



ΚΟΚΚΙΝΑ ΔΑΣΙΚΑ ΜΥΡΜΗΓΚΙΑ

Α. ΤΣΙΚΑΣ & Π. ΚΑΡΑΝΙΚΟΛΑ

Α. ΤΣΙΚΑΣ & Π. ΚΑΡΑΝΙΚΟΛΑ

ΚΟΚΚΙΝΑ ΔΑΣΙΚΑ
ΜΥΡΜΗΓΚΙΑ

Κόκκινα δασικά μυρμήγκια

**Έκδοση Τμήματος Δασολογίας και Διαχείρισης Περιβάλλοντος
και Φυσικών Πόρων του Δημοκρίτειου Πανεπιστημίου Θράκης**

Συγγραφείς

Άγγελος Τσίκας & Παρασκευή Καρανικόλα

ISBN: 978-960-9698-17-7

Copyright © 2021

Τμήμα Δασολογίας και Διαχείρισης Περιβάλλοντος και Φυσικών
Πόρων, Δημοκρίτειο Πανεπιστήμιο Θράκης

Αφιερώνεται στους δασοεντομολόγους της Ελλάδας

Πρόλογος

Αν και υπάρχουν κάποια είδη μυρμηγκιών τα οποία προκαλούν ζημιές φτιάχνοντας τις φωλιές τους στα δένδρα και τις ξύλινες κατασκευές όπως τα *Camponotus herculeanus* και *C. ligniperdus*, τα περισσότερα από τα μυρμήγκια είναι ωφέλιμα. Ιδιαίτερα τα κόκκινα δασικά μυρμήγκια (*Formica rufa* group) συνεισφέρουν σημαντικά στην προστασία των δασικών οικοσυστημάτων. Σήμερα με την πίεση που δέχονται από τον άνθρωπο αλλά και την επίδραση της κλιματικής αλλαγής ο πληθυσμός των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών απειλείται. Οι γνώσεις σχετικά με τα κόκκινα δασικά μυρμήγκια στην περιοχή της Μεσογείου είναι περιορισμένες και στην Ελλάδα σχεδόν ανύπαρκτες. Σκοπός του παρόντος βιβλίου αποτελεί η γνώση της μορφολογίας, του βιολογικού κύκλου αλλά και της σημαντικότητας τους στο έδαφος και στα δασικά δένδρα. Μόνο τότε θα μπορέσουμε να τα προστατεύσουμε καλύτερα.

Άγγελος Τσίκας
Παρασκευή Καρανικόλα

Ορεστιάδα 2021

Περιεχόμενα

Πρόλογος	4
Περιεχόμενα	5
Συντμήσεις	8

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η μελέτη των μυρμηγκιών στα δασικά οικοσυστήματα	9
--	---

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2

ΤΑ ΚΟΚΚΙΝΑ ΔΑΣΙΚΑ ΜΥΡΜΗΓΚΙΑ

Γενικά	13
Συστηματική κατάταξη	13
Εξέλιξη και φυλογένεση	14
Αναγνώριση των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών	14
Μορφολογία	15
Οικότοπος και γεωγραφική εξάπλωση	17
Τα παλαιαρκτικά κόκκινα δασικά μυρμήγκια	19
<i>Formica rufa</i> Linne 1761	19
<i>Formica pratensis</i> Retzius 1783	22
<i>Formica lugubris</i> Zetterstedt 1840	24
<i>Formica polycтена</i> Forster 1850	27
<i>Formica aquilonia</i> Yarrow 1955	29
<i>Formica paralugubris</i> Seifert 1996	31
Υπεροργανισμός	32
Η Φωλιά	33
Κλείδα αναγνώρισης των παλαιαρκτικών Κ.Δ.Μ.	36

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3

ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΤΩΝ ΚΟΚΚΙΝΩΝ ΔΑΣΙΚΩΝ ΜΥΡΜΗΓΚΙΩΝ	37
Βιολογικός κύκλος	37
Αναπαραγωγή	38
Κοινωνικός παρασιτισμός	39
Παραβλάστηση	40
Πολυδομή	41
Φυσιολογία και ηθολογία των θηλυκών	42
Φυσιολογία και ηθολογία των αρσενικών	43
Φωλεοποίηση	44
Επίδραση του υψομέτρου και του γεωγραφικού πλάτους	44
Επίδραση της έκθεσης	44
Βιότοπος	45

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4

ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΩΝ ΚΟΚΚΙΝΩΝ ΔΑΣΙΚΩΝ ΜΥΡΜΗΓΚΙΩΝ ΣΤΟ ΑΒΙΟΤΙΚΟ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ	47
Γενικά	47
Έδαφος	48
Συγκεντρώσεις άνθρακα και θρεπτικών συστατικών	48
Οξύτητα	51
Εκπομπές διοξειδίου του άνθρακα	51

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5

ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΩΝ ΚΟΚΚΙΝΩΝ ΔΑΣΙΚΩΝ ΜΥΡΜΗΓΚΙΩΝ ΣΤΟ ΒΙΟΤΙΚΟ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ	53
Πανίδα	53
Άλλα μυρμήγκια	53
Άλλα Αρθρόποδα	55
Άλλα Ασπόνδυλα	56
Αμοιβαιότητα με αφίδες	57

Μυρμηγκόφιλα Ασπόνδυλα	58
Μικροοργανισμοί	59
Πτηνά	60
Θηλαστικά	61
Χλωρίδα	62
Μυρμηγκοχωρία	62
Δέντρα	62

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6

ΑΠΕΙΛΕΣ ΤΩΝ ΚΟΚΚΙΝΩΝ ΔΑΣΙΚΩΝ ΜΥΡΜΗΓΚΙΩΝ

Γενικά	65
Διαχείριση του δάσους	66
Κατακερματισμός	68
Μόλυνση του περιβάλλοντος	68
Φυσικές διαταράξεις	69
Κλιματική αλλαγή	69

ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Ξενόγλωσση βιβλιογραφία	71
Ελληνόγλωσση βιβλιογραφία	97

Συντμήσεις

Κ.Δ.Μ. : κόκκινα δασικά μυρμήγκια

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 1

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η μελέτη των μυρμηγκιών στα δασικά οικοσυστήματα

Ως κόκκινα δασικά μυρμήγκια (Κ.Δ.Μ.) ή δασικά μυρμήγκια (*Formica rufa* group) ονομάζεται μια ομάδα ειδών του γένους *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) ταξινομικά δύσκολη ως προς τη διάκριση και την αναγνώριση των ειδών, με διακυμάνσεις στη μορφολογία και την αφθονία μικρών τριχών στο σώμα τους. Απαντώνται σε αμιγή και μικτά δάση κωνοφόρων της Β. Ευρώπης, της Ασίας και της Β. Αμερικής, χτίζοντας τις φωλιές τους υπέργεια στο μεγαλύτερο μέρος τους στα μικροδιάκενα και τα κράσπεδα του δάσους.

Ο ρόλος τους στο δασικό οικοσύστημα είναι πολύ σπουδαίος, επηρεάζοντας τους γεωχημικούς κύκλους με την παρουσία τους, την πανίδα με τη θήρευση αλλά και τη συμβίωση με άλλα είδη, και τη χλωρίδα σπέρνοντας σπόρους και επηρεάζοντας την αύξηση των φυτών. Ως εκ τούτου έχουν χαρακτηριστεί ως «μηχανικοί του οικοσυστήματος» και σε ορισμένες χώρες προστατεύονται από το νόμο, μιας και τα περισσότερα είδη απειλούνται με εξαφάνιση, κυρίως από την απώλεια του ενδιαιτήματός τους.

Λόγω της σπουδαιότητάς τους τα Κ.Δ.Μ. μελετώνται ήδη από τον 19^ο αιώνα. Ο πατέρας της δασικής εντομολογίας Julius Theodor Christian Ratzeburg (1801-1871) ήταν ο πρώτος που παρατήρησε πως σε περιπτώσεις εξάρσεων πληθυσμών βλαπτικών εντόμων στα δάση, τα δέντρα πέριξ των φωλιών Κ.Δ.Μ. είχαν μικρότερα ποσοστά προσβολής. Έκτοτε, πολλοί σπουδαίοι εντομολόγοι όπως ο William Morton Wheeler (1865-1937), ο οποίος και εισήγαγε τον όρο red wood ants - κόκκινα δασικά μυρμήγκια, ο Karl Escherich (1871-1951), ο Gustav Wellenstein (1906-97) και ο Karl Gößwald (1907-96) μελέτησαν τη μορφολογία, τη βιολογία και την οικολογία αυτών

των εντόμων. Η έρευνα κορυφώθηκε τις τελευταίες δεκαετίες, κυρίως στη Φινλανδία και τις Άλπεις.

Στα Μεσογειακά οικοσυστήματα τα Κ.Δ.Μ. επίσης εμφανίζονται σε μεγάλα υψόμετρα σε αμιγή και μικτά δάση κωνοφόρων. Στα εν λόγω οικοσυστήματα, οι συνθήκες είναι πολύ διαφορετικές με τα βόρεια και αλπικά δάση, με περισσότερα δασοπονικά είδη και γενικά μεγαλύτερη βιοποικιλότητα. Επίσης, και οι δασοκομικοί χειρισμοί διαφέρουν, καθώς πρακτικές όπως οι αποψιλωτικές υλοτομίες που εφαρμόζονται κατά κόρον στο Βορρά και διαταράσσουν έντονα το δασικό οικοσύστημα δεν προτιμώνται. Οι ηπιότερες πρακτικές όπως οι υπόσκιες και κρασπεδικές υλοτομίες δε διαταράσσουν σε τόσο μεγάλο βαθμό τα οικοσυστήματα και δε μεταβάλλουν έντονα τα μικροπεριβάλλοντα που προτιμούν πληθώρα απειλούμενων αρθρόποδων, μεταξύ αυτών και τα Κ.Δ.Μ. Η έρευνα όμως στις Μεσογειακές χώρες σπανίζει. Στην Ελλάδα τα κόκκινα δασικά μυρμήγκια απαντώνται σε μεγάλα υψόμετρα, στη βιβλιογραφία δεν υπάρχουν εργασίες για τη μορφολογία ή την οικολογία τους, παρά μόνο αναφορές για την ύπαρξή τους.

Πρώτη αναφορά για την ύπαρξη Κ.Δ.Μ. γίνεται ήδη από τις αρχές του 19^{ου} αιώνα, όπου ο Brullé (1833) αναφέρεται στην ύπαρξη του *Formica rufa*. Βέβαια, εκείνη την εποχή όλα τα Κ.Δ.Μ. (πλην του *F. pratensis*) θεωρούνταν *F. rufa* όπως τα είχε ονομάσει ο Λινναίος (τα *F. lugubris* και *F. polycheta* περιγράφηκαν τις επόμενες δεκαετίες), οπότε δε μπορούμε με σιγουριά να πούμε σε ποια είδη αναφερόταν. Έπειτα, και για διάστημα μεγαλύτερο των 150 χρόνων, από τις ελάχιστες μεγάλες εργασίες που έγιναν στον ελλαδίτικο χώρο σχετικά με τα μυρμήγκια, όπως του Roger (1859) και του André (1882), δεν υπήρξε κάποια σχετική αναφορά σε κάποιο είδος Κ.Δ.Μ. Η πρώτη εργασία που αναφερόταν στα είδη μυρμηγκιών των Βαλκανίων, συμπεριλαμβάνοντας και την Ελλάδα, καθώς και κλείδας αναγνώρισης των εργατριών, δημοσιεύτηκε από τους Agosti and Colliwood (1987α, β) και αναφέρονται στα *F. rufa*, *F. pratensis* και *F. lugubris*. Ο Legakis (1983) ήταν ο πρώτος Έλληνας ο οποίος σε καταγραφή των μυρμηγκιών στην Ήπειρο είχε αναγνωρίσει και καταγράψει το *F. lugubris* στον Γρεβενίτη Ζαγορίου, και αναφέρεται στα Κ.Δ.Μ. (ως «ομάδα *Formica rufa*») για τον ρόλο τους στη βιολογική καταπολέμηση και τη σημασία τους για την Ελλάδα (Λεγάκις 1983).



Εικόνα 1. Φωλιά Κ.Δ.Μ. στην Ελατιά.

Ως «κόκκινα δασικά μυρμήγκια» πρώτη φορά αναφέρονται από τον Μαρκάλα (2010) στο βιβλίο του *Δασική Εντομολογία* καθώς και η παρουσία τους στο Λαϊλιά Σερρών, χωρίς ωστόσο να γίνεται κάποια αναφορά στα είδη (10 χρόνια μετά βρήκαμε πως ανήκουν στο *F. lugubris*, βλ. Τσίκας, 2020). Τον πρώτο κατάλογο ειδών δημοσίευσε ο Legakis (2011), συμπεριλαμβάνοντας τα 3 είδη που αναφέρουν οι Agosti and Colliwood, ενώ ένα χρόνο αργότερα, οι Borowiec and Salata (2012) δημοσίευσαν έναν πιο πλήρη κατάλογο, προσθέτοντας και το *F. polychtena*. Μια πιο ολοκληρωμένη αναφορά τόσο για τη σημασία τους, όσο και για τις απειλές τους δημοσιεύσαμε στο 16^ο Πανελλήνιο Δασολογικό Συνέδριο (Τσίκας και Καρανικόλα 2013), ενώ τρία χρόνια μετά κάναμε την πρώτη καταγραφή του *F. lugubris* στην Ελατιά Δράμας (Tsikas *et al.* 2016). Τέλος, η πιο πρόσφατη αναφορά για την παρουσία των *F. pratensis* και *F. rufa* στην Ξάνθη και τον Έβρο αντίστοιχα έγινε από τους Bračko *et al.* (2016).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 2

ΤΑ ΚΟΚΚΙΝΑ ΔΑΣΙΚΑ ΜΥΡΜΗΓΚΙΑ

Γενικά

Ο όρος κόκκινα δασικά μυρμήγκια ή δασικά μυρμήγκια (*Formica sensu stricto* ή *Formica rufa* group) προτάθηκε πρώτη φορά από τον Αμερικάνο εντομολόγο William Morton Wheeler (1865-1937). Πρώτη φορά περιγράφηκαν από το Λινναίο ως *Formica rufa* για όλα τα είδη της ομάδος. Είναι ταξινομικά μια ομάδα δύσκολη ως προς τη διάκριση και την αναγνώριση των ειδών, με διακυμάνσεις στη μορφολογία και την αφθονία μικρών τριχών στο σώμα τους. Χαρακτηριστικά, ο Yarrow (1955) ανέφερε πως «από τη στιγμή που ο Λινναίος περιέγραψε ένα μυρμήγκι ως *Formica rufa*, η ταυτότητα αυτού του είδους παρέμεινε ένα αίνιγμα και δημιουργήθηκε μια κολοσσιαία ονοματολογική σύγχυση μέχρι και σήμερα». Επίσης, τα είδη αυτής της ομάδας συχνά υβριδίζουν μεταξύ τους (Seifert 1991, Czechowski 1996, Seifert and Goropashnaya 2004, Seifert *et al.* 2010, Kulmuni and Pamilo 2014).

Συστηματική κατάταξη

Η συστηματική κατάταξη των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών.

Βασίλειο	Animalia
Συνομοταξία	Arthropoda
Κλάση	Insecta
Τάξη	Hymenoptera
Υποτάξη	Apocrita
Οικογένεια	Formicidae
Υποοικογένεια	Formicinae
Γένος	<i>Formica</i>

Εξέλιξη και φυλογένεση

Η διαφοροποίηση των μυρμηγκιών (Hymenoptera, Formicidae) ξεκίνησε στις αρχές της Κρητιδικής περιόδου, 115-135 εκατομμύρια έτη πριν (Million years before present - MYBP), ενώ η Υποοικογένεια Formicinae εμφανίζεται γύρω στα 92 εκατομμύρια έτη MYBP (Grimaldi and Agosti 2000). Μελέτες στο μιτοχονδριακό (mt) DNA των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών στην Ευρώπη συνηγορούν στο συμπέρασμα πως αυτά διαφοροποιήθηκαν από άλλα είδη του γένους *Formica* περίπου 15 MYBP (Goropashnaya *et al.* 2004α), ενώ η διαφοροποίηση στα σημερινά είδη που απαντώνται στη Ευρασία πιθανώς έλαβε χώρα πριν από το τέλος της Πλειστόκαινου (Goropashnaya *et al.* 2004β). Ο υβριδισμός και η γεωγραφική απομόνωση πολύ πιθανόν να έχουν ήδη δημιουργήσει ή να δημιουργήσουν στο μέλλον περισσότερα είδη (Korczyńska *et al.* 2010).

Αναγνώριση των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών

Η αναγνώριση των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών είναι ένα μακροχρόνιο πρόβλημα, κυρίως λόγω των μορφολογικών ομοιοτήτων και του υβριδισμού μεταξύ των ειδών (Seifert 1999, Seifert and Goropashnaya 2004), αλλά και λόγω των μικτών αποικιών (Seifert 1991, Czechowski 1996, Seifert *et al.* 2010). Ως Κ.Δ.Μ. στην Ευρασία θεωρούνται βασικά τα έξι είδη (*Formica rufa*, *F. pratensis*, *F. lugubris*, *F. polystena*, *F. aquilonia* και *F. paralugubris*) που δημιουργούν το σύμπλεγμα *rufa* (*rufa* complex), καθώς και το *F. truncorum* και το *F. uralensis* με τα συγγενικά τους είδη στην Ασία *F. sinensis*, *F. yessensis* και *F. opaca*, και *F. frontalis* και *F. dusmeti* στην Ιβηρική χερσόνησο, που δημιουργούν το σύμπλεγμα *truncorum* (*truncorum* complex). Τα δύο αυτά συμπλέγματα, αν και φυλογενετικά δεν έχουν μεγάλη απόσταση, έχουν μεγάλες μορφολογικές, αλλά και οικολογικές διαφορές (π.χ. ο πληθυσμός μιας αποικίας *F. truncorum* είναι πολύ μικρότερος (Mabelis and Korczyńska 2001)). Αντίστοιχα, το *F. uralensis*, αν και έχει παρόμοια οικολογία με τα υπόλοιπα είδη, διαφέρει φυλογενετικά. Επίσης, υπάρχουν και είδη τα οποία δεν έχουν ανακαλυφθεί και περιγραφεί ακόμη (Bernasconi *et al.* 2011). Ως εκ τούτου, όταν αναφερόμαστε στα Ευρωπαϊκά ή παλαιαρκτικά Κ.Δ.Μ., αναφερόμαστε στα έξι είδη του συμπλέγματος *rufa*.

Η καλύτερη μέθοδος αναγνώρισης των ειδών είναι η μορφολογική αναγνώριση, αλλά είναι χρονοβόρος και απαιτεί κατάλληλο εξοπλισμό και εμπειρία.

Μορφολογία

Οι εργάτριες των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών είναι μονομορφικές και δεν διαχωρίζονται σε διαφορετικές μορφολογικές κάστες. Τα μονομορφικά είδη συνήθως έχουν μικρότερες διαφορές στο μέγεθος συγκριτικά με τα πολυμορφικά (Grześ *et al.* 2016), αλλά οι εργάτριες των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών παρουσιάζουν μεγάλο εύρος ως προς το μέγεθος του σώματός τους. Ακόμη και εντός της ίδιας αποικίας, η μικρότερη εργάτρια έχει μέγεθος μικρότερο από το μισό της μεγαλύτερης (Perl and Niven 2016).

Η μεταβλητότητα του μεγέθους των μυρμηγκιών καθορίζεται κυρίως από το τροφικό καθεστώς των προνυμφών. Δεδομένου ότι η τροφή μεταφέρεται και διανέμεται από τις εργάτριες, όταν η αναλογία εργατριών/προνυμφών είναι μεγάλη έχουμε τις προνύμφες να λαμβάνουν περισσότερους πόρους. Το τροφικό καθεστώς επηρεάζεται επίσης από τη διαθεσιμότητα τροφής στην περιοχή επιρροής της φωλιάς και από άλλους παράγοντες που αναστέλλουν τη δραστηριότητα αναζήτησης τροφής των εργατριών ή αυξάνουν τη θνησιμότητά τους. Οι Sorvari and Hakkarainen (2009) παρατήρησαν πως οι εργάτριες *F. aquilonia* σε αποψιλωμένες περιοχές ήταν μικρότερου μεγέθους ένα χρόνο μετά την αποψίλωση. Τα μυρμήγκια επίσης είναι μικρότερα σε περιοχές με υψηλά επίπεδα μόλυνσης, παρόλο που οι φωλιές δεν εμφανίζουν σημάδια επίδρασης από αυτή (Gilev 2002).

Όπως στους περισσότερους οργανισμούς, στα Κ.Δ.Μ. παρατηρείται αλλομετρία, δηλαδή κάποια όργανα και εξαρτήματα του σώματός τους αναπτύσσονται με διαφορετικό ρυθμό από άλλα. Αυτό είναι αποτέλεσμα διαφορετικής ανάπτυξης καθώς ένας οργανισμός μεγαλώνει συνολικά σε μέγεθος, ορισμένα όργανα αναπτύσσονται με ταχύτερο ρυθμό από άλλα (Eberhard *et al.* 1998, Emlen *et al.* 2012). Αυτό είναι αποτέλεσμα διαφορετικής κατανομής των πόρων στα διάφορα όργανα, με διαφορετικούς ρυθμούς (Bonduriansky *et al.* 2003, Kodric-Brown *et al.* 2006, Emlen *et al.* 2012). Στα Ολομετάβολα έντομα, τα όργανα αναπτύσσονται κατά τα τελευταία στάδια της ανάπτυξης της προνύμφης από κυτταρικές μονοστοιβάδες του εξωδέρμα-

τος που ονομάζονται εμβρυικοί δίσκοι (imaginal disks) (Morata and Lawrence 1979, Currie *et al.* 1988). Η διαφορετική κατανομή των πόρων στους εμβρυικούς δίσκους γίνεται μέσω πεπτιδίων παρόμοιων με την ινσουλίνη και των υποδοχέων τους (Shingleton *et al.* 2005). Τα πεπτίδια αυτά παράγονται κατά το στάδιο της προνύμφης και σχετίζονται με αλλαγές στη διατροφή (Wu and Brown 2006, Nijhout *et al.* 2014), και, μαζί με την εκδυσόνη, είναι υπεύθυνα για τη σωματική ανάπτυξή τους (Nijhout and Callier 2015). Οι υποδοχείς ινσουλίνης σχετίζονται με τα κύτταρα των εμβρυικών δίσκων (Shingleton *et al.* 2008). Όσο μεγαλύτερος είναι ο αριθμός των υποδοχέων ινσουλίνης, τόσο αυξάνονται τα πεπτίδια στους δίσκους (Emlen *et al.* 2012). Επομένως, ενώ η μεγαλύτερη κατανάλωση τροφής αυξάνει το συνολικό μέγεθος των οργάνων των τέλει εντόμων, η κλιμάκωση των μεγεθών των οργάνων ποικίλλει ανάλογα με τη σχετική ευαισθησία στα πεπτίδια (Emlen and Allen 2003, Shingleton *et al.* 2007, Lavine *et al.* 2015).

Άλλοι παράγοντες που καθορίζουν τις διαφορές στο μέγεθος και την κλιμάκωση του μεγέθους των οργάνων των εντόμων εκτός από τη διατροφή, είναι το γενετικό υλικό των εντόμων (Stevenson *et al.* 1995, Bargum *et al.* 2004, Shingleton *et al.* 2009) και η θερμοκρασία (Shingleton *et al.* 2009, Nijhout *et al.* 2014). Η θερμοκρασία στο εσωτερικό της φωλιάς είναι ζωτικής σημασίας για τα μυρμήγκια και καθορίζει το ρυθμό ανάπτυξης και τη βιωσιμότητα της αποικίας (Zakharov and Sablin-Yavorskii 1998).

Οι εργάτριες κατηγοριοποιούνται σε εξειδικευμένες ομάδες εντός και εκτός της φωλιάς, οι οποίες διαφέρουν ως προς την ηλικία, τη φυσιολογία και τη συμπεριφορά (Rosengren, 1977). Τα Κ.Δ.Μ. θεωρούνται ως η ιδανική ομάδα για την έρευνα και τη μελέτη της εξειδίκευσης των εργατριών (Reznikova 2018). Ανάλογα με την εξειδίκευση κάθε εργάτριας, παρατηρούνται μορφολογικές διαφορές. Οι παλαιότερες έρευνες χωρίζαν τις εργάτριες των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών σε θηρευτές στα δέντρα, θηρευτές και συλλέκτες δομικών υλικών για τη φωλιά στο έδαφος, «βοσκούς» αφίδων, και στρατιώτες «φύλακες» της φωλιάς (Otto 1958, Horstmann 1973). Ύστερες όμως έρευνες σε επίπεδο ατόμου βρήκαν μεγαλύτερη εξειδίκευση σε καθεμιά από αυτές τις ομάδες. Για παράδειγμα, η ομάδα που «βόσκει» τις αφίδες περιλαμβάνει εξειδικευμένες υποομάδες, όπως ανιχνευτές, άτομα που συλλέγουν το μελίτωμα, προστάτες των αφίδων και μετα-

φορείς του μελιτώματος (Reznikova and Novgorodova 1998, Reznikova 2007)

Οι Rosengren and Sundström (1987) βρήκαν πως οι εργάτριες που συλλέγουν πρωτεΐνη θηρεύοντας, έχουν μεγαλύτερο μέγεθος από αυτές που συλλέγουν μελίτωμα από αφίδες. Γενικά το μεγάλο σώμα ευνοεί τη θήρευση. Οι μεγαλύτερες εργάτριες μπορούν να πιάσουν και να μεταφέρουν μεγαλύτερα θηράματα (Batchelor *et al.* 2012), κινούνται πιο γρήγορα και σε μεγαλύτερη απόσταση από τη φωλιά (Rissing, 1982, Wright *et al.* 2000), έχουν καλύτερη ικανότητα προσανατολισμού (Bernstein and Bernstein 1969), είναι πιο ανθεκτικές έναντι δυσμενών μετεωρολογικών συνθηκών (Kay and Rissing 2005), και πιο επιθετικές, αλλά και ικανότερες στη μάχη (Batchelor *et al.* 2012). Όλα αυτά τα χαρακτηριστικά είναι πλεονεκτήματα, επειδή η εμφάνιση θηραμάτων στο έδαφος είναι τυχαία και μπορεί να μην είναι σε μέρη, όπου υπάρχουν πολλές εργάτριες (Sundström 1993, Yao 2012). Οι εργάτριες που απαντώνται εντός της φωλιάς είναι μεγαλύτερου μεγέθους από αυτές που βρίσκονται εκτός αυτής (Véle and Modlinger 2019). Αυτό συμβαίνει διότι η υψηλότερη επιθετικότητα των μεγάλων εργατριών είναι επωφελής για την υπεράσπιση της φωλιάς (Kay and Rissing 2005, Batchelor *et al.* 2012), αλλά και γιατί εκτός της φωλιάς αυξάνεται ο κίνδυνος της θήρευσής τους (Wilson 1971) και η απώλεια των μεγαλύτερων εργατριών είναι πιο επιζήμια για την αποικία (Kay and Rissing 2005).

Εκτός από το μέγεθος, τα Κ.Δ.Μ. παρουσιάζουν ποικιλομορφία και στο χρώμα. Το χρώμα τους σχετίζεται με άλλους παράγοντες, όπως το μέγεθος (Skaldina and Sorvari 2017). Γενικά, οι μικρότερες εργάτριες έχουν μεγαλύτερα ποσοστά μελανίνης και είναι πιο σκούρου χρώματος (Dlussky 1967, Gilev 2002, 2003). Τόσο η χρωματική πολυμορφία όσο και η μελανίνη είναι δαπανηρές στην παραγωγή, επομένως ο χρωματισμός στα Κ.Δ.Μ. ενδέχεται να σχετίζεται με ποιοτικά χαρακτηριστικά του ατόμου (Skaldina and Sorvari 2017).

Οικότοπος και γεωγραφική εξάπλωση

Τα Κ.Δ.Μ. απαντώνται σε δάση κωνοφόρων, φυλλοβόλων πλατύφυλλων ή μικτά δάση, όπου τα κενά στην κομοστέγη επιτρέπουν το φως του ηλίου να εισχωρεί στο δασικό τάπητα. Χτίζουν τις φωλιές τους σε μικροδιάκενα και έντονα ηλιαζόμενες θέσεις, όπως κράσπεδα,

πρόσφατα υλοτομημένα πρέμνα και νεαρούς θάμνους (Εικόνα 1). Ο λόγος που προτιμούνε αυτές τις θέσεις είναι το ότι οι φωλιές απαιτούνε υψηλές θερμοκρασίες για να είναι βιώσιμες, οπότε και σχετίζονται άμεσα με την έκθεση στον ήλιο. Ο Yarrow (1955) συμπεραίνει πως «πολύ υγρά, με μικρό πορώδες δάση δεν είναι κατάλληλα για αυτά τα είδη, αλλά ούτε και τα πολύ πυκνά δάση κωνοφόρων, όπου η κομοστέγη εμποδίζει το ηλιακό φως να φτάσει στο έδαφος, και σε αυτά τα δάση, φωλιές απαντώνται μόνο στα κράσπεδα. Το είδος του εδάφους δεν φαίνεται να έχει ιδιαίτερη σημασία, αρκεί να έχει υψηλό πορώδες. Ράχες με νότια έκθεση είναι οι ιδανικότερες».



Εικόνα 2. Φωλιά Κ.Δ.Μ. πάνω σε πρέμνο στην Ελατιά.

Ως προς την επιλογή της θέσης φωλεοποίησης, η χωρική κατανομή των φωλιών και η πυκνότητά τους επηρεάζεται από πολλούς παράγοντες. Ο κυριότερος παράγοντας που καθορίζει τη θέση της φωλιάς είναι το φως (Klimetzek 1970), αλλά πολύ σημαντικό ρόλο έχουν και ο ανταγωνισμός (Cushman *et al.* 1988), η κλίση του εδάφους και η έκθεση (Doncaster 1981), η υγρασία, η βλάστηση, τα χαρακτηριστικά του εδάφους (Lorber 1982), καθώς και η συχνότητα των δασικών πυρκαγιών (Risch *et al.* 2008). Επίσης, οι δασοπονικές πρακτικές που

εφαρμόζονται στο δάσος επηρεάζουν τον αριθμό των φωλιών, καθώς και το μέγεθος και τη μορφή τους, αλλά και τη ζωτικότητα τους (Punntila 1996, Domisch *et al.*, 2005, Sorvari and Hakkarainen 2005, 2007).

Οι ακριβείς προτιμήσεις των οικοτόπων των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών σχετίζονται άμεσα με το γεωγραφικό πλάτος, και μπορεί να διαφέρουν ανά περιοχές, π.χ. το *F. aquilonia* ενώ στην κεντρική Ευρώπη απαντάται σε υψόμετρα μεταξύ 550 και 2100 μέτρων, σε μεγαλύτερα γεωγραφικά πλάτη όπως στη Φινλανδία και τη Σκωτία σπανίως απαντάται σε υψόμετρα μεγαλύτερα των 550 μέτρων (Stockan *et al.* 2016). Επίσης, η πυκνότητα των φωλιών έχει μεγάλο εύρος, ανάλογα με τις κλιματικές συνθήκες και τις δασοκομικές πρακτικές. Έτσι σε δάση στην Ιρλανδία, τη Γαλλία, τη Γερμανία και την Πολωνία κατά μέσο όρο βρέθηκαν 0,005-0,32 φωλιές/ha (Breen 1979, Klimetzek 1981, Szczepanski and Podkowka 1983, Travan 1990, Nageleisen 1999). Σε συγκεκριμένα είδη δάσους, όπως τα βόρεια και τα εύκρατα, η πυκνότητα μπορεί να φτάσει τις 18 φωλιές/ha (Raignier 1948, Ceballos and Ronchetti, 1965, Gris and Cherix 1977, Cherix and Bourne 1980). Στα βόρεια δάση της Φινλανδίας η μέση πυκνότητα των φωλιών είναι περίπου 3 φωλιές/ha (Rosengren *et al.* 1979; Domisch *et al.* 2005; Kilpelainen *et al.* 2005), στην Ελατία της Δράμας στην Ελλάδα 6,53 φωλιές/ha (Tsikas *et al.* 2016), ενώ ο Travan (1998) στις Βαβαρικές Άλπεις βρήκε από 0,32 μέχρι 17,78 φωλιές/ha.

