

Școala Doctorală de Biologie Integrativă
Facultatea de Biologie și Geologie
Universitatea Babeș-Bolyai
Cluj-Napoca, România

Relații intra- și interspecifice
în supercolonii de *Formica exsecta* Nyl.
(Hymenoptera: Formicidae)

doctorand: **KATALIN ERŐS**
îndrumător științific: prof. dr. **LÁSZLÓ RÁKOSY**

2015

Conținut

1	Sisteme polidomiale la furnici	2
2	Specia studiată	3
3	Aria de studiu	4
4	Rezultate.....	6
4.1	Cel mai mare sistem polidomial de <i>Formica</i> în Europa.....	6
4.2	Condițiile de habitat ale supercoloniilor de <i>Formica exsecta</i>	6
4.3	Cheia cooperării: discriminare între indivizi din același cuib și din cuiburi diferite într-un sistem polidomial	10
4.4	Potențiale efecte antibiotice ale materialului vegetal al mușuroaielor de <i>Formica exsecta</i>	11
4.5	Un mecanism simplu defensiv care ține închis cutia Pandorei într-un sistem polidomial de furnici parazitat de o ciupercă letală.....	12
4.6	Polenul ca sursă alternativă de hrană pentru specii de furnici subdominante în condiții suboptime în sisteme polidomiale de <i>F. exsecta</i> și <i>F. polyctena</i>	13
4.7	Un factor de amenințare naturală pentru supercolonii: ursul brun carpatin (<i>Ursus arctos</i>) 15	
5	Concluzii.....	17
6	Bibliografie selectivă	19
7	Lista publicațiilor științifice ale candidatei apărute din tema tezei	23
8	Alte publicații științifice ale candidatei	24

1 Sisteme polidomiale la furnici

Deși sunt multe specii de furnici pe lume care formează largi sisteme polidomiale (așa numite supercolonii), adică supersisteme sociale alcătuite din multe cuiburi înrudite și mai mult sau mai puțin permanent interconectate (de ex. *Formica yessensis* Wheeler, 1913 și *Lasius sakagamii* Yamauchi and Hayashida 1970), în Europa numai câteva specii sunt cunoscute ca specii obligat sau facultativ polidomiale, supercoloniale (Seifert 2010). Între cele mai cunoscute specii autohtone polidomiale se regăsesc specii ca *Liometopum microcephalum* (e.g. Petráková și Schlaghamerský 2011), *Lasius fuliginosus* (e.g. Czechowski și colab. 2013) și câteva specii din genul *Formica* (e.g. Cherix 1980; Rosengren și Pamilo 1983; Rosengren 1986; Savolainen și Vepsäläinen 1989; Sundström 1993; Markó și colab. 2012). Speciile autohtone de furnici dominante din punct de vedere ecologic sunt de multe ori polidomiale, iar strategia unică de exploatare a resurselor, precum și întreținerea a mai multor cuiburi interconectate joacă un rol decisiv în succesul lor competitiv (Debout și colab. 2007; Helanterä și colab. 2009; Buczkowski 2012; Boulay și colab. 2014; Robinson 2014).

Strategia polidomială la furnici astfel implică existența a unui set de caractere specifice (Debout și colab. 2007; Helanterä și colab. 2009). La majoritatea speciilor supercoloniale polidomia și poliginia (existența a mai multor măci în cadrul unei colonii) sunt corelate, deoarece coloniile poligine se înmulțesc de multe ori prin fiziunea coloniilor și nu prin fondarea independentă a coloniilor de către măci (Alloway și colab. 1982; Rosengren și Pamilo 1983; Helanterä și colab. 2009). Polidomialitatea de multe ori coincide cu pierderea zborului nupțial la regine virgine sau cu reducerea semnificativă a distanței de dispersie acestora, împerecherea având loc în sau lângă cuib, iar după înseminare măcile tinere au o dispersie de distanță foarte redusă (Chapuisat și Keller 1999). Aceste colonii se-nmulțesc prin fiziunea cuiburilor, cuiburile secundare fiind formate de o fracțiune a lucrătoarelor și a măcilor din cuibul de origine (Higashi 1979; Ross și Keller 1995). Cuiburile secundare nou formate foarte rămân însă în strâns contact social cu cuibul primar (Rosengren și Pamilo 1983; Pamilo 1991) prin flux de lucrătoare, schimb de larve, pupe, hrană timp de mai mulți ani (Liautard și Keller 2001, Gyllenstrand și Seppä 2003).

Existența structurii polidomiale la o specie de furnică poate fi identificată empiric pe teren prin anumite caractere: (1) densitatea prea mare a speciei într-o anumită arie, (2) distanța prea mică între cuiburi vecine în combinație cu (3) o abundență prea mare a lucrătoarelor, care, în anumite condiții, (4) acoperă chiar mai multe hectare (Pisarski 1982; Savolainen și Vepsäläinen 1988; Hölldobler și Wilson 1990). Coloniile polidomiale incipiente sau simple pot fi compuse chiar și din două sau câteva cuiburi interconectate, dar pot fi alcătuite și din complexe de mii de cuiburi înrudite (Markó și colab. 2012; Giraud și colab. 2002).

Relațiile sociale în cadrul coloniilor polidomiale pot fi încadrate în trei categorii mari: (1) redistribuirea resurselor între cuiburi (de ex. hrană, material de cuib) (vezi Erős și colab. 2009, Csata și colab. 2012), (2) relocarea membrilor coloniei (de ex. măci, larve, pupe, lucrătoare, grupuri particulare de lucrătoare) (Pisarski 1982, Debout și colab. 2007, Kümmerli și Keller 2007) și (3) împărțirea informațiilor (de ex. furnicile recrutează și de la alte cuiburi la sursa de hrană; alarmarea întregului sistem) (Robinson 2014).

Polidomialitatea poate fi percepută ca o strategie de cooperare între diferite părți ale coloniei, care a apărut ca un rezultat al adaptării din punct de vedere al evoluției sociale la aplanarea conflictelor dintre cuiburi rezultând în stabilitatea coloniei în timp și spațiu (Debout

și colab. 2007; Erős și colab. 2009). Lipsa agresivității între membrii cuiburilor componente este avantajoasă deoarece agresiunea este costisitoare, implică pierderi directe și indirecte, iar pe de altă parte discriminarea precisă a lucrătoarelor din alte cuiburi este iarăși supusă greșelilor (Reeve 1989). Ca o consecință absența agresivității intraspecifice în cadrul supercoloniilor duce automat la o densitate mai mare a populației, reduce costurile asociate cu teritorialitate, crește mărimea coloniei, care, până la urmă, este cheia succesului ecologic la furnici și nu numai (Holway și colab. 1998; Holway 1999; Steiner și colab. 2007).

Supercolonialitatea oferă numeroase avantaje ecologice în ceea ce privește abilitățile de colonizare (Holway 1999; Giraud și colab. 2002), exploatarea resurselor (Hölldobler și Lumsden 1980; Holway și Case 2001; Elis și colab. 2014) și competiția interspecifică (Holway 1999; Markó și colab. 2013; Ślipiński și colab. 2014). Într-adevăr, furnicile supercoloniale sunt printre organisme cele mai performante din punct de vedere ecologic având un avantaj enorm în competiția pentru dominarea resurselor (Tsutsui și colab. 2000; Debout și colab. 2007; Helanterä și colab. 2009).

Sistemul cuiburilor conectate poate asigura o dispersie rapidă și popularea ariilor noi cu riscuri minime (Holway și Case 2000). Redistribuirea periodică a indivizilor și larvelor între cuiburi poate reduce semnificativ riscul de extincție a coloniei (Droual 1984; Cerdá și Retana 1998), astfel colonia devine mai puțin dependentă de șansele de supraviețuire a anumitor cuiburi în condiții nefavorabile, deci reziliența sistemului crește. Totodată trecerea de la o strategie de căutare a hranei total centralizate (aducerea hranei la un punct central – cuibul), la o strategie semidispersată (prin existența a mai multor puncte centrale – cuiburile constituente) sistemul social devine foarte flexibil (McIver 1991; Holway și Case 2000; Pfeiffer și Linsenmair 1998; Buczkowski și Bennett 2006). Prin urmare se consideră ca speciile polidomiale obțin economii energetice prin reducerea costurilor de organizare (Hölldobler și Lumsden 1980, Traniello și Levings 1986; Davidson 1997), astfel crescând eficiența procesului de căutare a hranei, a strategiei de competiție și a eficienței apărării resurselor față de competitori (Cherix și Bourne 1980; Rosengren 1986; Cao 2013). Un sistem supercolonial poate acoperi o arie mult mai mare monopolizând o diversitatea mai ridicată de resurse, stabilizându-și aprovizionarea coloniei (Holway și Case 2000; Cerdá și colab. 2002). În mod specific furnicile din subgenul *Formica* s. str. alcătuiesc supercolonii compuse din mușuroaie complexe, asigurându-și resursele de hrană prin îngrijirea constantă a coloniilor de afide (Pisarski 1982). Astfel de caracteristici duc la monopolizarea ariilor populate, a habitatelor forestiere de către aceste furnici roșii de pădure (Chapuisat și Keller 1999; Pfeiffer și Linsenmair 2001).

Scopul studiului nostru a fost investigarea relațiilor intra- și interspecifice în cadrul unor sisteme supercoloniale. Ca organism model am ales să studiem specia supercolonială *Formica exsecta*, dar am studiat și câteva aspecte ale relațiilor interspecifice în cazul speciei *F. polycтена*.

2 Specia studiată

Specia studiată a fost furnica *Formica (Coptoformica) exsecta* Nylander, 1846, o specie relativ comună, pan-paleartică care construiește mușuroaie din materiale de plantă. Se cunosc colonii mono- și poligine deasemenea la această specie; cele din urmă se pot dezvolta în mari sisteme policalice, polidomiale (Werner și colab. 1979; Chudzicka 1982; Pisarski 1982; Skibińska 1982; Czechowski 1990; Seifert 2000; Bliss și colab. 2006; Goropashnaya și colab.

