

dc_140_10

MTA Doktori Pályázat
Doktori értekezés

**Az urbanizáció hatása a talajfelszíni ízeltlábúakra,
különös tekintettel a futóbogarakra
(Coleoptera: Carabidae)**

M a g u r a T i b o r

Debrecen, 2011.

Tartalomjegyzék

1.	Bevezetés	2 -
1.1.	A városiasodás folyamata és hatásai	2 -
1.2.	A GLOBENET projekt	7 -
1.3.	Az urbanizációval összefüggő, tesztelendő hipotézisek	9 -
1.4.	Az értekezés felépítése, felhasznált adatsorok	11 -
2.	Anyag és módszer	12 -
2.1.	Mintavételi elrendezés és mintavételi helyek	12 -
2.2.	Mintavételi módszer	15 -
2.3.	Vizsgált háttérváltozók	17 -
2.4.	Adatfeldolgozás és adatelemzés	18 -
3.	Eredmények és megvitatásuk	28 -
3.1.	Futóbogarak térbeli eloszlásának faj-populációs szintű összehasonlítása urbanizációs gradiens mentén	28 -
3.2.	Futóbogarak testméretének és testméret-eloszlásának változása urbanizációs gradiens mentén	40 -
3.3.	Futóbogár közösségek változása urbanizációs gradiens mentén	52 -
3.4.	Futóbogár közösségek változása urbanizációs gradiens mentén, kétéves adatsor alapján	65 -
3.5.	Futóbogár közösségek változása urbanizációs gradiens mentén különböző országokban	76 -
3.6.	Szárazföldi ászkarák közösségek változása urbanizációs gradiens mentén	87 -
3.7.	Pók közösségek változása urbanizációs gradiens mentén	92 -
3.8.	Habitat-affinitái indexek az urbanizáció hatásának jellemzésére	100 -
4.	Összegzés és kitekintés	104 -
5.	Köszönetnyilvánítás	113 -
6.	Irodalomjegyzék	114 -

1. Bevezetés

1.1. *A városiasodás folyamata és hatásai*

A városiasodás (urbanizáció) az európai civilizáció egyik alapvető jellemzője, maga a folyamat időszámításunk előtt kb. 700-tól dél-kelet Európából kiindulva terjedt ki fokozatosan az egész kontinensre (Antrop 2000). Az urbanizáció folyamata a városok térbeli és népességbeli növekedését, valamint a városi életforma terjedését jelenti. Az elmúlt évezred végén és az új évezred kezdetén a városiasodás és az azzal együtt járó környezeti hatások jelentették és jelentik az egyik legnagyobb kihívást, amellyel az emberiségnek szembe kell néznie. A probléma oka az, hogy a városok kialakítása során alapvetően csak az ember igényeit próbálják kiszolgálni és a többi élőlény igényeire nem igazán vannak tekintettel. Az urbanizáció hatására az eredeti, természetes környezettől gyökeresen eltérő táj formálódik, amelyben új, mesterségesen létrehozott élőhelyek keletkeznek. Annak ellenére, hogy nagyobb emberi települések már kb. 9000 éve léteznek, az urbanizáció és a vele járó környezet átalakító és -romboló tevékenység csak néhány száz éve vált igazán érzékelhetővé. Ez azzal hozható összefüggésbe, hogy bár az emberiség létszáma folyamatosan növekszik, de igazán a 19. századi ipari forradalom és a 20. századi technológiai áttörések gyorsították fel a városok növekedését és fejlődését. Napjainkban már majdnem 7 milliárd ember él a Földön és az egyre fokozódó emberi hatások és lehetséges következményei miatt az urbanizáció mind a kutatók, mind a tervezők és döntéshozók figyelmének középpontjába került, mivel napjainkban egyre erősödik a felismerés, hogy az élet jövője veszélyben forog (Wilson 2002). Az emberek fele, több mint 3,4 milliárd ember városokban él, az iparosodott államokban ez az arány már a 80 százalékot is eléri (Davis 2006). A városiasodott területek aránya világszerte robbanásszerűen emelkedik, megalapozva azt a feltételezést, hogy 2025-re az emberiség több mint 60 %-a városlakó lesz (Antrop 2000).

Amellett, hogy a városi területek életteret jelentenek a városlakóknak, valódi ökológiai értékkel is bírnak. Az emberi tevékenységek sokfélesége az élőhelyek változatosságát alakítja ki és tartja fenn a városokban, a szinte természetes élőhelyektől az erőteljesen átalakított élőhelyekig megtalálható mindenféle típus. Az urbán kifejezés az emberek nagy sűrűségével jellemezhető humán közösség típusára utal, a lakóépületekkel és egyéb általuk létrehozott mesterséges objektumokkal együtt (Niemelä 1999). Forman és Godron (1986) az emberi hatások intenzitása alapján a városokban tapasztalható változatos tájhasználati típusok öt főtypusát különböztette meg az eredeti természetes környezettől az emberek által erőteljesen

átalakított városközpontig húzódó kontinuum mentén. A gradiens érintetlen végén, a rurál területen, a természetes táj mátrixát a nem telepített és nem kezelt őshonos élőhelyek alkotják. A következő típus a kezelt tájforma, telepített és/vagy kezelt őshonos vagy nem őshonos fajok alkotta élőhelyekkel. A kontinuum közepén a művelt táj helyezkedik el, melyet mezőgazdasági területek alkotnak, melyek lehetnek szántóföldek vagy legelők. A szuburbán tájat a házak, udvarok és utak alacsony-mérsékelt sűrűsége jellemzi. A gradiens városi, urbán vége jellemezhető a legintenzívebb emberi hatással és ezt a tájformát a sűrűn elhelyezkedő lakó- és üzleti épületek, utak és egyéb aszfaltozott felszínek uralják. Természetesen ezek a jól elkülönülő tájformák a többi típus foltjait is magukba foglalhatják (Forman és Godron 1986). Ez a rurál - urbán gradiens, amely a világ minden városában hasonló formában megjelenik, kitűnő lehetőséget biztosít a humán hatások intenzitásának élővilágra gyakorolt hatásaink vizsgálatához (McDonnell és mtsai. 1997).

A fokozódó urbanizáció hatására a környezeti feltételek is megváltoznak, amely az abiotikus faktorok szintjén is megnyilvánul. A rurál területek felől a városok központja felé haladva nő az emberek létszáma és sűrűsége, az utak sűrűsége, a levegő és talajszennyezés, a mesterségesen létrehozott felszínek (járda, sétány, út, épületek) aránya (McKinney 2002). Az urbán területek fontos forrásai az üvegházgázoknak (CO_2 , CH_4 , N_2O , CFC11 és CFC12), egyéb légszennyező anyagoknak (O_3 , NO_x , NO_3^- , NH_4^+) és a hőnek, amelyek hozzájárulnak a regionális és globális környezeti változásokhoz. Számos vizsgálat (Karl és mtsai. 1988, Jones és mtsai. 1990, Hawkins és mtsai. 2004, Shen és mtsai. 2008) igazolta, hogy a levegő hőmérséklete (és ebből adódóan a talajhőmérséklet is; Pouyat és mtsai. 1997) a városokban 1-2 °C-kal magasabb, mint a környező rurál területeken (ún. hősziget-hatás). A városközpontok felé haladva nő az átlagos éves csapadékmennyiség, a talaj tömörödöttsége és a talaj lúgossága is (Sukopp és Werner 1982, Medley és mtsai. 1995, Pickett és mtsai. 2001). Ezenkívül a légköri CO_2 koncentráció (Grimmond és mtsai. 2002, Idso és mtsai. 2001, 2002, Pataki és mtsai. 2003, Shen és mtsai. 2008), a nitrogén mennyisége, lebomlási aránya (Pouyat és mtsai. 1997, Lovett és mtsai. 2000, Fenn és mtsai. 2003, Zhu és Carreiro 2004, Carreiro és Tripler 2005) és a talaj nehézfém-tartalma (Gulson és mtsai. 1981) is magasabb az urbán területeken, mint rurál környezetükben. Számos alapvető folyamat is szignifikánsan változik a rurál - urbán gradiens mentén, mint például a primer produkció (Gregg és mtsai. 2003), a talaj szénforgalma (Pouyat és mtsai. 2002, Koerner és Klopatek 2002), az avarlebontás és a talaj nitrogénforgalma (Groffman és mtsai. 1995, McDonnell és mtsai. 1997, Pouyat és mtsai. 1997, Hope és mtsai. 2005).

A környezeti feltételekben bekövetkező változások a természetes élőhelyek csökkenését, megszűnését is okozzák, és ennek a változásnak a mértéke drasztikusan emelkedik a városon kívülről a város központja felé haladva. Ahogyan az élőhelyek kiterjedése csökken, a megmaradt élőhelyek egyre több kisebb, elszigetelt foltta darabolódnak (Medley és mtsai. 1995, Collins és mtsai. 2000). Nem csak az épített környezet (épületek, utak, járdák, sétányok, ösvények), hanem a kezelt területek (lakossági, közösségi és egyéb rendszeresen kezelt zöld felületek), a ruderalis felszínek (beépítetlen parcellák, felhagyott mezőgazdasági területek és egyéb kiirtott, de nem kezelt zöld felületek) és a nem őshonos invázív növényfajokkal elárasztott természetes élőhelyek maradványfoltjai is alkalmatlan élőhelyek az őshonos fajok túlélése szempontjából (Whitney 1985). Ebből adódóan az élőhelyfoltok és azok együttese közötti kapcsolat gyakran minimális a városokban. A foltok ugyanis izoláltak, az őshonos fajok számára lehetetlen, sőt a rossz diszperziós képességűek számára egyenesen veszélyes a diszperzió (Gilbert 1989). A természetes élőhelyek fragmentációja a fajgazdagságot (fajszámot) is csökkenti, azonban számos egyéb tényező befolyásolhatja még a fajvesztés bekövetkezését és arányát (McKinney 2002). Vizsgálatok sokasága mutatta ki, hogy a rurál - urbán gradiens mentén a legalacsonyabb faji szintű diverzitást az erőteljesen módosított, beépített városközpontban találjuk és a városi területeken a rurál területekhez képest kevesebb, mint felére csökken a fajok száma. Ilyen összefüggést mutattak ki a növények (Kowarik 1995), a lepkék és madarak (Blair és Launer 1997, Blair 2001), számos rovar (Denys és Schmidt 1998, McIntyre 2000) és emlős (Mackin-Rogalska és mtsai. 1988) esetén is. Néhány kutatás eredményei azt mutatják, hogy az alacsony-mérsékelt emberi hatásokkal terhelt területeken (amilyenek a szuburbán területek) a fajgazdagság magasabb, mint a természetesebb rurál területeken. Ilyen összefüggést találtak az emlősök (Racey és Euler 1982), a lepkék és madarak (Blair 2001), a poszméhek (Pawlikowski és Pokorniecka 1990), a hangyák (Nuhn és Wright 1979), a gyíkok (Germaine és Wakeling 2001) és a növények (Kowarik 1995) esetén. Erre a diverzitási mintázatra egyik lehetséges magyarázat (pl. Blair és Launer 1997, Germaine és Wakeling 2001, Blair 2001) a mérsékelt zavarási hipotézis (Connell 1978). A szuburbán területeken az emberi hatások általában mérsékeltek, a nagyjából természetes mátrixba ágyazódnak be az épített környezet elemei. Más vizsgálatok, a fentiekkel ellentétes eredményről számolnak be, azaz a szuburbán területeken a fajgazdagság alacsonyabb volt, mint a természetesebb rurál területeken (Marzluff 2001). A különböző fajok eltérő módon képesek alkalmazkodni az urbanizáció által okozott környezeti változásokhoz (Gilbert 1989, Adams 1994). Számos, madarakra (pl. Goldstein és mtsai. 1986, Maeda és Maruyama 1991, Blair 2001) és emlősökre

(pl. Nilon és VanDruff 1987) irányuló vizsgálat az urbanizációval együtt járó emberi hatásokra adott válaszaik alapján három jól elkülönülő kategóriába sorolta a fajokat. Az egyik legfontosabb jellegzetesség, amely a három kategóriába sorolható fajokat elkülöníti egymástól az az, hogy milyen mértékben függenek az ember által nyújtott forrásoktól. A városkerülő fajok (urban avoiders, Blair 2001) főleg természetes forrásokat használnak (Johnston 2001), míg a városhasználó fajok (urban exploiters, Blair 2001) szinte teljesen az ember által nyújtott forrásoktól függenek. A városhoz alkalmazkodó fajok (urban adapters, Blair 2001) széles körben hasznosítják a természetes forrásokat, de fakultatívan képesek a humán forrásokat is hasznosítani. Később ezeket a kategóriákat más taxonok esetén is alkalmazták (lepkékre Blair és Launer 1997, míg gyíkokra Germaine és Wakeling 2001). A városkerülő fajok nagyon érzékenyek az emberi hatásokra, zavarásokra. Az emberi közelség hatására az először eltűnő fajok általában a nagyméretű emlősök, különösen a ragadozók, mivel az ember őket közvetlenül üldözi, valamint viszonylag ritkák és alacsony reprodukív rátájúak. Ennek megfelelően az európai települések megjelenése után először a puma, a bölény és a jávorszarvas tűnt el (Matthiae és Stearns 1981). A városkerülő madárfajok a nagykiterjedésű, idős erdők belsejéhez alkalmazkodtak, mint például a fákon táplálkozó rovarevő és számos földön fészkelő faj (Whitcomb és mtsai. 1981, Beissinger és Osborne 1982, Sears és Anderson 1991, Adams 1994). Az emberi hatásokra igen érzékeny növényfajok közé a kései szukcessziós fázishoz kötődő fajok és a vizes élőhelyek fajai tartoznak (Stein és mtsai. 2000). A városhoz alkalmazkodó növényfajok a korai szukcessziós stádium jellemző fajai és gyakoriak a szuburbán területeken. A városhoz alkalmazkodó állatfajok tipikusan a szegélyt preferáló fajok, melyek az erdőszegélyhez és a környező nyílt élőhelyekhez adaptálódtak (Whitcomb és mtsai. 1981, Adams 1994). Madarak közül a városhoz alkalmazkodó fajokhoz sorolhatók a vegyes táplálkozásúak, a magevők és a talajon, illetve a levegőben táplálkozó fajok, a fákon, bokrokon és az odúban fészkelő fajok (Whitcomb és mtsai. 1981, Beissinger és Osborne 1982, Sears és Anderson 1991, Adams 1994, Johnston 2001). A városhasználó fajok (gyakran szinantrop fajoknak is nevezik őket, Sukopp és Werner 1982, Mackin-Rogalska és mtsai. 1988, Johnston 2001) nagyon jól alkalmazkodtak az erőteljesen átalakított városi körülményekhez, általában nem őshonosak és ezek a fajok alkotják a városi, homogenizálódott fauna nagy részét (Blair 2001). A növények közül városhasználó fajok a ruderalis fűfélék és évelő fajok (Sukopp és Werner 1982, Whitney 1985, Kowarik 1995). A madarak közül az odúlakó és talajon táplálkozó, mindenevő és magevő fajok tartoznak ebbe a csoportba (Lancaster és Rees 1979, Adams 1994). Több vizsgálat is kimutatta, hogy a rurál - urbán gradiens mentén a városközpont felé haladva nő a nem őshonos fajok száma és aránya

(McKinney 2002). Általánosságban a nem őshonos fajok aránya a rurál területeken kevesebb, mint néhány százalék, míg a városi területeken 50 % fölé is emelkedhet. Ez a jelenség a zavart élőhelyek arányának növekedésével hozható összefüggésbe, mivel ezek az élőhelyek kiváló lehetőséget biztosítanak a nem őshonos növény (Kowarik 1995, Luken 1997) és állatfajok (Adams 1994, Marzluff 2001) megtelepedésére és a kínálkozó új források kihasználására. Az élőhelyek megsemmisítésével járó emberi hatások közül (Czech és mtsai. 2000) a városok fejlődése és terjeszkedése okozza a legnagyobb lokális kihalásokat és gyakran az őshonos fajok döntő többségét meg is semmisíti (Vale és Vale 1976, Luniak 1994, Kowarik 1995, Marzluff 2001). Ráadásul a megsemmisített őshonos fajok helyére szélesen elterjedt nem őshonos és/vagy generalista fajok települnek be. Ez a kicserélődési folyamat képezi alapját a biotikus homogenizációnak, mely a helyi közösségek biológiai egyediségének elvesztését, csökkentését okozza (Blair 2001). A rurál - urbán gradiens mentén végzett kutatások azt mutatják, hogy sok taxon esetén, így például a növények (Kowarik 1995), a lepkék és madarak (Blair és Launer 1997) esetén a nem őshonos fajok száma nő, míg az őshonos fajok száma csökken a városközpontok felé haladva. Azonban azt is ki kell emelni, hogy néha ritka és veszélyeztetett fajok is előfordulnak/túlélnek a városi élőhelyeken (Kendle és Forbes 1997, Godefroid 2001), sőt az élőhelyek sokféleségének köszönhetően, a városi területek gyakran magas fajgazdagsággal jellemezhetőek (Shepherd 1994). Napjainkban került a figyelem középpontjába, hogy az urbanizálódott területeken meglévő biodiverzitás fontos környezeti szolgáltatásokat nyújthat, hozzájárulhat például a levegőbe jutó porok megkötéséhez, a mikroklimatikus szélsőségek enyhítéséhez (Bolund és Hunhammar 1999), de feltehetőleg az egyik legjelentősebb szolgáltatás az élet szeretetéből adódó pszichológiailag kedvező hatások (ún. biophilia; Wilson 1984, Fuller és mtsai. 2007). Azonban a városiasodás számos élőhely és faj szempontjából veszélyt is jelent. Ellensúlyozandó a városiasodás negatív hatásait és biztosítandó, hogy a városok terjeszkedése fenntartható legyen, a városok tervezésénél az ökológiai ismeretek felhasználása elengedhetetlen. Azonban, számos országban (hazánkban is) rendkívül hiányosak az ilyen jellegű ismereteink és elenyésző az ökológiai információk integrálása a városok tervezésénél és fenntartásánál (Douglas 1992). A városi ökológiai ismeretek hiánya nem marad következmények nélkül. Először is, számos városban az urbán élőhelyek biodiverzitása nem megfelelően dokumentált, így az alapinformációk hiányosak. Másodszor, az előző pont eredményeként, az ökológiai információk várostervezésben való alkalmazhatóságának lehetősége nagyon korlátozott. Ezt az elégtelen helyzetet a tudományosan megalapozott ökológiai információk várostervezésbe

való integrálásáért elkötelezett tervezők, kezelők és elhivatott városlakók egyaránt felismerték.

1.2. A GLOBENET projekt

Az antropogén tevékenységek sokasága, amilyen a mezőgazdálkodás, az erdészet és az urbanizáció, átalakított tájformák hálózatát hozza létre, amelyek hasonló mintázatban és szerkezetben fordulnak elő a világon (Poschlod és mtsai. 2005, Ulrich és Buszko 2004, Paillet és mtsai. 2009). Az urbanizáció kapcsán például a sűrűn beépített és erőteljesen zavart városközpontot csökkenő beépítettséggel és növekvő természetességgel jellemezhető területek veszik körül. Ilyen rurál - urbán gradiensek a Föld minden részén megtalálhatók, bár az élőhelyek konkrét típusai különböznek. Azonban kevésbé tudott, hogy ezek az ember által okozott változások a világon vajon hasonló módon befolyásolják-e a biodiverzitást vagy inkább függenek a helyi viszonyok egyedei sajátosságaitól (Samways 1992, Niemelä és mtsai. 2000). Ezért sürgős igény jelentkezett egyszerű protokollok kidolgozására, mellyel az ilyen jellegű tevékenységek biodiverzitásra gyakorolt hatásait értékelhetjük és ahol még lehetséges, ott minimalizáljuk a kedvezőtlen hatásokat (Andersen 1999). 1998 áprilisában, Helsinkiben tartott munkaértekezleten Jari Niemelä és munkatársai kezdeményezésére indult el a GLOBENET projekt, egy globális hálózat a tájformákban bekövetkező változások biodiverzitásra gyakorolt hatásainak értékelésére és nyomon követésére (Global Network for monitoring landscape change; Niemelä és mtsai. 2000). A projekt a világ számos pontján a vizuálisan hasonló tájmozaikokban folytatott vizsgálatait során egyszerű, közös mintavételi módszert alkalmaz (talajcsapdázás) és azonos célcsoportot vizsgál (futóbogarak, *Coleoptera: Carabidae*) erdővel borított élőhelyeken. A futóbogarakat azért választották a legfontosabb célcsoportként, mert fajgazdagok, morfológiailag, taxonómiailag, ökológiailag és viselkedésükben eléggé változatosak, tömegesek, a világ valamennyi részén jelentős szerepet töltenek be a talajfelszín faunájában, fajaik pontosan meghatározható élőhelyigénnyel rendelkeznek, könnyen gyűjthetők és határozhatók, megbízható monitoring szervezetek, érzékenyek a humán eredetű zavarásokra és a világ számos pontján széleskörűen tanulmányozzák őket a tájhasználattal összefüggésben (Lövei és Sunderland 1996, Niemelä és mtsai. 2000). Azért csak egy csoport tanulmányozását tűzte ki célul a projekt, mert a teljes bióta felmérése szinte teljesen lehetetlen a rendkívül magas fajszám és az egyes csoportok bizonytalan taxonómiai helyzete miatt (Niemelä és mtsai. 2000). Természetesen a projekt előrehaladtával egyéb taxonok is bekerültek a tanulmányozandó csoportok körébe

(fonálférgek-*Nematoda*; százlábúak-*Chilopoda*; ikerszelvényesek-*Diplopoda*; szárazföldi csigák-*Gastropoda: Pulmonata*; pókok-*Araneae*; levéltetvek-*Aphidina*; hangyák-*Formicidae*; kétszárnyúak-*Diptera*; madarak-*Aves*; lásd Penev és mtsai. 2004 összefoglaló munkáját). A projekt egyaránt javasolja a populációsintű és közösségintű jellemzők vizsgálatát a rurál - urbán gradiens mentén. A populációsintű jellemzők közül az ivararányok, a szárnyas alakok arányának vizsgálatát hangsúlyozzák. A közösségintű jellemzők a fajgazdagság (fajszaám), az abundancia, a minták hasonlóságának, a ritkaságot leíró függvények, a funkcionális csoportok, az adott élőhelyhez kötődő fajok számának és arányának, a testméret és a testméret-eloszlás vizsgálatát ölelik fel. Mivel a fajkompozíció jelentősen változik az egyes földrajzi régiók között, ezért a fajlisták országonkénti direkt összehasonlítása kevés figyelmet érdemel (Andersen 1997). A mai napig a projekt keretében kilenc országból közöltek eredményeket: Belgium, Bulgária, Dánia, Finnország, Japán, Kanada, Magyarország, Nagy-Britannia és Románia. Öt országban (Belgium, Japán, Kanada, Nagy-Britannia, Románia) csak a futóbogarakat vizsgálták (Niemelä és mtsai. 2002, Ishitani és mtsai. 2003, Gaublonne és mtsai. 2005, 2008, Máthé és Balázs 2006, Sadler és mtsai. 2006). Bulgáriában a növényeket, fonálférgeket, a százlábúakat, az ikerszelvényeseket, a szárazföldi csigákat, a pókokat, a levéltetveket, a futóbogarakat, a hangyákat, a kétszárnyúakat és a madarakat egyaránt vizsgálták (Penev és mtsai. 2004), igaz a csoportok többségénél egyszerű fajlista közlésén kívül mélyebb elemzésekre nem vállalkoztak. Dániában a futóbogarakat (Elek és Lövei 2007) és a szárazföldi ászkarákat vizsgálták (Vilisics és mtsai. 2007). Finnországban a futóbogarakon kívül (Alaruikka és mtsai. 2002, Niemelä és mtsai. 2002, Venn és mtsai. 2003) vizsgálták a talajfelszíni pókokat is (Alaruikka és mtsai. 2002). Magyarországon a futóbogarak mellett (Magura és mtsai. 2004b, 2006b, 2006c, 2008b, 2008c, 2008d) a szárazföldi ászkarákat (Magura és mtsai. 2006b, 2008a, 2009, Hornung és mtsai. 2007), a pókokat (Magura és mtsai. 2008c, 2010a) és az ikerszelvényeseket (Bogyó és Korsós 2009) is tanulmányozták. A kilenc országból származó, futóbogarakra vonatkozó publikált eredmények szintézisére két munka vállalkozott (Niemelä és Kotze 2009, Magura és mtsai. 2010b). Nem erdővel borított, hanem nyílt élőhelyek (nem kezelt gyepek és erősen kezelt sírkertek) futóbogár együtteseinek rurál - urbán gradiens menti vizsgálatáról eddig egyedül Kanadából van publikált eredmény (Hartley és mtsai. 2007).

1.3. Az urbanizációval összefüggő, tesztelendő hipotézisek

Az urbanizáció a természetes közösségek szempontjából egyfajta zavarásként jelentkezik (Rebele 1994). A zavarás közösségekre gyakorolt hatásáról több hipotézis ismert. Ezek a zavarás és diverzitás (rendszerint fajszám) viszonyának különböző aspektusait ragadják meg, így részben átfednek, részben pedig kiegészítik egymást (Tóthmérész és Magura 2009).

A *mérsékelt vagy köztes zavarási hipotézis* (Connell 1978) a leghíresebb és a leggyakrabban idézett hipotézis, amely szerint a diverzitás növekszik az enyhén vagy mérsékelt zavarát élőhelyeken. Vizsgálati szituációinkban így hipotézisünk az, hogy a vizsgált élőlénycsoportok fajszáma a mérsékelt zavarát szuburbán területen lesz a legmagasabb.

A *növekvő zavarási hipotézis* szerint a fajgazdagság folyamatosan csökken a zavarás növekedésével (Gray 1989), azaz a hipotézis szerint a vizsgált taxonok fajszáma a legkevésbé zavarát városon kívüli, rurál élőhelytől fokozatosan csökken az erősen zavarát városi élőhely felé.

A mérsékelt zavarási hipotézis és a növekvő zavarási hipotézis a közösség teljes fajszámára vonatkozik. Az ökológiai szempontból specifikusabb hipotézisek a fajkészlet alábbi felosztásán alapulnak: Teljes fajkészlet = Erdei fajok + Generalista fajok + Mátrix (nyílt élőhelyek) fajok. A zavarás elsősorban az adott élőhelyhez adaptálódott specialista élőlényeket érinti hátrányosan. A *habitat specialista hipotézis* szerint az eredeti, zavartalan élőhelyekhez kötődő, ahhoz adaptálódott fajok (vizsgálati szituációinkban az erdei specialista fajok) száma vagy közösségen belüli részesedése csökken az erősen zavarát, átalakított élőhelyek felé haladva (Magura és mtsai. 2004b), azaz a hipotézis szerint az erdei specialista fajok száma és/vagy aránya csökken a rurál - urbán gradiens mentén.

A *habitat specialista hipotézis* komplementere az *opportunistafaj hipotézis* (Gray 1989, Magura és mtsai. 2004b). Eszerint erőteljes zavarás esetén az opportunistafajok válnak dominánssá a zavarát élőhelyen, azaz esetünkben az opportunistafajok száma, illetve közösségbeli részesedése az erősen zavarát és jelentősen átalakított urbán élőhelyen lesz a legmagasabb.

A *mátrixfaj hipotézis* (Tóthmérész és mtsai. 2011) szerint a városi területeken az erdők park jellegűvé alakításával (nyílt foltok megjelenésével) a környező nyílt élőhelyek (mezőgazdasági területek és gyepek) alkotta mátrixból fajok hatolhatnak be az erdőfoltba, így ezeken az élőhelyeken a mátrixra jellemző fajok száma növekszik. A konkrét szituációinkban

a nyílt élőhelyekre jellemző fajok száma vagy aránya az erősen átalakított városi élőhelyen lesz a legmagasabb.