Παρά το μεγάλο πλήθος εργασιών σε αρκετές περιοχές της Ευρώπης, η εξάπλωση των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών δεν είναι γνωστή σε παγκόσμια κλίμακα. Στην Ελλάδα, η ύπαρξή τους αναφέρεται από τον Legakis (2011), τους Borowiec and Salata (2012) και τους Tsikas *et al.* (2016).

Τα παλαιαρκτικά κόκκινα δασικά μυρμήγκια

Formica rufa Linne 1761

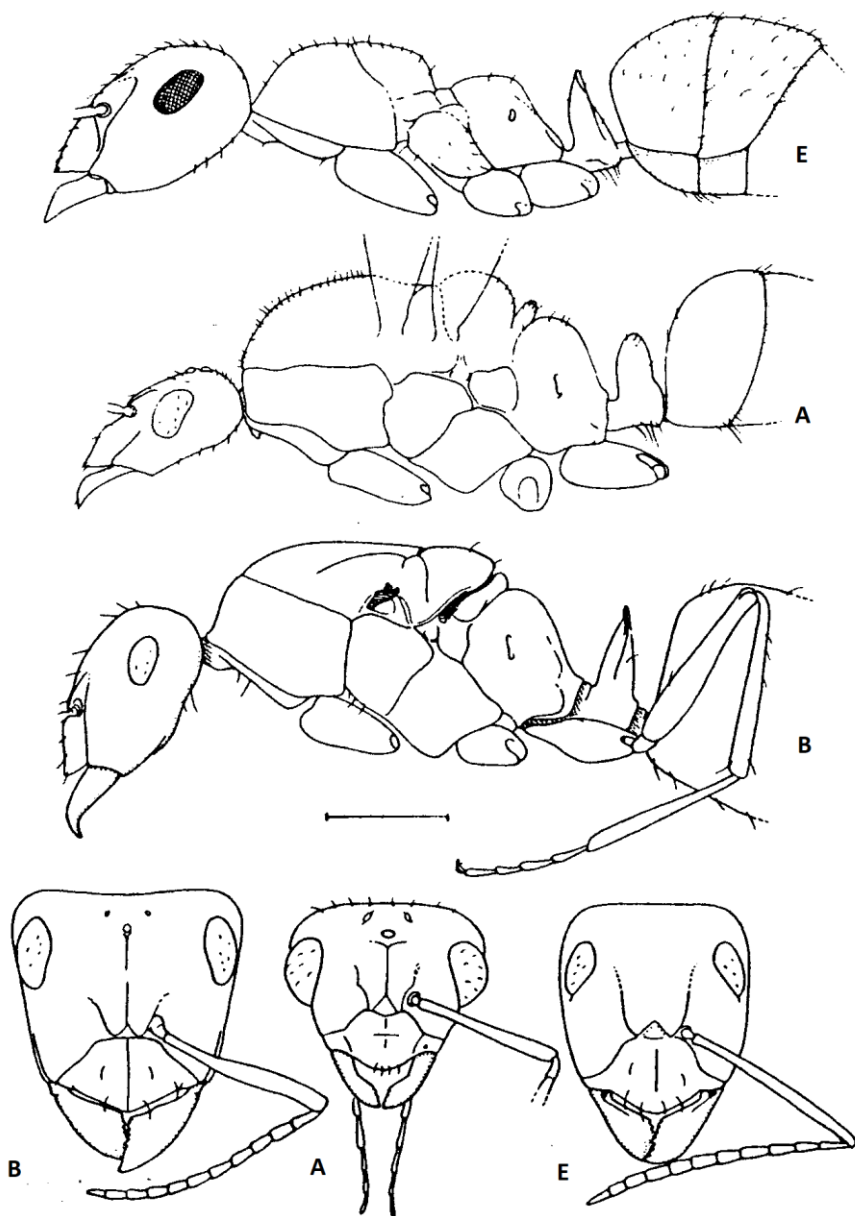
Συνώνυμα: *Formica apicalis* Smith, F. 1858, *Formica dorsata* - Panzer 1798, *Formica ferruginea* Christ 1791, *Formica gaullei* - Bondroit 1917, *Formica piniphila* -Schenck 1852, *Formica rufa meridionalis* -Nasonov 1889, *Formica rufa rufopratisensis* -Forel 1874.

Περιγραφή (Collingwood 1979)

Εργάτρια: Είναι δίχρωμο (κόκκινο και καφέ-μαύρο) με σκούρα σημάρδια («μπαλώματα») νωτιαίως στην κεφαλή και το προμεσονώτο, που ποικίλουν σε μέγεθος. Οι σύνθετοι οφθαλμοί συνήθως έχουν λίγες μικροσκοπικές τρίχες. Στο λαιμό, στο επιστόμιον, νωτιαίως της κεφαλής, στο μεσόσωμα, στο μίσχο και το γαστήρα φύονται μακριές στητές τρίχες περισσότερο ή λιγότερο πυκνές, ενώ οι σκάποι και το πίσω μέρος του ινίου είναι γυμνά. Σπάνια φύονται τρίχες στις επιφάνειες πίσω από τις κνήμες και τους μηρούς. Η τριγωνική αυλάκωση που βρίσκεται στο μέτωπο αντανακλά το φως, συχνά μόνο σε μέρη. Γενικά το μέτωπο είναι αρκετά γυαλιστερό, και έχει αραιές λεπτές οπές και πυκνότερες βαθιές. Αραιές λεπτές και βαθιές οπές εμφανίζονται επίσης και στον πρώτο τεργίτη του γαστήρος. Τα δεύτερα και τρίτα άρθρα του μαστιγίου των κεραιών έχουν πάντα μήκος μικρότερο του διπλάσιου του πλάτους. Μήκος: 4.5-9.0 mm.

Βασίλισσα: Δίχρωμη με ολόκληρη την ασπίδα του μεσονώτου (scutum), το γαστήρα και μέρος της ινιακής περιοχής του κεφαλιού σκούρα. Ασπίδιο (scutellum) και γαστέρας γυαλιστερά, ποτέ θαμπά. Χωρίς προεξέχουσες τρίχες στο οπίσθιο όριο του ινίου και καθόλου τρίχες στο γαστέρα. Έχει μικρές οπές στον πρώτο τεργίτη, που βρίσκονται σε μεγάλη απόσταση μεταξύ τους. Μήκος: 9.5-11.0 mm

Αρσενικό: Μαύρο, με τα περισσότερα εξαρτήματα και γεννητικά όργανα πιο άτονα. Σύνθετοι οφθαλμοί με πολλές στητές τρίχες. Παρειές κάτω από τους οφθαλμούς χωρίς τρίχες. Κεφαλή και θώρακας με στητές τρίχες ραχιαίως. Αραιές ημιστητές τρίχες σε όλους τους τεργίτες του γαστέρα. Πάνω όριο των τροχαντήρων στα οπίσθια πόδια χωρίς τρίχες. Η τριγωνική αυλάκωση που βρίσκεται στο μέτωπο γυαλιστερό, με ή χωρίς μικρές οπές. Μήκος: 9.0-11.0 mm.



Εικόνα 2. *F. rufa*. Εργάτρια (E), αρσενικό (A) και βασίλισσα (B) σε προφίλ και οι κεφαλικές τους κάψες (Collingwood 1979)

Γεωγραφική εξάπλωση

Αλβανία, Ανδόρα, Αρμενία, Αυστρία, Βέλγιο, Βοσνία και Ερζεγοβίνη, Βουλγαρία, Γαλλία (ηπειρωτική), Γερμανία, Γεωργία, Δανία, Ελβετία, Ελλάδα, Εσθονία, Ισπανία (ηπειρωτική), Ιταλία (ηπειρωτική), Κροατία, Λετονία, Λευκορωσία, Λιθουανία, Λουξεμβούργο, Μαυροβούνιο, Μάλτα, Μεγάλη Βρετανία, Μολδαβία, Νορβηγία, Ολλανδία, Ουγγαρία, Ουκρανία, Πολωνία, Πορτογαλία, Π.Γ.Δ.Μ., Ρουμανία, Ρωσία, Σερβία, Σλοβακία, Σλοβενία, Σουηδία, Τουρκία, Τσεχία. Φινλανδία (Borowiec and Salata 2012).

Εξάπλωση στην Ελλάδα

Μακεδονία, Θράκη (Borowiec and Salata 2012, Bračko *et al.* 2016).

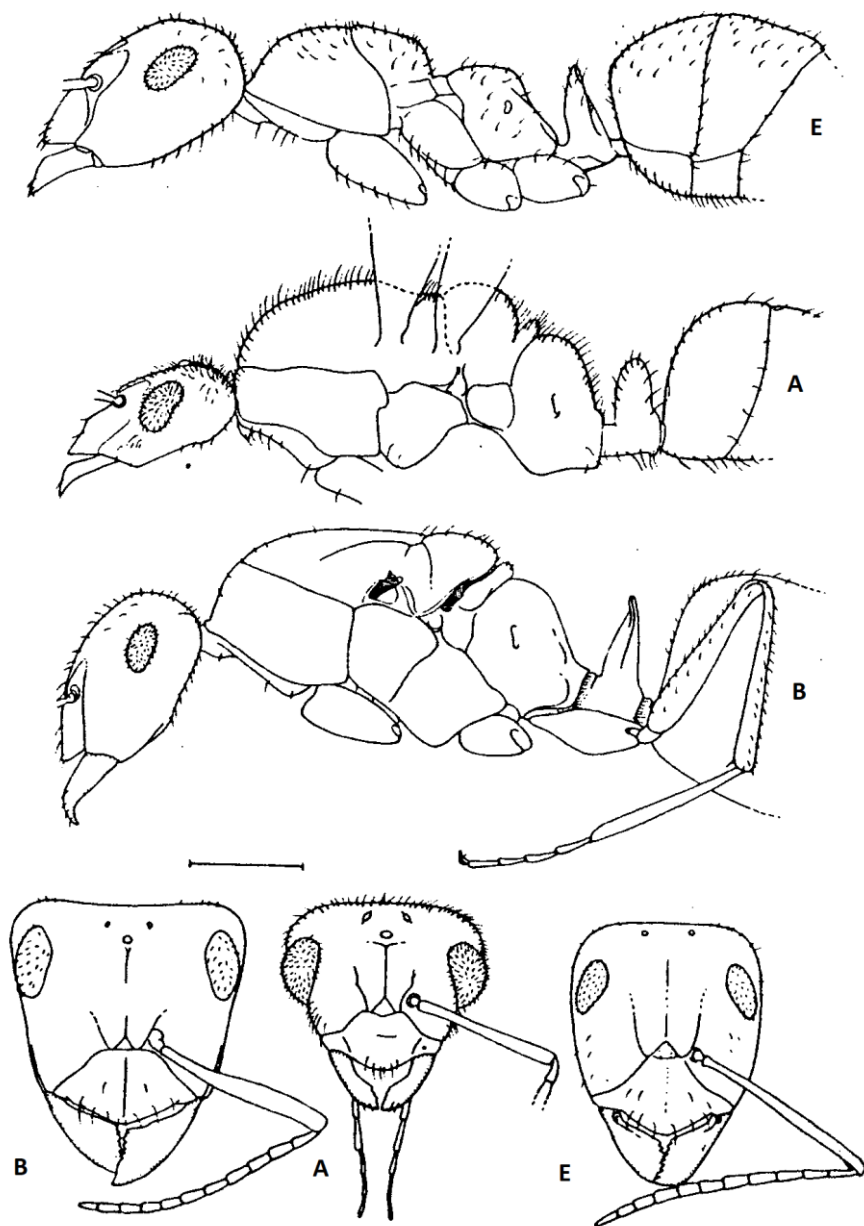
Formica pratensis Retzius 1783 (μελανόραχο μυρμήγκι των λιβαδιών).

Συνώνυμα: *Formica minor pratensoides* -Gößwald 1951, *Formica pratensis cordieri* -Bondroit 1917, *Formica rufa ciliata* -Ruzsky 1926, *Formica rufa grouvellei* -Bondroit 1918, *Formica rufa nigricans* -Bondroit 1912

Περιγραφή (Collingwood 1979)

Εργάτρια: Είναι δίχρωμο είδος με γαστέρα, ινίο και μέτωπο θαμπά μαύρα (όχι γυαλιστερά). Γαστήρ, περισσότερο ή λιγότερο πυκνά, τριχωτός. Το σκούρο μέρος («μπάλωμα») στο προμεσονώτο ποικίλλει, συνήθως ευκρινές. Οι σύνθετοι οφθαλμοί πυκνά τριχωτοί. Ινίο με κοντές ή μεσαίες τρίχες στην άκρη, μερικές φορές πολύ αραιές. Σκάποι χωρίς προεξέχουσες τρίχες. Μηροί και κνήμες πλαισιωμένα με προεξέχουσες τρίχες. Μήκος: 4.5-9.5 mm.

Βασίλισσα: Όπως η εργάτρια με όλα τα σκούρα μέρη τριχωτά, με τρχύ ανάγλυφο και θαμπά. Η βάση της γαστέρας και του ινίου με κοντές τρίχες, μερικές φορές δυσδιάκριτες ή απούσες. Μήκος: 9.5- 11. 3 mm.



Εικόνα 3. *F. pratensis*. Εργάτρια (E), αρσενικό (A) και βασίλισσα (B) σε προφίλ και οι κεφαλικές τους κάψες (Collingwood 1979).

Αρσενικό: Θαμπό μαύρο με τριχωτό γαστέρα σε όλο το μήκος των τεργιτών του ραχιαία, και τριχωτούς μηρούς και κνήμες. Τρίχες στους σύνθετους οφθαλμούς και στις παρειές πυκνές και προεξέχουσες. Μήκος: 9.5-11.5 mm.

Γεωγραφική εξάπλωση

Από την Πορτογαλία μέχρι τη Σιβηρία, και από τη βόρειο Ιταλία έως την κεντρική Σουηδία (Collingwood 1979)

Αλβανία, Ανδόρα, Αυστρία, Βέλγιο, Βοσνία και Ερζεγοβίνη, Βουλγαρία, Γαλλία (ηπειρωτική), Γερμανία, Γεωργία, Δανία, Ελλάδα, Εσθονία, Ισπανία (ηπειρωτική), Ιταλία (ηπειρωτική), Κροατία, Λετονία, Λευκορωσία, Λιθουανία, Λουξεμβούργο, Μαυροβούνιο, Μεγάλη Βρετανία, Μολδαβία, Νησιά Μάγχης, Νορβηγία, Ολλανδία, Ουγγαρία, Ουκρανία, Πολωνία, Πορτογαλία, Π.Γ.Δ.Μ., Ρουμανία, Ρωσία, Σερβία, Σλοβακία, Σλοβενία, Σουηδία, Τουρκία, Τσεχία, Φινλανδία (Borowiec and Salata 2012).

Εξάπλωση στην Ελλάδα

Μακεδονία (ηπειρωτική) (Borowiec and Salata 2012) και Θράκη (Bračko *et al.* 2016).

Formica lugubris Zetterstedt 1840 (τριχωτό κόκκινο δασικό μυρμήγκι).

Συνώνυμα: *Formica congerens* -Nylander 1846, *Formica pratensis unicolor* -Ruzsky 1926, *Formica rufa alpina* -Santschi 1911, *Formica rufa montana* -Sadil 1953, *Formica rufa nylanderii* -Bondroit, 1920 *Formica rufa santschii* -Wheeler W.M., 1913.

Περιγραφή (Collingwood 1979)

Εργάτρια: Επίσης δίχρωμο είδος, με ευδιάκριτο, αλλά όχι καλά οριοθετημένο, σκούρο σημάδι («μπάλωμα») στο προμεσονώτο. Η μετωπιαία τριγωνική αυλάκωση γυαλίζει ευδιακρίτως, αντανακλώντας το φως. Στο μέτωπο υπάρχουν μεγάλες οπές τραχείς και βαθιές, διάσπαρτες μεταξύ μικροσκοπικών στιγμάτων. Ινίο πυκνά τριχωτό στις

άκρες που εκτείνεται προσθίως στην περιοχή μεταξύ των απλών οφθαλμών και των κροτάφων και πλευρικώς γύρω από τους σύνθετους οφθαλμούς. Τρίχες των σύνθετων οφθαλμών στητές και προεξέχουσες. Τρίχες του σώματος, συμπεριλαμβανομένων του λαιμού, της κνήμης και του μηρού, πυκνές. Κάποιοι πληθυσμοί έχουν τρίχες και στους σκάπους. Το πλάτος της κεφαλικής κάψας των μεγαλύτερων εργατών φτάνει τα 2,1 mm. Μήκος: 4,5-9,0mm.

Βασίλισσα: Τριχοφυΐα και ανάγλυφο όπως εργάτρια. Μίσχος και γαστήρ πάντα με περισσότερες ή λιγότερες μακριές τρίχες που κάμπτονται στην άκρη. Γαστήρ, spetullum και μετωπιαία τριγωνική αυλάκωση γυαλιστερά. Μήκος: 9.5-10.5 mm.

Αρσενικό: Μαύρο, με πόδια και γεννητικά όργανα από κίτρινα έως καφέ. Διάσπαρτες τραχείς οπές στην κεφαλή, το θώρακα και τον γαστέρα, και μεταξύ αυτών πολλές μικροσκοπικές οπές. Γαστήρ και θυρεός πάντα γυαλιστερά, έστω και ισχνά. Μήκος: 9.5-10.5 mm.

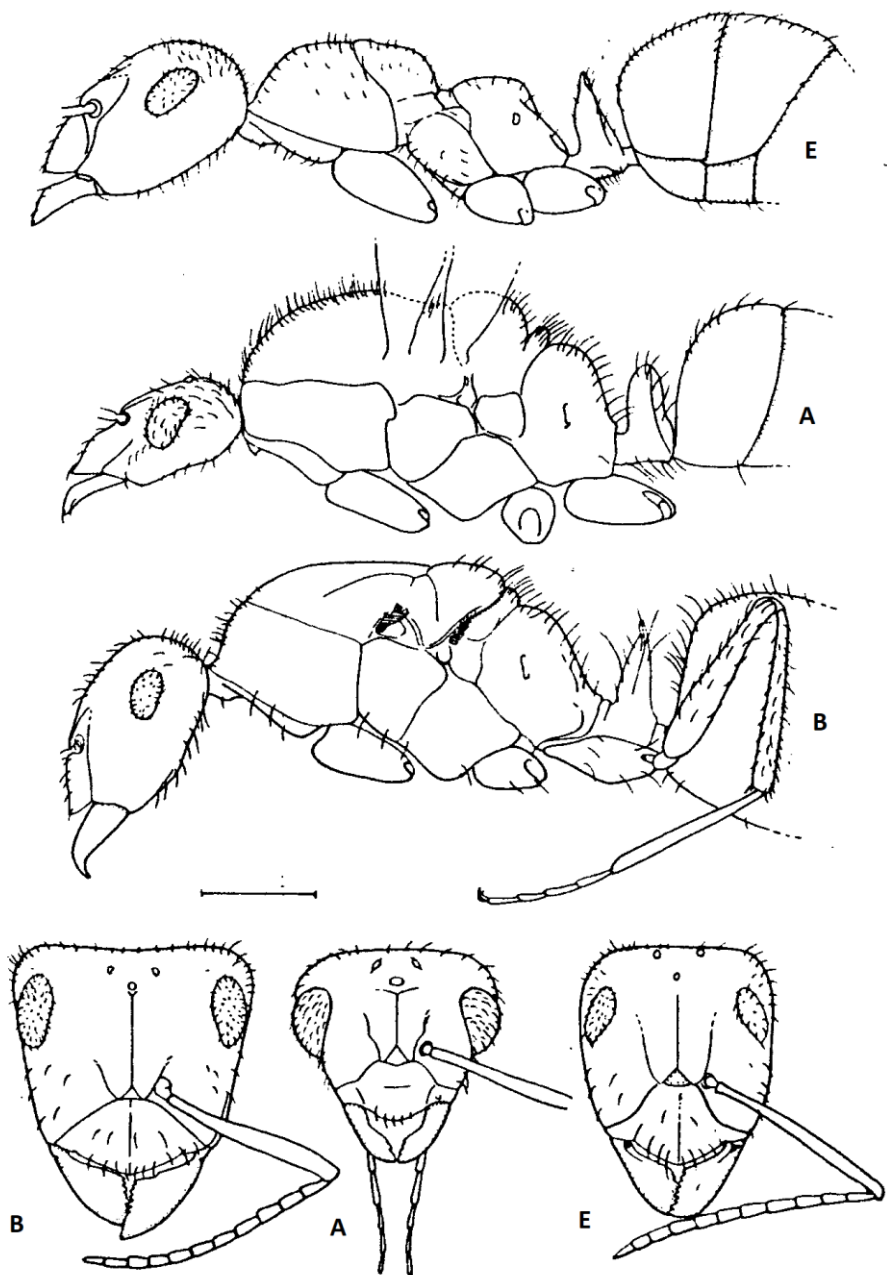
Γεωγραφική εξάπλωση

Βόρεια ευρωπαϊκή Σιβηρία και ευρωπαϊκά βουνά από τα Πυρηναία έως την Καμτσάτκα και την Ιαπωνία, και από την Ιταλία στη βόρειο Νορβηγία (Collingwood 1979)

Αλβανία, Ανδόρα, Βοσνία και Ερζεγοβίνη, Βουλγαρία, Γαλλία (ηπειρωτική), Γερμανία, Ελβετία, Ελλάδα, Εσθονία, Ισπανία (ηπειρωτική), Ιταλία (ηπειρωτική, Σαρδηνία, Σικελία), Ιρλανδία, Κροατία, Λετονία, Λευκορωσία, Μεγάλη Βρετανία, Νορβηγία, Ουγγαρία, Ουκρανία, Πολωνία, Ρουμανία, Ρωσία, Σερβία, Σλοβενία, Σουηδία, Τουρκία, Τσεχία, Φινλανδία (Borowiec and Salata 2012).

Εξάπλωση στην Ελλάδα

Ήπειρος (ηπειρωτικά) (Borowiec and Salata 2012), Μακεδονία (Tsikas *et al.* 2016).



Εικόνα 4. *F. lugubris*. Εργάτρια (E), αρσενικό (A) και βασίλισσα (B) σε προφίλ και οι κεφαλικές τους κάψες (Collingwood 1979)

Formica polyctena Forster 1850

Συνώνυμα: *Formica major* -Nylander, 1849 *Formica rufa minor* - Gößwald 1951, *Formica rufa nuda* -Karavaiev 1930.

Περιγραφή (Collingwood 1979)

Εργάτρια: Στιγές τρίχες στην κεφαλή και το μεσόσωμα πολύ αραιές και κοντές ή απουσιάζουν εντελώς, εκτός από τις οπίσθιες άκρες πλευρικός του μεσοσώματος. Η τριχοφυΐα του λαιμού, εφ' όσον υπάρχει, περιορίζεται σε μια ή δύο αδύναμες τρίχες. Το μικροανάγλυφο συνήθως είναι πιο τραχύ από ότι στο *F. rufa*, αλλά οι οπές και τα στίγματα έχουν το ίδιο εύρος. Μήκος: 4.0-8.5 mm.

Βασίλισσα: Όπως το *F. rufa*, αλλά με το μέσο του ασπίδιο λιγότερο γυαλιστερό με λεπτές ραβδώσεις και οπές σε όλο του το μήκος. Μέτωπο ευκρινώς γυαλιστερό, αλλά το υπόλοιπο σώμα λόγω του τραχύτερου ανάγλυφου πιο θαμπό από το *F. rufa*. Μήκος: 9.0-10.5 mm.

Αρσενικό: τρίχες των σύνθετων οφθαλμών πολύ αραιές και μικρές. Αραιές στιγές τρίχες στο προμεσονώτο, πολύ κοντές ή απούσες στο μετανώτο. Οπές στο μέτωπο και το γαστήρα ρηχές και αραιές. Μήκος: 9.0-10.5 mm.

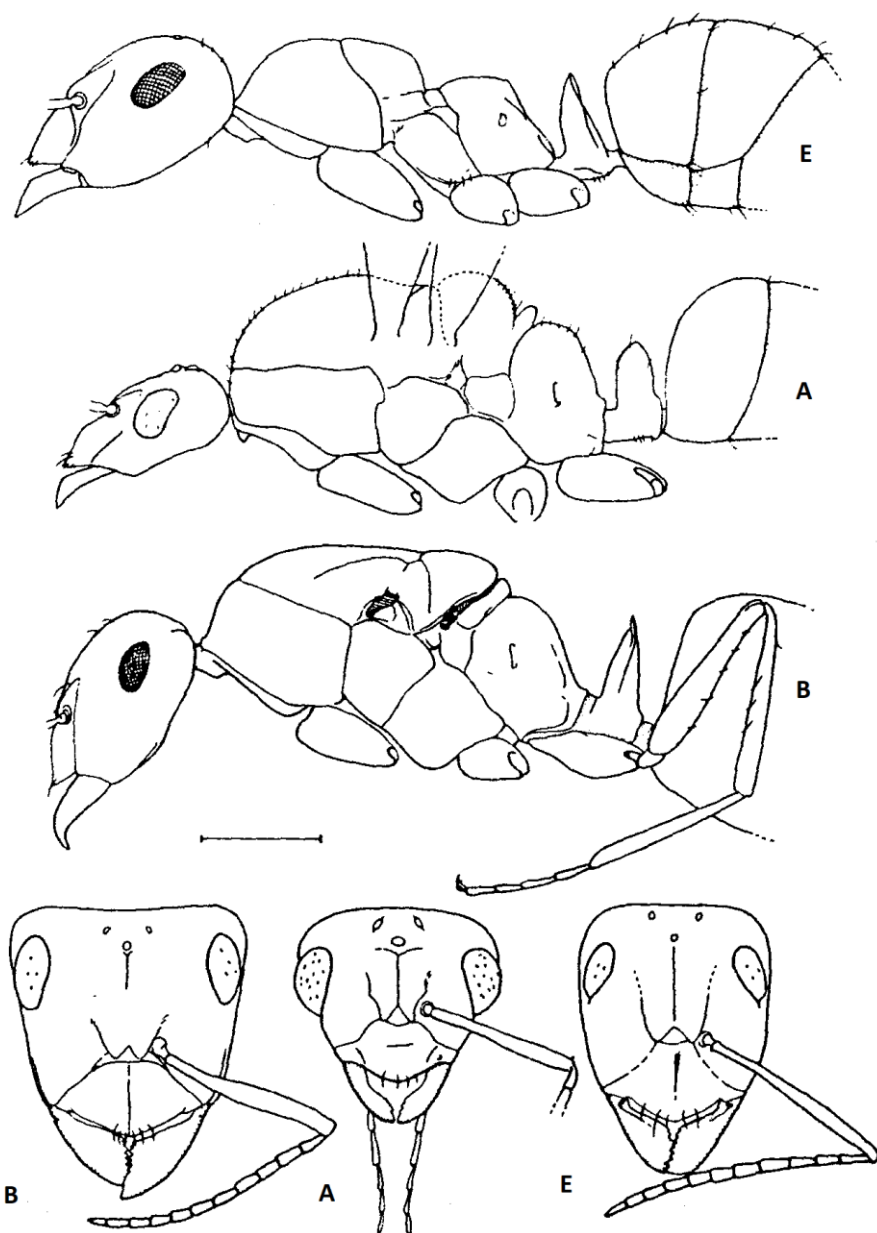
Γεωγραφική εξάπλωση

Από την Ισπανία μέχρι τη Σιβηρία, και από τις Ιταλικές Άλπεις μέχρι τη Σουηδία σε γεωγραφικό πλάτος 60° (Collingwood 1979).

Αλβανία, Αυστρία, Βέλγιο, Βοσνία και Ερζεγοβίνη, Βουλγαρία, Γαλλία (ηπειρωτική), Γερμανία, Δανία, Ελβετία, Ελλάδα, Εσθονία, Ισπανία (ηπειρωτική), Ιταλία (ηπειρωτική), Κροατία, Λετονία, Λευκορωσία, Λιθουανία, Λουξεμβούργο, Μαυροβούνιο, Μολδαβία, Νορβηγία, Ολλανδία, Ουγγαρία, Ουκρανία, Πολωνία, Ρουμανία, Ρωσία, Σερβία, Σλοβακία, Σλοβενία, Σουηδία, Τσεχία, Φινλανδία (Borowiec and Salata 2012).

Εξάπλωση στην Ελλάδα

Γενικά σε όλη τη χώρα (Borowiec and Salata 2012).



Εικόνα 5. *F. polystena*. Εργάτρια (E), αρσενικό (A) και βασίλισσα (B) σε προφίλ και οι κεφαλικές τους κάψες (Collingwood 1979)

Formica aquilonia Yarrow 1955 (Σκωτσέζικο κόκκινο δασικό μυρμήγκι)

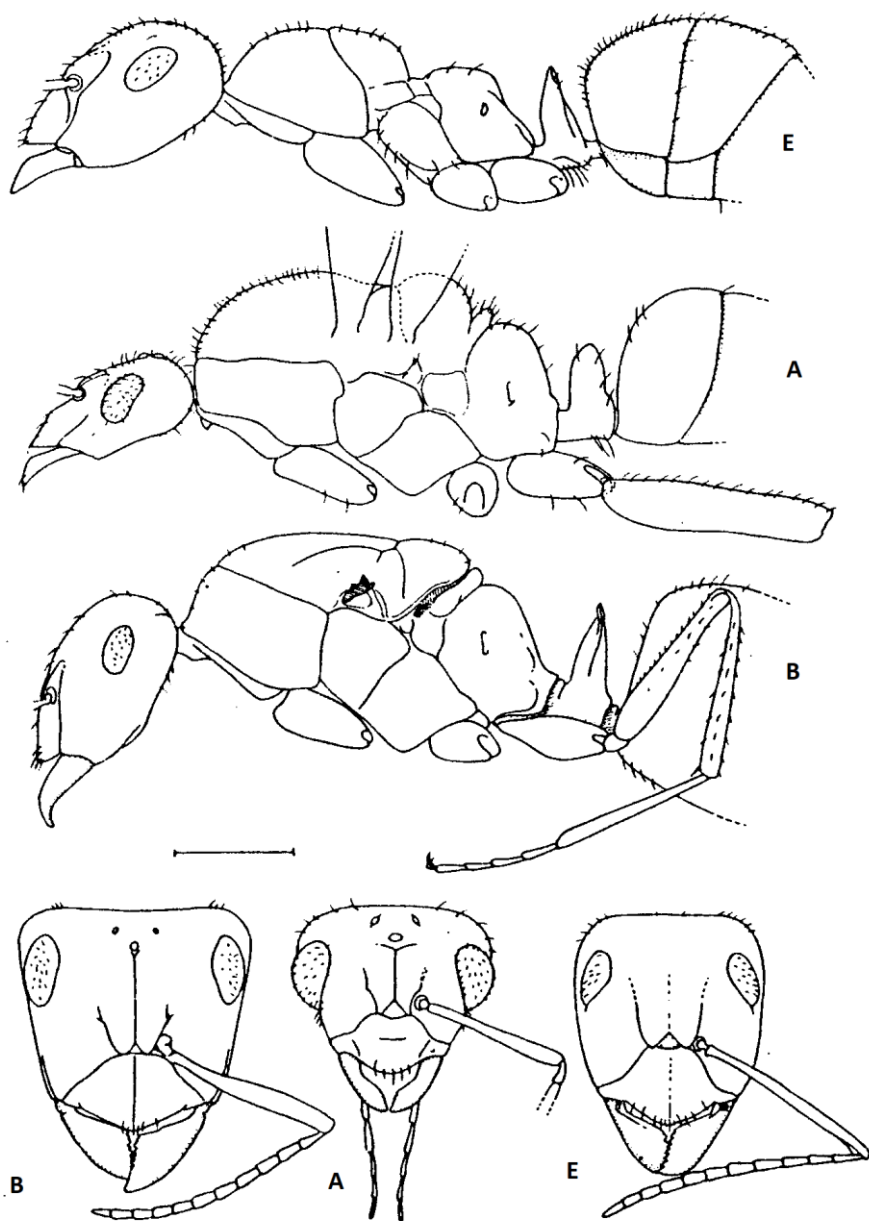
Συνώνυμα: *Formica rufa schmidtii* -Ruzsky 1926

Περιγραφή (Collingwood 1979)

Εργάτρια: Δίχρωμο είδος, με σκούρα σημάδια διαφόρων μεγεθών και εντάσεων στην κεφαλή και το προμεσονώτο. Τα σημάδια αυτά δεν είναι τόσο μεγάλα ή έντονα χρωματιστά όσο του *F. rufa*. Συνήθως διακρίνονται τρίχες να πλαισιώνουν την πίσω άκρη της κεφαλής, αλλά δεν εκτείνονται προσθίως των σύνθετων οφθαλμών όπως στο *F. lugubris* (σε ορισμένα είδη αυτές οι τρίχες μπορεί να απουσιάζουν). Στητές τρίχες στο λαιμό και νωτιαίως του μεσοσώματος ποικίλουν σε μέγεθος (συνήθως κοντές και αραιές). Σύνθετοι οφθαλμοί με ευδιάκριτες κοντές τρίχες, πολύ λιγότερο προεξέχουσες από το *F. lugubris*. Μέτωπο σχετικά θολό με στενό πυκνό μικροανάγλυφο, γαστήρας με πολλά στίγματα. Ημιστητές τρίχες σε εκτείνουσες επιφάνειες των πίσω μηρών και κνημών (μερικές φορές λιγοστές). Σκάποι γυμνοί. Το πλάτος της κεφαλικής κάψας των μεγαλύτερων εργατών μικρότερο από 2 mm. Μήκος: 4-8,5 mm.

