



1949

**Az ektoparazita Laboulbeniales gombák és a hangyagazdáik
kapcsolata a Kárpát-medencében**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

a szerző neve: Báthori Ferenc
témavezető neve: Dr. Tartally András Szabolcs

DEBRECENI EGYETEM
Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2023

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Biodiverzitás programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Nyilatkozom arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Debrecen, 20.

.....
a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy Báthori Ferenc doktorjelölt 20...- 20.. . . között a fent megnevezett Doktori Iskola Biodiverzitás programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 20..

.....
a témavezető aláírása

Az ektoparazita Laboulbeniales gombák és a hangyagazdáik kapcsolata a Kárpát-medencében

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
a biológiai tudományágban

Írta: **Báthori Ferenc** okleveles Biológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál doktori iskolája
(Biodiverzitás Doktori program programja) keretében

Témavezető: Dr. Tartally András Szabolcs

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr.
tagok: Dr.
Dr.

A doktori szigorlat időpontja: 200...

Az értekezés bírálói:

Dr.
Dr.
Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.
tagok: Dr.
Dr.
Dr.
Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 200...

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	3.
1.1 Gazda-parazita interakciók az élővilágban	3.
1.2 A Laboulbeniales gombák rendje.....	4.
1.3 Miért fontos a Laboulbeniales gombák kutatása?	4.
1.4 A dolgozat célkitűzései	6.
I. fejezet	
2. A hangyaparazita Laboulbeniales gombák elterjedése	7.
2.1 A hangyaparazita Laboulbeniales gombák előfordulási adatai Európában és a Kárpát-medencében	7.
2.2 A <i>Laboulbenia camponoti</i> első adatai Ausztriából és Romániából	15.
2.2.1 Anyagok és módszerek.....	15.
2.2.2 Eredmények és diszkusszió	16.
2.3 A <i>Laboulbenia formicarum</i> feltételezett előfordulása Magyarországon	18.
2.3.1 Anyagok és módszerek.....	18.
2.3.2 Eredmények és diszkusszió	19.
2.4 A <i>Rickia lenoirii</i> mint új faj a Kárpát-medencében	20.
2.4.1 Anyagok és módszerek.....	20.
2.4.2 Eredmények és diszkusszió	21.
2.5 A <i>Rickia wasmannii</i> új gazdafaj és előfordulási adata egy online képtár vizsgálata alapján	22.
2.5.1 Anyagok és módszerek.....	22.
2.5.2 Eredmények és diszkusszió	24.
II. fejezet	
3. A <i>Rickia wasmannii</i> gomba hatása a <i>Myrmica scabrinodis</i> hangyafajra	27.
3.1 A hangyaparazita Laboulbeniales gombák hatása gazdaszervezeteikre.....	27.

3.2 A <i>Rickia wasmannii</i> gombafaj hatása a <i>M. scabrinodis</i> hangyafaj vízigényére és túlélésére.....	29.
3.2.1 Anyagok és módszerek.....	29.
3.2.2 Eredmények.....	34.
3.2.3 Diskusszió.....	38.
3.3 A <i>Rickia wasmannii</i> gombafaj hatása a <i>M. scabrinodis</i> hangyafaj agressziójára és bátorságára	41.
3.3.1 Anyagok és módszerek.....	41.
3.3.2 Eredmények.....	46.
3.3.3 Diskusszió.....	48.
4. Általános diszkusszió.....	51.
5. Összefoglalás	53.
6. Summary	54.
7. Köszönetnyilvánítás	56.
8. Irodalomjegyzék	57.
9. Függelékek	77.
10. Szószedet	85.
11. Publikációs tevékenység.....	86.

1. Bevezetés

1.1 Gazda-parazita interakciók az élővilágban

Környezetünkben igen gyakran megfigyelhető a különböző életformák szoros, rövidebb vagy hosszabb távú interakciója. Az ilyen jellegű, organizmusok közti kapcsolat egy formája a parazitizmus, mely az egyik leggyakoribb életmód az élővilágban ^[1]. A paraziták életmenetét tekintve ismerünk obligát és fakultatív fajokat, melyek élhetnek a gazdafaj szervezetében (endoparaziták) valamint annak kültakaróján (ektoparaziták), míg a mezoparaziták jellemzően a gazdaállat valamely testnyílásába hatolnak be és ott élnek tovább részben beágyazódva ^[2,3,4]. Az olyan fajok esetében, amik élelciklusuk során csak egy gazdát használnak közvetlen, míg ahol a parazita a végleges gazda előtt köztes gazdát használ közvetett parazitizmusról beszélünk ^[5,6]. A lehetséges gazdafajok tekintetében a paraziták lehetnek generalisták, melyek számos gazdafajt képesek parazitálni, vagy gazdaspecifikusak amikor a parazita csak néhány, vagy kizárólagosan egy gazdafajhoz kötődik ^[7,8]. Az életmód gyakoriságánál fogva megannyi taxont érint, így a gazdák és a paraziták közti kapcsolatok igen változatosak lehetnek, amelyek kihathatnak az egész ökoszisztémára ^[9]. Egy egy faj akár több különböző életmódot (pl. endo- és ektoparazita) folytató taxon által is parazitálva lehet, melyek mind eltérő, bár döntően negatív hatással lehetnek rá ^[10,11]. Az endoparazita fajokra általánosságban jellemző a komplex életmód, melynek során gyakran köztes gazdákat használnak és a gazdaszervezet fiziológiájának befolyásolásával akár komoly viselkedésbeli változásokat is képesek indukálni (pl. bizonyos húrférgék és gombák) ^[12,13], míg az ektoparaziták általában egyszerűbb életmenettel rendelkeznek és korlátozottabban képesek befolyásolni gazdáik viselkedését ^[8,14]. Talán ez lehet az oka, hogy bizonyos rovarokon élő ektoparaziták ilyen szempontból

kevésbé állnak a tudományos kutatások középpontjában, annak ellenére, hogy megannyi fajuk ismeretes és széles körben képesek parazitálni különböző taxonokat ^[1]. Az egyik ilyen obligát ektoparazita csoport a Laboulbeniales gombarend (a teljes taxonómiai fajnevek az 1. függelékben kerültek feltüntetésre), mely csak a múlt évtizedben kezdett újra a tudományos kutatások középpontjába kerülni.

1.2 A Laboulbeniales gombák rendje

Az ektoparazita Laboulbeniales gombarend fajai morfológiailag és életmódjukat tekintve is igen változatosak ^[15,16,17], melyek kutatása immár több mint 100 évre nyúlik vissza ^[18,19,20,21,22,23,24]. Annak ellenére, hogy a rend több mint 2300 faja a föld számos kontinensén megannyi ízeltlábú taxont parazitál ^[25,26], az elmúlt évtizedben megjelent tanulmányoktól eltekintve meglehetősen alulkutatott csoportról beszélhetünk. A mai napig alig több, mint 2200 tudományos publikáció jelent meg a Laboulbeniales renddel kapcsolatban (google tudós keresés eredménye alapján, dátum: 2023. szeptember 24.), mely még a csoportba sorolt fajok számát sem éri el. Habár az utóbbi években a Laboulbeniales gombákkal foglalkozó kutatók száma itthon és külföldön is egyaránt emelkedett, e csoportról még mindig meglehetősen hiányos ismeretekkel rendelkezünk ^[27,28,29,30,31].

1.3 Miért fontos a Laboulbeniales gombák kutatása?

A napjainkban világszerte tapasztalható nagymértékű biodiverzitás csökkenés szinte valamennyi ismert taxont érinti és globális problémát jelent ^[32,33]. Nem képeznek kivételt ez alól a Laboulbeniales gombák által parazitált ízeltlábú taxonok sem, melyek számos más fajjal állnak szoros kapcsolatban ^[25,26]. Hazánkban például a *Rickia wasmannii* gombafaj által parazitált *Myrmica scabrinodis* hangyafajnál fokozottan védett boglárkalepkék

Phengaris fajoknál fejlődnek. Ezekről a lepkékről ismert, hogy a szintén védett tárnics fajokra (*Gentiana* spp.) rakják petéiket [34,35]. Ráadásul e fajoknak számos egyéb parazitája is ismert. A *M. scabrinodis*-nak egy zengőlégy (*Microdon myrmicae*) és számos atka [36,37], vagy a védett *Phengaris* lepkehernyóknak az *Ichneumon eumerus* darázfaj [34]. A kiragadott példák alapján is belátható, hogy egyetlen faj (jelen esetben a Laboulbeniales rendbe tartozó *R. wasmannii*) számtalan másik, sokszor ritka és védett fajra lehet hatással, illetve állhat azokkal kapcsolatban. Éppen ezért fontos, hogy változó világunkban minél hamarabb és minél átfogóbb ismereteket szerezzünk ezen összetett gazda-parazita rendszerekről, eredményes jövőbeli védelmük érdekében.

1.4 A dolgozat célkitűzései

A kutatómunkám alapvető célja volt a Laboulbeniales rendbe tartozó, elsősorban hangyákat fertőző gombafajok elterjedésének és gazdafajaikra való hatásának vizsgálata.

Dolgozatom fontosabb célkitűzései a következők voltak:

I. Az Európában honos négy hangyaparazita Laboulbeniales gombafaj előfordulásának és gazdahasználatának feltérképezése a Magyar Természettudományi Múzeum Hártyásszárnyú (Hymenoptera) gyűjteményének és az AntWeb.org weboldal online elérhető képadatbázisának átvizsgálásával valamint terepi bejárásokkal, különös tekintettel a Kárpát-medencére.

II. A Kárpát-medencében széles körben elterjedt *Rickia wasmannii* gombafaj *Myrmica scabrinodis* hangyafajra gyakorolt hatásainak kísérletes vizsgálata, melynek során laboratóriumi körülmények között vizsgáltuk a gomba hatását a gazdafaj viselkedésére (agresszió, bátorság) és vízigényére, valamint túlélésére.

I. fejezet

2. A hangyaparazita Laboulbeniales gombák elterjedése

2.1 A hangyaparazita Laboulbeniales gombák előfordulási adatai Európában és a Kárpát-medencében

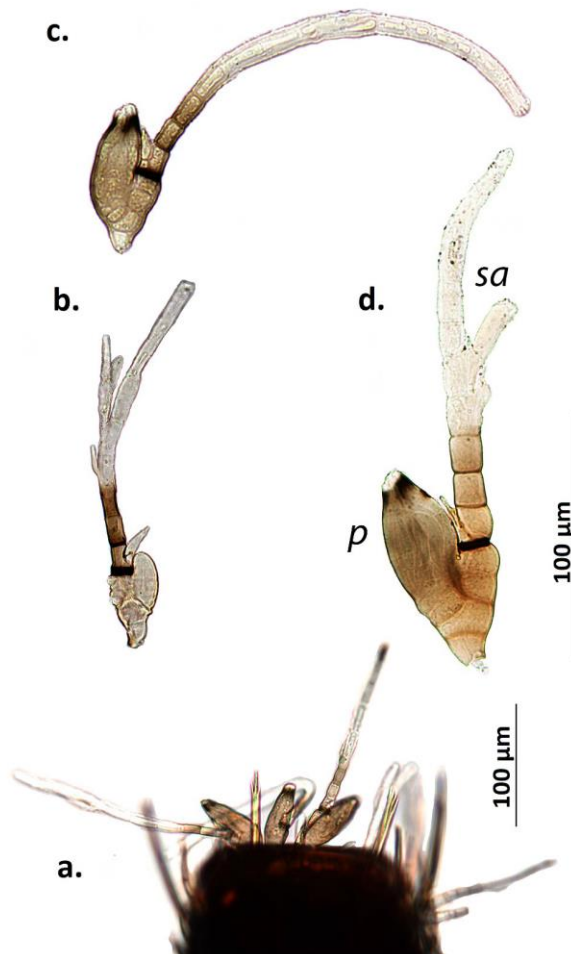
(A fejezet a publikációs tevékenységben megjelölt 1.-es, 3.-as, 5.-ös és 6.-os közleményeken alapul)

A Laboulbeniales gombák rendjébe tartozó több mint 2300 ektoparazita (a gazdafaj kültakaróján élősködő) faj közül jelen ismereteink szerint mindössze hat faj fordul elő hangyákon ^[38]. Ez a hat hangyaparazita faj a Palearktikus és Nearktikus (*Laboulbenia camponoti*, *Laboulbenia formicarum*, *Rickia lenoirii* és *R. wasmannii* ^[38,39,40,41,42]), az Orientális (*L. camponoti* ^[43]), az Afrotropikus (*L. camponoti* ^[44]), valamint a Neotropikus (*Dimorphomyces formicicola* és *Laboulbenia ecitonis*) biogeográfiai régiókból ismert ^[38,45]. Ezek közül négy (*L. formicarum*, *L. camponoti*, *R. lenoirii* és *R. wasmannii*) található meg a Palearktikus faunatarományban ^[38,46] (lásd még 2. Függelék). Mivel obligát ektoparaziták és spóráik átadása jellemzően direkt kontaktus útján történik ^[47,48], ezért előfordulásuk és terjedésük elsősorban a gazdafajaikhoz és azok parazitáihoz kötődik ^[27].

A *R. wasmannii*-val kapcsolatban már ismert, hogy az általa fertőzött *Myrmica* hangyafajok egyedein, illetve azok kolóniáiban megjelenő foratikus atkák négy családján (Acaridae, Histiostomatidae, Neopygmephoridae és Scutacaridae) valamint a kolóniában élő *M. myrmicae* zengőlégy lárváin is előfordul. Előbbiek esetében olykor akár igen magas fertőzöttségi arány is megfigyelhető, a vizsgált atkaegyedek akár 33%-a is fertőzött lehet *R. wasmannii* talluszokkal ^[27]. A hangyaparazita Laboulbeniales-ek egy másik fajáról (*L. ecitonis*) is ismert, hogy a hangyagazdán kívül a kolóniával

együttélő parazitákon (pl. *Sternocoelopsis auricomus* és *Ecitophya* bogarakon valamint az Uropodidae családba tartozó atkákon is megfigyelhető ^[49]. Ezek a taxonok mind szerepet játszhatnak a gombák, egyedek illetve kolóniák közti terjedésében.

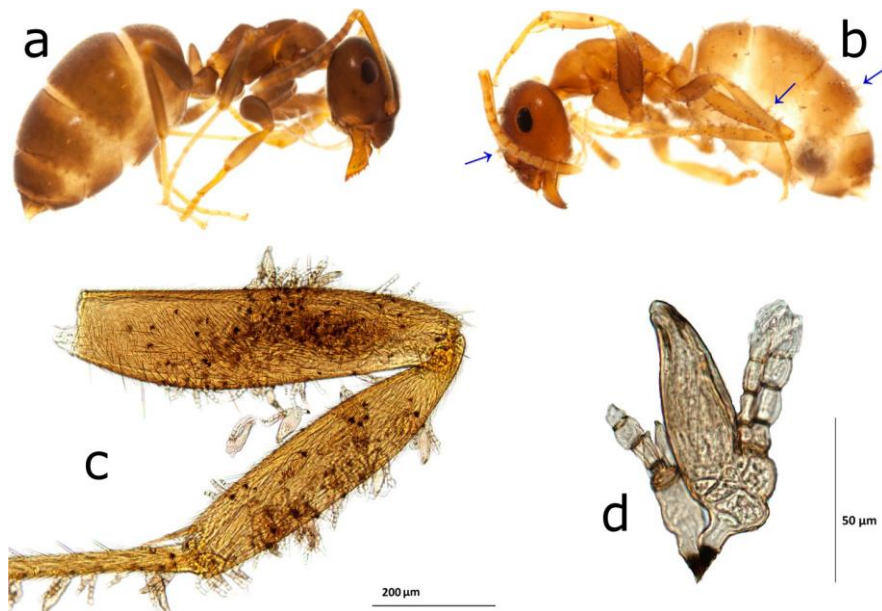
A *L. camponoti* 1963-ban történő leírása óta csupán nyolc országból lett kimutatva (India ^[43], Ausztria ^[50], Bulgária ^[51], Románia ^[50], Spanyolország ^[52,53], Törökország ^[40], Szenegál ^[44] valamint Olaszország ^[54]), és alig több mint két tucat előfordulási adattal rendelkezik ^[44]. Elterjedési területe igen nagynek tekinthető, hiszen Indiától Spanyolországig előfordul és Afrikában is rendelkezik egy előfordulási adattal ^[38,44]. Ennek ellenére csak kevés előfordulási adata ismert, mindössze néhány országból. Az eddig kimutatott gazdafajai kivétel nélkül a *Camponotus* nemzetségbe tartoznak, mely az egyik leginkább fajgazdag csoport a hangyák családjában (Formicidae) és az Antarktisz kivételével minden kontinensen elterjedt ^[55]. Jelenleg hat ismert (*C. aethiops*; *C. baldaccii*; *C. oasium*; *C. pilicornis*; *C. sylvaticus*; *C. universitatis*) és három bizonytalan faji hovatarozású *Camponotus* hangyafajról mutatták ki ^[44]. E gomba viszonylag kevés előfordulási és gazda adata leginkább annak tudható be, hogy a gomba talluszai meglehetősen kisméretűek ^[43], míg a *Camponotus* nemzetség fajai viszonylag nagyok ^[55], ezért határozásuk a legtöbb faj esetében kis nagyításon történik, így a gomba talluszai észrevétlenek maradhatnak. Mivel a *L. camponoti* ismert gazdafajai közül régióinkban csak a *C. aethiops* fordul elő, ez viszont hazánkban viszonylag gyakori, így a gomba hazai előfordulása valószínűsíthető volt ^[50]. Vizsgálatunk során célul tűztük ki, hogy a Magyar Természettudományi Múzeum Hártáyásszárnyú gyűjteményében található *C. aethiops* egyedek részletes átvizsgálásával bizonyítsuk e meglehetősen ritkának ismert parazita gomba előfordulását a Kárpát-medence területéről és ezzel teljesebb képet kapjunk a gomba előfordulási helyeit illetően.



1. ábra: *Laboulbenia camponoti*. a. Tallusz csoport egy *C. aethiops* csápon (Bécs). b. Fiatal éretlen tallusz (Bécs). c. Éretlen tallusz, fejlődő peritheciummal (Bécs). d. Érett tallusz (Baziaş). Jelmagyarázat: p - perithecium; sa - steril függelékek (számuk egyéni különbségeket mutat) (Fotó: Pfliegler Walter).

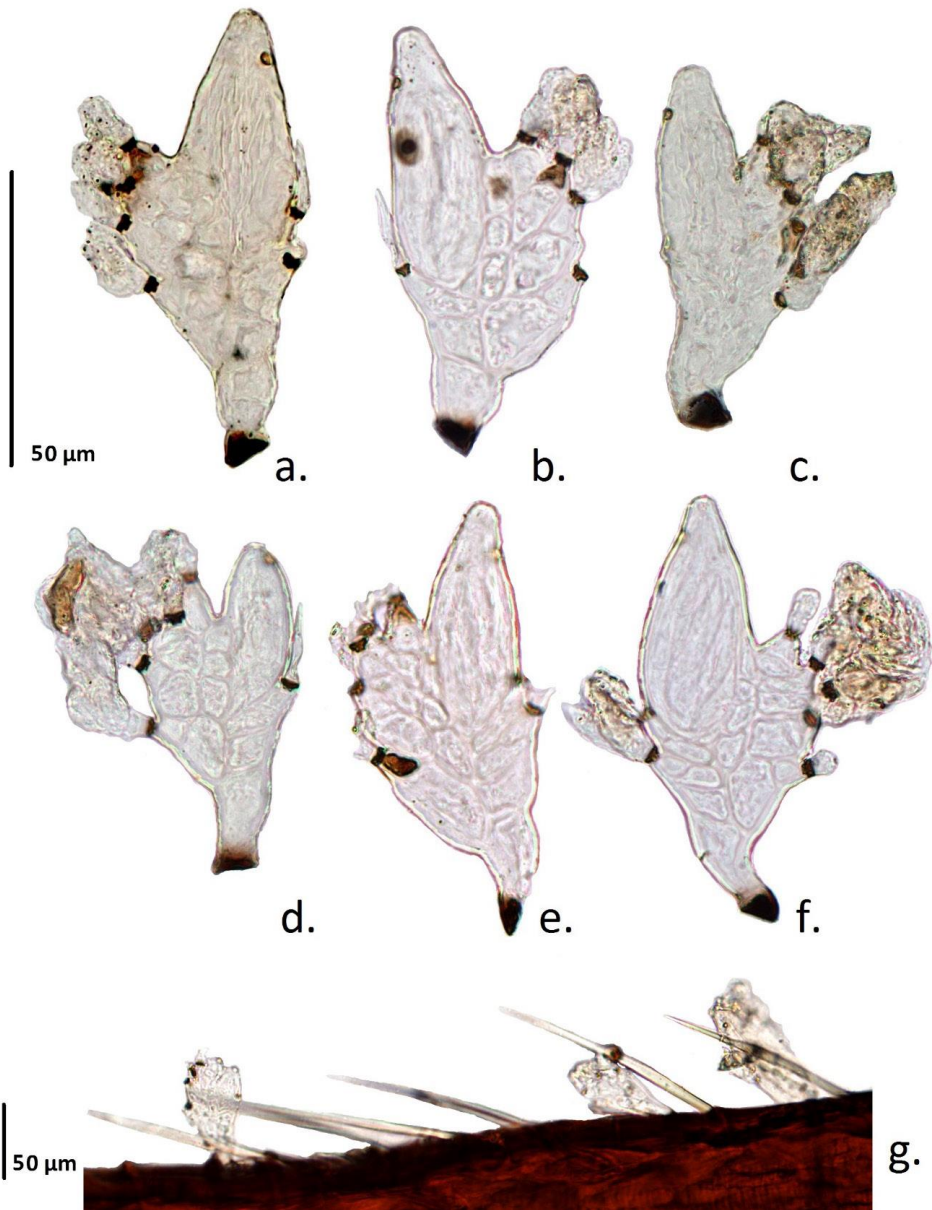
A *L. formicarum* idegenhonos faj Európában ^[42,56], mely eredetileg Észak-Amerikában fordul elő ^[19], ahol jelenleg 21 hangyafaj parazitájaként ismert ^[46]. Európában a mai ismereteink alapján két őshonos (*Lasius grandis* és *Lasius niger*), valamint egy Európában invazív hangyafajról (*Lasius neglectus*) került elő, Spanyolországban, Franciaországban és Madeira szigetéről ^[46,54].