A *habitat-módosítási hipotézis* magába foglalja a habitat specialista hipotézist, az opportunist fajok hipotézist és a mátrixfajok hipotézist is, de figyelembe veszi a különböző földrajzi adottságokból adódó fajkészletbeli különbségeket is (Magura és mtsai. 2008b). A hipotézis szerint az urbanizáció növekvő intenzitása az eredeti, természetközeli élőhely struktúráját megváltoztatja és átalakítja, előidézve ezáltal az erdei specialista fajok dominanciájának és jelenlétének csökkenését. Azonban, ahogyan az eredeti erdei élőhely egyre kisebb lesz, feldarabolódik, a generalista fajok és a környező mátrixból származó fajok számára lehetőség nyílik a megmaradt élőhelysziget előzönlésére (Lövei és mtsai. 2006). Azonban a regionális fajkészlet függvényében az eredeti élőhely átalakítása növelheti is és csökkentheti is a teljes fajszámot, diverzitást. Olyan földrajzi régiókban (pl. Finnországban), ahol az erdei élőhelyek alkotják a mátrixot és így kevés a generalista és nyílt élőhelyhez kötődő fajok száma, a diverzitásban jelentkező változást az erdei specialista fajok élőhely-átalakításra adott válasza határozza meg. Viszont olyan régiókban, ahol az erdei élőhelyek a nyílt élőhelyek alkotta mátrixba vannak beágyazva (pl. Magyarország) és így sok generalista és nyílt élőhelyre jellemző faj van jelen, az élőhely-átalakítás hatására a teljes fajszám (diverzitás) növekedhet.

A *csökkenő testméret hipotézis* (Szyszko 1983, Gray 1989, Blake és mtsai. 1994, Magura és mtsai. 2004b, 2006c) szerint a megváltozott környezeti feltételekkel jellemezhető, erősen zavart területeken az átalakított élőhelyeket gyorsan kolonizáló kisebb méretű egyedek dominálnak, míg a gyengén zavart, stabil, kiegyensúlyozott környezeti feltételekkel jellemezhető természetközeli élőhelyeken a nagyobb méretű egyedek lesznek többségben. Azaz esetünkben az erősen zavart urbán élőhelyen a vizsgált élőlények testmérete kisebb lesz, mint a kevésbé zavart rurál élőhelyen.

A *homogenizációs hipotézis* a városi környezetben érvényesülő környezeti feltételek konvergenciájára vonatkozik. A városok világszerte egyre hasonlóbba válnak és a környezeti feltételek is hasonló módon változnak meg, így hasonló fajok kerülhetnek előnybe a városokban, azaz a városok fajkészlete egyre hasonlóbba lesz, azaz homogenizálódik (taxonómiai homogenizáció; McKinney 2006). A hipotézis szerint azt vártuk, hogy a tanulmányozott kilenc ország esetén azonos földrajzi régióban (ÉNy-Európa, DK-Európa, tengerentúl) az urbán élőhelyek faunája hasonlóbba lesz egymáshoz, mint rurál párjához. A taxonómiai homogenizációt számos vizsgálat igazolta (Olden és Rooney, 2006, Olden és mtsai. 2006), azonban ízeltlábúak esetén ritkán tesztelték (Blair 2001).

1.4. Az értekezés felépítése, felhasznált adatsorok

Az értekezésben tizenhárom megjelent publikáció eredményei kerülnek bemutatásra (3.1.-3.8. fejezet), melyek az urbanizáció talajfelszíni ízeltlábúakra, különös tekintettel a futóbogarakra gyakorolt hatásait vizsgálják, különböző, de egymásra épülő szempontrendszer alapján (Tóthmérész és Magura 2009).

Az első fejezet egyéves adatsorra építve, Debrecenben, a futóbogarak fajpopulációjának szintjén vizsgálja, hogy a különböző élőhely-kötődésű fajok (erdei specialisták, generalisták, nyílt élőhelyhez kötődők) egyedszámai hogyan változnak a rurál - urbán gradiens mentén és az egyedszámbeli eloszlásokat milyen környezeti paraméterek magyarázhatják (Magura és mtsai. 2008d).

A második fejezet átmenet a faj-populációs szintű és közösségi szintű vizsgálatok között, ugyanis egy kétéves adatsor alapján a debreceni GLOBENET projekt területén elemzi a futóbogarak testméretét és testméret-eloszlását az urbanizációs gradiens mentén a legmodernebb eloszlást leíró függvények segítségével (Magura és mtsai. 2006c).

A harmadik fejezettől kezdődően az urbanizáció közösségi szintű jellemzőkre gyakorolt hatásait vizsgálom. Így a harmadik fejezetben egyéves adatsorra építve, Debrecenben, a futóbogarak teljes fajszerkezetének, a különböző habitat affinitású fajok szerkezetének és egyedszerkezetének változásait elemzem a rurál - urbán gradiens mentén, feltárva a gradiens egyes elemeire jellemző karakterfajokat és megvizsgálva, hogy a közösségi jellemzők és a környezeti faktorok között milyen kapcsolat mutatható ki (Magura és mtsai. 2004b).

Terepi vizsgálatok esetén egy egyéves adatsor alapján a közösségi szintű jellemzőkben kimutatott összefüggések nem biztos, hogy a valódi összefüggéseket mutatják, ezért általános trendek megfogalmazásához többéves adatsorra van szükség. A negyedik fejezetben két egymást követő év adatait felhasználva, Debrecenben, a futóbogarak teljes faj- és egyedszerkezetének, valamint a különböző élőhely-kötődésű fajok szerkezetének és egyedszerkezetének változásait elemzem a gradiens mentén (Magura és mtsai. 2004b, 2005b, 2008b).

Az ötödik fejezet a GLOBENET projekt keretében az eddig kilenc országból publikált futóbogár adatok felhasználásával vizsgálja azt a kérdést, hogy az egyes urbanizációs vizsgálatok eredményeiből levont következtetések vajon azonos érvényűek-e és helytállóak-e a különböző földrajzi régiókban. A tanulmányban választ keresek arra, hogy az urbanizáció hatására a futóbogarak diverzitásában, illetve az erdei specialista fajok diverzitásában

kimutatható-e valamilyen általános mintázat, továbbá, hogy az urbanizáció hatására érvényesül-e a taxonómiai homogenizáció (Magura és mtsai. 2010b).

A hatodik és a hetedik fejezetben azt vizsgálom, hogy a futóbogarak kapcsán kimutatott összefüggések más, szintén a talajfelszínen aktív ízeltlábú csoport esetén is helytállóak-e. Ezekben a fejezetekben a szárazföldi ászkarákok és a pókok urbanizációra adott válaszait vizsgálom Debrecenben, egyéves adatsor segítségével (Magura és mtsai. 2006b, 2008a, 2008c, 2009, 2010a).

A nyolcadik fejezetben az emberi tevékenységek környezetre gyakorolt hatásának számszerűsítésére kidolgozott új eljárást, a habitat-affinitási indexeket alkalmazom az urbanizáció példáján, a Debrecenben, a futóbogarakra irányuló egyéves gyűjtés adatsorát felhasználva (Tóthmérész és Magura 2005).

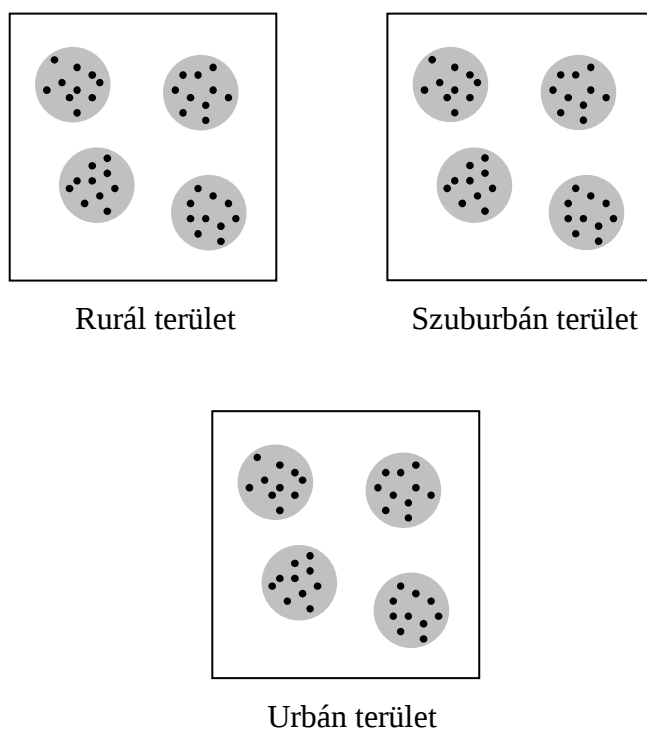
2. Anyag és módszer

2.1. *Mintavételi elrendezés és mintavételi helyek*

A GLOBENET projekt standardizált mintavételi módszere szerint a rurál - urbán gradiens mentén végzett vizsgálatok során három zavarási egységet kell kiválasztani: a szinte alig zavart, természetes rurál mintavételi területet, a mérsékelten zavart és átalakított, enyhén beépített szuburbán területet és az erőteljesen átalakított és zavart, sűrűn beépített urbán mintavételi területet. Mindegyik területen ismétlésként négy-négy mintavételi helyet kell kijelölni. A mintavételi helyeknek egymástól minimum 50 méterre kell elhelyezkedniük, hogy függetlenségük biztosított legyen (Digweed és mtsai. 1995). Mindegyik mintavételi helyen (összesen 12 mintavételi hely) 10-10, egymástól legalább 10 méterre elhelyezkedő talajcsapdát kell random módon telepíteni, azaz összesen 120-at (3 mintavételi terület x 4 mintavételi hely x 10 talajcsapda; lásd 1. ábra). A projekt jelenleg természetes erdei élőhelyeket vizsgál, azaz a külvárosi (szuburbán) és a városi területeken található erdőfoltok is természetesek, őshonos, nem telepített fajok alkotják (Niemelä és mtsai. 2000).

A projekt keretében a mai napig kilenc országból ismertek publikált eredmények (Niemelä és Kotze 2009, Magura és mtsai. 2010b). Belgiumban az ország északi részén, Flandriában, Brüsszelben és környékén folytak a vizsgálatok 2002-ben (Gaublomme és mtsai. 2005, 2008). Flandria jelenleg kevésbé borított erdővel (8%) és a régió mezőgazdálkodási hasznosítása és sűrű népessége hosszútávra tekint vissza. Brüsszel 160 km² kiterjedésű és körülbelül 1 millió lakost számlál. A vizsgált mintavételi helyek mindegyike azonos

talajtípussal (agyagos talaj) és erdőállománnyal (bükk dominálta, 230 évesnél idősebb állományok) jellemezhető (Gaublomme és mtsai. 2008).



1. ábra. A GLOBENET projekt sematikus mintavételi elrendezése a rurál - urbán élőhelygradiens mentén. A négyzetek a mintavételi területeket, a nagy szürke körök az ismétlésként kiválasztott 4-4 mintavételi helyet, míg a kis fekete pontok a talajcsapdákat szimbolizálják.

Bulgáriában Szófiában és környezetében zajlott a vizsgálat 1998-ban. Szófia csaknem 1,5 millió lakosú és kiterjedése 492 km², a vizsgált mintavételi helyek tölgyfajokkal dominált erdőállományokban helyezkedtek el (Niemelä és mtsai. 2002).

Dániában Sorø kisvárosában és környékén került kijelölésre az urbanizációs gradiens. Sorø kisváros Zealand szigetén fekvő regionális központ, nagyjából 80 km távolságra Koppenhágától, kiterjedése kb. 3 km² és lakossága kb. 7000 főt számlál. Valamennyi mintavételi helyen a bükk (*Fagus sylvatica*) volt a domináns fafaj, de kisebb foltokban, kizárólag az utak szegélyében egyéb lombos fák és erdei fenyő (*Pinus sylvestris*) is előfordult. A rurál területet tavasszal dús lágyszárúszint jellemezte (*Anemone silvestris*, *A. ranunculoides* és *Leucojum vernum*), az aljnövényzetet nem ritkították és a lehullott ágakat és kidőlt fákat a helyszínen hagyták. A szuburbán terület a régi temető mellett helyezkedett el, az épített

környezet aránya 20 % volt. Az urbán terület (a beépített környezet aránya 40 %-os) a sorøi akadémia parkjában lett kijelölve, ahol az øshonos erdøfoltokat extenzív, rendszeresen kaszált gyeppek választották el egymástól. A park gondozása során a lenyírt füvet és levágott ágakat az erdøfoltokban hagyták. A parkot az egyik oldalról a sorøi tó határolta. A gyűjtések 2004-ben folytak (Elek és Lövei 2007).

Finnországban a vizsgálatokat Helsinkiben és a körülötte fekvő területeken végezték 1998-ban. Helsinki lakosainak száma kb. 500 000 fő és kiterjedése mintegy 185 km². A mintavételi helyeket a lucfenyő (*Picea abies*) dominanciájával jellemezhető Myrtillus típusú tűlevelű állomány borította és az aljnövényzetben az alábbi fajok voltak gyakoriak: *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Luzula pilosa*, *Festuca ovina*, *Pteridium aquilinum* és különböző moha fajok (Alaruikka és mtsai. 2002, Niemelä és mtsai. 2002).

Japánban a rurál - urbán gradiens mentén a gyűjtéseket Hirosima városában végezték 2001-ben. Hirosima az Ota folyó deltájában helyezkedik el, az 1960-as évektől gyors urbanizáció jellemzi a várost, mára a 900 km² kiterjedésű városban több mint 1,1 millió ember él. A rurál, szuburbán és az urbán területeken is egyaránt tölgy dominálta erdőállomány volt (Ishitani és mtsai. 2003).

Kanadában a vizsgálatok Edmontonban folytak 1998-ban. Edmonton Alberta állam központja, kiterjedése 680 km², lakosainak száma 780 ezer fő. A 12 mintavételi hely rezgő nyár (*Populus tremuloides*) dominálta, 10 ha-nál nagyobb kiterjedésű erdőállomány volt (Niemelä és mtsai. 2002).

Magyarországon az urbanizációs gradiens menti gyűjtéseket az ország második legnagyobb városában, Debrecenben végezték 2001-ben, 2002-ben és 2004-ben. Debrecen kiterjedése 460 km², lakosainak száma 206 000 fő. A mintavételi helyek az egykor összefüggő Nagyerdő területén helyezkedtek el, 100 évnél idősebb kocsányos tölgy (*Quercus robur*) dominálta gyöngyvirágos-tölgyes (Convallario-Quercetum) erdőtársulásokban. A vizsgált foltok mindegyike 6 ha-nál nagyobb kiterjedésű volt. A rurál, szuburbán és urbán területek közti különbséget az épített környezet (házak, utak, aszfaltozott felületek) természetes élőhelyekhez viszonyított aránya alapján adták meg egy random módon kiválasztott 1x1 km-es négyzetben, térinformatikai program (ArcView GIS) segítségével, légi fényképek felhasználásával. A rurál területen az épített környezet aránya 0 % volt, a szuburbán területen kb. 30 %, míg az urbán területen meghaladta a 60 %-ot. A rurál területen az erdészeti beavatkozás elhanyagolható volt, a szuburbán területen a kidőlt fákat eltávolították, míg az aszfaltozott sétányokkal sűrűn behálózott urbán területen (városi parkban) a cserjeszintet erőteljesen ritkították. Az egyes mintavételi területek (rurál,

szuburbán, urbán) egymástól legalább 1 km távolságra helyezkedtek el (Magura és mtsai. 2004b, 2006b, 2006c, 2008b, 2008c, 2008d).

Nagy-Britanniában a vizsgálatokat Birminghamben és a környező területeken végezték 2000-ben. Birmingham város kiterjedése 268 km² és lakosainak száma 1 millió fő. A mintavételi helyek erdőállományaiban 100 évesnél idősebb tölgy és juhar fajok voltak a dominánsak (Sadler és mtsai. 2006).

Romániában az urbanizációs gradienst Sepsiszentgyörgy környékén jelölték ki, a gyűjtések 2004-ben és 2005-ben folytak. Sepsiszentgyörgy város kiterjedése 10 km² és lakosságának száma 60 000 fő. A rurál területen 90 éves *Quercus petraea* - *Fagetum* erdőállomány uralkodott, a cserjeszint nagyon fejlett (20 %-os borítású), míg az aljnövényzet gyengén fejlett (5-10 %) volt. A szuburbán területen 60 éves *Luzulo* - *Fagetum* állomány volt az uralkodó, domináns fafajai a *Fagus sylvatica* (80 %), a *Quercus petraea* (10 %) és a *Carpinus betulus* (10 %) volt. A terület kedvelt hétvégi kirándulóhely, az emberi hatás mértéke számottevő. Az erdőn több ösvény vezet keresztül, a kidőlt vagy száraz fákat, lehullott ágakat rendszeresen eltávolítják. Az erdőt északon egy nyílt füves rét övezi, ahol egy szabadtéri színpad is található. Az urbán terület park jellegű volt, aszfaltozott sétányokkal és az őshonos fajok mellett számos nem őshonos, telepített faj is megtalálható volt. A területről a cserjéket, a lehullott faleveleket, ágakat rendszeresen eltávolítják (Máthé és Balázs 2006, Tóthmérész és mtsai. 2011).

2.2. Mintavételi módszer

Az értekezésben bemutatott vizsgálatokban a talajfelszíni ízeltlábúakat (futóbogarak, szárazföldi ászkarák és pókok) talajcsapdák segítségével gyűjtöttük.

A talajcsapdázás módszerének kidolgozását Barber (1931) nevéhez kötik, de talajcsapdákat már korábban is alkalmaztak (pl. Dahl 1896, cit. Müller 1984), viszont kétségtelenül Barber (1931) írta le először tartósító-folyadékkal való alkalmazását. Később Tretzel (1955) közli részletes leírását a módszernek, annak előnyeivel és hátrányaival. Az ökológiai irodalomban való megjelenése Balogh (1958) és Heydemann (1958) nevéhez fűződik. Természetesen a Barber (1931) által eredetileg használt talajcsapdáknak azóta már lényegesen különböző típusai is megjelentek (D'Arcy-Burt és Kell 1988, Benest 1989b).

Mára a talajcsapdázás általánosan elterjedt és elfogadott módszer a talajfelszínen aktív élőlények élőhelyükön történő vizsgálatához (Thiele 1977, Lövei és Sunderland 1996). Azonban egy jelentős nehézség mindenképpen adódik, mégpedig az, hogy a talajcsapdázással

nyert adatok mennyire tükrözik az adott közösséget alkotó populációk mennyiségi viszonyait. Ugyanis egy közösség ökológiai szerepének és működésének megértéséhez a közösséget alkotó populációkról kvantitatív információkkal kell rendelkezünk, különösen méretükre és ennek változására vonatkozóan. A talajcsapdák fogási valószínűségét számos tényező befolyásolja [pl. csapdázási idő, csapdaszám, csapdák elrendezése, csapdák közötti távolság, csapdaforma, a csapda kerülete, a csapda anyaga, csapdatető alkalmazása, tartósító- és ölüanyag fajtája, csapdák ellenőrzésének ideje, az ún. beásási hatás, a kutatási terület vegetációja, mintaterület egyenetlenségei, klimatikus feltételek, talajtani viszonyok, az egyes fajok, populációk, illetve annak egyedeinek viselkedése, mérete, fiziológiai állapota, fogási hatékonysága, akciórádusza, aktivitása időben és térben (mind horizontálisan, mind vertikálisan), helyhűsége, az egyszer már elfogott állat viselkedése, a populáció denzitása, a pygidial mirigy szekréciójának aggregációs feromonként való működése stb. (részletes áttekintést ld. Mitchell 1963, Greenslade 1964, Adis 1976, 1979, Müller 1984, Luff 1986, Benest 1989a, 1989b, Néve 1994)], ezért egyes szerzők szerint megkérdőjelezhető, hogy a csapdák fogásaiban kimutatott változások valóban a populációs változásokat tükrözik-e. E szerzők szerint a talajcsapdázás nem használható különböző évből (hónapból) származó, egy adott területre vonatkozó adatok, illetve különböző habitatok összehasonlítására, abszolút abundancia értékekre való következtetésre, mivel az egyes vegetációtípusokban lezajló szezonális változások nagymértékben befolyásolják a csapdázott egyedek mennyiségét (pl. Mitchell 1963, Greenslade 1964, Southwood 1978, Adis 1976, 1979, Müller 1984, den Boer 1989, van Essen 1994). Mások, a zoológiai kutatások olyan fajtájában, ahol eltérő helyekről származó eredményeket kell összehasonlítani, olyan megszorító kikötéseket tesznek, hogy a csapdák méretének és számának, valamint a csapdázás időtartamának egyezése esetén végezhető csak el az összehasonlítás (Refseth 1980). Loreau (1984, 1992, 1994) és Niemelä és mtsai. (1985) kutatásai megerősítik, hogy a csapdák összesített fogásértékei és az átlagbiomassza között lineáris viszony van és hogy az összesített adatok a fajok ökológiai fontosságának pontos kifejezője, tehát feltételezik, hogy a legtöbb futóbogár fajra a megszakítatlan, standard talajcsapdázás, ha a kapott értékeket a teljes aktivitási periódusra összegezzük, megbízható, összehasonlítható adatokkal szolgál a populációk méretére, denzitására vonatkozóan. Baars (1979) vizsgálatai is azt mutatják, hogy folyamatos, az egész vegetációs periódus alatt folyó talajcsapdázás összesített értékei alapján a *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824) és a *Calathus melanocephalus* (Linnaeus, 1758) esetén megfelelő lineáris viszony áll fenn számos habitatban és különböző években az átlag denzitás és a csapdázott összegyedszámok között. Ezek alapján Baars (1979) az összehasonlító vizsgálatok kapcsán

általános irányelvként javasolja, hogy a talajcsapdázást a teljes aktivitási időtartamban, azonos csapdaelrendezéssel és azonos teljes csapda-kerülettel kell végezni.

A fentieket figyelembe véve, a talajfelszíni ízeltlábúak urbanizációs gradiens mentén történő vizsgálatakor az egyes mintavételi területek (rurál, szuburbán és urbán) ízeltlábú együtteseinek összehasonlításakor területenként azonos számú, méretű, kerületű és elrendezésű csapdákat alkalmaztunk (mind a 12 mintavételi területen 10-10, egymástól legalább 10 méterre elhelyezkedő random módon telepített talajcsapdát) és a csapdázást a vizsgált csoportok teljes aktivitási periódusában folytattuk. Luff (1975) kimutatta, hogy 6-10 cm átmérőjű csapdák alkalmazása a legmegfelelőbb, így kutatásaink során 10 cm átmérőjű csapdákat használtunk. A csapdák etilén-glikolt tartalmaztak ölfolyadékként, s ürítésüket általában havonta végeztük, mivel Niemelä és mtsai. (1990) kimutatták, hogy egy adott terület futóbogár fajainak közel 42 %-a minden tizedik nap, 52 %-a minden huszadik nap és 67-77 %-a minden huszonnyolcadik nap mintáiban jelen vannak. Ezért javasolták, hogy a minták begyűjtési ideje érje el a húsz-huszonnyolc napot. A talajcsapdák az adott erdőállomány szegélyétől legalább 50 méterre lettek telepítve, hogy elkerüljük a szegélyhatásból adódó torzításokat (Molnár és mtsai. 2001).

2.3. Vizsgált háttérváltozók

A magyarországi helyszínen, a futóbogarak faj-populációinak szintjén és közösségi szintjén, a szárazföldi ászkarákok közösségi szintjén, valamint a pókok közösségi szintjén végzett tanulmányok esetén vizsgáltuk azokat a környezeti változókat, amelyek fontosak lehetnek a talajon mozgó futóbogarak, ászkarákok és pókok térbeli eloszlásának szempontjából (Niemelä és Spence 1994, Pearce és mtsai. 2004, Oxbrough és mtsai. 2005). Így havonta, egy tipikus napsütéses napon mértük a talajhőmérsékletet 2 cm mélységben, a levegő hőmérsékletét a talajfelszínen és a relatív páratartalmat. A statisztikai elemzések a havonkénti mérések átlagain alapulnak. Ezenkívül becsültük a lomblevelekből álló avarréteg-, a lágyszárú növények és a cserjék borítását, a korhadó faanyag mennyiségét és a lombkoronaszint záródását. Továbbá tanulmányoztuk a futóbogarak lehetséges táplálékforrásának mennyiségét is. A lehetséges zsákmányállatok csoportját azok az állatok alkották, amelyek a futóbogarakon kívül szintén a talajcsapdába estek (egyéb bogarak, százlábúak, ikerszelvényesek, szárazföldi ászkarákok és szárazföldi csigák). Mivel ezek az állatok is a talajfelszínen mozogtak, így a futóbogarak szempontjából potenciális táplálékforrásnak tekinthetjük őket (Sergeeva 1994).

2.4. Adatfeldolgozás és adatelemzés

A testméretben rejlő eltérések leírására és elemzésére tradicionálisan a méreteloszlás ferdeségét vagy egyéb, az eloszlások leírására szolgáló statisztikai mérőszámot használnak. A legegyszerűbb mérőszám a ferdeség, amely egy folytonos változó eloszlásának aszimmetriáját írja le a klasszikus ferdeségi koefficienssel (Sokal és Rohlf 1995) a következőképpen:

$$g = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^3}{n \cdot s^3}$$

ahol n az egyedek száma, x_i az i -edik egyed testmérete, $\bar{x}$ az átlagos testméret és s a testméret standard szórása (S.D.). A szimmetrikus eloszlás ferdesége 0, míg egy aszimmetrikus, balra ferde eloszlás negatív ferdeségi értéket kap (esetünkben ekkor a nagyobb testméretű egyedek dominálnak), míg a pozitív ferdeségi érték jobbra ferde eloszlásra utal (kisebb testméretű egyedek a dominánsak). Azonban a ferdeség értékét a kilógó értékek erőteljesen befolyásolják, ezért a számításoknál gyakran a robusztus ferdeségét, a medcouple-t használják (Brys és mtsai. 2004). A robusztus ferdeség értéke -1 és $+1$ között változhat, számításához először az egyedek testméretét sorba rendezzük úgy, hogy $x_{[1]} \leq x_{[2]} \leq \dots \leq x_{[n]}$. Ezután legyen $\text{med}(X_n)$ az X_n adathalmaz mediánja, mégpedig úgy, hogy

$$\text{med}(X_n) = \begin{cases} (x_{[n/2]} + x_{[n/2+1]}) / 2, & \text{ha } n \text{ páros} \\ x_{[n+1]/2}, & \text{ha } n \text{ páratlan.} \end{cases}$$

Ezek után a robusztus ferdeség a következőképpen definiált:

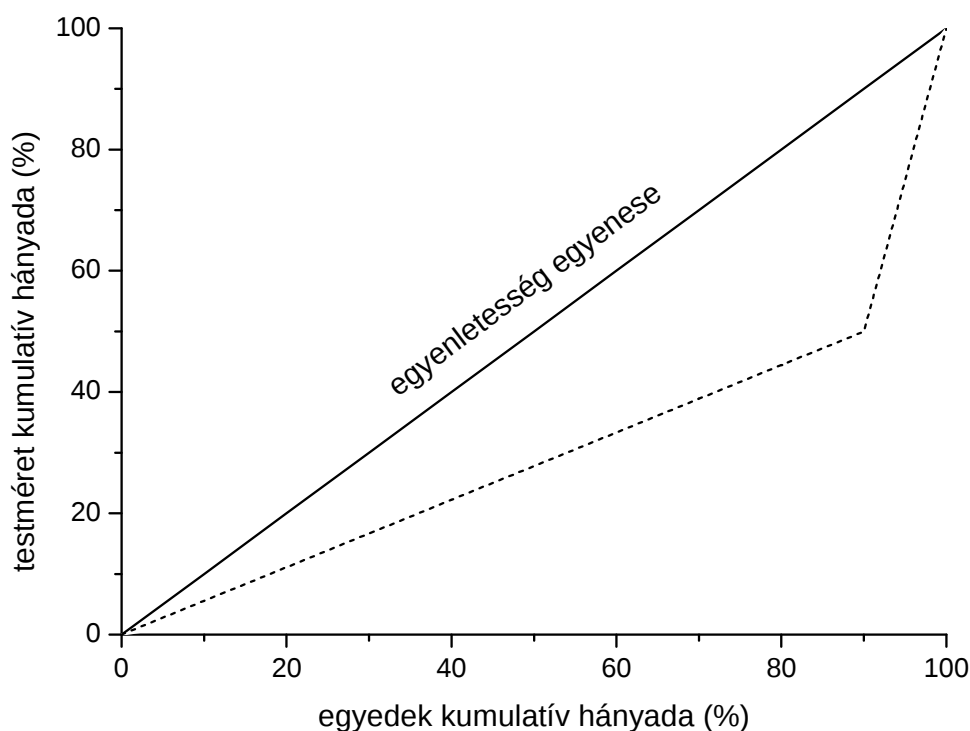
$$MC_n = \text{med} \{ h(x_{[i]}; x_{[j]}); x_{[i]} \leq \text{med}(X_n) \leq x_{[j]} \},$$

ahol

$$h(x_{[i]}; x_{[j]}) = \frac{(x_{[i]} - \text{med}(X_n)) - (\text{med}(X_n) - x_{[j]})}{x_{[i]} - x_{[j]}}$$

és $x_{[i]} \neq x_{[j]}$.