Βασίλισσα: Δίχρωμο, ασπίδιο μάλλον θαμπό, αλλά γαστέρας πάντα γυαλιστερός. Κοντές τρίχες προεξέχουν συνήθως στο πίσω όριο της κεφαλής του γαστέρα, αλλά απουσιάζουν εντελώς από το μίσχο και το προπόδιο. Γαστήρ πάντα με μικροσκοπικές οπές. Γενικά, μικρότερο μέγεθος από τα άλλα είδη. Μήκος: 8.0-10.0 mm.

Αρσενικό: Μαύρο, με εξαρτήματα πιο άτονα. Παρειές με λίγες τρίχες κάτω από τους σύνθετους οφθαλμούς. Σύνθετοι οφθαλμοί πάντα με κοντές τρίχες. 2^{ος} και 4^{ος} τεργίτης του γαστέρα χωρίς τρίχες. Επάνω όρια μηρών οπίσθιων ποδιών πάντα με τρίχες. Στητές τρίχες σε όλη την κεφαλή και τον θώρακα. Γενικά, μικρότερο μέγεθος από τα άλλα είδη. Μήκος: 8.0-10.0 mm.



Εικόνα 6. *F. aquilonia*. Εργάτρια (E), αρσενικό (A) και βασίλισσα (B) σε προφύλ και οι κεφαλικές τους κάψες (Collingwood 1979).

Γεωγραφική εξάπλωση

Από τις ανατολικές Άλπεις ως τη Σιβηρία, και από τη βόρεια Ιταλία στη βόρεια Νορβηγία (Collingwood 1979).

Αυστρία, Βουλγαρία, Γαλλία (ηπειρωτική), Γερμανία, Γεωργία, Δανία, Ελβετία, Ελλάδα, Εσθονία, Ισπανία (ηπειρωτική), Ιταλία (ηπειρωτική), Κροατία, Λετονία, Λευκορωσία, Λιθουανία, Μαυροβούνιο, Μολδαβία, Νορβηγία, Ουγγαρία, Ουκρανία, Πολωνία, Ρουμανία, Ρωσία, Σερβία, Σλοβενία, Σουηδία, Τσεχία, Φινλανδία.

Εξάπλωση στην Ελλάδα

Όχι.

Formica paraluqubris Seifert 1996

Συνώνυμα: *Formica lugubris sensu lato*

Περιγραφή (Seifert 1996).

Εργάτρια: Όλη η επιφάνεια της κεφαλής (πλην των παρειών), μεσόσωμα, γαστήρ, ισχία, μηροί και κνήμες με πολλές στητές τρίχες, οι οποίες σε γενικές γραμμές είναι κοντύτερες από του *F. lugubris* (Εικόνα 14). Επίπεδη η επιφάνεια νωτιαίως του σκάπου συχνά με αρκετές κοντές και ημιστητές τρίχες. Σύνθετοι οφθαλμοί με πολλές στητές τρίχες, οι μακρύτερες των οποίων έχουν μήκος 22-40μm. Μέτωπο λιγότερο θολό από το *F. pratensis*, ομοιάζει κατά περιπτώσεις με το *F. rufa*. Σκάποι κοντότεροι και παχύτεροι από το *F. pratensis*: η αναλογία μήκος σκάπου/μέγιστη διάμετρος σημείου στο μέσου του σκάπου < 9,60. Μεσαία περιοχή του επιστόμιου, μετώπου, ινίου, κεραιών, ισχίων, μηρών, κνημών και γαστήρα περισσότερο ή λιγότερο μαύρες. Το σκούρο σημάδι («μπάλωμα») στο προμεσονώτο λιγότερο καλά οριοθετημένο από του *F. pratensis*. Τα υπόλοιπα μέρη της κεφαλής και του μεσοσώματος είναι κιτρινοκόκκινα.

Βασίλισσα: Τα όρια στο ινίο στην κεφαλή με 20-75 στητές τρίχες, μήκους 40-80 μm. Σκάποι συνήθως με κοντύτερες ημιστητές τρίχες ραχιαίως. Σύνθετοι οφθαλμοί με πολλές στητές τρίχες μήκους 22-45

μm. Στιγές τρίχες στο pronώτο, μεσονώτο, ασπίδιο, μεσόπλευρο, προπόδιο, μετάπλευρο, κνήμες οπίσθιων ποδιών και ραχιαία γαστέρα πολύ κοντύτερες από του *F. lugubris* (Εικόνα 15). Αντιθέτως, στιγές τρίχες στους στερνίτες του γαστέρα πολύ μακριές (250-350 μm). Επίστομο πιο γυαλιστερό από τη ράχη της κεφαλής και τις παρειές. Γαστήρ γυαλιστερός ραχιαίως. Ο πρώτος τεργίτης του γαστέρα με έντονο μικροανάγλυφο και οπές διαμέτρου 9-13 μm και απόσταση μεταξύ τους 15-30 μm. Οι οπές είναι η βάση για τις τρίχες. Το μέσο του επίστομου, μετωπιαία και ινιακά μέρη της κεφαλής, πάνω μέρος του pronώτου, μεσονώτο, ασπίδο, γαστήρ και κνήμες συνήθως μαύρες. Παρειές, κάτω μέρος της κεφαλής, ισχία, μηροί, κάτω μέρος του pronώτου, ύστεροι σκληρίτες του μεσοσώματος και μίσχος κιτρινοκόκινα.

Γεωγραφική εξάπλωση

Γερμανία, Ελβετία, Ισπανία (ηπειρωτική), Ιταλία (ηπειρωτική) (Bernarsconi *et al.* 2006).

Εξάπλωση στην Ελλάδα

Όχι.

Υπεροργανισμός

Ως υπεροργανισμός ορίζεται ένα πολύπλοκο σύστημα που αποτελείται από ένα μεγάλο αριθμό οργανισμών που συμπεριφέρονται ως ένα οργανικό σύνολο, ως ανθρώπινη κοινωνία, ένα οικοσύστημα κλπ. Ο όρος εισήχθη από τον «πατέρα της μοντέρνας οικολογίας» James Hutton τα τέλη του 18^{ου} αιώνα, και χρησιμοποιείται κυρίως για να περιγράψει κοινωνικές ομάδες ζώων, όπου ο καταμερισμός της εργασίας είναι ιδιαίτερα εξειδικευμένος και τα άτομα δεν μπορούν να επιβιώσουν μόνο τους για παρατεταμένο χρονικό διάστημα.

Ήδη από το 1911 ο Αμερικανός εντομολόγος William Morton Wheeler περιέγραψε τις αποικίες των κοινωνικών εντόμων ως υπεροργανισμούς, λόγω της ηθολογίας των ατόμων, που συμπεριφέρονται ως μια ενιαία μονάδα. Υποστήριξε ότι η αποικία μοιάζει με μεταζωικό σώμα με διάφορους τρόπους (θεωρούσε τον καταμερισμό της εργασίας μεταξύ των μελών και τον κύκλο των αποικιών ότι αντικα-

τοπτρίζει τον βιολογικό κύκλο της γέννησης, της ανάπτυξης, της ωρίμανσης, της αναπαραγωγής και, τέλος, του θανάτου). Επιπλέον, χαρακτήρισε τα αναπαραγωγικά άτομα ως τους γαμέτες της αποικίας και τις εργάτριες ως το σώμα, και αναλόγισε τις διάφορες υποκάστες των εργατριών με συγκεκριμένους μεταζωικούς ιστούς και όργανα, ως σκελετό, συκώτι ή αναπνευστικό σύστημα του υπεροργανισμού.

Σύμφωνα με τον Tschinkel (1991), οι αποικίες των κοινωνικών εντόμων μπορούν να χαρακτηριστούν από τα ποιοτικά και τα ποσοτικά χαρακτηριστικά τους. Η βιομάζα μιας αποικίας, ο αριθμός των ατόμων (συμπεριλαμβανομένων και των προνυμφών και νυμφών) ή αριθμός των εργατριών μπορεί να χρησιμοποιηθεί για να περιγράψει το μέγεθος μια αποικίας (Kaspari and Vargo 1995, Tschinkel 1998, 1999). Συνεπώς μια αποικία μπορεί να θεωρηθεί ως το βιολογικό ανάλογο του σώματος ενός οργανισμού (Tschinkel, 1998, 1999, Clémencet and Doums 2007, Lanan *et al.* 2011).

Όπως το μέγεθος ενός οργανισμού, έτσι και το μέγεθος της αποικίας σχετίζεται με πολλές βιολογικές πτυχές της αποικίας (Dornhaus *et al.* 2012). Συγκεκριμένα για τα μυρμήγκια, το μέγεθος της αποικίας σχετίζεται με τον ανταγωνισμό (Palmer 2004), τη διατροφική τους συμπεριφορά (Herbers and Choiniere 1996), την οργάνωση σε επίπεδο αποικίας (Holbrook *et al.* 2011, Schmidt *et al.*, 2011, Dornhaus *et al.* 2012) και την ικανότητα ρύθμισης της θερμοκρασίας (Rosengren *et al.* 1987).

Η Φωλιά

Τα Κ.Δ.Μ. κατασκευάζουν μεγάλες και μακρόβιες φωλιές, τόσο υπόγεια, όσο και υπέργεια, πλούσιες σε οργανική ουσία (Εικόνα 7). Σε κάθε φωλιά μπορούν να υπάρχουν μερικά εκατομμύρια μυρμήγκια, ενώ πάνω από 16 φωλιές μπορούν να υπάρχουν ανά εκτάριο (Rosengren *et al.* 1987, Laine and Niemelä 1989, Laakso and Setälä 1997). Ο πληθυσμός κάθε φωλιάς αλλά και της αποικίας, επηρεάζεται από πολλούς παράγοντες, όπως ο βαθμός συγκόμωσης των δέντρων, η θερμοκρασία και η διαθεσιμότητα τροφής (Chen and Robinson 2014).

Το μεγαλύτερο μέρος της φωλιάς είναι υπέργειο και κατασκευάζεται στην επιφάνεια του εδάφους από βελόνες κωνοφόρων, κλαδίσκους, ρητίνη και κομμάτια φλοιού δέντρων (Laakso and Setälä 1998, Ohashi *et al.* 2007, Domisch *et al.* 2008), με τη σιελογόνο έκκριση

των μυρμηγκιών να λειτουργεί ως συγκολλητική ουσία (Pokarzhevskij 1981, Laine and Niemelä 1989, Kristiansen and Amelung 2001). Η ετήσια εισροή φυτικών δομικών υλικών δημιουργεί το 12-37% του συνολικού όγκου του υπέργειου ύψους της φωλιάς (Pokarzhevskij 1981), το οποίο αντιστοιχεί σε περίπου 50 kg φυτικής μάζας για μια μέσου μεγέθους φωλιά (Jílkoná *et al.* 2012). Όλη αυτή η μάζα συλλέγεται σε ακτίνα 8 m από τη φωλιά, με αποτέλεσμα να υπάρχει σημαντική εξάντληση οργανικής ουσίας (Jílkoná *et al.* 2011). Το υπέργειο τμήμα έχει μορφή ελλειψοειδούς θόλου, και μπορεί να φτάσει τα 2m ύψος και 4m διάμετρο (Göbwald 1989) και όγκο 0,3-1 m³ (Dlusskij 1967, Frouz and Jílkoná 2008). Η σχέση μεταξύ του ύψους και της διαμέτρου της φωλιάς είναι πολύπλοκη, καθώς επηρεάζεται μεταξύ άλλων από την ηλικία της φωλιάς, τις συνθήκες σκίασης (οι έντονα σκιαζόμενες φωλιές είναι συνήθως ψηλότερες) (Lange 1959, Bretz 2004), την εποχή του έτους (οι φωλιές συνήθως καταστρέφονται ή κονταίνουν κατά τη διάρκεια του χειμώνα και ξαναχτίζονται ως το τέλος του καλοκαιριού), την κλίση του εδάφους (Robinson and Woodgate 2004) και από την ηλικία της συστάδας (Domisch *et al.* 2005). Ουσιαστικά όμως, το υπέργειο τμήμα λειτουργεί ως ένα μεγάλο «θερμοκήπιο» για να παγιδεύει θερμότητα, και η κυρίως φωλιά βρίσκεται μισό μέτρο κάτω από το έδαφος.

Τα Κ.Δ.Μ. σκάβουν στο έδαφος, και μπορούν να φτάσουν μέχρι τον υπόγειο υδροφόρο ορίζοντα (Weber 1935, Göbwald 1989, Bristow *et al.* 1992). Στους υπόγειους θαλάμους παραμένουν οι βασίλισσες, τα αυγά και οι νεαρές προνύμφες και διατηρούνται σε σταθερές συνθήκες θερμοκρασίας και υγρασίας. Εντός της φωλιάς η θερμοκρασία είναι υψηλότερη από την ατμοσφαιρική (Zahn 1958, Rosengren *et al.* 1987). Στο κέντρο του θόλου του υπέργειου τμήματος η θερμοκρασία διατηρείται σταθερή στους 25 °C κατά τη διάρκεια του καλοκαιριού, αλλά κοντά στην επιφάνεια της φωλιάς φτάνουν τους 30 °C και οι νύμφες μεταφέρονται εκεί για να επιταχυνθεί η ανάπτυξή τους. Η θερμοκρασία της φωλιάς πέφτει κατά τη διάρκεια της νύχτας, και οι εργάτριες σφραγίζουν τις εισόδους για τη διατήρηση της θερμοκρασίας (Εικόνα 20). Η μεταβολική θερμότητα που παράγουν οι εργάτριες (Brian 1977) καθώς και οι μικροβιακές δραστηριότητες στα δομικά υλικά των φωλιών (Coenen-Stass *et al.* 1980) διατηρούν τη θερμοκρασία κατά τη διάρκεια της νύχτας σε υψηλά επίπεδα. Συνεπώς, η φωλιά μπορεί να θεωρηθεί ως ένας πολύπλοκος

επωαστήρας, με τα αυγά, τις προνύμφες και τις νύμφες να διατηρούνται σε διαφορετικούς θαλάμους ανάλογα με τις απαιτήσεις τους σε θερμοκρασία και υγρασία (Fowles 1994).



Εικόνα 3. Φωλιά Κ.Δ.Μ. σε κορμίδιο ερυθρελάτης στην Ελατιά.

Εντός της φωλιάς, εκτός από τη μεταβολική θερμότητα που παράγεται από τα ίδια τα μυρμήγκια, η μικροβιακή αποσύνθεση των οργανικών δομικών υλικών της φωλιάς λειτουργεί επίσης ως πηγή θερμότητας (Frouz 2000). Επίσης συγκεντρώνουν στη φωλιά οργανική ουσία, με αποτέλεσμα οι συγκεντρώσεις άνθρακα και θρεπτικών συστατικών να είναι υψηλότερες εντός της φωλιάς συγκριτικά με το περιβάλλον έδαφος (Frouz *et al.* 1997, Laakso and Setälä 1998, Lenoir *et al.* 1999) και το δασικό τάπητα (Lenoir *et al.* 2001) και επηρεάζουν τους βιογεωχημικούς κύκλους (Domisch *et al.* 2008, Jurgensen *et al.* 2008). Τέλος, η φωλιά λειτουργεί ως ενδιαίτημα για μυρμηγκόφιλα είδη (Laakso and Setälä 1997, 1998, Päivinen *et al.* 2002, Robinson and Robinson 2013).

Κλείδα αναγνώρισης των παλαιαρκτικών Κ.Α.Μ.

- 1 Γαστήρ πυκνά τριχωτός και θαμπός. Μέτωπο ανάγλυφο και θαμπό. Σκούρο σημάδι («μπάλωμα») στο προμεσονώτο συνήθως ευκρινές και αδιαφανές ***F. pratensis***
- 1' Γαστήρ και μέτωπο μετρίως γυαλιστερά. Σκούρο σημάδι («μπάλωμα») στο προμεσονώτο ποικίλει, συνήθως όχι ευκρινές, μερικές φορές απουσιάζει πλήρως **2**
- 2(1') Σύνθετοι οφθαλμοί, λαιμός, μεσόσωμα και ινίο έντονα τριχωτά. Με τις τρίχες να εκτείνονται προσθίως και πλευρικώς ως τους σύνθετους οφθαλμούς **3**
- 2' Σύνθετοι οφθαλμοί με κοντές τρίχες ή γυμνοί. Το τριχωτό περιθώριο στο πίσω μέρος της κεφαλής, εφόσον υπάρχει, δεν εκτείνεται προσθίως πέρα από τις γωνίες του ινίου **4**
- 3(2) Πυκνές και μακρυνές τρίχες ***F. lugubris***
- 3' Αραιές και κοντές τρίχες ***F. paralugubris***
- 4(2') Πρώτος τεργίτης του γαστέρα με πολύ μικρές οπές (στίγματα) ομοιόμορφα. Σύνθετοι οφθαλμοί πάντα με εμφανείς κοντές τρίχες. Μέτωπο ανάγλυφο και σχετικά θαμπό. Εκτείνουσες επιφάνειες των πίσω μηρών και κνημών πάντα με προεξέχουσες τρίχες. Οπίσθια άκρη της κεφαλής με προεξέχουσες τρίχες, μερικές φορές λιγιστές ή χωρίς τρίχες ***F. aquilonia***
- 4' Πρώτος τεργίτης του γαστέρα με οπές ευρέως κατανεμημένες στη άνω μέση περιοχή. Σύνθετοι οφθαλμοί γυμνοί ή με λιγιστές μικροσκοπικές τρίχες. Μέτωπο σχετικά γυαλιστερό με ρηχό ανάγλυφο και εύκολα ορατές τραχείς οπές. Πίσω μέρος της κεφαλής χωρίς προεξέχουσες τρίχες **5**
- 5(5) Λαιμός, κορυφή της κεφαλής και μεσόσωμα με εμφανείς προεξέχουσες τρίχες. Περιστασιακά μερικές προεξέχουσες τρίχες στην προεξέχουσα επιφάνεια των πίσω μηρών και κνημών. Νωτιαίως τα μεσόπλευρα με ομοιόμορφα κατανεμημένες μακριές τρίχες ***F. rufa***
- 5' Λαιμός γυμνός ή με μια ή δύο αδύναμες τρίχες, κορυφή της κεφαλής και μεσόσωμα με σποραδικά κοντές τρίχες. Πίσω μηροί και κνήμες συνήθως γυμνά. Νωτιαίως οι προεξέχουσες τρίχες των μεσαπλεύρων περιορίζονται μόνο σε λίγες στο πίσω άκρο ***F. polyctena***

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 3

ΒΙΟΛΟΓΙΑ ΤΩΝ ΚΟΚΚΙΝΩΝ ΔΑΣΙΚΩΝ ΜΥΡΜΗΓΚΙΩΝ

Βιολογικός κύκλος

Ο βιολογικός κύκλος των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών σχετίζεται με τις εποχιακές αλλαγές στο περιβάλλον. Οι αποικίες μυρμηγκιών αρχίζουν να ενεργοποιούνται μετά τον χειμώνα, νωρίς την άνοιξη σε ζεστές και ηλιόλουστες ημέρες, όταν ο ήλιος αρχίζει να θερμαίνει το υπέργειο τμήμα της φωλιάς και να λιώνει το χιόνι. Η θερμοκρασία στο εσωτερικό της φωλιάς ανεβαίνει μεταξύ 25°C και 30°C, και παραμένει σταθερή για ολόκληρη την ενεργό περίοδο, ακόμη και όταν, κατά την αρχή της άνοιξης, η εξωτερική θερμοκρασία είναι κοντά στους 0°C (Rosengren *et al.* 1987).

Οι εργάτριες συγκεντρώνονται στον πυρήνα της φωλιάς, που είναι θερμότερος, και ενεργοποιούνται οι αδένες τους που παράγουν θρεπτικά συστατικά, μετατρέποντας τα λιπίδια και τις πρωτεΐνες σε τροφή έτοιμη να ταΐσουν τις βασίλισσες και τις μελλοντικές προνύμφες (Bausenwein 1960). Η βασίλισσα ή οι βασίλισσες παραμένουν και αυτές στον θερμότερο πυρήνα για πολλές μέρες και παράγουν «χειμερινά αυγά». Έπειτα, αποσύρονται στα βαθύτερα επίπεδα της φωλιάς και παράγουν «καλοκαιρινά αυγά». Από τα χειμερινά αυγά συνήθως παράγονται γόνιμες προνύμφες (νέες βασίλισσες και κηφήνες), ενώ τα καλοκαιρινά αυγά συνήθως δίνουν στειρές εργάτριες (Otto 2005).

Η αναπαραγωγική διαδικασία ξεκινάει συνήθως στις αρχές του καλοκαιριού, όταν οι νέες βασίλισσες με τους κηφήνες πετάνε από τις φωλιές τους και συμμετέχουν στις «γαμήλιες πτήσεις». Έπειτα συναντούνται, και τα θηλυκά εκκρίνουν συγκεκριμένες σεξουαλικές φερομόνες (Cherix *et al.* 1991). Ο Pontin (1990) παρατήρησε σε δύο

περιπτώσεις να γίνεται αναπαραγωγή εντός της φωλιάς. Μετά το ζευγάριωμα τα αρσενικά πεθαίνουν και οι βασίλισσες ρίχνουν τα φτερά τους πριν επιστρέψουν στις μητρικές τους φωλιές ή, σπάνια, ιδρύοντας μια νέα φωλιά δική τους. Στην τελευταία περίπτωση, η βασίλισσα επιβιώνει τον χειμώνα με τα ενεργειακά αποθέματά της και απορροφώντας τους πλέον άχρηστους πτερυγικούς μυς του θώρακα.

Υψηλή δραστηριότητα στη συλλογή τροφής για τη φωλιά παρατηρείται στο τέλος της άνοιξης, με αποκορύφωμα το μέσο του καλοκαιριού, που ο αριθμός των εργατριών φτάνει το μέγιστο, με την εκκόλαψη των καλοκαιρινών αυγών (Otto 2005). Έπειτα, στην αρχή του Φθινοπώρου, που η εύρεση τροφής γίνεται δυσκολότερη και η εξωτερική θερμοκρασία μειώνεται, η δραστηριότητα αρχίζει να φθίνει (Cherix 1980).

Όσες νύμφες και προνύμφες δεν εξελίχθηκαν πριν το χειμώνα τρώγονται από τις εργάτριες (κανιβαλισμός), και ως εκ τούτου μόνο οι εργάτριες και η βασίλισσα ή οι βασίλισσες διαχειμάζουν στη φωλιά μέχρι την ενεργοποίηση της φωλιάς πάλι την επόμενη άνοιξη (Gößwald 1989). Κατά τη διάρκεια του χειμώνα, όλη η αποικία διαχειμάζει στα βαθύτερα επίπεδα της φωλιάς. Αυτό πιθανόν γίνεται για προστασία της αποικίας από το ψύχος, καθώς η θερμοκρασία στα βαθύτερα τμήματα της φωλιάς ποτέ δεν πέφτει υπό του μηδενός, ακόμη και όταν η ατμοσφαιρική θερμοκρασία είναι πολλούς βαθμούς υπό του μηδενός (Rosengren *et al.* 1987). Έτσι, με αυτές τις χαμηλές θερμοκρασίες μειώνεται ο μεταβολισμός των μυρμηγκιών (Kadochová and Frouz 2014), και ολόκληρη η αποικία αναστέλλει όλες τις λειτουργίες της για αρκετούς μήνες (Cherix 1981, Maeder 2006).

Η χρονική στιγμή της έναρξης της δραστηριότητας της αποικίας επηρεάζεται έντονα από το τοπικό κλίμα, το υψόμετρο και την τοποθεσία της φωλιάς, και μπορεί να διαφέρει από περιοχή σε περιοχή. Στην Ελβετία, για παράδειγμα, η δραστηριότητα της αποικίας συνήθως αρχίζει τον Μάρτιο ή τον Απρίλιο (Cherix 1981, Chauternes 1988).

Αναπαραγωγή

Σε μια αποικία κόκκινων δασικών μυρμηγκιών, ως αναπαραγωγή θεωρείται τόσο η σύζευξη μεταξύ μιας βασίλισσας πριν την ωοπαρα-

γωγή με ένα αρσενικό, όσο και η ίδρυση νέων φωλιών. Αυτές οι δύο διαδικασίες σχετίζονται μεταξύ τους.

Η πιο σημαντική κοινωνική παράμετρος που σχετίζεται με τη μέθοδο αναπαραγωγής είναι ο αριθμός βασιλισσών στην αποικία, η οποία ποικίλει τόσο μεταξύ των ειδών, όσο και εντός του είδους σε διαφορετικές τοποθεσίες (Keller 1991, Rosengren *et al.* 1993 Sundström *et al.* 2005, Ellis and Robinson 2014). Για παράδειγμα, ο Pamillo (1990) βρήκε το *F. lugubris* να έχει μια βασίλισσα ανά φωλιά στη Φινλανδία (μονόγυνες αποικίες), ενώ οι Bernasconi *et al.* (2005) στην Ελβετία βρήκαν οι φωλιές να έχουν πολλές βασίλισσες (πολύγυνες αποικίες). Ο αριθμός των βασιλισσών στις πολύγυνες αποικίες ποικίλλει πολύ, από 2-3 βασίλισσες ανά αποικία *F. lugubris* στην Ελβετία (Bernasconi *et al.* 2005), μέχρι εκατοντάδες βασίλισσες σε αποικίες *F. aquilonia* στη νότια Φινλανδία (Sundström *et al.* 2005).

Τα Κ.Δ.Μ. έχουν δύο μεθόδους για την ίδρυση νέων φωλιών: μέσω κοινωνικού παρασιτισμού και μέσω παραβλάστησης (budding).

Κοινωνικός παρασιτισμός

Κατά τη διαδικασία του κοινωνικού παρασιτισμού, η νεαρή βασίλισσα πετάει από τη μητρική φωλιά της και εισέρχεται σε μια αποικία μυρμηγκιών διαφορετικού είδους (συνήθως του υπογένους *Serviformica*), προσπαθώντας να σφετεριστεί την ήδη υπάρχουσα βασίλισσα και να κερδίσει την αποδοχή της αποικίας. Σε περίπτωση που το επιτύχει, η βασίλισσα-ξενιστής σκοτώνεται ή αποκλείεται από τη φωλιά (Heinze and Tsuji 1995). Οι ήδη υπάρχουσες «ορφανές» εργάτριες θα αναθρέψουν την πρώτη γενιά απογόνων της νέας βασίλισσας, και με το πέρασμα του χρόνου, η μικτή φωλιά θα μετατραπεί σε καθαρή αποικία του παρασιτικού είδους (Buschinger 1986). Η εύρεση φωλιάς-ξενιστή είναι δύσκολη για τα Κ.Δ.Μ., καθώς αυτά πρέπει να ανταγωνιστούν και να αποκλείσουν άλλα είδη μυρμηγκιών στην περιοχή (Mabelis 1984). Επίσης, η επιτυχία αυτής της στρατηγικής είναι πολύ μικρή. Οι Chernenko *et al.* (2013) βρήκαν πως λιγότερο του 12% των βασιλισσών επιβίωσαν 10 ημέρες στην ξενιζόμενη φωλιά, και οι ξενιζόμενες εργάτριες έπαψαν να εκτρέφουν τα αυγά των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών. Όμως η στρατηγική του κοινωνικού παρασιτισμού παρουσιάζει το πλεονέκτημα της δυνατότητας διασποράς

σε μεγάλη απόσταση από τη μητρική φωλιά, και να αποφύγει τον ανταγωνισμό με αυτήν σε πόρους.

Ο κοινωνικός παρασιτισμός παρατηρείται τόσο στις μονόγυνες όσο και στις πολύγυνες αποικίες (Maeder 2006). Επειδή όμως είναι μια αρκετά επικίνδυνη αναπαραγωγική στρατηγική, προτιμάται από τις μονόγυνες αποικίες, καθώς οι πολύγυνες μπορούν να αναπαρχθούν και με παραβλάστηση, που είναι πιο ασφαλής (Rosengren and Pamilo 1983). Τέλος, αυτή η στρατηγική φαίνεται να είναι πιο αποτελεσματική στις νεαρές συστάδες, συγκριτικά με τα πιο ώριμα δάση (Seppä *et al.* 1995, Punttila 1996, Vepsäläinen *et al.* 2000, Punttila and Kilpeläinen 2009).

Παραβλάστηση

Κατά τη διαδικασία της παραβλάστησης, ένας μικρός αριθμός εργατριών συνοδευόμενος από μια ή περισσότερες βασίλισσες εγκαταλείπουν τη μητρική τους φωλιά πεζή για την ίδρυση μιας νέας (Hölldobler and Wilson 1990). Η στρατηγική αυτή είναι λιγότερο επικίνδυνη από την ανεξάρτητη διασπορά και τον κοινωνικό παρασιτισμό (Rosengren and Pamilo 1983). Επίσης, η νέα φωλιά θα έχει έναν αριθμό εργατριών για να κυριαρχήσει στο νέο ενδιαίτημα και να αποκλείσει άλλες μοναχικές βασίλισσες από την ίδρυση νέων φωλιών εντός αυτού (Keller 1995). Το μειονέκτημα της αναπαραγωγικής στρατηγικής μέσω παραβλάστησης είναι ο περιορισμός σε απόσταση της διασποράς, που συνεπάγεται τον μελλοντικό ανταγωνισμό της νέας φωλιάς με τη μητρική για πόρους. Οι Rosengren and Pamilo (1983) βρήκαν πως η απόσταση της διασποράς των νέων φωλιών που δημιουργούνται με παραβλάστηση δε μπορεί να ξεπεράσει τα 200 m.