Mivel ez a hangyagazda jellemzően poligyn kolóniákkal rendelkezik ^[57], új élőhelyein hatalmas szuperkolóniákat hoz létre, ezzel negatív hatást gyakorol számos őshonos fajra ^[58,59]. Ez a hangyafaj recens kutatások alapján Közép-Ázsiában őshonos, de pontos származása és Magyarországra vezető útja sokáig ismeretlen volt ^[60,61]. Ugyanakkor szociálpazitáinak és egyéb hangyavendégeinek vizsgálatával közelebb juthatunk a faj terjedésének megismeréséhez. Például, mivel a mediterráneumban honos *Platyarthrus schoblii* myrmekofil ászka Magyarországon kizárólag csak a *L. neglectus* kolóniáiból és azok környékéről ismert ^[62,63], így valószínűsíthető, hogy a magyarországi *L. neglectus* kolóniák a mediterrán régióból származnak, ahonnan magukkal hozhatták a *L. formicarium* gombát is. A *L. neglectus*-nak több előfordulási adata ismert Magyarországon ^[64,65], és maga a faj is hazánkból került leírásra ^[66]. Kutatásunkban az összes ismert magyarországi előfordulási helyről vizsgáltunk *L. neglectus* dolgozókat a *L. formicarium* gombafaj hazai előfordulásának kimutatása érdekében.



2. ábra: Fertőzetlen *Lasius neglectus* dolgozó (a) és egy fertőzött példány (b); *Laboulbenia formicarum*-al fertőzött *L. neglectus* lába (c); *L. formicarum* tallusz (d) (gyűjtötte A. Tartally: (a) és X. Espadaler (b,d) (Fotó: Pfliegler Walter).

A négy, hangyákat fertőző Laboulbeniales gombafaj közül a *Rickia lenoirii*-t fedezték fel és írták le a legkésőbb. A mediterrán régióból Albániában *Messor structor* és *Messor* sp., Görögországban *Messor wasmanni* és *Messor* sp., Franciaországban *M. structor*, Bulgáriában *Messor hellenius*, *Messor mcarthuri*, *M. structor* és *M. wasmanni* hangyafajokról mutatták ki [38,67]. A *M. structor* széles körben elterjedt a Kárpát-medencében [68], így a *R. lenoirii* jelenléte régióinkban is valószínűsíthető volt, különösen mivel egy nemrégiben leírt és rendkívül kisméretű faj (45-67 μm.) [38], amely könnyen elkerülheti a figyelmet és ezidáig nem keresték célzottan. Kutatásunk során vizsgáltuk a *M. structor* faj Kárpát-medencéből gyűjtött múzeumi egyedeit, a *R. lenoirii* jelenléte után kutatva [69]. Mivel a Kárpát-medencében a *M. structor*-on kívül más *Messor* hangyafaj jelenleg nem ismert, így csak e faj egyedei kerültek átvizsgálásra [68,70].



3. ábra: *Rickia lenoirii* tallusz (a: Farkasrét, b: Ferenc-hegy, c: Balatonfüred, d: Badacsony, e: Révfülöp, f: Herkulesfürdő) és egy *Messor structor* hangya fertőzött lábának egy része (g: Budapest) (Fotó: Pfliegler Walter).

A *R. wasmannii* 1899-es felfedezése óta csak néhány kutatócsoport foglalkozott a fajjal, azonban az utóbbi években számos tanulmány jelent meg az előfordulási adataival és a gazda használatával kapcsolatban [27,46,71,72,73,74,75]. Ezekkel az új előfordulási adatokkal világossá vált, hogy a *R. wasmannii* a négy hangyaparazita Laboulbeniales faj közül a leggyakoribb Európában, jelenleg 18 országból és tíz *Myrmica* hangyafajról ismert (lásd 3. Függelék). A faj kizárólag *Myrmica* Latreille 1804 hangyafajok dolgozóin, királynőin és azok parazitáin (foretikus atkákon és a *Microdon myrmicae* zengőlégy lárvaín) fordul elő [27]. A *R. wasmannii* esetében egy új vizsgálati módszer alkalmazhatóságát teszteltük az AntWeb adatbázis online elérhető képgyűjteményén, mely egyben a korábban még nem kutatott régiók vizsgálatára is lehetőséget teremtett.



4. ábra: Tárgylemezre preparált *R. wasmannii* tallusz *M. hellenica* gazdafajról (Fotó: Pfliegler Walter).

A természettudományi gyűjtemények a taxonómiai és biogeográfiai kutatások alapjaként szolgáltak az eltelt évszázadok alatt és még napjainkban is fontosak számos faj földrajzi elterjedésének feltárásában ^[76,77,78,79]. Az ilyen gyűjteményekben található biológiai minták vizsgálata felfedheti számos faj korábban fel nem jegyzett asszociációját olyan paraziták esetében ^[80], amelyek azonosíthatók maradnak a gazdaszervezet konzerválása és tárolása után ^[81]. Számos parazita gomba vizsgálatánál ezt a módszert alkalmazták, például növényeket fertőző gombák ^[82] és rovar ektoparaziták esetében is ^[72,83].

Ez utóbbiakkal kapcsolatban, vannak, amelyek új fajokat írnak le ^[21,84], vagy új elterjedési és gazda-parazita kapcsolatokat tárnak fel hasonló vizsgálati módszerek segítségével ^[16,83]. Parazita gombákról számos új előfordulási adat olyan fényképmegosztó weboldalról származik, mint a Flickr vagy az iNaturalist (pl. a *Harmonia axyridis* katicabogarat parazitáló gombák ^[85]). Ezekhez hasonlóan felhasználhatóak további „társadalmi tudományos” (citizen science) projektek képgyűjteményei pl. „Lost Ladybird” projekt az Egyesült Államokban, vagy a „UK Ladybird Survey” az Egyesült Királyságban és az iSpot Dél-Afrikában ^[86].

A természettudományi gyűjtemények finanszírozása jelentősen visszaesett az elmúlt évtizedben, mely jelenség növekvő aggodalomra ad okot, hiszen a bennük tárolt biológiai minták által hordozott hatalmas információ mennyiség, számos izgalmas felhasználási lehetőséget rejt magában ^[79]. A tárolt anyagok digitalizálása és az a lehetőség, hogy a világ minden tájáról származó gyűjteményekből egyre nagyobb számú, jó felbontású fényképanyag érhető el, új lehetőségeket nyitott meg a tudomány számára az elmúlt években ^[87]. A digitalizált adatok felhasználhatók akár morfológiai vizsgálatokhoz ^[88], akár taxonok azonosítására, osztályozására, térképezésére és térbeli modellezésére ^[89,90]. A legtöbb kutató egyetért abban, hogy az új taxonokat és azok elterjedését a legtöbb esetben nem szabad csak a fényképek alapján leírni

vagy vizsgálni ^[91,92]. A digitális gyűjtemények mégis jelentős forrásként szolgálhatnak tudományos munkáikhoz és felfedezéseikhez, mivel a minták későbbi, közvetlen vizsgálatok alapját teremtheti meg távoli gyűjteményekben vagy mintavételi helyeken.

2.2 A *Laboulbenia camponoti* első adatai Ausztriából és Romániából

2.2.1 Anyagok és módszerek

A vizsgálat során a Magyar Természettudományi Múzeum Hártyásszárnyú gyűjteményében található összes *C. aethiops* példány (dolgozó, hím és királynő egyaránt) ellenőrzésre került. A gomba többi ismert gazdafaja (*C. baldaccii*, *C. oasium*, *C. pilicornis*, *C. sylvaticus*, *C. universitatis*) nem volt megtalálható a múzeum gyűjteményében (3. Függelék). Az egyedek átvizsgálása Olympus SZX9 típusú sztereomikroszkóppal történt 12.6 – 114×-es nagyítás mellett. A fertőzöttnek bizonyult egyedek 5-12 órára 70%-os etanolba kerültek, majd egy rovartü segítségével a gomba talluszok egy részét eltávolítottuk. Tejsavas tisztítás után tárgylemezre kerültek, ahol PVA rögzítőközegbe fixáltuk a talluszokat. Az egyedeket Olympus digitális kamera és egy Olympus BX-40 mikroszkóp segítségével 40× és 100× nagyításon fényképeztük majd határoztuk ^[43].

2.2.2 Eredmények és diszkusszió

Több mint 200 darab *C. aethiops* egyed került átvizsgálásra, mely a Kárpát-medence 34 különböző pontjáról, öt országból származott (Magyarország, Románia, Szlovákia, Ausztria és Szerbia). Az átvizsgált több mint 200 egyedből mindössze három bizonyult *L. camponoti* fertőzöttnek. Két fertőzött *C. aethiops* egyed Ausztriából, Bécs (48°12'É, 16°22'K) mellől, egy pedig Romániából, Baziás (44°48'É, 21°23'K) mellől került begyűjtésre. A fertőzött egyedeken a gomba talluszok a test több pontján is megtalálhatóak voltak, a legtöbb a fejen és a lábakon (1. és 5. ábra). Az átvizsgálás során fertőzött hím és királynő nem került elő, habár ezek száma a dolgozókéhoz képest alacsony volt. A tárgylemezre preparált és címkézett *L. camponoti* talluszok a Magyar Természettudományi Múzeum Mikrogomba gyűjteményébe kerültek (Gyűjteményi számuk: BP 105023, BP 105024).

A fertőzött egyedeken megfigyelt talluszok száma viszonylag alacsony volt. Nagyjából egy tucat (főként éretlen) tallusz nőtt a Bécs mellől gyűjtött egyik *C. aethiops* egyed csápján, míg a másik innen gyűjtött egyed csupán két talluszt viselt az egyik lábán. A Baziás mellől gyűjtött egyed fején mindössze egyetlen talluszt találtunk. A vizsgált talluszok steril függelékeinek hossza és száma látványosan különbözött, ahogy azt említik a faj eredeti (morfológiai) leírásában is ^[43].



5. ábra: *Laboulbenia camponoti* tallusz egy *Camponotus aethiops* dolgozójának (Bécs) csápnyelén. Az ábra jól szemlélteti, hogy milyen nehéz észrevenni ezt a kisméretű gombát egy nagy *Camponotus* egyeden, különösen, hogy a gazdán található szennyeződések is nehezítik a felismerést (Fotó: Pfliegler Walter).

A vizsgálatunk során talált új fertőzött egyedekkel a gomba az eddigi négy (Spanyolország, Bulgária, Törökország és India ^[43,46]) helyett már hat országból ismert a világon. A korábbi előfordulási helyeken a mediterrán, illetve szubtrópusi klímaviszonyok jellemzőek, míg a két új előfordulási hely a kontinentális és Pannon régiók határán fekszik [a két régió értelmezése az EU élőhelyvédelmi irányelve (92/43/EGK) alapján]. A Bécs melletti élőhely a

gomba legészakibb ismert előfordulási pontja. Ez új megvilágításba helyezheti a gomba potenciális elterjedését, hiszen ezzel az előfordulási adattal a gomba egy új éghajlati övből vált ismertté, így más környezeti adottságokkal rendelkező területekről is előkerülhet a jövőben. A gomba relatív kis mérete (100-200 μ m), mely megnehezíti az észlelést, valamint az, hogy az Európában honos *Camponotus* hangyafajokat [viszonylag nagy (megközelítőleg 4-18mm) méretükből kifolyólag ^[93] a legtöbb myrmekológus terepen kézből, vagy mikroszkóp alatt kis nagyításon határozza, tovább növeli a lehetőségét annak, hogy a gombával fertőzött egyedek elkerüljék a figyelmet. Ennek fényében érdemes lehet akár több éghajlati régióból származó *Camponotus* egyed alapos átvizsgálása is, ezzel további ismereteket szerezve a *L. camponoti* gazdafajairól és a tényleges elterjedési területéről.

2.3 A *Laboulbenia formicarum* feltételezett előfordulása Magyarországon

2.3.1 Anyagok és módszerek

2014 szeptemberében az összes ismert magyarországi *L. neglectus* (szuper)kolóniából megközelítőleg 100-100 hangya egyed került begyűjtésre (részletesen lásd a 4. Függelékben). Herraiz és Espadaler ^[94] és Espadaler és mtsai. ^[56] alapján az őszi periódusban a *L. formicarium* gombával fertőzött egyedek magas aránya (28,8-88%) a kolóniában lehetővé teszi a fertőzés könnyebb észlelését. Amennyiben a mintavételi kolónia kisméretű volt (kisebb, mint 1m²) a mintavétel csak egy pontból volt lehetséges, nagyobb méretű szuperkolóniánál azonban a kolónia három különböző pontján történt a mintavétel.

A gyűjtési pontok koordinátái (4. Függelék) egy Garmin Oregon 650t GPS készülékkel kerültek rögzítésre. A begyűjtött hangyaegyedeket az

átvizsgálásukig 67,5%-os etanolban tároltuk, majd egy Leica MZ12.5 sztereomikroszkóppal vizsgáltuk 10 – 160×-as nagyítás mellett. Ezen a nagyításon a *L. formicarum* talluszai már könnyedén észlelhetőek.

2.3.2 Eredmények és diszkusszió

Összesen 4706 *L. neglectus* hangyaegyed került átvizsgálásra, mely 20 különböző magyarországi (szuper)kolóniából került begyűjtésre. Erőfeszítéseink ellenére a tervezett 100 egyed helyett kevesebb került begyűjtésre az alábbi gyűjtési pontok esetében: Árpád-híd (Budapest), Tigris utca (Budapest), Belgrád tér (Budapest) és Solymár. Egy korábban ismert szuperkolónia a Galvani utcában (Budapest) az alapos keresés ellenére sem került elő, feltételezhetően a kolónia kipusztult vagy elköltözött, azonban egy korábban eltűntnek bizonyult ^[62] kolónia az Orom utcában (Budapest) újra előkerült vagy itt egy új kolónia alapult. A Tahin található kolónia pontos helye ismeretlen, így innen minta nem került begyűjtésre.

Vizsgálatunk során egy *L. neglectus* hangyaegyed sem bizonyult *L. formicarum* gombával fertőzöttnek. Annak bizonyítása, hogy egy adott faj jelen van egy területen vagy sem meglehetősen nehéz. Azonban mivel a nagyszámú, 4706 *L. neglectus* dolgozó közül egyik sem mutatta *L. formicarum* fertőzés jeleit, így eredményeink alapján azt valószínűsíthetjük, hogy a *L. formicarum* gombafaj jelenleg nem fordul elő Magyarországon. Meg kell jegyezni azonban, hogy nagy az esély arra, hogy a *L. neglectus* szélesebb körben elterjedt Magyarországon, mivel a 21 eddig ismert (Tartally és Báthori ^[65], 1. Táblázat) előfordulási pont ahol a *L. neglectus* megtalálható, csak véletlenül került felfedezésre. Mindenesetre a viszonylag nagyszámú, ismert magyarországi kolónia ellenőrzésével valószínűsíthető, hogy a *L. formicarum*

gombafaj jelenléte kimutatható lett volna, ha az valóban előfordulna hazánkban. Így azonban a *L. formicarum* Európából továbbra is csak Madeiráról, Spanyolországból és Franciaországból ismert ^[46]. Érdemesnek tartjuk a későbbiekben is ellenőrizni a már vizsgált és az újonnan megjelenő *L. neglectus* kolóniákat ^[64], ezzel monitorozva a *L. formicarum* gombafaj esetleges terjedését.

2.4 A *Rickia lenoirii* mint új faj a Kárpát-medencében

2.4.1 Anyagok és módszerek

Vizsgálatunk során a Magyar Természettudományi Múzeum Hártyásszárnyú gyűjteményében található összes *M. structor* egyedét átvizsgáltuk, melyhez egy Olympus SZX9 típusú sztereomikroszkópot használtunk. A hangyákat 12.6× és 114× nagyításon ellenőriztük a *R. lenoirii* gomba után kutatva. Összesen 428 dolgozó, 28 hím és 43 királynő lett átvizsgálva, mely a Kárpát-medence 44 különböző élőhelyéről származott (Magyarország: 35 élőhely, Románia: 6 élőhely, Szlovákia: 3 élőhely) (5. Függelék). A fertőzöttnek bizonyuló egyedeket 12 órára 70%-os etanolba helyeztük, majd a *R. lenoirii* talluszokat tárgylemezre PVA rögzítőközegbe preparáltuk. A gombáról készült mikroszkópos felvételekhez egy Olympus BD40 típusú mikroszkópot használtunk 100× nagyításon, a képek „focus-stacking” eljárással készültek. A talluszok az eredeti leírással ^[38] összevetve morfológiai jellegeik (az antheridium, perithecium és tallusz alak, méret valamint sejtszám) alapján lettek meghatározva.

2.4.2 Eredmények és diszkusszió

Összesen 30 darab, hat magyarországi és egy romániai élőhelyről származó *M. structor* egyedén találtunk *R. lenoirii* gombát, mely az összes vizsgált 499 hangyaegyed megközelítőleg 6%-a. A vizsgált élőhelyek 15,9%-ból találtunk fertőzött egyedeket, melyeknek főleg a fején és csápjaikon voltak gomba talluszok. Hasonlóan az eredeti leírásban írtakhoz ^[38], az általunk vizsgált talluszokon is megfigyelhető volt az antheridiumok amorf másodlagos függelékszerű struktúrává torzulása, valamint barna trichogyne hegek voltak láthatóak a talluszokon. Néhány esetben a perithecium csúcsa kevésbé volt csonka, az eredeti leírásban szereplőkhöz képest. A tárgylemezre preparált *R. lenoirii* talluszok a Magyar Természettudományi Múzeum Mikrogombagyűjteményébe kerültek (gyűjteményi szám: 107653-107659).

Ezekkel az új előfordulási adatokkal ez a harmadik ismert hangyákat fertőző Laboulbeniales gombafaj a Kárpát-medencében, és a *R. lenoirii* első új előfordulási adata a faj leírása óta. Ezzel a gomba már öt országból (Bulgária, Franciaország, Görögország, Magyarország és Románia) vált ismertté, valamint a Budapesten található Ferenc-hegy (47°31'33"É) lett a gomba legészakibb ismert előfordulási adata. A *R. lenoirii* megtalálása a *M. structor* hangyafajon nem minősül új gazdafaj adatnak, azonban érdemes megjegyezni, hogy Schlick-Steiner és mtsai. ^[68] valamint Steiner és mtsai. ^[70] már kimutatták, hogy a *M. structor* hangyafajon belül kriptikus fajok vannak. Továbbá érdemes lenne átvizsgálni az Európában honos többi *Messor* hangyafajt is a gomba jelenléte után kutatva. Ezt figyelembe véve a *R. lenoirii* gazdafajainak száma még bővíülhet a jövőben.

Annak ellenére, hogy a *R. lenoirii* gazdái, a különböző *Messor* hangyafajok xerotherm élőhelyen élnek ^[93], Santamaria és Espadaler ^[38] szerint a gomba jelenlétét promótálhatja a relatív magas páratartalom, ahogy számos

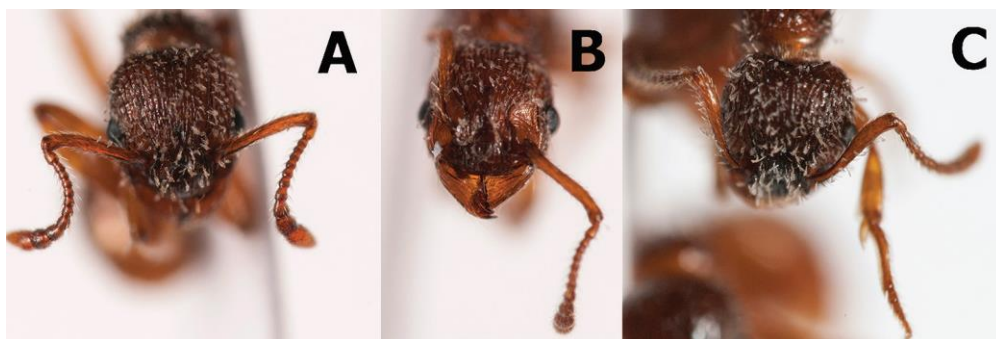
más Laboulbeniales gombafaj esetében. Az új előfordulási adatok is megerősíteni látszanak ezt a hipotézist, hiszen az újonnan felfedezett fertőzött élőhelyek is rendre nagy víztestek közelében helyezkednek el (Balaton, Duna, lásd 5. Függelék).

2.5 A *Rickia wasmannii* új gazdafaj és előfordulási adata egy online képtár vizsgálata alapján

2.5.1 Anyagok és módszerek

Vizsgálatunk során az összes *Myrmica* nemzetségbe tartozó egyed (dolgozó, hím és királynő) digitalizált képanyaga átvizsgálásra került az AntWeb.org weboldalon. A 6.58-as verzió statisztikái szerint 594,399 hangyaegyed volt rögzítve a honlapon (2017. május 17. dátum szerint), melyekhez 199,352 kép tartozott. A *Myrmica* nemzetségből 263 faj adatlapja volt megtalálható az adatbázisban, azonban csak 133 faj egyedeihez voltak képek rendelve. Ez összesen 397 *Myrmica* egyedet (44 királynő, 30 hím, 323 dolgozó) jelentett, melyekről 1409 darab képet tartalmazott az adatbázis. Az egyedek Európából, Afrikából, Ázsiából valamint Észak-Amerikából lettek gyűjtve (Báthori és mtsai. ^[75], 1. Kiegészítő táblázat). Ezek közül 11 egyed nem volt faji szinten meghatározva az adatbázisban, valamint egy egyed (azonosító: FOCOL0709) esetében rossz nemzetségbe sorolás történt. Az adatbázisban elérhető összes kép letöltésre és átvizsgálásra került. A képeket a fertőzöttnek bizonyuló egyedek detektálásához, összevetettük az általunk készített fertőzött egyedekről készült képekkel. A *R. wasmannii* talluszok viszonylag könnyen azonosíthatóak morfológiai jellegeik alapján ^[95], a felpreparált gomba talluszok morfológiai összehasonlítása a faj korábbi illusztrációival ^[95] általában elegendő a faj azonosításához.

Annak tesztelésére, hogy a gazdaegyedek begyűjtési és a kezdeti tárolási módja befolyásolja-e a gomba talluszok jelenlétét, a korábban Magyarországon összegyűjtött fertőzött egyedeket ^[27] fagyasztással, etanollal vagy kloroformmal öltük le, majd rovartűkre rögzítettük azokat. Az eljárás során nem tapasztaltunk jelentős tallusz veszteséget, és a talluszok megjelenése és sűrűsége változatlan maradt a hónapokig tartó további tárolás után is. A talluszok könnyen megfigyelhetőek maradtak a rovartűkre preparált mintákról készült fényképek esetében (6. ábra). Ennek alapján arra a következtetésre jutottunk, hogy az AntWeb adatbázisában található képgyűjtemény megbízhatóan használható *R. wasmannii* talluszok keresésére, még hosszú ideje tárolt példányok esetében is.



6. ábra: A *R. wasmannii* talluszok észlelhetősége fertőzött *M. scabrinodis* egyedeken: A *Rickia*-val fertőzött egyed fagyasztással (A), etanollal (B) és kloroformmal (C) előlve, preparálás és száraz tárolás után egy hónappal fényképezve (Fotó: Pfliegler Walter).