Azonban napjainkban a testméret-eloszlásban jelentkező egyenetlenségek hangsúlyozásának irányába mozdultak el a vizsgálatok. Számos, az ökonómiában használatos egyenetlenségi mérőszámot (Sen 1973) kezdtek el alkalmazni az együttesek méreteloszlásának leírása kapcsán is. Mindegyik mérőszám esetén közös, hogy kiindulási alapja a Lorenz görbe (Lorenz 1905, Weiner és Solbrig 1984), amelynél az egyedeket testméretük szerint növekvő sorrendbe rendezzük, majd az egyedek kumulatív hányadának függvényében ábrázoljuk a testméret kumulatív hányadát. Ha valamennyi egyed azonos méretű, akkor a Lorenz görbe egy egyenes, amelyet az egyenetlenség egyenesének nevezünk. Amennyiben az egyedek különböző méretűek, azaz a testméret-eloszlás egyenetlen, akkor a Lorenz görbe az egyenetlenség egyenesé alatt fut és minél nagyobb az egyenetlenség, annál lejjebb fut (2. ábra).



2. ábra. A Lorenz görbe speciális esete, amikor a vizsgált objektumok mindegyike azonos méretű (egyenletesség egyenes), azonban ha a testméret-eloszlás egyenetlen, akkor az aktuális görbe ez alatt az egyenes alatt fut (pontosított vonallal jelölt görbe).

Az egyenetlenség kvantifikálására szolgáló egyik mérőszám a Gini koefficiens (vagy Gini arány), amely az aktuális Lorenz görbe és az egyenetlenség egyenesé közötti terület és az egyenetlenség egyenesé alatti teljes terület hányadosa (Gini 1912, Sen 1973, Dixon és mtsai.

1987). A testméret szerint növekvő sorba rendezett egyedek mérete alapján kalkulálható a Gini index (Dixon és mtsai. 1987):

$$G = \frac{\sum_{i=1}^n (2i - n - 1) \cdot x_{[i]}}{n^2 \cdot \bar{x}},$$

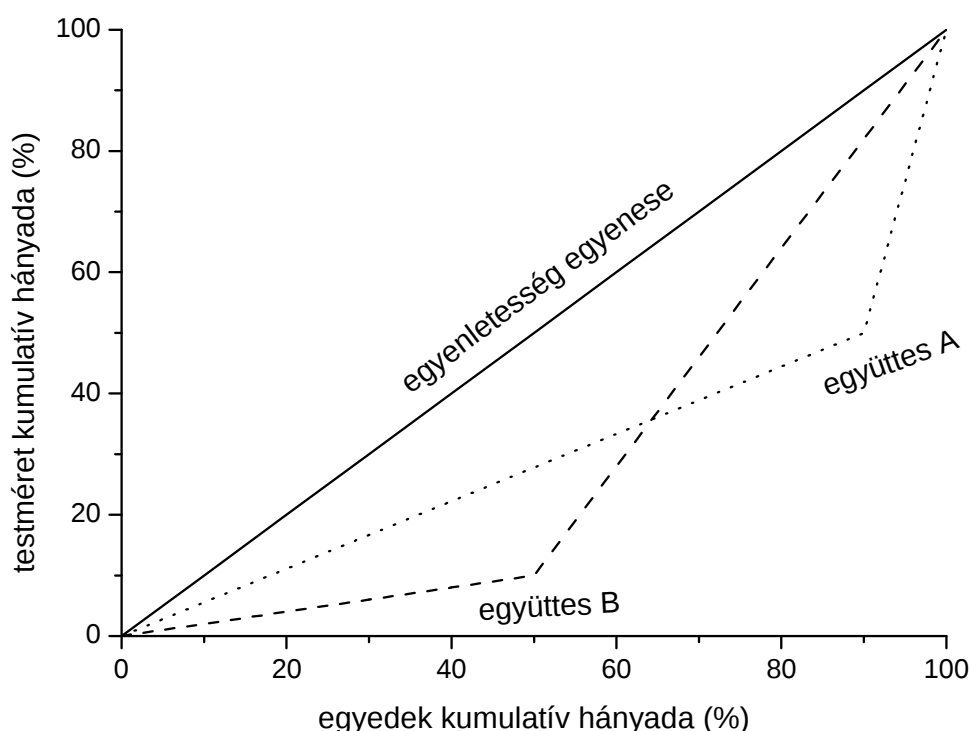
ahol n az egyedek száma, $x_{[i]}$ a testméret szerint növekvő sorba rendezett i -edik egyed testmérete és $\bar{x}$ az átlagos testméret. A Gini koefficiens torzítatlan becslését kapjuk, ha a fenti képlet szerint kapott értéket $n/(n-1)$ -gyel megszorozzuk (Glasser 1962). A Gini koefficiens minimum értékét, 0-át, akkor éri el, ha valamennyi egyed azonos méretű, míg maximum értékét, 1-et, egy olyan hipotetikus együttesben, ahol egy egyed kivételével az összes egyed 0 testméretű. Azonban a Gini koefficiens a Lorenz görbe méretéről (pontosabban a görbe és az egyenletesség egyeneséhez viszonyított területről) ad tájékoztatást és figyelmen kívül hagyja a Lorenz görbe alakját. Azaz a koefficiens nem ad tájékoztatást a Lorenz görbe minden tulajdonságáról. Számos vizsgálat (Weiner és Solbrig 1984, Shumway és Koide 1995, Damgaard és Weiner 2000) ki is mutatta, hogy különböző lefutású Lorenz görbék (azaz a testméret-eloszlásban különböző egyenletlenségű együttesek) ugyanazzal a Gini koefficiens értékkel jellemezhetők (egy elméleti példát mutat a 3. ábra). Ezért Damgaard és Weiner (2000) a Lorenz görbe alakjának jellemzésére kidolgozták az ún. Lorenz aszimmetria koefficientst, melynek értéke (S) a testméret szerint növekvő sorrendbe rendezett adatokból a következő egyenlet szerint számolható:

$$S = F(\hat{x}) + L(\hat{x}) = \frac{m + \delta}{n} + \frac{L_m + \delta x'_{m+1}}{L_n},$$

ahol

$$\delta = \frac{\bar{x} - x'_m}{x'_{m+1} - x'_m}$$

és $\bar{x}$ az átlagos testméret, m azon egyedek száma, melyek testmérete kisebb, mint $\bar{x}$, L_m az átlagos testméretnél ($\bar{x}$) kisebb testméretű egyedek kumulatív testmérete és L_n valamennyi egyed kumulatív testmérete.



3. ábra. Két, azonos Gini koefficiens értékkel rendelkező együttes (A és B) Lorenz görbéje. Annak ellenére, hogy Gini koefficiensük értéke azonos, a testméret-eloszlásban tapasztalható egyenetlenségben jelentősen különböznek. Az A együttes esetén tapasztalható egyenetlenség a legnagyobb méretű egyednek köszönhető, mely aránytalan mértékben járul hozzá az együttes kumulatív testméretéhez, míg a B együttes esetén tapasztalható egyenetlenség a viszonylag nagy számban jelen lévő kisebb méretű egyedeknek köszönhető.

A Lorenz aszimmetria koefficiens fontos információval szolgál a Lorenz görbe alakjáról, lefutásáról, ugyanis megmutatja, hogy a testméret-eloszlásban tapasztalható egyenetlenséget melyik méretosztályba tartozó egyedek okozzák leginkább (Damgaard és Weiner 2000). Ugyanis, ha $S=1$, akkor az együttes Lorenz görbéje szimmetrikus, míg egyéb értékek aszimmetrikus lefutásra utalnak. Ha $S > 1$, akkor az együttes testméret-eloszlásában tapasztalható egyenetlenséget a néhány legnagyobb méretű egyed okozza, melyek az együttes kumulatív testméretének igen nagy százalékát teszik ki. Ha $S < 1$, akkor az együttes testméret-eloszlásában tapasztalható egyenetlenség a viszonylag nagy számban jelen lévő igen kis méretű egyedeknek köszönhető, melyek az együttes kumulatív testméretéhez csak igen kis százalékban járulnak hozzá. A második közleményben (lásd 3.2 fejezet) a futóbogár fajok testméretét irodalmi adatok alapján határoztuk meg (Húrka 1996). Azoknál a fajoknál, ahol

mérettartomány volt megadva, ott a tartomány középső értékét használtuk. Minden egyes faj esetén néhány egyed lemérésével ellenőriztük az irodalmi testméret adatok helyességét.

A három mintavételi terület (rurál, szuburbán és urbán) futóbogarainak testméret-eloszlását jellemző indexek értékeiben jelentkező különbségek kimutatásához ismétléses varianciaanalízist használtunk, ahol a két vizsgálati év volt az ismétlés (Sokal és Rohlf 1995). Ekkor a mintavételi helyek szintjén végeztük az elemzéseket. Továbbá, a három mintavételi terület és a 12 mintavételi hely talajfelszíni ízeltlábúinak csapdánkénti összfajszámában és összegyedszámában, a különböző habitat affinitású fajok csapdánkénti fajszámában és egyedszámában, illetve az összfajszámhoz és összegyedszámhoz viszonyított arányukban, továbbá a különböző habitat-affinitási indexek csapdánkénti értékeiben rejlő különbségek kimutatásához beágyazott varianciaanalízist használtunk, mivel a kísérleti elrendezés olyan, hogy a mintavételi helyek be vannak ágyazódva a mintavételi területekbe (Sokal és Rohlf 1995; lásd 1. ábra). A kétéves adatsor esetén az éveket ismétlésként tekintettük, így ebben az esetben ismétléses, beágyazott varianciaanalízist használtunk. Amennyiben a fenti értékeket a mintavételi helyek szintjén elemeztük, egyváltozós varianciaanalízist alkalmaztunk. Az adatok normál eloszlását a Kolmogorov-Smirnov teszttel vizsgáltuk, amennyiben az adatok eloszlása nem volt normál, $\log(x + 1)$ transzformációval biztosítottuk a normalitást. Ha a varianciaanalízis az átlagértékek szignifikáns eltérését jelezte, akkor az egyes csoportok közötti összehasonlításokhoz valamilyen post hoc tesztet (Tukey teszt vagy LSD teszt) alkalmaztunk (Sokal és Rohlf 1995).

A szárazföldi ászkarák fajok habitat affinitása Schmalfuss (2003) munkája, a futóbogár fajok élőhelyigénye Koch (1989), Lindroth (1961-1969, 1985, 1986), Freude és mtsai. (1976) és Húrka (1996) művei, míg a pók fajok bizonyos élőhelytípushoz való kötődése Buchar (1992) valamint Buchar és Ruzicka (2002) munkái alapján lett meghatározva.

A tanulmányozott ízeltlábúak fajszáma, illetve egyedszáma és a vizsgált háttérváltozók közötti viszonyt többszörös lineáris regresszióanalízissel (Kutner és mtsai. 1996) vagy detrendelt kanonikus korrespondencia analízissel (DCCA, second order polynomials) vizsgáltuk, a CANOCO programcsomagot használva. Az ordináció során a triplot skálázás vagy szimmetrikus volt, azaz egyaránt fókuszált a fajok közötti és a minták közötti távolságokra, vagy csak a fajok közötti távolságokra fókuszált. A számolás során az egyedszámértékeket transzformáltuk $\log(x + 1)$ -gyel (Ter Braak 1986, Ter Braak és Šmilauer 1998).

A vizsgált talajfelszíni ízeltlábú együttesek rurál - urbán gradiens menti kompozícióját klaszteranalízis és nem-metrikus többdimenziós skálázás (NMDS) segítségével vizsgáltuk prezencia-abszencia adatokat (Sørensen index) vagy az egyes fajok egyedszámértékeit felhasználva (Hellinger távolságfüggvény, Bray-Curtis disszimilitási index). A klaszteranalízis során a Ward fúziós módszert alkalmaztuk (Legendre és Legendre 1998, Rencher 2002). A számításokhoz a NuCoSA programcsomagot használtuk (Tóthmérész 1993b).

A három mintavételi területre (rurál, szuburbán és urbán) jellemző futóbogár fajok azonosításához indikátorfaj elemzést (McGeoch és Chown 1998), az IndVal (Indicator Value) módszert (Dufrêne és Legendre 1997) alkalmaztuk. A külföldi szakirodalomban azokat a fajokat, melyek jelenléte vagy abundanciája élőhelyük karakterének bizonyos jellegére (adott környezeti feltételekre) utal, gyakran indikátorfajokként azonosítják (Stork és Samways 1995). Azt az eljárást pedig, melynek során adott élőhely indikátorfajait vagy fajcsoportjait határozzák meg, indikátorfaj elemzésként említik (McGeoch & Chown 1998). Azonban az ökológiai indikáció alapja az, hogy a populációk jelzik (indikálják) a tér-időbeni tömegeloszlási sajátosságaiban és viselkedésükben szerepet játszó ténylegesen ható tényezőket (Juhász-Nagy 1986). E definíció alapján az adott környezeti feltételekkel (karakterrel) rendelkező habitatokhoz kötődő fajokat inkább karakterfajoknak kell tekintenünk, míg az azonosításukra irányuló eljárást kvantitatív karakterfaj elemzésnek, így az értekezésben is ezeket a terminusokat használjuk. Az IndVal módszer első lépéseként a klasszikus adatelemzési módszerek (hierarchikus, és nem hierarchikus klasszifikációs módszerek) bármelyikével, de akár mesterségesen létrehozott osztályozással is megadható a gyűjtési egységek klasszifikációja, azaz azoknak a mintavételi pontoknak, illetve helyeknek a csoportosítása, melyekre karakterfaj(oka)t keresünk. Az IndVal módszernél a taxon, illetve fajok karakter értékének számítása más taxontól, illetve fajtól függetlenül történik, így az egyes taxonok, illetve egy adott taxonon belül a fajok karakter értéke is összevethető az alábbi képletek segítségével:

(1) a specifitás mértéke:

$$A_{ij} = \frac{N_{individuals_{ij}}}{N_{individuals_i}}$$

ahol $N_{individuals_{ij}}$ az i faj j mintavételi csoport pontjaiban való átlagos egyedszáma és $N_{individuals_i}$ az i faj valamennyi mintavételi csoport pontjaiban való átlagos egyedszámának összege.

(2) a fidelitás mértéke:

$$B_{ij} = \frac{N_{sites_{ij}}}{N_{sites_{.j}}},$$

ahol $N_{sites_{ij}}$ a j mintavételi csoportban lévő mintavételi pontok száma, amelyben az i faj jelen van és $N_{sites_{.j}}$ a j mintavételi csoportban lévő mintavételi pontok száma.

(3) Indikátor érték:

$$\text{IndVal}_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

ahol IndVal_{ij} az i faj indikátor értéke a j mintavételi csoportban.

Az i faj indikátor értéke (IndVal_i) az összes j mintavételi csoportra kiszámított indikátor értékek közül a maximális érték, azaz $\text{IndVal}_i = \max [\text{IndVal}_{ij}]$. Az IndVal módszer tehát kombinálja a fajok relatív abundanciáját az egyes mintacsoportokban való előfordulás relatív gyakoriságával. A legmagasabb indikátor értéket azok a fajok kapják, melyek az egyes habitatban a legjellemzőbbek és főleg csak ebben a habitatban találhatók (nagy specifitási érték), valamint az ebben a habitatban található valamennyi mintavételi pontban vagy a mintavételi pontok többségében előfordulnak (nagy fidelitási érték). Ez a kettősség, mely ökológiailag nagyon fontos, ritkán teljesül a karakterfajok elemzéseiben. Gyakran csak a relatív abundancia értékeket használják az egyes habitatokban, ahogyan ezt a TWINSpan módszer is végzi (Hill 1979). Eszerint az a faj, amely egy vagy csak két mintavételi pontban fordul elő az adott habitatban, és csak ebben a habitatban van jelen (ritka faj) ugyanazt a karakter értéket kapja, mint az a faj, amely az adott habitat összes mintavételi pontjában előfordul és csak erre a habitatra jellemző. Azonban van egy lényeges különbség a fenti két faj között. Az első egy aszimmetrikus karakterfaj, jelenlétét egy adott habitat minden pontján nem lehet előre jelezni, de hozzájárul a habitat specifikusságához. A második faj ezzel szemben valódi szimmetrikus karakterfaj, jelenléte hozzájárul a habitat specifikusságához, valamint jelenlétét az adott habitat minden egyes pontján előre lehet jelezni. Az IndVal módszer használatával lehetőség nyílik arra, hogy ezt a két fajta karakterfajt megkülönböztessük. Az IndVal módszer további előnye, hogy az adott faj karakter értékének statisztikai elemzése egy randomizációs eljárás segítségével megvalósítható. Összességében elmondható, hogy az IndVal módszer alapjaiban eléggé hasonló a cönológusok által használt Braun-Blanquet rendszerhez. Az IndVal egyszerű eljárás a karakterfajok és fajcsoportok azonosítására és előnyeikhez tartozik, hogy robusztus az egyes mintavételi csoportok mintavételi pontjainak számában mutatkozó eltérésekre, továbbá az adott mintavételi csoport

mintavételi pontjaiban tapasztalt abundancia különbségekre, valamint a különböző taxonok, illetve fajok abundanciáiban jelentkező különbségekre is. Ökológusok számára ugyancsak elengedhetetlen tulajdonsága a módszernek, hogy a permutációs teszttel az adott faj karakter értéke statisztikailag tesztelhető (Dufrêne és Legendre 1997, Legendre és Legendre 1998, McGeoch és Chown 1998).

A GLOBENET projekt keretében az eddig kilenc országból közölt futóbogár adatok elemzésénél (ötödik közlemény, lásd 3.5. fejezet) a futóbogarak, illetve az erdei futóbogarak diverzitását skálafüggő diverzitási módszerek segítségével hasonlítottuk össze, a Rényi-féle diverzitási függvényt felhasználva (Rényi 1961, Patil és Taillie 1979, Tóthmérész 1995, 1998, Southwood és Henderson 2000). A számításokat a DivOrd programcsomag segítségével végeztük (Tóthmérész 1993a). A Rényi-féle diverzitási függvény, a $HR(\alpha)$ a következőképpen definiált (Rényi 1961):

$$HR(\alpha) = \frac{1}{1-\alpha} \left(\log \sum_{i=1}^S p_i^\alpha \right),$$

ahol p_i az i -edik faj relatív gyakorisága, S a teljes fajszaám és α a skálaparaméter ($\alpha \geq 0$, $\alpha \neq 1$). A skálaparaméter (α) négy értékénél a Rényi-féle diverzitás egyéb, jól ismert diverzitási indexeknek felel meg (Tóthmérész 1995, 1998, Lövei 2005): (1) Ha a skálaparaméter értéke nulla ($\alpha=0$), akkor a Rényi-féle diverzitás a vizsgált együttes fajszaámának a logaritmusával egyenlő, azaz $HR(0) = \log S$. Ennél az értéknél a Rényi-féle diverzitás értéke rendkívül érzékeny az együttesben előforduló ritka fajok részesedésére. (2) Ha a skálaparaméter értéke egyhez közelít (értéke nem lehet egy, mivel a függvény értékének számításakor $1-\alpha$ -val történik osztás, lásd feljebb), akkor a Rényi-féle diverzitás azonos a Shannon diverzitással (Shannon 1948):

$$HR(\alpha \rightarrow 1) = - \sum_{i=1}^S p_i \log p_i .$$

A Rényi-féle diverzitás értéke ekkor is érzékeny a ritka fajok együttesbeli részesedésére, de nem olyan mértékben, mint amikor $\alpha=0$. (3) Ha a skálaparaméter értéke kettő ($\alpha = 2$), akkor a Rényi-féle diverzitás a kvadratikusan vagy Simpson diverzitásnak (Simpson 1949) felel meg:

$$HR(2) = \log \frac{1}{\sum_{i=1}^S p_i^2} .$$

Ennél a paraméterértéknél a függvény inkább az együttesben lévő gyakoribb fajokra kezd érzékenyebbé válni. (4) Ha a skálaparaméter értéke elég nagy (azaz $\alpha \rightarrow \infty$), akkor a Rényi-féle

diverzitás a Berger-Parker dominancia index-szel rokon (Berger és Parker 1970) és értékét csak a leggyakoribb faj relatív abundanciája határozza meg (Southwood és Henderson 2000):

$$HR(\alpha \rightarrow \infty) = \log \frac{1}{\max\{p_i; i = 1, \dots, S\}}$$

A Rényi-féle diverzitás függvény segítségével egy együttes esetén tehát nem csak egyetlen diverzitás értéket kapunk, hanem a skálaparaméter függvényében egy diverzitási profilt (Patil és Taillie 1979), melynek segítségével a különböző együttesek diverzitásának pontosabb összehasonlítása valósítható meg (Lövei 2005). Ha az együttesek diverzitási profiljai nem metszik egymást, akkor az az együttes, amelyiknek a diverzitási profilja a másiké felett fut, egyértelműen diverzebb. Ha a diverzitási profilok metszik egymást, akkor az együttesek diverzitásuk szempontjából nem rendezhetők egyértelműen, mivel az egyik együttes a ritkább fajok estén diverzebb, míg a másik együttes a gyakoribb fajok esetén (Tóthmérész 1998).

A habitat-affinitási indexek ökológiai értelemben viszonylag egyszerűek, azonban matematikai leírásuk technikailag kissé bonyolultabb. Az alapadatokat először egy alábbi mátrixba kell rendezni:

$$\begin{pmatrix} x_{11} & \dots & x_{1r} & \dots & x_{1P} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ x_{i1} & \dots & x_{ir} & \dots & x_{iP} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ x_{S1} & \dots & x_{Sr} & \dots & x_{SP} \end{pmatrix}$$

ahol x_{ir} az i faj r mintavételi egységben (esetünkben talajcsapdában) fogott egyedszáma. Az i értéke 1-től a teljes fajszám értékéig, S -ig változik. Az r értéke szintén 1-től a mintavételi egységek teljes számáig, P -ig változik. Az indexek számításához az első legfontosabb lépés a fajok affinitási értékeinek, az A_i -nek a megadása, amely történhet irodalmi adatok felhasználásával, szakértői becsléssel, vagy terepi adatok alapján. Az affinitási értékeket egy ötfokozatú skálán adtuk meg, ahogyan azt Allegro és Sciaky (2002) javasolta, korábbi vizsgálatunk (Magura és mtsai. 2004b) és irodalmi adatok (Húrka 1996, Thiele 1977) alapján:

- +1: kizárólag erdőhöz kötődő faj (erdei specialista),
- +0.5: részben erdőhöz kötődő faj (erdei generalista),
- 0: erdőborítás szempontjából közömbös faj (habitat generalista),
- 0.5: részben nyílt élőhelyhez kötődő faj (nyílt-élőhelyi generalista),
- 1: kizárólag nyílt élőhelyhez kötődő faj (nyílt-élőhelyi specialista).

Vizsgálatunk során különböző mértékben zavart és urbanizált erdőállományokat vizsgáltunk és arra kerestük a választ, hogy az erdei fajok részesedése hogyan változik az urbanizációs gradiens mentén, ezért esetünkben az affinitási érték a fajok erdőhöz való kötődésére fókuszál, azaz a számítandó indexet nevezhetjük erdőhöz való affinitási indexként is. Természetesen, a feltett kérdéstől függően, a fajok számos további ökológiai tulajdonságát is megadhatjuk (pl. nedvességigény, környezeti stresszel szembeni érzékenység stb.) az affinitási érték definiálása során.

Az adott élőhely jellemzése szempontjából a legegyszerűbb habitat-affinitási mérőszám, ha az adott mintavételi egységben előforduló fajok affinitási értékeit (A_i) összegezzük. Ekkor a habitat affinitási érték, a HA_r a következőképpen definiált:

$$HA_r = \sum_{i=1}^S I_{ir} \cdot A_i ,$$

ahol I_{ir} egy úgynevezett indikátor függvény és feladata az, hogy csak azoknak a fajoknak összegezzük az affinitási értékét, amelyek jelen voltak az adott mintavételi egységben:

$$I_{ir} = \begin{cases} 1, & \text{ha az } i \text{ faj jelen van az } r \text{ csapdában,} \\ 0, & \text{ha az } i \text{ faj nincs jelen az } r \text{ csapdában.} \end{cases}$$

A magas HA_r érték azt jelzi, hogy a mintavételi egységben sok erdei faj volt jelen, míg alacsony értéke az ellenkezőre utal.

A következő habitat-affinitási index (HAR_r) értékét már nem csak a fajok prezenciája-abszenciája határozza meg, hanem relatív gyakoriságuk is, azaz ez már egy súlyozott index:

$$HAR_r = \sum_{i=1}^S p_{ir} \cdot A_i ,$$

ahol p_{ir} az i faj relatív gyakorisága az r mintavételi egységben. $p_{ir} = 0$, ha az i faj hiányzik az r mintavételi egységből, ezért ebben az esetben nincs szükség az I_{ir} indikátor függvényre. Ez az index teljesen azonos az Allegro és Sciaky (2002) által publikált erdei affinitási index-szel (FAI), csak mintavételi egységekre vonatkozik.

A fajok egyedszáma azonban jelentősen fluktuálhat, ezért a relatív gyakoriság helyett hasznosabb lehet az adott faj adott élőhelyen való következetes előfordulásával (fidelitás) vagy/és az adott faj különböző élőhelytípusokban tapasztalható egyedszámbeli különbségével (specifitás) való súlyozás (lásd Dufrêne és Legendre 1997). Ennek megfelelően három új

habitat-affinitási indexet dolgoztunk ki és teszteltünk több élőhelyen (Tóthmérész és Magura 2005, Magura és mtsai. 2006a, Déri és mtsai. 2011).

A fidelitáson alapuló habitat-affinitási index (HAF_r) a következőképpen definiált:

$$HAF_r = \sum_{i=1}^S I_{ir} \cdot \pi_i \cdot A_i,$$

ahol π_i azoknak a mintavételi egységeknek a relatív gyakorisága, amelyekben az i faj jelen volt. Ha az i faj 10 mintavételi egységből hétben jelen volt, akkor $\pi_i = 7/10 = 0.7$.

A specifitáson alapuló habitat-affinitási index (HAS_r) számítása az alábbi képlettel történik:

$$HAS_r = \sum_{i=1}^S I_{ir} \cdot e_i \cdot A_i,$$

ahol e_i az i faj specifitása. A specifitás az i faj adott élőhelyen tapasztalható átlagos egyedszámának ($\bar{x}_{ir}$) és valamennyi tanulmányozott élőhelyen tapasztalható átlagos egyedszáma összegének ($\bar{x}_i$) a hányadosa, azaz $e_i = \bar{x}_{ir} / \bar{x}_i$.

A fidelitáson és a specifitáson egyaránt alapuló habitat-affinitási index ($HAFS_r$) az alábbi módon számítható:

$$HAFS_r = \sum_{i=1}^S I_{ir} \cdot \sqrt{\pi_i \cdot e_i} \cdot A_i$$

Ekkor a fidelitási és specifitási súly geometriai átlagát ($\sqrt{\pi_i \cdot e_i}$) alkalmazzuk, hogy minden faj esetén biztosítsuk a súlyok konstans egységnyi összegét.