Η αναπαραγωγή μέσω παραβλάστησης είναι δυνατή μόνο σε πολύγυνες αποικίες, έστω και αν αυτές είναι προσωρινά πολύγυνες (Bourke and Franks 1995). Αυτή η στρατηγική είναι πιο αποτελεσματική σε δάση μεγαλύτερης ηλικίας (Seppä *et al.* 1995, Punttila 1996, Vepsäläinen *et al.* 2000). Οι πολύγυνες αποικίες μπορούν να εποικίσουν νέες συστάδες μέσω παραβλάστησης μόνο από τις παρακείμενες ήδη υπάρχουσες φωλιές σε μεγαλύτερα ηλικιακά δάση. Οι Sudd *et al.* (1977) παρατήρησαν σε δασικό φυτώριο στην Αγγλία πως μυρμήγκια του είδους *F. lugubris* χτίσανε τις φωλιές τους πλησίον σε ήδη υπάρ-

χουσες αδιατάρακτες δασικές εκτάσεις, και υποστήριξε πως αυτό ήταν αποτέλεσμα της παραβλάστησης των αποικιών εντός του αδιατάρακτου δάσους. Συνεπώς ο κατακερματισμός των δασών είναι σημαντικό εμπόδιο για την εξάπλωση των πολύγυνων ειδών, λόγω και της περιορισμένης διασποράς τους.

Πολυδομή

Ενώ στις κοινωνικές μέλισσες και σφήκες κάθε αποικία αποτελείται από μια φωλιά, ορισμένα είδη μυρμηγκιών έχουν αναπτύξει μια στρατηγική φωλεοποίησης που ονομάζεται πολυδομή (polydomy: ελληνική λέξη εκ του πολύ + δομή (σπίτι)). Πολυδομή είναι όταν μια αποικία είτε χτίζει μια νέα φωλιά, είτε συμπεριλαμβάνει σε αυτήν περισσότερες γεωγραφικά διαφορετικές φωλιές που συνδέονται μεταξύ τους κοινωνικά (Hölldobler and Wilson, 1977, Ellis and Robinson 2014, Robinson, 2014). Οι Debout *et al.* (2007) ορίζουν την πολυδομή ως τη "διάταξη μιας αποικίας μυρμηγκιών σε τουλάχιστον δύο χωριστά χωρισμένες φωλιές" και η απόστασης μεταξύ αυτών των δύο φωλιών πρέπει να είναι μεγαλύτερη από την απόσταση μεταξύ δύο θαλάμων στην κύρια φωλιά. Κάθε δομή που περιέχει εργάτριες και προνύμφες θεωρείται ως φωλιά, και η παρουσία βασίλισσας δεν αποτελεί κριτήριο για τον ορισμό μιας φωλιάς (Debout *et al.* 2007).

Η ανάπτυξη της πολυδομής στα μυρμηγκία πιθανώς να σχετίζεται με το γεγονός ότι οι εργάτριες είναι άπτερες, και διευκολύνεται η σύνδεση φωλιών με τη χρήση «μονοπατιών» (trails). Οικολογικά οφέλη της πολυδομής είναι η μείωση του κινδύνου θήρευσης με τη διασπορά των εργατριών σε μακρινές αποστάσεις από τη φωλιά (Debout *et al.* 2007, Robinson 2014), η ανακάλυψη νέων πόρων (Cook *et al.* 2013) και η εκμετάλλευση των νέων πόρων με το χτίσιμο νέων φωλιών πλησίον τους (Lanan *et al.* 2011). Επίσης, μια πολύδομη αποικία μπορεί να ξεπεράσει τους φυσικούς περιορισμούς επέκτασης στο χώρο που έχει μια μονόδομη φωλιά, αυξάνοντας το μέγεθος της αποικίας μέσω της αύξησης του αριθμού των φωλιών αντί να αυξάνει μόνο τον πληθυσμό εντός μιας απλής φωλιάς (Robinson, 2014).

Η δομή των αποικιών των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών διαφέρει τόσο μεταξύ των ειδών, όσο και μεταξύ αποικιών του ίδιου είδους. Τα *Formica aquilonia*, *F. lugubris*, *F. paralugubris* και *F. polyclteta*

έχουν βρεθεί τόσο σε μονόδομες όσο και πολύδομες αποικίες, ενώ τα *F. rufa* και *F. pratensis* μόνο σε μονοδομές (κάθε αποικία έχει μια μόνο φωλιά) (Chapuisat and Keller 1999, Ellis and Robinson 2014). Η δομή επίσης σχετίζεται και με την αναπαραγωγική στρατηγική: η πολυδομή σχετίζεται με τις πολύγυνες αποικίες ενώ οι μονόδομες αποικίες συνήθως είναι και μονόγυνες (Ellis and Robinson 2014).

Φυσιολογία και ηθολογία των θηλυκών

Η ποικιλομορφία στη διασπορά των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών σχετίζεται με την αναπαραγωγική βιολογία τόσο των αρσενικών, όσο και των θηλυκών. Βασίλισσες από μονόγυνες αποικίες εξαπλώνονται μέσω κοινωνικού παρασιτισμού, ενώ αυτές από πολύγυνες αποικίες μέσω της «παραβλάστησης» (budding). Συνεπώς, οι μορφολογικές διαφορές που εντοπίζονται στις βασίλισσες, μας δείχνουν την αναπαραγωγική στρατηγική τους.

Γενικά, οι νέες βασίλισσες από μονόγυνες αποικίες τείνουν να συγκεντρώνουν περισσότερα ενεργειακά αποθέματα μέσω της τροφής, όπως λίπη και γλυκογόνο, από αυτές των πολύγυνων αποικιών (Sundström 1995, Johnson *et al.* 2005). Τα αποθέματα αυτά χρησιμοποιούνται στις γαμήλιες πτήσεις και στην ωοτοκία. Ως αποτέλεσμα, οι βασίλισσες που προέρχονται από μονόγυνες αποικίες είναι μεγαλύτερες, βαρύτερες, και έχουν καλύτερα αναπτυγμένους πτητικούς μύες. Αυτές οι διαφορετικές μορφές υποδηλώνουν ότι οι βασίλισσες προερχόμενες από μονόγυνες αποικίες είναι προσαρμοσμένες για διασπορά μεγάλης εμβέλειας (και προσωρινό κοινωνικό παρασιτισμό), με ισχυρούς μυς πτήσης και μεγάλα αποθέματα ενέργειας, ενώ οι βασίλισσες που προέρχονται από πολύγυνες αποικίες είναι προσαρμοσμένες να παραμένουν στη μητρική φωλιά, και τα αποθέματα ενέργειας και η ανάπτυξη των μυών πτήσης δεν είναι σημαντικά (Sundström 1995, Maeder 2006). Οι διαφορές αυτές διαφαίνονται μόνο όταν οι νεαρές βασίλισσες είναι ώριμες και έτοιμες για αναπαραγωγή και όχι σε νεότερα στάδια, που είναι ίδιες σε μέγεθος και βάρος. Συνεπώς η συμπεριφορά των εργατριών που ταΐζουν τις νεαρές βασίλισσες καθορίζει τη μορφολογία, και κατ' επέκταση τη στρατηγική διασποράς των βασίλισσών Sundström 1995, Johnson *et al.* 2005). Το φαινόμενο κατά το οποίο οι βασίλισσες παραμένουν στη μητρική τους φωλιά ονομάζεται «Φιλοπατρία» (Philopatry). Οι φιλοπατρικές βασίλισσες παρα-

μένουν στη μητρική τους φωλιά, και στο μέλλον κάποιες θα εξαπλωθούν παραβλαστικά.

Οι φυσιολογικές διαφορές μεταξύ των βασιλισσών σχετίζεται με τις διαφορές στην ηθολογία. Βασίλισσες από μονόγυνες αποικίες ρίχνουν τις πτέρυγές τους μετά από τη γαμήλια πτήση, ενώ αυτές από τις πολύγυνες τις ρίχνουν πριν την αναπαραγωγή, χωρίς να έχουν πετάξει (Rosengren *et al.* 1993). Επίσης, οι βασίλισσες από τις μονόγυνες αποικίες έχουν την τάση να πετάξουν σε μεγαλύτερο βαθμό (Sundström 1995). Η απροθυμία για πτήση και η ρίψη των πτερύγων πριν την αναπαραγωγή σχετίζονται με τη φιλοπατρία, ενώ οι γαμήλιες πτήσεις σχετίζονται με διασπορά μεγαλύτερης εμβέλειας (Rosengren *et al.* 1993). Διασπορά από άπτερες βασίλισσες μπορεί να γίνει στο έδαφος, αλλά είναι πολύ επικίνδυνη στρατηγική, λόγω των μικρών αποθεμάτων ενέργειας, της υψηλής πιθανότητας θήρευσης και επίθεσης από άλλα μυρμηγκία, αλλά και την έκθεση σε κλιματικές συνθήκες (Maeder *et al.* 2016).

Φυσιολογία και ηθολογία των αρσενικών

Τα αρσενικά Κ.Δ.Μ. έχουν πεπερασμένο χρόνο και πεπερασμένα αποθέματα ενέργειας για να αναπαραχθούν. Συνεπώς, για να μεγιστοποιήσουν τις πιθανότητες επιτυχημένης αναπαραγωγής αποφεύγουν επιθετικές ανταγωνιστικές συμπεριφορές μεταξύ τους, οι οποίες απαιτούν πολύ ενέργεια, και προσπαθούν να εξασφαλίσουν την αναπαραγωγή το συντομότερο δυνατό (Fortelius 2005). Έτσι, παρατηρείται σε πολλά είδη η πολυανδρία, δηλαδή η αναπαραγωγή μιας βασίλισσας με περισσότερα αρσενικά. Ενώ η πολυανδρία είναι συνήθης στα Κ.Δ.Μ., η έντασή της συνήθως είναι μικρή. Ο Pamilo (1993) βρήκε το 60% των βασιλισσών σε πληθυσμούς *F. aquilonia* στη Φινλανδία να έχουν συζεύξει πολυανδρικά, αλλά ο αριθμός των αρσενικών κυμαινόταν μεταξύ 1 και 6, με μέσο αριθμό 1,94. Αυτή η χαμηλής έντασης πολυανδρία οδηγεί στο συμπέρασμα πως πρόκειται για ανταγωνιστική συμπεριφορά των αρσενικών για αναπαραγωγή, και όχι για αναπαραγωγική στρατηγική της βασίλισσας. Επίσης, ο Chapuisat (1998) για το *F. paralugubris* παρατήρησε πως φιλοπατρικές βασίλισσες και βασίλισσες που διασπείρονται έχουν παρόμοια ποσοστά πολυανδρίας.

Φωλεοποίηση

Επίδραση του υψομέτρου και του γεωγραφικού πλάτους

Η εξάπλωση των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών επηρεάζεται τόσο από το υψόμετρο, όσο και από το γεωγραφικό πλάτος για κάθε είδος. Έτσι σε μικρότερα γεωγραφικά πλάτη της κεντρικής Ευρώπης τα *F. rufa*, *F. polycтена* και *F. pratensis* απαντώνται σε υψόμετρο κάτω από 1500 m, ενώ τα *F. aquilonia*, *F. lugubris* και *F. paralugubris* σε υψόμετρα άνω των 1500 m, ενώ έχουν βρεθεί και σε υψόμετρο άνω των 2300 m (Eichhorn 1963, 1964, Kneitz 1965, Gößwald 1989, Travan 1998, Cherix *et al.* 2007, Freitag and Cherix 2009). Αντίστοιχα στη Σκανδιναβία με μεγαλύτερο γεωγραφικό πλάτος, τα *F. aquilonia* και *F. lugubris* απαντώνται σε υψόμετρο κάτω των 1000 m, αλλά σε μεγαλύτερο υψόμετρο από τα άλλα είδη (Laine and Niemelä 1989).

Επίδραση της έκθεσης

Η επιλογή της θέσης κατασκευής της φωλιάς σχετίζεται άμεσα με την έκθεση. Σε γενικές γραμμές οι νότιες και δυτικές εκθέσεις προτιμώνται από τις ανατολικές, ενώ οι βόρειες εκθέσεις αποφεύγονται (Eichhorn 1964, Wellenstein 1967, Klimetzek 1970, Sudd *et al.* 1977, Gößwald 1989, Travan 1998, Cherix *et al.* 2007, Glaser 2008, Kilpeläinen *et al.* 2008). Όταν συνυπάρχουν περισσότερα είδη σε ένα βιότοπο, παρατηρείται διαμοιρασμός αυτού, και κατ' επέκταση της έκθεσης. Ο Hughes (1975) βρήκε σε δάση της βορείου Ουαλίας το *F. rufa* να έχει χτίσει τις φωλιές του στις νότιες εκθέσεις και το *F. lugubris* στις βόρειες σε υψόμετρα χαμηλότερα των 150 m, ενώ πάνω από τα 150 m το *F. lugubris* κυριαρχούσε και στις δύο εκθέσεις. Αυτό πιθανώς να συμβαίνει επειδή το *F. lugubris* απαντάται σε μεγαλύτερα υψόμετρα, και συνεπώς είναι πιο ψυχρόβιο και μπορεί να προσαρμοστεί πιο εύκολα στις βόρειες ανήλιες και ψυχρότερες εκθέσεις. Επίσης, η έκθεση παίζει σπουδαίο ρόλο ακόμη και σε μικροκλίμακα πέραν της συνολικής. Ο Klimetzek (1970) σε φωλιές *F. rufa* και *F. polycтена* που μελέτησε, βρήκε πως το 71% είχαν νότια έκθεση, ασχέτως της συνολικής έκθεσης της πλαγιάς. Παρόμοια συμπεριφορά παρατηρήθηκε και στα *F. aquilonia*, *F. lugubris* (Laine and Niemelä 1989) και *F. paralugubris*, με το τελευταίο να είναι το είδος που φω-

λεοποιεί περισσότερο στις μη προτιμώμενες βόρειες εκθέσεις στις Ελβετικές Άλπεις (Cherix *et al.* 2007).

Βιότοπος

Ως επακόλουθο της ευρείας κατανομής τους σε υψόμετρο και γεωγραφικό πλάτος, τα *K.Δ.Μ.* εξαπλώνονται σε πληθώρα οικοτόπων, από αμιγή και μεικτά δάση κωνοφόρων, μέχρι μεικτά δάση κωνοφόρων πλατυφύλλων (Eichhorn 1963, Kneitz 1965, Wellenstein 1967, Klimetzek 1970, Wiśniewski 1976, Travan 1998, Gößwald 1989, Laine and Niemelä 1989). Τα μόνα δάση στα οποία δεν απαντώνται τα *K.Δ.Μ.* είναι τα αμιγή δάση οξυάς, λόγω της κλειστής κομοστέγης και της έντονης σκίασης του εδάφους (Eichhorn 1963, Wellenstein 1967).

Σε γενικές γραμμές προτιμούν γηραιότερες συστάδες, αλλά παρατηρείται ποικιλία προτιμήσεων ως προς την πυκνότητα της κομοστέγης και την ηλικία της συστάδας (Travan 1998, Glaser 2008). Το μονόγυνα είδη προτιμούν τις νεότερες συστάδες συγκριτικά με τα πολύγυνα (Punttila 1996), αν και αυτό σχετίζεται περισσότερο με την πυκνότητα της κομοστέγης και τη συχνότητα των διαταράξεων παρά με την ηλικία. Οι Punttila and Kilpeläinen (2009) βρήκαν στη Φινλανδία πως το *F. aquilonia* απαντάται περισσότερο σε συστάδες με βαθμό συγκόμωσης μεγαλύτερο του 40% από ότι στις συστάδες με συγκόμωση μικρότερη του 40%.

Επίσης η περιοχή φωλεοποίησης διαφέρει ακόμη και εντός των συστάδων μεταξύ των ειδών. Τα *F. rufa* και *F. lugubris* προτιμούν να χτίζουν τις φωλιές τους στα κράσπεδα του δάσους και σε μικροδιάκενα (Eichhorn 1963, 1964, Mabelis 1991), ενώ οι φωλιές των *F. polycтена* και *F. aquilonia* απαντώνται κυρίως εντός του δάσους (Eichhorn 1963, Kneitz 1965). Παρομοίως οι Freitag and Cherix (2009) βρήκαν πως το 70% των φωλιών των *F. rufa*, *F. polycтена*, *F. lugubris* και *F. paralugubris* ήταν εντός του δάσους και όχι στα κράσπεδα. Σε μεγαλύτερα υψόμετρα τα *F. lugubris* και *F. paralugubris* απαντώνται και πέρα από τα δασοόρια, σε αντίθεση με το *F. aquilonia* που τα όρια εξάπλωσής του περιορίζονται στα δασοόρια (Kneitz 1965, Cherix *et al.* 2007). Το *F. pratensis* είναι το μόνο είδος κόκκι-

νων δασικών μυρμηγκιών που απαντάται σε ασκεπείς γυμνές εκτάσεις (Freitag and Cherix 2009, Punttila and Kilpeläinen 2009).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 4

ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΩΝ ΚΟΚΚΙΝΩΝ ΔΑΣΙΚΩΝ ΜΥΡΜΗΓΚΙΩΝ ΣΤΟ ΑΒΙΟΤΙΚΟ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ

Γενικά

Τα Κ.Δ.Μ. επηρεάζουν σημαντικά τα δασικά οικοσυστήματα, μεταβάλλοντας το πορώδες και τον αερισμό του δασικού εδάφους, καθώς και τη ροή ενέργειας και θρεπτικών συστατικών σε αυτά (Frouz and Jílková 2008). Οι φωλιές τους κατασκευάζονται από οργανικά δομικά υλικά τα οποία συλλέγουν από το δασικό τάπητα και παραμένουν για πολλά χρόνια (Hölldobler and Wilson 1990). Επίσης οι περιβαλλοντικές συνθήκες εντός της φωλιάς διαφέρουν από αυτές στο δασικό τάπητα. Η θερμοκρασία είναι υψηλότερη τους καλοκαιρινούς μήνες και η υγρασία χαμηλότερη καθ' όλη τη διάρκεια του χρόνου (Czerwiński *et al.* 1971, Pokarzhevskij 1981, Laakso and Setälä 1997, Frouz 2000, Lenoir *et al.* 2001). Η ξηρασία λειτουργεί ανασταλτικά για την αποσύνθεση της οργανικής ουσίας, αλλά η υψηλή θερμοκρασία την επιταχύνει (Pokarzhevskij 1981, Lenoir *et al.* 2001).

Κατά συνέπεια οι συγκεντρώσεις άνθρακα και άλλων θρεπτικών συστατικών στις φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών διαφέρουν, και βρέθηκαν να είναι υψηλότερες από ότι στο δασικό τάπητα και στο έδαφος (Zakharov *et al.* 1981, Frouz *et al.* 1997, Laakso and Setälä 1998, Lenoir *et al.* 2001, Risch *et al.* 2005, Tsikas *et al.* 2021), όμως δεν περιέχουν σημαντικές ποσότητες του συνολικού εδαφικού C και N στα δασικά οικοσυστήματα (Risch *et al.* 2005), αλλά είναι σημαντικός παράγοντας για την χωρική ετερογένεια του C και των υπόλοιπων θρεπτικών συστατικών (Rosengren and Sundström 1987, Gößwald 1989). Οι μεγάλες ποσότητες οργανικής ουσίας που συσσωρεύονται στις φωλιές τους επιστρέφουν στο οικοσύστημα με την απο-

Sundström 1991), περίπου 240-1000 kg υγρής μάζας μελιτώματος πλούσιας σε θρεπτικά συστατικά εισέρχονται ετησίως σε μια μέση φωλιά (Zoebelein 1956, Stradling 1987, Rosengren and Sundström, 1991, Frouz *et al.* 1997, Jilková *et al.* 2012). Τα Κ.Δ.Μ. καταναλώνουν το 90% του μελιτώματος, και το υπόλοιπο το καταναλώνουν οι υπόλοιποι οργανισμοί του εδάφους (Frouz *et al.* 1997). Επίσης, σύμφωνα με τους Frouz *et al.* (1997) 25 kg ξηρής μάζας από άλλα Αρθρόποδα που θηρεύονται εισέρχεται στη φωλιά ετησίως, τα οποία είναι επίσης πλούσια σε θρεπτικά συστατικά. Όμως οι Laakso and Setälä (1998) βρήκαν μεγαλύτερη ζωική βιομάζα στις φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών στη Φινλανδία, αλλά καμία διαφοροποίηση στις συγκεντρώσεις N και P.

Τα δομικά υλικά που χρησιμοποιούνται για την κατασκευή της φωλιάς επίσης αυξάνουν τις συγκεντρώσεις C και θρεπτικών συστατικών (Rosengren and Sundström 1987), και μειώνουν την επιρροή του εδάφους σε αυτές (Lenoir *et al.* 2001). Το κύριο δομικό υλικό που χρησιμοποιούν τα Κ.Δ.Μ. είναι οι βελόνες των κωνοφόρων, οι οποίες αποτελούν το μεγαλύτερο τμήμα του δασικού τάπητα, και με τις μεγάλες τους συγκεντρώσεις C και θρεπτικών συστατικών παίζουν σπουδαίο ρόλο στην ανακύκλωσή τους (O'Neill and De Angelis 1981). Όμως, οι συγκεντρώσεις P και N στις βελόνες ερυθρελάτης συνήθως είναι μικρότερες (Berg *et al.* 1991, Johansson 1995, Lundmark-Thelin and Johansson 1997, Berg *et al.* 2000) από ότι στις φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών (Zakharov *et al.* 1981, Lenoir *et al.* 2001, Frouz *et al.* 2005, Risch *et al.* 2005). Συνεπώς, η παρουσία άλλων δομικών υλικών όπως η ρητίνη, η οποία βρέθηκε να αποτελεί 1-44% της ξηρής μάζας της φωλιάς (Lenoir *et al.* 1999) αυξάνουν αυτές τις συγκεντρώσεις.

Η αποσύνθεση της οργανικής ουσίας είναι από τις σημαντικότερες διαδικασίες στον κύκλο του άνθρακα και των θρεπτικών συστατικών του εδάφους. Οι Stadler *et al.* (2006) βρήκαν πως η παρουσία των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών επιταχύνει την αποσύνθεση των βελόνων ερυθρελάτης, όμως σε γενικές γραμμές, τα Κ.Δ.Μ. αποτρέπουν την αποσύνθεση της φωλιάς τους, καλύπτοντάς την εξωτερικά με βελόνες για να την προστατεύσουν από τη βροχή. Το ελλειψοειδές σχήμα του υπέργειου τμήματος εμποδίζει τη διείσδυση του νερού της βροχής, μειώνοντας σημαντικά την εκχύλιση των ορυκτών θρεπτικών ουσιών (Seifert 1996). Αυτή διαδικασία επαναλαμβάνεται κάθε χρόνο

από την αρχή της άνοιξης μέχρι τα τέλη του καλοκαιριού, φέρνοντας νέες βελόνες (Laakso and Setälä 1998). Το υπόγειο τμήμα της φωλιάς αποτελείται από έδαφος αναμεμειγμένο με άμμο και ορυκτά σωματίδια (Maavara *et al.* 1994) τα οποία δεν ευνοούν την αποσύνθεση.

Οι συγκεντρώσεις θρεπτικών συστατικών στο έδαφος και τον δασικό τάπητα μειώνεται στα τελευταία στάδια της διαδοχής στα δάση (Tamminen 1991), αν και πιο πρόσφατη εργασία των Kilpeläinen *et al.* (2007) δείχνει το αντίθετο, και δεδομένης της σημαντικότητας του δασικού τάπητα στην κατασκευή της φωλιάς, αναμένεται και μείωση της εισροής θρεπτικών συστατικών και εντός της φωλιάς. Αντιθέτως, οι συνολικές συγκεντρώσεις C και θρεπτικών ουσιών αυξάνονται με τη διαδοχή, καθώς οι φωλιές είναι μεγαλύτερες αλλά και περισσότερες στις γηραιότερες συστάδες (Sorvari and Hakkarainen 2005).

Οι φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών είναι κατάλληλο ενδιαίτημα για γεωσκώληκες και μικροοργανισμούς, και απαντώνται σε μεγαλύτερη αφθονία εντός αυτών συγκριτικά με το δασικό τάπητα (Laakso and Setälä 1997, Frouz *et al.* 1997, Stadler *et al.* 2006). Η συνολική μικροβιακή βιομάζα είναι 3 φορές μεγαλύτερη από το έδαφος (Laakso και Setälä 1997), παρότι η ρητίνη έχει αντιμικροβιακή δράση (Christe *et al.* 2003). Η αναπνοή των μικροοργανισμών θεωρείται εξίσου σημαντική στην αύξηση της περιεκτικότητας σε C (Frouz *et al.* 1997, Frouz 2000).

Τέλος, μεγάλος αριθμός αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων έχει παρατηρηθεί σε φωλιές Κ.Δ.Μ. (Gorny 1976, Frouz *et al.* 1997).

Οι συγκεντρώσεις C και θρεπτικών συστατικών παραμένουν υψηλές για πολλά χρόνια μετά την εγκατάλειψη της φωλιάς. Οι Kristiansen and Amelung (2001) βρήκαν υψηλότερες συγκεντρώσεις C και N σε εγκαταλελειμμένες φωλιές *F. polycтена* στη Δανία, ενώ οι Kristiansen *et al.* (2001) βρήκαν υψηλότερες συγκεντρώσεις P σε εγκαταλελειμμένες φωλιές *F. polycтена* ακόμη και 5-10 χρόνια μετά την εγκατάλειψη. Όταν εγκαταλείπεται η φωλιά, επιταχύνεται η αποσύνθεση, αλλά σε επίπεδα μικρότερα από το δασικό τάπητα (Domisch *et al.* 2008).

Παρά τις μεγάλες συγκεντρώσεις C και θρεπτικών συστατικών στις φωλιές τους συγκριτικά με το δασικό τάπητα, τα Κ.Δ.Μ. δεν μεταβάλλουν σημαντικά τις συνολικές εδαφικές συγκεντρώσεις (Domisch *et al.* 2005). Οι φωλιές βρέθηκαν να περιέχουν λιγότερο

από το 2% από τις συνολικές συγκεντρώσεις C και N σε υπαλπικά δάση κωνοφόρων στην Ελβετία (Risch *et al.* 2005) και λιγότερο από 1% σε δάση ερυθρελάτης στη Νορβηγία (Kilpeläinen *et al.* 2007).

Οξύτητα

Γενικά, παρατηρείται διαφοροποίηση στο pH στις μυρμηγκοφωλιές. Σε πολλά είδη μυρμηγκιών έχει παρατηρηθεί ότι οι φωλιές τείνουν να ουδετεροποιήσουν το pH αυτών, αυξάνοντας δηλαδή το pH σε όξινα εδάφη και μειώνοντας το σε βασικά (Dlusskij 1967, Frouz *et al.* 2003). Δεδομένου πως τα δασικά εδάφη είναι όξινα, είναι λογικό να υπάρχει αύξηση του pH, μιας και η δραστηριότητα των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών αυξάνει την περιεκτικότητα του εδάφους σε ορισμένες θρεπτικές ουσίες (P, K, N). Η μεταβολή όμως δεν είναι σταθερή και παρόμοια ανάμεσα στα διάφορα είδη. Οι Malozemova and Koruma (1973) βρήκαν ότι τα *F. polycтена* και *F. lugubris* μεταβάλλουν το pH από όξινες σε ουδέτερες τιμές πιο εντατικά από ότι το *F. pratensis*. Στα δασικά εδάφη παρατηρείται οι φωλιές να έχουν υψηλότερο pH από το χούμο, το οποίο είναι λογικό, δεδομένου ότι ο χούμος είναι πολύ όξινος (Brady and Weil 2001), μιας και το pH σχετίζεται άμεσα με την περιεκτικότητα σε οργανική ουσία (Frouz *et al.* 2003). Όμως, οι Jílková *et al.* (2010), βρήκαν ότι το pH στη βάση της φωλιάς είναι υψηλότερο από ότι στο στρώμα του εδάφους, ασχέτως της υψηλότερης περιεκτικότητας της φωλιάς σε οργανική ουσία. Συνεπώς, υπάρχουν και άλλοι παράγοντες που επηρεάζουν το εδαφικό pH, οι οποίοι δεν είναι ακόμη γνωστοί.

Εκπομπές διοξειδίου του άνθρακα

Οι φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών αναφέρονται ως «hot spots» εκπομπής C. Από τον Μάρτιο έως τον Σεπτέμβριο, όταν τα μυρμηγκία είναι ενεργά, οι εκπομπές διοξειδίου του άνθρακα (CO₂) είναι 2,6-7,8 φορές υψηλότερες από τον δασικό τάπητα, ενώ κατά τη χειμερινή περίοδο οι εκπομπές των φωλιών δε διαφέρουν από τις εκπομπές του δασικού τάπητα (Domisch *et al.* 2006). Οι εκπομπές CO₂, εκτός από την αποσύνθεση και την αναπνοή των ριζών, οφείλονται τόσο στην αναπνοή των μυρμηγκιών και άλλων ασπόνδυλων στη φωλιά (Risch *et al.* 2005), όσο και στη μικροβιακή δραστηριότητα εντός της φωλιάς (Coenen-Stass *et al.* 1980, Frouz 2000). Οι εκπομπές

CO₂ από τα Κ.Δ.Μ. αποτελούν το 75% από τις συνολικές εκπομπές της φωλιάς (Jilková and Frouz 2014). Δεδομένου ότι ο αριθμός των μικροοργανισμών που απαντάται στις φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών είναι μεγαλύτερος από ότι στο δασικό τάπητα και το έδαφος (Göbwald 1989, Laakso and Setälä 1998) και η μικροβιακή δραστηριότητα ενισχύεται με την υψηλή υγρασία και τις υψηλές συγκεντρώσεις C (Jilková *et al.* 2013), οι εκπομπές CO₂ των φωλιών ενισχύονται σημαντικά και από την αναπνοή των μικροοργανισμών (Jilková and Frouz 2014). Όμως, οι εκπομπές CO₂ είναι τοπικές και πολύ μικρές σε επίπεδο οικοσυστήματος (Risch *et al.* 2005). Οι Domisch *et al.* (2006) υπολόγισαν πως οι εκπομπές CO₂ από τις φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών αποτελούν μόλις το 0,3% των ετήσιων εκπομπών του δασικού τάπητα.

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 5

ΕΠΙΔΡΑΣΗ ΤΩΝ ΚΟΚΚΙΝΩΝ ΔΑΣΙΚΩΝ ΜΥΡΜΗΓΚΙΩΝ ΣΤΟ ΒΙΟΤΙΚΟ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝ

Πανίδα

Τα Κ.Δ.Μ. παίζουν πολύ σπουδαίο ρόλο στην αφθονία και την κατανομή πολλών Ασπόνδυλων στην κομοστέγη και τον κορμό των δέντρων (Laine and Niemelä 1980, Mahdi and Wittaker 1992), το δασικό έδαφος (Cherix and Bourne, 1980, Niemelä *et al.* 1992) και μέσα στις φωλιές (Pokarzhevskij 1981, Frouz *et al.* 1997, Laakso and Setälä 1998), λόγω της άμεσης θήρευσης αυτών (Skinner 1980, Skinner and Whittaker 1981), αλλά και δεδομένου ότι μεγάλο μέρος της τροφής τους το παίρνουν από τα μελιτώδη εκκρίματα αφίδων (Skinner 1980, Rosengren and Sundström 1991). Επίσης, πλήθος μυρμηγκόφιλων Ασπόνδυλων σχετίζονται άμεσα με τις φωλιές των Κ.Δ.Μ., τα οποία ζούνε ένα μέρος ή ολόκληρη τη ζωή τους εντός αυτών (Päivinen *et al.* 2002).

