PLoS ONE 7(7): e41697. DOI: [10.1371/journal.pone.0041697](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041697)
- 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.
- Györfi J. 1957: Erdészeti rovartan. Akadémiai Kiadó, Budapest, 126–127.
- Griffiths H.M., Ashton L.A., Walker A.E., Hasan F., Evans T.A., Eggleton P., et al. 2017: Ants are the major agents of resource removal from tropical rainforests. Journal of Animal Ecology 87: 293–300. DOI: [10.1111/1365-2656.12728](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12728)
- Gyllenstrand N., Seppä P. & Pamilo P. 2004: Genetic differentiation in sympatric wood ants, *Formica rufa* and *F. polyctena*. Insectes Sociaux 51: 139–145. DOI: [10.1007/s00040-003-0720-2](https://doi.org/10.1007/s00040-003-0720-2)
- Hartner A. 1994: Formicoidea vizsgálatok Nyugat- és Dél-dunántúli erdőkben. Kandidátusi értekezés.
- Holt S.J. 1955: On the foraging activity of the wood ant. Journal of Animal Ecology 24: 1–34. DOI: [10.2307/1877](https://doi.org/10.2307/1877)
- Horák J. 2014: Introduction to forest protection. Faculty of Forestry and Wood Sciences, CULS Prague.
- Hölldobler B. & Wilson E.O. 1990: The Ants. Harvard University Press, Cambridge.
- Inozemtsev A.A. 1974: Dinamika troficheskikh svyazey ryzikh lesnykh murav'ev i ikh rol'v regulyatsii chislenosti vrednykh bespozvonochnykh v dubravakh Tul'skoy oblasti. Ekologiya 3: 63–71.

- Jactel H., Bauhus J., Boberg J., Bonal D., Castagneyrol B., Gardiner B., et al. 2017: Tree Diversity Drives Forest Stand Resistance to Natural Disturbances. *Current Forestry Reports* 3: 223–243. DOI: [10.1007/s40725-017-0064-1](https://doi.org/10.1007/s40725-017-0064-1)
- 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. DOI: [10.14214/sf.295](https://doi.org/10.14214/sf.295)
- 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. DOI: [10.1007/s004420050403](https://doi.org/10.1007/s004420050403)
- Karhu K. 1998: Green Islands- top-down and bottom up effects of wood ants in forests under folivore attack. *Annales Universitatis Turkuensis*.
- 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. DOI: [10.1016/j.foreco.2008.08.033](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.08.033)
- 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. (ed): Erdészeti Kutatások. Az Erdészeti Tudományos Intézet közleményei, Debrecen.
- Laakso J. & Setälä H. 1997: Nest mounds of red wood ant (*Formica aquilonia*): hot spots for litter dwelling-earthworms. *Oecologia* 111: 565–569. DOI: [10.1007/s004420050272](https://doi.org/10.1007/s004420050272)
- 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. DOI: [10.2307/3547047](https://doi.org/10.2307/3547047)
- Laakso J. 1999: Short-term effects of wood ants (*Formica aquilonia* Yarr.) on soil animal community structure. *Soil Biology and Biochemistry* 31: 337–343. DOI: [10.1016/S0038-0717\(98\)00131-X](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00131-X)
- 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. DOI: [10.1007/bf00541773](https://doi.org/10.1007/bf00541773)
- 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. DOI: [10.1007/BF00377113](https://doi.org/10.1007/BF00377113)
- 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. DOI: [10.1007/s00442-006-0518-9](https://doi.org/10.1007/s00442-006-0518-9)
- 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 polyctena* Först). *Netherlands Journal of Zoology* 29(4): 451–620. DOI: [10.1163/002829679X00016](https://doi.org/10.1163/002829679X00016)
- 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. DOI: [10.2307/5486](https://doi.org/10.2307/5486)
- 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. DOI: [10.1111/afe.12080](https://doi.org/10.1111/afe.12080)
- Mikó Á. & Csóka Gy. 2016: A hangyák szerepe a magyarországi erdei ökoszisztémákban. In: Korda M. (ed): Az erdőgazdálkodás hatása az erdők biológiai sokféleségére. Tanulmánygyűjtemény. Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság, 109–128.
- Nielsen C., Agrawal A.A. & Hajek A.E. 2009: Ants defend aphids against lethal disease. *Biology letters* 6(2): 205–208. DOI: [10.1098/rsbl.2009.0743](https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0743)
- Niemelä P. & Laine K. 1986: Green islands-predation not nutrition. *Oecologia* 68: 476–478. DOI: [10.1007/BF01036758](https://doi.org/10.1007/BF01036758)