3. Eredmények és megvitatásuk

3.1. Futóbogarak térbeli eloszlásának faj-populációs szintű összehasonlítása urbanizációs gradiens mentén

Ebben a közleményben, Debrecenben, 2001-ben a futóbogarak faj-populációjának szintjén vizsgáltuk, hogy a különböző habitat affinitású fajok (erdei specialisták, generalisták, nyílt élőhelyhez kötődők) egyedszámai hogyan változnak a rurál - urbán gradiens mentén és az egyedszámbeli eloszlásokat milyen környezeti paraméterek magyarázhatják (Magura és mtsai. 2008d). A faj-populációk szintjén végzett kutatások azért kiemelten fontosak, mivel az urbanizáció hatása először a faj-populációk szintjén nyilvánul meg és a faj-populációk szintjén bekövetkezett változások generálják azután az együttes szintjén bekövetkező változásokat.

A vizsgálat során a következő hipotéziseket teszteltük: (1) az erdővel borított élőhelyeken tapasztalható emberi zavarás az erdei specialistákra gyakorolja a legnagyobb hatást, így hipotézisünk az volt, hogy az erdei specialista futóbogár fajok egyedszáma csökkenni fog az alig zavarát és átalakított rurál terület felől az erőteljesen zavarát és átalakított városi terület felé. (2) A generalista és a nyílt élőhelyhez kötődő fajok számára kedvező változások zajlanak le az urbanizációval kapcsolatban (zavarás, nyíltabb élőhelyek), így hipotézisünk az volt, hogy ezeknek a fajoknak az egyedszáma az urbán területen lesz a legmagasabb és fokozatosan csökkenni fog a rurál terület felé haladva.

A kutatás során 50 faj 2140 egyedét gyűjtöttük be a gradiens mentén (lásd 1. táblázat).

1. táblázat. Debrecenben, 2001-ben a rurál - urbán gradiens mentén végzett gyűjtések során fogott futóbogár fajok listája, egyedszámértékei a három mintavételi területen (rurál, szuburbán és urbán) és az irodalmi adatok alapján meghatározott élőhelypreferenciájuk (erdei = erdei specialista faj, generalista = generalista faj és nyílt = nyílt élőhelyhez kötődő faj).

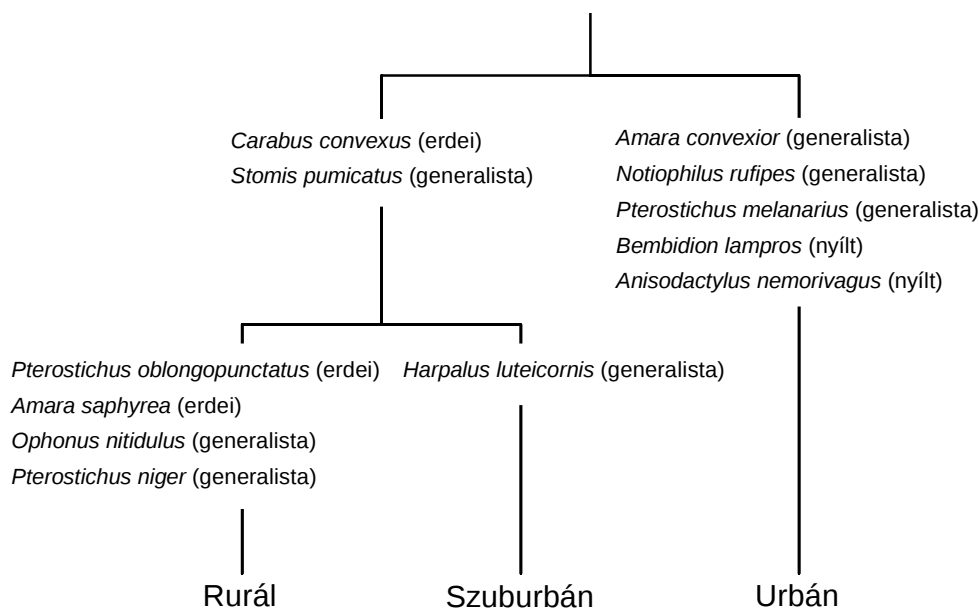
Faj	Élőhely-preferencia	Rurál	Szuburbán	Urbán	Összesen
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	erdei	795	197	60	1052
<i>Carabus violaceus</i>	generalista	124	30	51	205
<i>Harpalus tardus</i>	nyílt	35	53	34	122
<i>Platyderus rufus</i>	generalista	40	18	45	103
<i>Carabus convexus</i>	erdei	46	41	0	87
<i>Amara convexior</i>	generalista	12	6	52	70
<i>Notiophilus rufipes</i>	generalista	3	11	28	42
<i>Pterostichus strenuus</i>	generalista	7	25	10	42
<i>Amara saphyrea</i>	erdei	26	8	4	38
<i>Ophonus nitidulus</i>	generalista	32	1	1	34
<i>Pterostichus melanarius</i>	generalista	0	1	33	34
<i>Stomis pumicatus</i>	generalista	19	14	1	34
<i>Bembidion lampros</i>	nyílt	3	0	29	32
<i>Pterostichus niger</i>	generalista	17	4	9	30
<i>Anisodactylus nemorivagus</i>	nyílt	0	0	26	26
<i>Harpalus luteicornis</i>	generalista	1	20	5	26
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	nyílt	12	4	6	22
<i>Synuchus vivalis</i>	nyílt	13	3	1	17
<i>Harpalus latus</i>	generalista	9	0	6	15

1. táblázat. Folytatás.

Faj	Élőhely- preferencia	Rurál	Szuburbán	Urbán	Összesen
<i>Badister lacertosus</i>	generalista	1	9	2	12
<i>Amara familiaris</i>	generalista	4	3	4	11
<i>Calathus fuscipes</i>	nyílt	0	0	11	11
<i>Badister meridionalis</i>	generalista	0	2	7	9
<i>Notiophilus palustris</i>	generalista	2	1	5	8
<i>Licinus depressus</i>	nyílt	0	0	6	6
<i>Amara anthobia</i>	generalista	0	0	5	5
<i>Amara communis</i>	nyílt	0	0	5	5
<i>Amara similata</i>	nyílt	1	1	2	4
<i>Badister bullatus</i>	generalista	0	0	4	4
<i>Carabus granulatus</i>	generalista	1	1	2	4
<i>Panagaeus bipustulatus</i>	generalista	0	0	4	4
<i>Amara ovata</i>	generalista	0	0	3	3
<i>Clivina fossor</i>	generalista	0	0	3	3
<i>Asaphidion flavipes</i>	nyílt	0	0	2	2
<i>Notiophilus biguttatus</i>	generalista	0	0	2	2
<i>Oxytelus obscurus</i>	generalista	1	1	0	2
<i>Agonum lugens</i>	generalista	0	0	1	1
<i>Amara consularis</i>	nyílt	0	1	0	1
<i>Anchomenus dorsalis</i>	nyílt	0	0	1	1
<i>Calathus erratus</i>	generalista	0	0	1	1
<i>Calathus melanocephalus</i>	generalista	0	0	1	1
<i>Carabus ullrichi</i>	generalista	0	0	1	1
<i>Diachromus germanus</i>	nyílt	0	0	1	1
<i>Harpalus distinguendus</i>	nyílt	0	1	0	1
<i>Leistus ferrugineus</i>	generalista	1	0	0	1
<i>Ophonus schaubergerianus</i>	nyílt	1	0	0	1
<i>Poecilus cupreus</i>	nyílt	0	0	1	1
<i>Pterostichus macer</i>	nyílt	0	0	1	1
<i>Pterostichus melas</i>	generalista	0	0	1	1
<i>Trechus quadristriatus</i>	generalista	0	1	0	1

A gyűjtött fajok közül a karakterfaj elemzés után 12 olyan faj volt, amelyek szignifikánsan kötődtek valamelyik területhez (rurál, szuburbán és urbán) vagy területek kombinációjához és egyedszámuk meghaladta az összegyűjtött (2140 egyed) 1 %-át (lásd 4. ábra és 1. táblázat). Ezek közül a fajok közül három faj erdei specialista (*Amara saphyrea*, *Carabus convexus*, *Pterostichus oblongopunctatus*), hét faj generalista (*Amara convexior*, *Harpalus luteicornis*, *Notiophilus rufipes*, *Ophonus nitidulus*, *Pterostichus melanarius*, *Pterostichus niger*, *Stomis pumicatus*) és két faj nyílt élőhelyekhez kötődő (*Anisodactylus*

nemorivagus, *Bembidion lampros*). Az erdei specialista *Carabus convexus* teljesen hiányzott az urbán területről. A generalista *Pterostichus melanarius* pedig a rurál területről nem került elő. A szuburbán területen a nyílt élőhelyhez kötődő *Bembidion lampros*-t nem fogtuk. A nyílt élőhelyhez kötődő *Anisodactylus nemorivagus* csak az urbán területről került elő (1. táblázat). A faj-populációs szintű elemzéseket ezekre a fajokra végeztük el.



4. ábra. Szignifikáns karakterfajok a rurál - urbán gradiens mentén, melyek egyedszáma elérte az összegyedszám 1 %-át.

Mindhárom erdei specialista faj tömegesebb volt a rurál és a szuburbán területen, mint az urbán területen. A különbség a *Carabus convexus* és a *Pterostichus oblongopunctatus* esetén szignifikáns volt, míg az *Amara saphyrea* esetén nem volt szignifikáns (2. táblázat, 5. és 6. ábra). A hét generalista faj közül csupán kettő egyedszámeloszlása különbözött szignifikánsan az urbanizációs gradiens mentén. Az *Amara convexior* egyedszáma szignifikánsan nagyobb volt az urbán mintavételi helyeken, míg az *Ophonus nitidulus* szignifikánsan tömegesebb volt a rurál helyeken (2. táblázat és 5. ábra). A többi öt generalista faj vagy az urbán helyeken (*Notiophilus rufipes* és *Pterostichus melanarius*), vagy a szuburbán helyeken (*Harpalus luteicornis*), vagy a rurál mintavételi helyeken (*Pterostichus niger*), vagy a rurál és szuburbán mintavételi helyeken (*Stomis pumicatus*) volt gyakoribb (6. ábra), de ezek a különbségek nem voltak szignifikánsak (2. táblázat). A nyílt élőhelyekhez

dc_140_10

kötődő fajok (*Anisodactylus nemorivagus*, *Bembidion lampros*) az urbán mintavételi helyeken voltak tömegesebbek, bár ezek a különbségek statisztikailag nem szignifikánsak (2. táblázat és 6. ábra).

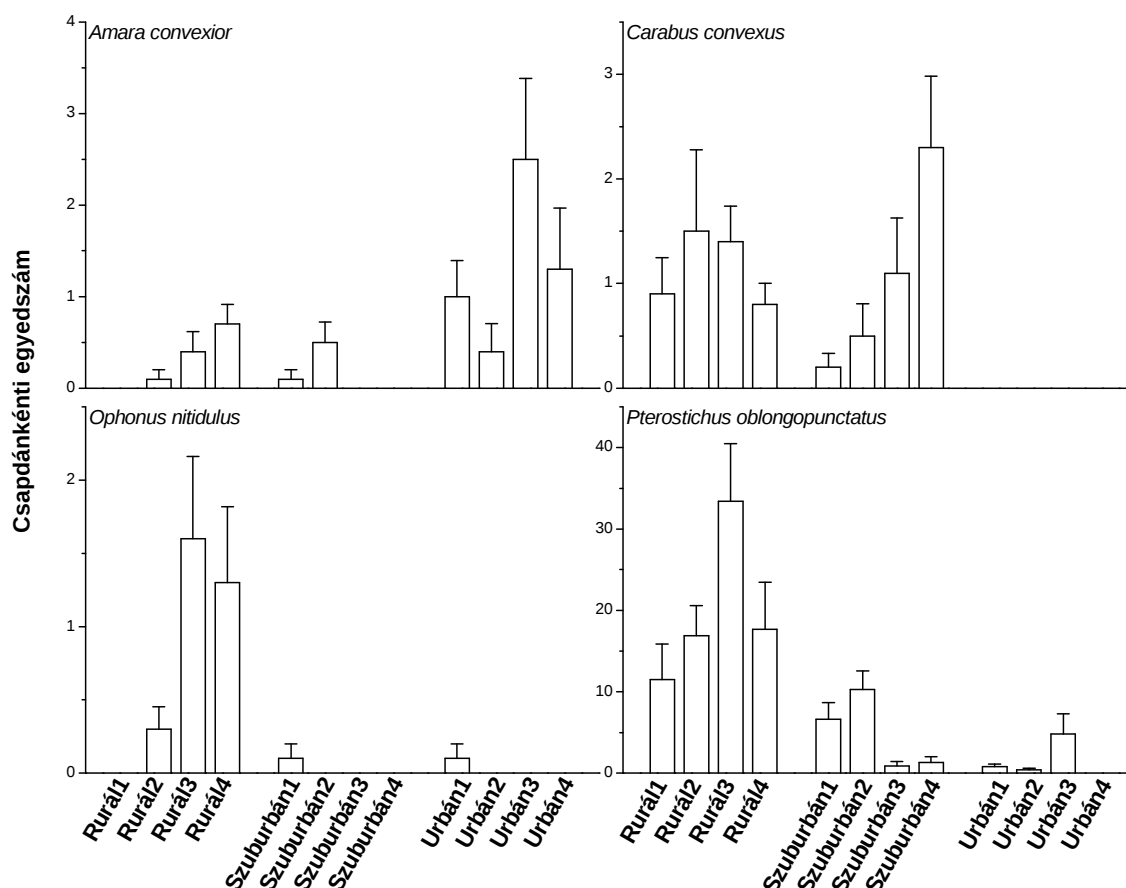
2. táblázat. A tizenkét futóbogár faj egyedszám-értékeiben ($\log x + 1$ transzformáció) tapasztalható különbségek a rurál - urbán gradiens mentén (Terület) és a 12 mintavételi hely között (Helyek) beágyazott varianciaanalízissel.

Faj	Variáció forrása	df	MS	F	p	Tukey teszt*
<i>Erdei specialista fajok</i>						
<i>Amara saphyrea</i>	Terület	2	0.1143	2.5858	ns	
	Helyek	9	0.0442	1.7164	ns	
	Hiba	108	0.0258			
<i>Carabus convexus</i>	Terület	2	0.7496	8.1775	<0.05	R = S > U
	Helyek	9	0.0917	2.1833	<0.05	
	Hiba	108	0.0420			
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	Terület	2	9.4888	12.1881	<0.01	R > S > U
	Helyek	9	0.7785	6.5148	<0.001	
	Hiba	108	0.1195			
<i>Generalista fajok</i>						
<i>Amara convexior</i>	Terület	2	0.4526	4.3899	<0.05	R = S < U
	Helyek	9	0.1031	2.7165	<0.01	
	Hiba	108	0.0380			
<i>Harpalus luteicornis</i>	Terület	2	0.1225	2.6590	ns	
	Helyek	9	0.0461	2.8056	<0.01	
	Hiba	108	0.0164			
<i>Notiophilus rufipes</i>	Terület	2	0.1870	2.5584	ns	
	Helyek	9	0.0731	2.9678	<0.01	
	Hiba	108	0.0246			

2. táblázat. Folytatás.

Faj	Variáció forrása	df	MS	F	p	Tukey teszt*
<i>Ophonus nitidulus</i>	Terület	2	0.3681	4.5458	<0.05	R > S = U
	Helyek	9	0.0810	4.8581	<0.001	
	Hiba	108	0.0167			
<i>Pterostichus melanarius</i>	Terület	2	0.2191	1.1006	ns	
	Helyek	9	0.1990	18.0396	<0.001	
	Hiba	108	0.0110			
<i>Pterostichus niger</i>	Terület	2	0.0761	1.3449	ns	
	Helyek	9	0.0566	3.2159	<0.01	
	Hiba	108	0.0176			
<i>Stomis pumicatus</i>	Terület	2	0.1556	4.0765	ns	
	Helyek	9	0.0382	2.0288	<0.05	
	Hiba	108	0.0188			
<i>Nyílt élőhelyhez kötődő fajok</i>						
<i>Anisodactylus nemorivagus</i>	Terület	2	0.2096	2.4459	ns	
	Helyek	9	0.0857	6.0052	<0.001	
	Hiba	108	0.0143			
<i>Bembidion lampros</i>	Terület	2	0.2038	1.8688	ns	
	Helyek	9	0.1090	6.2397	<0.001	
	Hiba	108	0.0175			

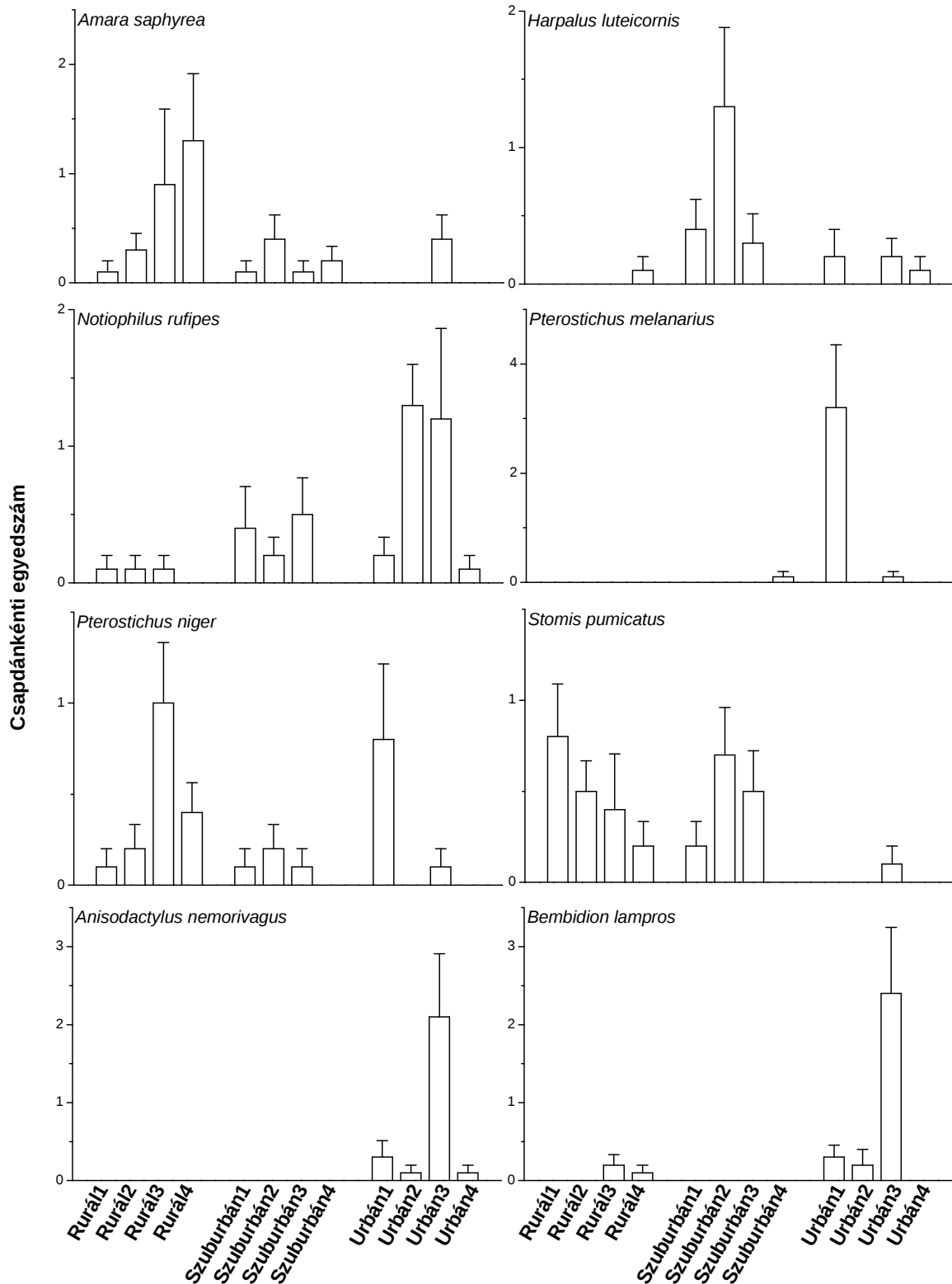
* A Tukey teszt eredménye azt jelzi, hogy mely vizsgálati terület(ek) különbözik(nek) szignifikánsan ($p < 0.05$) a többitől. Például az $R > S = U$ azt jelzi, hogy az adott futóbogár faj egyedszáma értéke szignifikánsan magasabb volt a rurál területen, mint a szuburbán és az urbán területen és az utóbbi két helyen az egyedszáma értékek nem különböztek szignifikánsan.



5. ábra. Futóbogár fajok átlagos csapdánkénti egyedszámértéke ($\pm$ S.E.) a vizsgált urbanizációs gradiens mentén. Mind a négy faj esetén az átlagos egyedszámértékek szignifikánsan különböznek a mintavételi területek (rurál, szuburbán és urbán) között. A *Carabus convexus* és a *Pterostichus oblongopunctatus* erdei specialista fajok, míg az *Amara convexior* és az *Ophonus nitidulus* generalista fajok.

A 12 futóbogár faj egyedszámértékei alapján a mintavételi helyek határozottan elkülönülnek a rurál - urbán gradiens mentén kanonikus korrespondencia analízissel. A négy urbán mintavételi hely jól elkülönül a szuburbán és a rurál helyektől és a szuburbán és a rurál helyek jobban hasonlítanak egymáshoz (7. ábra). Továbbá az urbán helyek magasabb talaj- és talajfelszíni hőmérséklettel jellemezhetők. A szuburbán helyek magasabb relatív páratartalommal és nagyobb lombavar- és cserjeborítással bírnak, míg a rurál helyeken a korhadó faanyag mennyisége, a lágyszárúak borítása és a futóbogarak potenciális táplálékállatainak száma a magasabb (7. ábra).

dc_140_10

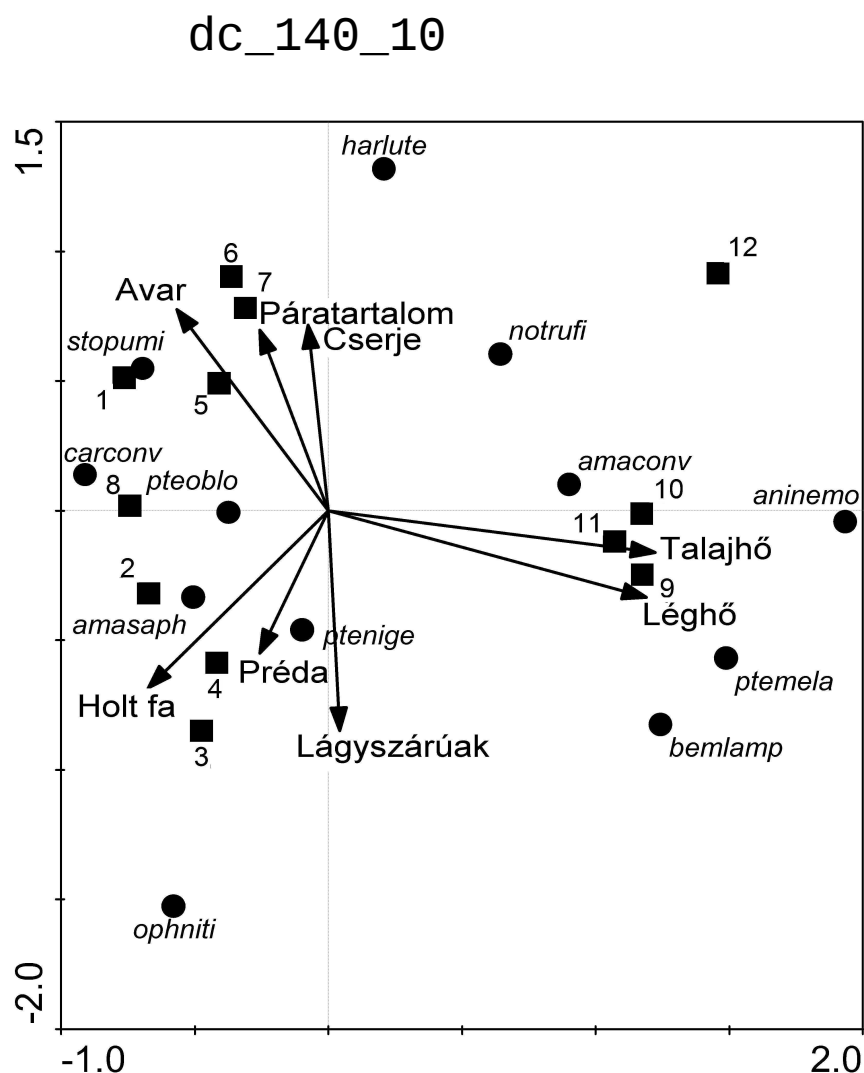


6. ábra. Futóbogár fajok átlagos csapdánkénti egyedszámértéke ($\pm$ S.E.) a vizsgált urbanizációs gradiens mentén. Az átlagos egyedszámértékek egyik fajnál sem különböznek szignifikánsan a mintavételi területek (rurál, szuburbán és urbán) között.

Négy faj (*Amara convexior*, *Anisodactylus nemorivagus*, *Bembidion lampros* és *Pterostichus melanarius*) a magasabb talaj- és talajfelszíni hőmérséklettel jellemezhető urbán helyekhez kötődött, míg a *Notiophilus rufipes* az urbán és a szuburbán helyekhez egyaránt kötődött. Két faj (*Carabus convexus* és *Pterostichus oblongopunctatus*) preferálta a mérsékleten vagy enyhén zavart szuburbán és rurál helyeket, míg a *Stomis pumicatus* a szuburbán helyekhez kötődött. Három faj (*Amara saphyrea*, *Ophonus nitidulus* és *Pterostichus niger*) a nagyobb mennyiségű korhadó faanyaggal, több lágyszárúval és nagyobb mennyiségű potenciális táplálékállattal jellemezhető rurál helyekre volt jellemző. A *Harpalus luteicornis* a nagyobb cserjeborítású szuburbán helyekhez kötődött (7. ábra).

Eredményeink azt mutatják, hogy a 12 gyakori faj közül csupán négy faj (*Carabus convexus*, *Pterostichus oblongopunctatus*, *Amara convexior* és *Ophonus nitidulus*) reagált szignifikánsan az urbanizációra egyedszám szinten. Azonban a faj-populációk szintjén bekövetkezett nem szignifikáns változások összegződhetnek és közösségi szinten már szignifikáns változásokat okozhatnak. A sokváltozós vizsgálat eredménye azt mutatja, hogy a városi helyek jelentősen elkülönültek a szuburbán és a rurál mintavételi helyektől és a két utóbbi hasonló volt egymáshoz. Ezek az eredmények megfelelnek a korábbi vizsgálatok eredményeinek, amelyek hangsúlyozzák, hogy az urbanizáció hatására a futóbogár együttesek jelentősen átalakulnak (Alaruikka és mtsai. 2002, Niemelä és mtsai. 2002, Ishitani és mtsai. 2003, Venn és mtsai. 2003, Magura és mtsai. 2004b, 2005b, Weller és Ganzhorn 2004, Gaublonne és mtsai. 2005, 2008, Tóthmérész és Magura 2005).

A három erdei specialista futóbogár faj közül kettő, a *Carabus convexus* és a *Pterostichus oblongopunctatus* reagált szignifikánsan az urbanizáció által okozott környezeti változásokra és zavarásra, mivel egyedszámuk szignifikánsan alacsonyabb volt az erőteljesen átalakított és zavart urbán helyeken, mint a mérsékeltén vagy enyhén átalakított és zavart szuburbán és rurál helyeken. Egyéb, a GLOBENET projekt keretében vizsgálatok megerősítik eredményeinket, ugyanis szintén kimutatták, hogy az erdei specialista fajok egyedszáma szignifikánsan alacsonyabb az urbán helyeken, mint a szuburbán és rurál mintavételi helyeken (Magura és mtsai. 2004b, 2005b, Gaublonne és mtsai. 2005, 2008, Tóthmérész és Magura 2005).