Άλλα μυρμήγκια

Τα Κ.Δ.Μ. υπερασπίζονται το ενδιαίτημά τους, τόσο την ίδια τη φωλιά, όσο και την τροφή τους (Savolainen and Vepsäläinen 1988). Οι μεγαλύτερες σε μέγεθος εργάτριες εκκρίνουν μυρμηκικό οξύ από την κοιλιά τους και χρησιμοποιούν τις άνω γνάθους τους, για επίθεση και άμυνα έναντι σε άλλα είδη μυρμηγκιών ή Αρθροπόδων. Όταν δεν βρουν πρώτα την τροφή, προσπαθούν να πάρουν επιθετικά την τροφή από άλλα είδη (Parr and Gibb 2012). Ο Savolainen (1991) βρήκε πως όταν το συνυπάρχον με τα Κ.Δ.Μ. *F. fusca* εντοπίζει και συλλέγει πρώτο την τροφή εντός του ενδιαιτήματος των Κ.Δ.Μ, αυτά του επιτίθενται για να του πάρουν την τροφή πριν προλάβει να επιστρέψει στη φωλιά του.

Η συνύπαρξη των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών ως κυρίαρχα είδη με άλλα υποτελή είδη μυρμηγκιών είναι δυνατή, αλλά ενόσω ο πληθυσμός των υποτελών είναι σαφώς μικρότερος (Savolainen and Vepsäläinen 1989), και εφόσον διαφέρουν οι διατροφικές τους συνήθειες (Vepsäläinen and Pisarski 1982). Έτσι, είναι δυνατή η συνύπαρξη στο χώρο με το υποτελές είδος *F. fusca*, δεδομένου πως αυτό τρέφεται κυρίως με μικροσκοπικά σωματίδια που δεν προτιμούν τα Κ.Δ.Μ., αλλά πάλι σε μεγάλη απόσταση από τη φωλιά, λόγω του μεγαλύτερου ανταγωνισμού για τροφή. Ως αποτέλεσμα, οι φωλιές του *F. fusca* δεν μπορούν να είναι κοντά σε αυτές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών, και πολλές φορές θηρεύονται και θανατώνονται (Savolainen and Vepsäläinen 1989). Οι Vepsäläinen and Savolainen (1990) υποστηρίζουν πως η συνύπαρξη των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών με μυρμήγκια του γένους *Myrmica* είναι εφικτή λόγω της διαφορετικής χωρικής και χρονικής διαίρεσης του ενδιαιτήματος, καθώς αυτά αναζητούν την τροφή τους τις βραδινές ώρες και στο έδαφος ή υπόγεια. Ομοίως και τα είδη του γένους *Leptothorax* τρέφονται με μικρότερα σωματίδια τροφής από τα Κ.Δ.Μ. και μπορούν να συνυπάρχουν (Vepsäläinen and Pisarski 1982). Τέλος, οι Savolainen and Vepsäläinen (1989) βρήκαν πως τα υποτελή είδη, όπως το *F. fusca* δύνανται να αλλάξουν τις διατροφικές τους συνήθειες από πρωτεΐνη σε υδατάνθρακες όταν συνυπάρχουν με Κ.Δ.Μ.

Τα Κ.Δ.Μ. ως κυρίαρχα είδη, προστατεύουν τα υποτελή είδη από άλλα κυρίαρχα που τα ανταγωνίζονται. Τα *F. rufa* και *F. polystena* βρέθηκαν να προστατεύουν το υποτακτικό *F. fusca* από το επίσης κυρίαρχο *F. sanguinea* μειώνοντας τον πληθυσμό του δεύτερου (Czechowski 2000, Väänänen *et al.* 2010). Αυτή η συμπεριφορά αντισταθμίζει τις αρνητικές επιπτώσεις του ανταγωνισμού, με αποτέλεσμα να αυξάνεται ο πληθυσμός του *F. fusca* εντός του ενδιαιτήματος των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών.

Τέλος, τα Κ.Δ.Μ. βρέθηκαν να τρέφονται με μυρμήγκια άλλου είδους, αλλά και να καννιβαλίζουν άτομα της φωλιάς τους, ειδικά στα πρώτα στάδια της φωλιάς (Driessen *et al.* 1984, Rosengren and Sundström 1991).

Άλλα Αρθρόποδα

Τα Κ.Δ.Μ. επηρεάζουν τους πληθυσμούς άλλων Αρθροπόδων μέσω της θήρευσης και του ανταγωνισμού. Ο αριθμός των φυτοφάγων και παρασιτικών εντόμων μειώνεται δραστικά λόγω της θήρευσής τους από Κ.Δ.Μ., τόσο στο περιβάλλον έδαφος (Skinner and Whittaker 1981, Fowler and MacGarvin 1985, Whittaker and Warrington 1985, Çakır 2018), όσο και εντός της φωλιάς (Laakso και Setälä 1998). Αρπακτικά Αρθρόποδα, όπως φαλάγγια (Opiliones), τσιμπούρια, αράχνες των οικογενειών Linyphiidae, Lycosidae και Salticidae, και Κολεόπτερα των Οικογενειών Coccinellidae και Carabidae, επηρεάζονται αρνητικά από τη συνύπαρξη με Κ.Δ.Μ., τόσο λόγω του ανταγωνισμού, όσο και της άμεσης θήρευσής τους (Skinner 1980, Brüning 1991, Lövei and Sutherland 1996, Halaj *et al.* 1997, Lenoir 2003, Zingg *et al.* 2018). Συνολικά θηρεύονται πάνω από 6.000.000 άτομα από διάφορα είδη αφίδων, Ψωκόπτρων, Κολεόπτρων, Διπτέρων και προνυμφών Λεπιδόπτρων (Skinner 1987, Wells *et al.* 1983). Ο Majerus (1989) βρήκε πως ο πληθυσμός των αραχνών σε κοντινές αποστάσεις από φωλιές *F. rufa* είναι 4 φορές μικρότερος συγκριτικά με τους πληθυσμούς σε απόσταση 100-150 m από τη φωλιά. Κάποια είδη των οποίων οι προνύμφες είναι ιδιαίτερα τριχωτές, καθώς και σκαθάρια με σκληρό εξωσκελετό, δεν θηρεύονται από τα Κ.Δ.Μ. (Wellenstein 1954, Driessen *et al.* 1984).

Η υπεράσπιση του ενδιαιτήματος των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών για ανταγωνιστικούς λόγους ισχύει και για τα άλλα Αρθρόποδα. Τα Κ.Δ.Μ. σκοτώνουν σκαθάρια που εισέρχονται στο ενδιαίτημά τους χωρίς να τα τρώνε, δείχνοντάς πως πρόκειται για συμπεριφορά ανταγωνισμού (Reznikova and Dorosheva 2004). Τα σκαθάρια της Οικογένειας Carabidae βρέθηκαν να διαφοροποιούν τη χωρική τους κατανομή, μειώνοντας την πυκνότητά τους κοντά στις φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών (Niemelä *et al.* 1992). Οι Hawes *et al.* (2013) σε εργαστηριακά πειράματα βρήκαν πως τα σκαθάρια παύουν να τρώνε και υποφέρουν από μειώσεις στο σωματικό βάρος και στην ωοπαραγωγή με την παρουσία των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών. Βέβαια, δεν αντιδρούν όλα τα είδη το ίδιο στην παρουσία κόκκινων δασικών μυρμηγκιών. Η αφθονία μεγαλύτερων ειδών, όπως τα *Pterostichus oblongopunctatus* και *Cychrus caraboides* μειώνεται ακόμη και όταν η πυκνότητα των φωλιών των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών είναι μικρή, ενώ μικρότερα είδη, όπως το *Calathus*

micropterus και είδη του γένους *Notiophilus* μπορούν να αντέξουν και υψηλότερες πυκνότητες φωλιών (Niemelä *et al.* 1992, Hawes *et al.* 2002, Reznikova and Dorosheva 2004).

Εκτός από το περιβάλλον έδαφος, τα Κ.Δ.Μ. επηρεάζουν ποικιλοτρόπως και τους πληθυσμούς Αρθροπόδων στην κομοστέγη. Οι Fowler and MacGarvin (1985), μελετώντας την επίδραση του *F. lugubris* σε δάση σημύδας βρήκε πως οι πληθυσμοί των υπονομευτών των φύλλων της σημύδας αυξήθηκαν λόγω του μειωμένου ανταγωνισμού με άλλα έντομα που θηρεύονται από τα μυρμήγκια. Ωστόσο, ορισμένα είδη της οικογένειας Eriocranidae θηρεύονταν από τα Κ.Δ.Μ. και ο πληθυσμός τους μειώθηκε αισθητά. Παρόμοια αποτελέσματα βρήκαν και οι Mahdi and Whittaker (1992) για το *F. rufa*.

Η αρνητική συσχέτιση όμως των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών με τους πληθυσμούς των άλλων Αρθροπόδων είναι έντονη σε ακτίνα 10 m από τη φωλιά (Karhu and Neuvonen, 1998, Reznikova and Dorosheva, 2004), κι έτσι δεν επηρεάζουν σημαντικά τη συνολική βιοποικιλότητα των δασών, δεδομένου ότι ο αριθμός των φωλιών στα δάση της Β. Ευρώπης είναι μικρότερη από 4 ανά εκτάριο (Punttila and Kilpeläinen 2009) και η έκταση αυτών που οι φωλιές επηρεάζουν είναι μικρότερη από 13 %.

Άλλα Ασπόνδυλα

Έρευνες, παρουσιάζουν σημαντική επιρροή των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών. στην κοινότητα των Ασπόνδυλων που ζουν κάτω από το έδαφος κοντά στις φωλιές τους. Οι Laakso και Setälä (1997) βρήκαν πως η βιομάζα των γεωσκωλήκων ήταν επτά φορές υψηλότερη στις φωλιές από ότι στο περιβάλλον έδαφος, πιθανώς λόγω ευνοϊκότερων συνθηκών οξύτητας, υγρασίας, θερμοκρασίας και αφθονίας τροφής. Ωστόσο, ο Laakso (1999) κατέληξε στο συμπέρασμα ότι οι άμεσες επιπτώσεις των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών στην υπόγεια πανίδα είναι πολύ μικρή, και πολύ λίγα είδη επηρεάζονται. Οι εργάτριες δε μπορούν να διηθηθούν εύκολα και να θηρεύσουν στο χούμο και στο δασικό τάπητα, λόγω του σχετικά μεγάλου σώματός τους (Laakso and Setälä, 1998, 1999). Εμμέσως όμως, δεδομένης της μείωσης του πληθυσμού των άλλων αρπακτικών από τον ανταγωνισμό με τα Κ.Δ.Μ., πιθανά θηράματα αυτών όπως οι γεωσκώληκες βρέθηκαν να αυξάνουν τον πληθυσμό τους (Laakso 1999).

Αμοιβαιότητα με αφίδες

Αν και τα Κ.Δ.Μ. είναι παμφάγα, το μελίτωμα από τις αφίδες αποτελεί το κυριότερο στοιχείο της διατροφής τους, αποτελώντας το 62-94% της τροφής που εισέρχεται στη φωλιά (Wellenstein 1952, Rosengren and Sundström 1991). Γενικά, οι αφίδες και οι μύγες είναι η κυριότερη πηγή πρωτεΐνης (Rosengren *et al.* 1979, Sörensen and Schmidt 1987, Domisch *et al.* 2009), αλλά σε πληθυσμιακές εξάρσεις άλλων εντόμων, τα Κ.Δ.Μ. καταναλώνουν περισσότερο τα είδη που βρίσκονται σε μεγαλύτερη αφθονία (Bruns 1954, Horstmann 1972, Sörensen and Schmidt 1987).

Η συμβίωση μεταξύ των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών και αφίδων, στην οποία οι αφίδες προσφέρουν το μελίτωμα τους στα Κ.Δ.Μ. με αντάλλαγμα την προστασία τους από τους θηρευτές τους ονομάζεται τροφοβίωση. Οι αφίδες βάζουν τα στίλετά τους στο φλοιώμα του δέντρου και απομυζούν χυμούς από τα δέντρα, χρησιμοποιούν τα θρεπτικά συστατικά τους, και έπειτα εκκρίνουν τα μελιτώδη εκκρίματά τους, που είναι πλούσια σε υδατάνθρακες. Οι εργάτριες πλησιάζουν τις αφίδες, τις διεγείρουν με τις κεραίες τους, οι αφίδες εκκρίνουν το μελίτωμά τους, και οι εργάτριες το αποθηκεύουν στην κοιλιά τους. Αφού γεμίσει η κοιλιά της εργάτριας, αυτή επιστρέφει στη φωλιά της. Ο Økland (1930) και ο Zoebelein (1954, 1956) βρήκαν πως κάθε εργάτρια συλλέγει κατά μέσο όρο 5,5 mg μελιτώματος, το οποίο περιέχει 10-20% σάκχαρα, πριν επιστρέψει στη φωλιά της. Αφού επιστρέψει στη φωλιά του, το μελίτωμα μοιράζεται στις άλλες εργάτριες, και έπειτα στα υπόλοιπα μυρμηγκία και στις προνύμφες (Lange 1967). Μέρος του μελιτώματος μπορεί να διανεμηθεί σε άλλες εργάτριες μέσω τροφάλλαξης πριν επιστρέψει στη φωλιά (Horstmann 1970, Otto 2005).

Περισσότερα από 170 είδη αφίδων (Aphidoidea) και άλλων μυζητικών εντόμων του φλοιώματος από τις Οικογένειες Coccoidea, Membracoidea, Phylloxeroidea και Psylloidea «βόσκονται» από τα Κ.Δ.Μ. (Domisch *et al.* 2016). Η πλειονότητα αυτών είναι αφίδες που παρασιτούν στα δέντρα, καθώς και αφίδες των ριζών και μυζητικά έντομα ποωδών φυτών (Wellenstein 1952). Οι αφίδες των δέντρων βόσκονται κυρίως στα χαμηλότερα κλαδιά της κόμης, αν και μπορούν να αποικίσουν όλη την κόμη του δέντρου (Kidd and Tozer 1985, Larsson 1985). Η αφθονία των αφίδων διαφέρει εποχικά, οπότε τα

Κ.Δ.Μ. προτιμούν διαφορετικά είδη κατά τη διάρκεια του χρόνου (Horstmann 1970, Robinson *et al.* 2008).

Ο πληθυσμός των αφίδων είναι μεγαλύτερος στα δέντρα με Κ.Δ.Μ.. Οι Mahdi and Whittaker (1993) βρήκαν σε δάση σημύδας οι πληθυσμοί των αφίδων να είναι έως και 83 φορές μεγαλύτεροι σε δέντρα που βόσκονταν από Κ.Δ.Μ. σε σχέση με αυτά που δεν βόσκονταν, και η αφίδα *Periphyllus testudinaceus* παράγαγε 400 φορές περισσότερο μελίτωμα σε πλάτανους με Κ.Δ.Μ..

Μυρμηγκόφιλα Ασπόνδυλα

Η παρουσία των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών είναι ζωτικής σημασίας για ένα μεγάλο αριθμό ειδών που ζουν στις φωλιές ή πέριξ αυτών. Τα είδη αυτά έχουν αναπτύξει μηχανισμούς για να αμυνθούν από την επιθετική συμπεριφορά των μυρμηγκιών και να επωφεληθούν από τους πόρους και τις περιβαλλοντικές συνθήκες της φωλιάς. Οι οργανισμοί αυτοί απολαμβάνουν μειωμένη πίεση από αρπακτικά και παράσιτα και κερδίζουν ένα σημαντικό εξελικτικό πλεονέκτημα (Stadler and Dixon 2008).

Οι πρώτες σημαντικές καταγραφές μυρμηγκόφιλων ειδών έγιναν από τον Donisthorpe (1927) στο βιβλίο του *Guests of British Ants* όπου μεταξύ άλλων αναφέρει και πολλές δικές του παρατηρήσεις. Μέχρι και σήμερα, το μεγαλύτερο μέρος της γνώσης μας οφείλεται στις προσπάθειες του Donisthorpe. Στο βιβλίο του αναφέρει σχεδόν εκατό είδη Ασπόνδυλων που απαντώνται στις φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών, αλλά πολλά από αυτά έτυχε να βρίσκονται στη φωλιά και δεν μπορούν να θεωρηθούν ως μυρμηγκόφιλα. Ο Fowles (1994), έδωσε μια πιο ρεαλιστική εκτίμηση περίπου σαράντα ειδών (εξαιρουμένων των ακάρεων και νηματωδών), που εμφανίζονται αποκλειστικά ή τακτικά στις φωλιές *F. rufa* στη βρετανική νήσο. Τις τελευταίες δεκαετίες ο αριθμός των μυρμηγκόφιλων ειδών αυξήθηκε σε 125 είδη (Parmentier *et al.* 2014).

Ο μεγάλος αριθμός των μυρμηγκόφιλων ειδών οφείλεται στη δομή της φωλιάς των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών. Οι φωλιές προσφέρουν ενδιαίτημα με σταθερή θερμοκρασία και υγρασία (Rosengren *et al.* 1987) και στα διάφορα επίπεδά τους είναι ετερογενείς δημιουργώντας μικροενδιαίτηματα (Coenen-Stass *et al.* 1980). Επιπλέον, η συνεχής εισροή τροφής και οργανικής ουσίας προσφέρει

πόρους σε διαφορετικούς οργανισμούς, όπως παράσιτα, αρπακτικά, αποδομητές και μυκητοφάγα είδη (Skinner 1980).

Ο Donisthorpe (1927) κατατάσσει τους μυρμηγκόφιλους οργανισμούς σε τέσσερις κατηγορίες: στους πραγματικούς ξενιζόμενους (True Guests), στους αδιάφορους ανεκτούς κατοίκους (Indifferently Tolerated Lodgers), στους διωκόμενους εχθρικούς κατοίκους (Hostile Persecuted Lodgers) και στα παράσιτα (Parasites), ανάλογα με τη φύση της σχέσης του ξενιστή και του μυρμηγκόφιλου ξενιζόμενου. Ωστόσο, μια τέτοια διάκριση είναι σπάνια σαφής, και είναι δύσκολο ένα είδος να καταταχθεί σε μία μόνο κατηγορία. Οι Robinson *et al.* (2016) προχώρησαν σε μια πιο σαφή κατηγοριοποίηση των μυρμηγκόφιλων σε τρεις κατηγορίες: στα εχθρικά μυρμηγκόφιλα (αρπακτικά και παράσιτα), στα μη-εχθρικά μυρμηγκόφιλα (που έχουν σχέσεις αμοιβαιότητας με τα μυρμήγκια ή δεν προκαλούν κάποια αρνητική επίπτωση σε αυτά, ενώ η επιβίωσή τους βασίζεται σε κάποια αλληλεπίδραση με τα μυρμήγκια για μέρος ή ολόκληρο τον βιολογικό τους κύκλο) και στους οργανισμούς που βρίσκονται στη φωλιά αλλά δεν επηρεάζουν αυτή ή τα μυρμήγκια.

Περισσότερα από το 40% των μυρμηγκόφιλων ειδών ανήκουν στην τάξη Coleoptera, ενώ άλλα έντομα που απαντώνται ανήκουν στις τάξεις των Lepidoptera, Hemiptera, Hymenoptera και Diptera, ενώ άλλα Αρθρόποδα είναι ακάρεα και αράχνες (Parmentier *et al.* 2014).

Μικροοργανισμοί

Ο αριθμός των μικροοργανισμών που απαντάται στις φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών είναι μεγαλύτερος από ότι στο δασικό τάπητα και το έδαφος (Göbwald 1989, Laakso and Setälä 1998). Η συνολική μικροβιακή βιομάζα στις φωλιές είναι τρεις φορές μεγαλύτερη από το δασικό τάπητα (Laakso και Setälä 1997) παρότι η ρητίνη έχει βρεθεί να έχει αντιμικροβιακή δράση (Christe *et al.* 2003). Αυτό συμβαίνει επειδή κατά τη διάρκεια της ενεργής τους περιόδου (δηλαδή από τον Μάρτιο έως τον Σεπτέμβριο), τα μυρμήγκια διατηρούν ένα σταθερό μικροκλίμα μέσα στις φωλιές τους που αποτελούν κατάλληλες συνθήκες μικροβιακής δραστηριότητας (Rosengren *et al.* 1987). Η μικροβιακή δραστηριότητα και η αποσύνθεση ενισχύονται και από

την υψηλή υγρασία σε μέρη της φωλιάς και σε υγρές σκιαζόμενες φωλιές (Frouz 2000).

Οι μικροκλιματικές συνθήκες ευνοούν και την ύπαρξη αποσυνθετικών μικροοργανισμών. Οι Frouz *et al.* (1997) βρήκαν μεγαλύτερες πυκνότητες ετεροτροφικών βακτηρίων και μικροσκοπικών μυκήτων συγκριτικά με το δασικό τάπητα. Τέλος, μεγάλος αριθμός αζωτοδεσμευτικών βακτηρίων έχει παρατηρηθεί σε φωλιές Κ.Δ.Μ. (Gorny 1976, Frouz *et al.* 1997).

Πτηνά

Τα Κ.Δ.Μ. ανταγωνίζονται για τροφή ακόμη και μεγαλύτερα είδη, όπως τα πτηνά. Η παρουσία των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών επηρεάζει τη διατροφική συμπεριφορά και την επιτυχία στην αναπαραγωγή στρουθιόμορφων εντομοφάγων πτηνών, όπως η βουνοπαπαδίτσα *Poecile montanus* και ο βουνοδεντροβάτης *Certhia familiaris*, που μοιράζονται το ίδιο ενδιαίτημα, κυρίως λόγω του ανταγωνισμού για τροφή (Haemig 1994, Aho *et al.* 1997, Aho *et al.* 1999, Haemig 1999, Jäntti *et al.* 2007). Ειδικά για το βουνοδενδροβάτη, βρέθηκε να επηρεάζεται πολύ η αναπαραγωγή. Σε βιοτόπους χωρίς Κ.Δ.Μ. βρέθηκαν να γεννούν υπερδιπλάσιους νεοσσούς, με μεγαλύτερη σωματική μάζα και μεγαλύτερα αποθέματα λίπους (Jäntti *et al.* 2007). Στην Ελβετία βρέθηκε η πυκνότητα και η ποικιλότητα να μειώνονται αισθητά σε μια περιοχή με μεγάλη αποικία *F. lugubris* (Catzefflis 1979, Cherix 1980). Ο Catzefflis (1979) υπέθεσε πως αυτό οφείλεται στη μεγάλη θήρευση των άλλων εντόμων από τα Κ.Δ.Μ..

Ο ανταγωνισμός μεταξύ των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών και των πτηνών όμως είναι έντονος ακόμη και σε περιπτώσεις που η τροφή αφθονεί. Ο Haemig (1996) βρήκε πως ο καλόγερος *Parus major* έφευγε από τα δέντρα έπειτα από επίθεση των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών. Ο ανταγωνισμός αυτός είναι ασύμμετρος, και δεν υπάρχουν ενδείξεις για πτηνά που επηρεάζουν τα μυρμηγκία (Aho *et al.* 1997).

Ωστόσο, οι αλληλεπιδράσεις των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών με τις φωλιές των πτηνών ποικίλουν, με τα μυρμηγκία μερικές φορές να θηρεύουν τις φωλιές, και άλλες να τις προστατεύουν. Τα πτηνά γενικά προτιμούν να χτίζουν τις φωλιές τους σε δέντρα που δεν έχουν Κ.Δ.Μ., για να αποφύγουν τις αρνητικές αλληλεπιδράσεις. Σε ενδιαι-

τήματα όμως με υψηλό κίνδυνο θήρευσης στη φωλιά, όπως τα κράσπεδα των δασών, πτηνά όπως οι παπαδίτσες προτιμούν δέντρα με μυρμήγκια. Για την προστασία των νεοσσών τους ο Haemig (1999) βρήκε σε κρασπεδικά ενδιαιτήματα πως η επιτυχία της φωλεοποίησης στις παπαδίτσες είναι υψηλότερη και οι νεοσσοί πετάνε σε πολύ νεότερη ηλικία όταν η φωλιά χτίζεται σε δέντρο με παρουσία κόκκινων δασικών μυρμηγκιών.

Τέλος, τα Κ.Δ.Μ. βρέθηκαν να είναι πολύτιμη πηγή τροφής για τα πτηνά (Otto 2005, Hughes 2006). Ο σημαντικότερος θηρευτής θεωρείται ο μαύρος δρυοκολάπτης (*Dryocopus martius*), μιας και τα μυρμήγκια αποτελούν το 97% της διατροφής του και μπορεί να καταναλώσει πάνω από 1000 μυρμήγκια ημερησίως (Otto 2005). Οι δρυοκολάπτες μπορεί να θηρεύσουν μυρμήγκια και κατά τη χειμερινή περίοδο που η αποικία είναι ανενεργή προκαλώντας σημαντικές ζημιές σε αυτήν, όχι τόσο για την άμεση θανάτωση πολλών εργατριών, όσο για την καταστροφή της φωλιάς που μπορεί να εκθέσει την αποικία σε αντίξοες καιρικές συνθήκες (Otto 2005). Ο αγριόκουρκος (*Tetrao urogallus*) επίσης τρέφεται με Κ.Δ.Μ. (Hughes and Broome 2007).

Θηλαστικά

Γενικά, τα Κ.Δ.Μ. δεν θηρεύονται έντονα από Θηλαστικά. Οι φωλιές τους ενδέχεται να διαταραχθούν κυρίως από ελάφια (*Cervus elaphus*) και αγριογούρουνα (*Sus scrofa*) που πιθανόν να καταστρέψουν τη φωλιά κυλιόμενα σε αυτήν λόγω της θερμότητας της φωλιάς (Zakharov and Zakharov 2010), ή για την αναζήτηση κυρίως σκαθαριών εντός των φωλιών για τροφή, αν και τρέφονται και με μυρμήγκια και τις προνύμφες τους (Otto 2005). Επίσης, η καφέ αρκούδα (*Ursus arctos arctos*) μπορεί να θεωρηθεί ως θηρευτής των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών, καθώς το 1/3 της ενέργειας που απαιτεί μια ενήλικη αρκούδα τους καλοκαιρινούς μήνες το προσλαμβάνει από θήρευση μυρμηγκιών, κυρίως του γένους *Formica* και *Lasius* (Vulla et al. 2009). Οι Elgmork and Unander (1998) στη Νορβηγία βρήκαν τις καφέ αρκούδες να καταστρέφουν τις μισές μυρμηγκοφωλιές που συναντούσαν για να τραφούν, αλλά και για να ξαπλώσουν.

Χλωρίδα

Μυρμηγκοχωρία

Ως μυρμηγκοχωρία ονομάζεται η διασπορά των σπόρων των φυτών από τα μυρμήγκια. Πρόκειται για μια αμοιβαία αλληλεπίδραση κατά την οποία το ελαιόσωμα, ένα πλούσιο σε λιπίδια μέρος του σπόρου, προσελκύει τα μυρμήγκια, και αυτά με τη σειρά τους το μεταφέρουν στη φωλιά τους και τροφοδοτούν κυρίως τις προνύμφες (Pfeiffer *et al.* 2010). Τα Κ.Δ.Μ. προτιμούν τους σπόρους με υψηλότερες συγκεντρώσεις ελαιοσώματος (Englický and Šera 2018), και μπορούν να τους μεταφέρουν σε απόσταση μεγαλύτερη των 70 m (Davidson and Morton 1981). Τα ποσοστά διασποράς σπόρων από Κ.Δ.Μ. επίσης μπορεί να είναι υψηλά. Οι Berg-Binder and Suarez (2012) στη Βόρειο Αμερική βρήκαν πως το *F. obscuripes* διασπείρει έως και το 60 % των σπόρων του *Euphorbia esula*. Ωστόσο, πολλοί σπόροι απορρίπτονται και δεν καταλήγουν στη φωλιά (Gorb and Gorb 1999). Οι Gorb *et al.* (2000) παρατήρησαν πως οι εργάτριες *F. polychteta* αφού κατανάλωναν το ελαιόσωμα, απέρριπταν τους σπόρους σε μακρινές αποστάσεις, έξω από την περιοχή που επηρεάζει η φωλιά. Ωστόσο, η κατανομή των σπόρων από τα Κ.Δ.Μ. ενδέχεται να έχει σημαντικές επιπτώσεις στην αφθονία και την κατανομή των ποωδών φυτών.

Δέντρα

Η ύπαρξη δέντρων είναι σημαντική για τα Κ.Δ.Μ., διότι οι βελόνες των κωνοφόρων είναι το κύριο υλικό για την κατασκευή του υπέργειου τμήματος της φωλιάς (Gößwald 1989), τα δέντρα φιλοξενούν πολλά Ασπόνδυλα τα οποία θηρεύουν και έτσι παρέχουν πρωτεΐνη για την εκτροφή των προνυμφών (Gößwald 1989, Lenoir 2003), και οι αφίδες που παρασιτούν σε αυτά παράγουν μελίτωμα πλούσια σε ενέργεια, που συλλέγεται και καταναλώνεται από αυτά (Skinner 1980, Gibb and Johansson 2010). Η επίδραση των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών στα δέντρα είναι σημαντική λόγω της επιρροής τους στα άλλα έντομα, αλλά και των μεταβολών στη δομή του εδάφους.

Επειδή η πλειονότητα των εντόμων που θηρεύουν τα Κ.Δ.Μ. είναι φυτοφάγα, αυτά επιδρούν θετικά στην αύξηση και ανάπτυξη των δέντρων μειώνοντας την αποφύλλωση (Ito and Higashi, 1991, Mahdi and Whittaker, 1993). Ο Fowles (1994) βρήκε στο Ηνωμένο Βασίλειο τα δέντρα με Κ.Δ.Μ. τα φύλλα τους να τρώγονται από φυλλοφάγα έ-

ντομα κατά 5%. Οι Punttila *et al.* (2004) έδειξαν πως η υγεία των δασών σημύδας στη Φινλανδία ενισχύεται από την παρουσία κόκκινων δασικών μυρμηγκιών λόγω της θήρευσης του *Epirrita autumnata*, το οποίο σε εξάρσεις του πληθυσμού του βρέθηκε να νεκρώνει δέντρα όταν δεν υπήρχαν φωλιές μυρμηγκιών. Η επίδραση αυτή βέβαια είναι μικρής κλίμακας και έχει ως αποτέλεσμα κυρίως τη μεγαλύτερη αύξηση των βλαστών (Mahdi and Whittaker 1993).

Οι θετικές επιδράσεις της παρουσίας των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών στα δέντρα αντισταθμίζεται από την αρνητική επίδραση του αυξημένου πληθυσμού των αφίδων. Η καθαρή επίδραση της συμβίωσης των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών με τις αφίδες είναι το άθροισμα της άμεσης απώλειας στην αύξηση των δέντρων από τον παρασιτισμό τους από τις αφίδες με το έμμεσο όφελος της θήρευσης των φυλλοφάγων εντόμων από τα Κ.Δ.Μ.. Γενικά, η καθαρή επίδραση είναι θετική όταν οι πληθυσμοί των φυλλοφάγων είναι μεγάλοι (Styrsky and Eubanks 2007). Η πληθώρα των ευεργετικών επιδράσεων των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών στα δασικά δέντρα αναγνωρίζεται, και ενδείκνυται η χρήση τους στη βιολογική καταπολέμηση βλαβερών εντόμων (Way and Khoo 1992).