2007; Kümmerli și Keller 2007; Martin și colab. 2009). Un cuib de *F. exsecta* poate conține de la câteva sute până la câteva sute de mii de indivizi, iar în coloniile poligine numărul mătcilor poate ajunge la câteva zeci (Pisarski 1982; Sorvari 2009). În cazul coloniilor poligine dispersia se face mai ales prin fisiunea cuiburilor și nu prin fondare independentă de către măci. Totodată existența coloniilor mari de afide și persistența acestora în timp și spațiu este deasemenea necesară pentru dezvoltarea acestor sisteme polidomiale la *F. exsecta* (Pisarski 1982). Supercoloniile de *F. exsecta* au un impact enorm asupra comunităților de furnici conviețuitoare: pot exclude anumite specii de furnici, mai ales speciile agresive, dar și alte artropode rivale de pe teritoriul lor (Pisarski 1982).

3 Aria de studiu

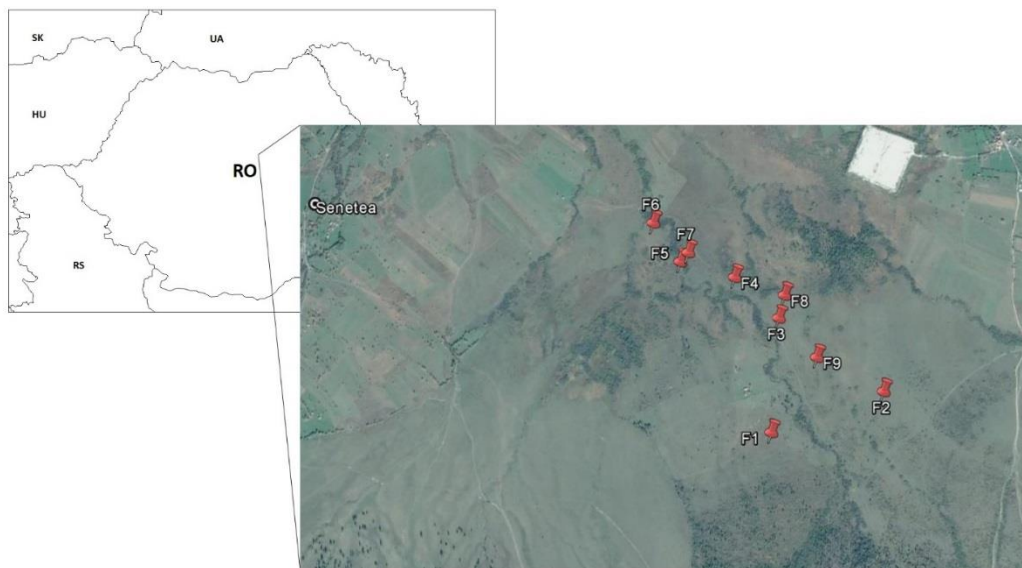


Fig. 1. Localizarea populației studiate de *Formica exsecta* (46°36'N, 25°36'E, jud. Harghita) cu sisteme polidomiale identificate și studiate (© Google Earth).

Investigațiile au fost efectuate mai ales în partea sudică a Bazinului Giurgeului în Carpații Orientali lângă satul Voșlobeni (jud. Harghita, 46°36'N, 25°36'E, 780 m; Fig. 1). Aici au fost identificate nouă mari sisteme polidomiale ale speciei *F. exsecta*. Cel mai mic sistem este compus din 12 cuiburi, iar cel mai mare din mai mult de 3000 cuiburi dispersate pe o arie cu o suprafață de 22 ha. Mai multe aspecte ale acestui sistem au fost studiate deja (Goropashnaya și colab. 2007, Erős și colab. 2009, Martin și colab. 2009; Csata și colab. 2012; Kiss și Kóbori 2012). Rezultatele acestor studii sunt consistente cu cunoștințele generale despre polidomie. Astfel gradul de rudenie în interiorul unui cuib este scăzut ($r = 0,22 \pm 0,06$ față de $r = \sim 0,75$ în cazul monoginiei), care indică existența poliginiei (Goropashnaya și colab. 2007), iar nivelul de agresivitate este iarăși minim între lucrătoare din cuiburi diferite, sau chiar din cuiburile distante al supercoloniei (Martin și colab. 2009; Kiss și Kóbori 2012). Densitatea cuiburilor și coloniilor de afide poate atinge valori extreme în anumite părți ale supercoloniei, iar zonele de exploatare a surselor de hrană se suprapun în totalitate între cuiburile vecine (Erős și colab. 2009). *Formica exsecta* construiește și cuiburi temporare, așa zise stațiuni în jurul puietilor de *Betula* care găzduiesc colonii de afide (Csata și colab. 2012), iar aceste stațiuni se pot dezvolta în cuiburi incipiente mai departe. În zone de densitate ridicată aceste stațiuni sunt menținute de mai multe cuiburi simultan fapt care, până la urmă, duce la o intensitate semnificativă a schimbului de informații în interiorul supercoloniei. Pe baza rezultatelor noastre din timpul studiilor anterioare (licență, masterat) aceste stațiuni acționează de fapt ca

niște centre de informații, care contribuie eficient la integrarea cuiburilor în sistemul supercolonial (Csata și colab. 2012). Se cunoaște că *F. exsecta* are un efect negativ asupra comunității de furnici de pe teritoriul supercoloniei (Pisarski 1982; Czechowski și colab. 2013; Markó și colab. 2013), influențează prezența sau abundența speciilor subdominante, și cauzează schimbări semnificative în strategiile lor de exploatare a resurselor (Czekes și colab. în prep; Maák și colab. în prep.).

Tabel 1. Caracteristicile supercoloniilor studiate.

Cod sit	Area (m ²)	Nr. cuib	Densitate (cuib/ha)	Medie diametru cuib
F1	220000	3347	152	55,11 (SD ±57,04)
F2	19300	~400	207	46,46 (SD ±56,01)
F3	1940	37	191	40,51 (SD ±45,58)
F4	660	18	273	37,94 (SD ±26,59)
F5	4900	74	151	30,60 (SD ±24,05)
F6	1670	20	119	48,20 (SD ±33,76)
F7	1130	18	159	12,69 (SD ±6,78)
F8	3600	67	186	29,77 (SD ±26,80)
F9	840	15	179	47,73 (SD ±34,44)

Obiectul principal al prezentei studiu, supercoloniile de *F. exsecta* se găsesc pe pajiști mezofile și mezo-higrofile de *Molinia caerulea*, *Deschampsia caespitosa*, *Festuca pratensis*, *Briza media*, *Nardus stricta*, *Succisa pratensis*, *Filipendula ulmaria*, *Stachys officinalis* și *Cirsium palustre* ca cele mai abundente sau caracteristice specii de plante (Fig. 2). Siturile sunt totodată acoperite într-o măsură semnificativă de puieti de *Betula pubescens*, *Picea abies*, *Frangula alnus* și *Salix* spp. Pajiștile sunt pășunate de bovine cu o intensitate variabilă pe tot parcursul anului cu excepția iernii.

4 Rezultate

4.1 Cel mai mare sistem polidomial de *Formica* în Europa

Scopul nostru principal a fost de a arăta unicitatea populației de *F. exsecta* recent descoperită în Europa, care conține nouă colonii polidomiale (Fig. 1). Ipoteza noastră a fost că diferențele în densitatea cuiburilor de furnici dintr-o supercolonie ar putea rezulta în diferențe cu privire la numărul de conexiuni pe care un cuib de furnici îl are cu alte cuiburi de ex. prin îngrijirea comună a unei colonii de afide.

Bazat pe rezultatele obținute, una dintre supercoloniile studiate este de departe cel mai mare sistem polidomial cunoscut în Europa, nu doar pentru această specie, dar cel mai probabil pentru toate speciile teritoriale de *Formica*. Mărimea întregii populații e remarcabilă; fiind probabil una dintre cele mai mari populații de *F. exsecta* în Europa.

Prezența coloniilor de afide împreună cu alte surse bogate de hrană poate forma comunitățile de furnici, prin asigurare unui avantaj considerabil acelor specii de furnici care sunt îngrijitori de afide. Astfel aceste specii pot deveni dominante din punct de vedere numeric (și comportamental în cazul anumitor specii) reducând astfel abundența și succesul altor specii (Bansbach and Herbers 1996). În condiții optime, coloniile anumitor furnici teritoriale care depind de colonii de afide se pot dezvolta în sisteme polidomiale mari (Pisarski 1982; Debout și colab. 2007). Acești factori, printre altele, puteau duce la formarea acestor supercolonii de *F. exsecta* (Erős și colab. 2009). Deși în mare parte stabile, astfel de sisteme polidomiale prezintă anumite variații în timp și spațiu care pot fi atribuite într-o anumită măsură și dinamicii populațiilor de afide (Bönsel 2007; Vepsäläinen and Savolainen 1994; Czechowski and Vepsäläinen 2009). În această supercolonie au avut loc foarte puține schimbări în ceea ce privește numărul de cuiburi de *F. exsecta*, comparativ cu o perioadă de studiu precedent raportată de Erős și colab. (2009). Stabilitatea cuiburilor de furnici, și a populației ne sugerează condiții de habitat corespunzătoare, persistența disponibilității surselor de hrană fiind unul din cei mai importanți factori de stabilitate.

Putem să presupunem că biasuri în distribuția și mărimea cuiburilor de furnici în cadrul unei supercolonii pot fi cauzate de heterogenitatea distribuției și disponibilității surselor de hrană permanente. De exemplu, Werner și colab (1979) au arătat că mușuroaiele de *F. exsecta* au tendința de a se aglomera în jurul copacilor într-un sistem polidomial, nu doar datorită condițiilor climatice mai favorabile ci și datorită surselor bogate de afide care se regăses pe arbori. Populația de *F. exsecta* prezentată aici pare să fie extrem de sănătoasă și de stabilă datorită densității și numărului mare de colonii de afide.