7. ábra. Az összegyedyszám 1 %-át meghaladó gyakoriságú szignifikáns karakterfajok egyedyszáma és a vizsgált környezeti tényezők közötti kapcsolat korrespondencia analízissel (DCCA). A teli négyzetek a mintavételi helyeket jelölik (1 - 4: rurál mintavételi helyek, 5 - 8: szuburbán mintavételi helyek és 9 - 12: urbán mintavételi helyek), míg a teli körök és a hétbetűs rövidítések a tanulmányozott fajokat (amaconv: *Amara convexior*, amasaph: *Amara saphyrea*, aninemo: *Anisodactylus nemorivagus*, bemlamp: *Bembidion lampros*, carconv: *Carabus convexus*, harlute: *Harpalus luteicornis*, notrufi: *Notiophilus rufipes*, ophniti: *Ophonus nitidulus*, ptemela: *Pterostichus melanarius*, ptenige: *Pterostichus niger*, pteoblo: *Pterostichus oblongopunctatus*, stopumi: *Stomis pumicatus*).

Vizsgálatunkban a *Carabus convexus* és a *Pterostichus oblongopunctatus* egyedyszáma csökkent a talajhőmérséklet és a talajfelszínen mért léghőmérséklet növekedésével. Ez a két faj xerophil faj és kedveleik a magasabb hőmérsékletű helyeket (Thiele 1977, Turin és mtsai. 2003). Ezek a fajok minden valószínűség szerint sokkal érzékenyebbek az élőhelyek

átalakítására, mint a hőmérsékletben bekövetkező változásokra. A talajhőmérséklet és a talajfelszín hőmérséklete ugyanis magasabb volt az urbán helyeken (hősziget-hatás, Hawkins és mtsai. 2004), így ezek a fajok preferálhatták volna ezeket az élőhelyeket, de az élőhely szerkezetében bekövetkező változások feltehetőleg sokkal kedvezőtlenebb volt számukra, így elkerülték ezeket a helyeket. Hamburg városközpontjának, szuburbán területeinek és rurál környezetének erdőfoltjaiban végzett vizsgálatukban Weller és Ganzhorn (2004) szintén kimutatta, hogy a *Pterostichus oblongopunctatus* tömegesebb volt a szuburbán és rurál helyeken, mint az urbán helyeken. Hasonló eredményeket publikáltak Gaublonne és mtsai. (2005) Brüsszel városának és környékének erdőfoltjai esetén is.

Vizsgálatunkban az erdei specialista fajok közül a harmadik leggyakoribb, az *Amara saphyrea* a rurál helyeket preferálta és egyedszáma nőtt a korhadó faanyag mennyiségének növekedésével. Hazánkban ez a faj a nedves erdőket kedveli (Szél 1996). A korhadó faanyag kedvező nedvességi viszonyokkal jellemezhető mikro-élőhelyeket teremt, így a faj egyedszáma és a korhadó faanyag mennyisége közötti pozitív viszony magyarázható.

A generalista és a nyílt élőhelyhez kötődő fajok közül a hipotézisnek megfelelően csak az *Amara convexior* volt a leggyakoribb az urbán helyeken. Három további faj (*Anisodactylus nemorivagus*, *Bembidion lampros* és *Pterostichus melanarius*) szintén az urbán helyeken volt a legtömegesebb, bár a különbségek statisztikailag nem voltak szignifikánsak. Ezek a fajok a korrespondencia analízis szerint a magasabb talajhőmérséklettel és a talajfelszínen mért léghőmérséklettel jellemezhető urbán helyeket preferálták. Összességében a három faj urbán helyekhez való kötődését vagy a melegebb mikroklímával jellemezhető helyek iránti preferenciájukkal vagy/és a városi helyeken tapasztalható zavarások (cserjék ritkítása, sétányok jelenléte) hatására kialakuló új mikroélőhelyek gyors kolonizációjával magyarázhatjuk. Az *Amara convexior*, az *Anisodactylus nemorivagus* és a *Bembidion lampros* xerofil fajok (Thiele 1977, Lindroth 1985, Szél 1996). A *Pterostichus melanarius* euriterm (Thiele 1977), de makropter, azaz szárnyas faj (Húrka 1996), így az újonnan kialakult élőhelyeken könnyen megtelepedhet. Grandchamp és mtsai. (2000) szintén kimutatták, hogy a *Pterostichus melanarius* az erőteljesen zavart (erőteljesen taposott) városi helyeken volt a legdominánsabb.

A generalista *Ophonus nitidulus* a rurál helyeken volt a legtömegesebb, továbbá mennyisége nőtt a korhadó faanyag mennyiségének, a lágyszárúak borításának és a prédaállatok számának növekedésével. Mivel ez a futóbogár faj részben fitofág (Larochelle 1990) és mérsékelten zárt élőhelyeken, pl. jó fényellátottságú erdőkben fordul elő (Lindroth 1985), ezért a fenti környezeti faktorokkal való kapcsolata egyértelmű.

A generalista futóbogár faj, a *Pterostichus niger* a rurál helyeket preferálta. Egyedszáma és a korhadó faanyag mennyisége, a lágyszárúak borítása, a prédaállatok száma között pozitív kapcsolat volt. A *Pterostichus niger* egy generalista predátor és dögevő faj (Laroche 1990), így egyedszáma és a prédaállatok mennyisége közötti pozitív viszony várható volt. Továbbá, a lágyszárúak borításának növekedése hozzájárulhat a lágyszárúakon élő és a ragadozó futóbogarak számára táplálékul szolgáló gerinctelen állatok mennyiségének növekedéséhez, biztosítva ezáltal az időben egyenletesebb forráseloszlást (Niemelä és Spence 1994, Niemelä és mtsai. 1994, 1996). A *Pterostichus niger* higrofil faj és kedveli a nedves élőhelyeket (Szél 1996). A korhadó faanyag kedvez a nedvesebb mikroélőhelyek kialakulásának, menedékhelyet biztosíthat a ragadozók elöl és kedvező feltételeket biztosíthat az aestivációhoz, a hibernációhoz, a tojások és a lárvák fejlődéséhez (Thiele 1977). Weller és Ganzhorn (2004) szintén arra az eredményre jutott, hogy a *Pterostichus niger* kizárólag a rurál élőhelyeken fordul elő.

A *Stomis pumicatus* egyedszáma nőtt a relatív páratartalom és a lombavar mennyiségének növekedésével, míg egyedszáma csökkent a talajhőmérséklet és a talajfelszíni léghőmérséklet növekedésével. Ezek az összefüggések várhatóak voltak, ugyanis ez a futóbogár faj euriterm és higrofil (Thiele 1977). Számos korábbi vizsgálat hangsúlyozta, hogy a vastag lombavar réteg nedvesebb mikroklímát és kitűnő védelmet biztosít a környezeti szélsőségek ellen (Koivula és mtsai. 1999, Magura és mtsai. 2004a, 2005a, Taboada és mtsai. 2004).

Faj-populációs szintű közleményünk rávilágított, hogy a gyakori (az összegyedszám 1 %-át meghaladó), szignifikáns karakterfajok egyharmadának egyedszáma mutatott szignifikáns változást a vizsgált urbanizációs gradiens mentén, míg a többi faj esetén csak trendek voltak felismerhetők. Az erdei specialista fajok különösen érzékenyen reagáltak az urbanizációval együtt járó változásokra, hiszen mindhárom faj (*Amara saphyrea*, *Carabus convexus*, *Pterostichus oblongopunctatus*) egyedszáma jelentősen lecsökkent az urbán helyeken és ez a különbség a két utolsó faj esetén szignifikáns is volt. Mindezek alapján javasoljuk, hogy a városi parkok kialakítása során az élőhelyek szerkezetét alapvetően megváltoztató beavatkozásokat (erőteljes gyérítés, korhadó faanyag eltávolítása) és csak aszfaltburkolatú sétányok kiépítését lehetőleg el kell kerülni (Magura és mtsai. 2004b). Ugyanis ezek a folyamatok a mikroklimatikus, abiotikus és biotikus feltételek kedvezőtlen megváltozásával járnak együtt, amely közvetlen káros hatással van az erdei specialista futóbogarak faj-populációira. Eredményeink szerint égető szükség van a városi élőhelyek, parkok olyan típusú kezelésének kidolgozására, amely egyszerre veszi figyelembe a

rekreációs, az ökonómiai és a természetvédelmi érdekeket (Gilbert 1989). Az olyan élőhelyfenntartás, amely az élőhelyek szerkezetének átalakítását minimalizálja és a természetes folyamatokat próbálja követni, egyaránt szolgálja a városlakók érdekeit és a biodiverzitás megőrzését.

3.2. Futóbogarak testméretének és testméret-eloszlásának változása urbanizációs gradiens mentén

Ebben a közleményben Debrecenben, 2001-ben és 2002-ben azt vizsgáltuk, hogy a futóbogarak testmérete és testméret-eloszlása hogyan változik a rurál - urbán gradiens mentén (Magura és mtsai. 2006c).

A testméret és az állatközösségek szerkezete közötti kapcsolat régóta az ökológiai kutatások központi témája. Ugyanis a testméret szoros kapcsolatban van az életmenet számos tényezőjével (reprodukciós ráta, diszperzál, kifejlődési időtartam; Peters 1983). A testméret ezeken túlmenően fontos szerepet játszik az ökológiai interakciókban, a forrás kihasználásban, közvetetten az aktivitási periódusban, az élőhelyek alkalmasságában és számos egyéb paraméterekben (Peters 1983). A testméretben bekövetkező változások -akár az egyes faj-populációk szintjén, akár az adott élőhelyen az adott közösséget alkotó faj-populációk testméret-eloszlásának szintjén- a környezeti stressz különböző formáinak is érzékeny indikátorai (McGeoch 1998).

A vizsgálat során a csökkenő testméret hipotézist teszteltük (Szyszko 1983, Gray 1989, Blake és mtsai. 1994, Magura és mtsai. 2004b, 2006c), mely szerint az erősen zavart és szerkezetében átalakított területeken a gyorsan kolonizáló, kisebb méretű egyedek dominálnak, míg a gyengén zavart, stabil, kiegyensúlyozott környezeti feltételekkel jellemezhető természetközeli élőhelyeken a nagyobb méretű egyedek lesznek többségben. Azaz esetünkben azt vártuk, hogy a futóbogarak átlagos testmérete csökkenni fog a kevésbé zavart rurál élőhely felől az erősen zavart urbán élőhely felé haladva.

A kétéves vizsgálat során összesen 59 faj 4414 egyedét gyűjtöttük be az urbanizációs gradiens mentén (lásd 3. táblázat).

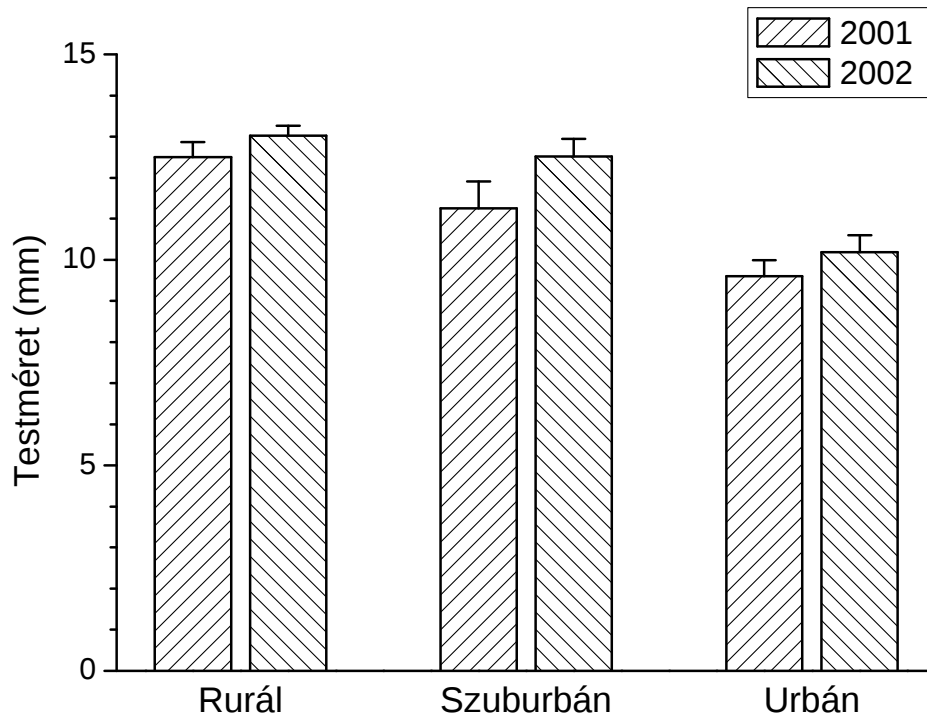
3. táblázat. A két év során fogott futóbogár fajok átlagos testmérete és az egyes mintavételi területeken (rurál, szuburbán és urbán) a két év során gyűjtött egyedszámértékük.

Faj	Testméret (mm)	Rurál	Szuburbán	Urbán
<i>Agonum lugens</i> (Duftschmid, 1812)	9	0	0	2
<i>Amara anthobia</i> A. Villa et J. B. Villa, 1833	6.2	0	0	10
<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	6.5	0	0	9
<i>Amara consularis</i> (Duftschmid, 1812)	8.3	2	1	0
<i>Amara convexior</i> Stephens, 1828	7.7	47	26	113
<i>Amara familiaris</i> (Duftschmid, 1812)	6.3	4	5	16
<i>Amara lucida</i> (Duftschmid, 1812)	5.6	0	0	1
<i>Amara ovata</i> (Fabricius, 1792)	8.6	0	0	10
<i>Amara saphyrea</i> Dejean, 1828	8.8	39	16	10
<i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810)	8.6	2	2	2
<i>Anchomenus dorsalis</i> (Pontoppidan, 1763)	6.6	0	0	1
<i>Anisodactylus nemorivagus</i> (Duftschmid, 1812)	8.9	0	0	52
<i>Anisodactylus signatus</i> (Panzer, 1797)	11.8	0	1	1
<i>Asaphidion flavipes</i> (Linnaeus, 1761)	4.3	0	0	2
<i>Badister bullatus</i> (Schränk, 1798)	5.2	0	1	11
<i>Badister lacertosus</i> Sturm, 1815	6.3	1	15	5
<i>Badister meridionalis</i> Puel, 1925	6.7	0	2	8
<i>Bembidion lampros</i> (Herbst, 1784)	3.4	3	0	38
<i>Calathus erratus</i> (Sahlberg, 1827)	9.5	1	0	2
<i>Calathus fuscipes</i> (Goeze, 1777)	11.1	3	0	26
<i>Calathus melanocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	7.1	0	0	1
<i>Calosoma inquisitor</i> (Linnaeus, 1758)	20	10	0	0
<i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775	17	124	107	1
<i>Carabus granulatus</i> Linnaeus, 1758	19	6	1	6
<i>Carabus ullrichi</i> Germar, 1824	27	0	0	1
<i>Carabus violaceus</i> Linnaeus, 1758	28	237	78	75
<i>Clivina fossor</i> (Linnaeus, 1758)	5.9	0	0	3
<i>Diachromus germanus</i> (Linnaeus, 1758)	8.4	0	0	1
<i>Harpalus distinguendus</i> (Duftschmid, 1812)	9.5	0	1	0

3. táblázat. Folytatás.

Faj	Testméret (mm)	Rurál	Szuburbán	Urbán
<i>Harpalus latus</i> (Linnaeus, 1758)	9.1	24	1	14
<i>Harpalus luteicornis</i> (Duftschmid, 1812)	7.1	1	20	5
<i>Harpalus tardus</i> (Panzer, 1797)	9.4	69	86	104
<i>Harpalus xanthopus winkleri</i> Schaubberger, 1923	7.1	3	10	21
<i>Leistus ferrugineus</i> (Linnaeus, 1758)	6.8	1	0	0
<i>Licinus depressus</i> (Paykull, 1790)	10.4	1	5	7
<i>Notiophilus biguttatus</i> (Fabricius, 1799)	4.9	0	0	2
<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid, 1812)	5.1	6	2	5
<i>Notiophilus rufipes</i> Curtis, 1829	5.3	7	14	38
<i>Ophonus nitidulus</i> Stephens, 1828	9.6	42	2	1
<i>Ophonus schaubbergerianus</i> Puel, 1937	8.8	1	0	0
<i>Oxypselaphus obscurus</i> (Herbst, 1784)	5.5	1	1	0
<i>Panagaeus bipustulatus</i> (Fabricius, 1775)	7.2	0	5	7
<i>Platyderus rufus</i> (Duftschmid, 1812)	6.3	79	41	76
<i>Poecilus cupreus</i> (Linnaeus, 1758)	11.8	0	0	3
<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	10.5	0	0	1
<i>Pseudoophonus griseus</i> (Panzer, 1797)	10.1	1	0	2
<i>Pseudoophonus rufipes</i> (De Geer, 1774)	13.1	19	26	10
<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger, 1798)	11.2	0	3	5
<i>Pterostichus macer</i> (Marsham, 1802)	12.9	0	0	1
<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	15.7	1	3	58
<i>Pterostichus melas</i> (Creutzer, 1799)	14.9	3	0	2
<i>Pterostichus minor</i> (Gyllenhal, 1827)	7.6	0	1	0
<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	18.4	23	15	22
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	11.5	1505	454	117
<i>Pterostichus ovoideus</i> (Sturm, 1824)	7.1	0	0	1
<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1797)	6	11	52	27
<i>Stomis pumicatus</i> (Panzer, 1796)	7.5	27	15	1
<i>Synuchus vivalis</i> (Illiger, 1798)	7.2	146	6	7
<i>Trechus quadristriatus</i> (Schränk, 1781)	3.5	1	1	0

A faj-pupolációk szintjén végzett vizsgálat szerint a futóbogarak átlagos testmérete mindkét évben szignifikánsan nagyobb volt a kissé, illetve mérsékelten zavart rurál és szuburbán területeken, mint az erőteljesen zavart urbán területen (8. ábra és 4. táblázat). A második évben az átlagos testméretek mindhárom területen nőttek, emiatt a változókon belüli hatás esetén az évek között szignifikáns különbség adódott (4. táblázat).



8. ábra. A futóbogarak csapdánkénti átlagos testmérete ($\pm$ S.E.) a rurál - urbán gradiens mentén a vizsgált két évben.

4. táblázat. A futóbogarak csapdánkénti átlagos testméretében tapasztalható különbségek a rurál - urbán gradiens mentén (Gradiens) és a 12 mintavételi hely között (Mintavételi helyek) ismétléses (a két vizsgálati év az ismétlés), beágyazott varianciaanalízissel.

Variáció oka	df	MS	F	p	LSD teszt
<i>Változók közötti hatás</i>					
Gradiens	2	172.541	10.988	<0.01	R = S > U
Mintavételi helyek	9	15.702	1.891	ns	
Hiba	108	8.302			
<i>Változókön belüli hatás</i>					
Év	1	37.215	6.173	<0.05	2002 > 2001
Év x Gradiens	2	3.342	0.554	ns	
Év x Mintavételi helyek	9	7.678	1.274	ns	
Hiba	108	6.028			

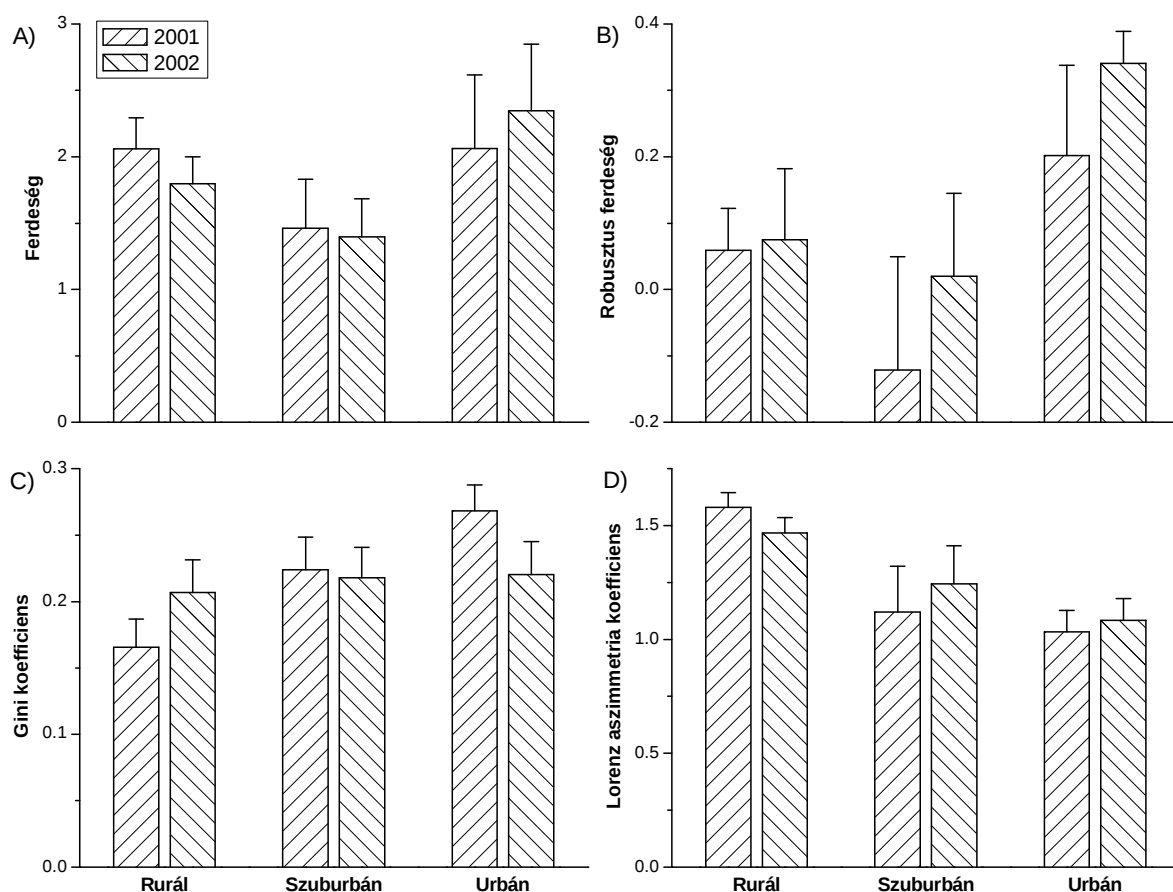
* Az LSD teszt eredménye azt jelzi, hogy mely vizsgálati terület(ek), illetve év(ek) különbözik(nek) szignifikánsan ($p < 0.05$) a többtől. Például az $R = S > U$ azt jelzi, hogy az a futóbogarak átlagos testmérete szignifikánsan nagyobb volt a rurál és a szuburbán területeken, mint az urbán területen és az első két terület átlagos testmérete nem különbözött szignifikánsan. Továbbá a $2002 > 2001$ azt jelzi, hogy 2002-ben a futóbogarak átlagos testmérete szignifikánsan nagyobb volt, mint 2001-ben.

A vizsgált mintavételi területek (rurál, szuburbán és urbán) futóbogár közösségeinek testméret-eloszlását leíró függvényeket vizsgálva megállapítható, hogy a ferdeség értéke mindkét évben az urbán területen volt a legnagyobb, míg a szuburbán területen volt a legkisebb, jelezve, hogy az urbán területen a többi területhez képest több, kisebb méretű futóbogár volt jelen (9. ábra). Bár ezek a különbségek statisztikailag nem voltak szignifikánsak (5. táblázat). Szemléltetésként a három mintavételi terület egy-egy mintavételi helyére elkészített testméret-eloszlás hisztogramok is bizonyítják (10. ábra), hogy az urbán területen a kisebb méretű (4-10 mm) egyedek fordulnak elő nagy gyakorisággal, majd a szuburbán területen ezeknek a gyakorisága csökken, a közepes méretű (10-12 mm) egyedek lesznek a leggyakoribbak és megjelennek a nagyobb méretű egyedek (16-20 mm) is, míg a

ráurál területen a kisebb méretű egyedek gyakorisága tovább csökken, továbbra is a közepes méretű egyedek a leggyakoribbak és továbbra is jelen vannak a nagyobb méretű egyedek is.

A robusztus ferdeség értéke a ferdeséghez hasonlóan változott. A robusztus ferdeség értéke is mindkét évben az urbán területen volt a legnagyobb, míg a szuburbán területen volt a legkisebb (9. ábra). A szuburbán és az urbán területek robusztus ferdeségében jelentkező különbség statisztikai értelemben szignifikáns volt (5. táblázat).

A Gini koefficiens értéke a ráurál terület felől haladva fokozatosan növekedett az urbán terület felé haladva, jelezve, hogy a futóbogár közösségek testméret-eloszlásának egyenetlensége a ráurál területen volt a legkisebb és az urbán terület felé haladva fokozatosan növekedett és az egyenetlenség az urbán területen volt legnagyobb (9. ábra), jóllehet ezek a különbségek nem voltak szignifikánsak (5. táblázat).



9. ábra. A futóbogár közösségek testméret-eloszlását leíró ferdeség (A), robusztus ferdeség (B), Gini koefficiens (C) és Lorenz aszimmetria koefficiens (D) átlagértékeinek ($\pm$ S.E.) változása a ráurál, szuburbán és az urbán területeken a vizsgált két évben.

5. táblázat. A futóbogár közösségek testméret-eloszlásában jelentkező aszimmetriát és/vagy egyenetlenséget leíró indexek értékeinek változása a rurál, szuburbán és az urbán területek (Terület) között ismétléses (a két vizsgálati év az ismétlés) varianciaanalízissel.

Variáció oka	df	MS	F	p	LSD teszt *
Ferdeség					
<i>Változókon belüli hatás</i>					
Év	1	0.001	0.008	0.931	
Év × Terület	2	0.153	0.890	0.444	
Hiba	9	0.172			
<i>Változók közötti hatás</i>					
Terület	2	1.237	1.235	0.336	
Hiba	9	1.001			
Robusztus ferdeség					
<i>Változókon belüli hatás</i>					
Év	1	0.058	1.099	0.322	
Év × Terület	2	0.010	0.192	0.828	
Hiba	9	0.053			
<i>Változók közötti hatás</i>					
Terület	2	0.212	3.868	0.061	S < U
Hiba	9	0.055			
Gini koefficiens					
<i>Változókon belüli hatás</i>					
Év	1	0.0001	0.142	0.715	
Év × Terület	2	0.004	5.073	0.033	
Hiba	9	0.0007			
<i>Változók közötti hatás</i>					
Terület	2	0.007	1.974	0.195	
Hiba	9	0.003			

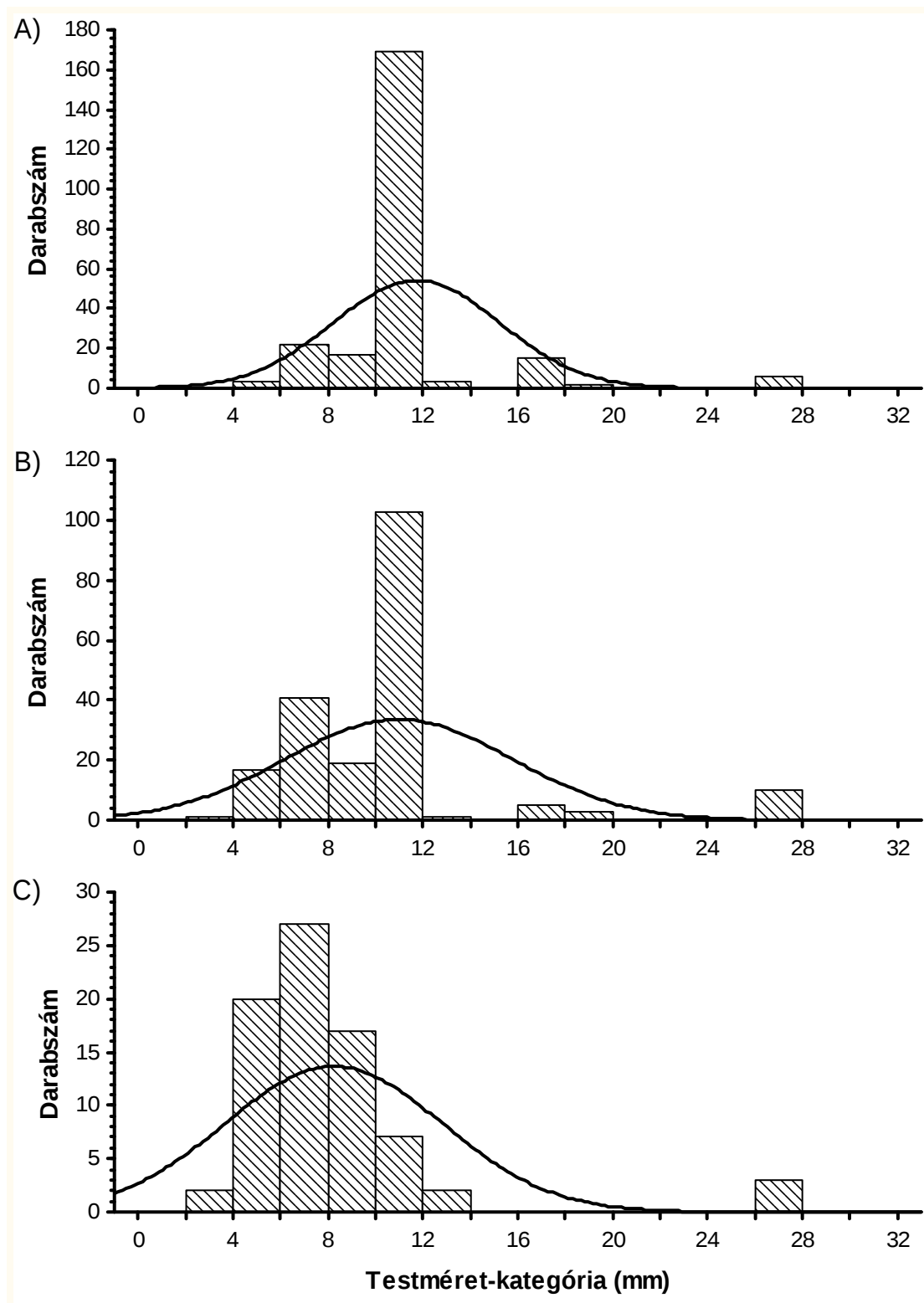
5. táblázat. Folytatás

Variáció oka	df	MS	F	p	LSD teszt *
Lorenz aszimmetria koefficiens					
<i>Változókön belüli hatás</i>					
Év	1	0.003	0.044	0.839	
Év × Terület	2	0.029	0.469	0.640	
Hiba	9	0.062			
<i>Változók közötti hatás</i>					
Terület	2	0.466	7.315	0.013	R > S = U
Hiba	9	0.064			

* Az LSD teszt eredménye azt jelzi, hogy mely vizsgálati terület(ek) különbözik(nek) szignifikánsan ($p < 0.05$) a többitől. Például az $R > S = U$ azt jelzi, hogy az adott index értéke szignifikánsan nagyobb volt a rurál területen, mint a szuburbán és az urbán területeken, továbbá az index értéke a két utóbbi területen nem különbözött szignifikánsan.