Η παρουσία κόκκινων δασικών μυρμηγκιών θεωρείται ιδιαίτερα ευεργετική στα πλατύφυλλα, που έχουν μεγάλο αριθμό φυλλοφάγων εχθρών (Kilpeläinen 2008). Σε έρευνες που πραγματοποιήθηκαν σε διαχειριζόμενα δάση φυλλοβόλων πλατύφυλλων της Μ. Βρετανίας βρήκαν ότι η παρουσία μυρμηγκιών σε δέντρα δρυός (Whittaker 1991), σημύδας (Mahdi and Whittaker 1992) και σφενδάμου (Skinner and Whittaker 1981, Warrington and Whittaker 1985) ήταν ιδιαίτερα ευεργετική για την ανάπτυξη του δέντρου και την παραγωγή ξυλείας. Αντιθέτως, στα κωνοφόρα, τα οποία έχουν μικρότερο αριθμό φυλλοφάγων εχθρών (στα δάση της Β. Ευρώπης), και οι ζημιές από φυλλοφάγα έντομα είναι μικρότερες από ότι στα πλατύφυλλα, η συσχέτισή τους με τα Κ.Δ.Μ. φαίνεται να είναι μάλλον αρνητική ως προς την αύξηση. Οι Rosengren and Sundström (1991) βρήκαν πως τα άτομα δασικής πεύκης που βόσκονταν από Κ.Δ.Μ. στη Φινλανδία, είχαν μικρότερη αύξηση από ότι αυτά που δεν βόσκονταν. Ο Kilpeläinen (2008) όμως βρήκε σε φυτώρια ερυθρελάτης στη Φινλανδία αύξηση 16% στο ύψος λόγω της επίδρασης της συμβίωσης των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών με τις αφίδες.

Γενικά η συμβίωση μυρμηγκιών-αφίδων μπορεί να επηρεάσει είτε θετικά είτε αρνητικά την ανάπτυξη των δέντρων με διάφορους άλλους πιο σύνθετους παράγοντες, όπως η χημική άμυνα των φυτών ξενιστών (Sipura 2002), η προσέλκυση πτηνών (Mooney and Linhart 2006, Mooney 2007), οι εκκρίσεις των αφίδων (Miles 1999), ιώσεις που μεταφέρονται μέσω των αφίδων (Ng and Perry 2004, Goggin 2007) κ.α.

Οι Rybníček *et al.* (2006) σε αναλύσεις αυξητικών δακτυλίων που έγιναν σε δέντρα πλησίον της φωλιάς βρήκαν πως υπάρχει μεγαλύτερη αύξηση από τα δέντρα σε απόσταση 5 και 50 m λόγω των συγκεντρώσεων θρεπτικών στοιχείων του εδάφους στις φωλιές, αλλά μικρότερη αύξηση συγκριτικά με δέντρα από συστάδες χωρίς φωλιές, πιθανώς λόγω του μικρότερου αριθμού των αφίδων. Όμως τα K.Δ.Μ. δεν επιδρούν σε όλα τα δέντρα του περιβάλλοντός τους με την ίδια ένταση. Από τα περιβάλλοντα δέντρα το ένα τρίτο όλων των δένδρων επισκέπτονται εντατικά (Kilpeläinen *et al.* 2009), και μόνο τα δύο τρίτα από τα συνολικά δέντρα επισκέπτονται γενικά (Vepsäläinen and Savolainen 1994, Gibb and Johansson 2010, Domisch *et al.* 2011). Συνεπώς, η επιρροή των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών στα δέντρα είναι σύνθετη και πολύπλοκη.

Οι υψηλές περιεκτικότητες σε C και θρεπτικά συστατικά παραμένουν στις φωλιές ακόμη και μετά την εγκατάλειψή τους. Όταν εγκαταλείπονται οι φωλιές, τα θρεπτικά στοιχεία καταναλώνονται από τις ρίζες των περιβαλλόντων δέντρων (Kristiansen and Amelung 2001). Η προσρόφηση των θρεπτικών στοιχείων από τα δέντρα αυξάνεται όταν εγκαταλείπονται οι φωλιές, διότι όταν οι φωλιές είναι ενεργές τα μυρμηγκία αποτρέπουν τις ρίζες να αναπτυχθούν κάτω από τη φωλιά, δαγκώνοντας και κλαδεύοντάς τις (Woodell and King 1991). Όμως οι υψηλές συγκεντρώσεις θρεπτικών στοιχείων ενδέχεται να μειώσουν την ικανότητα ανάπτυξης εκτομυκκόριζας στις εγκαταλελειμμένες φωλιές (Treseder 2004, Borja and Nilsen 2009), δεδομένου ότι τα δέντρα που αναπτύσσονται σε πλούσια σε θρεπτικά στοιχεία εδάφη κατανέμουν τους υδατάνθρακες διαφορετικά και οι μυκκοριζικοί μύκητες έχουν περιορισμένο C (Read 1991). Συνεπώς, οι εγκαταλελειμμένες φωλιές μεταβάλλουν τη σύνθεση της κοινότητας των εκτομυκκόριζων (Cox *et al.* 2010).

ΚΕΦΑΛΑΙΟ 6

ΑΠΕΙΛΕΣ ΤΩΝ ΚΟΚΚΙΝΩΝ ΔΑΣΙΚΩΝ ΜΥΡΜΗΓΚΙΩΝ

Γενικά

Τα Κ.Δ.Μ. δεν απειλούνται γενικά από τη θήρευσή τους από άλλους θηρευτές, όπως άλλα Αρθρόποδα ή από τον ανταγωνισμό μεταξύ γειτονικών φωλιών. Η μόνη σημαντική απειλή από τη θήρευση αυτών μπορεί να θεωρηθεί η καταστροφή της φωλιάς από τους δρυοκόλλες (Elton 1932, Otto 2005). Ωστόσο, ο μεγάλος πληθυσμός της αποικίας, απαιτεί μεγάλες ποσότητες τροφής. Συνεπώς, η απώλεια του ενδαιτήματος των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών θεωρείται ως η σημαντικότερη απειλή. Το αποτέλεσμα είναι όλα τα είδη κόκκινων δασικών μυρμηγκιών εκτός από το *F. paralugubris* να θεωρούνται Σχεδόν Απειλούμενα (Near Threatened, NT) παγκοσμίως, ήδη από το 1996 (IUCN 2020).

Ως άλλες απειλές για τα Κ.Δ.Μ. αναφέρονται η ταχεία ανάπτυξη των περιδόφυτων, όπως το *Pteridium aquilinum* σε διαταραγμένα δάση (Satchell and Collingwood 1955), η χρήση εντομοκτόνων κοντά στη φωλιά (Wells et al. 1983), η αμέλεια των θάμνων και των πρεμνοβλαστημάτων (Barrett and Felton 1965), οι δασικές πυρκαγιές (Nelmes 1938, Oinonen 1956, Bradley 1972), η διατάραξη από τη βόσκηση (Hughes 1975), η συλλογή και χρήση των αβγών ως δόλωμα για ψάρεμα ή τροφή για τα πτηνά (Gauld et al. 1990), ο βανδαλισμός (Chater and Spencer 1989, Wuorenrinne 1994, Bahrs 2000) και η αμέλεια των ήδη υπαρχόντων φωλιών κατά τη διαχείριση των δασών, δεδομένου ότι αυτά δεν συνηθίζουν να εποικίζουν γειτονικές περιοχές όταν η φωλιά τους υπερσκιάζεται (Welch 1978).

Σύμφωνα με τον Sorvari (2016) οι κυριότερες απειλές για τα Κ.Δ.Μ. μπορούν να κατηγοριοποιηθούν ως:

- i. Επιβλαβείς αλλαγές στη διαθεσιμότητα ή την ποιότητα της τροφής (π.χ. απώλεια αφίδων, μόλυνση της τροφής).
- ii. Απώλεια κατάλληλου οικοτόπου (π.χ. αύξηση αγροτικών και αστικών περιοχών).
- iii. Αλλαγές στις κλιματικές συνθήκες (π.χ. κλιματική αλλαγή, μεταβολή μικροκλίματος)
- iv. Φυσικά αίτια παρακμής, και
- v. Οι αλληλεπιδράσεις τους.

Διαχείριση του δάσους

Δεδομένου ότι ο βίοτοπος των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών είναι σε δασικές εκτάσεις, η διαχείριση των δασών επηρεάζει άμεσα τους πληθυσμούς τους. Πρακτικές διαχείρισης των δασών, όπως αποψιλωτικές υλοτομίες ή οι υλοτομίες με παρακράτηση λειτουργούν αρνητικά στους πληθυσμούς των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών (Punntila *et al.* 1991, Žmihorski 2010). Τέτοιες επεμβάσεις προκαλούν αρνητικές αλλαγές στο βιοτικό και αβιοτικό περιβάλλον των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών, όπως η μείωση της διαθεσιμότητας αφίδων και η αλλαγή του μικροκλίματος (Sorvari 2016).

Η μειωμένη διαθεσιμότητα μελιτώματος έχει ως αποτέλεσμα τη μειωμένη πρόσληψη πρωτεϊνών. Οι Sorvari and Hakkarainen (2009) παρατήρησαν πως οι εργάτριες σε αποψιλωμένες συστάδες ήταν μικρότερου μεγέθους από αυτές στις μη υλοτομημένες συστάδες. Κατ' επέκταση, η φυσιολογία των μυρμηγκιών επηρεάζεται αρνητικά. Οι Sorvari *et al.* (2008) μελετώντας εργάτριες *F. aquilonia* ηλικίας ενός έτους, παρατήρησαν πως όσες προέρχονταν από αποψιλωμένες συστάδες είχαν ασθενέστερο ανοσοποιητικό σύστημα. Τέλος, η δασική διαχείριση μπορεί να κατακερματίσει πολύδομες αποικίες, δημιουργώντας μικρότερες. Αυτό έχει άμεσο αντίκτυπο στη συμπεριφορά τους. Οι Sorvari and Hakkarainen (2004) παρατήρησαν πως εργάτριες *F. aquilonia* είχαν πιο επιθετική συμπεριφορά με τις εργάτριες γειτονικών φωλιών σε αποψιλωμένες συστάδες. Επίσης, η γέννηση νέων βασιλισσών και αρσενικών στις αποψιλωμένες συστάδες μειώνεται, πιθανώς λόγω μείωσης των πόρων (Sorvari and Hakkarainen 2005).

Οι αποψιλωτικές υλοτομίες μειώνουν την υγρασία στο δασικό τάπητα, και κατ' επέκταση επηρεάζουν τις συνθήκες υγρασίας και στις φωλιές των Κ.Δ.Μ. (Rosengren *et al.* 1979). Οι φωλιές με υψη-

λότερη υγρασία χάνουν θερμότητα με μικρότερο ρυθμό, και μια διατάραξη στην υγρασία, που είναι αναμενόμενη έπειτα από υλοτομία λόγω εκθέσεως της φωλιάς στους ανέμους και το ηλιακό φως, μπορεί να επηρεάσει τη θερμοκρασία στο εσωτερικό της φωλιάς, αυξάνοντας το εύρος της θερμοκρασίας κατά τη διάρκεια της ημέρας (Sorvari and Hakkarainen 2009). Αυτό αναμένεται να έχει αρνητικές επιπτώσεις στην αναπαραγωγή, λόγω της υποβαθμισμένης ανάπτυξης των προνυμφών σε μη ιδανικές θερμοκρασίες (Sorvari 2016).

Σε αντίθεση με τις αποψιλωτικές υλοτομίες, πιο ήπιες δασοκομικές πρακτικές, όπως οι επιλεκτικές υλοτομίες, μπορούν να ευνοήσουν τα Κ.Δ.Μ. (Shorohova *et al.* 2011, Tsikas *et al.* 2016). Τέτοιες πρακτικές δημιουργούν νέες ηλιαζόμενες θέσεις χωρίς να μεταβάλλουν σημαντικά τη διαθεσιμότητα σε τροφή και το μικροκλίμα (Sorvari 2016).

Η διαχείριση του δάσους αλλάζει και την ηλικία και τη δασοπονική μορφή του. Η αλλαγή της ηλικίας του δάσους ευνοεί τα μονόδομα πρόσκοπα είδη κόκκινων δασικών μυρμηγκιών όπως το *F. lugubris*, τα οποία γενικά προτιμούν τις νεαρές συστάδες και ευνοούνται από την αναγέννηση, ενώ οι πολύδομες αποικίες όπως του *F. aquilonia* μειώνονται με την αναγέννηση (Punttila *et al.* 1994, Punttila 1996).

Κατά τον Fowles (1994), η μετατροπή των δασικών εκτάσεων σε αγροτικές ή αστικές που οδήγησε στην καταστροφή πολλών φωλιών *F. rufa* στο παρελθόν δεν φαίνεται να είναι άμεση απειλή για το είδος στο μέλλον. Αντίστοιχα, συμπληρώνει, ότι η μετατροπή των τοπικών δασών από δάση πλατύφυλλων σε δάση κωνοφόρων, δεν εφαρμόζεται σήμερα όπως παλαιότερα, κι έτσι δεν θεωρείται ως μελλοντική απειλή.

Τέλος, τα Κ.Δ.Μ. σπανίως απαντώνται σε αστικά άλση και πάρκα, λόγω των συχνών διαταράξεων (Sorvari 2016). Σε περιαστικά δάση είναι πιο κοινά, αλλά είναι εκτεθειμένα σε βανδαλισμούς από ανθρώπους, που μπορεί να περιορίσουν την αναπαραγωγή, ή και να οδηγήσουν στην εγκατάλειψη της φωλιάς (Wuorenrinne 1994, Bahrs 2000).

Κατακερματισμός

Ο κατακερματισμός των δασών είναι αποτέλεσμα των ανθρωπογενών επεμβάσεων, όπως η αστικοποίηση, η γεωργία, η δασοκομία και η κατασκευή οδικού δικτύου. Ο κατακερματισμός των δασών μπορεί να οδηγήσει τα Κ.Δ.Μ. σε άμεση μείωση πληθυσμού, αλλά και σε απομόνωση των πληθυσμών, αυξάνοντας την ομοειξία και μειώνοντας τη γενετική ποικιλότητα (Mäki-Petäys *et al.* 2005, Mäki-Petäys and Breen 2007). Επίσης, σε περιπτώσεις κατακερματισμού, αυξάνεται ο υβριδισμός μεταξύ των ειδών (Seifert *et al.* 2010).

Μόλυνση του περιβάλλοντος

Τα Κ.Δ.Μ. συγκεντρώνουν πολλά βαρέα μέταλλα, όπως αργίλιο (Al), αρσενικό (As), κάδμιο (Cd), χαλκό (Cu), σίδηρο (Fe), μόλυβδο (Pb), μαγγάνιο (Mn), νικέλιο (Ni) υδράργυρο (Hg) και ψευδάργυρο (Zn) (Sary and Kubiznàkovà 1987, Rabitsch 1997, Eeva *et al.* 2004). Σε μολυσμένες περιοχές, το μελίτωμα των αφίδων έχει βρεθεί να περιέχει μεγάλες ποσότητες βαρέων μετάλλων, και κατ' επέκταση, τα Κ.Δ.Μ. συσσωρεύουν βαρέα μέταλλα στους ιστούς τους λόγω της διατροφής τους (Sary and Kubiznàkovà 1987). Στις μολυσμένες περιοχές οι πληθυσμοί των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών μειώνονται (Katayev *et al.* 1983, Podkowka 1984, Sary and Kubiznàkovà 1987). Επίσης, οι φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών είναι μικρότερες σε μολυσμένες περιοχές, πιθανώς λόγω μικρότερης οικοδομικής δραστηριότητας ή λόγω μικρότερης διάρκειας ζωής (Eeva *et al.* 2004). Επίσης, το ανοσοποιητικό σύστημα των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών επηρεάζεται αρνητικά, κάνοντας τα μυρμηγκία επιρρεπή σε ασθένειες (Sorvari *et al.* 2007). Τέλος, η μόλυνση από μέταλλα και μεταλλοειδή ενδέχεται να προκαλέσει βλάβη στο νευρικό και χημικο-δεκτικό σύστημα των μυρμηγκιών, και να μην αναγνωρίζουν τα άλλα άτομα της αποικίας, οδηγώντας τα σε επιθετικές συμπεριφορές (Sorvari and Eeva 2010).

Τα είδη των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών δεν επηρεάζονται το ίδιο ως προς τους πληθυσμούς τους από τη μόλυνση του περιβάλλοντος από μέταλλα και μεταλλοειδή. Οι Eeva *et al.* (2004) βρήκαν πως το *F. lugubris* έχει μικρότερες πυκνότητες σε μολυσμένες περιοχές, ενώ το *F. rufa* βρέθηκε πιο ανθεκτικό στη μόλυνση.

Φυσικές διαταράξεις

Οι φυσικές διαταράξεις επηρεάζουν τα Κ.Δ.Μ. μόνο σε τοπικό επίπεδο. Οι δασικές πυρκαγιές καταστρέφουν εξ' ολοκλήρου τις φωλιές καίγοντάς τες και μειώνουν τον πληθυσμό της αποικίας (Oinonen 1956, Bradley 1972). Οι καταιγίδες μπορεί να έχουν επιπτώσεις ανάλογες με τις αποψιλώσεις (Sorvari 2016). Τέλος, οι πλημμύρες μπορούν να καταστρέψουν τις φωλιές, παρότι οι εργάτριες μπορούν να επιζήσουν πολλές ώρες στο νερό (Sorvari 2016).

Εκτός από τους αβιοτικούς παράγοντες, παθογόνα όπως μύκητες, βακτήρια και ιοί μπορούν θεωρητικά να επηρεάσουν τα Κ.Δ.Μ. άμεσα, με τη μείωση του πληθυσμού τους, και έμμεσα, με τη μείωση του πληθυσμού των αφίδων, χωρίς όμως να έχει καταγραφεί κάτι ανάλογο (Sorvari 2016).

Κλιματική αλλαγή

Με την κλιματική αλλαγή και την επικείμενη άνοδο της θερμοκρασίας, αναμένεται μεταβολή των συνθηκών διαχείμασης στις φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών. Δεδομένου ότι κατά τους χειμερινούς μήνες τα Κ.Δ.Μ. δεν έχουν εισροή τροφής στη φωλιά και καταναλώνουν την αποθηκευμένη τροφή από την ενεργή περίοδο, και τους θερμότερους μήνες καταναλώνουν περισσότερη ενέργεια και κατά συνέπεια περισσότερη τροφή, μια μείωση της διάρκειας της χειμερινής περιόδου μπορεί να οδηγήσει σε εξάντληση των ενεργειακών πόρων, και κατ' επέκταση να μειώσει την πιθανότητα επιβίωσης της αποικίας κατά τη διαχείμαση (Sorvari 2016). Οι Sorvari *et al.* (2011) παρατήρησαν μειωμένη επιβίωση και μείωση του σωματικού λίπους σε εργάτριες *F. aquilonia* που διαχείμαζαν σε θερμοκρασία 7 °C συγκριτικά με εργάτριες που διαχείμαζαν στον 1 °C.

Το πολλαπλό στρες μπορεί να επιδράσει απρόβλεπτα στους οργανισμούς, και να τους οδηγήσει ακόμη και σε όρια εξαφάνισης (Hannah *et al.* 2005). Συνεπώς, η κλιματική αλλαγή μπορεί να επηρεάσει απρόβλεπτα αρνητικά τις φωλιές των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών που ήδη βρίσκονται σε στρες λόγω της διαχείρισης των δασών, του κατακερματισμού και της μόλυνσης. Οι Sorvari *et al.* (2011) βρήκε την επιβίωση των εργατριών *F. aquilonia* να φθίνει στο συνδυασμό στρες λόγω αποψιλώσεων και αύξησης της θερμοκρασίας κατά τη διαχείμαση.

Επίσης η κλιματική αλλαγή αναμένεται να επηρεάσει και το βιολογικό κύκλο των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών. Ήδη στα βόρεια δάση έχει παρατηρηθεί έναρξη της δραστηριότητας της αποικίας νωρίτερα την άνοιξη (Lappalainen *et al.* 2008). Αυτή η αλλαγή στη φαινολογία μπορεί να προκαλέσει υποσιτισμό αν η έναρξη της δραστηριότητας δε συμπίπτει με την έναρξη δραστηριότητας των αφίδων και των εντόμων που θηρεύουν και δε συγχρονιστούν.

Τέλος, η μικρή διασπορά, κυρίως των πολύδομων αποικιών (Rosengren and Pamilo 1983), και τα μικρά ποσοστά επιτυχίας της αναπαραγωγής μέσω κοινωνικού παρασιτισμού (Chernenko *et al.* 2013) δυσχεραίνουν την αντιμετώπιση της κλιματικής αλλαγής με τη μετανάστευση σε βορειότερα γεωγραφικά πλάτη και υψόμετρα.

BIBΛΙΟΓΡΑΦΙΑ

Ξενόγλωσση βιβλιογραφία

- Agosti, D. and Collingwood, C.A. (1987α). A provisional list of the Balkan ants (Hym. Formicidae) and a key to the worker caste. I. Synonymic list. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 60: 51-62.
- Agosti, D. and Collingwood, C.A. (1987β). A provisional list of the Balkan ants (Hym. Formicidae) with a key to the worker caste. II. Key to the worker caste, including the European species without the Iberian. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 60: 261-293.
- Aho, T., Kuitunen, M., Suhonen, J., Jäntti, A. and Hakkari, T. (1997). Behavioural responses of Eurasian treecreepers, *Certhia familiaris*, to competition with ants. *Animal Behaviour*, 54: 1283–1290. (doi: 10.1006/anbe.1997.0547)
- Aho, T., Kuitunen, M., Suhonen, J., Jäntti, A. and Hakkari, T. (1999). Reproductive success of Eurasian treecreepers, *Certhia familiaris*, lower in territories with wood ants. *Ecology*, 80: 998–1007. (doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[0998:rsoetc]2.0.co;2)
- André, E. (1882). Les fourmis. [part]. Pp. 81-152 in: André, Edm. 1882. 1881-1886. *Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie*. Tome Deuxième. Beaune: Edmond André, 919 + 48 pp.
- Bahrs, J. (2000). Ameisenhügel in Brand gesteckt! *Ameisenschutz Aktuell*, 14: 54.
- Bargum, K., Boomsma, J.J. and Sundström, L. (2004). A genetic component to size in queens of the ant *Formica truncorum*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 57: 9–16. (doi: 10.1007/s00265-004-0836-z).
- Barrett, K.E.J. and Felton, J.C. (1965). The distribution of the wood ant *Formica rufa* L. (Hym., Formicidae) in south-east England. *Entomologist*, 98: 181-191.
- Batchelor, T.P., Santini, G. and Briffa, M. (2012). Size distribution and battles in wood ants: group resource-holding potential is the sum of the

- individual parts. *Animal Behaviour*, 83: 111-117. (doi: 10.1016/j.anbehav.2011.10.014)
- Bausenwein, F. (1960). Untersuchungen über sekretorische Drüsen des Kopf und Brustabschnittes in der *Formica rufa* Gruppe. *Acta Societatis Entomologicae Cechosloveniae*, 57: 31–57.
- Berg, B., Ekbohm, G., Soderstrom, B. and Staaf, H. (1991). Reduction of decomposition rates of Scots pine needle litter due to heavy-metal pollution. *Water, Air, and Soil Pollution*, 59: 165-177. (doi: 10.1007/bf00283179)
- Berg, B., Johansson, M.B. and Meentemeyer, V. (2000). Litter decomposition in a transect of Norway spruce forests: substrate quality and climate control. *Canadian Journal of Forest Research*, 30: 1136-1147. (doi: 10.1139/x00-044)
- Berg-Binder, M.C. and Suarez, A.V. (2012). Testing the directed dispersal hypothesis: are native ant mounds (*Formica* sp.) favourable microhabitats for an invasive plant? *Oecologia*, 169: 763-772. (doi: 10.1007/s00442-011-2243-2)
- Bernasconi, C., Maeder, A., Cherix, D. and Pamilo, P. (2005). Diversity and genetic structure of the wood ant *Formica lugubris* in unmanaged forests. *Annales Zoologici Fennici*, 42(3): 189-199.
- Bernasconi, C., Maeder, A., Freitag, A. and Cherix, D. (2006). *Formica paralugubris* (Hymenoptera: Formicidae) in the Italian Alps from new data and old data revisited. *Myrmecologische Nachrichten*, 8: 251-256.
- Bernasconi, C., Cherix, D., Seifert, B. and Pamilo, P. (2011). Molecular taxonomy of the *Formica rufa* group (red wood ants) (Hymenoptera: Formicidae): a new cryptic species in the Swiss Alps? *Myrmecological News*, 14: 37-47.
- Bernstein, S. and Bernstein, R.A. (1969). Relationships between foraging efficiency and the size of the head and component brain and sensory structures in the red wood ant. *Brain Research*, 16: 85-104. (doi: 10.1016/0006-8993(69)90087-0)
- Bode, S., Goose, A. and Warpehoski, C. (1999). Ant mounds influence soil composition, but not vegetation. *Tillers*, 1: 25-29.
- Bonduriansky, R., Day, T. and Pitnick, S. (2003). The evolution of static allometry in sexually selected traits. *Evolution*, 57: 2450–2458.
- Borja, I. and Nilsen, P. (2009). Long term effect of liming and fertilization on ectomycorrhizal colonization and tree growth in old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands. *Plant Soil*, 314: 109-119. (doi: 10.1007/s11104-008-9710-5)

- Borowiec, L. and Salata, S. (2012). Ants of Greece – checklist, comments and new faunistic data (Hymenoptera: Formicidae). *Genus*, 23(4): 461-563.
- Bourke, A.F.G. and Franks, N.R. (1995) *Social Evolution in Ants*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Bračko, G., Kiran, K., Karaman, C., Salata, S. and Borowiec, L. (2016). Survey of the ants (Hymenoptera: Formicidae) of the Greek Thrace. *Biodiversity Data Journal*, 4: e7945. (doi: 10.3897/BDJ.4.e7945)
- Bradley, G.A. (1972). Transplanting *Formica obscuripes* and *Dolichoderus taschenbergi* (Hymenoptera: Formicidae) colonies in jack pine stands of southeastern Manitoba. *The Canadian Entomologist*, 104: 245-253.
- Brady, N.C. and Weil, R.R. (1999). *The Nature and Properties of Soils*. Prentice-Hall: Upper Saddle River, New Jersey.
- Breen, J. (1979). Nest sites of *Formica lugubris* (Hymenopter, Formicidae) in Irish plantation woods. *Journal of Life Sciences, Royal Dublin Society*, 1: 13-32.
- Breen, J. (2014) Species dossier, range and distribution data for the Hairy Wood Ant, *Formica lugubris*, in Ireland. Irish Wildlife Manuals, No. 68. National Parks and Wildlife Service, Department of the Arts, Heritage and the Gaeltacht, Ireland.
- Bretz, D. (2004). Der Einfluß der Wärmeeinstrahlung auf der Nestkuppelform von Waldameisen. *Ameisenschutz Aktuell*, 18: 103-112.
- Brian, M.V. (1977). *Ants*. New Naturalist 59. Collins, London.
- Bristow, C.M., Cappaert, D., Campbell, N. J. and Heise, A. (1992). Nest structure and colony cycle of the Allegheny mound ant, *Formica exsectoides* Forel (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 39: 385–402. (doi: 10.1007/BF01240623)
- Brullé, G. A. 1833 [1832]. Expédition scientifique de Morée. Section des sciences physiques. Tome III. Partie 1. Zoologie. Deuxième section - Des animaux articulés. [part]. Paris: Levrault, p. 327.
- Brüning, A. (1991). The effect of a single colony of the red wood ant *Formica polyctena*, on the spider fauna (Araneae) of a beech forest floor. *Oecologia*, 86: 478–483.
- Bruns, H. (1954). Beobachtungen zum Verhalten (insbesondere Tagesrhythmus) der Roten Waldameise (*Formica rufa*) während des Nahrungserwerbes. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 11: 151–154.
- Buschinger, A. (1986). Evolution of social parasitism in ants. *Trends in Ecology and Evolution*, 1: 155–160. (doi: 10.1016/0169-5347(86)90044-3)
- Çakır, M. (2018). The negative effect of wood ants (*Formica rufa*) on microarthropod density and soil biological quality in a semi-arid pine

- forest. *Pedobiologia - Journal of Soil Ecology*, 77: 150-593. (doi: 10.1016/j.pedobi.2019.15059)
- Çakir, M. and Tunç, T. (2019). The role of wood ants (*Formica rufa* group) on decomposition process: preliminary result. *Journal of Bartın Faculty of Forestry*, 21(2): 477-485 (doi: 10.24011/barofd.531698)
- Catzefflis, F. (1979). Etude qualitative et quantitative de l'avi-faune de la pessière jurassienne du Chalet a Roch, Vaud. *Nos Oiseaux*, 35: 75–84.
- Ceballos, P., and Ronchetti, F. G. (1965). Le formiche del gruppo *F. rufa* sui Piranei orientali spagnoli nelle province di Nerida I Gero. *Estretto delle Memorie Società Entomologica Italiana*, 45: 153–168.
- Chapuisat, M. (1998). Mating frequency of ant queens with alternative dispersal strategies, as revealed by microsatellite analysis of sperm. *Molecular Ecology*, 7(9): 1097–1105. (doi: 10.1046/j.1365-294x.1998.00422.x)
- Chapuisat, M. and Keller, L. (1999). Extended family structure in the ant *Formica paralugubris*: the role of the breeding system. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 46: 405-412. (doi: 10.1007/s002650050636)
- Chater, A.O. and Spencer, R.A. (1989). The wood ant *Formica rufa* in Ceredigion, VC46. *Dyfed Invertebrate Group Newsletter*, 15: 12-17.
- Chauternes, D. (1988) Etude des relations dans une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. Aspects Genetiques et comportementaux. Diploma, University of Lausanne, Switzerland.
- Chen, Y.H. and Robinson, E.J.H. (2014). The relationship between canopy cover and colony size of the Wood Ant *Formica lugubris* - Implications for the thermal effects on a keystone ant species. *PLoS ONE*, 9(12): e116113. (doi: 10.1371/journal.pone.0116113)
- Cherix, D. (1980). Note preliminaire sur la structure, la phenologie et le regime alimentaire d'une super-colonie de *Formica lugubris* Zett. *Insectes Sociaux*, 27: 226–236.
- Cherix, D. (1981). Contribution a la biologie et a l'ecologie de *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera: Formicidae). Le probleme des super-colonies. PhD thesis, University of Lausanne, Switzerland.
- Cherix, D. and Bourne, J.D., (1980). A field study on a super-colony of the red wood ant *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory arthropods (spiders, harvestmen and ants). *Revue Suisse de Zoologie*, 87: 955-973. (doi: 10.5962/bhl.part.85566)
- Cherix, D., Chautems, D., Fletcher, D.J.C., Fortelius, W., Gris, G., Keller, L., Passera, L., Rosengren, R., Vargo, E.L. and Walter, F. (1991). Alternative reproductive strategies in *Formica lugubris* Zett. (Hymenoptera: Formicidae). *Ethology, Ecology and Evolution*, 3(1): 614-666. (doi: 10.1080/03949370.1991.10721912)

- Cherix, D., Freitag, A. and Maeder, A. (2006). Fourmis des Bois. Lausanne, Switzerland: Musee cantonal de Zoologie.
- Cherix, D., Devenoges, A., Freitag, A., Bernasconi, C. and Maeder, A. (2007). Premier recensement des fourmis de bois (groupe *Formica rufa*) au Parc National Suisse. *Nationalpark-Forschung in der Schweiz*, 94: 69–79.
- Chernenko, A., Vidal-Carcia, M., Helanterä, H. and Sundström, L. (2013). Colony take-over and brood survival in temporary social parasites of the ant genus *Formica*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67: 727–735. (doi: 10.1007/s00265-013-1496-7)
- Christe, P., Oppliger, A., Bancala, F., Castella, G. and Chapuisat, M. (2003). Evidence for collective medication in ants. *Ecology Letters*, 6: 19–22. (doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00395.x)
- Clémencet, J. and Doums, C. (2007). Habitat-related microgeographic variation of worker size and colony size in the ant *Cataglyphis cursor*. *Oecologia*, 152: 211–218. (doi: 10.1007/s00442-006-0646-2)
- Coenen-Stass, D., Schaarschmidt, B. and Lamprecht, I. (1980). Temperature distribution and calorimetric determination of heat production in the nest of the wood ants, *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Ecology*, 61: 238–244. (doi: 10.2307/1935180)
- Collingwood, C.A. (1979). The Formicidae (Hymenoptera) of Fenoscandia and Denmark, *Fauna entomologia Scandinavia*, 8: 141 pp.
- Cook, Z., Franks, D. and Robinson, E. (2013). Exploration versus exploitation in polydomous ant colonies. *Journal of Theoretical Biology*, 323: 49–56. (doi: 10.1016/j.jtbi.2013.01.022)
- Cox, F., Barsoum, N., Lilleskov, E.A. and Bidartondo, M.I. (2010). Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across complex environmental gradients. *Ecology Letters*, 13: 1103–1113. (doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01494.x)
- Currie, D.A., Milner, M.J. and Evans, C.W. (1988). The growth and differentiation *in vitro* of leg and wing imaginal disc cells from *Drosophila melanogaster*. *Development*, 102: 805–814.
- Cushman, J.H., Martinsen, G.D. and Mazeroll, A.I. (1988). Density- and size-dependent spacing of ant nests: evidence for intraspecific competition. *Oecologia*, 77: 522–525. (doi: 10.1007/bf00377268)
- Czechowski, W. (1996). Colonies of hybrids and mixed colonies, interspecific take over in wood ants (Hymenoptera, Formicidae). *Memorabilia Zoologica*, 50: 1–116.
- Czechowski, W. (2000). Interference of territorial ant species in the course of raids of *Formica sanguinea* Latr. (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici*, 50: 35–38.