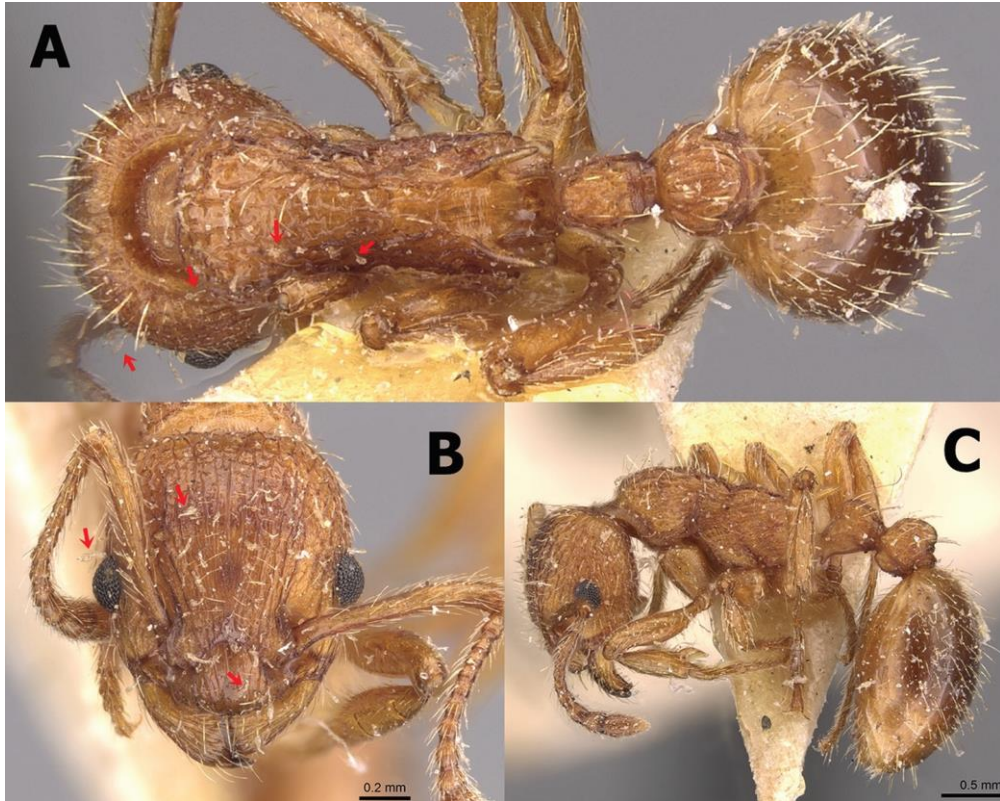
A vizsgálat során talált fertőzött egyedről (lásd: 2.5.2) egyetlen *R. wasmannii* tallusz lett eltávolítva majd PVA rögzítő közegbe tárgylemezre preparáltuk. A kipreparált gomba tallusz a Genfi Városi Konzervatórium és Botanikus Kertbe került (Gyűjteményi szám: G00562301). A preparált talluszról készült fényképek egy Olympus 100× fáziskontraszt objektívvel és

Olympus DP-70 digitális mikroszkóp kamerával felszerelt Olympus BD40-es típusú mikroszkóppal készültek, a „DP Controller” (Olympus) szoftver segítségével. Ezt követően az elkészült kép háttéréből a zavaró elemeket eltávolítottuk Adobe Photoshop CS6 alkalmazásban. A morfológiai fajazonosítást a rendelkezésre álló leírások ^[95] felhasználásával végeztük, valamint a Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszékének gyűjteményében található preparált *R. wasmannii* talluszokkal hasonlítottuk össze ^[75].

2.5.2 Eredmények és diszkusszió

Az átvizsgált *Myrmica* hangyákról az AntWeb adatbázisában egyenként több fénykép is megtalálható, melyek különböző szögekből jelenítik meg az adott példányt. Az azonosításukhoz is fontos rendszertani karakterek bemutatása miatt a fej minden példány esetében látható volt a fényképeken. Az adatbázis e tulajdonsága előnyös a munkánk szempontjából, hiszen a gomba talluszok száma jellemzően a fertőzött egyedek fején a legmagasabb ^[28,95]. Ez, valamint az adatbázisban található képek minősége és felbontása lehetővé tette a fertőzött egyedek azonosítását.

Az átvizsgálás során a 397 darab rendelkezésre álló *Myrmica* egyed közül egy feltűnően fertőzött *Myrmica hellenica* dolgozót azonosítottunk (7. ábra) (ez a vizsgált minták 0,25%-a). A többi 396 *Myrmica* egyed nem mutatta *R. wasmannii* fertőzés jeleit.



7. ábra: *Rickia wasmannii*-val fertőzött *Myrmica hellenica* dolgozó dorzális (A), frontális (B) és profil (C) nézetből rögzítve (minta azonosító az antweb.org adatbázisában: CASENT0907653), a nyilak néhány egyértelműen azonosítható *R. wasmannii* talluszt jelölnek (Fotó: Michele Esposito).

A gomba talluszokra sokszor megtévesztésig hasonló szennyeződések gyakori jelenléte miatt, valamint hogy a fertőzött hangyákon olykor nagyon kevés tallusz található ^[96], az AntWeb adatbázis szűrése nem teszi lehetővé, hogy teljes mértékben kizárjuk a fertőzés jelenlétét az átvizsgált, de nem fertőzöttnek tűnő példányokban. Az általunk azonosított egyetlen, de egyértelműen fertőzött egyedét Görögországban gyűjtötték, ami egy új ország a gomba előfordulását tekintve, és egyúttal a *M. hellenica* egy új gazdafaja a *R. wasmannii* gombának. A fertőzött egyed gyűjtési adatai a következők: Görögország, Patras (megközelítő koordináták: 38° 14'47"É, 21° 44'4"K), a gyűjtő neve U. Sahlberg. A gomba talluszok nagy számban borítják a hangya

testét. Az AntWeb adatbázisában nem volt több, azonos gyűjtési adatokkal rendelkező példány. A gazdafaj *M. hellenica* Észak-Görögországban és Iránban gyűjtött más példányai jelen voltak az adatbázisban, de ezekről nem voltak elérhetőek fényképek, vagy nem látszódtak az egyedeken gomba talluszok.

Ezzel az újonnan azonosított fertőzött egyeddel a regisztrált országok száma 17-ről 18-ra nőtt, ahol a *R. wasmanii* megtalálható ^[17,46,73,75,95]. A gomba ismert gazdafajainak száma pedig kilencről tízre emelkedett ^[74,75,95].

Jelen eredményeink rávilágítanak arra, hogy az online képadatbázisok felhasználhatók parazita fertőzések azonosítására, a parazita fajok elterjedésének és gazdaspektrumának kiterjesztésére, ezzel kiegészítve a nem digitalizált gyűjteményekben található példányok közvetlen vizsgálatát. Több jó minőségű mikrográf és pásztázó elektronmikroszkópos felvétel (lásd: Tragust és mtsai. ^[97]) készítésével és szabadon vizsgálhatóvá tételével a hasonló vizsgálatok megkönnyíthetők lehetnének. Ezenkívül az egyedekről elérhető fényképek számának növelése hasznos lenne a gombás fertőzések keresésében (lásd: 7/C ábra, ahol a fertőzés kevésbé jól látható). Természetesen a lehetséges gazdafajokról rendelkezésre álló fotók minőségétől függően még szükség lehet az anyag személyes vizsgálatára a parazita gombafajok faji szintű azonosításához, mivel ezek jellemzően kisméretűek és pontos azonosításukhoz mikroszkóp szükséges. Eredményeink rámutatnak a digitalizált gyűjteményekben rejlő lehetőségekre a gazdaparazita asszociációk feltárásához. A Laboulbeniales gombák és gazdafajainak kutatása a közelmúltban profitált a digitális fotó és különböző biológiai megfigyeléseket megosztó weboldalak használatából (pl. Flickr és iNaturalist ^[98]), ezzel is felhívva a figyelmet a napjainkban rendelkezésre álló digitális anyagok új felhasználási lehetőségeire.

II. fejezet

3. A *Rickia wasmannii* gomba hatása a *Myrmica scabrinodis* hangyafajra

3.1 A hangyaparazita Laboulbeniales gombák hatása gazdaszervezeteikre
(A fejezet a publikációs tevékenységben megjelölt 2.-es és 4.-es számú közleményeken alapul)

Nagy földrajzi elterjedésük és széles gazdafajspektrumuk ellenére a Laboulbeniales gombák gazdaszervezetekre gyakorolt hatásai meglehetősen alulkutatottak. Korábbi művekben gazdáikra nézve többnyire semlegesnek tekintik ^[51,99,100], vagy úgy jellemzik ezeket a fajokat, hogy csekély, illetve semmilyen kárt nem okoznak ^[101,102,103,104]. Ez a nézet egészen a 2010-es évek elejéig széles körben elfogadott volt ^[46], azonban egyes publikációkban negatív hatásokat is említettek. Gemeno és mtsai. ^[105] egy *Herpomycetes* gombafajjal fertőzött *Parcoblatta lata* csótány tenyészetben az erősen fertőzött egyedek hiányos végtagjait, valamint az egyedek lassabb mozgását figyelte meg laboratóriumi körülmények között. A *Hesperomycetes virescens* gombával fertőzött *H. axyridis* nőtényeket kevésbé preferálták a hímek a párválasztás során ^[106]. Strandberg és Tucker ^[107] *Filariomyces forficulae* gombafaj negatív hatását figyelte meg a *Labidula riparia* fülbemászó (Dermaptera) fajjal kapcsolatban, a fertőzött egyedek élettartalma lecsökkent. A kevés ismert hatás oka feltehetőleg az, hogy a fertőzött gazdaegyedek alacsony száma nem teszi lehetővé ^[50], hogy a kutatók ilyen jellegű kérdéseket hatékonyan tanulmányozhassanak ezekkel a fajokkal kapcsolatban.

Eddigi ismereteink szerint a hangyák családja (Formicidae) az egyetlen ismert csoport a Hártyásszárnyúak rendjében melynek fajait a Laboulbeniales gombák parazitálják [38,42]. A két rend közti kapcsolat egyik legfontosabb tisztázatlan kérdése, hogy a Laboulbeniales gombák milyen hatással vannak a gazdaszervezetekre. Korábbi vizsgálatokban kimutatták, hogy a különböző hangya-gomba kapcsolatokban a hangyagazda viselkedése sokféleképpen változhat a fertőzések hatására, mint például fokozott öntisztogatás és fészektisztítás, antibiotikumok szekréciója, kórokozók elkerülése, a fertőzött egyedek szétszóródása vagy akár egy egész kolónia elköltözése [108,109,110]. Az ismert hat hangyaparazita Laboulbeniales faj közül négygel (*L. ecitonis*, *L. camponoti*, *R. lenoirii* és *D. formicicola*) kapcsolatban szinte kizárólag csak az elterjedésükre, gazdaspecificitásukra és morfológiájukra vonatkozó ismeretekkel rendelkezünk [38,44,45,111], a gazdafajokra gyakorolt hatásaik nem ismertek. Az utóbbi években egyre több tanulmány jelent meg a két viszonylag jobban kutatott fajjal kapcsolatban. A *R. wasmannii* és olykor a *L. formicarum* is nagy számban lehet jelen hangyagazdáik testfelületén és a legújabb vizsgálatok eredményei azt sugallják, hogy pozitív [112] és negatív [110,113,114,115] hatással egyaránt lehetnek gazdáikra, illetve képesek befolyásolni gazdafajaik viselkedését. Korábbi tanulmányok már kimutatták a *R. wasmannii* gomba negatív hatásait a *M. scabrinodis* gazdafaj esetében: a fertőzött dolgozók élettartama csökkent, míg az egymást tisztogató viselkedésük fokozódott a fertőzés hatására [110]. A fertőzött dolgozók agresszivitása és kutikulájuk vastagsága csökken [116], valamint az egymás felismerésében szerepet játszó szénhidrogén láncok is különböznek a fertőzött és a nem fertőzött dolgozók esetében [115]. A *L. formicarum*-mal kapcsolatban is hasonló megfigyelésre jutottak, a fertőzött *L. neglectus* dolgozók éhezés alatti túlélése szintén jelentősen csökkent, azonban egy entomopatogén, Hypocreales rendbe tartozó gombafaj (*Metarhizium*) expozíciója alatt a gazdaegyedek túlélési

valószínűsége nőtt ^[112]. A sok tallusszal fertőzött hangyadolgozóknál lényegesen hosszabb ideig tart az öntisztogatás, valamint az immungének fokozott expressziója figyelhető meg ^[112].

Mivel a *R. wasmannii* a legszélesebb körből előkerült hangyaparazita Laboulbeniales faj Európában ^[38], valamint az általa fertőzött *M. scabrinodis* a leggyakoribb gazdafaja ennek a gombának a Kárpát-medencében ^[34,71,73], ezért mindkét faj viszonylag könnyen gyűjthető hazánkban (személyes megfigyeléseink). Ennek köszönhetően e két faj kézenfekvő modellszervezet volt számunkra a Laboulbeniales gombák gazdafajajaira gyakorolt hatásának vizsgálatához.

Hogy választ kapjunk arra, hogy a *R. wasmannii* milyen módon hat a *M. scabrinodis* túlélésére és viselkedésére, kísérleteink első részében környezeti stresszt szimuláltunk laborkörülmények közt úgy, hogy vizet és élelmet vontunk meg *M. scabrinodis* dolgozók négy csoportjától. Ennek során két fertőzött és két nem fertőzött populációból származó egyed túlélési arányát, valamint vízfogyasztását vizsgáltuk, tesztelve ezzel a *R. wasmannii* fertőzés esetleges fiziológiai hatásait. Mivel a hangyadolgozók viselkedési jellemzői relevánsak lehetnek a fertőzött és nem fertőzött telepek közötti kompetícós viszonyok szempontjából, ezért a kísérleteink második részében *R. wasmannii*-val fertőzött és nem fertőzött *M. scabrinodis* dolgozók agresszivitását és bátorságát vizsgáltuk laboratóriumi körülmények között.

3.2 A *Rickia wasmannii* gombafaj hatása a *M. scabrinodis* hangyafaj vízigényére és túlélésére

3.2.1 Anyagok és módszerek

A vizsgált hangyakolóniák begyűjtése

Annak ellenére, hogy a *R. wasmannii* számos helyen előfordul Magyarországon (Szentiványi és mtsai. ^[117] kiegészítő anyag és I. Függelék) sokáig nem volt tudomásunk olyan élőhelyről, ahol fertőzött és nem fertőzött *M. scabrinodis* kolóniák együttesen előfordulnak ^[34,113,118]. Ezen korábbi kutatások alapján, az ismert magyarországi élőhelyek szinte kizárólag erősen fertőzött vagy nem fertőzött *Myrmica* gazdafajoknak adnak otthont. Ennek megfelelően a vizsgált *M. scabrinodis* kolóniák két hasonló élőhelyről kerültek begyűjtésre. Észak-Magyarország területéről 12 darab kolónia került begyűjtésre [hat fertőzött kolónia Rakaca (Meszes) (48°27'É, 20°47'K,) település mellől és hat nem fertőzött kolónia Aggtelek (48°26'É, 20°30'K) mellől]. További 12 kolónia került begyűjtésre Kelet-Magyarországról [hat fertőzött kolónia Újléta mellől (47°26'É, 21°51'K) és hat nem fertőzött kolónia Monostorpályi (Csíkgát) (47°25'É, 21°48'K) közeléből]. Mind a 24 begyűjtött kolónia tartalmazott királynőt, néhány száz dolgozót, lárvákat és bábokat. A hangyák a begyűjtés után mesterséges fészkekben kerültek elhelyezésre 23±1°C-on, *ad libitum* víz és élelemforrás mellett (elölt csótányok és mézes víz kétszer egy héten). A mesterséges fészkek műanyag dobozokból lettek kialakítva (hosszúság: 16,5cm; szélesség: 11,5cm; magasság: 6cm). A hangyák szökésének elkerülése érdekében a dobozok belső falai Fluon-nal (Fluoropolimer gyanta szuszpenzió) voltak bekenve. A dobozok aljára cement került, melyben egy kisméretű „fészek” kamra volt (hosszúság: 5,5cm; szélesség: 4,5cm; magasság: 1cm) egy üveglappal letakarva. A vizsgálatok előtt minden kolónia egy hónap akklimatizációs időt töltött ezekben a fészkekben.

A kísérleti módszerek

Öt nappal a kísérlet előtt 20 dolgozót véletlenszerűen kiválasztottunk mind a 24 kolóniából, majd kolóniánként külön egy-egy felül nyitott műanyag dobozban helyeztük el a hangyákat (összesen 480 hangyadolgozót vizsgáltunk). A kísérletben használt dobozok méretei megegyeztek az akklimatizáció során használt dobozok méreteivel, de a dobozok alja nem volt kiöntve cementtel és fészekkamrát sem alakítottunk ki bennük. A dobozok a jobb szellőzés érdekében felül nyitottak voltak. Azért, hogy a kutatás megismételhető legyen, a szétválasztott minikolóniákat Bhatkar zselével ^[119] és vízzel (*ad libitum*) láttuk el 24 órán keresztül a vizsgálat megkezdése előtt. A 24 óra elteltével megvontuk a dolgozóktól az élelmet és a vizet, majd minden minikolóniát óránként ellenőriztünk és megszámoltuk az elpusztult dolgozókat. Egy példányt akkor tekintettünk halottnak, ha csipesszel történő érintésre már nem produkált mozgást (nem mozgatta a lábát, csápját, stb.). Az óránkénti számlálás során az elhunyt egyedeket eltávolítottuk a minikolóniákból. A kísérlet során a helyiségben a hőmérséklet (23.4–24.2°C) és a páratartalom (35–39%) is óránként rögzítésre került. A megfigyelés az utolsó egyed halálával (55 órával a kísérlet kezdete után) ért véget. A megfigyelések végeztével az elpusztult fertőzött egyedeken a *R. wasmannii* gomba talluszokat egy Leica MZ12.5 típusú sztereomikroszkóppal számoltuk meg 10 – 160× nagyítás mellett.

Annak tesztelésére, hogy a hangyák mortalitását a víz vagy az élelemhiány okozta-e, egy kontrollkísérletet hajtottunk végre, amelyben ételt nem, de a vizet *ad libitum* biztosítottunk a hangyák számára. Ebben a kísérletben összesen 480 példány vett részt, 20-20 egyed a fent leírt 12 fertőzött és 12 nem fertőzött kolónia mindegyikéből. Ez a kísérlet 55 órával (lásd az előző bekezdés végét) az étel megvonása után ért véget, amikor az egyes fészekben megszámoltuk az elhunyt egyedek számát. Olyan kontrollkísérlet, amelyben

csak a vizet vontuk volna meg a hangyáktól az élelmiszer víztartalma miatt nem volt lehetséges.

A vizsgálat harmadik részében a fertőzött és nem fertőzött *M. scabrinodis* dolgozók vízfogyasztását teszteltük, melynek során megmértük azt az időt, amelyet egy egyed legalább 12 órás vízmegvonás után vízfogyasztással töltött. A kísérlethez minden fészekből véletlenszerűen 20-20 egyedet választottunk ki. A vízmegvonás után, mely 12 órán keresztül tartott, 240 nem fertőzött és 213 fertőzött dolgozó maradt életben, és mindegyiket külön-külön és véletlenszerűen kémcsövekbe helyeztük (hossza = 53mm, átmérője = 15mm). Egy perces akklimatizálódási idő elteltével 0,05 ml vizet juttattunk a kémcsövekbe, és a hangyáknak három percet adtunk azok felfedezésre. Azokat az egyedeket, melyek nem találták meg a vizet ebben a három perces időszakban, kizártuk a vizsgálatból (16 fertőzött és 11 nem fertőzött). Így 197 fertőzött és 229 nem fertőzött *M. scabrinodis* dolgozó került az elemzésbe. A vizsgálat során a vízfogyasztással töltött időt összesen 426 egyednél rögzítettük.

Statisztikai módszerek

A statisztikai elemzéseket R statisztikai környezetben végeztük ^[120]. Az adatok normál-eloszlását Shapiro-Wilk teszttel vizsgáltuk. Amennyiben az alapadatok nem mutattak normál-eloszlást, akkor az adatok normál-eloszlását nem igénylő nem-paraméteres tesztekkel dolgoztunk.

A fertőzött és nem fertőzött egyedek vízfogyasztásának teszteléséhez általánosított lineáris kevert modellt (GLMM, Poisson hiba, „maximum likelihood” illesztés) alkalmaztunk. A GLMM-eket „*glmer*” függvény alkalmazásával hajtottuk végre az „*lme4*” csomagban ^[121]. Az az időtartam, amely alatt az egyedtől megvontuk a vizet, mielőtt a vízfogyasztási kísérleteket megkezdjük vele, kovariánsként lett bevezetve. Ez időtartam hossza és a megfigyelt egyedek fertőzési állapota közötti interakciót szintén teszteltük. A kolóniák azonosítója random faktorként szerepelt a modellben.

A fertőzött és nem fertőzött egyedek túlélési görbéik összehasonlításához kevert-hatású Cox regressziókat ^[122], „*coxme*” csomagban használtunk ^[123]. A hangyák fertőzési állapotát (fertőzött vagy nem fertőzött), élőhelyüket (Újléta, Rakaca, Monostorpályi, Aggtelek) és a gomba tallusz kategóriáit kategorikus változókként vezettük be a modellbe. Valamint a kolóniák azonosítója random faktorként szerepelt a modellben. A fertőzött hangyák túlélése esetén a talluszok száma alapján kategorizáltuk az egyedeket (lásd példák: 1. ábra). A fertőzési intenzitáshoz ötven kategóriát hoztunk létre a fertőzött hangyák számára egy 20-as skála szerint ("1. kategória": 1–20 tallusz, a "2. kategória": 21–40 tallusz és így tovább az 50-es kategóriáig: 981–1000 tallusz, 8. ábra). Több kategóriára nem volt szükség, mivel a maximális tallusz szám egy egyedben 986 volt. A nem fertőzött egyedeket a „0 kategóriába” soroltuk. Bonferroni-Holm korrekciót használtunk a szignifikancia szintjének meghatározásához a Cox regresszió (populáció szint) és GLMM (kategória szint) modellek eredményeül kapott csoport összehasonlítások esetében.