4.2 Condițiile de habitat ale supercoloniilor de *Formica exsecta*

Caracteristicile habitatului influențează compoziția și stabilitatea comunităților de furnici, abundența speciilor și deasemenea dezvoltarea unor structuri sociale specifice (Boomsma and van Loon 1982; Hölldobler and Wilson 1990; Bönsel 2007). Separarea spațială a coloniilor este favorizată de o varietate de factori ecologici (Cerdá și colab. 2002). Strategia polidomială a fost frecvent considerată ca o reacție la diferite constrângeri de mediu, fiind

propușe mai multe ipoteze. Dar cum s-a putut dezvolta un sistem polidomial atât de mare într-o zonă relativ restrânsă? Așadar, în continuare, am fost interesați în a afla (1) care din caracteristicile de habitat ar fi putut contribui la formarea și stabilitatea unor astfel de sisteme polidomiale? (2) Pot fi identificate un set de caracteristici de habitat optime bazate pe densitatea și mărimea cuiburilor de *F. exsecta*? (3) Există vreo strategie de utilizare tradițională a terenurilor care le ajută să supraviețuiască și să se dezvolte?



Fig. 2. Habitat tipic al speciei *Formica exsecta* cu cea mai mare supercolonie în zona studiată.

Pe baza rezultatelor obținute, sistemele polidomiale ale speciei *F. exsecta* se dezvoltă în arii pășunate, deschise, cu acoperire scăzută de arbuști de înălțime mică (Fig 3). Pășunatul tradițional ține în control înălțimea și abundența arbuștilor, prevenind împădurirea care ar crea condiții necorespunzătoare speciei *F. exsecta*. Așadar pășunatul cu bovine este într-o oarecare măsură benefic pentru supercoloniile de *F. exsecta*, limitând creșterea și extinderea arborilor și arbuștilor. Pășunatul excesiv poate însă reprezenta o amenințare majoră pentru această specie (Werner și colab., 1979; Erős și colab. 2009). Bovinele reduc acoperirea cu vegetație prin călcare, și totodată periclitizează dezvoltarea cuiburilor distrugând mușuroaiele incipiente. Caracteristicile (nr. de cuiburi, densitatea și mărimea acestora) sistemului polidomial studiat sunt unice în Europa, arătând condiții de habitat optime pentru *F. exsecta*. Rezultatele acestui studiu pot fi folosite în viitor la elaborarea unui plan de conservare adecvat pentru sistemele polidomiale ale speciei *F. exsecta*. Stabilitatea relativ mare a cuiburilor în aceste supercolonii sugerează condiții corespunzătoare în acest habitat, prezența surselor de hrană fiind probabil unul dintre factorii stabilizatori cei mai importanți (Erős și colab. 2009).

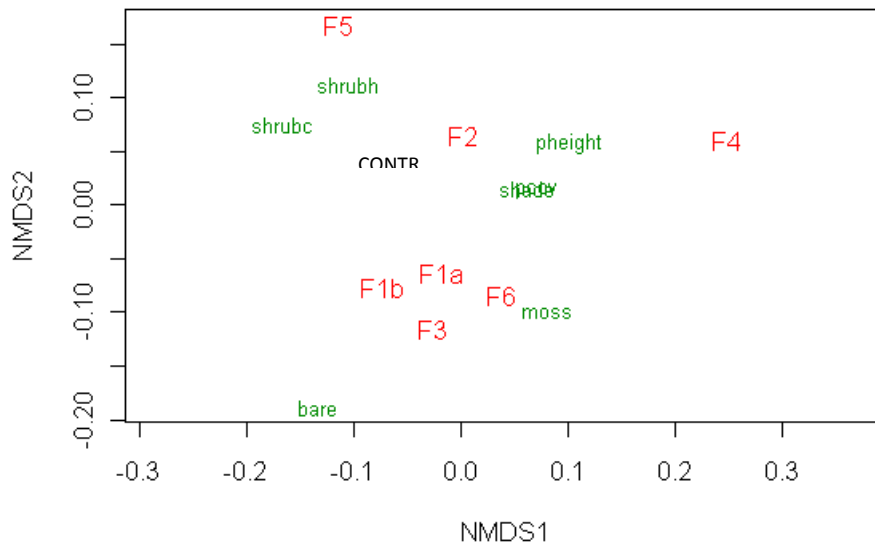


Fig. 3. Ordinație NMDS a supercoloniilor studiate bazat pe caracteristici ai vegetației (indice Bray-Curtis, stress = 2.52). Abrevieri: shade – umbră (%), pcov – acoperire vegetației (%), pheight – înălțimea vegetației (fără arbuști) (cm), moss – acoperire mușchi (%), bare – sol lipsit de vegetație (%), shrubh – înălțime arbuști (cm), shrubc – acoperire arbuști (%).

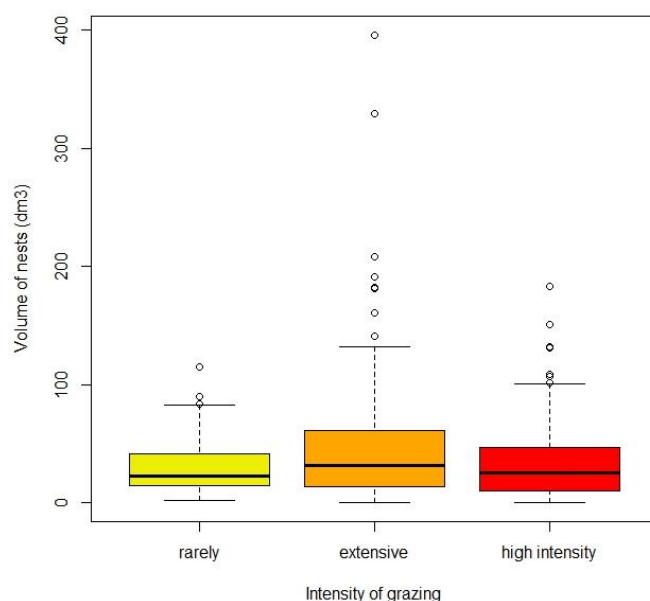


Fig. 4. Volumul mușuroaielor în zone cu pășunat de intensitate diferită.

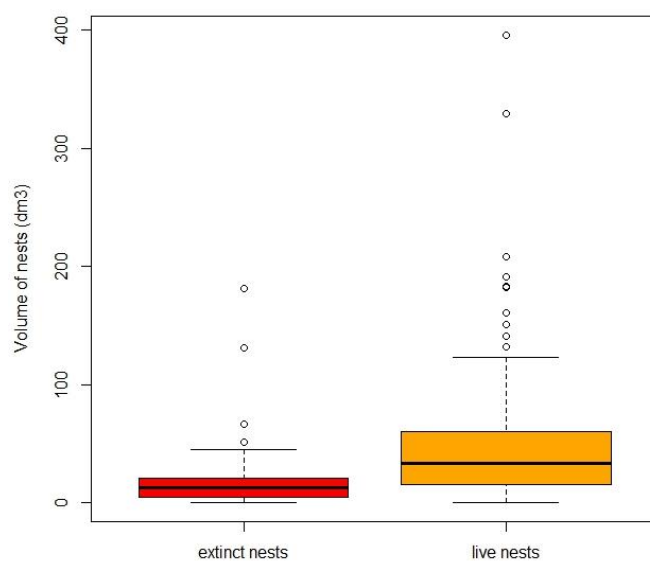


Fig. 5. Volumul mușuroaielor cuiburilor moarte și rămase în viață după incendiile ilegale.

Cu toate acestea, modificările recente în agricultura din România au dus la scăderea drastică a efectivului de bovine, la abandonarea pășunatului (extensiv) și al cositului tradițional, și la apariția incendiilor ilegale. Aceste schimbări ar putea afecta mărimea (Fig. 4) și densitatea (Fig. 5) cuiburilor de *F. exsecta*, iar pe termen lung ar putea pune în pericol supraviețuirea acestei populații unice, așa cum s-a demonstrat la alte specii înrudite (Bönsel 2007). Astfel, numai implementarea unui plan de management adecvat ar putea ajuta supraviețuirea acestui sistem social unic.

4.3 Cheia cooperării: discriminare între indivizi din același cuib și din cuiburi diferite într-un sistem polidomial

Lipsa de agresivitate și recunoașterea rudelor pe baza unor simple indicii în cazul lucrătoarelor care nu provin din același cuib dar fac parte din același sistem polidomial este foarte bine cunoscută. Mirosul colonie joacă un rol cheie în asigurarea coeziunii sociale și, prin urmare, stă la baza comportamentului altruist în cadrul unei societăți (Beye și colab 1997; Mateo 2004), chiar dacă e constituită dintr-o familie mică sau din milioane de indivizi. În cazul furnicilor, recunoașterea apartenenței indivizilor la același grup se bazează pe un buchet specific de hidrocarburi cuticulare (profil CHC), care are o componentă ereditară și una dobândită (Lahav și colab. 1999; Wagner și colab. 2000; Lenoir și colab. 1999). Sistemul polidomial, cu toate acestea, prezintă o problemă interesantă în această privință, deoarece lucrătoarele trebuie să recunoască nu numai rudele care locuiesc în același cuib, ci și acele rude care trăiesc în alte cuiburi. Micile diferențe care apar între lucrătoarele care provin din diferite părți ale unei supercolonii nu sunt reflectate de frecvența interacțiunilor agresive sau de cele de recunoaștere ca de exemplu antenare (Boulay și colab 2000; Holzer și colab 2006). (1) Oare însă poate durata, și nu frecvența interacțiunilor intraspecifice agresive varia în cadrul unui sistem supercolonial excepțional de mare, și, mai important (2) poate durata antenării reflecta, așa cum s-a sugerat mai sus, procesul de actualizare a indiciilor de recunoaștere, în cazul în care indivizii provin din cuiburi îndepărtate?