- Czerwiński, Z., Jakubczyk, H.A. and Pętał, J. (1971). Influence of ant hills on the meadow soils. *Pedobiologia*, 11: 277-285
- Davidson, D.W. and Morton, S.R. (1981). Competition for dispersal in ant-dispersed plants. *Science*, 213: 1259-1261.
- Debout, G., Schatz, B., Elias, M. and Mckey, D. (2007). Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90: 319-348. (doi: 10.1111/j.1095-8312.2007.00728.x)
- Dlusskij, G.M. (1967). *Muravji roda Formica*. Moscow: Nauka 236pp.
- Domisch, T., Finer, L. and Jurgensen, M.F. (2005). Red wood ant mound densities in managed boreal forests. *Annales Zoologici Fennici*, 42: 277-282.
- Domisch, T., Finér, L., Ohashi, M., Risch, A.C., Sundström, L., Niemelä, P. and Jurgensen, M.F. (2006). Contribution of red wood ant mounds to forest floor CO₂ efflux in boreal coniferous forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 38: 2425–2433. (doi: 10.1016/j.soilbio.2006.03.004)
- Domisch, T., Ohashi, M., Finér, L., Risch, A.C., Sundström, L., Kilpeläinen, J. and Niemelä, P. (2008). Decomposition of organic matter and nutrient mineralisation in wood ant (*Formica rufa* group) mounds in boreal coniferous forests of different age. *Biology and Fertility of Soils*, 44: 539-545. (doi: 10.1007/s00374-007-0248-0)
- Domisch, T., Finér, L. and Neuvonen, S., Niemelä, P., Risch, A.C., Kilpeläinen, J., Ohashi, M. and Jurgensen, M.F. (2009). Foraging activity and dietary spectrum of wood ants (*Formica rufa* group) and their role in nutrient fluxes in boreal forests. *Ecological Entomology*, 34: 369-377. (doi: 10.1111/j.1365-2311.2009.01086.x)
- Domisch, T., Neuvonen, S., Sundström, L., Punttila, P., Finér, L., Kilpeläinen, J., Niemelä, P., Risch, A.C., Ohashi, M. and Jurgensen, M.F. (2011). Sources of Variation in the Incidence of Ant-Aphid Mutualism in Boreal Forests. *Agricultural and Forest Entomology*, 13:239-245. (doi: 10.1111/j.1461-9563.2011.00530.x)
- Domisch, T., Risch, A.C., and Robinson, E.J.H. (2016). Wood ant foraging and mutualism with aphids. In: Stockan, J.A. and Robinson E.J.H. (eds), *Wood Ant Ecology and Conservation*, Cambridge University Press. Pp 145-176.
- Doncaster, C.P. (1981). The spatial distribution of ants' nests on Ramsey Island, South Wales. *Journal of Animal Ecology*, 50: 195-218. (doi: 10.2307/4040)
- Donisthorpe, H.St.J.K. (1927). The guests of British ants: their habits and life histories. Routledge and Sons, London.

- Dornhaus, A., Powell, S. and Bengtson, S. (2012). Group size and its effects on collective organization. *Annual Review of Entomology*, 57: 123-141. (doi: 10.1146/annurev-ento-120710-100604)
- Douglas, J.M. and Sudd, J.H., (1978). The distribution and behaviour of *Formica lugubris* Zetterstedt in a forest in northern England. *Memorabilia Zoologica*, 29: 7-14. (doi: 10.1111/j.1365-2311.1977.tb00895.x)
- Driessen, G.J.J., Raalte, A.T.V. and Bruyn, G.J.D. (1984). Cannibalism in the red wood ant, *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae). *Oecologia*, 63: 13-22. (doi: 10.1007/bf00379779.)
- Eberhard, W.G., Huber, B.A., Rodriguez R.L.S., Briceño, R.D., Salas, I. and Rodriguez, V. (1998). One Size Fits All? Relationships Between the Size and Degree of Variation in Genitalia and Other Body Parts in Twenty Species of Insects and Spiders. *Evolution*, 52(2): 415-431. (doi: 10.1111/j.1558-5646.1998.tb01642.x)
- Eeva, T., Sorvari, J. and Koivunen, V. (2004). Effects of heavy metal pollution on red wood ant (*Formica* s.str.) populations. *Environmental Pollution*, 132: 533-539. (doi: 10.1016/j.envpol.2004.05.004)
- Eichhorn, O. (1963). Die höhen- und waldtypenmäßige Verbreitung der nützlichen Waldameisen in den Ostalpen. *Waldhygiene*, 5: 129-135.
- Eichhorn, O. (1964). Zur Verbreitung und Ökologie der hügelbauenden Waldameisen in den Ostalpen. *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 54: 253-289.
- Elgmork, K. and Unander, S. (1998). Brown bear use of ant mounds in Scandinavia. *Ursus*, 10: 269-274.
- Ellis, S. and Robinson, E.J.H. (2014). Polydomy in red wood ants. *Insectes Sociaux*, 61: 111-122. (doi: 10.1007/s00040-013-0337-z)
- Elton, C. (1932). Territory among wood ants (*Formica rufa* L.) at Picket Hill. *Journal of Animal Ecology*, 1: 69-76.
- Emlen, D.J. and Allen, C.E. (2003). Genotype to phenotype: physiological control of trait size and scaling in insects. *Integrative and Comparative Biology*, 43: 617-634. (doi: 10.1093/icb/43.5.617)
- Emlen, D.J., Warren, I.A., Johns, A., Dworkin, I. and Lavine, L.C. (2012). A mechanism of extreme growth and reliable signaling in sexually selected ornaments and weapons. *Science*, 337(6096): 860-864. (doi: 10.1126/science.1224286)
- Englický, T. and Šera, B. (2018). The preference of some myrmecochorous plants of forest stands by red wood ant (*Formica rufa* L.) - Experiment on seeds with elaiosomes. *Russian Journal of Ecology*, 49(6): 577-583.
- Fortelius, W. (2005). Mating behaviour in the polygynous/polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Annales Zoologici Fennici*, 42(3): 213-224.

- Fowler, S.V. and MacGarvin, M. (1985). The impact of hairy wood ants, *Formica lugubris*, on the guild structure of herbivorous insects on birch, *Betula pubescens*. *Journal of Animal Ecology*, 54: 847-855. (doi: 10.2307/4382)
- Fowles, A.P. (1994). A review of the ecology of the red wood ant *Formica rufa* L. (Hymenoptera, Formicidae) and its status in Wales. *Conservation Ecology in Wales 1*. Countryside Council for Wales.
- Freitag, A. and Cherix, D. (2009). Distribution des fourmis des bois et espèces apparentées (Hymenoptera, Formicidae, genre *Formica*) du canton de Vaud. *Entomologia Helvetica*, 2: 83-95.
- Frouz, J. (2000). The effect of nest moisture on daily temperature regime in the nests of *Formica polyctena* wood ants. *Insectes Sociaux*, 47: 229-235. (doi: 10.1007/pl00001708)
- Frouz, J., Santruckova, H. and Kalcik, J. (1997). The effect of wood ants (*Formica polyctena* Foerst.) on the transformation of phosphorus in a spruce plantation. *Pedobiologia*, 41: 437-447.
- Frouz, J., Holec M. and Kalcik J. (2003). The effect of *Lasius niger* (Hymenoptera, Formicidae) ant nests on selected soil chemical properties. *Pedobiologia*, 47: 205-212. (doi: 10.1078/0031-4056-00184)
- Frouz, J., Kalčík, J. and Cudlín, P. (2005). Accumulation of phosphorus in nests of red wood ants *Formica* s. str. *Annales Zoologici Fennici*, 42: 269-275.
- Frouz, J. and Jílková, V. (2008). The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 1: 191-199.
- Frouz, J., Jílková, V. and Sorvari, J. (2016). Contribution of wood ants to nutrient cycling and ecosystem function. In: Stockan, J.A. and Robinson E.J.H. (eds), *Wood Ant Ecology and Conservation*, Cambridge University Press. Pp 207-220.
- Gauld, I.D., Collins, N.M. and Fitton, M.G. (1990). The biological significance and conservation of Hymenoptera in Europe. *Nature & Environment* 44. Council of Europe, Strasbourg.
- Gibb, H. and Johansson, T. (2010). Forest Succession and Harvesting of Hemipteran Honeydew by Boreal Ants. *Annales Zoologici Fennici*, 47: 99-110. (doi: 10.5735/086.047.0203)
- Gilev, A.V. (2002). Discrete variations of coloration and some patterns of pigmentation variability in workers of wood ants of the subgenus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). *Entomological Reviews*, 82: 481-486.
- Gilev, A.V. (2003). The population pattern of the ant *Formica aquilonia* (Hymenoptera, Formicidae) in the Middle Urals. *Biology Bulletin Reviews*, 123: 223-228.

- Glaser, F. (2008). Verbreitung, Nestdichten und Ökologie hügelbauender Waldameisen der Gattung *Formica* im Tiroler Wald. *Mitteilung der deutschen Gesellschaft für allgemeine angewandte Entomologie*, 16: 143–148.
- Goggin, F.L. (2007). Plant-aphid interactions: molecular and ecological perspectives. *Current Opinion in Plant Biology*, 10: 399–408. (doi: 10.1016/j.pbi.2007.06.004)
- Gorb, S.N. and Gorb, E.V. (1999). Dropping rates of elaiosome-bearing seeds during transport by ants (*Formica polyctena* Foerst.): implications for distance dispersal. *Acta Oecologia*, 5: 509–518. (doi: 10.1016/s1146-609x(00)86618-7)
- Gorb, S.N., Gorb, E.V. and Puntilla, P. (1999). Effects of redispersal of seeds by ants on the vegetation pattern in a deciduous forest: A case study. *Acta Oecologica*, 21(4-5): 293–301. (doi: 10.1016/s1146-609x(00)01081-x)
- Gorny, M. (1976). Einige pedo-ökologische Probleme der Wirkung von industriellen Immissionen auf Waldstandorte. *Pedobiologia*, 16: 27-35.
- Goropashnaya, A.V., Fedorov, B., Seifert, B. and Pamilo, P. (2004a). Limited phylogeographical structure across Eurasia in two red wood ant species *Formica pratensis* and *F. lugubris* (Hymenoptera, Formicidae). *Molecular Ecology*, 13: 1849– 1858. (doi: 10.1111/j.1365-294X.2004.02189.x)
- Goropashnaya, A.V., Fedorov, V.B. and Pamilo, P. (2004b). Recent speciation in the *Formica rufa* group ants (Hymenoptera, Formicidae): inference from mitochondrial DNA phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32: 198–206. (doi: 10.1016/j.ympev.2003.11.016)
- Gößwald, K. (1989). Die Waldameise. Band 1. *Biologische Grundlagen, Ökologie und Verhalten*. AULA, Wiesbaden, Germany
- Grześ, I.M., Okrutniak, M. and Grzegorzek, J. (2016). The size-dependent division of labour in monomorphic ant *Lasius niger*. *European Journal of Soil Biology*, 77: 1-3. (doi: 10.1016/j.ejsobi.2016.08.006)
- Grimaldi, D. and Agosti, D. (2000). A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 97: 13678-13683. (doi: 10.1073/pnas.240452097)
- Gris, G. and Cherix, D. (1977). Les grandes colonies de fourmis des bois du Jura (groupe *Formica rufa*). *Bulletin de la Societe Entomologique Suisse*, 50: 249-250.
- Haemig, P.D. (1994). Effects of ants on the foraging of birds in spruce trees. *Oecologia*, 97: 35-40. (doi: 10.1007/bf00317906)
- Haemig, P.D. (1996). Interference from ants alters foraging ecology of great tits. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38: 25-29.

- Haemig, P.D. (1999). Predation risk alters interactions among species: competition and facilitation between ants and nesting birds in a boreal forest. *Ecology Letters*, 2: 178-184.
- Halaj, J., Ross, D.W. and Moldenke, A.R. (1997). Negative effects of ant foraging on spiders in Douglas fir canopies. *Oecologia*, 109: 313-322. (doi: 10.1007/s004420050089)
- Hannah, L., Lovejoy, T.E. and Schneider, S.H. (2005). Biodiversity and climate change in context. In: Lovejoy, E.T. and Hannah, L. (eds), *Climate Change and Biodiversity*. New Haven, CT: Yale University Press, pp. 3-14.
- Hawes, C., Stewart, A.J.A. and Evans, A.D. (2002). The impact of wood ants (*Formica rufa*) on the distribution and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a Scots pine plantation. *Oecologia*, 131: 612-619. (doi: 10.1007/s00442-002-0916-6)
- Hawes, C., Evans, H.F. and Stewart, A.J.A. (2013). Interference competition, not predation, explains the negative association between wood ants (*Formica rufa*) and abundance of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Ecological Entomology*, 38: 315-322. (10.1111/een.12021)
- Heinze, J. and Tsuji, K. (1995). Ant reproductive strategies. *Researches on Population Ecology Review*, 37: 135-149. (doi: 10.1007/bf02515814)
- Herbers, J.M. and Choiniere, E. (1996). Foraging behaviour and colony structure in ants. *Animal Behaviour*, 51: 141-153. (doi: 10.1006/anbe.1996.0012)
- Holbrook, C.T., Barden, P.M. and Fewell, J.H. (2011). Division of labor increases with colony size in the harvester ant *Pogonomyrmex californicus*. *Behavioral Ecology*, 22: 960-966. (doi: 10.1093/beheco/arr075)
- Hölldobler, B. and Wilson, E.O. (1990). *The Ants*. 1st edition. London: Springer Berlin/Heidelberg.
- Horstmann, K. (1970). Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameisen *Formica polyctena* (Foerster) im Eichenwald I. Zusammensetzung der Nahrung, Abhängigkeit von Witterungsfaktoren und von der Tageszeit. *Oecologia*, 5: 138-157.
- Horstmann, K. (1972). Untersuchungen über den Nahrungserwerb der Waldameisen *Formica polyctena* (Foerster) im Eichenwald II. Zusammensetzung der Nahrung, Abhängigkeit von Jahresverlauf und vom Nahrungsangebot. *Oecologia*, 8: 371-390.
- Horstmann, K. (1973). Untersuchungen zur Arbeitsteilung unter den Außendienst-arbeiterinnen der Waldameise *Formica polyctena* Foerster. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 32, 532-543.
- Hughes, I.G. (1975). Changing altitude and habitat preferences of two species of wood-ant (*Formica rufa* and *F. lugubris*) in North Wales and

- Salop. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 127: 227-239. (doi: 10.1111/j.1365-2311.1975.tb00572.x)
- Hughes, J. (2006). A review of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) in Scotland. Scottish Natural Heritage Commissioned Report No. 178 (ROAME No. F04AC319).
- Hughes, J. and Broome, A. (2007). Forests and wood ants in Scotland. Information Note 90. Forestry Commission, Edinburgh.
- Ito, F. and Higashi, S. (1991). An indirect mutualism between oaks and wood ants via aphids. *Journal of Animal Ecology*, 60: 463-470. (doi: 10.2307/5291)
- IUCN (2020) IUCN Red List of Threatened Species. Version 2020.1. Available at: <http://www.iucnredlist.org> (accessed 13 November 2020).
- Jäntti, A., Suorsa, P., Hakkarainen, H., Sorvari, J. Huhta, E. and Kuitunen M. (2007). Within territory abundance of red wood ants *Formica rufa* is associated with the body condition of nestlings in the Eurasian treecreeper *Certhia familiaris*. *Journal of Avian Biology*, 38: 619-624. (doi: 10.1111/j.2007.0908-8857.03926.x)
- Jílková, V., Frouz, J., Domisch, T. and Finér L. (2010). The effect of wood ants (*Formica s. str.*) on soil chemical and microbiological properties. *19th World Congress of Soil Science, Soil Solutions for a Changing World*, 1 – 6 August 2010, Brisbane, Australia. Published on DVD.
- Jílková, V., Matějček, L. and Frouz, J. (2011). Changes in the pH and other soil chemical parameters in soil surrounding wood ant (*Formica polyctena*) nests. *European Journal of Soil Biology*, 47: 72-76. (doi: 10.1016/j.ejsobi.2010.10.002)
- Jílková, V., Šebek, M. and Frouz, J. (2012). Mechanisms of pH change in wood ant (*Formica polyctena*) nests. *Pedobiologia*, 55: 247-251. (doi: 10.1016/j.pedobi.2012.04.002)
- Jílková, V., Domisch, T., Hořická, Z. and Frouz, J. (2013). Respiration of wood ant nest material affected by material and forest stand characteristics. *Biologia*, 68: 1193-1197. (doi: 10.2478/s11756-013-0261-8)
- Jílková, V. and Frouz, J. (2014). Contribution of ant and microbial respiration to CO₂ emission from wood ant nest (*Formica polyctena*) nests. *European Journal of Soil Biology*, 60: 44-48. (doi: 10.1016/j.ejsobi.2013.11.003)
- Johansson, M.B. (1995). The chemical composition of needle and leaf litter from Scots pine, Norway spruce and white birch in Scandinavian forests. *Forestry*, 68: 49-62. (doi: 10.1093/forestry/68.1.49)
- Johnson, C.A., Sundström, L. and Billen, J. (2005). Development of alary muscles in single- and multiple-queen populations of the wood ant *Formica truncorum*. *Annales Zoologici Fennici*, 42(3): 225-234.

- Jurgensen, M., Finér, L., Domisch, T., Kilpeläinen, J., Punttila, P., Ohashi, M., Niemelä, P., Sundström, L., Neuvonen, S. and Risch, A. (2008). Organic mound-building ants: their impact on soil properties in temperate and boreal forests. *Journal of Applied Entomology*, 132: 266-275. (doi: 10.1111/j.1439-0418.2008.01280.x)
- Kadochova, Š. and Frouz, J. (2014). Thermoregulation strategies in ants in comparison to other social insects, with a focus on red wood ants (*Formica rufa* group). *F1000Research* 2: 280. (doi: 10.12688/f1000research.2-280.v1)
- Karhu, K.J. and Neuvonen, S. (1998). Wood ants and a geometrid defoliator of birch: predation outweighs beneficial effects through the host plant. *Oecologia*, 113: 509-516. (doi: 10.1007/s004420050403)
- Kaspari, M. and Vargo, E.L. (1995). Colony size as a buffer against seasonality - Bergmann's rule in social insects. *American Naturalist*, 145: 610-632. (doi: 10.1086/285758)
- Katayev, O.A., Golutvin, G.I. and Selikhovkin, A.V. (1983). Changes in arthropod communities of forest biocoenoses with atmospheric pollution. *Entomological Review*, 62: 20-29.
- Kay, A. and Rissing, S.W. (2005). Division of foraging labor in ants can mediate demands for food and safety. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 58: 165-174. (doi: 10.1007/s00265-005-0914-x)
- Keller, L. (1991). Queen number, mode of colony founding and queen reproductive success in ants (Hymenoptera Formicidae). *Ethology, Ecology and Evolution*, 3(4): 307-316. (doi: 10.1080/08927014.1991.9525359)
- Keller, L. (1995). Social life: the paradox of multiple-queen colonies. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(9): 355-360. (doi: 10.1016/s0169-5347(00)89133-8)
- Kidd, N.A.C. and Tozer, D.J. (1985). The distribution of the large pine aphid, *Cinara pinea* (Mordv.) within the canopy of Scots pine, *Pinus sylvestris* L. *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 99: 341-350. (doi: 10.1111/j.1439-0418.1985.tb01997.x)
- Kilpeläinen, J. (2008). Wood ants (*Formica rufa* group) in managed boreal forests: implications for soil properties and tree growth. *Dissertationes Forestales* 66. (doi: 10.14214/df.66)
- Kilpeläinen, J., Punttila, P., Sundström, L., Niemelä, P. and Finér, L. (2005). Forest stand structure, site type and distribution of ant mounds in boreal forests in Finland in the 1950s. *Annales Zoologici Fennici*, 42: 243-258.
- Kilpeläinen, J., Finér, L., Niemelä, P., Domisch, T., Neuvonen, S., Ohashi, M., Risch, A.C. and Sundström, L. (2007). Carbon, nitrogen and phosphorus dynamics of ant mounds (*Formica rufa* group) in managed bo-

- real forests of different successional stages. *Applied Soil Ecology*, 36: 156-163. (doi: 10.1016/j.apsoil.2007.01.005)
- Kilpeläinen, J., Finér, L., Neuvonen, S., Niemelä, P., Domisch, T., Risch, A.C., Jurgensen, M.F., Ohashi, M. and Sundström, L. (2009). Does the Mutualism between Wood Ants (*Formica rufa* Group) and *Cinara* Aphids Affect Norway Spruce Growth? *Forest Ecology and Management*, 257: 238-243. (doi: 10.1016/j.foreco.2008.08.033)
- Kilpeläinen, J., Niemelä, P. and Kuuluvainen, T. (2011). A review of the study of Oinonnen (1956) on ants on rocks and their contribution to forest regeneration in Southern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 26: 72-80. (doi: 10.1016/j.foreco.2008.08.033)
- Klimetzek, D. (1970). Zur Bedeutung des Kleinstandorts für die Verbreitung högelbauender Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe (Hymenoptera: Formicidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 66: 84-95.
- Klimetzek, D. (1981). Population studies on hill building woodants of the *Formica rufa* group. *Oecologia*, 48: 418-421. (doi: 10.1007/bf00346504)
- Kneitz, G. (1965). *Formica*-Arten mit vegetabilischem Nestbau in den Gurktaler Alpen (Kärnten). *Waldhygiene*, 5: 240-250.
- Kodric-Brown, A., Sibly, R.M. and Brown, J.H. (2006). The allometry of ornaments and weapons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103: 8733-8738. (doi: 10.1073/pnas.0602994103)
- Korczyńska, J., Gajewska, M., Pilot, M., Czechowski, W. and Radchenko, A. (2010). Genetic polymorphism in 'mixed' colonies of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) in southern Finland and its possible origin. *European Journal of Entomology*, 107: 157-167. (doi: 10.14411/eje.2010.021)
- Kristiansen, S.M. and Amelung, W. (2001). Abandoned anthills of *Formica polyctena* and soil heterogeneity in a temperate deciduous forest: morphology and organic matter composition. *European Journal of Soil Science*, 52: 355-363. (doi: 10.1046/j.1365-2389.2001.00390.x)
- Kristiansen, S.M., Amelung, W. and Zech, W. (2001). Phosphorus forms as affected by abandoned anthills (*Formica polyctena* Förster) in forest soils: sequential extraction and liquid-state ³¹P-NMR spectroscopy. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 164: 49-55. (doi: 10.1002/1522-2624(200102)164:13.0.CO;2-X)
- Kulmuni, J. and Pamilo, P. (2014). Introgression in hybrid ants is favored in females but selected against in males. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111(35): 12805-12810. (doi: 10.1073/pnas.1323045111)

- Laakso, J. (1999). Short term effects of wood ants (*Formica aquilonia* Yarr.) on soil animal community structure. *Soil Biology and Biochemistry*, 31: 337-343. (doi: 10.1016/s0038-0717(98)00131-x)
- Laakso, J. and Setälä, H. (1997). Nest mounds of red wood ants (*Formica aquilonia*): hot spots for litter-dwelling earthworms. *Oecologia*, 111: 565-569. (doi: 10.1007/s004420050272)
- Laakso, J. and Setälä, H. (1998). Composition and trophic structure of detrital food web in ant nest mounds of *Formica aquilonia* and in the surrounding forest soil. *Oikos*, 81: 266-278. (doi: 10.2307/3547047)
- Laine, K.J. and Niemelä, P. (1980). The influence of ants on the survival of mountain birches during an *Oporinia autumnata* (Lep., Geometridae) outbreak. *Oecologia*, 47: 39-42.
- Laine, K.J. and Niemelä, P. (1989). Nests and nest sites of red wood ants (Hymenoptera, Formicidae) in subarctic Finland. *Annales Entomologici Fennici*, 55: 81-87.
- Lanan, M.C., Dornhaus, A. and Bronstein, J.L. (2011). The function of polydomy: the ant *Crematogaster torosa* preferentially forms new nests near food sources and fortifies outstations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65: 959-968. (doi: 10.1007/s00265-010-1096-8)
- Lange, R. (1959). Experimentelle Untersuchungen über den Nestbau der Waldameisen. Nesthügel und Volksstärke. *Entomophaga*, 4: 47-55.
- Lange, R. (1967). Die Nahrungsverteilung unter den Arbeiterinnen des Waldameisenstaates. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 24: 513-545.
- Lappalainen, H.K., Linkosalo, T. and Venäläinen, A. (2008). Long-term trends in spring phenology in a boreal forest in central Finland. *Boreal Environment Research*, 13: 303-318.
- Larsson, S. (1985). Seasonal changes in the within-crown distribution of the aphid *Cinara pini* on Scots pine. *Oikos*, 45: 217-222. (doi: 10.2307/3565708)
- Lavine, L., Gotoh, H., Brent, C.S., Dworkin, I. and Emlen, D.J. (2015). Exaggerated trait growth in insects. *Annual Review of Entomology*, 60: 453-472. (doi: 10.1146/annurev-ento-010814-021045)
- Legakis, A. (1983). First contribution to the study of the ants (Hymenoptera, Formicidae) of the Zagori region (Epirus, Greece): An annotated list of species. *Entomologia Hellenica*, 1:3-6. (doi: 10.12681/eh.13882)
- Legakis, A. (2011). Annotated list of the ants (Hymenoptera, Formicidae) of Greece. *Hellenic Zoological Archives*, 7: 1-55.
- Lenoir, L. (2003). Response of the foraging behaviour of red wood ants (*Formica rufa* group) to exclusion from trees. *Agricultural and Forest Entomology*, 5: 183-189. (doi: 10.1046/j.1461-9563.2003.00176.x)
- Lenoir, L., Bengtsson, J. and Persson T. (1999). Effects of coniferous resin on fungal biomass and mineralisation processes in wood ant nest ma-

- terials. *Biology and Fertility of Soils*, 30:251-257. (doi: 10.1007/s003740050616)
- Lenoir, L., Persson, T. and Bengtsson, J. (2001). Wood ant nests as potential hot spots for carbon and nitrogen mineralization. *Biology and Fertility of Soils*, 34: 235-240. (doi: 10.1007/s003740100405)
- Lorber, B.E. (1982). Exemple de l'importance de l'humidité, la nature du sol et la végétation dans la distribution des fourmis du groupe *Formica rufa* (Hym. Formicidae). *Insectes Sociaux*, 29: 195-208. (doi: 10.1007/bf02228752)
- Lövei, G.L. and Sunderland, K.D. (1996). Ecology and behaviour of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41: 231-256. (doi: 10.1146/annurev.en.41.010196.001311)
- Lundmark-Thelin, A. and Johansson, M.B. (1997). Influence of mechanical site preparation on decomposition and nutrient dynamics of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) needle litter and slash needles. *Forest Ecology and Management*, 96: 101-110. (doi: 10.1016/s0378-1127(97)00040-6)
- Maavara, V., Martin, A.J., Oja, A. and Nuorteva, P. (1994). Sampling of different social categories of red wood ants (*Formica* s. str.) for biomonitoring. In: Markert, B., (ed), *Environmental sampling for trace analysis*, VHC, Weinheim, Germany, pp 466-498.
- Mabelis, A.A. (1984). Interference between wood ants and other ant species (Hymenoptera, Formicidae). *Netherlands Journal of Zoology*, 34(1): 1-20. (doi: 10.1163/002829684x00010)
- Mabelis, A.A. (1991). Wood ants in fragmented woodlands. *Proceedings of the 4th European Congress of Entomology and the XIII International Symposium fur die Entomofaunistik Mitteleuropas*, pp. 757-761.
- Mabelis, A.A. and Korczyńska, J. (2001). Dispersal for survival: some observations on the trunk ant (*Formica truncorum* Fabricius). *Netherlands Journal of Zoology*, 51: 299-321. (doi: 10.1163/156854201753247569)
- Maeder, A. (2006) Contribution to the conservation biology of the wood ant *Formica lugubris* (Hymenoptera: Formidae) in Switzerland. PhD thesis, University of Lausanne, Switzerland.
- Maeder, A., Cherix, D., Bernasconi, C., Freitag, A. and Ellis, S. (2016). Wood ant reproductive biology and social systems. In: Stockan, J.A. and Robinson E.J.H., (eds), *Wood Ant Ecology and Conservation*, Cambridge University Press. Pp 37-50.
- Mahdi, T. and Whittaker, J.B. (1992). Do birch trees (*Betula pendula*) grow better if foraged by wood ants? *Journal of Animal Ecology*, 62: 101-116. (doi: 10.2307/5486)

- Majerus, M.E.N. (1989). *Coccinella magnifica* (Redtenbacher): a myrmecophilous ladybird. *British Journal of Entomology and Natural History*, 2: 97-106.
- Mäki-Petäys, H., Zakharov, A., Viljakainen, L., Corander, J. and Pamilo, P. (2005). Genetic changes associated to declining populations of *Formica* ants in fragmented forest landscape. *Molecular Ecology*, 14: 733-742. (doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02444.x)
- Mäki-Petäys, H. and Breen, J. (2007). Genetic vulnerability of a remnant ant population. *Conservation Genetics*, 8: 427-435. (doi: 10.1007/s10592-006-9182-1)
- Malozemova, L.A. and Koruma, N.P. (1973). O vljaniji muravjev na pocvu. *Ekologia*, 4: 98-101.
- Miles, P.W. (1999). Aphid saliva. *Biological Reviews*, 74: 41-85. (doi: 10.1111/j.1469-185X.1999.tb00181.x)
- Mooney, K.A. (2007). Tritrophic effects of birds and ants on a canopy food web, tree growth, and phytochemistry. *Ecology*, 88: 2005–2014. (doi: 10.1890/06-1095.1)
- Mooney, K.A. and Linhart, Y.B. (2006). Contrasting cascades: insectivorous birds increase pine but not parasitic mistletoe growth. *Journal of Animal Ecology*, 75: 350-357. (doi: 10.1111/j.1365-2656.2006.01054.x)
- Morata, G. and Lawrence, P.A. (1979). Development of the eye-antenna imaginal disc of *Drosophila*. *Developmental Biology*, 70: 355-371. (doi: 10.1002/jez.1402370302)
- Nageleisen, L.M. (1999). Etude de la densite et du role bioindicateur des fourmis rousses dans les forets du nord-est. *Revue Forestiere Francaise*, 51: 487-495. (doi: 10.4267/2042/5457)
- Nelmes, E. (1938). A survey of the distribution of the wood ant (*Formica rufa*) in England, Wales and Scotland. *Journal of Animal Ecology*, 7: 74-104.
- Ng, J.C.K. and Perry, K.L. (2004). Transmission of plant viruses by aphid vectors. *Molecular Plant Pathology*, 5: 505–511. (doi: 10.1111/j.1364-3703.2004.00240.x.)
- Niemelä, J. (1993). Interspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): what have we learned? *Oikos*, 66: 325-335. (doi: 10.2307/3544821)
- Niemelä, J., Haila, Y., Halme, E., Pajunen, T. and Punttila, P. (1992). Small-scale heterogeneity in the spatial distribution of carabid beetles in the southern Finnish taiga. *Journal of Biogeography*, 19: 173-181. (doi: 10.2307/2845503)
- Nijhout, H.F., Riddiford, L.M., Mirth, C., Shingleton, A.W., Suzuki, Y. and Callier, V. (2014). The developmental control of size in insects.