A Lorenz aszimmetria koefficiens értéke minden esetben egynél nagyobb volt ($S > 1$; 9. ábra), utalva arra, hogy mindhárom területen (rurál, szuburbán és urbán) a nagyobb méretű egyedek fontos szerepet játszottak a Lorenz görbe alakjának meghatározásában. Mindkét évben a Lorenz aszimmetria koefficiens értéke a rurál területen volt a legnagyobb, az urbán területen a legkisebb és a szuburbán területen köztes értéket vett fel (9. ábra). Az urbán területen mindkét évben a koefficiens értéke nagyon közel volt az egyhez ($S = 1$), ami közel szimmetrikus Lorenz görbére utal. A Lorenz aszimmetria koefficiens értékeiben tapasztalható különbségek statisztikailag szignifikánsak, így a koefficiens értéke szignifikánsan nagyobb a rurál területen, mint a szuburbán és/vagy az urbán területen, míg azt utóbbi két területen az értékek nem különböznek egymástól szignifikánsan (5. táblázat). A Lorenz görbe lefutásában jelentkező szignifikáns különbségeket a rurál területen a másik két területhez (szuburbán és urbán) képest nagyobb számban előforduló viszonylag nagyobb testméretű egyedek okozzák.

dc_140_10



10. ábra. A rurál (A), a szuburbán (B) és az urbán (C) területeken gyűjtött futóbogarak testméret-eloszlásának hisztogramjai egy-egy tipikus mintavételi hely példáján bemutatva.

A testméret-eloszlásban jelentkező egyenetlenségek vizsgálata a növényeknél korábbra tehető és jelentősebb múltra tekint vissza, mint az állatok esetén. A növények méretében jelentkező egyenetlenségek leírására számos vizsgálat alkalmazta a méret-eloszlás leírására szolgáló mérőszámot, a ferdeséget (Creed és mtsai. 1998, Ditommaso és Watson 1997, Zammit és Zedler 1993). Számos további vizsgálat használta a Gini koefficiens is a növények méretében vagy biomasszájában jelentkező egyenetlenség kimutatására (Hanley és Groves 2002, He és mtsai. 2005, Leiss és Müller-Schärer 2001, Ramstad és Hestmark 2001, Shumway és Koide 1995, Wilson és Gurevitch 1995). Növények esetén Damgaard és Weiner (2000) a Shumway és Koide (1995) által publikált adatok esetén számította a Lorenz aszimmetria koefficiens, vizsgálva az *Abutilon theophrasti* (Fam. Malvaceae) egyedek kapszulaszámának alakulását a mikorrhiza gombák jelenlétének és a növénydenzitás függvényében. Azonban a Lorenz aszimmetria koefficiens alkalmazásának mindmáig ez maradt az egyetlen példája.

Állatpopulációk vagy állatközösségek testméret-eloszlása egyenetlenségének és/vagy szimmetriájának leírására csupán a ferdeséget alkalmazták mindeddig (Gomez és Espadaler 2000, Gregory 2000, Knouft 2004, Kozłowski és Gawelczyk 2002, Novotny és Kindlmann 1996, Poulin és Morand 1997). Jelen vizsgálatunkkal az állatok testméret-eloszlásában jelentkező egyenetlenség leírására két újabb mérőszámot próbáltunk ki (a Gini koefficiens és a Lorenz aszimmetria koefficiens) és bizonyítottuk, hogy a Lorenz aszimmetria koefficiens hatásos mérőszám a testméretben jelentkező változások leírására és interpretálására.

A nemzetközi GLOBENET projekt keretében publikált vizsgálatok a rurál - szuburbán - urbán gradiens mentén a futóbogarak testméretében bekövetkező változások jellemzésére vagy az önkényesen megválasztott méretkategóriák közötti eloszlást (Alaruikka és mtsai. 2002, Ishitani és mtsai. 2003, Sadler és mtsai. 2006, Elek és Lövei 2007) vagy a futóbogár fajok abundanciájával súlyozott átlagos testméretet (Niemelä és mtsai. 2002, Magura és mtsai. 2004b, Gaublonne és mtsai. 2005) alkalmazták. Finnországban Alaruikka és mtsai. (2002) eredményeik alapján arra a következtetésre jutottak, hogy a közepes (7 - 14 mm) és a nagy méretű (> 14 mm) futóbogarak nagyobb valószínűséggel fordulnak elő a rurál területen, mint az urbán területen. Japánban a rurál területen számos közepes méretű (15 - 24.99 mm) és néhány nagy méretű (25 - 35 mm) specialista futóbogár fordult elő, míg az urbán területen nem volt nagy méretű és csak néhány közepes méretű specialista futóbogár fordult elő (Ishitani és mtsai. 2003). Nagy-Britanniában a kis méretű futóbogarakból szignifikánsan több volt a szuburbán területen, a közepes méretűek száma nem változott szignifikánsan, míg a nagy méretű futóbogarak száma szignifikánsan csökkent a rurál - urbán gradiens mentén

(Sadler és mtsai. 2006). Dániában a kis méretű (3.5 - 9.5 mm) futóbogarak egyedszáma nem változott szignifikánsan a gradiens mentén, de a kis méretű futóbogarak fajsza száma szignifikánsan magasabb volt az urbán területen. A közepes méretű (9.6 - 15.2 mm) futóbogaraknak mind az egyedszáma, mind a fajsza száma az urbán területen volt szignifikánsan a legnagyobb, míg a nagy méretű (> 15.2 mm) futóbogarak egyed- és fajsza száma is szignifikánsan csökkent a gradiens rurál felétől az urbán felé haladva (Elek és Lövei 2007). A futóbogarak átlagos testmérete szignifikánsan változott a gradiens mentén, a rurál és a szuburbán területen nagyobb értékekkel volt jellemezhető, míg az urbán területen kisebbel Bulgáriában (Niemelä és mtsai. 2002), Magyarországon (Magura és mtsai. 2004b) és Belgiumban is (Gaublomme és mtsai. 2005). Ugyanilyen, de csak marginálisan szignifikáns különbséget mutattak ki Finnországban, míg Kanadában az átlagos testméret nem változott szignifikánsan a gradiens mentén (Niemelä és mtsai. 2002). Természetesen az urbanizáció hatására a testméretben nem csak a közösség szintjén figyelhetők meg változások, hanem ugyanazon faj populációjának szintjén is jelentkezhetnek eltérések. A *Carabus nemoralis* futóbogár faj testmérete szignifikánsan csökkent Hamburg rurál területe felől a városközpont felé haladva (Weller és Ganzhorn 2004).

Jelen közlemény egy újonnan kifejlesztett módszert használva (a Lorenz aszimmetria koefficiens) nem csak azt bizonyította, hogy a futóbogarak testméret-eloszlásában szignifikáns egyenetlenségek vannak a tanulmányozott urbanizációs gradiens mentén, hanem jelezte azt is, hogy ezt a különbséget a rurál területen a másik két területhez (szuburbán és urbán) képest nagyobb számban előforduló viszonylag nagyobb testméretű egyedek okozzák. Korábbi vizsgálatok ugyancsak kimutatták, hogy a futóbogarak átlagos testmérete szignifikánsan csökken a rurál terület felől az urbán felé haladva (Niemelä és mtsai. 2002, Magura és mtsai. 2004b, Gaublomme és mtsai. 2005). Azonban csak az átlagos testméret értékek ismeretében arra nem tudunk választ adni, hogy ezek a különbségek a közepes méretű vagy a nagy méretű futóbogarak jelentőségének növekedéséből vagy a kis méretű futóbogarak jelentőségének csökkenéséből, esetleg a kettő kombinációjából adódik-e. A Lorenz aszimmetria koefficiens alkalmazásával a fenti kérdésre egyértelmű válasz adható. A kevésbé zavart (rurál) területen a viszonylag nagyobb testméretű egyedek és a mérsékelt (szuburbán), illetve az erősen zavart (urbán) területeken a kisebb méretű egyedek nagyobb arányban történő előfordulását a Szyszko (1983), Gray (1989) és Blake és mtsai. (1994) által megfogalmazott hipotézissel magyarázhatjuk.

Szyszko (1983) Lengyelországban a tarvágás utáni fenyőültetvények futóbogár együtteseinek regenerációját vizsgálva az átlagos egyedi biomassa (MIB - mean individual

biomass) indexet dolgozta ki és alkalmazta. Ez az index egyszerűen számolható az adott csapdában fogott egyedek nedves testtömegének és a csapdában fogott egyedek számának hányadosaként. Vizsgálata során kimutatta, hogy az ültetvények regenerációjával a MIB index értéke is növekszik. Az átlagos testméret pozitívan korrelál a testtömeggel, így a vizsgálat konklúziója az, hogy a regeneráció időbeli előrehaladásával a futóbogarak átlagos testmérete is nő (Szyszko 1983). Gray (1989) azt a hipotézist állította fel, hogy a fajok átlagos testmérete csökken a zavartalan élőhelyek felől a zavart élőhelyek felé haladva. Különböző intenzitással kezelt gyepek futóbogár együtteseinek vizsgálata során a fenti hipotézis bizonyítást nyert (Blake és mtsai. 1994). Számos további vizsgálat is igazolta, hogy az erőteljesen zavart élőhelyeken a futóbogarak átlagos testmérete kisebb, mint a kevésbé zavart élőhelyeken (Šustek 1987, Holliday 1991, Grandchamp és mtsai. 2000, Ribera és mtsai. 2001, Magura és mtsai. 2002). A zavarás és az átlagos testméret közötti viszony oka sokrétű lehet. A futóbogarak lárvái gyengén kitinizáltak, talajban élnek, nem nagyon mobilisek, és így sokkal érzékenyebbek a környezeti tényezők változásaival szemben (Lövei és Sunderland 1996). A zavarás gyakran kedvezőtlen feltételeket teremt a futóbogarak imágói és lárvái számára is, aminek hatására denzitásuk csökken (Thorbeck és Bilde 2004) és a faj-populációk lokálisan meg is semmisülhetnek. A kisebb méretű futóbogár fajok kevésbé veszélyeztetettek a zavarás okozta mortalitástól, mivel denzitásuk általában nagyobb, mint a nagyobb méretű fajoké (Luff 2002), és így a kisebb méretű fajok populációi lokális kihalásának is kisebb a valószínűsége. A kisebb méretű fajok sokkal gyakrabban szárnyasak, mint a nagyobb méretű fajok (Ribera és mtsai. 2001). Következésképpen a kisebb fajok sokkal vagilisabbak, mint a nagyobb méretűek és könnyebben kolonizálhatják a zavart és sokszor gyorsan változó környezeti feltételekkel jellemezhető élőhelyeket (Thiele 1977). A kisebb méretű fajoknak továbbá kevesebb mennyiségű forrásra lehet szükségük és/vagy gyorsabb lehet az egyedfejlődésük, mint nagyobb méretű rokonaiknak (Peters 1983). A nagyobb méretű futóbogaraknak a lárvális fejlődése tovább tart, így sokkal érzékenyebbek a zavarásra, míg a kisebb méretű fajok könnyen kihasználják a kínálózkodó szabad forrásokat és képesek túlélni a zavart élőhelyeken is (Kotze és O'Hara 2003). Blake és mtsai. (1994) szerint a nagyobb méretű futóbogarak túlnyomóan őszi szaporodásúak, lárva alakban áttelelők, így hosszú lárvális fejlődésük a környezeti feltételek hosszabb távú stabilitását igényli, s ez a stabilitás a zavart élőhelyeken általában hiányzik. Számos vizsgálat megerősítette, hogy a kevésbé zavart területeken a lárvaként áttelő futóbogarak száma magasabb, mint a zavartabb élőhelyeken (Butterfield 1997, Lövei 1984, Magura és mtsai. 2002).

A közleményünkben vizsgált urbanizációs gradiens esetén a zavarás mértéke a rurál területen volt a legkisebb (eseti, kis intenzitású kezelés), a szuburbán területen mérsékelt volt (mérsékelt intenzitású kezelés: kidőlt fák eltávolítása) és az urbán területen volt a legnagyobb (intenzív kezelés: aszfaltozott sétányok, cserjeszintet erőteljes gyérítése). Úgy tűnik, hogy az urbanizáció okozta zavarás a nagyobb méretű erdei specialista futóbogár fajok számára kedvező mikroélőhelyeket megsemmisíti és erőteljesen átalakított, viszonylag homogén mikroélőhelyeket alakít ki, amelyeket a kis méretű, röpképes fajok gyorsan elárasztanak. Összefoglalva, az urbanizációval együtt járó élőhely-átalakítás hozzájárul a gradiens mentén kimutatott testméretben tapasztalható változásokhoz. Tanulmányunkban a Lorenz aszimmetria koefficiens (Damgaard és Weiner 2000) hasznosabbnak bizonyult, mint a többi, hagyományos mérőszám (ferdeség, robusztus ferdeség, Gini koefficiens). Az index értékeinek biológiai interpretációja is problémamentes, így az állatközösségek testméret/biomassza eloszlásának tanulmányozása során rendkívül hasznos eszköz.

3.3. *Futóbogár közösségek változása urbanizációs gradiens mentén*

Ebben a közleményben Debrecenben, 2001-ben azt vizsgáltuk, hogy a futóbogarak közösségi jellemzői hogyan változnak a rurál - urbán gradiens mentén és milyen környezeti változók tehetők felelőssé a közösségi jellemzőkben bekövetkező változásokért (Magura és mtsai. 2004b).

A vizsgálat során a következő hipotéziseket teszteltük: (1) A diverzitás a mérsékelt zavar szuburbán területen a legnagyobb (mérsékelt zavarási hipotézis, Connell 1978). (2) A diverzitás fokozatosan csökken a legkevésbé zavar rurál élőhelytől az erősen zavar urbán élőhely felé haladva (növekvő zavarási hipotézis, Gray 1989). (3) Az erdei specialista futóbogarak egyed- és fajszáma csökken a rurál - urbán gradiens mentén (habitat specialista hipotézis, Magura és mtsai. 2004b). (4) Az urbán területen az opportunist fajok válnak dominánssá (opportunist faj hipotézis, Gray 1989).

A kutatás során 50 faj 2140 egyedét gyűjtöttük be a gradiens mentén: a rurál területen 25 faj 1206 egyedét, a szuburbán területen 26 faj 457 egyedét, míg az urbán területen 43 faj 477 egyedét (lásd 1. táblázat).

A futóbogarak csapdánkénti összegyedszáma szignifikánsan magasabb volt a rurál területen, mint a szuburbán vagy az urbán területen. Az erdei specialista futóbogarak csapdánkénti egyedszáma szintén a rurál területen volt szignifikánsan a legnagyobb, míg a nyílt élőhelyhez kötődő futóbogarak csapdánkénti egyedszáma az urbán területen

szignifikánsan magasabb volt, mint a szuburbán vagy a rurál területen (6. táblázat és 11. ábra).

6. táblázat. A futóbogarak csapdánkénti átlagos egyed- illetve fajsza szám értékeiben, valamint a generalista futóbogarak csapdánkénti egyedszámának a csapdánkénti összegyedszámhoz viszonyított arányában tapasztalható különbségek a rurál - urbán gradiens mentén (Gradiens) és a 12 mintavételi hely között (Mintavételi helyek) beágyazott varianciaanalízissel.

Variáció oka	df	MS	F	p	LSD teszt *
<i>Összegyedszám</i>					
Gradiens	2	4598.77	4.80	<0.05	R > S = U
Mintavételi helyek	9	957.54	5.98	<0.0001	
Hiba	108	159.99			
<i>Erdei specialisták egyedszáma</i>					
Gradiens	2	4453.81	11.17	<0.005	R > S > U
Mintavételi helyek	9	398.61	3.62	0.0006	
Hiba	108	110.14			
<i>Nyílt élőhelyhez kötődő fajok egyedszáma</i>					
Gradiens	2	32.61	2.30	<0.25	R = S < U
Mintavételi helyek	9	14.16	3.81	0.0003	
Hiba	108	3.71			
<i>Összfajsza szám</i>					
Gradiens	2	28.42	1.01	>0.25	R = U > S
Mintavételi helyek	9	28.09	5.83	<0.0001	
Hiba	108	4.82			
<i>Erdei specialisták fajsza száma</i>					
Gradiens	2	21.76	19.26	<0.001	R > S > U
Mintavételi helyek	9	1.13	2.85	0.0048	
Hiba	108	0.40			

6. táblázat. Folytatás.

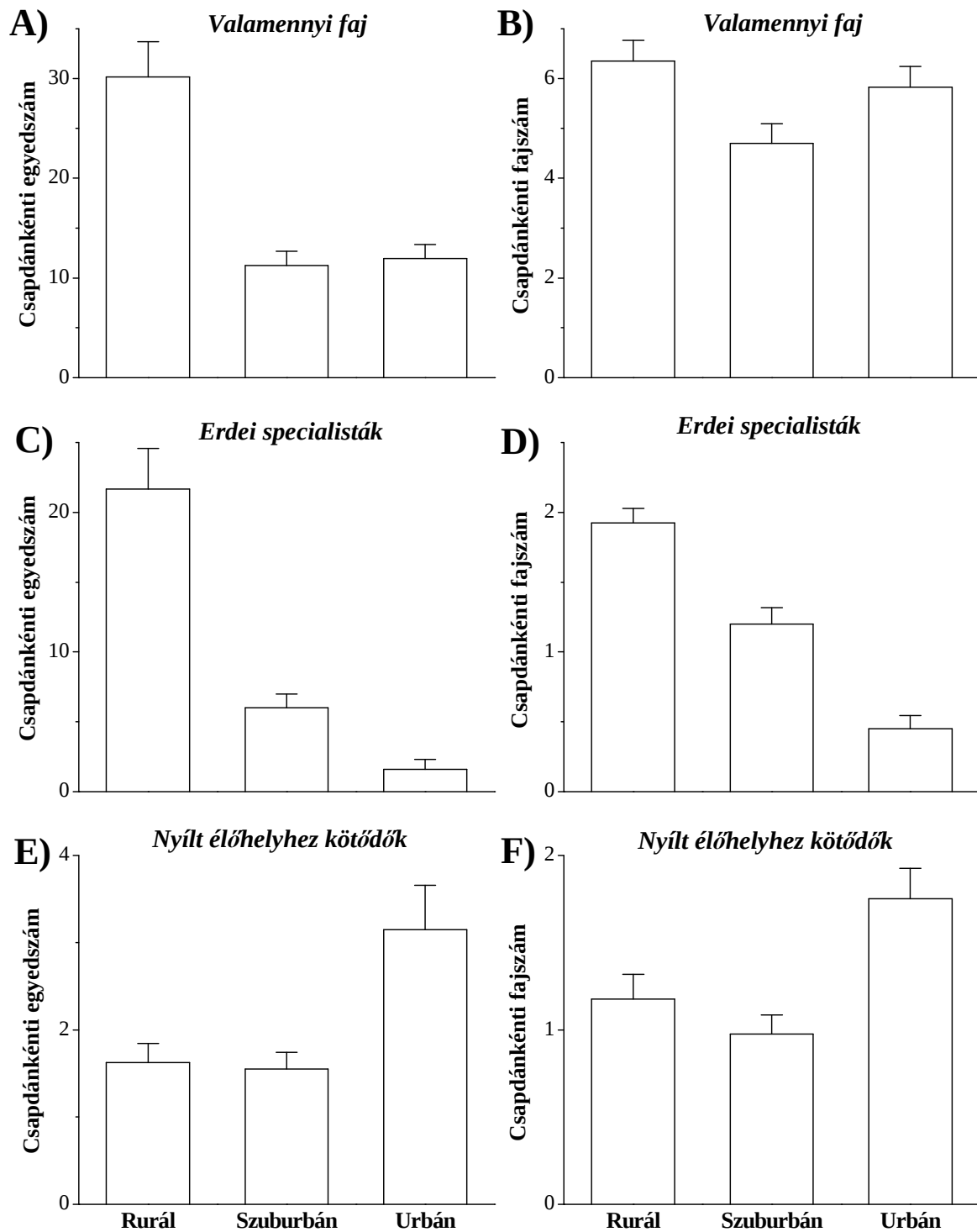
Variáció oka	df	MS	F	p	LSD teszt *
Nyílt élőhelyhez kötődő fajok fajsza	2	6.47	5.48	<0.05	R = S < U
Gradiens	9	1.18	1.46	0.1725	
Mintavételi helyek	108	0.81			
Hiba					
Generalisták aránya					
Gradiens	2	1.59	13.25	<0.0025	R = S < U
Mintavételi helyek	9	0.12	3.13	0.0022	
Hiba	108	0.04			

* Az LSD teszt eredménye azt jelzi, hogy mely vizsgálati terület(ek) különbözik(nek) szignifikánsan ($p < 0.05$) a többitől. Például az $R > S = U$ azt jelzi, hogy az adott érték szignifikánsan nagyobb volt a rurál területen, mint a szuburbán és az urbán területeken, továbbá az adott érték a két utóbbi területen nem különbözött szignifikánsan.

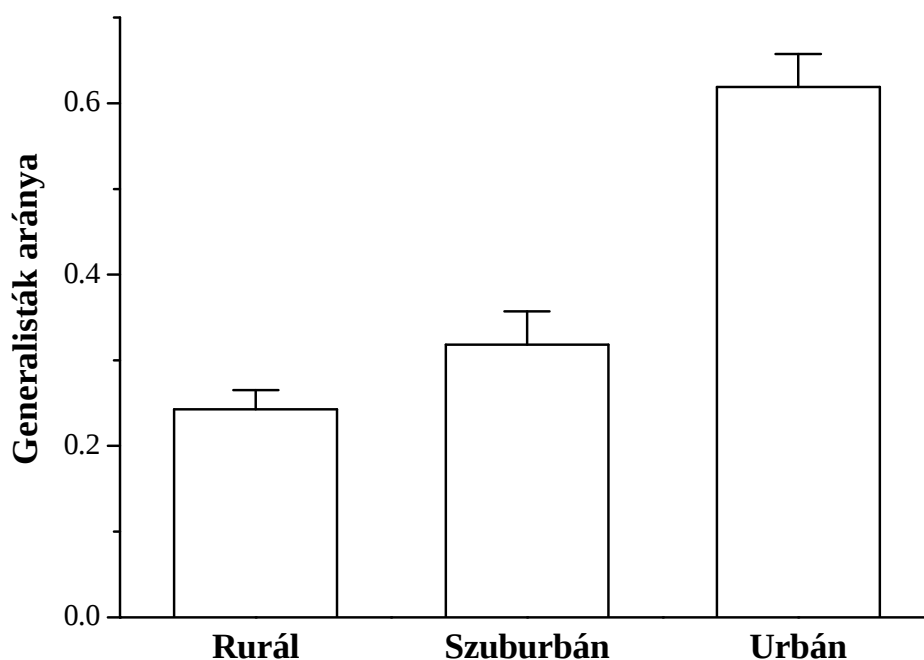
A futóbogarak csapdánkénti összfajsza szignifikánsan magasabb volt a rurál (6.4 faj/csapda) és az urbán területen (5.8 faj/csapda), mint a szuburbán területen (4.8 faj/csapda). Azonban az erdei specialista futóbogarak csapdánkénti fajsza szignifikánsan csökkent a rurál terület felől az urbán felé haladva. A nyílt élőhelyhez kötődő futóbogarak csapdánkénti fajsza az urbán területen szignifikánsan magasabb volt, mint a rurál vagy a szuburbán területen (6. táblázat és 11. ábra).

Az opportunist (generalista) futóbogarak csapdánkénti egyedszámának a csapdánkénti összegyedszámhoz viszonyított aránya szignifikánsan magasabb volt az urbán területen, mint a rurál vagy a szuburbán területen (6. táblázat és 12. ábra).

A futóbogár együttesek jelentősen különböztek a rurál - urbán gradiens mentén. A fajkompozíció alapján a négy urbán mintavételi hely különálló klaszter csoportot alkotott, míg a rurál és a szuburbán helyek egy másik csoportot alkottak (13. ábra). Az egyedszámértékek alapján készült ordináció (NMDS) lineáris gradiens jelenlétét jelzi: a futóbogár együttesek fokozatosan változnak a rurál terület felől az urbán felé haladva. A futóbogár együttesek kompozíciójában mutakozó heterogenitást az ordinációs térben a konvex burkok méretével fejezhetjük ki. A nagyobb méretű konvex burok a fajkompozícióban jelentkező nagyobb variabilitásra utal. A konvex burok mérete fokozatosan nő a rurál terület felől az urbán felé haladva, jelezve a fajkompozíció növekvő heterogenitását (13. ábra).



11. ábra. A futóbogarak csapdánkénti összegyedszámának (A), összfajszámának (B), az erdei specialista fajok egyedszámának (C), fajszámának (D) és a nyílt élőhelyhez kötődő fajok egyedszámának (E) és fajszámának (F) változása a tanulmányozott gradiens mentén (átlag $\pm$ S.E.).