Pe baza rezultatelor noastre nivelul de agresivitate a fost foarte scăzut între indivizi *F. exsecta* care provin din cuiburi diferite, ba chiar și din două sisteme polidomiale separate cu mai mult de 500 m între ele. Nu a fost observată aproape nici o acțiune agresivă între indivizii provenind din același cuib. Pe baza acestei observații putem concluziona, că într-adevăr complexul supercoloniilor din regiune formează un complex unic de meta-supercolonii, după cum a fost sugerat și de Kiss și Kóbori (2011).

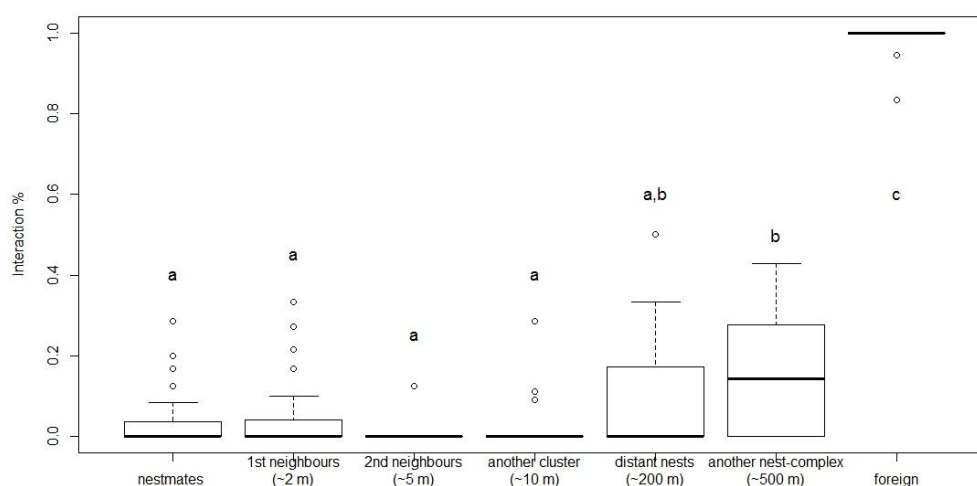


Fig. 6. Indicele de agresivitate pe baza frecvenței interacțiunilor agresive (litere diferite indică diferențe semnificante).

A fost observată însă o creștere ușoară dar ne semnificativă în nivelul de agresivitate, care arată că creșterea distanței între cuiburi duce la creșterea agresivității între lucrătoare care provin din aceste cuiburi (Fig. 6), ceea ce ar putea indica faptul că există o ușoară separare între aceste complexe de cuiburi, însă acest lucru nu este suficient pentru respingere totală. Lipsa de agresivitate intraspecifică devine și mai accentuată atunci când nivelurile de agresivitate sunt comparate cu agresiunea înregistrată în cazul întâlnirilor interspecifice, unde, într-adevăr, agresivitatea atinge punctul culminant (Fig. 6).

Datele privind interacțiunile de antenare, nu au arătat creștere semnificativă nici în ceea ce privește frecvența sau durata lor între indivizii provenind din același cuib sau indivizii cu proveniență diferită, chiar și din complexe diferite (Fig. 7). Lipsa diferenței în cazul investigațiilor pașnice dintre indivizi pot fi cauzate de diferențele mici în mirosul de colonie. Acest studiu arată ca sistemul nostru de studiu poate funcționa într-adevăr ca o supercolonie, deoarece există o acceptare reciprocă între furnicile care provin din diferite părți ale aceluiași sistem, dar sunt tolerante chiar și față de lucrătoarele din diferite sisteme polidomiale ale aceluiași populații.

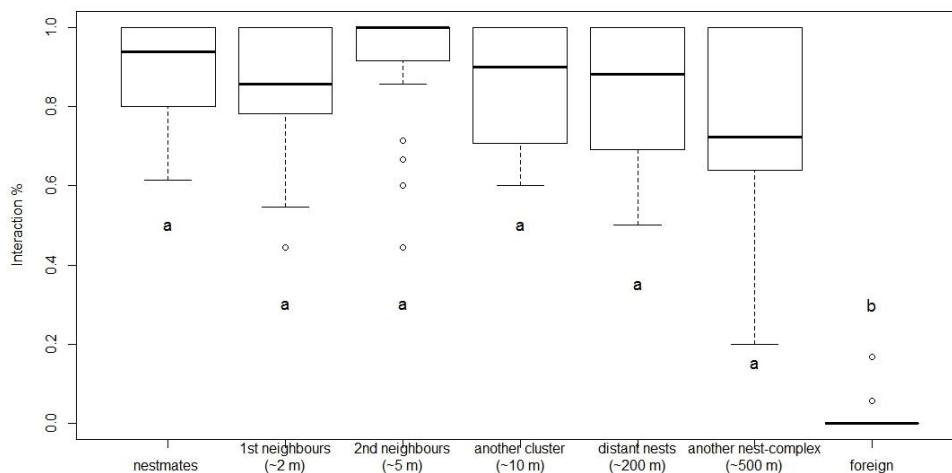


Fig. 7. Indicele de antenare pe baza frecvenței interacțiunilor (litere diferite indică diferențe semnificante).

4.4 Potențiale efecte antibiotice ale materialului vegetal al mușuroaielor de *Formica exsecta*

Sistemul social al furnicilor reprezintă o țintă atractivă pentru mulți paraziți datorită abundenței mari ale potențialelor organisme gazdă și al stabilității spațiale a cuiburilor (Buschinger 2009; Boomsma și colab. 2014). Un sistem polidomial este alcătuit dintr-un număr mare de cuiburi conectate printr-un flux permanent de lucrătoare și informații, care ar putea promova dispersia paraziților între cuiburile componente. Paraziții pot reduce dramatic fitnessul gazdei, și ca urmare gazdele dezvoltă mecanisme de protecție și adaptări comportamentale care reduc riscul infecțiilor sau minimalizează scăderea fitnessului indusă de paraziți. În plus față de mecanismele de apărare al sistemului imunitar, utilizarea metaboliților de plante este eficientă în multe cazuri împotriva patogenilor. Este cunoscut faptul că în cazul

speciilor de furnici roșii de pădure, construcția mușuroaielor complexe este asociată cu încorporarea materialului vegetal cu efect antimicrobial, care provine de la brazi, și care reduce înmulțirea microbilor, crescând astfel șansa de supraviețuire a indivizilor infectați (Christe și colab. 2003; Chapuisat și colab. 2007; Castella și colab. 2008; Simone și colab. 2009; Simone-Finstrom și Spivak 2010; Brüttsch și Chapuisat 2014).

În cadrul tezei am analizat caracteristicile mușuroaielor de *F. exsecta*, care conțin material vegetal, dacă oare aceste părți vegetale au efect antimicrobial, așa cum se cunoaște la numeroase specii de păsări și mamifere. Studiul nostru a avut un rezultat negativ clar. Materialul vegetal al mușuroaielor de *F. exsecta* nu are nici un efect antimicrobial negativ asupra microorganismelor din sol (Fig. 8). Pe de altă parte, materialul cuibului este heterogen, fapt care ar putea explica variația mare a datelor și lipsa unor tendințe clare.

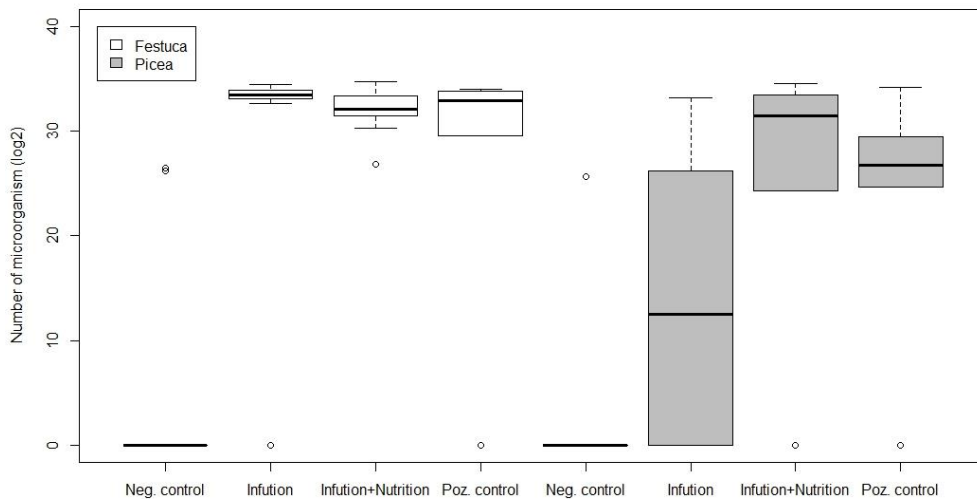


Fig. 8. Numărul coloniilor de microorganisme rezultat din tratamente diferite din cele două tipuri de mușuroaie (cu părți de *Festuca* și cu ace de *Picea abies*) din toamnă.

4.5 Un mecanism simplu defensiv care ține închis cutia Pandorei într-un sistem polidomial de furnici parazitat de o ciupercă letală

Ciuperca endoparazitică letală *Pandora myrmecophaga* a fost semnalată pentru țară pentru prima dată de noi, fiind găsită chiar în sistemul polidomial al speciei *Formica exsecta*. Ciuperca manipulează gazda astfel omorând acesta pe un fir de iarbă lângă mușuroi, astfel încât își poate asigura dispersia eficientă în cadrul supercoloniei. Pe baza acest mecanism eficient de transmitere, am aștepta la o prevalență considerabilă a ciupercii într-un sistem hipersocial parazitat. Marikovsky (1962) a formulat anecdotic o ipoteză bazată pe observațiile lui de teren privind existența unei strategii comportamentale simple de apărare, iar noi am testat această ipoteză: lucrătoarele îndepărtează cadavrele furnicilor ca potențiale surse de infecție, reducând astfel șansele de dispersie a sporelor.