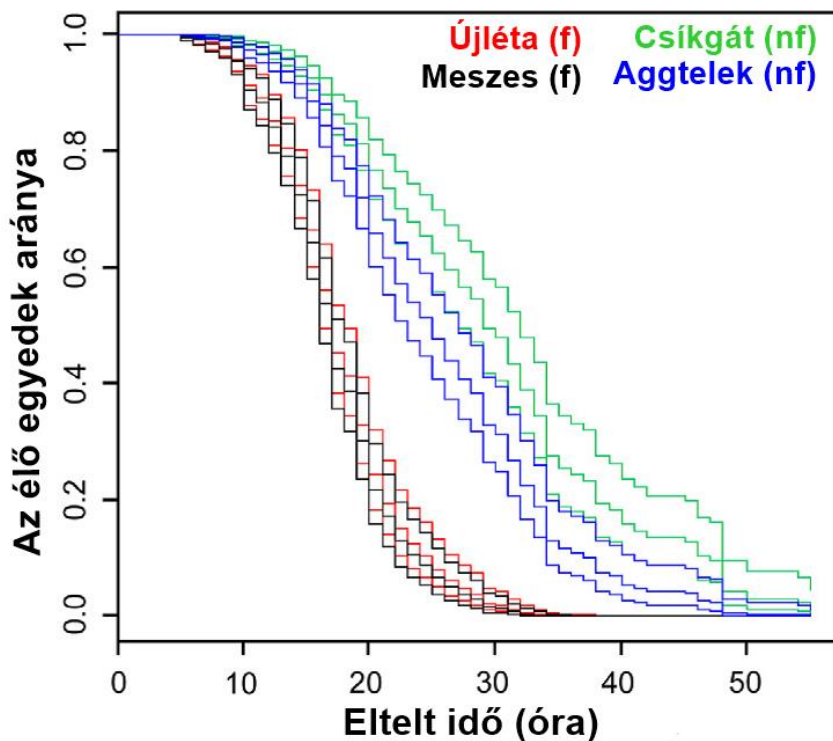


8. ábra: Preparált *Rickia wasmannii* tallusz (a) valamint nem fertőzött (b) és három különböző mértékben fertőzött *M. scabrinodis* dolgozó (c-e). c: dolgozó kilenc gomba tallusszal, d: dolgozó 98 tallusszal, e: dolgozó 986 tallusszal (Fotó: Pfliegler Walter).

3.2.2 Eredmények

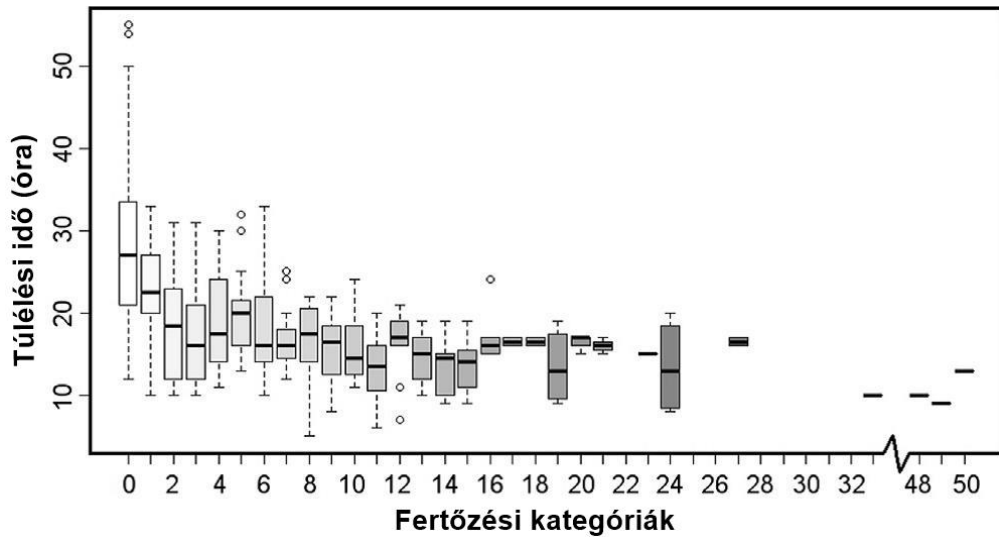
A kísérletben az első fertőzött dolgozó öt órával a kísérlet kezdete után, az utolsó 28 órával később (33 órával a kísérlet kezdete után) pusztult el. Ugyanakkor az első nem fertőzött dolgozó a kísérlet kezdése után 12 órát, az utolsó pedig további 43 órát (összesen 55 órát) élt. A fertőzött dolgozókat [Újléta és Rakaca (Meszes)] csoportonként összehasonlítva a nem fertőzöttekkel [Monostorpályi (Csíkgát) és Aggtelek], a nem fertőzött dolgozók élettartama szignifikánsan magasabbnak bizonyult (Cox regresszió, $z = 13.58$, $p < 0.000$). Populációs szinten összehasonlítva a nem fertőzött és

fertőzött dolgozókat hasonló eredményeket kaptunk, mivel a két fertőzött populáció, Rakaca és Újléta túlélési aránya jelentősen különbözött a két nem fertőzött populáció, a Monostorpályi és az Aggtelek túlélési arányától [9. ábra: Meszes (Rakaca)]: $z = 6.63$, $p < 0.000$; Újléta: $z = 4.81$, $p < 0.000$). A fertőzött újlétai és rakacai populációk között nem találtunk szignifikáns különbséget ($z = 0.28$, $p = 0.77$). Hasonlóképp nem találtunk különbséget a nem fertőzött populációk esetében sem [Monostorpályi (Csíkgát) és az Aggtelek] ($z = 1.19$, $p = 0.46$). A gomba talluszok száma szignifikánsan befolyásolta a fertőzött egyedek túlélési arányát ($z = 7.39$, $p < 0.000$), az erősen fertőzött egyedek szignifikánsan gyorsabban haltak meg, mint az enyhén fertőzöttek.



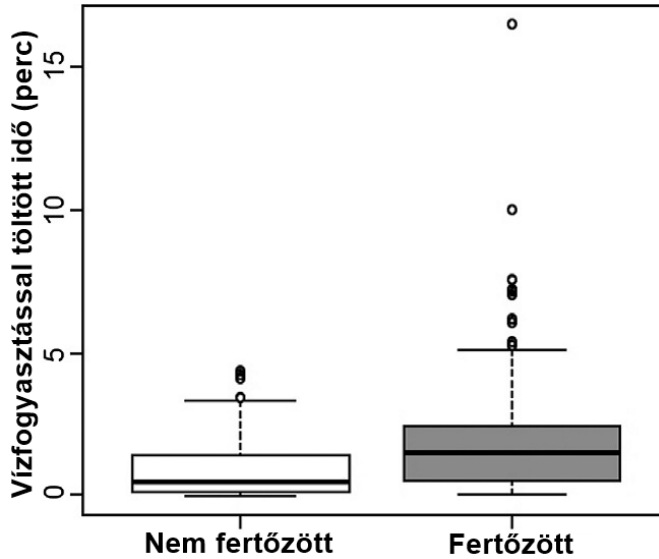
9. ábra: A fertőzött (f) és nem fertőzött (nf) *M. scabrinodis* dolgozók túlélési ideje négy különböző populációból: Újléta (Ú), Meszes (M), Csíkgát (C) és Aggtelek (A).

Összehasonlítva a fertőzött és nem fertőzött dolgozók élettartamát a fertőzési kategóriák szerint, a fertőzés magasabb kategóriáiba („2–50. kategória”) tartozó egyedek szignifikánsan gyorsabban pusztultak el, mint a „0” kategóriába tartozók (10. ábra: GLMM: $z = 8.25$, $p < 0.000$, $n = 468$). A „2. kategória” fertőzött egyedei szignifikánsan gyorsabban haltak meg (GLMM: $z = 2.39$, $p = 0.03$), mint a „0. kategóriájú” nem fertőzött egyedek. A második kísérletben, amikor csak táplálékot vontuk meg a vizsgált egyedektől, a 240 fertőzött hangya közül (14,58% -os mortalitási arány) 35 egyed pusztult el, és négy a 240 nem fertőzött egyed közül (1,66% -os mortalitási arány). A harmadik vizsgálat (vízfogyasztás) esetében szignifikáns különbséget találtunk az aggteleki (nem fertőzött) és a rakacai (fertőzött) populációk között, mivel a fertőzött egyedek több időt töltöttek vízfogyasztással, mint a nem fertőzöttek (GLMM: $z = 2.72$, $p = 0.006$, $n = 197$). Hasonló különbségeket találtunk az újlétai (fertőzött) és a monostorpályi (nem fertőzött) populációk között (GLMM: $z = 3.91$, $p = 0.001$, $n = 229$) is. Az összes fertőzött (Újléta és Rakaca) dolgozót összehasonlítva az összes nem fertőzött dolgozóval (Monostorpályi és Aggtelek) azt az eredményt kaptuk, hogy a fertőzöttek szignifikánsan több ideig fogyasztottak vizet (11. ábra: GLMM, $z = 5.4$ $p = 0.001$).



10. ábra: Az összes analízisbe vont *M. scabrinodis* dolgozó túlélése 51 fertőzöttségi kategóriába sorolva (nem fertőzött: „0. kategória”; fertőzött: „1. kategória”: 1-20 tallusz, „2. kategória”: 21-40 tallusz és így tovább az „50. kategória”-ig: 981-1000 tallusz. Szaggatott vonalak: min-max rangeboxok: az első és harmadik kvartilis közti intervallum; a középső vonal a mediánt jelöli.

Különálló pontok: „outlier” értékek, melyek az első vagy harmadik kvartilisnél az interkvartilis intervallum másfélszeresénél nagyobb eltérést mutató értékek.



11. ábra: A fertőzött és nem fertőzött egyedek vízfogyasztásra fordított ideje (perc). Szaggatott vonalak: min-max rangeboxok: az első és harmadik kvartilis közti intervallum; a középső vonal a mediánt jelöli. Különálló pontok: „outlier” értékek, melyek az első vagy harmadik kvartilisnél az interkvartilis intervallum másfelszeresénél nagyobb eltérést mutató értékek.

3.2.3 Diszkusszió

A kapott eredmények (9. és 10. ábra) azt mutatják, hogy laboratóriumi körülmények közt a *R. wasmannii* negatív hatással van a *M. scabrinodis* túlélési arányára, ha az egyedek víz és élelem megvonás alatt állnak, valamint a fertőzött egyedek szignifikánsan több időt töltöttek vízfogyasztással, mint a nem fertőzöttek (11. ábra). Az eredmények két különböző régióból származó egyedek esetében is hasonlóak, de további kutatások szükségesek lehetnek olyan helyszínek bevonásával, amelyekben mind a fertőzött, mind a nem fertőzött egyedek nagy számban állnak rendelkezésre egy élőhelyről. Az eredmények alapján azonban nem jelenthetjük ki egyértelműen, hogy a *R.*

wasmannii hatása a *M. scabrinodis*-ra természetes körülmények között is ugyanígy nyilvánul meg az egyedek mortalitásában, hiszen a szárazabb időszakokban a hangyák a talaj mélyebb, nedvesebb rétegeibe húzódnak [124]. Továbbá, a *M. scabrinodis* nedvesebb mikrohabitatokban fordul elő [125], így valószínűleg e hangyafaj számára a természetben a víz jelenléte gyakorlatilag nem limitáló faktor. Ugyanakkor meg kell jegyezni, hogy a fertőzött dolgozók ideális laborkörülmények közt is magasabb mortalitást mutattak a nem fertőzött egyedekkel szemben [110].

Ezek alapján feltételezhető, hogy a *R. wasmannii* valamilyen módon befolyásolja a *M. scabrinodis* fiziológiáját, azonban e hatás hátterének pontos feltárásához további kutatásokra van szükség. Az általunk feltételezett hatásmechanizmusok: (1) a gomba közvetlenül fejt ki metabolikus hatásokat a hangyákra; (2) a gombák miatt a hangyák intenzívebben párologtatnak (lásd csótányok esetében: Gemeno és mtsai. [105]); (3) a gombák súlya akkora terhet jelent a hangyáknak, ami gyorsítja a hangyák anyagcseréjét, mivel további energiára van szükségük a nagyobb súly hordozásához; (4) a rágókon, illetve azok körül elhelyezkedő talluszok akadályozzák a hangyák vízfelvételét (lásd: Nalepa és Weir [106]).

A fentebb említett eredmények alapján úgy gondoljuk, hogy érdemes lenne hasonló kísérleteket végezni más hangyaparazita Laboulbeniales fajokkal kapcsolatban is. A *Laboulbenia formicarum* gombával fertőzött hangyák viszonylag könnyen gyűjthetőek, mivel széles körben elterjedtek [94], azonban a másik két, Európában honos hangyaparazita Laboulbeniales gomba ismereteink szerint meglehetősen ritka és nehezen gyűjthető [38,46,50]. Hasznos lenne még vizsgálni a *R. wasmannii* hatását nemcsak a *M. scabrinodis*-ra, hanem más *Myrmica* fajokra is, hiszen ezek ökológiája és fiziológiája nagymértékben különbözik a vizsgált *M. scabrinodis*-tól [126]. Számos más taxonómiai csoportba tartozó hangyaparazita gomba is honos Európában

illetve a Kárpát-medencében, például az *Aegeritella superficialis*, a *Myrmicinosporidium durum*, vagy a *Pandora myrmecophaga* (Espadaler és Santamaria ^[46] és az ott található hivatkozások, valamint Csata és mtsai. ^[73]), azonban ezek gazdafajaira gyakorolt hatása is meglehetősen alulkutatott ^[127,128].

Ezek a gombafajok akár invazív hangyafajok elleni biológiai védekezésben is szerepet játszhatnak, egy ismert példa a *L. formicarum*, amely az Európában invazív *L. neglectus*-t fertőzi ^[46], de ennek eredményessége és hosszabb távú hatásai egyelőre kérdésesek. Hasonló potenciál rejlik a szintén a Laboulbeniales rendbe tartozó *H. virescens* gombafajban is, amely negatív hatással van az inváziós *H. axyridis* katicabogárra (Riddick ^[129] valamint Raak-van den Berg és mtsai. ^[130] és annak kiegészítő anyaga). Egyes esetekben a gazdák korai halálózását és csökkent termékenységet figyelték meg a *H. virescens* gomba hatására ^[131,132,133]. Természetesen ezeket a lehetséges hatásokat csak szigorú ellenőrzés után lehetne más fajok esetében is alkalmazni, hiszen megfelelő kísérleteket kell végezni annak megállapítására, hogy csak az invazív hangyafajokra fejtse ki negatív hatását, és más, őshonos fajokra ne legyenek hatással.

Habár a *R. wasmannii* által parazitált tíz *Myrmica* faj ^[75] széles körben elterjedt Európában, gyakran csak kis, elszigetelt populációkban fordulnak elő egy adott területen ^[126]. Ezek a *Myrmica* fajok szoros kapcsolatban állnak más ízeltlábúakkal (lásd: Witek és mtsai. ^[37] áttekintés céljából), például a *Microdon* (Diptera: Syrphidae) zengőlegyekkel, vagy a *Phengaris* (Lepidoptera: Lycaenidae) boglárkalepkékkel. Még e lepkék parazita fürkészdarazsaival is kapcsolatban vannak, például az *Ichneumon* és a *Neotypus* (Hymenoptera: Ichneumonidae) fajaival. Utóbbi gyakran ott fordul elő, ahol *R. wasmannii*-val fertőzött *Myrmica* kolóniák találhatóak (lásd: Tartally ^[34] III. Függeléke). Ez azt jelentheti, hogy más ízeltlábúak potenciális

vektorai lehetnek a *R. wasmannii*-nak, amennyiben élőhelyi preferenciáik hasonlóak [38,134]. A közelmúltban De Kesel és Haelewaters [134] morfológiai és ökológiai bizonyítékokkal szolgáltak Laboulbeniales fajok nem rokon, de együtt élő gazdafajok (hangyák és atkák) közötti ugrására, melyet Pfliegler és mtsai. [27] eredményei is megerősítenek. Ki kell emelni továbbá, hogy a *Myrmica* fajok gyakran olyan közösségekben fordulnak elő melynek számos tagja veszélyeztetett [34,135,136]; ezért természetvédelmi szempontból döntő fontosságú a „gomba-hangya-szociálp parazita rendszer” ökológiájának jobb megértése. A korábbi vizsgálatok eredményeit [105,107,110,129], amelyek szerint a Laboulbeniales gombák negatívan befolyásolhatják gazdáik túlélési arányát, jelen eredményeink is megerősítik. Mivel a *R. wasmannii*-val fertőzött hangyák kevésbé képesek ellenálni az élelem és víz megvonásnak, valamint még ideális laboratóriumi körülmények közt is magasabb mortalitást mutattak [110], valószínű, hogy hasonló körülmények között a fertőzött kolóniák természetes környezetükben is hátrányokat szenvedhetnek kompetitoraikkal vagy akár szociálp parazitaikkal szemben. Úgy véljük, hogy jelen eredményeink felhívják a figyelmet erre a komplex rendszerre, mely további myrmekológiai, mikológiai és parazitológiai vizsgálatok témájául szolgálhat a jövőben.

3.3 A *Rickia wasmannii* gombafaj hatása a *M. scabrinodis* hangyafaj agressziójára és bátorságára

3.3.1 Anyagok és módszerek

A kolóniák begyűjtése és tartási körülményeik

A vizsgált *M. scabrinodis* kolóniákat két magyarországi régióból gyűjtöttük be. Észak-Magyarországról 12 kolónia, hat fertőzött kolónia Rakaca település közeléből (48°27'É; 20°47'K, 170m t.f.m) és hat nem fertőzött

kolónia Aggtelek mellől (48°26'É; 20°30'K, 340m t.f.m.) lett begyűjtve. További 12 kolóniát gyűjtöttünk Kelet-Magyarországról, hat fertőzött kolónia egy Újlétához közeli élőhelyről (47°26'É; 21°51'K, 120m t.f.m.) és hat nem fertőzött kolónia Monostorpályi közeléből (47°25'É, 21°48'K, 110m t.f.m.). A kísérletek elvégzésekor nem volt ismert olyan magyarországi élőhely ahol fertőzött és nem fertőzött kolóniák együttesen nagy számban előfordultak, így nem volt lehetőségünk a fertőzött és nem fertőzött kolóniákat egy élőhelyről begyűjteni. Azonban a két régió gyűjtési területeit úgy választottuk ki, hogy hasonló klimatikus és környezeti adottságokkal rendelkezzenek, ezzel minimalizálva a különböző környezeti változók kolóniákra gyakorolt hatását.

A vizsgált területekről összesen 24 kolóniát gyűjtöttünk be, melyek mindegyike rendelkezett királynővel, néhány száz dolgozóval valamint fiasítással. A különböző környezeti hatások minimalizálása érdekében a kísérletek megkezdése előtt minden kolóniát minimum két hétig azonos laboratóriumi körülmények közt tartottunk: hőmérséklet 20 ± 1 °C és hetente kétszer etettünk elölt csótányokkal (*Blaptica dubia*) valamint 33%-os mézes vizes oldattal *ad libitum*. A mesterséges fészkeket műanyag dobozokból alakítottuk ki (hosszúság: 16,5cm; szélesség: 11,5cm; magasság: 6cm). A hangyák szökését úgy akadályoztuk meg, hogy a dobozok belső falait Fluon-nal kentük be. A dobozok aljára egy réteg (1cm) cement került, melyben egy kisméretű „fészek” kamrát alakítottunk ki egy negatív sablon segítségével (hosszúság: 5,5cm; szélesség: 4,5cm; magasság: 1cm). A kamrát egy üveglappal részlegesen letakartuk. A vizsgálatok előtt minden kolónia 1 hónap akklimatizációs időt töltött ezekben a fészkekben (Báthori és mtsai. ^[113] nyomán).

Bátorság teszt

A hangyák bátorságát egyenként úgy vizsgáltuk, hogy megmértük, mennyi idő alatt hagyták el a menedéküket (Gyuris és mtsai. ^[137] alapján). A tesztek előtt 18 egyformán melanizált, közepesen sötét dolgozót ^[118] választottunk ki (B.F.) véletlenszerűen minden kolóniából (összesen $n = 432$). Ezeket a mini kolóniákat a kísérletek előtt Bhatkar zselével etettük ^[119], majd 12 óra elteltével az egyedeket véletlenszerű sorrendben helyeztük el menedékeikben. Ezek a menedékek sterilizált, új dugóval rendelkező fekete műanyag csövek voltak, (hosszúság: 60 mm; átmérő: 5 mm), melyben a hangyák egy perc akklimatizációs időt töltöttek ^[137,138] (12a. ábra). A dugó eltávolítása után addig mértük az időt, míg az egyes hangyák teljes testterjedelmükkel el nem hagyták a menedékül szolgáló műanyag csövet (a várakozási idő minden egyed esetében három percen volt maximalizálva) (lásd Báthori és mtsai. ^[139]).



12. ábra: A bátorság tesztekhez (a) valamint az agresszió tesztekhez (b) használt kísérleti csövek felépítése A nyíl a két üvegcső közti elválasztólapot jelöli.

Agresszió teszt

Ebben a kísérletben 120 dolgozó párt választottunk ki véletlenszerűen mindkét földrajzi régióból, köztük egy fertőzött és egy nem fertőzött egyformán melanizált dolgozót. A két különböző földrajzi régióból, Észak- és Kelet-Magyarországból származó dolgozó párokat (egy fertőzött és egy nem fertőzött dolgozó) külön teszteltük. A tesztelt dolgozók két egymással szembefordított, vékony műanyag lappal elválasztott üvegcsőbe kerültek (hosszúság: 53 mm; átmérő: 15 mm) (12b. ábra). Egy perces akklimatizációs periódus után ^[138] az elválasztó lapot eltávolítottuk, hogy a fertőzött és nem fertőzött dolgozók találkozhatnak. Az első interakciót követő három percen megfigyeltük a különböző viselkedések számát ^[139]. A következő viselkedési kategóriákat regisztráltuk: agresszív viselkedés kezdeményezése, csápérintések, rágókkal fenyegetés, harapás, szúrás, öntisztogatás és a másik egyed tisztogatása (Maák és mtsai. ^[140] alapján). A kísérletek végén a hangyákat 67,5% -os etanolos oldatba helyeztük, majd leszámoltuk a gomba talluszok számát a statisztikai elemzésekhez (lásd alább), melyhez egy Leica MZ12.5 sztereomikroszkópot használtunk 10–160×-os nagyítással mellett.

Statisztikai módszerek

A statisztikai elemzéseket az R statisztikai szoftverrel végeztük ^[120]. Az adatokat az „lme4” R-csomag ^[121] általánosított lineáris kevert-hatás modelljeivel (GLMM) elemeztük, mivel az ilyen típusú modellek számos módszert kínálnak a nem Gauss-féle hibaeloszlások és ún. véletlen hatások kezelésére. A szignifikáns összefüggéseket mutató GLMM-ekben a „MuMIn” R-csomag felhasználásával nyertük ki a modell kondicionális R^2 -ét ^[141].

Annak megállapítására, hogy szignifikáns különbség van-e a fertőzött és a nem fertőzött dolgozók között a menedékhely elhagyásának valószínűségét illetően, binomiális GLMM-et alkalmaztunk, amelyben a menedékhely

elhagyását bináris válaszként (1, ha az egyed elhagyta a menedéket), és a fertőzést bináris prediktortényezőként határoztuk meg (1, ha az egyed fertőzött volt). Azt is megvizsgáltuk, hogy a fertőzött és nem fertőzött dolgozók különbségeket mutattak-e látenciájukban a menedékhely elhagyása előtt, ehhez az R „coxme” csomagjából elérhető kevert-hatás Cox regressziós modellt illesztettünk ^[142].