- Novgorodova T.A. & Kryukov V.Y. 2017: Quarantining behaviour of ants towards infected aphids as an anti-fungal mechanism in ant-aphid interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 162(3): 293–301. DOI: [10.1111/eea.12552](https://doi.org/10.1111/eea.12552)
- 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.
- Pamilo P., Sundström L., Fortelius W. & Rosengren R. 1994: Diploid males and colony-level selection in *Formica* ants. *Ethology Ecology & Evolution* 6: 221–235. DOI: [10.1080/08927014.1994.9522996](https://doi.org/10.1080/08927014.1994.9522996)
- 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 For. e. Montani* 6(91–92): 2920–2921.
- Pell J.K., Baverstock J., Roy H.E., Ware R.L. & Majerus M.E.N. 2007: Intraguild predation involving *Harmonia axyridis*: a review of current knowledge and future perspectives. *BioControl* 53(1): 147–168. DOI: [10.1007/978-1-4020-6939-0_10](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6939-0_10)
- 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.
- Reyes-López J. & Carpintero S. 2014: Comparison of the exotic and native ant communities (Hymenoptera: Formicidae) in urban green areas at inland, coastal and insular sites in Spain. *European Journal of Entomology* 111(3): 421–428. DOI: [10.14411/eje.2014.044](https://doi.org/10.14411/eje.2014.044)
- Riihimäki J., Kaitaniemi P., Koricheva J. & Vehviläinen H. 2005: Testing the enemies hypothesis in forest stands: the important role of tree species composition. *Oecologia* 142: 90–97. DOI: [10.1007/s00442-004-1696-y](https://doi.org/10.1007/s00442-004-1696-y)
- 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. DOI: [10.1007/BF00172132](https://doi.org/10.1007/BF00172132)
- Schmutterer H. 1956: Saugschäden an Eichen und Buchen durch Lachniden in Abhängigkeit von Ameisen-Trophobie. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 39(2): 178–185. DOI: [10.1111/j.1439-0418.1956.tb01249.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1956.tb01249.x)
- Schwenke W. 1957: Über die räuberische Tätigkeit von *Formica rufa* L. and *F. nigricans* Emery außerhalb einer Insektenmassenvermehrung. *Beiträge zur Entomologie* 7(3–4): 226–246.
- 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. DOI: [10.1007/s000400050111](https://doi.org/10.1007/s000400050111)
- Seifert B. 2007: Die Ameisen Mittel- und Nordeuropas. Lutra Verlag-u. Vertriebsges.
- 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. DOI: [10.1007/s10682-010-9371-8](https://doi.org/10.1007/s10682-010-9371-8)
- Selman B.J. 1988: Chrysomelids and ants. In: Jolivet P., Petitpierre E. & Hsiao T.H. (eds): *Biology of Chrysomelidae*. Kluwer Academic Publishers, 463–473. DOI: [10.1007/978-94-009-3105-3_27](https://doi.org/10.1007/978-94-009-3105-3_27)
- 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. DOI: [10.2307/4255](https://doi.org/10.2307/4255)
- 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. DOI: [10.2307/4047](https://doi.org/10.2307/4047)

- Sorvari J. 2006: Two distinct morphs in the wood ant *Formica polyctena* in Finland: a result of hybridization? *Entomologica Fennica* 17(1): 1.
- Voute A.D. 1942: Classification of factors influencing the natural growth of a population of insects. *Acta Biotheoretica* 7(1): 99–116. DOI: [10.1007/bf01603795](https://doi.org/10.1007/bf01603795)
- Voûte A.D. 1951: Zur Frage Der Regulierung der Insekten-Populationdichte durch räuberische Tierarten. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 33(1–2): 47–52. DOI: [10.1111/j.1439-0418.1952.tb00652.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1952.tb00652.x)
- Way M.J. 1963: Mutualism between ants and honeydew-producing Homoptera. *Annual Review of Entomology* 8: 307–344. DOI: [10.1146/annurev.en.37.010192.002403](https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.002403)
- Way M.J. & Khoo K.C. 1992: Role of ants in pest management. *Annual Review of Entomology* 37: 479–503. DOI: [10.1146/annurev.en.37.010192.002403](https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.002403)
- Weckwerth W. 1952: Der Kieferspinner und seine Feinde. N Brehm-Bücherei, 40 p.
- 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. DOI: [10.1111/j.1439-0418.1954.tb00752.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1954.tb00752.x)
- Wellenstein G. 1957: Die Beeinflussung der forstlichen Arthropodenfauna durch Waldameisen (*Formica rufa* gruppe), I. Teil. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 41: 368–385. DOI: [10.1111/j.1439-0418.1957.tb01301.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1957.tb01301.x)
- Wellenstein G. 1959: Möglichkeiten und Grenzen des Einsatzes von Krankheitserregern, Nutzinsekten und Vögeln im praktischen Forstschutz. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* 78(5–6): 150–166. DOI: [10.1007/bf01825421](https://doi.org/10.1007/bf01825421)
- White T.C.R. 1984: The abundance of invertebrate herbivores on relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia* 63: 90–105. DOI: [10.1007/BF00379790](https://doi.org/10.1007/BF00379790)
- 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. DOI: [10.2307/2403229](https://doi.org/10.2307/2403229)
- 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. DOI: [10.2307/2403230](https://doi.org/10.2307/2403230)
- Zoebelein G. 1954: Versuche zur Feststellung des Honigtauertrags von Fichtenbeständen mit Hilfe von Waldameisen. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 36: 358–362. DOI: [10.1111/j.1439-0418.1954.tb00764.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1954.tb00764.x)
- Zoebelein G. 1957: Zur Frage des biologischen Nutzwertes der Roten Waldameise. *Mitteil. d. Bayer. Staatsforstverw.* H. 29.

Érkezett: 2019. február 19.
Közlésre elfogadva: 2019. június 25.