Într-adevăr, pe baza experimentelor efectuate furnicile strâng foarte rapid cadavrele descoperite (Fig. 9). Cuiburile mai mari, care au fost mai active, au reacționat în general mai prompt. Rezultatul acestei strategii de combatere eficiente este prevenirea dezvoltării conidiilor, pentru care ciuperca are nevoie de cel puțin 2-4 zile în condiții naturale (Marikovsky 1962; pers. obs. 2008), dar în condiții favorabile, cu temperatură și umiditate ridicată sporii se pot dezvolta după o zi (pers. obs.). Generalitatea acestei strategii profilactice este foarte importantă, deoarece mecanismele specifice de apărare sunt de obicei costisitoare de menținut.

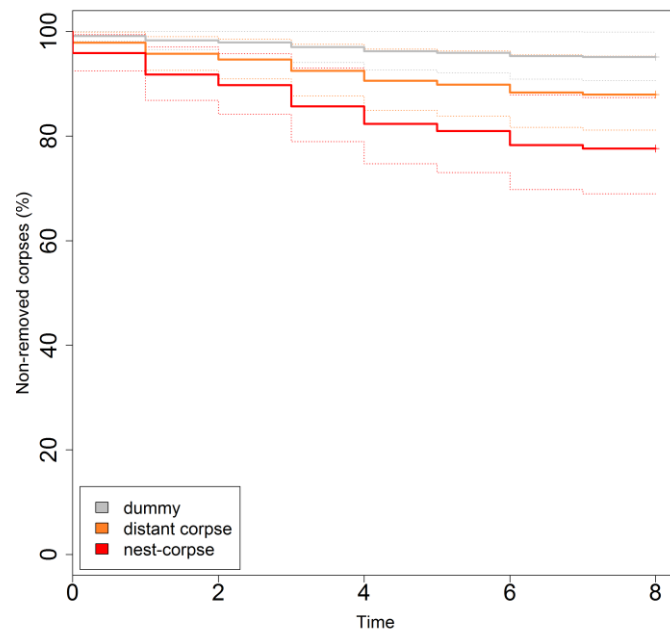


Fig. 9. Funcții estimate de regresie Cox pe baza timpului decurs până la descoperirea și strângerea diferitelor tipuri de cadavre cu interval de confidență de 95%.

4.6 Polenul ca sursă alternativă de hrană pentru specii de furnici subdominante în condiții suboptime în sisteme polidomiale de *F. exsecta* și *F. polyctena*

Furnicile fiind distribuite pe tot suprafața Pământului (cu excepția polurilor și a câteva insule) au potențialul de a influența plantele atât într-un mod benefic cât și în mod antagonistic. Astfel furnicile contribuie în mod decisiv la dispersia unei game largi de specii de plante (mirmecocorie), dar în același timp ele ar putea avea un impact negativ serios asupra plantelor, în special cu privire la procesul de polenizare prin efectul negativ al secrețiilor antimicrobiale (de ex. glanda metapleurale) (Ashman and King 2005). Pentru a se apăra de acest efect negativ, multe specii de plante au dezvoltat caracteristici prin care alungă furnicile. Prin urmare, în ciuda omnivoriei furnicilor, polenul este foarte rar întâlnit în dieta acestor insecte (Czechowski și colab. 2011; Cembrowski și colab. 2015). Am formulat ipoteza că lipsa de resurse cauzată de presiunea competitivă extremă a speciilor de furnici polidomiale teritoriale ar putea determina speciile subdominante să utilizeze resurse care în mod normal nu sunt utilizate, precum polenul. Două sisteme supercoloniale, unul de *Formica exsecta* și unul de *F. polyctena* au oferit condiții de teren adecvat pentru a testa această ipoteză.

Am examinat efectul sistemelor polidomiale de *F. exsecta* (în România) și de *F. polyctena* (în Polonia), care se află la vârful ierarhiei competitive (Cherix 1980; Pisarski 1982; Erős și colab. 2009), asupra strategiilor de căutare a hranei în cazul speciilor subdominante, în special la utilizarea de polen ca și sursă suboptimală de hrană de către acestea. Cercetări anterioare au relevat în mai multe cazuri că speciile submisive se adaptează la prezența unei specii dominante prin schimbarea strategiei de căutare a hranei, de ex. selecția unor surse de hrană mai puțin profitabile (Savolainen and Vepsäläinen 1988; 1989; Savolainen 1991; Vepsäläinen and Pisarski 1982; Markó and Czechowski 2012; Czechowski și colab. 2013; Markó și colab. 2013). O astfel de sursă alternativă este și polenul, care are o valoare nutritivă ridicată (Roulston and Cane 2000), dar pe care furnicile îl evită adesea foarte posibil datorită substanțelor repelente produse de plante (Willmer and Stone 1997; Ghazoul 2001; Raine și colab. 2002; Nicklen and Wagner 2006; Wagner and Kay 2002; Junker și colab. 2007; Junker and Blüthgen 2008; Willmer și colab. 2009). Rezultatele noastre arată că într-adevăr, pe teritoriile ambelor supercolonii, speciile submisive precum *Myrmica* spp. au tendința de a consuma polen, care este în general evitat sau măcar semnificativ mai puțin utilizat de către dominanți (Fig. 10-11). Pe teritoriul *F. exsecta* s-au înregistrat alte specii submisive care consumă polen, precum *F. cunicularia*, *F. fusca*, și *M. schencki*, în timp ce pe teritoriul *F. polyctena*, s-au observat indivizi de *Temnothorax* spp. pe lângă cei de *Myrmica* spp.

Am observat recrutare la polen (chiar) și de către furnicile submisive: *Myrmica scabrinodis* pe teritoriul *F. exsecta* și *Myrmica* spp. pe teritoriul *F. polyctena*. Atunci când un căutător descoperă o sursă de hrană de bună calitate, se întoarce la cuib lăsând un traseu de feromoni și recrutează alte lucrătoare din cuib, care urmează descoperitorul pe traseul de feromoni lăsat anterior (Beckers și colab. 1990). În acest mod, colonia este capabilă de a exploata surse de hrane mult mai rapid și mai eficient (vezi Beckers și colab. 2009, Czaczkes și colab. 2015). Observațiile noastre, așadar, confirmă de asemenea faptul că polenul poate fi o sursă de hrană atrăgătoare în anumite condiții.

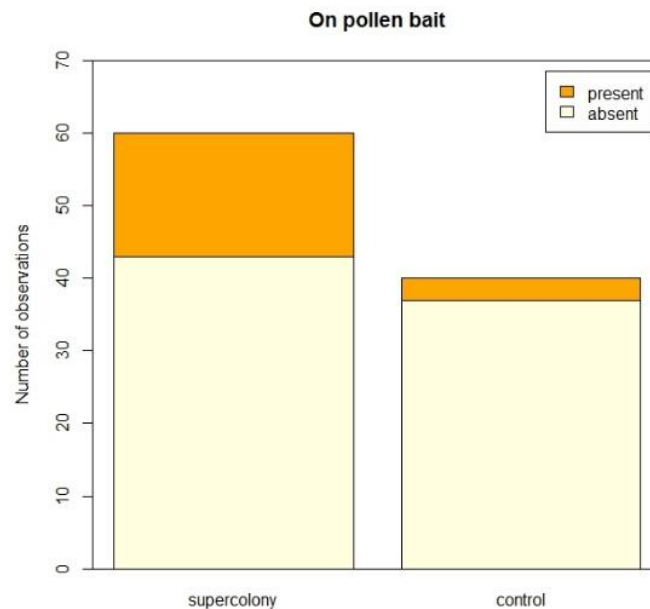


Fig. 10. Prezența furnicilor pe momeli de polen pe teritoriul supercoloniei de *F. exsecta* și pe situl control.

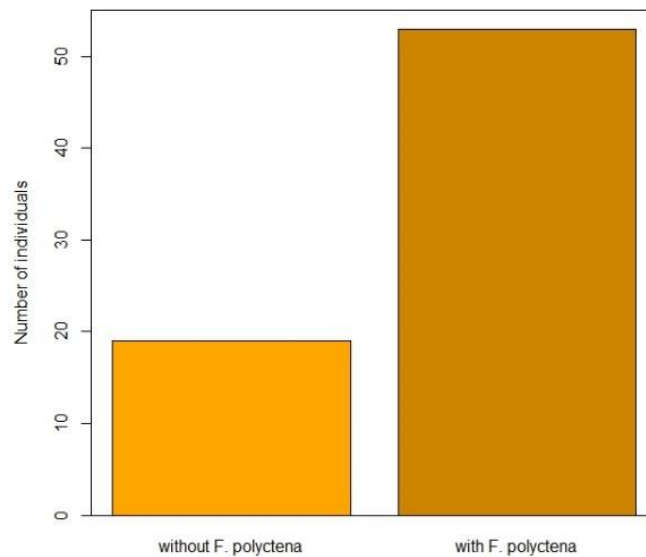


Fig. 11. Numărul indivizilor de *Myrmica* spp. observați la polen în zone neocupate și în zone ocupate de către *F. polycтена*.

În studiul de față am demonstrat faptul că, prin urmar, consumul de polen de către furnici poate fi mult mai frecvent decât se credea inițial. În circumstanțe suboptimale furnicile pot exploata și această resursă. În habitate mai sărace speciile submisive s-au folosit mai mult de polen ca și sursă alternativă. Astfel că polenul constituie o sursă de hrană importantă într-un habitat, unde competiția este mai acerbă. Trebuie subliniat de asemenea importanța agenților repelenți produși de către plante, dat fiind faptul că pe baza rezultatelor noastre obținute se poate formula ipoteza că în lipsa acestor agenți repelenți, furnicile ar putea recurge mult mai ușor la utilizarea acestei surse de hrană alternativă.