Ebben a modellben a menedék elhagyása előtti időt követési időként adtuk meg, míg a távozás eseményét állapotjelző eseményként határoztuk meg, és a fertőzés bináris prediktor változó volt. Annak tesztelésére, hogy a fertőzött dolgozók tallusz száma befolyásolta-e a menedék elhagyása előtti időt, egy log kapcsolati függvényű Gamma GLMM-et illesztettünk, mert ez a modell képes kezelni a Gamma-elosztott időadatokat. A Gamma GLMM illesztésekor kizártuk a nem érintett dolgozók megfigyeléseit. Magyarázóváltozóként a tallusz számot használtuk. Az összes fent leírt modellben véletlenszerű hatásként határoztuk meg a mérések időblokkját és a gyűjtési helyet.

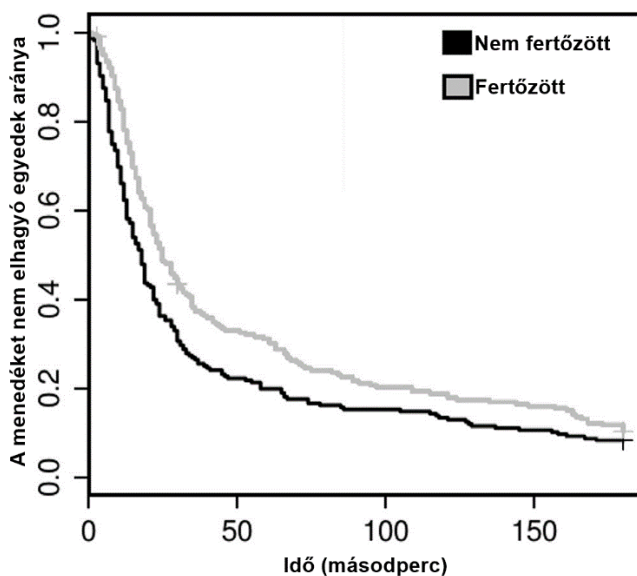
Az agresszivitás mérése érdekében egy indexet számoltunk Martin és mtsai. alapján ^[143], osztva a megfigyelt agresszív viselkedések számát (állkapoccsal fenyegetés, harapás, szúrás) az interakcióval járó viselkedések teljes számával (állkapoccsal fenyegetés, harapás, szúrás, csápok közötti interakció és egymás tisztogatása). Ez az index az agresszív viselkedések arányát jelenti a megfigyelt és rögzített interaktív viselkedések összességében. Annak tesztelésére, hogy a fertőzésnek van-e szignifikáns hatása az agresszív viselkedések arányára, binomiális GLMM-et illesztettünk, amelyben a magyarázóváltozó a fertőzöttség volt, és függő változóként a kiszámított agressziós indexet használtuk. Annak megállapítására, hogy a fertőzött vagy nem fertőzött dolgozók kezdeményeznek-e nagyobb valószínűséggel agresszív interakciókat, egy másik binomiális GLMM-et használtunk, amelyben magyarázóváltozóként a fertőzést, a függőváltozóként pedig az iniciációt

(bináris változó, ahol „1” azt jelenti, hogy az adott hangya volt az első, aki agresszív viselkedést mutatott az adott esetben) adtuk meg. A fent leírt két modellben a tesztelt párok azonosítóját és a származási helyeket véletlen hatásként határoztuk meg. Ezenkívül megvizsgáltuk, hogy a talluszok száma befolyásolja-e az agresszív viselkedés arányát. Ehhez binomiális GLMM-et illesztettünk (értelemszerűen csak a fertőzött hangyáktól származó adatokat használva) az agressziós indexet használva függőváltozóként, és a tallusz számát magyarázóváltozóként. A származási helyet véletlen hatásként határoztuk meg.

3.3.2 Eredmények

Bátorság teszt

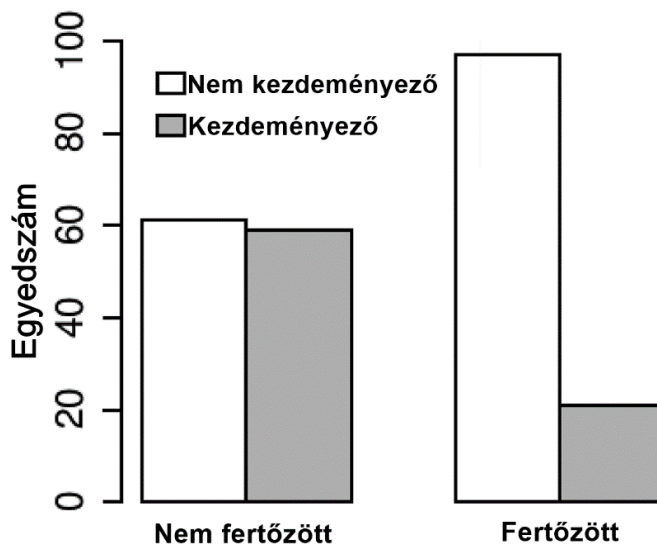
A fertőzött hangyák nem különböztek a nem fertőzöttektől a menedék elhagyásának valószínűségében (binomiális GLMM: $z = -0.99$; $p = 0.318$). A fertőzött dolgozók azonban szignifikánsan lassabban hagyták el a menedéket (vegyes hatású Cox-modell: $z = -2.13$; $p = 0.033$) (13. ábra). A fertőzött dolgozókon található talluszok száma nem befolyásolta szignifikánsan a menedék elhagyása előtt eltelt időt (log-kapcsolt Gamma GLMM: $z = -0.33$; $p = 0.744$).



13. ábra: Az eltelt idő és az olyan fertőzött és nem fertőzött egyedek aránya melyek nem hagyták el a menedéket.

Agresszió teszt

A fertőzés önmagában nem gyakorolt jelentős hatást az agresszív viselkedések arányára (binomiális GLMM: $z = -0.41$; $p = 0.68$). A fertőzött dolgozók azonban szignifikánsan ritkábban kezdeményeztek agresszív viselkedést, mint a nem fertőzött egyedek (binomiális GLMM: $z = -2.91$; $p = 0.004$; feltételes $R^2 = 0.23$) (14. ábra). A fertőzött dolgozókon a tallusok száma enyhén negatív szignifikáns hatást gyakorolt az agresszív viselkedés arányára (binomiális GLMM: $z = 2.85$; $p = 0.005$; feltételes $R^2 = 0.50$).



14. ábra: Az agresszív viselkedésforma kezdeményezésének valószínűsége fertőzött és nem fertőzött egyedek közt.

3.3.3 Diskusszió

Kísérleti eredményeink alapján úgy tűnik, hogy a *R. wasmannii* jelentős hatással van a *M. scabrinodis* dolgozók viselkedésére. Mivel a fertőzés folyamatosan jelen van a fertőzött kolóniákban (Haelewaters és mtsai. ^[81], TA és BF személyes megfigyelése laboratóriumi kolóniákon), ez tartós változásokhoz vezethet a fertőzött kolóniák viselkedésében ^[95]. Érdeemes megjegyezni, hogy amikor egy kolónia *R. wasmannii* gombával fertőzött, annak dolgozói a legfiatalabb egyedek kivételével fertőzöttnek bizonyulnak ^[96,118], így a fertőzés nemcsak az egyénekre, hanem kolóniális szinten is komoly hatással lehet, akár hosszú távon is.

A következő hipotéziseket állíthatjuk fel a bátorságteszt eredményeivel kapcsolatban a fertőzött dolgozók esetében: (1) összeségében rosszabb fizikai állapotban lehetnek ^[112], hiszen még ideális laboratóriumi körülmények között is a fertőzött hangyák túlélési esélyei alacsonyabbak voltak ^[110]; és / vagy (2)

a gomba arra készítette a gazdaszerveget, hogy ne hagyja el a védett helyet (természetes körülmények közt a kolóniát).

Azonban meg kell jegyezni, hogy Csata és mtsai. ^[115] nem találtak különbséget a fertőzött és nem fertőzött egyedek mozgásmintázatában. Így a fertőzött hangyák nem a mozgásukban bekövetkezett változások miatt hagyhatták el később a menedékeket, hanem viselkedésbeli változások miatt. Ennek pontos mechanizmusai azonban jelenleg nem ismertek. Feltételezhető, hogy a *R. wasmannii* nemcsak a hangyakolóniákon belül, hanem azok között is képes terjedni. Amennyiben a megnövekedett dolgozói aktivitás (a fészken kívül) növelné a gomba terjedési sikerét, akkor a fertőzött hangyák esetében több fészken kívüli tevékenységet kellene végezniük ^[144]. Ha a gazdaszervegetek többet tartózkodnak a fészken kívül és interakcióba kerülnek más kolóniák egyedeivel, az segíthetné a gomba fészkek közti terjedését, ellentétben egy olyan viselkedésformával ahol a gazdaszervegetek inkább a fészken belül tartózkodnak. Eredményeink azonban azt mutatják, hogy a fertőzött *M. scabrinodis* dolgozók nem így viselkednek. A *R. wasmannii* interkoloniális terjedése, amelyet a fészkekből kijáró fertőzött dolgozók okoznak, valószínűleg ritka és alkalmi lehet vagy az interkoloniális terjedés nem közvetlen kontaktus útján történik. További kutatásokra lenne szükség annak ellenőrzésére, hogy a gomba a kirepülő szárnyas királynők segítségével, a *Myrmica* fajoknál is megfigyelhető kolóniahasadás által ^[126], a környezetben elszóródó gombaspórákkal ^[47,48], vagy paraziták által terjed-e ^[27].

A főként kolóniahasadás útján történő terjedés a gomba extrém gazdaspecificitását sugallaná. Ilyen extrém gazdaspecificitás már ismert egy hangya fajokhoz kötődő parazitánál [a szociálpazita *Microdon mutabilis* zengőlégy (Diptera: Syrphidae) esetében ^[145]], de mivel jelenleg nem állnak rendelkezésre információk a különböző *R. wasmannii* populációk közötti genetikai kapcsolatokról, egyelőre lehetetlen meghatározni, hogy a különböző

gombatorzsek genetikailag hasonlóan adaptálódtak-e a különböző gazdahangya kolóniákhoz.

Mindezeken felül, nem zárhatjuk ki annak lehetőségét, hogy a gomba terjedéséhez szükség van a hangyafészek által biztosított specifikus mikroklimatikus viszonyokra ^[27], pl. mert az érett talluszokból kilökődött aszkospórák rendkívül érzékenyek az optimálistól eltérő környezeti viszonyokra ^[48]. A fertőzés terjedésének ilyen hipotetikus korlátai valóban a gazdafajon megfigyelt viselkedési változásokat szolgálhatják, vagy legalábbis a kevésbé aktív dolgozókat érintő negatív szelekció hiányát jelenthetik. Ebben az értelemben a fertőzött gazda rosszabb általános állapota, amely kevésbé aktív viselkedést eredményez, előnyt jelenthet a gomba számára. Jelen eredményeink alapján a fertőzés negatívan befolyásolhatja a dolgozók versenyképességét kompetitív környezetben, mivel a csökkent bátorság és agresszió nem előnyös, ha az erőforrásokért jelentős verseny folyik ^[146].

4. Általános diszkusszió

Annak ellenére, hogy az elmúlt évtizedben egyre több kutató kezdett foglalkozni a csoporttal, a hangyaparazita *Laboulbeniales* gombák bizonyos fajainak elterjedéséről a mai napig meglehetősen hiányos ismeretekkel rendelkezünk. A Dél-Amerikában honos *D. formicicola* és *L. ecitonis* a leírásuk óta eltelt hosszú idő ellenére mindössze néhány helyről ismert^[42] és ez, a régióban dolgozó kutatók érdeklődésének hiányában a közeljövőben valószínűleg nem is fog megváltozni.

A holarktikus fajokkal kapcsolatban a *R. wasmannii* és a *L. formicarum* elterjedési területe mára egészen jól ismert, habár megjegyzendő, hogy míg a *L. formicarum* őshonos elterjedési területéről származó előfordulási adatok a múlt század első feléből származnak és a vele kapcsolatos kutatások a múlt század közepére elhaltak Észak-Amerikában^[46], addig a nem őshonos területekről származó adatok java az elmúlt két évtizedből vált ismerté^[42,54,56,94]. Hasonlóan jól ismert mára a *R. wasmannii* elterjedési területe is, mely viszonylag nagyszámú előfordulási adattal a Nyugat-Palearktisz egy jelentős részét lefedi^[75]. A *L. camponoti* és a *R. lenoirii* fajok potenciális elterjedése azonban még a közelmúlt új adataival kiegészítve is meglehetősen bizonytalan. A *L. camponoti*-nak jelenleg 19 előfordulási adata ismert, azonban ezek egymástól igen távoli régiókból származnak, meglehetősen sporadikusak^[44]. Hasonlóan bizonytalan még a *R. lenoirii* potenciális elterjedési területe is, habár az ismert 23 előfordulási adata jelentősen kisebb területet ölel fel, mint a *L. camponoti* esetében^[67]. Mivel mindkét gombafaj egy-egy igen diverz, nagyszámú hangyafajt magába foglaló nemzetséget parazitál (*Camponotus* és *Messor* fajok)^[55], így fennmaradó érdeklődés esetén feltételezhetően még számos előfordulási adata fog ismerté válni a jövőben, ahogy ezt a jelen dolgozatban bemutatott új eredmények is alátámasztják.

Az elterjedésük mellett sokáig ismeretlenek voltak a hangyaparazita Laboulbeniales gombák gazdáik viselkedésére gyakorolt hatásai is, azonban az újabb kutatásoknak ^[110,112,113] köszönhetően egyre több információ áll rendelkezésünkre. Ezek a tanulmányok feltárták a gomba hangyagazdáinak viselkedésbeli változásait, mint a megnövekedett vízfogyasztás ^[113] a fokozott tisztogató magatartás ^[110], vagy a csökkent agresszió illetve bátorság ^[139]. Azonban meg kell jegyezni, hogy a jelen disszertációban bemutatott vizsgálatainkban csak olyan fertőzött és nem fertőzött populációkból származó kolóniákkal volt lehetőségünk dolgozni, amelyek kissé eltérő élőhelyekről származtak, így a különböző élőhelyekből fakadó környezeti paraméterek esetleges hatását nem tudjuk teljesen kizárni. Későbbi vizsgálatokban azonban egyazon élőhelyekről származó fertőzött és fertőzetlen kolóniák, illetve egyedek közt is kimutattak különbségeket ^[110,147], így valószínűsíthető, hogy eredményeinket nem befolyásolták a vizsgált kolóniákra ható élőhelyi környezeti paraméterek. Hangsúlyozni kell azt is, hogy eddig szinte minden hangyaparazita Laboulbeniales-ekkel kapcsolatos negatív és pozitív hatásra vonatkozó viselkedésközpontú eredményt laboratóriumi kísérletek során értek el ^[110,113,115,118,139], ezért további, elsősorban terepi kísérletekre lenne szükség, hogy pontosabb képet kapjunk e gombáknak a gazdákra gyakorolt komplex hatásáról.

5. Összefoglalás

A Laboulbeniales gombák rendjébe tartozó hangyaparazita fajok valódi természetét a növekvő kutatási intenzitásnak köszönhetően csupán az utóbbi néhány évben kezdtük el megérteni. Annak ellenére, hogy a hat ismert hangyaparazita fajból Európában négy (*Rickia wasmannii*, *Rickia lenoirii*, *Laboulbenia formicarum*, *Laboulbenia camponoti*) is megtalálható, a gazdafajaikkal való interakcióik és elterjedésük sokáig meglehetősen alulkutatott volt.

Kutatómunkám célja e fajok kárpát-medencei elterjedésének és gazdafajaikra gyakorolt hatásának megismerése volt.

Dolgozatom főbb eredményeit az alábbiakban foglalom össze:

- A hangyaparazita Laboulbeniales fajok elterjedésével foglalkozó vizsgálataink eredményeképpen két új fajt (*L. camponoti* és *R. lenoirii*) sikerült kimutatnunk a Kárpát-medence területéről, mely mindkét faj esetében a legészakibb ismert előfordulásnak tekinthető. Ez új megvilágításba helyezte ennek a két korábban főleg a Mediterráneum területéről ismert fajnak az elterjedését.
- Sikerült azonosítanunk a *R. wasmannii* eddig korábban nem ismert gazdafaját (*Myrmica hellenica*) Görögországból, mellyel a gomba ismert gazdafajainak száma kilencről tízre, a regisztrált országok száma pedig 17-ről 18-ra emelkedett.

- Laboratóriumi körülmények között, a *R. wasmannii*-val fertőzött egyedek kevésbé bizonyultak bátorak és agresszívnak, mint a nem fertőzött egyedek. A fertőzött dolgozók továbbá magasabb mortalitást mutattak élelem- és vízmegvonás hatására, valamint megnövekedett vízigénnyel rendelkeztek. Ezek a hatások természetes körülmények között, hátrányt jelenthetnek a fertőzött kolóniák számára és hatással lehetnek a fajjal kapcsolatban lévő (szociál)parazitákra is.

6. Summary

The true nature of the ant parasitic Laboulbeniales species has only begun to be understood in the last few years due to the increasing research activity. Although four (*Rickia wasmannii*, *Rickia lenoirii*, *Laboulbenia formicarum*, *Laboulbenia camponoti*) of the six known ant parasitic species can be found in Europe, their interactions and distribution with their host species have long been quite understudied.

The aim of my research was to study the distribution of these ectoparasitic fungi in the Carpathian Basin and their impact on their host species.

The main results of my dissertation are:

- We found two new ant parasitic Laboulbeniales species (*L. camponoti* and *R. lenoirii*) for the Carpathian Basin, which can be considered the northernmost known occurrence of both species. This has shed a new perspective on the distribution of these two species, previously known mainly from the Mediterranean.

- Furthermore, we identified a new host species (*Myrmica hellenica*) of *R. wasmannii* from Greece, increasing the number of known host species of the fungus from nine to ten and the number of recorded countries from 17 to 18.

- Under, laboratory condition, *Rickia wasmannii* infected *Myrmica scabrinodis* workers proved to be less brave and less aggressive than uninfected ones. Infected workers also showed higher mortality and increased water consumption under food and water withdrawal. These results can be detrimental to infected colonies and have an unclear effect on their often rare and vulnerable parasites.

7. Köszönetnyilvánítás

Ez úton is szeretnék köszönetet mondani témavezetőmnek, dr. Tartally Andrásnak, aki lehetővé tette és az évek alatt végig támogatta kutatásaim elvégzését. Köszönöm dr. Pfliegler Walternek, dr. Rádai Zoltánnak, dr. Csata Enikőnek, dr. Vincze Orsolyának, dr. Danny Haelewaters-nek, Tóth Enikőnek, dr. Gareth Dyke-nak, dr. Petr Klimes-nek, Alexander Wild-nak, dr. Markó Bálintnak és Mirkó Erikának a kéziratok elkészítésében nyújtott nélkülözhetetlen segítségét. Köszönettel tartozok az Aggteleki, a Bükki és a Hortobágyi Nemzeti Park munkatársainak, hogy lehetővé tették a terepi kutatások feltételeit. Hasonló okokból köszönettel tartozom dr. Vas Zoltánnak, Puskás Gellértnek és Bernard Landry-nak a Magyar Természettudományi Múzeum és a Genfi Természettudományi Múzeum munkatársainak. Külön köszönet illeti dr. Rádai Zoltánt, Somogyi Anna Ágnes, Márku Vivient, Ballai Lillát, Tóth Zsófiát, dr. Fekete Juditot, Sári Zsuzsannát, Varga Krisztinát, Czibere Juditot és Barta Kittit a terepi és laboratóriumi munkák során nyújtott segítségükért. Vizsgálatainkat az „AntLab” Marie Curie Career Integration Grant within the 7th European Community Framework Programme támogatta.

8. Irodalomjegyzék

1. Dobson, A., Lafferty, K.D., Kuris, A.M., Hechinger, R.F., & Jetz, W. 2008: Homage to Linnaeus: how many parasites? How many hosts?. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105: 11482–11489. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803232105>
2. Kabata, Z. 1976: A rational look at parasitic Copepoda and Branchiura. In *Wildlife Diseases* (pp. 175-181). Boston, MA: Springer US.
3. Heukelbach, J., & Feldmeier, H. 2004: Ectoparasites—the underestimated realm. *The Lancet* 363(9412): 889–891. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(04\)15738-3](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(04)15738-3)
4. Krone, O. 2007: Endoparasites. *Raptor, research and management techniques*. Surrey: Hancock House Publishers: 318-328.
5. Despommier, D.D., & Karapelou, J.W. 2012: *Parasite life cycles*. Springer Science & Business Media.
6. Blasco-Costa, I., & Poulin, R. 2017: Parasite life-cycle studies: a plea to resurrect an old parasitological tradition. *Journal of Helminthology* 91(6): 647–656. <https://doi.org/10.1017/S0022149X16000924>
7. Poulin, R., & Morand, S. 2000: The diversity of parasites. *The quarterly review of biology* 75(3): 277–293. <https://doi.org/10.1086/393500>
8. Goater, T., Goater, C., & Esch, G. 2013: Parasitism: The Diversity and Ecology of Animal Parasites (2nd ed.). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139047876>
9. Hatcher, M.J., Dick, J.T., & Dunn, A.M. 2012: Diverse effects of parasites in ecosystems: linking interdependent processes. *Frontiers in Ecology and the Environment* 10(4): 186–194. <https://doi.org/10.1890/110016>
10. Duron, O., Bouchon, D., Boutin, S., Bellamy, L., Zhou, L., Engelstädter, J., & Hurst, G.D. 2008: The diversity of reproductive parasites among

- arthropods: Wolbachia do not walk alone. *BMC biology* 6: 1–12.
<https://doi.org/10.1186/1741-7007-6-27>
11. Haelewaters, D., Shapiro-Ilan, D.I., & Cottrell, T.E. 2018: Will dual fungal infections increase mortality of *Harmonia axyridis* in natural populations. *IOBC-WPRS Bulletin* 137: 12–16.
 12. Biron, D.G., Marché, L., Ponton, F., Loxdale, H.D., Galéotti, N., Renault, L., ... & Thomas, F. 2005: Behavioural manipulation in a grasshopper harbouring hairworm: a proteomics approach. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272(1577): 2117–2126.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3213>
 13. Mongkolsamrit, S., Kobmoo, N., Tasanathai, K., Khonsanit, A., Noisripoom, W., Srikitikulchai, P., ... & Luangsa-Ard, J.J. 2012: Life cycle, host range and temporal variation of *Ophiocordyceps unilateralis/Hirsutella formicarum* on Formicine ants. *Journal of Invertebrate Pathology* 111(3): 217–224.
<https://doi.org/10.1016/j.jip.2012.08.007>
 14. Barnard, C.F. (Ed.). 1990: Parasitism and Host Behaviour (1st ed.). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b12650>
 15. Majewski, T. 1994: The Laboulbeniales of Poland. *Polish Botanical Studies* 7: 1–466.
 16. Weir, A., Hammond, P.M. 1997: Laboulbeniales on beetles: host utilization patterns and species richness of the parasites. *Biodiversity & Conservation* 6(5): 701–719.
 17. Santamaria, S. 2001. Los Laboulbeniales, un grupo enigmático de hongos parásitos de insectos. *Lazaroa* 22: 3–19.
 18. Thaxter, R. 1896: Contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae, Part I. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences* 12(3): 188–429.