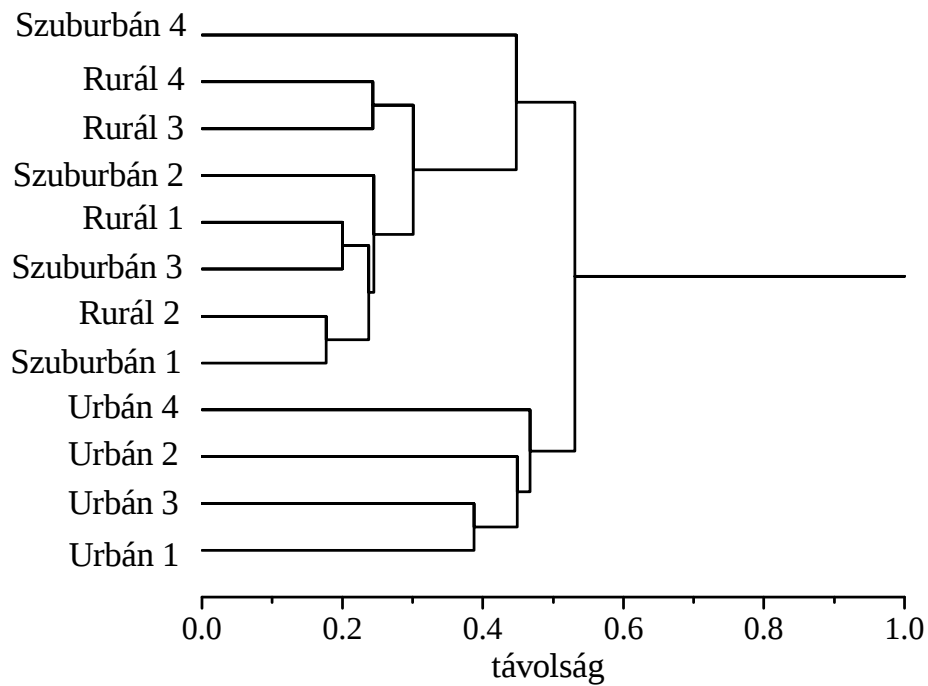


12. ábra. A generalista futóbogarak csapdánkénti egyedszámának a csapdánkénti összegyedszámhoz viszonyított arányának változása a vizsgált urbanizációs gradiens mentén (átlag $\pm$ S.E.).

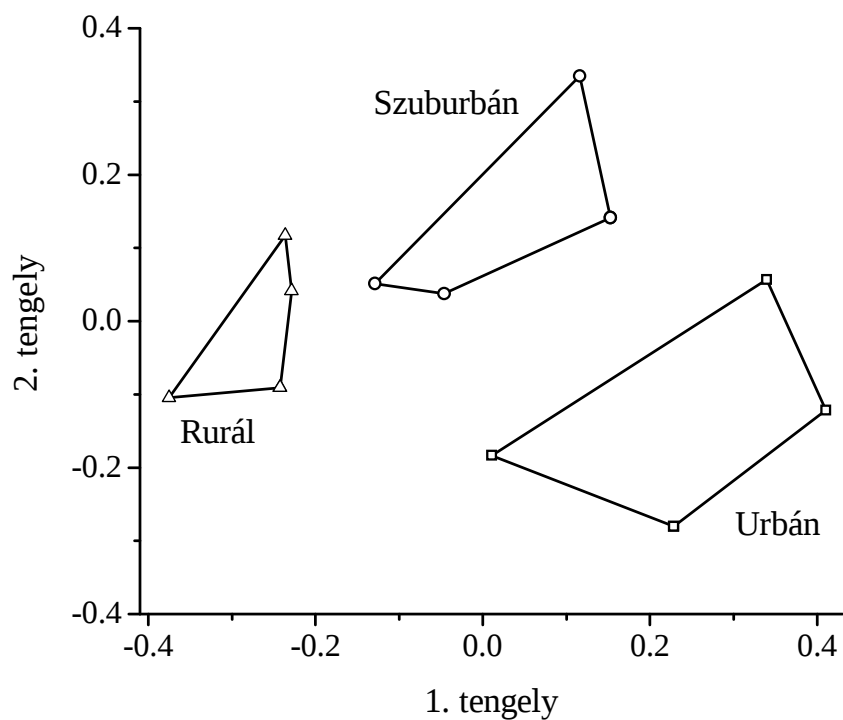
A kvantitatív karakterfaj elemzés (IndVal módszer) segítségével a futóbogarak öt csoportja különíthető el (7. táblázat): (1) habitat generalisták, melyek valamennyi területen tömegesek (pl. *Harpalus tardus*, *Carabus violaceus*, *Platyderus rufus*); (2) a rurál területre jellemző fajok, amelyek csak itt fordulnak elő, vagy itt a legtömegesebbek (pl. *Pterostichus oblongopunctatus*, *Ophonus nitidulus*, *Amara saphyrea*); (3) a szuburbán területet preferáló fajok (pl. *Harpalus luteicornis*, *Badister lacertosus*, *Amara consularis*); (4) a szuburbán és a rurál területre egyaránt jellemző fajok (pl. *Carabus convexus*, *Stomis pumicatus*, *Oxytelus obscurus*) és (5) az urbán területet kedvelő fajok, melyek csak itt fordulnak elő vagy itt a legtömegesebbek (pl. *Amara convexior*, *Pterostichus melanarius*, *Anisodactylus nemorivagus*).

dc_140_10

A)



B)



13. ábra. A tanulmányozott rurál - urbán gradiens mentén a futóbogár együttesek hasonlósága klaszteranalízissel a Sørensen hasonlósági indexet és csoportátlag fúziós algoritmust alkalmazva (A), valamint NMDS ordinációval a Bray-Curtis távolságfüggvényt alkalmazva.

7. táblázat. Az öt vagy annál nagyobb egyedszámban előkerült futóbogarak habitat preferenciája és területekhez való kötődése kvantitatív karakterfaj elemzéssel (IndVal módszer). Az IndVal oszlop az adott faj adott szintre jellemző karakter értékét mutatja. Jelölések: G - generalista faj, E - erdei faj, NY - nyílt élőhelyre jellemző faj, ns - nem szignifikáns, * - $p < 0.05$. Az egyes területeknél szereplő értékek közül az első szám az adott faj adott területen fogott egyedszámértékét jelöli, míg a második szám azoknak a csapdáknak a számát jelöli, amelyekben az adott faj az adott területen előkerült.

Fajok	Habitat preferencia	IndVal	p	Rurál terület	Szuburbán terület	Urbán terület
Valamennyi terület						
<i>Harpalus tardus</i>	NY	56.67	ns	35/20	53/31	34/18
<i>Carabus violaceus</i>	G	52.5	ns	124/29	30/17	51/17
<i>Platyderus rufus</i>	G	50	ns	40/22	18/14	45/24
<i>Pterostichus strenuus</i>	G	20.83	ns	7/5	25/13	10/7
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	NY	16.67	ns	12/12	4/4	6/4
<i>Amara familiaris</i>	G	8.33	ns	4/3	3/3	4/4
Rurál terület						
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	E	76	*	795/40	197/26	60/15
<i>Ophonus nitidulus</i>	G	37.65	*	32/16	1/1	1/1
<i>Amara saphyrea</i>	E	20.53	*	26/12	8/7	4/3
<i>Synuchus vivalis</i>	NY	19.12	*	13/10	3/2	1/1
<i>Pterostichus niger</i>	G	18.42	*	17/13	4/4	9/5
<i>Harpalus latus</i>	G	10.5	ns	9/7	0/0	6/5
Szuburbán terület						
<i>Harpalus luteicornis</i>	G	21.15	*	1/1	20/11	5/4
<i>Badister lacertosus</i>	G	15	*	1/1	9/8	2/2
Rurál és Szuburbán területek						
<i>Carabus convexus</i>	E	51.25	*	46/25	41/16	0/0
<i>Stomis pumicatus</i>	G	30.64	*	19/15	14/11	1/1

7. táblázat. Folytatás.

Fajok	Habitat preferencia	IndVal	p	Rurál terület	Szuburbán terület	Urbán terület
Urbán terület						
<i>Amara convexior</i>	G	38.36	*	12/10	6/5	52/18
<i>Notiophilus rufipes</i>	G	30	*	3/3	11/7	28/15
<i>Anisodactylus nemorivagus</i>	NY	25	*	0/0	0/0	26/10
<i>Calathus fuscipes</i>	NY	25	*	0/0	0/0	11/10
<i>Pterostichus melanarius</i>	G	24.63	*	0/0	1/1	33/10
<i>Bembidion lampros</i>	NY	23.77	*	3/3	0/0	29/10
<i>Licinus depressus</i>	NY	12.5	*	0/0	0/0	6/5
<i>Badister meridionalis</i>	G	10.94	*	0/0	2/2	7/5
<i>Amara communis</i>	NY	10	*	0/0	0/0	5/4
<i>Notiophilus palustris</i>	G	7.69	ns	2/2	1/1	5/4
<i>Amara anthobia</i>	G	5	ns	0/0	0/0	5/2

A talajhőmérséklet és a nyílt élőhelyekre jellemző fajok egyedszáma és a teljes fajsza szám között szignifikáns pozitív összefüggés volt. A talajfelszíni léghőmérséklet növekedése negatívan befolyásolta az erdei fajok egyed- és fajsza számát, míg pozitívan a nyílt élőhelyekre jellemző fajok számát. A relatív páratartalom és a teljes egyedsza szám, valamint az erdei fajok egyedsza száma között egyaránt szignifikáns negatív összefüggés volt. A korhadó faanyag mennyiségének növekedésével az erdei fajok száma nőtt, míg a nyílt élőhelyekre jellemző fajok egyed- és fajsza száma csökkent. A lágyszárúak borítása a nyílt élőhelyekre jellemző fajok száma kivételével valamennyi esetben szignifikánsan és pozitívan befolyásolta a vizsgált egyed- és fajsza számokat. A futóbogarak teljes egyedsza számát, az erdei fajok egyedsza számát és a nyílt élőhelyekre jellemző fajok számát a lombkoronaszint záródásának növekedése egyaránt negatívan befolyásolta. A lehetséges zsákmányállatok száma és a teljes fajsza szám, valamint az erdei fajok száma között szignifikáns pozitív kapcsolat volt (8. táblázat).

8. táblázat. A csapdánkenti futóbogár egyed- és fajszámok és a vizsgált környezeti változók közötti összefüggés előrelépéses többszörös lineáris regresszióanalízissel. Jelölések: + és -: szignifikáns pozitív és negatív összefüggés, ns: nem szignifikáns, *: $p < 0.05$, **: $p < 0.01$, ***: $p < 0.001$ és nem bevont: az adott változó a regressziós modellbe nem került bevonásra.

	Teljes egyedszám	Erdei fajok egyedszáma	Nyílt élőhelyekre jellemző fajok egyedszáma	Teljes fajszám	Erdei fajok fajszáma	Nyílt élőhelyekre jellemző fajok fajszáma
	F=14.16	F=13.91	F=5.97	F=9.46	F=17.58	F=7.77
	d.f.=5, 114	d.f.=6, 113	d.f.=4, 115	d.f.=4, 115	d.f.=5, 114	d.f.=5, 114
	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p = 0.0002$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$	$p < 0.0001$
	$r = 0.62$	$r = 0.65$	$r = 0.41$	$r = 0.50$	$r = 0.66$	$r = 0.50$
Talajhőmérséklet	ns	ns	***	+	nem bevont	nem bevont
Talajfelszíni hőmérséklet	ns	-*	nem bevont	nem bevont	***	***
Relatív páratartalom	***	***	nem bevont	nem bevont	ns	nem bevont
Lombavar borítás	nem bevont	nem bevont	nem bevont	nem bevont	nem bevont	ns
Korhadó faanyag borítása	nem bevont	nem bevont	-*	ns	***	-*
Lágyszárúak borítása	***	+	+	***	+	ns
Cserjék borítása	nem bevont	ns	nem bevont	nem bevont	nem bevont	nem bevont
Lombkorona záródása	***	***	ns	nem bevont	nem bevont	***
Zsákmányállatok száma	nem bevont	nem bevont	nem bevont	+	***	nem bevont

Eredményünk ellentmond a mérsékelt zavarási hipotézisnek, ugyanis a futóbogarak diverzitása nem a mérsékelt zavar szuburbán területen volt a legmagasabb. A máig publikált, kilenc országra kiterjedő vizsgálatok közül csupán a romániai kutatások során igazolódott ez a hipotézis (Máthé és Balázs 2006, Tóthmérész és mtsai. 2011). Ez adódhat abból, hogy a táplálékhálózat alján elhelyezkedő fajok esetén igaz a mérsékelt zavarási hipotézis (Wootton 1998), de a csúcsfogyasztóknak számító futóbogarak esetén nem. De valószínűbb, hogy a hipotézis azért nem igazolódott, mert az urbanizáció diverzitásra gyakorolt hatásának tanulmányozásakor az összegyed- és összfajszám vizsgálata nem tükrözi híven a bekövetkezett változásokat. Ökológiai igényüktől függően bizonyos fajok előtérbe kerülhetnek, míg mások háttérbe szorulhatnak az urbanizáció hatására. Futóbogarak elemzése kapcsán Magura és mtsai. (2001a) kimutatták, hogy a fajok ökológiai sajátosságainak figyelmen kívül hagyásával még az elemi szigetbiogeográfiai törvényszerűségek is össze-mosódhatnak. Emellett az is problémát okoz, hogy a zavarás nagysága nehezen számszerűsíthető, ami gondot jelent a zavarás tényleges mértékének megítélésében.

Az urbanizáció a zavarás számos formáját hozza létre, például az eredeti élőhelyek átalakítását, feldarabolódását és izolációját, a hőmérsékleti, a nedvességi és az edafikus viszonyok változását, a levegőszennyezést (Gilbert 1989, Niemelä 1999). Gray (1989) éppen ezért feltételezte, hogy a zavart élőhelyeken a diverzitás csökken. Eredményeink nem igazolták a növekvő zavarási hipotézist, mivel a futóbogarak átlagos fajszáma csaknem olyan magas volt az urbán területen, mint a rurál területen. Az eddig közölt vizsgálatok közül a zavarás növekedésével Belgiumban, Finnországban, Japánban, Kanadában (a behurcolt fajok mellőzésével) és Nagy-Britanniában csökkent a futóbogarak átlagos fajszáma (Niemelä és mtsai. 2002, Ishitani és mtsai. 2003, Sadler és mtsai. 2006, Gaublonne és mtsai. 2008). A többi országban nem mutattak ki ilyen összefüggést. Az egyes országokban tapasztalható eltéréseket okozhatják a lokális különbségek. Valószínű azonban, hogy fontosabb szerepe van az okok között annak, hogy az urbanizációnak a diverzitásra gyakorolt hatását az összfajszám rutinszerű vizsgálatával, a fajok ökológiai tulajdonságainak figyelmen kívül hagyásával, nem lehet kimutatni (Magura és mtsai. 2008d). Ugyanis ökológiai igényüktől függően bizonyos fajok előtérbe kerülhetnek, míg mások háttérbe szorulhatnak az urbanizáció hatására és az ellentétes változások kioltják egymást.

Eredményeink igazolták a habitat specialista hipotézist, mivel az erdei specialista futóbogarak egyed- és fajszáma is szignifikánsan csökkent a rurál - urbán gradiens mentén. Az eddig publikált vizsgálatok mindegyikében igazolódott a habitat specialista hipotézis, igazolva, hogy az urbanizáció hatására az eredeti élőhelyekben bekövetkezett változások

főként a specialista fajokat érintik hátrányosan (Magura és mtsai. 2010b). Az erdei specialista fajok igénylik az élőhelyük heterogenitását, a kedvező mikroklímát biztosító mikroélőhelyeket, a holt és bomló faanyag jelenlétét, a jelentős lombavar borítást, a lágyszárúak és cserjék jelenlétét, mindazokat a feltételeket, amelyek egy zavartalan erdőre jellemzőek (Desender és mtsai. 1999, Magura 2002). Az urbanizációval együtt járó változások éppen ezeket a kedvező mikroélőhelyeket semmisítik meg és teljesen átalakítják az eredeti élőhelyet. Vizsgálatunkban a zavarás mértéke a rurál területen volt a legkisebb, közepes mértékű volt a szuburbán területen (kidőlt fák eltávolítása) és az urbán területen volt a legnagyobb (aszfaltozott sétányok, cserjeszint erőteljes ritkítása). Ezt a zavarásbeli különbséget az erdei specialista fajok egyed- és fajszaarában tapasztalható különbségek is jól jelezték. Az urbán területen az eredeti élőhely jelentős átalakítását jelezte a nyílt élőhelyekhez kötődő futóbogarak szignifikánsan magasabb egyed- és fajszaará. Az urbán területen ugyanis a csökkenő záródással számos olyan mikrohabitat alakult ki, amelyeket ezek a fajok könnyen kolonizálhattak (Thiele 1977, Magura és mtsai. 2000b, 2001b).

Az opportunistafaj hipotézis (Gray 1989) szerint a zavarás hatására az opportunistafaj (generalistafaj) fajok válnak dominánssá a közösségben. Eredményeink igazolták a hipotézist, mivel az opportunistafajok egyedeinek aránya az urbán területen szignifikánsan nagyobb volt, mint a másik két területen. Három másik országból (Dánia, Japán, Románia) közölt eredmények is igazolták, hogy az urbanizált élőhelyeket a megváltozott környezeti feltételekhez gyorsan alkalmazkodni képes opportunistafajok lepik el és válnak tömegessé (Ishitani és mtsai. 2003, Elek és Lövei 2007, Tóthmérész és mtsai. 2011). Számos korábbi vizsgálat (Magura és mtsai. 2000a, 2003, Koivula 2002) hangsúlyozta, hogy a zavart erdei élőhelyeket a megváltozott abiotikus körülmények és biotikus interakciók hatására az (opportunistafaj) generalistafajok előzönlük.

A fentebb tárgyalt közösségszintű változások a sokváltozós elemzések (klaszteranalízis és ordináció) és a kvantitatív karakterfaj elemzés (IndVal módszer) eredményei alapján is egyértelműek. A sokváltozós elemzések során az urbán mintavételi helyek jelentősen elkülönülnek a rurál és a szuburbán mintavételi helyektől. Ezt azzal magyarázhatjuk, hogy az erdei specialistafajok az enyhén és/vagy a mérsékelten zavart élőhelyeket (rurál és szuburbán) preferálják, és vagy csak itt fordulnak elő, vagy itt a legtömegesebbek. Ezzel ellentétben, a nyílt élőhelyekre jellemző fajok az erősen zavart urbán élőhelyre a legjellemzőbbek, és vagy csak itt fordulnak elő, vagy itt a legtömegesebbek. Az ordinációs térben az urbán mintavételi helyek pontjait összekötő konvex burok nagysága rávilágít az urbán mintavételi helyek fajkompozíciójának nagy heterogenitására. Ezt a nagy

heterogenitást az élőhely változatossága okozhatja. A zavart, átalakított urbán területen az eredeti erdei élőhelyfoltok mellett megtalálhatók a cserjeszintjétől megfosztott, kiritkított erdei élőhelyek foltjai, valamint a nyílt, gyepes élőhelyfoltok és sétányok is, növelve ezzel a városi élőhely heterogenitását. Az erdővel borított foltokban az erdei specialista fajok küzdhetnek a túlélésükért, az átalakított erdei élőhelyfoltokban a generalista fajok szaporodhatnak el, míg a nyílt élőhelyű foltokban a környező élőhelyek fajai, az ún. mátrixfajok (a nyílt élőhelyekre jellemző fajok) jelenhetnek meg. A fajok megtelepedése mellett az adott foltban való túlélés is egy sztochasztikus folyamat, s mindez hozzájárul ahhoz, hogy az átalakított városi élőhelyen foltról foltra erősen változik a fajösszetétel. Ezzel szemben a rurál mintavételi helyek fajkompozíciójának kicsi a heterogenitása. A rurál területen ugyanis nincs sokféle élőhelyfolt típus, ezért a domináns és szubdomináns erdei és generalista fajok viszonylag egyenletesen oszlanak el, hozzájárulva ezzel mintavételi helyek közötti kismértékű heterogenitáshoz.

A többszörös lineáris regresszióanalízis eredményei azt mutatták, hogy a futóbogarak egyed- és fajszámában tapasztalható variáció szignifikáns része valamelyik vizsgált környezeti tényezőhöz köthető. A talajhőmérséklet és a teljes fajszám közötti pozitív összefüggés a magasabb talajhőmérséklettel jellemezhető habitatokban nagyobb számban előforduló generalista és nyílt élőhelyekre jellemző fajokkal magyarázható. A nyílt élőhelyekre jellemző fajok a nyílt vagy kevésbé zárt habitatokat preferálják, ahol a napfény felmelegítheti a talajt, s ezeken a helyeken aggregálódnak (Thiele 1977). A relatív páratartalom és az erdei fajok egyedszáma közötti szignifikáns negatív összefüggés nem várt eredmény, mivel az erdei fajok általában kedvelik a nedvesebb élőhelyeket (Thiele 1977). Azonban a gyűjtött erdei fajok egyedeinek több mint 89 %-a és a teljes egyedszám fele *Pterostichus oblongopunctatus* volt, amely xerofil faj. A relatív páratartalom és a teljes egyedszám közötti szignifikáns negatív összefüggés valószínűleg szintén ennek a fajnak a dominanciájával magyarázható. A lombavar borítás sem az egyedszámot, sem a fajszámot nem befolyásolta szignifikánsan, pedig számos vizsgálat hangsúlyozta a lombavar fontosságát a futóbogarak térbeli eloszlásában (Koivula és mtsai. 1999, Magura és mtsai. 2000a). A lombhullató erdőkben a megfelelő mennyiségű lombavar hőmérsékleti és nedvességi viszonyokat befolyásoló szerepe úgy tűnik sokkal fontosabb tényező a futóbogarak térbeli eloszlásának befolyásolásában, mint a lombavar borítása egyedüli tényezőként. Esetünkben a páratartalom nőtt, míg a talajfelszín hőmérséklete és a talajhőmérséklet csökkent a növekvő lomb avar borítással. A nyílt élőhelyekre jellemző fajok egyed- és fajszáma csökkent, míg az erdei fajok száma nőtt a korhadó faanyag mennyiségének növekedésével. A nyílt élőhelyekre

jellemző futóbogarak nem adaptálódtak a bőséges korhadó faanyaggal jellemezhető élőhelyekhez, míg az erdei fajok számára a korhadó faanyag kiváló mikroélőhely, védelmet biztosít a ragadozókkal szemben, kitűnő átnyaraló és áttelelő helyet jelent, jó feltételeket biztosít a tojások és lárvák fejlődéséhez (Thiele 1977). A nyílt élőhelyekre jellemző fajok számának kivételével a futóbogarak egyed- és fajszáma nőtt a lágyszárúak borításának növekedésével. Ez a lágyszárúak élőhelystruktúrára gyakorolt hatásával magyarázható, ugyanis a futóbogarak sokkal inkább függnak az élőhelyek struktúrájától, mintsem közvetlenül bizonyos lágyszárú fajoktól (Lövei és Sunderland 1996, Spence és mtsai. 1996). A vegetáció struktúrája és az ebből eredő mikroklimatikus változások (pl. hőmérséklet és légnedvesség) minden valószínűség szerint a futóbogarak eloszlását szabályozó legfontosabb tényezők között szerepelnek (Niemelä és mtsai. 1992, Magura és mtsai. 1997, 2000b). Ezenkívül a lágyszárúak borításának növekedése a ragadozó és vegyes táplálkozású futóbogarak számára táplálékul szóba jöhető gerinctelenek mennyiségének növekedéséhez is hozzájárulhat, biztosítva ezáltal az időben egyenletesebb forráseloszlást (Niemelä és Spence 1994, Niemelä és mtsai. 1994, 1996). A lehetséges zsákmányállatok száma és a teljes fajszám, valamint az erdei fajok száma között szignifikáns pozitív kapcsolat volt. Thiele (1977) és den Boer (1985) az abiotikus faktorok befolyásoló hatását tartották a legfontosabbnak és elutasították a biotikus faktorok, mint pl. a táplálékmennyiség fontosságát. Azonban Bryan és Wratten (1984) kimutatták, hogy a futóbogarak aggregációra hajlamosak a bőséges táplálékmennyiséggel jellemezhető mikroélőhelyeken, továbbá Guillemain és mtsai. (1997) és Fournier és Loreau (1999) is hangsúlyozták, hogy a táplálékmennyiség fontos szerepet játszik a futóbogarak térbeli eloszlásában. Eredményünk is arra irányítja a figyelmet, hogy a táplálék mennyisége releváns tényező a futóbogarak fajszámának meghatározásában.

Eredményeink azt mutatják, hogy a vizsgált rurál - urbán élőhelygradiens mentén jelentősen átalakult a futóbár közösség és ez az átalakulás a fajszámban is megmutatkozik. Az urbán terület viszonylag fajgazdag, azonban a megfigyelt fajok többsége a szomszédos élőhelyekről behatoló generalista vagy nyílt élőhelyekre jellemző faj. Az erdei specialista fajok száma pedig szignifikánsan csökkent a zavarás hatására. A városi zöldfelületek a városi élet minőségét jelentősen javítják, így mindenképpen megőrzendők. A zöldfelületek rekreációs fontosságuk mellett megfelelő élőhelyül szolgálnak számos, a várost körülvevő kevésbé zavart vagy mérsékelten zavart élőhelyen (pl. kaszálók, legelők, mezőgazdasági területek) élő futóbogár számára is. Ezenkívül a városi zöldfelületek ritka fajoknak is élőhelyeül szolgálhatnak. Kutatásunk során az urbán területről előkerült a *Pterostichus melas* faj, mely hazánkban főleg a domb- és hegyvidékek lakója és csak néhány alföldi előfordulása

ismert. Azonban, ahogyan eredményeink is igazolták, az urbanizáció és a vele együtt járó zavarás és élőhely-átalakítás az eredeti élőhelyekre jellemző fajok mennyiségének és diverzitásának csökkenését okozó drasztikus folyamatok egyike (Davis 1978). Felmerül a kérdés, hogyan lehet a városi zöldfelületek, így a városi erdők rekreációs értékét és biodiverzitás megtartó szerepét egyidejűleg fenntartani? Kutatási eredményeink alapján javasoljuk, hogy az eredeti élőhely szerkezetének jelentős átalakítását (pl. erőteljes gyérítés, ritkítás, a korhadó faanyag eltávolítása, aszfaltburkolatú sétányok építése) kerülni kell. Ugyanis ezek az átalakítások kedvezőtlenül befolyásolják a terület mikroklimatikus, abiotikus és biotikus viszonyait. Mindezek a változások közvetlenül befolyásolják az erdei specialista futóbogarak túlélését. Az aszfaltozott sétányok kialakításával a korábban összefüggő erdei élőhely kisebb foltokra darabolódik és ez a fragmentáció a rendelkezésre álló élőhely csökkenésén, az izoláció növekedésén és a csökkenő konnektivitáson keresztül szintén az erdei specialisták eltűnését okozhatja (Didham és mtsai. 1996). Számos kutatás igazolta, hogy a futóbogarak fajszáma csökken az erdő területének csökkenésével (Burke és Goulet 1998, Davies és Margules 1998, Fournier és Loreau 2001, Magura és mtsai. 2001a) és azt is, hogy az aszfaltozott sétányokkal elválasztott erdőfoltok izoláltak egymástól, ugyanis a futóbogarak csak ritkán keresztezik az aszfaltozott sétányokat (Mader 1984, Mader és mtsai. 1990). Az izolált foltokban élő erdei specialista fajok populációjának létszáma csökkenhet, ha az erdőfolt kisméretű ahhoz, hogy életképes populációt tartson el és a szomszédos foltokból túl kicsi a diszperzió. Az izolált foltokban élő erdei specialista fajok kisméretű populációi sokkal inkább veszélyeztetettek a sztochasztikus populációs fluktuációk következtében kialakuló lokális kihalástól, mint a nagyobb méretű populációk (den Boer 1985, Niemelä és mtsai. 1994). Mindenképpen egy jól átgondolt élőhelykezelésre van szükség, amely a városi élőlényekre nehezedő, fentebb részletezett nyomást csökkenteni képes és egyidejűleg szolgálja a városlakók igényeinek kielégítését és a biodiverzitás fenntartását.

3.4. Futóbogár közösségek változása urbanizációs gradiens mentén, kétéves adatsor alapján

Ebben a fejezetben bemutatott közleményekben, Debrecenben, két egymást követő évben (2001 és 2002) vizsgáltuk a futóbogarak teljes faj- és egyedszámának, valamint a különböző élőhely-kötődésű fajok számának és egyedszámának változását a rurál - urbán gradiens mentén (Magura és mtsai. 2004b, 2005b, 2008b), mivel terepi vizsgálatok esetén

általános trendek megfogalmazásához többéves adatsorra van szükség, hiszen a rovarpopulációk mérete évről évre jelentősen fluktuálhat (Wolda 1978, 1992, den Boer 1981).