4.7 Un factor de amenințare naturală pentru supercolonii: ursul brun carpatic (*Ursus arctos*)

Importanța furnicilor ca și sursă de hrană pentru urși este bine cunoscută (Boltunov 1993; Bojarska și colab. 2012). Deoarece un sistem polidomial cu o densitate de cuiburi extern de ridicată, precum supercolonia de *F. exsecta* ar putea constitui o sursă de hrană stabilă, și pentru că regiunea în care se află această supercolonie este cunoscută pentru populația numeroasă de urși bruni, se poate formula ipoteza că urșii s-ar folosi de această supercolonie ca și sursă de hrană. Am propus să evaluăm potențialul impact al urșilor bruni asupra supercoloniei prin realizarea unui recensământ al cuiburilor atacate în cadrul supercoloniei.

Dintre cuiburile de *F. exsecta* examinate 916 (56 %) mușuroaie au fost vizibil atacate de către urși (Fig. 12). Proporția mușuroaielor atacate este mare în comparație cu datele disponibile pentru *F. exsecta* (56% vs. 0-2% după Atanassov 1983 în Swenson și colab. 1999).

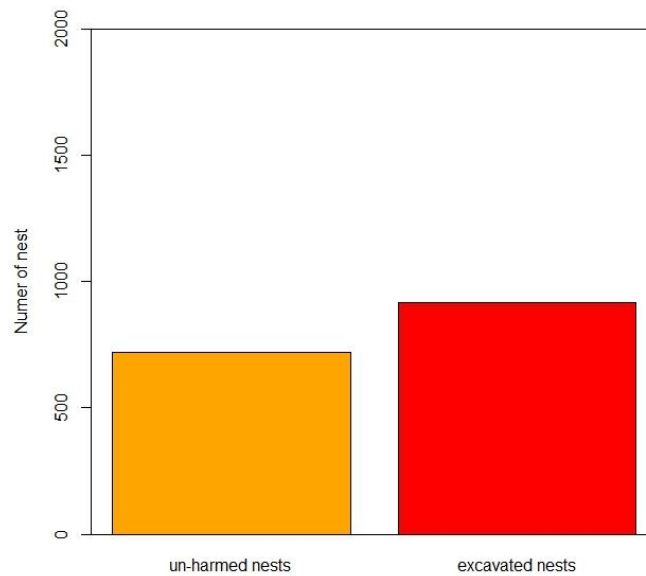


Fig. 12. Numărul cuiburilor neatacate și excavate de urși în cadrul supercoloniei.

Prin urmare, supercoloniile de *F. exsecta* pot constitui o sursă de hrană importantă pentru urșii bruni din zonă. Nu este clar însă dacă atacurile urșilor ar putea fi fatale pe termen lung pentru supercolonie. Supercoloniile ar putea chiar beneficia de vizitele regulate ale urșilor, prin faptul că aceste vizite duc la distrugerea arbuștilor și puiștilor care, dacă ar crește ar putea rezulta în împădurirea zonei respective, care ar duce la dispariția speciei *F. exsecta* (Seifert 2000).

5 Concluzii

Rezultatele noastre au implicații importante în ceea ce privește înțelegerea naturii supercolonialității la furnici.

- Cea mai studiată supercolonie de către noi - *F. exsecta* este de departe cel mai mare sistem polidomial cunoscut din Europa nu doar pentru această specie ci, cel mai probabil, pentru toate speciile teritoriale de *Formica*.
- Populația de *F. exsecta* prezentată în cadrul acestui studiu pare a fi extrem de sănătoasă și stabilă datorită densității și numărului crescut de cuiburi, datorat pe de altă parte stabilității sursei de hrană, precum coloniilor de afide.
- Sistemele polidomiale de *F. exsecta* se dezvoltă în arii pășunate, deschise, cu acoperire scăzută de arbuști cu înălțime mică. Pășunatul tradițional controlează înălțimea și extinderea arbuștilor, prevenind împădurirea care oferă condiții necorespunzătoare speciei *F. exsecta*. Așadar pășunatul cu bovine este într-o oarecare măsură benefic pentru supercoloniile de *F. exsecta*. Pășunatul excesiv poate însă reprezenta o amenințare majoră pentru această specie. Bovinele reduc acoperirea cu vegetație prin călcare și totodată previn dezvoltarea cuiburilor distrugând mușuroaiele incipiente. Caracteristicile (nr. de cuiburi, densitatea și mărimea acestora) sistemului polidomial studiat sunt unice în Europa, arătând condiții de habitat optime pentru *F. exsecta*.
- Lipsa de diferență semnificativă în cazul investigațiilor de recunoaștere prin antenare dintre indivizii provenind din cuiburi diferite poate fi cauzat de diferențele mici în mirosul de colonie. Rezultatele noastre arată ca sistemul studiat într-adevăr funcționează ca o supercolonie, deoarece există o acceptare reciprocă dintre furnicile care provin din diferite părți ale aceluiași sistem. Mai mult ca atât furnicile sunt tolerante chiar și față de lucrătoare din diferite sisteme ale aceleiași populații. Rezultatele noastre sunt sprijinite și de lipsa agresiunii față de celălalt, dar și de un nivel ridicat de agresivitate față de rivali cum ar fi *F. sanguinea*.
- Ciuperca endoparazitică letală *Pandora myrmecophaga* a fost semnalată pentru prima dată de către noi din sistemul polidomial al speciei *F. exsecta*. Am testat ipoteza conform căreia o strategie simplă de apărare ține ciuperca la o prevalență scăzută: lucrătoarele îndepărtează cadavrele furnicilor ca potențiale surse de infecție, reducând astfel șansele de dispersie a sporelor. Rezultatul acestei reacții eficiente este prevenirea dezvoltării conidiilor. Generalitatea acestei strategii profilactice este foarte importantă, deoarece mecanismele specifice de apărare sunt de obicei costisitoare.
- Consumul de polen de către furnici poate fi mult mai frecvent decât se credea inițial. În circumstanțe suboptimale furnicile pot exploata și această resursă. În zonele dominate de insecte teritoriale, precum speciile supercoloniale ca *F. exsecta* și *F. polyctena*, speciile submisive precum *Myrmica* spp., *Temnothorax* spp. și *Serviformica* spp. au utilizat mai frecvent polenul ca și sursă de hrană alternativă. Prin urmare polenul reprezintă o sursă importantă de hrană în habitate unde competiția pentru hrană este acerbă.
- Supercolonia de *F. exsecta* poate constitui o sursă de hrană importantă pentru urșii bruni din zonă. Nu este însă clar dacă atacurile urșilor pot fi fatale pe termen lung pentru supercolonii. În mod bizar acestea ar putea beneficia de vizitele regulate ale urșilor, prin faptul că aceste vizite duc la distrugerea arbuștilor și puiștilor care, dacă s-ar matura ar duce la împădurirea zonei și ar crea condiții suboptimale pentru *F. exsecta*.

- Modificările recente în agricultura din România au dus la scăderea drastică a efectivelor de bovine, la abandonarea pășunatului (extensiv) și al cositului tradițional, și la apariția incendiilor ilegale. Toate aceste procese ar putea afecta mărimea și densitatea cuiburilor de *F. exsecta*, iar pe termen lung ar putea pune în pericol supraviețuirea acestei populații unice. Astfel, numai implementarea unui plan de management adecvat ar putea ajuta supraviețuirea acestui sistem social unic.

6 Bibliografie selectivă

- Anderson C, McShea DW (2001) Intermediate-level parts in insect societies: adaptive structures that ants build away from the nest. *Insectes Sociaux* 48: 291–301.
- Ashman T, King EA (2005) Are flower-visiting ants mutualists or antagonists? A study in a gynodioecious wild strawberry. *American Journal of Botany* 92: 891–895.
- Astruc C, Malosse C, Errard C (2001) Lack of intraspecific aggression in the ant *Tetramorium bicarinatum*: A chemical hypothesis. *Journal of chemical ecology* 27(6): 1229–1248.
- Atanassov N (1983) Der Einfluß von Braunbären (*Ursus arctos* L.) auf die Nester von Waldameisen der Gattung *Formica* in Bulgarien. *Waldhygiene* 15: 7–14. (in Swenson et al 1999).
- Ballantyne G, Willmer P (2012) Nectar theft and floral ant-repellence: a link between nectar volume and ant-repellent traits. *PloS one* 7(8): e43869.
- Banschbach VS, Herbers JM (1996) Complex colony structure in social insects. *Evolution* 50: 285–307.
- Beattie AJ, Turnbull CL, Hough T, Knox RB (1986) Antibiotic production: a possible function for the metapleural glands of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 79(3): 448–450.
- Beckers R, Deneubourg JL, Goss S, Pasteels JM (1990) Collective decision making through food recruitment. *Insectes sociaux* 37(3): 258–267.
- Beye M, Neumann P, Moritz RFA (1997) Nestmate recognition and the genetic gestalt in the mound-building ant *Formica polyctena*. *Insectes Sociaux* 44: 49–58.
- Bliss P, Katzerke A, Neumann P (2006) The role of molehills and grasses for filial nest founding in the wood ant *Formica exsecta* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 47(3): 903–913.
- Boer P (2008) Observations of summit disease in *Formica rufa* Linnaeus, 1761 (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 11: 63–66.
- Bojarska K, Selva N (2012) Spatial patterns in brown bear *Ursus arctos* diet: the role of geographical and environmental factors. *Mammal Review* 42(2): 120–143.
- Boltunov (1993) Brown bear diet in south Russian mountains. In *Bears of Russian and adjacent countries — state of populations*. [In Russian with English summary.] Vol. 1. Edited by I.E. Chestin and S.M. Uspensky. Argus, Moscow. pp. 16–22. (in Swenson et al 1999).
- Bönsel A (2007) Nest turnover in a colony of *Formica pressilabris* Nylander, 1846 as related to habitat quality (Hymenoptera: Formicidae). *Opuscula zoologica fluminensia* 222: 1–12.
- Boomsma JJ, Jensen AB, Meyling NV, Eilenberg J (2014) Evolutionary interaction networks of insect pathogenic fungi. *Annual review of entomology* 59: 467–485.
- Boomsma JJ, van Loon AJ (1982) Structure and diversity of ant communities in successive coastal dune valleys. *The Journal of Animal Ecology* 51: 957–974.
- Boulay R, Hefetz A, Soroker V, Lenoir A (2000) *Camponotus fellah* colony integration: worker individuality necessitates frequent hydrocarbons exchanges. *Animal Behaviour* 59: 1127–33.
- Brütsch T, Chapuisat M (2014) Wood ants protect their brood with tree resin. *Animal Behaviour* 93: 157–161.
- Buczowski G, Bennett GW (2006) Dispersed central-place foraging in the polydomous odorous house ant, *Tapinoma sessile* as revealed by a protein marker. *Insectes Sociaux* 53: 282–290.
- Buschinger A (2009) Social parasitism among ants: a review (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 12: 219–235.
- Cao TT (2013) High social density increases foraging and scouting rates and induces polydomy in *Temnothorax* ants. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 67: 1799–1807.
- Castella G, Chapuisat M, Christe P (2008) Prophylaxis with resin in wood ants. *Animal Behaviour* 75(4):1591–1596.
- Cembrowski AR, Reurink G, Hernandez LA, Sanders JG, Youngerman E, Frederickson ME (2015) Sporadic pollen consumption among tropical ants. *Insectes Sociaux*, 1–4.
- Cerdá X, Dahbi A, Retana J (2002) Spatial patterns, temporal variability, and the role of multi-nest colonies in a monogynous Spanish desert ant. *Ecol. Entomol.* 27: 7–15.
- Cerdá X, Retana, J (1998) Interference interactions and nest usurpation between two subordinate ant species. *Oecologia* 113(4): 577–583.
- Chapuisat M, Keller L (1999) Extended family structure in the ant *Formica paralugubris*: the role of the breeding system. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 46: 405–412.
- Chapuisat M, Oppliger A, Magliano P, Christe P (2007) Wood ants use resin to protect themselves against pathogens. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*: 274(1621): 2013–2017.
- Cherix D (1980) Note préliminaire sur la structure, la phénologie et le régime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. *Insectes Sociaux* 27: 226–236.