19. Thaxter, R. 1902: Preliminary diagnoses of new species of Laboulbeniaceae. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences of Boston* 38: 7–57.
20. Thaxter, R. 1908: Contribution toward a Monograph of the Laboulbeniaceæ: Part II. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences* 13(6): 219–469.
21. Thaxter, R.. 1924: Contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae, Part III. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences* 14(5): 315–409.
22. Thaxter, R.. 1926: Contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae, Part IV. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences* 15(4): 331–555.
23. Thaxter, R.. 1931: Contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae, Part V. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences* 16: 7–435.
24. Faull, J.H. 1911: The cytology of the Laboulbeniales. *Annals of Botany* 25(99): 649–654.
25. Kaur, S., Mukerji, K.G. 2006: The Laboulbeniales (Ascomycetes): distribution and host parasite relationships. *Current Concepts in Botany*. IK International, New Delhi, 19–35.
26. Kirk PM. 2019: Catalogue of Life database. Website: <http://www.catalogueoflife.org>.
27. Pfliegler, W.P., Báthori, F., Haelewaters, D., Tartally, A. 2016: Studies of Laboulbeniales on *Myrmica* ants (III): myrmecophilous arthropods as alternative hosts of *Rickia wasmannii*. *Parasite* 23: 50. <https://doi.org/10.1051/parasite/2016060>
28. Haelewaters, D., Boer, P., Báthori, F., Rádai, Z., Reboleira P.S. A.S., Tartally, A., De Kesel, A., Pfliegler, W.P., Nedved, O. 2019: Studies of

- Laboulbeniales on *Myrmica* ants (IV): host-related diversity and thallus distribution patterns of *Rickia wasmannii*. *Parasite* 26: 29. <https://doi.org/10.1051/parasite/2019028>
29. Reboleira, A.S.P., Moritz, L., Santamaria, S., & Enghoff, H. 2021: Penetrative and non-penetrative interaction between Laboulbeniales fungi and their arthropod hosts. *Scientific Reports* 11(1): 22170. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01729-x>
30. Haelewaters, D., Matthews, T.J., Wayman, J.P., Cazabonne, J., Heyman, F., Quandt, C.A., & Martin, T.E. 2023: Biological knowledge shortfalls impede conservation efforts in poorly studied taxa—A case study of Laboulbeniomycetes. *Journal of Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/jbi.14725>
31. Van Caenegem, W., Blondelle, A., Dumolein, I., Santamaria, B., Dick, C. W., Hiller, T., ... & Haelewaters, D. 2023: Five new species of Gloeandromyces (Fungi, Laboulbeniales) from tropical American bat flies (Diptera, Streblidae), revealed by morphology and phylogenetic reconstruction. *Mycologia* 1–24. <https://doi.org/10.1080/00275514.2023.2230114>
32. Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S. 2012:. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486(7401): 59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
33. Giam, X. 2017: Global biodiversity loss from tropical deforestation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(23): 5775–5777. <https://doi.org/10.1073/pnas.1706264114>

34. Tartally, A. 2008: Myrmecophily of *Maculinea* butterflies in the Carpathian Basin (Lepidoptera: Lycaenidae). University of Debrecen: Debrecen, Hungary.
35. Tartally, A., Thomas, J. A., Anton, C., Balletto, E., Barbero, F., Bonelli, S., Bräu, M., Casacci, L.P., Csósz, S., Czekes, Zs., Dolek, M., Dziekańska, I., Elmes, G., Fürst, M.A., Glinka, U., Hochberg, M.E., Höttinger, H., Hula, V., Maes, D., Munguira, M.L., Musche, M., Nielsen, P.S., Nowicki, P., Oliveira, P.S., Peregovits, L., Ritter, S., Schlick-Steiner, B.C., Settele, J., Sielezniew, M., Simcox, D.J., Stankiewicz, A.M., Steiner, F.M., Švitra, G., Ugelvig, L.V., Van Dyck, H., Varga, Z., Witek, M., Woyciechowski, M., Wynhoff, I., Nash, D. R. 2019: Patterns of host use by brood parasitic *Maculinea* butterflies across Europe. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 374(1769): 20180202. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0202>
36. Bonelli, S., Witek, M., Canterino, S., Sielezniew, M., Stankiewicz-Fiedurek, A., Tartally, A., Balletto, E., Schönrogge, K. 2011: Distribution, host specificity and the potential for cryptic speciation in hoverfly *Microdon myrmicae* (Diptera: Syrphidae), a social parasite of *Myrmica* ants. *Ecological Entomology* 36(2): 135–143. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01253.x>
37. Witek, M., Barbero, F., Markó, B. 2014: *Myrmica* ants host highly diverse parasitic communities: from social parasites to microbes. *Insectes Sociaux* 61(4): 307–323. <https://doi.org/10.1007/s00040-014-0362-6>
38. Santamaria, S., Espadaler, X. 2015: *Rickia lenoirii*, a new ectoparasitic species, with comments on world Laboulbeniales associated with ants. *Mycoscience* 56: 224–229. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2014.06.006>

39. Wheeler, W. M. 1910: Colonies of ants (*Lasius neoniger* Emery) infested with *Laboulbenia formicarum* Thaxter. *Psyche* 17(3), 83–86. <https://doi.org/10.1155/1910/92701>
40. Espadaler, X., Lodos, N. 1983: *Camponotus baldaccii* Emery (Hym., Formicidae) parasitized by *Laboulbenia camponoti* Batra (Ascomycetes) in Turkey. *Turkish Journal of Plant Protection* 7: 217–219.
41. Espadaler, X., Suñer, D. 1989: Additional records of Iberian parasitic insect fungi: Laboulbeniales (Ascomycotina) and *Aegeritella* (Deuteromycotina). *Orsis* 4: 145–149.
42. Espadaler, X., Santamaria, S. 2003: *Laboulbenia formicarum* Thaxt.(Ascomycota, Laboulbeniales) crosses the Atlantic. *Orsis: organismes i sistemes* 18: 97–101.
43. Batra, S.W.T. 1963: Some Laboulbeniaceae (Ascomycetes) on insects from India and Indonesia. *American Journal of Botany* 50(10): 986–992. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1963.tb06580.x>
44. Gómez, K., Espadaler, X., Santamaria, S. 2017: First record of an epizoic *Laboulbenia* (Fungi: Laboulbeniales) on ants (Hymenoptera: Formicidae) in Africa. *Sociobiology* 64(2): 155–158. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v64i2.1532>
45. Rossi, W. 1991: A new species and a new record of Laboulbeniales (Ascomycetes) parasitic on myrmecophilous Staphylinidae. *Sociobiology* 18(2): 197–202.
46. Espadaler, X., Santamaria, S. 2012: Ecto- and endoparasitic fungi on ants from the Holarctic Region. *Psyche* 2012: 1–10. <https://doi.org/10.1155/2012/168478>
47. De Kesel, A. 1993: Relations between host population density and spore transmission of *Laboulbenia slackensis* (Ascomycetes, Laboulbeniales)

from *Pogonus chalceus* (Coleoptera, Carabidae). *Belgian Journal of Botany* 126(2): 155–163.

48. De Kesel, A. 1995: Relative importance of direct and indirect infection in the transmission of *Laboulbenia slackensis* (Ascomycetes, Laboulbeniales). *Belgian Journal of Botany* 128(2): 124–130.
49. Rossi, W. 1980: On two Laboulbeniales (Ascomycetes) parasitic on Histeridae (Insecta, Coleoptera). *Mycologia* 72(2): 430–433.
50. Báthori, F., Pfliegler, W.P., Tartally, A. 2014: First records of the myrmecophilous fungus *Laboulbenia camponoti* Batra (Ascomycetes: Laboulbeniales) from the Carpathian Basin. *Sociobiology* 61(3): 338–340. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v61i3.338-340>
51. Lapeva-Gjonova, A., Santamaria, S. 2011: First records of Laboulbeniales (Ascomycota) on ants (Hymenoptera: Formicidae) in Bulgaria. *ZooNotes* 22: 1–6.
52. Balazuc, J., Girbal, J., Espadaler, X. 1982: Laboulbenials (Ascomycetes) Ibériques. *Collectanea Botanica* 13: 403–421.
53. Espadaler, X., Blasco, J. 1991: *Laboulbenia camponoti* Batra, 1963 (Fungi, Ascomycotina) en Aragón. *Lucas Mallada* 2: 13–23.
54. Gómez, K., Espadaler, X., Santamaria, S. 2016: Ant-fungus interactions: *Laboulbenia camponoti* Batra in Italy and a new host for *L. formicarum* Thaxter (Fungi: Ascomycota, Laboulbeniales). *Sociobiology* 63(3): 950–955. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v63i3.1057>
55. AntWeb. Version 8.95.1. California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed 27 September 2023.
56. Espadaler, X., Lebas, C., Wagenknecht, J., & Tragust, S. 2011: *Laboulbenia formicarum* (Ascomycota, Laboulbeniales), an exotic parasitic fungus, on an exotic ant in France. *Vie et Milieu* 61(1): 41–44.

57. Espadaler, X., Rey, S., Bernal, V. 2004: Queen number in a supercolony of the invasive garden ant, *Lasius neglectus*. *Insectes Sociaux* 51: 232–238. <https://doi.org/10.1007/s00040-003-0732-y>
58. Tartally, A. 2000: Notes on the coexistence of the supercolonial *Lasius neglectus* van Loon, Boomsma et Andrásfalvy 1990 (Hymenoptera: Formicidae) with other ant species. *Tiscia* 32: 43–46.
59. Nagy, Cs., Tartally, A., Vilisics, F., Merkl, O., Szita, É., Szél, Gy., Podlussány, A., Rédei, D., Csósz, S., Pozsgai, G., Szövény, G. Markó, V. 2009: Effects of the invasive garden ant, *Lasius neglectus* van Loon, Boomsma et Andrásfalvy, 1990 (Hymenoptera, Formicidae) on arthropod assemblages: pattern analyses in the type supercolony. *Myrmecological News* 12: 171–181.
60. Ugelvig, L.V., Drijfhout, F.P., Kronauer, D.J.C., Boomsma, J.J., Pedersen, J.S. Cremer S. 2008: The introduction history of invasive garden ants in Europe: integrating genetic, chemical and behavioural approaches. – *BMC Biology* 6(1): 1-14. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-6-11>
61. Stukalyuk, S.V., Radchenko, A.G., Ahkmedov, A., Reshetov, A.A. 2020: Uzbekistan—the alleged native range of the invasive ant *Lasius neglectus* (Hymenoptera, Formicidae): geographical, ecological and biological evidences. *Zoodiversity* 54(2). <https://doi.org/10.15407/zoo2020.02.111>
62. Tartally, A., Hornung, E., Espadaler, X. 2004: The joint introduction of *Platyarthrus schoblii* (Isopoda: Oniscidea) and *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae) into Hungary. *Myrmecologische Nachrichten* 6: 61–66.
63. Hornung E., Vilisics F. Tartally A. 2005: Occurrence of *Platyarthrus schoblii* (Isopoda, Oniscidea) and its ant hosts in Hungary. *European*

Journal of Soil Biology 41: 129–133.
<https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2005.11.001>

64. Espadaler, X., Bernal, V. 2015: *Lasius neglectus* a polygynous, sometimes invasive, ant. – <http://www.creaf.uab.es/xeg/Lasius/index.htm> [visited 16.01.2015].
65. Tartally, A., Báthori, F. 2015: Does *Laboulbenia formicarum* (Ascomycota: Laboulbeniales) fungus infect the invasive garden ant, *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae), in Hungary? *e-Acta Naturalia Pannonica* 8: 117–123.
66. van Loon A. J., Boomsma J. J., Andrásfalvy A. 1990: A new polygynous *Lasius* species (Hymenoptera, Formicidae) from Central Europe. I. Description and general biology. *Insectes Sociaux* 37: 348–362. <https://doi.org/10.1007/BF02225997>
67. Lapeva-Gjonova, A., Csősz, S., & Báthori, F. 2022: Fungi Associated with *Messor* Ants on the Balkan Peninsula: First Biogeographical Data. *Diversity* 14(12): 1132. <https://doi.org/10.3390/d14121132>
68. Schlick-Steiner, B.C., Steiner, F.M., Konrad, H., Markó, B., Csősz, S., Heller, G., Ferencz, B., Sípos, B., Christian, E. & Stauffer, C. 2006: More than one species of *Messor* harvester ants (Hymenoptera: Formicidae) in Central Europe. *European Journal of Entomology* 103: 469–476.
69. Báthori, F., Pfliegler, W.P., & Tartally, A. 2015: First records of the recently described ectoparasitic *Rickia lenoirii* Santam. (Ascomycota: Laboulbeniales) in the Carpathian-Basin. *Sociobiology* 62(4): 620–622.
70. Steiner, F.M., Csősz, S., Markó, B., Gamisch, A., Rinnhöfer, L., Folterbauer, C., Hammerle, S., Stauffer, C., Arthofer, W., Schlick-Steiner, B.C. 2018: Turning one into five: Integrative taxonomy uncovers complex evolution of cryptic species in the harvester ant

- Messor* “*structor*”. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 127: 387–404. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.04.005>
71. Tartally, A., Szűcs, B., Ebsen, J. R. 2007: The first records of *Rickia wasmannii* Cavara, 1899, a myrmecophilous fungus, and its *Myrmica* Latreille, 1804 host ants in Hungary and Romania (Ascomycetes: Laboulbeniales; Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 10: 123–123.
72. Bezděčka, P., Bezděčková, K. 2011: First records of the myrmecophilous fungus *Rickia wasmannii* (Ascomycetes: Laboulbeniales) in Slovakia. *Folia Faunistica Slovaca* 16(2): 71–72.
73. Csata, E., Czekes, Z., Erős, K., Németh, E., Hughes, M., Csősz, S., Markó, B. 2013: Comprehensive survey of Romanian myrmecoparasitic fungi: New species, biology and distribution. *North-Western Journal of Zoology* 9: 23–29.
74. Haelewaters, D., Boer, P., Noordijk, J. 2015: Studies of Laboulbeniales (Fungi, Ascomycota) on *Myrmica* ants: *Rickia wasmannii* in the Netherlands. *Journal of Hymenoptera Research* 44: 39–47. <https://doi.org/10.3897/JHR.44.4951>
75. Báthori, F., Pfliegler, W.P., Zimmerman, C.U., Tartally, A. 2017: Online image databases as multi-purpose resources: discovery of a new host ant of *Rickia wasmannii* Cavara (Ascomycota, Laboulbeniales) by screening AntWeb.org. *Journal of Hymenoptera Research* 61: 85–94. <https://doi.org/10.3897/jhr.61.20255>
76. Ponder, W.F., Carter, G.A., Flemons, P., Chapman, R.R. 2001: Evaluation of museum collection data for use in biodiversity assessment. *Conservation Biology* 15: 648–657. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2001.015003648.x>

77. Suarez, A.V., Tsutsui, N.D. 2004: The Value of Museum Collections for Research and Society. *Bio-Science* 54: 66. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0066:TVOMCF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0066:TVOMCF]2.0.CO;2)
78. Solow, A.R., Roberts, D.L. 2006: Museum collections, species distributions, and rarefaction. *Diversity and Distributions* 12: 423–424. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00259.x>
79. Pyke, G.H., Ehrlich, P.R. 2010: Biological collections and ecological/environmental research: a review, some observations and a look to the future. *Biological Reviews* 85: 247–266. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00098.x>
80. Frey, J.K., Yates, T.L., Duszynski, D.W., Gannon, W.L., Gardner, S.L. 1992: Designation and curatorial management of type host specimens (symbiotypes) for new parasite species. *The Journal of Parasitology* 78(5): 930–932. <https://doi.org/10.2307/3283335>
81. Haelewaters, D., Gort, G., Boer, P., Noordijk, J. 2015: Studies of Laboulbeniales (Fungi, Ascomycota) on *Myrmica* ants (II): variation of infection by *Rickia wasmannii* over habitats and time. *Animal Biology* 65: 219–231. <https://doi.org/10.1163/15707563-00002472>
82. Denchev, T.T., Denchev, C.M. 2016: Contribution to the smut fungi of Greece. *Willdenowia* 46: 233–244. <https://doi.org/10.3372/wi.46.46204>
83. Haelewaters, D., Comont, R.F., Zhao, S.Y., Pfister, D.H. 2014: *Hesperomyces virescens* (Fungi, Ascomycota, Laboulbeniales) attacking *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) in its native range. *Chinese Science Bulletin* 59(5): 528–532. <https://doi.org/10.1007/s11434-013-0060-1>
84. Haelewaters, D., Rossi, W. 2015: Three new species of *Laboulbenia* from Roland Thaxter’s backlog of slides and a brief review of Laboulbeniales

associated with Chrysomelidae. *Mycologia* 107(1): 142–148.
<https://doi.org/10.3852/14-022>

85. Haelewaters, D., Zhao, S.Y., Clusella-Trullas, S., Cottrell, T.E., De Kesel, A., Fiedler, L., Herz, A., Hesketh, H., Hui, C., Kleespies, R.G., Losey, J.E., Minnaar, I.A., Murray, K.M., Nedvěd, O., Pfliegler, W.P., Lidwien Raak-van den Berg, C., Riddick, E.W., Shapiro-Ilan, D.I., Smyth, R.R., Steenberg, T., van Wielink, P.S., Vigišová, S., Zhao, Z., Ceryngier, P., Roy, H.E. 2017: Parasites of *Harmonia axyridis*: current research and perspectives. *BioControl* 62: 355–371. <https://doi.org/10.1007/s10526-016-9766-8>
86. Roy, H.E., Brown, P.M.J., Adriaens, T., Berkvens, N., Borges, I., Clusella-Trullas, S., Comont, R.F., De Clercq, P., Eschen, R., Estoup, A., Evans, E.W., Facon, B., Gardiner, M.M., Gil, A., Grez, A.A., Guillemaud, T., Haelewaters, D., Herz, A., Honek, A., Howe, A.G., Hui, C., Hutchison, W.D., Kenis, M., Koch, R.L., Kulfan, J., Lawson Handley, L., Lombaert, E., Loomans, A., Losey, J., Lukashuk, A.O., Maes, D., Magro, A., Murray, K.M., San Martin, G., Martinkova, Z., Minnaar, I., Nedved, O., Orlova-Bienkowskaja, M.J., Rabitsch, W., Ravn, H.P., Rondoni, G., Rorke, S.L., Ryndevich, S.K., Saethre, M.-G., Sloggett, J.J., Soares, A.O., Stals, R., Tinsley, M.C., Vandereycken, A., van Wielink, P., Vigišová, S., Zach, P., Zaviezo, T., Zhao, Z. 2016: The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*: global perspectives on invasion history and ecology. *Biological Invasions* 18: 997–1044. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1077-6>
87. Beaman, R.S., Cellinese, N. 2012: Mass digitization of scientific collections: New opportunities to transform the use of biological specimens and underwrite biodiversity science. *ZooKeys* 209: 7–17. <https://doi.org/10.3897/zookeys.209.3313>

88. Corney D.P.A., Clark J.Y., Tang H.L., Wilkin P. 2012: Automatic extraction of leaf characters from herbarium specimens. *Taxon* 61: 231–244. <https://doi.org/10.1002/tax.611016>
89. Thuiller, W., Lafourcade, B., Engler, R., Araújo, M.B. 2009: BIOMOD – a platform for ensemble forecasting of species distributions. *Ecography* 32: 369–373. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2008.05742.x>
90. Soberón, J.M. 2010: Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography* 33: 159–167. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06074.x>
91. Amorim, D.S., Santos, C.M.D., Krell, F.T., Dubois, A., Nihei, S.S., Oliveira, O.M., Klassa, B. 2016: Timeless standards for species delimitation. *Zootaxa* 4137(1): 121–128. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4137.1.9>
92. Krell, F.T. 2016: Taxonomy: Preserve specimens for reproducibility. *Nature* 539(7628): 168. <https://doi.org/10.1038/539168b>
93. Seifert, B. 2007: *Die Ameisen Mittel-und Nordeuropas*. Tauer: Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft, 368 pp.
94. Herraiz J.A., Espadaler X. 2007: *Laboulbenia formicarum* (Ascomycota, Laboulbeniales) reaches the Mediterranean. *Sociobiology* 50(2): 449–455.
95. De Kesel, A., Haelewaters, D., Dekoninck, W. 2016: Myrmecophilous Laboulbeniales (Ascomycota) in Belgium. *Sterbeekia* 34: 3–6.
96. Markó, B., Csata, E., Erős, K., Németh, E., Czekes, Z., Rózsa, L. 2016: Distribution of the myrmecoparasitic fungus *Rickia wasmannii* (Ascomycota: Laboulbeniales) across colonies, individuals, and body parts of *Myrmica scabrinodis*. *Journal of Invertebrate Pathology* 136: 74–80. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2016.03.008>

97. Tragust, S., Tartally, A., Espadaler, X., Billen, J. 2016: Histopathology of Laboulbeniales (Ascomycota: Laboulbeniales): ectoparasitic fungi on ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News* 23: 81–89.
98. Haelewaters, D., Hiller, T., Pan, F.Y., Pan, J.Y. 2019: Tracking an ectoparasitic fungus of *Harmonia axyridis* in the USA using literature records and citizen science data. *IOBC-WPRS Bulletin* 145: 17–22.
99. Whisler, H.C. 1968: Experimental studies with a new species of *Stigmatomyces* (Laboulbeniales). *Mycologia* 60: 65–75. <https://doi.org/10.1080/00275514.1968.12018548>
100. Garcia, F., Espadaler, X., Echave, P., Vila, R. 2010: Hormigas (Hymenoptera, Formicidae) de los acantilados de l’Avec de Tavertet Barcelone, Peninsula Iberica. *Boletin de la Sociedad Entomologica Aragonesa* 47: 363–367.
101. Scheloske, H.W. 1969: Beiträge zur Biologie, Ökologie und Systematik der Laboulbeniales (Ascomycetes) unter besondere Berücksichtigung des Parasit-Wirt-Verhältnisses. *Parasitologische Schriftenreihe* 19: 1–176.
102. Benjamin, R.K. 1971: Introduction and supplement to Roland Thaxter’s contribution towards a monograph of the Laboulbeniaceae. *Bibliotheca Mycologica* 30: 1–155.
103. Majewski, T. 1994: The occurrence of the Laboulbeniales [Fungi, Ascomycetes] in natural forest communities in the Czasopismo. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 39(2): 479–501.
104. Santamaria, S. 1998: Laboulbeniales, I. Laboulbenia. *Flora Mycologica Iberica* 4: 1–186.
105. Gemeno, C., Zurek, L., Schal, C. 2004: Control of *Herpomyces* spp. (Ascomycetes: Laboulbeniales) infection in the Wood Cockroach, *Parcoblatta lata* (Blattodea: Blattellidae), with benomyl. *Journal of*