- WIREs *journal of Developmental Biology*, 3: 113-134. (doi: 10.1002/wdev.124)
- Nijhout, H.F. and Callier, V. (2015). Developmental mechanisms of body size and wing-body scaling in insects. *Annual Review of Entomology*, 60: 141-156. (doi: 10.1146/annurev-ento-010814-020841)
- O'Neill, R.V. and De Angelis, D.L. (1981). Comparative productivity and biomass relations in forest ecosystems. In: Reichle, D.E., (ed), *Dynamic properties of forest ecosystems*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 411-449
- Ohashi, M., Kilpeläinen, J., Finér, L., Risch, A.C., Domisch, T., Neuvonen, S. and Niemelä, P. (2007). The effect of red wood ant (*Formica rufa* group) mounds on root biomass, density, and nutrient concentrations in boreal managed forests. *Journal of Forest Research*, 12: 113-119. (doi: 10.1007/s10310-006-0258-z)
- Oinonen, E. (1956). On the ants of the rocks and their contribution to the afforestation of rocks in southern Finland. *Acta Entomologica Fennica*, 12: 1-212.
- Økland, F. (1930). Wieviel 'Blattlauszucker' verbraucht die rote Waldameise (*Formica rufa*)? *Biologisches Zentralblatt*, 50: 449-459.
- Otto, D. (1958) Über die Arbeitsteilung im Staate von *Formica rufa rufopratensis minor* Gößw. und ihre Verhaltensphysiologischen Grundlagen: Ein Beitrag zur Biologie der Roten Waldameise. Berlin: Akademie Verlag.
- Otto, D. (2005). *Die Roten Waldameisen*. Hohenwarsleben, Germany: Westarp Wissenschaften.
- Päivinen, J., Ahlroth, P. and Kaitala, V. (2002). Ant-associated beetles of Fennoscandia and Denmark. *Entomologica Fennica*, 13: 20-40. (doi: 10.33338/ef.84133)
- Palmer, T.M. (2004). Wars of attrition: colony size determines competitive outcomes in a guild of African acacia ants. *Animal Behaviour*, 68: 993-1004. (doi: 10.1016/j.anbehav.2004.02.005)
- Pamilo, P. (1990). Sex allocation and queen-worker conflict in polygynous ants. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 27(1): 31-36. (doi: 10.1007/bf00183310)
- Pamilo, P. (1993). Polyandry and allele frequency differences between the sexes in the ant *Formica aquilonia*. *Heredity* 70(5): 472-480. (doi: 10.1038/hdy.1993.69)
- Parmentier, T., Dekoninck, W. and Wenseleers, T. (2014). A highly diverse microcosm in a hostile world: a review on the associates of red wood ants (*Formica rufa* group). *Insectes Sociaux*, 61: 229-237. (doi: 10.1007/s00040-014-0357-3)

- Parr, C.L. and Gibb, H. (2012). The discovery–dominance trade-off is the exception, rather than the rule. *Journal of Animal Ecology*, 81: 233–241. (doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01899.x)
- Perl, C.D. and Niven, J.E. (2016). Colony-Level Differences in the Scaling Rules Governing Wood Ant Compound Eye Structure. *Scientific Reports*, 6: 24204. (doi: 10.1038/srep24204)
- Pfeiffer, M., Huttenlocher, H. and Ayasse, M. (2010). Myrmecochorous plants use chemical mimicry to cheat seed-dispersing ants. *Functional Ecology*, 24: 545–555. (doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01661.x)
- Podkowka, T. (1984). Recession of ants of the *Formica rufa* group in the forests of Poland. In: *2nd Symposium on the Protection of Forest Ecosystems*. Warsaw: Warsaw Agricultural University Press, pp. 89–93.
- Pokarzhevskij, A.D. (1981). The distribution and accumulation of nutrients in nests of ant *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Pedobiologia*, 21: 117–124.
- Pontin, A.J. (1990). Intranest copulation in *Formica rufa* L. (Hym., Formicidae). *Entomologist's monthly Magazine*, 126: 86.
- Punttila, P. (1996). Succession, forest fragmentation, and the distribution of wood ants. *Oikos*, 75: 291–298. (doi: 10.2307/3546252)
- Punttila, P., Haila, Y., Pajunen, T. and Tukia, H. (1991). Colonisation of clearcut forests by ants in the southern Finnish taiga: a quantitative survey. *Oikos*, 61: 250–262. (doi: 10.2307/3545343)
- Punttila, P., Haila, Y., Niemelä, J. and Pajunen, T. (1994). Ant communities in fragments of old-growth taiga and managed surroundings. *Annales Zoologici Fennici*, 31: 131–144.
- Punttila, P., Niemelä, P. and Karhu, K. (2004). The impact of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) on the structure of the invertebrate community on mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*). *Annales Zoologica Fennici*, 41 (2): 429–446.
- Punttila, P. and Kilpeläinen, J. (2009). Distribution of mound-building ant species (*Formica* spp., Hymenoptera) in Finland: preliminary results of a national survey. *Annales Zoologici Fennici*, 46: 1–15.
- Rabitsch, W.B. (1997). Levels of asymmetry in *Formica pratensis* Retz. (Hymenoptera, Insecta) from a chronic metal-contaminated site. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 16: 1433–1440. (doi: 10.1002/etc.5620160716)
- Raignier, A. (1948). L'économie thermique d'une colonie polycalique de la Fourmi des bois. *La Cellule*, 51: 279–367.
- Read, D.J. (1991). Mycorrhizas in ecosystems — nature's response to the 'Law of the minimum'. In: Hawksworth, D.L. (Ed.), *Frontiers in Mycology*. CAB International, Regensburg, pp. 101–130.

- Reznikova, Z. (2007). *Animal Intelligence: From Individual to Social Cognition*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Reznikova, Z. (2018). Ants – individual and social cognition. In: Bueno-Guerra, N. and Amici, F., (eds), *Field and Laboratory Methods in Animal Cognition. A Comparative Guide*, (Cambridge: Cambridge University Press), 8–30.
- Reznikova, Z., and Novgorodova, T.A. (1998). Division of labour and exchange of information within ant settlements. *Uspekhi Sovremennoi Biologii*, 118, 345–357.
- Reznikova, Z. and Dorosheva, H. (2004). Impacts of red wood ants *Formica polyctena* on the spatial distribution and behavioural patterns of ground beetles (Carabidae). *Pedobiologia*, 48: 15–21. (doi: 10.1016/j.pedobi.2003.06.002)
- Risch, A.C., Jurgensen, M.F., Schütz, M. and Page-Dumroese, D.S., (2005). The contribution of red wood ants to soil C and N pools and to CO₂ emissions in subalpine forests. *Ecology* 86: 419–430. (doi: 10.1890/04-0159)
- Risch, A.C., Jurgensen, M.F., Storer, A.J., Hyslop, M.D. and Schütz, M. (2008). Abundance and distribution of organic mound-building ants of the *Formica rufa* group in Yellowstone National Park. *Journal of Applied Entomology*, 132: 326–336. (doi: 10.1111/j.1439-0418.2007.01243.x)
- Rissing, S.W. (1982). Foraging Velocity of Seed-Harvester Ants, *Veromessor pergandei* (Hym.: Formicidae). *Environmental Entomology*, 11: 905–907. (doi: 10.1093/ee/11.4.905)
- Robinson, E.J.H. (2014). Polydomy: the organisation and adaptive function of complex nest systems in ants. *Current Opinions in Insect Science*, 5: 37–43. (doi: 10.1016/j.cois.2014.09.002)
- Robinson, E.J.H., Tofilski, A. and Ratnieks, F.L.W. (2008). The use of native and non-native tree species for foraging and nesting habitat by the wood-ant *Formica lugubris* (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 11: 1–7.
- Robinson, N.A. and Woodgate, J.N. (2004). A study of the wood ant *Formica lugubris* Zetterstedt (Hymenoptera: Formicidae) in Ashness Woods, Borrowdale, Cumbria, England in 2001. *British Journal of Entomology and Natural History*, 17: 203–211.
- Robinson, N.A. and Robinson, E.J.H. (2013). Myrmecophiles and other invertebrate nest associates of the red wood ant *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae) in north-west England. *British Journal of Entomology and Natural History*, 26: 67–88.
- Robinson, E.J.H., Stockan, J.A. and Iason, G.R. (2016). Wood ants and their interaction with other organisms. In: Stockan, J.A. and Robinson,

- E.J.H., (eds), *Wood Ant Ecology and Conservation*, Cambridge University Press. pp. 177-206.
- Roger, J. 1859. Beiträge zur Kenntniss der Ameisenfauna der Mittelmeerlande. I. *Berliner Entomologische Zeitschrift*, 3:225-259.
- Rosengren, R. (1977). Foraging strategy of wood ants (*Formica rufa* group). *Acta Zoologica Fennica*, 150: 3-30
- Rosengren, R., Vespäläinen, K. and Wuorenrinne, H. (1979). Distribution, nest densities and ecological significance of red wood ants (the *Formica rufa* group) in Finland. *O.I.L.B. Bulletin SROP II* 3: 181-213
- Rosengren, R. and Pamilo, P. (1983). The evolution of polygyny and polydomy in mound building *Formica* ants. *Acta Entomologica Fennica*, 42: 65-77.
- Rosengren, R., Fortelius, W., Lindström, K. and Luther, A. (1987). Phenology and causation of nest heating and thermoregulation in red wood ants of the *Formica rufa* group studied in coniferous forest habitats in southern Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 24(2): 147-155.
- Rosengren, R. and Sundström L. (1987). The foraging system of a red wood ant colony (*Formica* s. str.). In: Pasteels, J.M. and Deneubourg, J.J.L., (eds), *From individual to collective behaviour in social insects*, Experientia Supplement 54. pp. 117-138
- Rosengren, R. and Sundström, L., (1991). The interaction between red wood ants, Cinara aphids and pines. A ghost of mutualism past? In: Huxley, C.R. and Cutler, D.F., (eds), *Ant-Plant Interactions*, Oxford University Press, Oxford, New York, Tokyo, pp. 80-91.
- Rosengren, R., Sundström, L. and Fortelius, W. (1993). Monogyny and polygyny in *Formica* ants: the result of alternative dispersal tactics. In: Keller, L., (ed.), *Queen Number and Sociality in Insects*. Oxford, UK: Oxford University Press, pp. 308-333.
- Rybníček, M., Frouz, J., Gryc, V., Vavřík, H. and Štourač O. (2006). The influence of wood ants on forest tree growth. In: Haneca K, Verheyden A, Beekmann, H., Gärtner, H., Hell, G. and Schleser, G. (eds.) *TRACE - Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*, Vol. 5: Proceedings of the DENDROSYMPOSIUM 2006, April 20th – 22nd 2006, Tervuren, Belgium. Schriften des Forschungszentrums Jülich, Reihe Umwelt Vol. 74, pp. 200 - 205.
- Satchell, J.E. and Collingwood, C.A. (1955). The wood ants of the English Lake District. *North Western Naturalist*, 3: 23-29.
- Savolainen, R. (1991). Interference by wood ant influences size selection and retrieval rate of prey by *Formica fusca*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28: 1-7. (doi: 10.1007/bf00172132)

- Savolainen, R. and Vepsäläinen, K. (1988). A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*, 51: 135–155. (doi: 10.2307/3565636)
- Savolainen, R. and Vepsäläinen, K. (1989). Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos*, 56: 3–16. (doi: 10.2307/3566082)
- Schmidt, A.M., Linksvayer, T.A., Boomsma, J.J. and Pedersen, J.S. (2011). Queen-worker caste ratio depends on colony size in the pharaoh ant (*Monomorium pharaonis*). *Insectes Sociaux*, 58: 139–144. (doi: 10.1007/s00040-010-0126-x)
- Seifert, B. (1991). The phenotypes of the *Formica rufa* complex in East Germany. *Abhandlungen und Berichte des Naturkundemuseum Gorlitz*, 65: 1–27.
- Seifert, B. (1996). Ameisen: Beobachten, Bestimmen. Augsburg, Germany: Naturbuch Verlag.
- Seifert, B. (1999). Interspecific hybridisations in natural populations of ants by example of a regional fauna (Hymenoptera: Formicidae). *Insectes Sociaux*, 46: 45–52. (doi: 10.1007/s000400050111)
- Seifert, B. (2016). The supercolonial European wood ant *Formica paralugubris* SEIFERT, 1996 (Hymenoptera: Formicidae) introduced to Canada and its predicted role in Nearctic forests. *Myrmecological News*, 22:11–20.
- Seifert, B. and Goropashnaya, A. (2004). Ideal phenotypes and mismatching haplotypes – errors of mtDNA treeing in ants (Hymenoptera, Formicidae) detected by standardized morphometry. *Organisms, Diversity and Evolution*, 4: 295–305. (doi: 10.1016/j.ode.2004.04.005)
- Seifert, B., Kulmuni, J. and Pamilo, P. (2010). Independent hybrid populations of *Formica polyctena* × *rufa* wood ants (Hymenoptera: Formicidae) abound under conditions of forest fragmentation. *Evolutionary Ecology*, 24: 1219–1237. (doi: 10.1007/s10682-010-9371-8)
- Seppä, P., Sundström, L. and Punttila, P. (1995). Facultative polygyny and habitat succession in boreal ants. *Biological Journal of the Linnean Society*, 56: 533–551. (doi: 10.1111/j.1095-8312.1995.tb01109.x)
- Shingleton, A.W., Das, J., Vinicius, L. and Stern, D.L. (2005). The temporal requirements for insulin signaling during development in *Drosophila*. *PLoS Biology*, 3: e289 (doi: 10.1371/journal.pbio.0030289)
- Shingleton, A.W., Frankino, W.A., Flatt, T., Nijhout, H.F. and Emlen, D.J. (2007). Size and shape: The developmental regulation of static allometry in insects. *BioEssays*, 29: 536–548. (doi: 10.1002/bies.20584)
- Shingleton, A.W., Mirth, C.K. and Bates, P.W. (2008). Developmental model of static allometry in holometabolous insects. *Proceedings of the*

- Royal Society of London. Series B, 275: 1875–1885. (doi: 10.1098/rspb.2008.0227)
- Shingleton, A.W., Estep, C.M., Driscoll, M.V. and Dworkin, I. (2009). Many ways to be small: different environmental regulators of size generate distinct scaling relationships in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 276: 2625–2633. (doi: 10.1098/rspb.2008.1796)
- Shorohova, E., Kneeshaw, D., Kuuluvainen, T. and Gauthier, S. (2011). Variability and dynamics of old-growth forests in the circumboreal zone: implications for conservation, restoration and management. *Silva Fennica*, 45: 785–806. (10.14214/sf.72)
- Sipura, M. (2002). Contrasting effects of ants on the herbivory and growth of two willow species. *Ecology*, 83: 2680–2690. (doi: 10.1890/0012-9658(2002)083[2680:ceoaot]2.0.co;2)
- Skaldina, O. and Sorvari, J. (2017). Not simply red: Colouration of red wood ant *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae) is polymorphic, modular and size-dependent. *European Journal of Entomology*, 114: 317–324. (doi: 10.14411/eje.2017.039)
- Skinner, G.J. (1980). The feeding habits of the wood-ant *Formica rufa* (Hymenoptera: Formicidae) in limestone woodland in north-west England. *Journal of Animal Ecology*, 49: 417–433. (doi: 10.2307/4255)
- Skinner, G.J. (1987). *Ants of the British Isles*. Shire Natural History, Aylesbury.
- Skinner, G.J. and Whittaker, J.B. (1981). An experimental investigation of inter-relationships between the wood-ant (*Formica rufa*) and some tree-canopy herbivores. *Journal of Animal Ecology*, 50: 313–326. (doi: 10.2307/4047)
- Sörensen, U. and Schmidt, G.H. (1987). Vergleichende Untersuchungen zum Beuteeintrag der Waldameisen (Genus: *Formica*, Hymenoptera) in der Bredstedter Geest (Schleswig-Holstein). *Journal of Applied Entomology*, 103: 153–177.
- Sorvari, J. (2016). Threats, conservation and management. In: Stockan, J.A. and Robinson, E.J.H., (eds), *Wood Ant Ecology and Conservation*, Cambridge University Press. pp 264–286.
- Sorvari, J. and Hakkarainen, H. (2004). Habitat-related aggressive behaviour between neighbouring colonies of the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Animal Behaviour*, 67: 151–153. (doi: 10.1016/j.anbehav.2003.03.009)
- Sorvari, J. and Hakkarainen, H. (2005). Deforestation reduces nest mound size and decreases the production of sexual offspring in the wood ant *Formica aquilonia*. *Annales Zoologici Fennici*, 42: 259–267.

- Sorvari, J. and Hakkarainen, H. (2007). Wood ants are wood ants: deforestation causes population declines in the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Ecological Entomology*, 32: 707–711. (doi: 10.1111/j.1365-2311.2007.00921.x)
- Sorvari, J., Rantala, L.M., Rantala, M.J., Hakkarainen, H. and Eeva, T. (2007). Heavy metal pollution disturbs immune response in wild ant populations. *Environmental Pollution*, 145: 324–328. (doi: 10.1016/j.envpol.2006.03.004)
- Sorvari, J., Hakkarainen, H. and Rantala, M.J. (2008). Immune defense of ants is associated with changes in habitat characteristics. *Environmental Entomology*, 37: 51–56. (doi: 10.1603/0046-225x(2008)37[51:idoaia]2.0.co;2)
- Sorvari, J. and Hakkarainen, H. (2009). Forest clear-cutting causes small workers in the polydomous wood ant *Formica aquilonia*. *Annales Zoologici Fennici*, 46: 409–416.
- Sorvari, J. and Eeva, T. (2010). Pollution diminishes intra-specific aggressiveness between wood ant colonies. *Science of the Total Environment*, 408: 3189–3192. (doi: 10.1016/j.scitotenv.2010.04.008)
- Sorvari, J., Haatanen, M.K. and Vesterlund, S.R. (2011). Combined effects of overwintering temperature and habitat degradation on the survival of boreal wood ant. *Journal of Insect Conservation*, 15: 727–731. (doi: 10.1007/s10841-010-9372-5)
- Stadler, B., Schramm, A. and Kalbitz, K. (2006). Ant-mediated effects on spruce litter decomposition, solution chemistry, and microbial activity. *Soil Biology and Biochemistry*, 38:561–572. (doi: 10.1016/j.soilbio.2005.06.010)
- Stadler, B. and Dixon, A. (2008). Mutualism: ants and their insect partners, Cambridge University Press, Cambridge, UK: 219pp.
- Stary, P. and Kubiznáková, J. (1987). Content and transfer of heavy metal air pollutants in populations of *Formica* spp. wood ants (Hym., Formicidae). *Journal of Applied Ecology*, 104: 1–10. (doi: 10.1111/j.1439-0418.1987.tb00489.x)
- Stevenson, R.D., Hill, M.F. and Bryant, P.J. (1995). Organ and cell allometry in Hawaiian *Drosophila*: How to make a big fly. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 259: 105–110. (doi: 10.1098/rspb.1995.0016)
- Stockan, J.A., Robinson, E.J., Trager, J.C., Yao, I. and Seifert, B. (2016). Introducing wood ants: evolution, phylogeny, identification and distribution. In: Stockan, J.A. and Robinson, E.J.H., (eds), *Wood Ant Ecology and Conservation*, Cambridge University Press. pp 1-36.

- Stradling, D.J. (1978). Food and feeding habits of ants. In: Brian, M.V., (ed), *Production Ecology of Ants and Termites*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 81–106.
- Styrsky, J.D. and Eubanks, M.D. (2007). Ecological consequences of interactions between ants and honeydew-producing insects. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 274: 151–164. (doi: 10.1098/rspb.2006.3701)
- Sudd, J.H., Douglas, M., Gaynard, T., Murray, D.M. and Stockdale, J.M. (1977). The distribution of wood-ants (*Formica lugubris* Zetterstedt) in a northern English forest. *Ecological Entomology*, 2: 301–313. (doi: 10.1111/j.1365-2311.1977.tb00895.x)
- Sundström, L. (1993). Foraging responses of *Formica truncorum* (Hymenoptera; Formicidae); exploiting stable vs spatially and temporally variable resources. *Insectes Sociaux*, 40: 147–161. (doi: 10.1007/bf01240703)
- Sundström, L. (1995). Dispersal polymorphism and physiological condition of males and females in the ant, *Formica truncorum*. *Behavioural Ecology*, 6(2): 132–139. (doi: 10.1093/beheco/6.2.132)
- Sundström, L., Seppa, P. and Pamilo, P. (2005). Genetic population structure and dispersal patterns in *Formica* ants: a review. *Annales Zoologici Fennici*, 42(3): 163–177.
- Szczepanski, W. and Podkowka, T. (1983). Census of ant nests from the *Formica rufa* group within the Forest Protective Belt of the upper Silesian region. *Sylvan*, 127: 271–281
- Tamminen, P. (1991). Expression of soil nutrient status and regional variation in soil fertility of forested sites in southern Finland. *Folia Forestalia*, 777: 1–40.
- Travan, J. (1990). Bestandsaufnahme der Waldameisennester im Staatswald Oberbayerns. Teil. I. Flachlandforstamter. *Waldhygiene*, 18: 119–142
- Travan, J. (1998). Über den Einfluss von Standortfaktoren auf die Besiedlung des bayerischen Hochgebirges durch Waldameisen (*Formica* spp.) (Hymen., Formicidae). *Anzeiger für Schadlingskunde Pflanzenschutz*, 71: 105–109.
- Treseder, K.K. (2004). A meta-analysis of mycorrhizal responses to nitrogen, phosphorus, and atmospheric CO₂ in field studies. *New Phytologist*, 164: 347–355. (doi: 10.1111/j.1469-8137.2004.01159.x)
- Tschinkel, W.R. (1991). Insect sociometry, a field in search of data. *Insectes Sociaux*, 38: 77–82. (doi: 10.1007/bf01242715)
- Tschinkel, W.R. (1998). Sociometry and sociogenesis of colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex badius*: worker characteristics in relation to colony size and season. *Insectes Sociaux*, 45: 385–410.

- Tschinkel, W.R. (1999). Sociometry and sociogenesis of colonies of the harvester ant, *Pogonomyrmex badius*: distribution of workers, brood and seeds within the nest in relation to colony size and season. *Ecological Entomology*, 24: 222-237. (doi: 10.1046/j.1365-2311.1999.00184.x)
- Tsikak A., Karanikola P. and Papageorgiou A.C. (2016). Distribution and physical traits of red wood ant mounds in a managed Rhodope mountains forest. *Environmental Monitoring and Assessment*, 188(7): 436 (doi: 10.1007/s10661-016-5398-9)
- Tsikak A., Karanikola P. and Orfanoudakis M. (2021). Influence of the Red Wood Ant *Formica lugubris* Zetterstedt (Hymenoptera: Formicidae) on the surrounding forest soil. *Bulgarian Journal of Soil Science*, 6(1): 9-17 (doi: 10.5281/zenodo.4886610)
- Väänänen, S., Vepsäläinen, K. and Savolainen, R. (2010). Indirect effects in boreal ant assemblages: territorial wood ants protect potential slaves against enslaving ants. *Annales Zoologici*, 60: 57–67. (doi: 10.3161/000345410x409524)
- Véle, A. and Modlinger, R. (2019). Body Size of Wood Ant Workers Affects their Work Division. *Sociobiology*, 66(4): 614-618 (doi: 10.13102/sociobiology.v66i4.4596)
- Vepsäläinen, K. and Pisarski, B. (1982). Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici*, 19: 327–335.
- Vepsäläinen, K. and Savolainen, R. (1990). The effects of interference by Formicine ants on the foraging of *Myrmica*. *Journal of Animal Ecology*, 59: 643–654. (doi: 10.2307/4886)
- Vepsäläinen, K. and Savolainen, R. (1994). Ant-Aphid Interaction and Territorial Dynamics of Wood Ants. *Memorabilia Zoologica*, 48:251-259.
- Vepsäläinen, K., Savolainen, R., Tiainen, J. and Vilén, J. (2000). Successional changes of ant assemblages: from virgin and ditched bogs to forests. *Annales Zoologici Fennici*, 37: 135–149.
- Vulla, E., Hobson, K.A., Korsten, M., Leht, M., Martin, A.J., Lind, A., Männil, P., Valdmann, H. and Saarma, U. (2009). Carnivory is positively correlated with latitude among omnivorous mammals: evidence from brown bears, badgers and pine martens. *Annales Zoologici Fennici*, 46(6):395-415.
- Warrington, S. and Whittaker, J.B. (1985). An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by *Formica rufa* predation on sycamore (*Acer pseudoplatanus*). II. Aphidoidea. *Journal of Applied Ecology*, 22: 787-796. (doi: 10.2307/2403230)
- Way, M.J. and Khoo, K.C. (1992). Role of ants in pest management. *Annual Reviews in Entomology*, 37: 479–503. (doi: 10.1146/annurev.en.37.010192.002403)

- Weber, N.A. (1935). The biology of the thatching ant. *Ecological Monograph*, 5: 165–206. (doi: 10.2307/1948521)
- Welch, R.C. (1978). Changes in the distribution of the nests of *Formica rufa* L. (Hym., Formicidae) at Blean Woods National Nature Reserve, Kent, during the decade following coppicing. *Insectes Sociaux*, 25: 173–186. (doi: 10.1007/bf02224256)
- Wellenstein, G. (1952) Zur Ernährungsbiologie der Roten Waldameise. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, Pflanzenpathologie und Pflanzenschutz*, 59: 430–445.
- Wellenstein, G. (1954). Die Insektenjagd der Roten Waldameise. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 36: 185–217.
- Wellenstein, G. (1967). Zur Frage der Standortansprüche hügelbauender Waldameisen (*Formica rufa*-Gruppe). *Zeitschrift für Angewandte Zoologie* 54: 139–166.
- Wellenstein, G. (1980). Auswirkung hügelbauender Waldameisen der *Formica rufa*-Gruppe auf forstschädliche Raupen und das Wachstum der Waldbäume. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 89: 144–157.
- Wells, S.M., Pyle, R.M. and Collins, N.M. (1983). *The IUCN Invertebrate Red Data Book*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland. pp 499–502.
- Wheeler, W.M. (1911). The ant-colony as an organism. *Journal of morphology*, 22: 307–25. (doi: 10.1002/jmor.1050220206)
- Whittaker, J.B. (1991). Effects of ants on temperate woodlands. In: Huxley, C.R. and Cutler, D.F., (eds), *Ant-Plant Interactions*, Oxford University Press, Oxford. pp 67–79.
- Whittaker, J.B. and Warrington, S. (1985). An experimental field study of different levels of insect herbivory induced by *Formica rufa* predation on sycamore (*Acer pseudoplatanus*) III. Effects on tree growth. *Journal of Applied Ecology*, 22: 797–811. (doi: 10.2307/2403230)
- Wilson, E.O. (1971). *The Insect Societies*, 1st ed. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 548 p
- Wiśniewski, J. (1976). The occurrence rate of ants from the *Formica rufa*-group in various phytosociologic associations. *Oecologia*, 25: 193–198. (doi: 10.1007/bf00368854)
- Woodell, S.R.J. and King, T.J. (1991). The influence of mound-building ants on British lowland vegetation. In: Huxley, C.R., Cutler, D.F. (Eds.), *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford, pp. 521–535.
- Wright, P.J., Bonser, R. and Chukwu, U.O. (2000). The size-distance relationship in the wood ant *Formica rufa*. *Ecological Entomology*, 25: 226–233. (doi: 10.1046/j.1365-2311.2000.00253.x)
- Wu, Q. and Brown, M.R. (2006). Signaling and function of insulin-like peptides in insects. *Annual Review of Entomology*, 51: 1–24.

- Wuorenrinne, H. (1994). Some interesting features on Finnish wood ant mounds. *Memorabilia Zoologica*, 48: 261–265.
- Yao, I. (2012). Seasonal trends in honeydew-foraging strategies in the red wood ant *Formica yessensis* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 59: 1351–1363. (doi: 10.13102/sociobiology.v59i4.519)
- Yarrow, I.H.H. (1955). The British ants allied to *Formica rufa* L. (Hym., Formicidae). *Transactions of the Society for British Entomology*, 12: 1–48.
- Zahn, M. (1958). Temperatursinn, Wärmehaushalt und Bauweise der roten Waldameisen (*Formica rufa* L.). *Zoologische Beiträge*, 3/2:127–194.
- Zakharov, A.A., Ivanickaja, E.F. and Maksimova, A.E., (1981). Accumulation of nutrients in nests of *Formica* sp. (Hymenoptera, Formicidae). *Pedobiologia*, 21: 36–45.
- Zakharov, A.A. and Sablin-Yavorskii, A.D. (1998). Ants in biodiversity studies. *Uspekhi Sovremennoi Biologii*, 118(3): 246–264.
- Zingg, S., Dolle, P., Voordouw, M.J. and Kern, M. (2018). The negative effect of wood ant presence on tick abundance. *Parasites and Vectors*, 11: 164. (doi: 10.1186/s13071-018-2712-0)
- Żmihorski, M. (2010). Distribution of red wood ants (Hymenoptera: Formicidae) in the clear-cut areas of a managed forest in Western Poland. *Journal of Forest Research*, 15: 145–148. (doi: 10.1007/s10310-009-0161-5)
- Zoebelein, G. (1954). Versuche zur Feststellung des Honigtauertrages von Fichtenbeständen mit Hilfe von Waldameisen. *Zeitschrift für angewandte Entomologie*, 36: 358–362.
- Zoebelein, G. (1956). Der Honigtau als Nahrung der Insekten. Teil I. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 38: 369–416.

Ελληνόγλωσση βιβλιογραφία

- Λεγάκις Α. (1983). Ο ρόλος των μυρμηγκιών της ομάδας *Formica rufa* στη βιολογική καταπολέμηση και η σημασία τους για την Ελλάδα. Α' Πανελλήνιο Συνέδριο επί των Ασθενειών και Εχθρών των Φυτών, Αθήνα. Περίληψεις Ανακοινώσεων, σελ. 63-64.
- Μαρκάλας, Σ.Δ. (2010). Δασική εντομολογία (1^η εκδ.). Θεσσαλονίκη: Ζανδές.
- Τσίκας, Α. και Καρανικόλα, Π. (2013). Η οικολογική σημασία των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών (*Formica rufa* Group) στο δασικό οικοσύστημα και οι σημαντικότερες απειλές τους. Πρακτικά του 16ου Πανελληνίου Δασολογικού Συνεδρίου στη Θεσσαλονίκη 6 - 9 Οκτωβρίου 2013, σελ 710-719.

Τσίκας, Α. (2020). Μορφολογία, οικολογία και συμπεριφορά των κόκκινων δασικών μυρμηγκιών στη Βόρεια Ελλάδα. Διδακτορική Διατριβή. Σχολή Επιστημών Γεωπονίας και Δασολογίας, Τμήμα Δασολογίας και Διαχείρισης Περιβάλλοντος και Φυσικών Πόρων. Δημοκρίτειο Πανεπιστήμιο Θράκης. Διαθέσιμο από: Εθνικό Αρχείο Διδακτορικών Διατριβών. <https://www.didaktorika.gr/eadd/handle/10442/48443>



ISBN: 978-960-9698-17-7