- Cherix D, Bourne JD. 1980. A field study on a super-colony of the red wood ants *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory arthropods (spiders, harvestmen and ants). *Revue Suisse de Zoologie* 87: 955–973.
- Christe P, Oppliger A, Bancala F, Castella G, Chapuisat M (2003) Evidence for collective medication in ants. *Ecology Letters* 6(1): 19–22.
- Chudzicka E (1982) Les échanges d'ouvrières dans les colonies polycaliques de *Formica* (Coptoformica) *exsecta* Nyl. (In: Structure et organisation des sociétés de fourmis de l'espèce *Formica* (Coptoformica) *exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae), Ed. B. Pisarski. *Memorab. Zool.* 38: 239–260.
- Clark L (1991) The nest protection hypothesis: the adaptive use of plant secondary compounds by *European starlings*. *Bird–parasite interactions: ecology, evolution and behaviour*. Oxford University Press, Oxford, 205–221.
- Csata E, Markó B, Erős K, Gál Cs, Szász-Len AM, Czekes Zs (2012): Outstations as stable meeting points for workers from different nests in a polydomous nest system of *Formica exsecta* NYL. (Hymenoptera: Formicidae). *Polish Journal of Ecology* 60(1): 177–186.
- Czaczkas TJ, Grüter C, Ratnieks FL (2015) Trail Pheromones: An Integrative View of Their Role in Social Insect Colony Organization. *Annual review of entomology* 60: 581–599.
- Czechowski W (1990) Intraspecific conflict in *Formica exsecta* Nylander (Hymenoptera: Formicidae) *Memorabilia Zoologica* 44: 71–81.
- Czechowski W, Markó B, Erős K, Csata E (2011): Pollenivory in ants (Hymenoptera: Formicidae) – much more common than it was thought. *Annales Zoologici* 61(3): 519–525.
- Czechowski W, Markó B, Radchenko A, Ślipiński P (2013) Long-term partitioning of space between two territorial species of ants (Hymenoptera: Formicidae) and their effect on subordinate species. *European Journal of Entomology* 110(2): 327–337.
- Czechowski W, Vepsäläinen K (2009) Territory size of wood ants (Hymenoptera: Formicidae): a search for limits of existence of *Formica polyctena* Först., an inherently polygynic and polycalic species. *Annales Zoologici* 59(2): 179–187.
- Davidson D W (1997) The role of resource imbalances in the evolutionary ecology of tropical arboreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society* 61: 153–181.
- Debout G, Schatz B, Elias M, McKey D (2007) Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. *Biological Journal of the Linnean Society* 90: 319–348.
- Droual R (1984) Anti-predator behaviour in the ant *Pheidole desertorum*: The importance of multiple nests. *Animal Behaviour* 32: 1054–1058.
- Elmork K, Unander S (1998) Brown bear use of ant mounds in Scandinavia. *Ursus* 10: 269–274.
- Ellis S, Franks DW, Robinson EJ (2014) Resource redistribution in polydomous ant nest networks: local or global? *Behavioral Ecology* 25(5): 1183–1191.
- Erős K, Markó B, Gál Cs, Czekes Zs, Csata E (2009): Sharing versus monopolizing: distribution of aphid sources among nests within a *Formica exsecta* Nyl. (Hymenoptera: Formicidae) supercolony. *Israel Journal of Entomology* 39: 105–127.
- Ghazoul J (2001) Can floral repellents pre-empt potential ant–plant conflicts? *Ecol. Lett.* , 4: 295–299.
- Giraud T, Pedersen JS, Keller L (2002) Evolution of supercolonies: the Argentine ants of southern Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 6075–6079.
- Goropashnaya AV, Fedorov VB, Seifert B, Pamilo P (2007) Phylogeography and population structure in the ant *Formica exsecta* (Hymenoptera, Formicidae) across Eurasia as reflected by mitochondrial DNA variation and microsatellites. *Annales Zoologici Fennici* 44: 462–474.
- Gyllenstrand N, Seppä P (2003) Conservation genetics of the wood ant, *Formica lugubris*, in a fragmented landscape. *Molecular Ecology* 12(11): 2931–2940.
- Higashi S (1979) Polygyny, nest budding and internest mixture of individuals in *Formica* (Serviformica) *japonica* Motschulsky at Ishikari shore. *Kontyū* 47: 381–389.
- Hölldobler B, Lumsden CJ (1980) Territorial strategies in ants. *Science* 210(4471): 732–739.
- Hölldobler B, Wilson (1990) *The ants*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA, 732 pp.
- Holway D, Case T (2000) Mechanisms of dispersed central-place foraging in polydomous colonies of the Argentine ant. *Animal Behaviour* 59: 433–441.
- Holway DA (1999) Competitive mechanism underlying the displacement of native ants by the invasive Argentine ant. *Ecology* 80: 238–251.
- Holway DA, Suarez AV, Case TJ (1998) Loss of intraspecific aggression in the success of a widespread invasive social insect. *Science* 282: 949–952.
- Holzer B, Chapuisat M, Kremer N, Finet C, Keller L (2006) Unicoloniality, recognition and genetic differentiation in a native *Formica* ant. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 2031–2039.
- Huffman MA (2003). Animal self-medication and ethno-medicine: exploration and exploitation of the medicinal properties of plants. *Proceedings of the Nutrition Society* 62(2): 371–381.