Invertebrate Pathology 85: 132–135.
<https://doi.org/10.1016/j.jip.2004.01.005>

106. Nalepa, C.A., Weir, A. 2007: Infection of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) by *Hesperomyces virescens* (Ascomycetes: Laboulbeniales): Role of mating status and aggregation behavior. *Journal of Invertebrate Pathology* 94: 196–203.
<https://doi.org/10.1016/j.jip.2006.11.002>
107. Strandberg, J.O., Tucker, L.C. 1974: Filaromyces forficulae: occurrence and effects on the predatory earwig, *Labidura riparia*. *Journal of Invertebrate Pathology* 24: 357–364. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(74\)90144-X](https://doi.org/10.1016/0022-2011(74)90144-X)
108. Oi, D.H., Pereira, R.M. 1993: Ant behavior and microbial pathogens (Hymenoptera: Formicidae). *The Florida Entomologist* 76: 63–74.
<https://doi.org/10.2307/3496014>
109. Roy, H.E., Steinkraus, D.C., Eilenberg, J., Hajek, A.E., Pell, J.K. 2006: Bizarre interactions and endgames: Entomopathogenic fungi and their arthropod hosts. *Annual Review of Entomology* 51: 331–357.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.150941>
110. Csata, E., Erős, K., Markó, B. 2014: Effects of the ectoparasitic fungus *Rickia wasmannii* on its ant host *Myrmica scabrinodis*: Changes in host mortality and behavior. *Insectes Sociaux* 61: 247–252.
<https://doi.org/10.1007/s00040-014-0349-3>
111. Lapeva-Gjonova, A., Wrzosek, M. 2019: Ant-associated fungi in Bulgaria. *Bulletin of the Entomological Society of Malta* 10: 55–60.
<https://doi.org/10.17387/BULLENTSOCMALTA.2019.07>
112. Konrad, M., Grasse, A.V., Tragust, S., Cremer, S. 2015: Anti-pathogen protection versus survival costs mediated by an ectosymbiont in an ant

- host. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282(1799): 20141976. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1976>
113. Báthori, F., Csata, E., Tartally, A. 2015: *Rickia wasmannii* increases the need for water in *Myrmica scabrinodis* (Ascomycota: Laboulbeniales; Hymenoptera: Formicidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 126: 78–82. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2015.01.005>
114. Pech, P., Heneberg, P. 2015: Benomyl treatment decreases fecundity of ant queens. *Journal of Invertebrate Pathology* 130: 61–63. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2015.06.012>
115. Csata, E., Bernadou, A., Rákossy-Tican, E., Heinze, J., Markó, B. 2017: The effects of fungal infection and physiological condition on the locomotory behaviour of the ant *Myrmica scabrinodis*. *Journal of Insect Physiology* 98: 167–172. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2017.01.004>
116. Csata, E., Billen, J., Bernadou, A., Heinze, J., Markó, B. 2018: Infection-related variation in cuticle thickness in the ant *Myrmica scabrinodis* (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux* 65(3): 503–506. <https://doi.org/10.1007/s00040-018-0628-5>
117. Szentiványi, T., Haelewaters, D., Rádai, Z., Mizsei, E., Pfliegler, W.P., Báthori, F., Tartally, A., Christe, P., Glazot, O. 2019: Climatic effects on the distribution of ant-and bat fly-associated fungal ectoparasites (Ascomycota, Laboulbeniales). *Fungal Ecology* 39: 371–379. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2019.03.003>
118. Báthori, F., Pfliegler, W.P., Rádai, Z., Tartally, A. 2018: Host age determines parasite load of Laboulbeniales fungi infecting ants: implications for host-parasite relationship and fungal life history. *Mycoscience* 59(2): 166–171. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2017.09.004>

119. Bhatkar, A., Whitcomb, W.H. 1970: Artificial diet for rearing various species of ants. *Florida Entomologist* 53(4): 229–232. <https://doi.org/10.2307/3493193>
120. R Core Team 2013: R: A language and environment for statistical computing (Ver 3.0.2). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <[http:// www.R-project.org/](http://www.R-project.org/)>
121. Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2014: lme4 package. Linear mixedeffects models using Eigen and S4. Retrieved from <<http://lme4.r-forge.rproject.org/>>, published online on 02.02.2014.
122. Cox, D.R. 1972: Regression models and life tables. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 34(2): 187–202. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1972.tb00899.x>
123. Therneau, T. 2012: Coxme package. Mixed Effects Cox Models. Retrieved from <<http://r-forge.r-project.org/>>, published online on 15.05.
124. Scherba, G. 1959: Moisture regulation in mound nests of the ant. *Formica ulkei* Emery. *American Midland Naturalist* 6(2): 499–508.
125. Elmes, G.W., Thomas, J.A., Wardlaw, J.C., Hochberg, M.E., Clarke, R.T., & Simcox, D.J. 1998: The ecology of *Myrmica* ants in relation to the conservation of Maculinea butterflies. *Journal of Insect Conservation* 2(1): 67–78. <https://doi.org/10.1023/A:1009696823965>
126. Radchenko, A.G., Elmes, G.W., 2010: *Myrmica* (Hymenoptera: Formicidae) ants of the Old World. *Fauna Mundi* 3: 1–789.
127. Małagocka, J., Jensen, A.B., & Eilenberg, J. 2017: *Pandora formicae*, a specialist ant pathogenic fungus: new insights into biology and taxonomy. *Journal of Invertebrate Pathology* 143: 108–114. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2015.05.001>

128. Csata, E., Billen, J., Barbu-Tudoran, L., Markó, B. 2021: Inside Pandora's box: Development of the lethal myrmecopathogenic fungus *Pandora formicae* within its ant host. *Fungal Ecology* 50: 101022.
129. Riddick, E.W. 2010: Ectoparasitic mite and fungus on an invasive lady beetle: parasite coexistence and influence on host survival. *Bulletin of Insectology* 63(1): 13–20.
130. Raak-van den Berg, C.L., Wielink, P.S., Jong, P.W., Gort, G., Haelewaters, D., Helder, J., Karssen, G., Lenteren, J.C. 2014: Invasive alien species under attack: natural enemies of *Harmonia axyridis* in the Netherlands. *Biocontrol* 59 (2): 229–240. <https://doi.org/10.1007/s10526-014-9561-3>
131. Bro Larsen, E., 1952: On subsocial beetles from the salt-marsh, their care of progeny and adaptation to salt and tide. In: Transactions of the IX International Congress of Entomology, Amsterdam, vol. 1. pp. 502–506.
132. Kamburov, S.S., Nadel, D.J., Kenneth, R. 1967: Observations on *Hesperomyces virescens* Thaxter (Laboulbeniales) a fungus associated with premature mortality of *Chilocorus bipustulatus* L. in Israel. *Israel Journal of Agricultural Research* 17(2): 131–134.
133. Kamburov, S.S., Nadel, D.J., Kenneth, R. 1967: Studies on the fungus *Hesperomyces virescens* attacking *Chilocorus bipustulatus*. In: *Research Report, 1965, 1966, Plant Pathology* (pp. 623–642). Hebrew University, Faculty of Agriculture Jerusalem.
134. De Kesel, A., Haelewaters, D. 2014: *Laboulbenia slackensis* and *L. littoralis* sp. nov. (Ascomycota, Laboulbeniales), two sibling species as a result of ecological speciation. *Mycologia* 106 (3): 407–414. <https://doi.org/10.3852/13-348>

135. Munguira, M.L., Martín, J. (Eds) 1999: Action plan for the Maculinea butterflies in Europe. *Nature and Environment* 97. Council of Europe Publishing, Strasbourg, p. 64.
136. Thomas, J.A., Schönrogge, K. 2019: Conservation of co-evolved interactions: understanding the *Maculinea–Myrmica* complex. *Insect Conservation and Diversity* 12(6): 459–466.
137. Gyuris, E., Feró, O., Tartally, A., Barta, Z. 2011: Individual behaviour in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 278(1705): 628–633. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1326>
138. Spicer Rice, E., Silverman, J. 2013: Submissive behaviour and habituation facilitate entry into habitat occupied by an invasive ant. *Animal Behaviour* 86: 497–506. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.06.006>
139. Báthori, F., Rádai, Z., Tartally, A. 2017: The effect of *Rickia wasmannii* (Ascomycota, Laboulbeniales) on the aggression and boldness of *Myrmica scabrinodis* (Hymenoptera, Formicidae). *Journal of Hymenoptera Research* 58: 41–52. <https://doi.org/10.3897/jhr.58.13253>
140. 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. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.02.014>
141. Barton, K. 2013: MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.9.5.
142. Therneau, T.M. 2016: coxme: Mixed Effects Cox Models. R package version 2.2–5.
143. Martin, S.J., Helanterä, H., Kiss, K., Lee, Y.R., Drijfhout, F.P. 2009: Polygyny reduces rather than increases nestmate discrimination cue

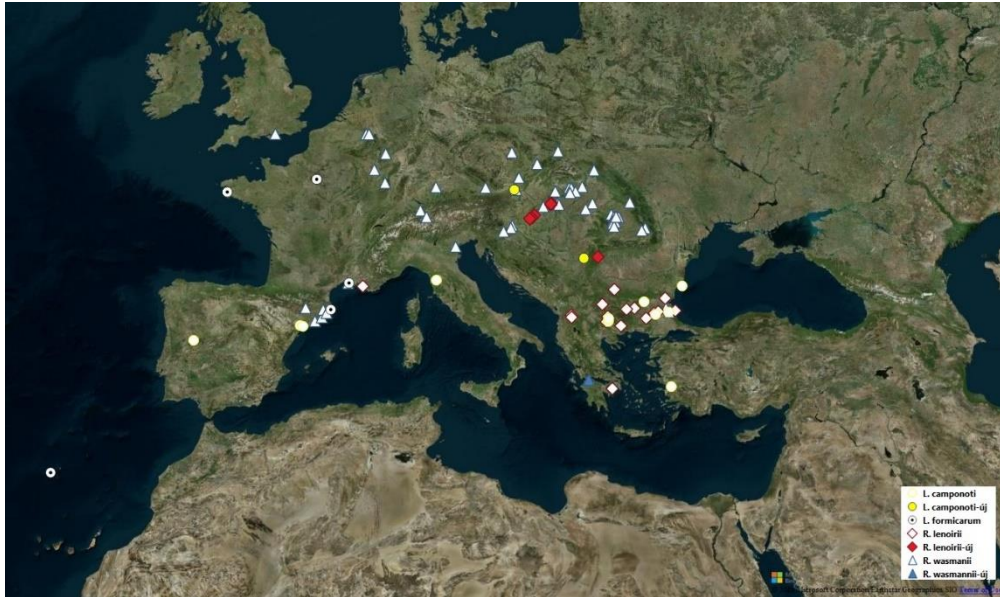
- diversity in *Formica exsecta* ants. *Insectes Sociaux* 56: 375–383.
<https://doi.org/10.1007/s00040-009-0035-z>
144. Bos, N., Lefevre, T., Jensen, A.B., d’Ettorre, P. 2012: Sick ants become unsociable. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 342–351.
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02425.x>
145. Schönrogge, K., Gardner, M.G., Elmes, G.W., Napper, E.K.V., Simcox, D.J., Wardlaw, J.C., Breen, J., Barr, B., Knapp, J.J., Pickett, J.A., Thomas, J.A. 2006: Host propagation permits extreme local adaptation in a social parasite of ants. *Ecology Letters* 9: 1032–1040.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00957.x>
146. Hölldobler, B. 1979: Territoriality in ants. *Proceedings of the American Philosophical Society* 123(4): 211–218.
147. Tartally, A., Szabó, N., Somogyi, A.Á., Báthori, F., Haelewaters, D., Mucsi, A., ... & Nash, D.R. 2021: Ectoparasitic fungi of *Myrmica* ants alter the success of parasitic butterflies. *Scientific Reports* 11(1): 24031.
<https://doi.org/10.1038/s41598-021-02800-3>
148. Zentai, L. 1996: A Kárpát-medence és környékének domborzata (a Közép-Európa Atlasz alapján). –
<http://lazarus.elte.hu/hun/summer.jpg>, retrieved on 28 July 2022.

9. Függlékek

Gombák
<i>Aegeritella superficialis</i> Balazy és J. Wiśn.
<i>Dimorphomyces formicicola</i> (Speg.) I.I. Tav.
<i>Filaromyces forficulae</i> Shanor
<i>Herpomyces</i> Thaxt.
<i>Hesperomyces virescens</i> Thaxt.
<i>Laboulbeniales</i> Engler (1898)
<i>Laboulbenia camponoti</i> S.W.T. Batra
<i>Laboulbenia ecitonis</i> G. Blum
<i>Laboulbenia formicarum</i> Thaxt.
<i>Metarhizium</i> Sorokín
<i>Myrmicinosporidium durum</i> Hölldobler
<i>Pandora myrmecophaga</i> (Turian és Wuest) S. Keller
<i>Rickia lenoirii</i> Santam.
<i>Rickia wasmannii</i> Cavara
Ízeltlábúak
Acaridae Latreille, 1802
<i>Blaptica dubia</i> Serville, 1838
<i>Camponotus aethiops</i> (Latreille, 1798)
<i>Camponotus baldaccii</i> Emery, 1908
<i>Camponotus</i> Mayr, 1861
<i>Camponotus oasisium</i> Forel, 1890
<i>Camponotus pilicornis</i> (Roger, 1859)
<i>Camponotus universitatis</i> Forel, 1890
<i>Camponotus sylvaticus</i> (Olivier, 1792)
Dermaptera de Geer, 1773
Diptera Linnaeus, 1758
<i>Ecitophya</i> Wasmann, 1900
Formicidae Latreille, 1809
<i>Harmonia axyridis</i> Pallas, 1773
Histiostomatidae Berlese, 1897
Hymenoptera Linnaeus, 1758
<i>Ichneumon eumerus</i> Wesmael, 1857

<i>Ichneumon</i> Linnaeus, 1758
Ichneumonidae Latreille, 1802
<i>Labidula riparia</i> (Pallas, 1773)
<i>Lasius grandis</i> Forel, 1909
<i>Lasius neglectus</i> van Loon, Boomsma és Andrásfalvy, 1990
<i>Lasius niger</i> (Linnaeus, 1758)
Lepidoptera Linnaeus, 1758
Lycaenidae Leach, 1815
<i>Messor</i> Forel, 1890
<i>Messor hellenius</i> Agosti & Collingwood, 1987
<i>Messor mcarthuri</i> Steiner, Csösz, Markó, Gamisch, Rinnhofer, Folterbauer, Hammerle, Stauffer, Arthofer & Schlick-Steiner, 2018
<i>Messor structor</i> (Latreille, 1798)
<i>Messor wasmanni</i> Krausse, 1910
<i>Microdon mutabilis</i> (Linnaeus, 1758)
<i>Microdon myrmicae</i> Schönrogge, Barr, Wardlaw, Napper, Gardner, Breen, Elmes és Thomas 2002
<i>Microdon</i> spp. Meige, 1803
<i>Myrmica hellenica</i> Finzi, 1926
<i>Myrmica</i> Latreille, 1804
<i>Myrmica scabrinodis</i> Latreille, 1804
Neopygmephoridae Cross, 1965
<i>Neotypus</i> Förster (1869)
<i>Parcoblatta lata</i> (Brunner von Wattenwyl, 1865)
<i>Phengaris</i> (van Eecke, 1915)
<i>Platyarthrus schoblii</i> Budde-Lund, 1885
Scutacaridae Oudemans, 1916
<i>Sternocoelopsis auricomus</i> Reichensperger, 1923
Syrphidae Latreille, 1802
Uropodidae Kramer, 1881
Növények
<i>Gentiana</i> L.

1. Függelék: A disszertáció szövegében említett fajok és magasabb rendszertani kategóriák tudományos neveinek listája.



2. Függetlenség: A hangyaparazita Laboulbeniales gombák előfordulási adatai a Palearktikus faunaterületben (Espadaler és Santamaria ^[46], Csata és mtsai. ^[73,116]; Báthori és mtsai. ^[50]; Gómez és mtsai. ^[44,54]; Lapeva-Gjonova és mtsai. ^[67] és a bennük hivatkozott elérhető hivatkozások alapján). Az ábra a

QGIS 3.10.6-os verziójával készült

(<https://qgis.org/en/site/forusers/download.html>).

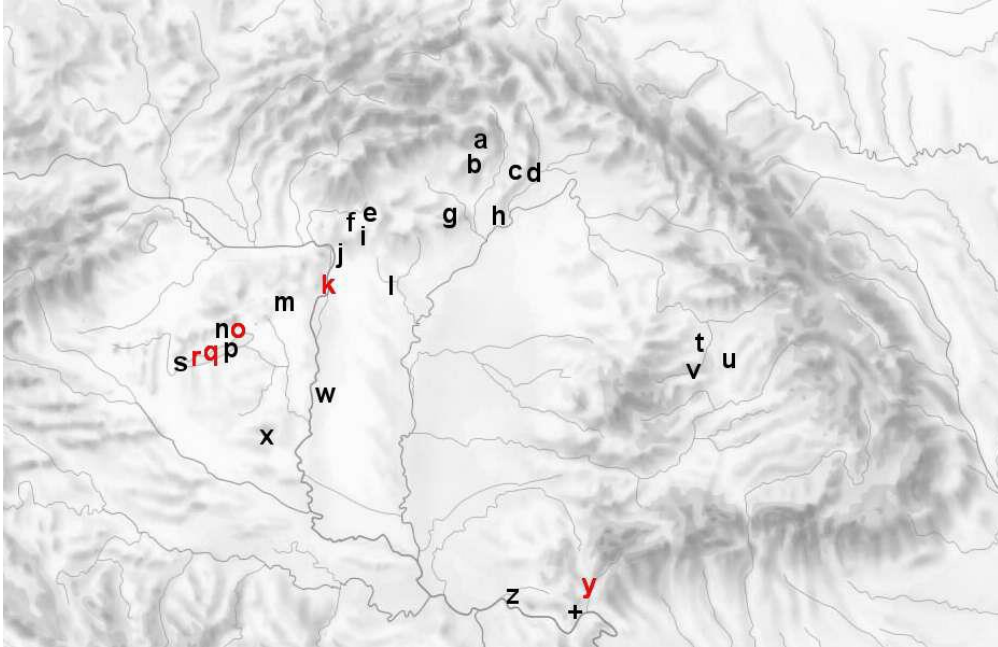
<i>Laboulbeniales</i> gombafaj	<i>Ismert elterjedés és hangyagazdák</i>	<i>Hivatkozások</i>
<i>Laboulbenia camponoti</i> S.W.T. Batra	Ausztria: <i>Camponotus aethiops</i> (Latreille, 1798); Bulgária: <i>C. aethiops</i> , <i>Camponotus universitatis</i> Forel, 1890, <i>Camponotus pilicornis</i> (Roger, 1859); India: <i>Camponotus</i> sp.; Olaszország: <i>C. aethiops</i> ; Románia: <i>C. aethiops</i> ; Spanyolország: <i>C. aethiops</i> , <i>C. pilicornis</i> , <i>Camponotus sylvaticus</i> (Olivier, 1792); Szenegál: <i>Camponotus oasium</i> Forel, 1890; Törökország: <i>Camponotus baldaccii</i> Emery, 1908	Espadaler és Santamaria ^[46] ; Gómez és mtsai. ^[54]
<i>Laboulbenia formicarum</i> Thaxt.	Franciaország: <i>Lasius neglectus</i> Van Loon, Boomsma & Andrásfalvy, 1990, <i>Lasius niger</i> (Linnaeus, 1758); Kanada: <i>Lasius alienus</i> (Foerster, 1850); USA: <i>Formica argentea</i> Wheeler, 1912, <i>Formica aserva</i> Forel, 1901, <i>Formica curiosa</i> Creighton, 1935, <i>Formica incerta</i> Buren, 1944; <i>Formica lasioides</i> Emery, 1893; <i>Formica montana</i> Wheeler, 1910, <i>Formica neogagates</i> Viereck, 1903, <i>Formica pallidefulva</i> Latreille, 1802; <i>Formica puberula</i> Emery, 1893, <i>Formica subintegra</i> Wheeler, 1908, <i>Formica subpolita</i> Mayr, 1886, <i>Formica subsericea</i> Say, 1836, <i>Formica vinculans</i> Wheeler, 1913, <i>Lasius alienus</i> (Foerster, 1850), <i>Lasius murphyi</i> Forel, 1901, <i>Lasius neoniger</i> Emery, 1893, <i>Lasius pallitarsis</i> (Provancher, 1881), <i>Myrmecocystus mimicus</i> Wheeler, 1908, <i>Polyergus breviceps</i> Emery, 1893, <i>Polyergus lucidus</i> Mayr, 1870, <i>Prenolepis imparis</i> (Say, 1836); Portugália (Madeira): <i>Lasius grandis</i> (Forel, 1909)	Espadaler és Santamaria ^[46] , Gómez és mtsai. ^[54]

<p><i>Rickia wasmannii</i> Cavara</p>	<p>Ausztria: <i>Myrmica rubra</i> (Linnaeus, 1758); Belgium: <i>Myrmica sabuleti</i> Meinert, 1861; Bulgária: <i>Myrmica scabrinodis</i> Nylander, 1846; Csehország: <i>Myrmica curvithorax</i> Bondroit, 1920, <i>M. scabrinodis</i>; Franciaország: <i>M. scabrinodis</i>; Görögország: <i>Myrmica hellenica</i> Finzi, 1926; Hollandia: <i>Myrmica ruginodis</i> Nylander, 1846, <i>M. sabuleti</i>, <i>M. scabrinodis</i>; Lengyelország: <i>M. scabrinodis</i>; Luxemburg: <i>Myrmica rubra</i>; Magyarország: <i>Myrmica curvithorax</i> Bondroit, 1920, <i>M. scabrinodis</i>, <i>Myrmica specioides</i> Bondroit, 1918, <i>Myrmica vandeli</i> Bondroit, 1919; Nagy-Britannia: <i>Myrmica sabuleti</i>; Németország: <i>M. rubra</i>; Olaszország: <i>M. scabrinodis</i>; Románia: <i>M. curvithorax</i>, <i>Myrmica gallienii</i> Bondroit, 1920, <i>M. scabrinodis</i>, <i>M. rubra</i>, <i>M. ruginodis</i>; Spanyolország: <i>Myrmica specioides</i>, <i>Myrmica spinosior</i> Santschi, 1931; Szlovákia: <i>M. scabrinodis</i>; Svájc: <i>M. rubra</i> ; Szlovénia: <i>M. sabuleti</i></p>	<p>Santamaria, 2001; Espadaler és Santamaria ^[46]; Csata és mtsai. ^[73]; De Kesel és mtsai. ^[95]; Báthori és mtsai. ^[75]</p>
<p><i>Rickia lenoirii</i> Santam.</p>	<p>Albánia: <i>Messor structor</i> (Latreille, 1798), <i>Messor</i> sp.; Bulgária: <i>Messor hellenius</i> Agosti & Collingwood, 1987, <i>Messor mcarthuri</i> Steiner, Csősz, Markó, Gamisch, Rinnhofer, Folterbauer, Hammerle, Stauffer, Arthofer & Schlick-Steiner, 2018, <i>M. structor</i>, <i>Messor wasmanni</i> Krausse, 1910; Franciaország: <i>M. structor</i>; Magyarország: <i>M. structor</i>; Görögország: <i>M. wasmanni</i>, <i>Messor</i> sp.; Románia: <i>M. structor</i></p>	<p>Lapeva-Gjonova és mtsai. ^[67]</p>

3. Függelék: Az Európában honos hangyaparazita Laboulbeniales gombafajok ismert elterjedése és hangyagazdái

Site	North	East	Number
Budapest, Árpád-bridge	47.532545°	19.064979°	42
Budapest, Budatétény 1	47.404844°	19.008338°	108
Budapest, Budatétény 2	47.400284°	19.006238°	98
Budapest, Budatétény 3	47.400197°	19.018056°	121
Budapest, Campus of Horticultural Science 1	47.481596°	19.040179°	113
Budapest, Campus of Horticultural Science 2	47.481391°	19.040387°	102
Budapest, Campus of Horticultural Science 3	47.481420°	19.040137°	122
Budapest, Castle 1	47.495379°	19.041177°	115
Budapest, Castle 2	47.494411°	19.041631°	104
Budapest, Castle 3	47.494580°	19.040882°	114
Budapest, Cement u. 1	47.524018°	19.221360°	259
Budapest, Cement u. 2	47.524196°	19.222237°	131
Budapest, Cement u. 3	47.524325°	19.222442°	178
Budapest, Dayka G. str.	47.481003°	19.011083°	279
Budapest, Galvani str.	47.455614°	19.041444°	0
Budapest, Lajos str. 1	47.526823°	19.037447°	97
Budapest, Lajos str. 2	47.526560°	19.037287°	111
Budapest, Lajos str. 3	47.526324°	19.037361°	98
Budapest, Orom str.	47.489973°	19.041471°	110
Budapest, Pázmány P. Promenade	47.469515°	19.063855°	146
Budapest, Pétervárad str.	47.518944°	19.108388°	114
Budapest, Szállás str.	47.475443°	19.130162°	114
Budapest, Tigris str.	47.49233°	19.031522°	3
Debrecen, Botanical garden 1	47.557216°	21.621882°	147
Debrecen, Botanical garden 2	47.557888°	21.621473°	179
Debrecen, Botanical garden 3	47.557983°	21.620572°	148
Debrecen, Csap str.	47.530431°	21.613693°	125
Ercsi 1	47.250398°	18.888689°	330
Ercsi 2	47.251144°	18.888550°	341
Ercsi 3	47.249706°	18.889525°	162
Érd 1	47.370167°	18.922934°	102
Pilisszentiván 1	47.606354°	18.905770°	119
Pilisszentiván 2	47.606275°	18.906167°	112
Pilisszentiván 3	47.606366°	18.905658°	107
Solymár	47.576982°	18.959131°	115
Tahi	?	?	0

4. Függelék: A vizsgált 20 *L. neglectus* (szuper)kolónia 36 különböző mintagyűjtési pontjai. A „gyűjtési pont neve 1-3” nagy szuperkolóniákra utal, ahol a mintavételt három különböző pontból történt (lásd: Anyagok és módszerek). Mivel Tahi-n lévő kolónia pontos helye nem ismert (Tartally és mtsai 2004), a gyűjtés onnan nem volt lehetséges.



5. Függelék: Helyszínek ahonnan *Messor structor* példányok elérhetőek voltak a Magyar Természettudományi Múzeum Hártyásszárnyú gyűjteményében. A piros betűk jelzik azokat a helyszíneket ahonnan *Rickia lenoirii*-vel fertőzött példányok kerültek elő. A térkép Zentai ^[148] munkássága alapján készült, pontos GPS koordináták egy múzeumi példány céduláján sem voltak elérhetőek, így a megadott koordináták cédulán jelölt helységek koordinátái: **a**: Torna (48°36'N 20°52'E: 2 egyed), **b**: Aggtelek (48°30'N 20°32'E: 9), **c**: Újhely (48°24'N 21°40'E: 10), **d**: Szőlöske (48°23'N 21°44'E: 4), **e**: Sósartyán (48°4'N 19°40'E: 13), **f**: Cserháthaláp (47°58'N 19°22'E: 3) **g**: Bükkhegység (48°4'N 20°29'E: 2), **h**: Szerencs (48°9'N 21°12'E: 3), **i**: Vanyarc (47°49'N 19°27'E: 3), **j**: Vác-Szöd (47°43'N 19°10'E: 3), **k**: Budapest és agglomerációja (Budakalász 47°37'N 19°3'E: 1 egyed, “**Budapest**” 47°33'N 19°2'E: 3 fertőzött és 107 nem fertőzött egyed, Budatétény 47°24'N 19°0'E: 10, Csillebérc 47°29'N 18°57'E: 5, Csíki-hegyek 47°27'N 18°57'E: 16, Dorozsma 47°31'N 19°5'E: 6, Érd 47°23'N 18°54'E: 5, **Farkasrét** 47°29'N 19°0'E: 1 fertőzött és 14 nem fertőzött, **Ferenc-hegy** 47°31'N 19°0'E: 9 fertőzött és 3 nem fertőzött, Hármashatár-hegy 47°33'N 18°59'E: 7, Ló-hegy 47°28'N 18°55'E: 7, Mátyáshegy 47°32'N 19°1'E: 14, Nagytétény 47°23'N 18°58'E: 27, Rákos 47°29'N 19°10'E: 1, Remetehegy 47°32'N 19°1'E: 1, Sas-hegy 47°28'N 19°1'E: 8, Torbágy 47°28'N 18°49'E: 3, Törökvész: 47°31'N 19°0'E: 2), **l**: Jászberény (47°30'N 19°54'E: 4), **m**: Nadap (47°15'N 18°37'E: 11), **n**: Nagyvázsony (46°58'N 17°41'E: 3), **o**: **Balatonfüred** (46°58'N 17°49'E: 6 fertőzött és 3 nem fertőzött), **p**: Tihany part (46°54'N 17°53'E: 10), **q**: **Révfülöp** (46°50'N 17°38'E: 6 fertőzött és 37 nem fertőzött), **r**:

Badacsony (46°47'N 17°29'E: 3 fertőzött és 7 nem fertőzött), s: Gyenesdiás (46°46'N 17°17'E: 17), t: Szénafüvek (46°50'N 23°37'E: 3), u: Magyarszovát (46°46'N 23°57'E: 15), v: Kolozsvár Citadella (46°46'N 23°34'E: 16), w: Kalocsa (46°31'N 18°59'E: 2), x: Pécs (46°4'N 18°13'E: 32), **y:**
Herkulesfürdő (44°52'N 22°24'E: 2 fertőzött és 4 nem fertőzött), z: Baziás (44°48'N 21°23'E: 10), +: Eselnita (44°42'N 22°21'E: 6).

10. Szószedet

1. Antheridium: Egy haploid struktúra, amely hímivarsejteket termel és tartalmaz.
2. Área: Egy olyan elterjedési terület, melyen egy élőlény megtalálható, egy adott taxon valamennyi populációjának és egyedének valamennyi előfordulási helye.
3. Afrotropikus faunaterület: Az északi faunabirodalom legdélibb, a déli féltekére átterjedő része.
4. Fluon: Egy folyékony teflonszármazék mely széles körben használatos a annak megakadályozására, hogy ízeltlábúak felmásszanak a fluonnal kezelt felületekre.
5. Focus-stacking (fókuszsorozat): Egy fényképezési eljárás, melynek során a témáról több felvétel készül eltérő élességi síkokkal, majd ezeket a felvételeket kombinálva egy nagy mélységélességű, részletgazdag felvétel készül.
6. Foretikus atka: Olyan atka mely csak utazik a gazdaegyeden, a terjedése érdekében.
7. Mikrográf: Egy fénykép vagy digitális kép, amelyet mikroszkóppal vagy hasonló eszközzel rögzítettek, hogy egy tárgy nagyított képét megjelenítsék.
8. Nearktikus faunartomány: A holarktikus faunaterület egyik tartománya, mely magába foglalja Észak-Amerika nagy részét.
9. Neotropikus faunabirodalom: Dél-Amerikát, Közép-Amerikát, a Nyugat-Indiai szigetvilágot valamint a Galapagosz szigeteket foglalja magába.
10. Palearktikus faunartomány: A holarktikus faunaterület egyik tartománya, mely magába foglalja Eurázsia északi részét és Észak-Afrikát (a Szaharát, a Nílus völgyét és a Földközi-tenger partvidékét).
11. Perithecium: Aszkomikóta gombák gömb alakú, hengeres vagy lombik alakú termőtestje, mely általában a csúcson lévő pórussal nyílik.
12. Szociálp parazita: A parazitizmus egy olyan formája, mely egy szociális faj egyedei közt létrejövő interakciók kihasználásán alapul.
13. Tallusz: A gombák vegetatív teste.
14. Trichogine: Gombáknál a felvételi hifa, mely összeolvad a hímivarsejttel.
15. Orientális faunaterület: Az óvilági faunabirodalom része, mely magába foglalja Dél- és Délkelet-Ázsia nagy részét.

11. Publikációs tevékenység



**DEBRECENI
EGYETEM**

**DEBRECENI EGYETEM
EGYETEMI ÉS NEMZETI KÖNYVTÁR**

H-4002 Debrecen, Egyetem tér 1, Pf.: 400
Tel.: 52/410-443, e-mail: publikaciok@lib.unideb.hu

Nyilvántartási szám: DEENK/451/2023.PL
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Báthori Ferenc
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
MTMT azonosító: 10048783

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (1)

1. Tartally, A., **Báthori, F.**: Does *Laboulbenia formicarum* (Ascomycota: Laboulbeniales) fungus infect the invasive garden ant, *Lasius neglectus* (Hymenoptera: Formicidae), in Hungary?
e-Acta Nat. Pannon. 8, 117-123, 2015. ISSN: 2061-3911.

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (5)

2. **Báthori, F.**, Pfliegler, V. P., Zimmerman, C. U., Tartally, A.: Online image databases as multi-purpose resources: discovery of a new host ant of *Rickia wasmannii* Cavara (Ascomycota, Laboulbeniales) by screening AntWeb.org.
J. Hymenopt. Res. 61, 85-94, 2017. ISSN: 1070-9428.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3897/jhr.61.20255>
IF: 0.902
3. **Báthori, F.**, Rádai, Z., Tartally, A.: The effect of *Rickia wasmannii* (Ascomycota, Laboulbeniales) on the aggression and boldness of *Myrmica scabrinodis* (Hymenoptera, Formicidae).
J. Hymenopt. Res. 58, 41-52, 2017. ISSN: 1070-9428.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3897/jhr.58.13253>
IF: 0.902
4. **Báthori, F.**, Pfliegler, V. P., Tartally, A.: First records of the recently described ectoparasitic *Rickia lenoirii* Santam. (Ascomycota: Laboulbeniales) in the Carpathian Basin.
Sociobiology. 62 (4), 620-622, 2015. ISSN: 0361-6525.
IF: 0.702
5. **Báthori, F.**, Csata, E., Tartally, A.: *Rickia wasmannii* increases the need for water in *Myrmica scabrinodis* (Ascomycota: Laboulbeniales; Hymenoptera: Formicidae).
J. Invertebr. Pathol. 126, 78-82, 2015. ISSN: 0022-2011.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jip.2015.01.005>
IF: 2.198





6. **Báthori, F.**, Pfliegler, V. P., Tartally, A.: First records of the myrmecophilous fungus *Laboulbenia camponoti* Batra (Ascomycetes: Laboulbeniales) from the Carpathian Basin. *Sociobiology*. 61 (3), 338-340, 2014. ISSN: 0361-6525.
DOI: <http://dx.doi.org/10.13102/sociobiology.v61i3.338-340>
IF: 0.372

További közlemények

Magyar nyelvű könyvek (1)

7. Szerk. Gallé, L., Kovács, É., Csósz, S., Somogyi, A. Á., Tartally, A., **Báthori, F.**, Tánccos, E.:
Contribution to the distribution of ant species in Hungary (e-book). , Debrecen : Debreceni
Egyetemi Kiadó,, 393 p., 2022. ISBN: 9789633189962

Magyar nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (3)

8. Csathó, A. I., Gallé, L., Lőrinczi, G., Tartally, A., **Báthori, F.**, Kovács, É., Maák, I. E., Markó, B.,
Módra, G., Nagy, C., Somogyi, A. Á., Csósz, S.: A hazánkban előforduló és az ismertebb
külföldi hangyafajok magyar nevei.
Állattani Közlemények. 106 (1-2), 47-102, 2021. ISSN: 0002-5658.
DOI: <http://dx.doi.org/10.20331/AllKoz.2021.106.1-2.4>
9. Deák, B., Bede, Á., Tóth, C. A., Valkó, O., Lisetskii, F., Buryak, Z., Bragina, T. M., Apostolova, I.,
Bán, M., **Báthori, F.**: Eurázsiai Kurgán Adatbázis - Új nemzetközi adatbázis a kunhalmok
védelméért = Eurasian kurgan database - A new initiation for conserving steppic burial
mounds.
Tájékológiai Lapok. 18 (2), 97-111, 2020. ISSN: 1589-4673.
10. Deák, B., Lukács, K., **Báthori, F.**, Valkó, O.: Közönséges kígyónyelv (*Ophioglossum vulgatum*)
meglepő új előfordulása a Tiszafüred-Kunhegyesi síkon.
Kitabelia. 24 (2), 257, 2019. ISSN: 1219-9672.
DOI: <http://dx.doi.org/10.17542/kit.24.257>

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (19)

11. Csósz, S., **Báthori, F.**, Rádai, Z., Herczeg, G., Fisher, B. L.: Comparing ant morphology
measurements from microscope and online AntWeb.org 2D z?stacked images.
Ecol. Evol. 13 (3), 1-11, 2023. ISSN: 2045-7758.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.9897>
IF: 2.6 (2022)





12. Deák, B., Bede, Á., Rádai, Z., Dembicz, I., Apostolova, I., Batáry, P., Gallé, R., Tóth, C. A., Dózsai, J., Moysiyenko, I. I., Sudnik-Wójcikowska, B., Zachwatowicz, M., Nekhrizov, G., Lisetskii, F., Buryak, Z., Kis, S., Borza, S., Godó, L., Bragina, T. M., Smelansky, I., Molnár, Á., Bán, M., **Báthori, F.**, Árgay, Z., Dani, J., Kiss, R., Valkó, O.: Contribution of cultural heritage values to steppe conservation on ancient burial mounds of Eurasia.
Conserv. Biol. 2023, 1-13, 2023. ISSN: 0888-8892.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1111/cobi.14148>
IF: 6.3 (2022)
13. **Báthori, F.**, Jégh, T., Csósz, S.: Formerly considered rare, the ant species *Cryptopone ochracea* (Mayr, 1855) can be commonly detected using citizen-science tools.
Biodivers. Data J. 10, 1-13, 2022. ISSN: 1314-2836.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3897/BDJ.10.e83117>
IF: 1.3
14. Csósz, S., **Báthori, F.**, Molet, M., Majoros, G., Rádai, Z.: From Parasitized to Healthy-Looking Ants (Hymenoptera: Formicidae): Morphological Reconstruction Using Algorithmic Processing.
Life (Basel). 12 (5), 1-11, 2022. EISSN: 2075-1729.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3390/life12050625>
IF: 3.2
15. Lapeva-Gjonova, A., Csósz, S., **Báthori, F.**: Fungi Associated with Messor Ants on the Balkan Peninsula: First Biogeographical Data.
Diversity. 14 (12), 1-8, 2022. EISSN: 1424-2818.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3390/d14121132>
IF: 2.4
16. Tartally, A., Szabó, N., Somogyi, A. Á., **Báthori, F.**, Haelewaters, D., Mucsi, A., Fűrjes-Mikó, Á., Nash, D. R.: Ectoparasitic fungi of *Myrmica* ants alter the success of parasitic butterflies.
Sci. Rep. 11 (1), 1-13, 2021. EISSN: 2045-2322.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-021-02800-3>
IF: 4.996
17. Csósz, S., Rádai, Z., Tartally, A., Ballai, L. E., **Báthori, F.**: Ectoparasitic fungi *Rickia wasmannii* infection is associated with smaller body size in *Myrmica* ants.
Sci. Rep. 11 (1), 1-9, 2021. EISSN: 2045-2322.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-021-93583-0>
IF: 4.996
18. Deák, B., **Báthori, F.**, Lőrinczi, G., Végvári, Z., Nagy, D., Mizser, S., Torma, A., Valkó, O., Tóthmérész, B.: Functional composition of ant assemblages in habitat islands is driven by habitat factors and landscape composition.
Sci. Rep. 11 (1), 1-9, 2021. EISSN: 2045-2322.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-021-00385-5>
IF: 4.996





19. Deák, B., Kovács, B., Rádai, Z., Apostolova, I., Kelemen, A., Kiss, R., Lukács, K., Palpurina, S., Sopotlieva, D., **Báthori, F.**, Valkó, O.: Linking environmental heterogeneity and plant diversity: The ecological role of small natural features in homogeneous landscapes. *Sci. Total Environ.* 763, 1-13, 2021. ISSN: 0048-9697.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144199>
IF: 10.753
20. Csósz, S., **Báthori, F.**, Gallé, L., Lőrinczi, G., Maák, I. E., Tartally, A., Kovács, É., Somogyi, A. Á., Markó, B.: The Myrmecofauna (Hymenoptera: Formicidae) of Hungary: Survey of Ant Species with an Annotated Synonymic Inventory. *Insects.* 12 (1), 1-14, 2021. EISSN: 2075-4450.
DOI: <http://dx.doi.org/10.3390/insects12010078>
IF: 3.139
21. Rádai, Z., Kiss, J., Babczyńska, A., Kardos, G., **Báthori, F.**, Samu, F., Barta, Z.: Consequences of rapid development owing to cohort splitting: just how costly is it to hurry? *J. Exp. Biol.* 223 (6), 1-15, 2020. ISSN: 0022-0949.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1242/jeb.219659>
IF: 3.312
22. Szentiványi, T., Haelewaters, D., Rádai, Z., Mizsei, E., Pfliegler, V. P., **Báthori, F.**, Tartally, A., Christe, P., Glaizot, O.: Climatic effects on the distribution of ant- and bat fly-associated fungal ectoparasites (Ascomycota, Laboulbeniales). *Fungal Ecol.* 39, 371-379, 2019. ISSN: 1754-5048.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.funeco.2019.03.003>
IF: 2.656
23. Deák, B., Tóth, C. A., Bede, Á., Apostolova, I., Bragina, T. M., **Báthori, F.**, Bán, M.: Eurasian Kurgan Database - a citizen science tool for conserving grasslands on historical sites. *Hacquetia.* 18 (2), 179-187, 2019. ISSN: 1581-4661.
DOI: <http://dx.doi.org/10.2478/hacq-2019-0007>
24. Haelewaters, D., Boer, P., **Báthori, F.**, Rádai, Z., Reboleira, A. S. P. S., Tartally, A., Pfliegler, V. P., De Kesel, A., Nedvéd, O.: Studies of Laboulbeniales on Myrmica ants (IV): host-related diversity and thallus distribution patterns of Rickia wasmannii. *Parasite.* 26, 1-17, 2019. ISSN: 1252-607X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/2019028>
IF: 2.05
25. Pfliegler, V. P., **Báthori, F.**, Wang, T., Tartally, A., Haelewaters, D.: Herpomyces ectoparasitic fungi (Ascomycota, Laboulbeniales) are globally distributed by their invasive cockroach hosts and through the pet trade industry. *Mycologia.* 110 (1), 39-46, 2018. ISSN: 0027-5514.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/00275514.2017.1418567>
IF: 2.861





26. **Báthori, F.**, Pfliegler, V. P., Rádai, Z., Tartally, A.: Host age determines parasite load of Laboulbeniales fungi infecting ants: Implications for host-parasite relationship and fungal life history.
Mycoscience. 59 (2), 166-171, 2018. ISSN: 1340-3540.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.myc.2017.09.004>
IF: 1.38
27. Pfliegler, V. P., Tálas, L., **Báthori, F.**, Tartally, A., Pócsi, I., Szemán-Nagy, G.: Antifungal Effect of Silver Nanoparticles on *Rickia wasmannii* Cavara (Ascomycota: Laboulbeniales) Infecting *Myrmica scabrinodis* Nylander (Formicidae) Ants.
Sociobiology. 63 (2), 851-854, 2016. ISSN: 0361-6525.
DOI: <http://dx.doi.org/10.13102/sociobiology.v63i2.1049>
IF: 0.699
28. Pfliegler, V. P., Fekete, J., **Báthori, F.**, Tartally, A.: First Central European record of the fungus *Prolixandromyces triandrus* Santam. (Ascomycota: Laboulbeniales), a parasite of velliid bugs (Heteroptera: Velliidae), with notes on its biology and DNA barcoding.
Aquat. Insects. 37 (3), 215-223, 2016. ISSN: 0165-0424.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/01650424.2016.1194434>
IF: 0.524
29. Pfliegler, V. P., **Báthori, F.**, Haelewaters, D., Tartally, A.: Studies of Laboulbeniales on *Myrmica* ants (III): myrmecophilous arthropods as alternative hosts of *Rickia wasmannii*.
Parasite-J. Soc. Fr. Parasitol. 23 (50), 1-7, 2016. ISSN: 1252-607X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/2016060>
IF: 2.545

Időgen nyelvű absztrakt kiadványok (1)

30. Deák, B., Tóth, C. A., Bede, Á., Apostolova, I., Bán, M., **Báthori, F.**: Citizen science as a tool for conserving grasslands on sacred natural sites: the main goals of the Eurasian Kurgan Database.
Fritschiana. 92, 8, 2019. ISSN: 1024-0306.

A közlő folyóiratok összesített impact faktora: 65,783

A közlő folyóiratok összesített impact faktora (az értekezés alapján szolgáló közleményekre): 5,076

A DEENK a Jelölt által az iDEa Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudományos metrikai ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2023.10.02.