- Junker RR, Blüthgen N (2008) Floral scents repel potentially nectar-thieving ants. *Evolutionary Ecology Research* 10: 295–308.
- Junker RR, Chung AYC, Blüthgen N (2007) Interaction between flowers, ants and pollinators: additional evidence for floral repellence against ants. *Ecological Research* 22: 665–670.
- Kiss K, Kóbori OT (2011) Low intraspecific aggression among polydomous colonies of *Formica exsecta* (Hymenoptera: Formicidae). *Entomologica romanica* 16: 27–32.
- Kümmerli R, Keller L (2007) Contrasting population genetic structure for workers and queens in the putatively unicolonial ant *Formica exsecta*. *Molecular Ecology* 16: 4493–4503.
- Lahav S, Soroker V, Hefetz A, Vander Meer RK (1999) Direct behavioral evidence for hydrocarbons as ant recognition discriminators. *Naturwissenschaften* 86: 246–249.
- Lenoir A, Fresneau D, Errard C, Hefetz A (1999) Individuality and colonial identity in ants: the emergence of the social representation concept. In: Detrain C, Deneubourg J-L, Pasteels JM (eds). *Information Processing in Social Insects*, Berlin, pp. 219–237.
- Liautard C, Keller L (2001) Restricted effective queen dispersal at a microgeographic scale in polygynous populations of the ant *Formica exsecta*. *Evolution* 55: 2484–2492.
- Marikovsky PI (1962) On some features of behavior of the ants *Formica rufa* L. infected with fungous disease. *Insectes Sociaux* 9(2): 173–179.
- Markó B, Czechowski W (2012) Space use, foraging success and competitive relationships in *Formica cinerea* (Hymenoptera Formicidae) on sand dunes in southern Finland, *Ethology Ecology and Evolution* 24:(2) 149–164.
- Markó B, Czechowski W, Radchenko A (2013) Combining competition with predation: drastic effect of *Lasius fuliginosus* (Latr.) on subordinate ant species at the northern limit of its distribution. In *Annales Zoologici* 63(1): 107–111.
- Markó B, Czeker Zs, Erős K, Csata E, Szasz-Len AM (2012) The largest polydomous system of *Formica* ants (Hymenoptera: Formicidae) in Europe discovered thus far in Romania. *North-Western Journal of Zoology* 8(2): 287–291.
- Martin SJ, Helanterä H, Kiss K, Lee YR, Drijfhout FP (2009) Polygyny reduces rather than increases nestmate discrimination cue diversity in *Formica exsecta* ants. *Insectes Sociaux* 56(4): 375–383.
- Mateo JM (2004) Recognition systems and biological organization: The perception component of social recognition. *Annales Zoologici Fennici* 41: 729–745.
- McIver JD (1991) Dispersed central place foraging in Australian meat ants. *Insectes Sociaux* 38(2): 129–137.
- Nicklen EF, Wagner D (2006) Conflict resolution in an ant–plant interaction: *Acacia constricta* traits reduce ant costs to reproduction. *Oecologia* 148(1): 81–87.
- Pamilo P (1991) Evolution of colony characteristics in social insects. I. Sex allocation. *The American Naturalist* 137(1): 83–107.
- Petráková L, Schläghamerský J (2011) Interactions between *Liometopum microcephalum* (Formicidae) and other dominant ant species of sympatric occurrence. *Community Ecology* 12(1): 9–17.
- Pfeiffer M, Linsenmair KE (1998) Polydomy and the organization of foraging in a colony of the Malaysian giant ant *Camponotus gigas* (Hymenoptera, Formicidae). *Oecologia* 117: 579–590.
- Pfeiffer M, Linsenmair KE (2001) Territoriality in the Malaysian giant ant *Camponotus gigas* (Hymenoptera/Formicidae). *Journal of Ethology* 19: 75–85.
- Pisarski B (1982) Territoires et territorialisme de *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. *Memorabilia Zoologica* 38: 163–203.
- Raine NE, Willmer PG, Stone GN (2002) Spatial structuring and floral avoidance behaviour prevent antpollinator conflict in a Mexican ant-acacia. *Ecology* 83: 3086–3096.
- Reeve HK (1989) The evolution of conspecific acceptance thresholds. *American Naturalist* 133: 407–435.
- Robinson EJ (2014) Polydomy: the organisation and adaptive function of complex nest systems in ants. *Current Opinion in Insect Science* 5: 37–43.
- Rosengren R, Pamilo P (1983) The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Entomologica Fennica* 42: 65–77.
- Rosengren, R. Pamilo P (1986) Sex ratio strategy as related to queen number, dispersal behaviour and habitat quality in *Formica* ants (Hymenoptera, Formicidae). *Entomologia generalis* 11: 139–151.
- Ross KG, Keller L (1995) Ecology and evolution of social organization: insights from fire ants and other highly eusocial insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 631–656.
- Roulston TH, Cane JH (2000) Pollen nutritional content and digestibility for animals. *Plant Systematics and Evolution* 222: 187–209.
- Roy HE, Steinkraus DC, Eilenberg J, Hajek AE, Pell JK (2006) Bizarre interactions and endgames: Entomopathogenic fungi and their arthropod hosts. *Annual Review of Entomology* 51: 331–357.
- Savolainen R (1991) Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 1–7.

- Savolainen R, Vepsäläinen K (1988) A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos* 51: 135–155.
- Savolainen R, Vepsäläinen K (1989) Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos* 56: 3–16.
- Schmid-Hempel P (1995) Parasites and social insects. *Apidologie*, Springer Verlag (Germany) 26(3): 255–271.
- Seifert B (2000) A taxonomic revision of the ant subgenus *Coptoformica* Mueller, 1923 (Hymenoptera, Formicidae). *Zoosystema* 22: 517–568.
- Seifert B (2010) Intranidal mating, gyne polymorphism, polygyny, and supercolonicity as factors for sympatric and parapatric speciation in ants. *Ecological Entomology* 35: 33–40.
- Simone M, Evans JD, Spivak M (2009) Resin collection and social immunity in honey bees. *Evolution* 63(11): 3016–3022.
- Simone-Finstrom MD, Spivak M (2012) Increased resin collection after parasite challenge: a case of self-medication in honey bees. *PLoS One* 7(3): e34601.
- Skibińska E (1982) L'étude du phénomène de la monogynie et de la polygynie chez *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. In: Pisarski, B. (ed.). Structure et organisation des sociétés de fourmis de l'espèce *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica* 38: 67–111.
- Ślipiński P, Markó B, Rzeszowski K, Babik H, Czechowski W (2003) *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae) shapes local ant assemblages. *North-Western Journal of Zoology* 10(2): 404–412.
- Sorvari J (2009) Foraging distances and potentiality in forest pest insect control: an example with two candidate ants. *Myrmecological News* 12: 211–215.
- Steiner FM, Moder K, Stauffer C, Arthofer W, Buschinger A, Espadaler X, Christian E, Einfinger K, Lorbeer E, Schafellner C, Ayasse M, Crozier RH (2007) Abandoning aggression but maintaining self-nonspecific discrimination as a first stage in ant supercolony formation. *Current Biology* 17: 1903–1907.
- Traniello JFA, Levings SC (1986) Intra- and intercolony patterns of nest dispersion in the ant *Lasius neoniger*: correlations with territoriality and foraging ecology. *Oecologia (Berl.)* 69: 413–419.
- Tsutsui ND, Suarez AV, Holway DA, Case TJ (2000) Reduced genetic variation and the success of an invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(11): 5948–5953.
- Vepsäläinen K, Pisarski B (1982) Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici* 19: 327–335.
- Vepsäläinen K, Savolainen R (1994) Ant-aphid interaction and territorial dynamics of wood ants. In: Czechowski, W. (ed.). *Ants, fourmis, mrówki...* In Memory of Professor Dr. Bohdan Pisarski. *Memorabilia Zoologica* 48: 251–259.
- Wagner D, Kay A (2002) Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis. *Evolutionary Ecology Research* 4(2): 293–305.
- Wagner D, Tissot M, Cuevas W, Gordon DM (2000) Harvester ants utilize cuticular hydrocarbons in nestmate recognition. *Journal of Chemical Ecology* 26: 2245–2257.
- Werner P, Catzeflis F, Cherix D (1979) A propos du polycalisme chez *Formica (Coptoformica) exsecta* Nyl. (In: *Ecologie des Insectes Sociaux*, Ed. D. Cherix) – UIEIS Section française, Lausanne, Switzerland, pp. 115–126.
- Willmer PG, Nuttman CV, Raine NE, Stone GN, Patrick JG, Henson K, Stillman P, McIlroy L, Potts SG, Knudsen JT (2009) Floral volatiles controlling ant behaviour. *Functional Ecology* 23(5): 888–900.
- Willmer PG, Stone GN (1997) How aggressive ant-guards assist seed-set in *Acacia* flowers. *Nature* 388: 165–167.

7 Lista publicațiilor științifice ale candidatei apărute din tema tezei

- Erős K, Markó B, Rákossy L (2015) Simple defence mechanisms that keep Pandora's box closed in an ant nest system parasitized by a highly pathogenic fungus. PLoS One (submitted).
- Erős K, Markó B (2015) A peculiar natural disturbance factor for supercolonies: brown bears (*Ursus arctos*). Ursus (submitted)
- Erős K, Markó B, Szabó Á (2015) Pollen as alternative food source for subdominant ant species in suboptimal circumstances on the territories of polydomous *F. exsecta* (manuscript).
- Erős K, Markó B, Babik H, Ślipiński P, Czechowski W (2015) Pollen as alternative food source for subdominant ant species in suboptimal circumstances on the territories of polydomous *F. polyctena* (manuscript).
- Csata E, Czeker Zs, Erős K, Német E, Hughes M, Csösz S, Markó B (2013) Comprehensive survey of Romanian myrmecoparasitic fungi: new species, biology and distribution. North-Western Journal of Zoology 9 (1): 23-29. IF: 0,747
- Csata E, Markó B., Erős K, Gál Cs, Szász-Len A-M, Czeker Zs (2012) Outstations as stable meeting points for workers from different nests in a polydomous nest system of *Formica exsecta* NYL. (Hymenoptera: Formicidae). Polish Journal of Ecology 60(1): 177-186. IF: 0,506
- Markó B, Czeker Zs, Erős K, Csata E, Szász-Len A-M (2012) The largest known polydomous system of mound building *Formica* ants (Hymenoptera: Formicidae) in Europe. North-Western Journal of Zoology 8(2): 287-291. IF: 0,747
- Erős K, Csata E, Gál Cs, Czeker Zs, Szász-Len A-M, Szőke Zs, Maák I, Markó B (2011) Hangya-levéltetű-gazdanövény kapcsolatok egy egyedi szuperkoloniális rendszerben a vaslábi Fenékláp határában (Ant-aphid-host plant relationships in a unique polydomous system near the protected După Luncă area at Voşlobeni). In: Markó, B., Sárkány-Kiss, E. (ed.): A Gyergyói-medence: egy mozaikos táj természeti értékei. Presa Universitară Clujeană, Cluj-Napoca p. 244: 131-148 pp.
- Erős K, Markó B, Gál Cs, Czeker Zs, Csata E (2009) Sharing versus monopolizing: distribution of aphid sources among nests within a *Formica exsecta* Nyl. (Hymenoptera: Formicidae) supercolony. Israel Journal of Entomology 39: 105-127.

8 Alte publicații științifice ale candidatei

Maák I, Markó B, Erős K, Babik H, Ślipiński P, Czechowski W (2014) Cues or meaningless objects? Differential responses of the ant *Formica cinerea* to corpses of competitors and enslavers. *Animal Behaviour* 91: 53-59. *IF* 3,137

Erős K, Csata E (2014): A Borzonti Nyíres láp állapotfelmérése / Vegetation survey of the Mlaștina după Luncă and the Piemont of Borzont protected marshlands in Giurgeu Depression (Romania). - *Acta Scientiarum Transylvanica – Biologia*, 1: 77-97.

Czechowski W, Markó B, Erős K, Csata E (2011) Pollenivory in ants (Hymenoptera: Formicidae) – much more common than it was thought. *Annales Zoologici* 61(3): 519-525. *IF*: 0,482