A kutatás során az alábbi hipotéziseket teszteltük: (1) A diverzitás a legmagasabb a legkevésbé zavart rurál élőhelyen és fokozatosan csökken az erősen zavart urbán élőhely felé haladva (növekvő zavarási hipotézis, Gray 1989). (2) Az urbanizáció és a vele együtt járó zavarás és élőhely-átalakítás a rurál terület felől az urbán terület felé haladva fokozatosan csökkenti az erdei specialista fajok dominanciáját és növeli a generalisták és nyílt élőhelyekre jellemző fajok dominanciáját (habitat-módosítási hipotézis, Magura és mtsai. 2008b).

A kétéves vizsgálat során összesen 59 faj 4414 egyedét gyűjtöttük be az urbanizációs gradiens mentén (50 faj 2140 egyedét 2001-ben és 46 faj 2274 egyedét 2002-ben; lásd 9. táblázat). A rurál területen 35 faj 2451 egyedét csapdáztuk a két év során (25 faj 1206 egyedét 2001-ben és 28 faj 1245 egyedét 2002-ben). A szuburbán területen 34 faj 1019 egyedét fogtuk a két év folyamán (26 faj 457 egyedét 2001-ben és 27 faj 562 egyedét 2002-ben). Az urbán területen 51 faj 944 egyede került elő (43 faj 477 egyede 2001-ben és 38 faj 467 egyede 2002-ben). A *Pterostichus oblongopunctatus* volt a legtömegesebb valamennyi területen, mindkét évben (kivéve az urbán területet 2002-ben) és az összes fogott egyedszám 47 %-át tette ki. A rurál területen a *Carabus violaceus* (mindkét évben), a *Synuchus vivalis* (csak 2002-ben) és a *Carabus convexus* (mindkét évben) volt még tömeges. A szuburbán területen a *Harpalus tardus*, a *Carabus convexus* és a *Carabus violaceus*, míg az urbán területen az *Amara convexior*, a *Platyderus rufus* és a *Harpalus tardus* volt gyakori (9. táblázat).

A futóbogarak csapdánkénti egyedszáma szignifikánsan magasabb volt a rurál területen, mint a szuburbán és az urbán területen, míg a futóbogarak csapdánkénti fajszámában nem volt szignifikáns különbség a három terület között (10. táblázat és 14. ábra).

Az erdei specialista futóbogarak csapdánkénti egyedszámának a csapdánkénti összegyedszámhoz viszonyított aránya szignifikánsan csökkent a rurál terület felől az urbán terület felé haladva, míg az erdei specialisták csapdánkénti fajszámának aránya szignifikánsan nagyobb volt a rurál és a szuburbán területen, mint az urbán területen (10. táblázat és 15. ábra). Ellentétes tendencia volt megfigyelhető a generalisták esetén, amelyek csapdánkénti egyedszámának aránya szignifikánsan nőtt a rurál - urbán gradiens mentén. A generalista fajok arányában nem volt szignifikáns különbség a három terület között, bár az urbán területen volt a legnagyobb az arányuk (10. táblázat és 15. ábra). A nyílt élőhelyekre jellemző futóbogarak csapdánkénti egyedszámának és fajszámának az aránya is szignifikánsan nagyobb volt az urbán területen, mint a rurál vagy a szuburbán területen (10. táblázat és 15. ábra).

9. táblázat. A két év során gyűjtött futóbogár fajok habitat affinitása és egyedszáma a vizsgált rurál - urbán élőhelygradiens mentén. E=erdei specialista faj, G=generalista faj és NY=nyílt élőhelyekre jellemző faj.

Fajok	Habitat affinitás	2001			2002		
		Rurál	Szub-urbán	Urbán	Rurál	Szub-urbán	Urbán
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i>	E	795	197	60	710	257	57
<i>Carabus violaceus</i>	G	124	30	51	113	48	24
<i>Harpalus tardus</i>	NY	35	53	34	34	33	70
<i>Carabus convexus</i>	E	46	41	0	78	66	1
<i>Platyderus rufus</i>	G	40	18	45	39	23	31
<i>Amara convexior</i>	G	12	6	52	35	20	61
<i>Synuchus vivalis</i>	NY	13	3	1	133	3	6
<i>Pterostichus strenuus</i>	G	7	25	10	4	27	17
<i>Amara saphyrea</i>	E	26	8	4	13	8	6
<i>Pterostichus melanarius</i>	G	0	1	33	1	2	25
<i>Pterostichus niger</i>	G	17	4	9	6	11	13
<i>Notiophilus rufipes</i>	G	3	11	28	4	3	10
<i>Pseudoophonus rufipes</i>	NY	12	4	6	7	22	4
<i>Anisodactylus nemorivagus</i>	NY	0	0	26	0	0	26
<i>Ophonus nitidulus</i>	G	32	1	1	10	1	0
<i>Stomis pumicatus</i>	G	19	14	1	8	1	0
<i>Bembidion lampros</i>	NY	3	0	29	0	0	9
<i>Harpalus latus</i>	G	9	0	6	15	1	8
<i>Harpalus xanthopus winkleri</i>	G	0	0	0	3	10	21
<i>Calathus fuscipes</i>	NY	0	0	11	3	0	15
<i>Harpalus luteicornis</i>	G	1	20	5	0	0	0
<i>Amara familiaris</i>	G	4	3	4	0	2	12
<i>Badister lacertosus</i>	G	1	9	2	0	6	3
<i>Carabus granulatus</i>	G	1	1	2	5	0	4
<i>Licinus depressus</i>	NY	0	0	6	1	5	1
<i>Notiophilus palustris</i>	G	2	1	5	4	1	0
<i>Badister bullatus</i>	G	0	0	4	0	1	7
<i>Panagaeus bipustulatus</i>	G	0	0	4	0	5	3
<i>Amara anthobia</i>	G	0	0	5	0	0	5

9. táblázat. Folytatás.

Fajok	Habitat affinitás	2001			2002		
		Rurál	Szub- urbán	Urbán	Rurál	Szub- urbán	Urbán
<i>Amara ovata</i>	G	0	0	3	0	0	7
<i>Badister meridionalis</i>	G	0	2	7	0	0	1
<i>Calosoma inquisitor</i>	E	0	0	0	10	0	0
<i>Amara communis</i>	NY	0	0	5	0	0	4
<i>Pterostichus anthracinus</i>	G	0	0	0	0	3	5
<i>Amara similata</i>	NY	1	1	2	1	1	0
<i>Pterostichus melas</i>	G	0	0	1	3	0	1
<i>Amara consularis</i>	NY	0	1	0	2	0	0
<i>Calathus erratus</i>	G	0	0	1	1	0	1
<i>Clivina fossor</i>	G	0	0	3	0	0	0
<i>Poecilus cupreus</i>	NY	0	0	1	0	0	2
<i>Pseudoophonus griseus</i>	NY	0	0	0	1	0	2
<i>Agonum lugens</i>	G	0	0	1	0	0	1
<i>Anisodactylus signatus</i>	NY	0	0	0	0	1	1
<i>Asaphidion flavipes</i>	NY	0	0	2	0	0	0
<i>Notiophilus biguttatus</i>	G	0	0	2	0	0	0
<i>Oxypselaphus obscurus</i>	G	1	1	0	0	0	0
<i>Trechus quadristriatus</i>	G	0	1	0	1	0	0
<i>Amara lucida</i>	G	0	0	0	0	0	1
<i>Anchomenus dorsalis</i>	NY	0	0	1	0	0	0
<i>Calathus melanocephalus</i>	G	0	0	1	0	0	0
<i>Carabus ullrichi</i>	G	0	0	1	0	0	0
<i>Diachromus germanus</i>	NY	0	0	1	0	0	0
<i>Harpalus distinguendus</i>	NY	0	1	0	0	0	0
<i>Leistus ferrugineus</i>	G	1	0	0	0	0	0
<i>Ophonus schaubergerianus</i>	NY	1	0	0	0	0	0
<i>Poecilus versicolor</i>	NY	0	0	0	0	0	1
<i>Pterostichus macer</i>	NY	0	0	1	0	0	0
<i>Pterostichus minor</i>	G	0	0	0	0	1	0
<i>Pterostichus ovoideus</i>	G	0	0	0	0	0	1

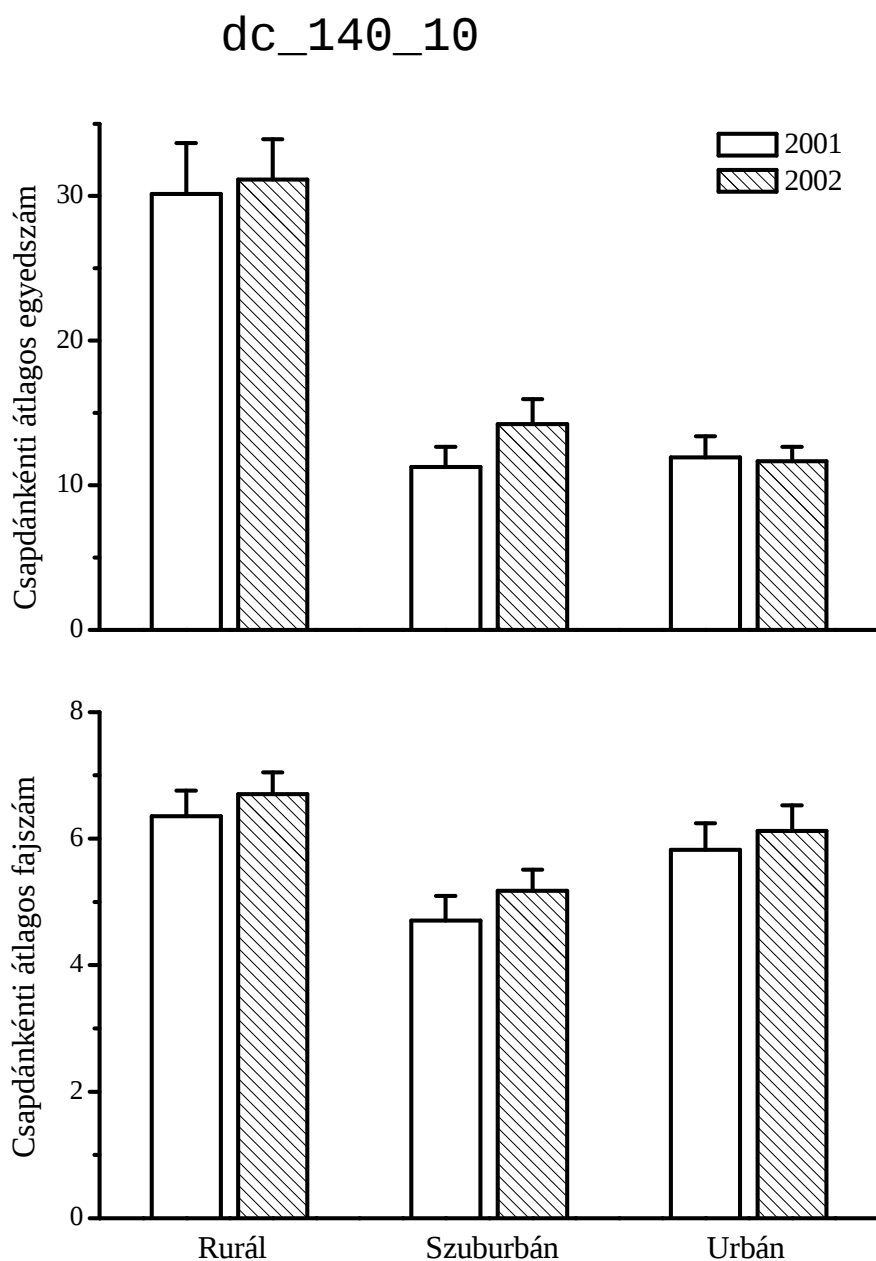
10. táblázat. A futóbogarak csapdánkénti átlagos egyed- és fajszámértékeiben és a különböző élőhelyekhez kötődő fajok csapdánkénti egyed- és fajszámainak arányában tapasztalható különbségek a rurál - urbán gradiens mentén (Gradiens) és a 12 mintavételi hely között (Mintavételi helyek) ismétléses (a két vizsgálati év az ismétlés), beágyazott varianciaanalízissel.

Változó / Variáció oka	df	MS	F	p	Tukey teszt*
Egyedszám					
<i>Változók közötti hatás</i>					
Gradiens	2	9015.204	6.0905	<0.05	R > S = U
Mintavételi helyek	9	1480.197	7.7209	<0.001	
Hiba	108	191.7130			
<i>Változókon belüli hatás</i>					
Év	1	91.2670	1.0968	ns	
Év × Gradiens	2	53.0040	0.6370	ns	
Év × Mintavételi helyek	9	160.1690	1.9248	ns	
Hiba	108	83.2148			
Fajszám					
<i>Változók közötti hatás</i>					
Gradiens	2	51.9875	2.2853	ns	
Mintavételi helyek	9	22.7486	4.4642	<0.001	
Hiba	108	5.0958			
<i>Változókon belüli hatás</i>					
Év	1	8.4375	1.7553	ns	
Év × Gradiens	2	0.1625	0.0338	ns	
Év × Mintavételi helyek	9	11.9541	2.4868	<0.02	
Hiba	108	4.8069			
Erdei specialista egyedek aránya					
<i>Változók közötti hatás</i>					
Gradiens	2	6.2697	29.6362	<0.001	R > S > U
Mintavételi helyek	9	0.2116	5.3790	<0.001	
Hiba	108	0.0393			
<i>Változókon belüli hatás</i>					
Év	1	0.0216	0.6503	ns	
Év × Gradiens	2	0.0819	2.4616	ns	
Év × Mintavételi helyek	9	0.0719	2.1594	<0.05	
Hiba	108				
Erdei specialista fajok aránya					
<i>Változók közötti hatás</i>					
Gradiens	2	1.5360	17.0754	<0.001	R = S > U
Mintavételi helyek	9	0.0900	3.7112	<0.001	
Hiba	108	0.0242			
<i>Változókon belüli hatás</i>					
Év	1	0.0021	0.0903	ns	
Év × Gradiens	2	0.0132	0.5813	ns	
Év × Mintavételi helyek	9	0.0424	1.8652	ns	
Hiba	108	0.0227			

10. táblázat. Folytatás.

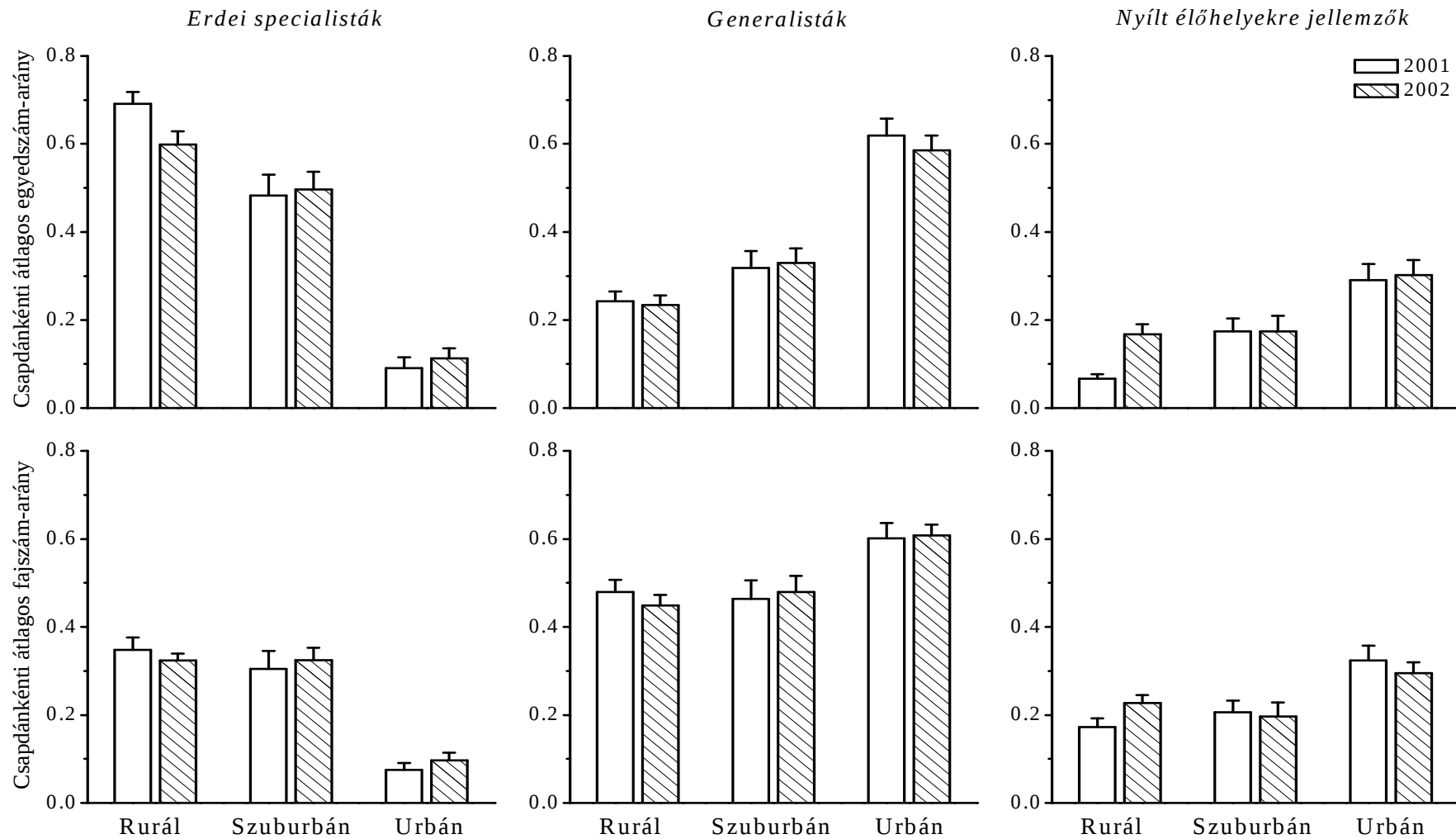
Változó / Variáció oka	df	MS	F	p	Tukey teszt*
Generalista egyedek aránya					
<i>Változók közötti hatás</i>					
Gradiens	2	2.8950	19.5546	<0.001	R < S < U
Mintavételi helyek	9	0.1480	4.2750	<0.001	
Hiba	108	0.0346			
<i>Változókon belüli hatás</i>					
Év	1	0.0064	0.1601	ns	
Év × Gradiens	2	0.0104	0.2618	ns	
Év × Mintavételi helyek	9	0.0445	1.1183	ns	
Hiba	108	0.0398			
Generalista fajok aránya					
<i>Változók közötti hatás</i>					
Gradiens	2	0.4979	3.7210	ns	
Mintavételi helyek	9	0.1338	3.6711	<0.001	
Hiba	108	0.0365			
<i>Változókon belüli hatás</i>					
Év	1	0.0005	0.0128	ns	
Év × Gradiens	2	0.0119	0.3114	ns	
Év × Mintavételi helyek	9	0.0436	1.1428	ns	
Hiba	108	0.0381			
Nyílt élőhelyekre jellemző egyedek aránya					
<i>Változók közötti hatás</i>					
Gradiens	2	0.6739	6.1562	<0.05	R = S < U
Mintavételi helyek	9	0.1095	3.4740	<0.001	
Hiba	108	0.0315			
<i>Változókon belüli hatás</i>					
Év	1	0.0849	2.5231	ns	
Év × Gradiens	2	0.0614	1.8233	ns	
Év × Mintavételi helyek	9	0.0267	0.7930	ns	
Hiba	108	0.0337			
Nyílt élőhelyekre jellemző fajok aránya					
<i>Változók közötti hatás</i>					
Gradiens	2	0.3171	9.3649	<0.01	R = S < U
Mintavételi helyek	9	0.0339	1.3403	ns	
Hiba	108	0.0253			
<i>Változókon belüli hatás</i>					
Év	1	0.0017	0.0545	ns	
Év × Gradiens	2	0.0376	1.1967	ns	
Év × Mintavételi helyek	9	0.0299	0.9520	ns	
Hiba	108	0.0314			

* A Tukey teszt eredménye azt jelzi, hogy mely vizsgálati terület(ek) különbözik(nek) szignifikánsan ($p < 0.05$) a többtől. Például az $R > S = U$ azt jelzi, hogy az adott érték szignifikánsan nagyobb volt a rurál területen, mint a szuburbán és az urbán területeken, továbbá az adott érték a két utóbbi területen nem különbözött szignifikánsan.

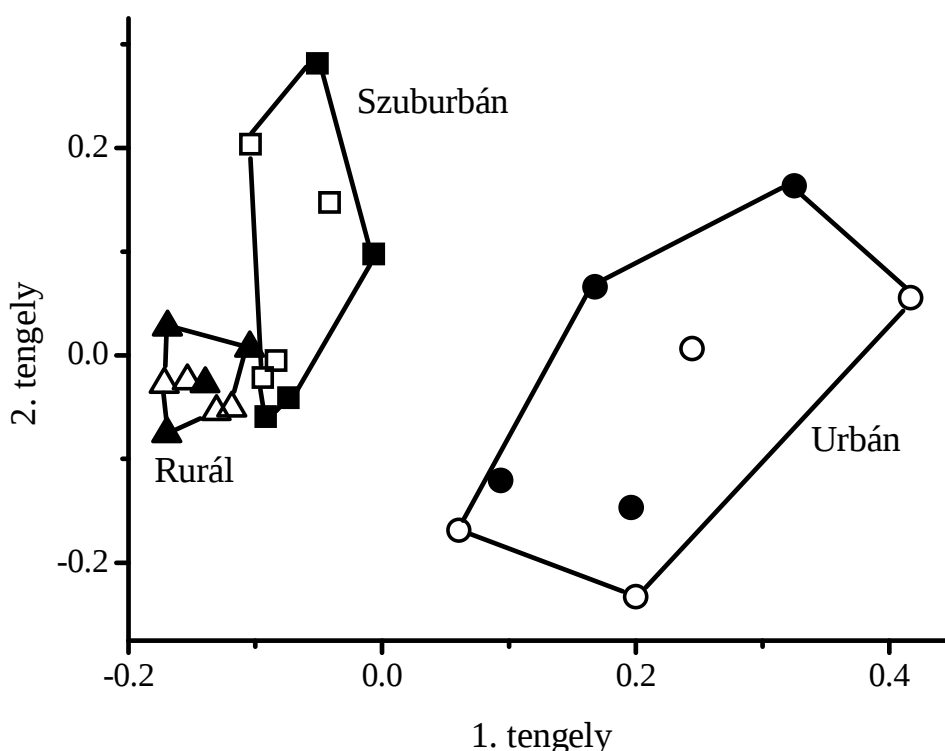


14. ábra. A futóbogarak csapdánkénti átlagos egyed- és fajszáma ($\pm$ S.E.) a vizsgált rurál - urbán élőhelygradiens mentén 2001-ben és 2002-ben.

Az ordináció alapján a rurál, szuburbán és urbán területek mintavételi helyeinek futóbogár közösségei jól elkülönülnek egymástól (16. ábra). Az urbán mintavételi helyek futóbogár közösségei a többi mintavételi hely közösségeitől az első tengely mentén különíthetők el. A rurál és a szuburbán mintavételi helyek futóbogár együtteseinek kompozíciója sokkal jobban hasonlított egymáshoz, mint az urbán mintavételi helyek kompozíciójához. Az ordinációs térben a konvex burok méretével kifejezett futóbogár közösségek kompozíciójának heterogenitása a rurál terület felől az urbán felé haladva nőtt (16. ábra).



15. ábra. Az erdei specialista, a generalista és a nyílt élőhelyekre jellemző futóbogarak csapdánkenti egyedszámainak (felső sor) és fajszámainak (alsó sor) átlagos arányai ($\pm$ S.E.) a vizsgált rurál - urbán élőhelygradiens mentén 2001-ben és 2002-ben.



16. ábra. A futóbogár közösségek mintavételi helyek szintjén végzett ordinációja (nem-metrikus többdimenziós skálázás, Hellinger távolságfüggvény; a két tengely stressz értéke: 0.1033) a tanulmányozott rurál - urbán élőhelygradiens mentén 2001-ben és 2002-ben. Az üres szimbólumok a 2001-ből származó adatokat, míg a teli szimbólumok a 2002-ből származó adatokat jelölik.

Vizsgálatunkban azt az eredményt kaptuk, hogy a csapdánkenti futóbogár egyedszám szignifikánsan a legnagyobb volt a rurál területen, de a csapdánkenti fajszám értékeiben nem volt szignifikáns különbség. Szintén a rurál területen volt a legnagyobb a futóbogarak csapdánkenti egyedszáma Belgiumban (Gaublomme és mtsai. 2008), Finnországban (Niemelä és mtsai. 2002) és Japánban (Ishitani és mtsai. 2003) is. Eredményeinkhez hasonlóan, nem volt szignifikáns különbség a gradiens mentén a csapdánkenti fajszám értékeiben Bulgáriában (Niemelä és mtsai. 2002) és Dániában (Elek és Lövei 2007) sem. Annak fényében, hogy az urbanizáció hatására az élőhely minőségében bekövetkező legtöbb változást úgy ítéljük meg, hogy emiatt az élőhely kevésbé lesz alkalmas az ízeltlábúak számára, meglepő, hogy eredményünk nem támogatta a növekvő zavarási hipotézist (Gray 1989). A publikált vizsgálatok közül Belgiumban, Finnországban, Japánban, Kanadában (a behurcolt fajok mellőzésével) és Nagy-Britanniában igazolták a növekvő zavarási hipotézist (Niemelä és

mtsai. 2002, Ishitani és mtsai. 2003, Sadler és mtsai. 2006, Gaublomme és mtsai. 2008). Az urbanizáció hatására bekövetkező fajszám változás nem egységes mintázatát azzal magyarázhatjuk, hogy a teljes fajszám nem a legjobb mutatója a zavarásra adott válasznak, hiszen ökológiai igényüktől függően bizonyos fajok előnyre tehetnek szert a zavarás okozta változások miatt, míg másokat ezek a változások hátrányosan érinthetnek.

Az urbanizáció a zavarás számos formáját okozza, és ezek mind-mind hozzájárulnak az eredeti élőhely módosításához, átalakításához (Gilbert 1989, Niemelä 1999). Vizsgálatunk igazolta a habitat-módosítási hipotézist, mivel az erdei specialista futóbogarak egyedszámának és fajszámának az aránya szignifikánsan magasabb volt, míg a generalisták egyedszámának és a nyílt élőhelyekre jellemző futóbogarak egyed- és fajszámának aránya szignifikánsan alacsonyabb volt a kevésbé zavart rurál területen, mint az erőteljesen zavart urbán területen. A generalista futóbogarak fajszámának aránya is nőtt a rurál - urbán gradiens mentén, de a különbségek nem voltak szignifikánsak. A GLOBENET projekt keretében végzett és publikált vizsgálatok során, Kanada és Bulgária kivételével valamennyi országban vizsgálták az erdei specialisták csapdánkénti egyedszámát vagy/és csapdánkénti fajszámát, s a kutatások egyöntetűen arra az eredményre jutottak, hogy az urbán területen a rurál területhez képest szignifikánsan csökken az erdei specialisták mennyisége. A kilenc ország adatait újraelemelve Magura és mtsai. (2010b) arra az eredményre jutottak, hogy valamennyi országban az erdei specialista fajok csoportja a rurál területen diverzebb, mint az urbán területen. Bulgáriában, Kanadában és Nagy-Britanniában nem vizsgálták a generalista futóbogarak csapdánkénti egyedszámát vagy/és csapdánkénti fajszámát. A többi hat ország közül Belgiumban és Finnországban a hipotézissel ellentétesen, az urbán területhez képest a rurál területen voltak gyakoribbak a generalisták (Alaruiikka és mtsai. 2002, Gaublomme és mtsai. 2008). Ezzel szemben, Dániában, Japánban, Magyarországon és Romániában a rurál területhez képest az urbán területen voltak tömegesebbek a generalisták (Elek és Lövei 2007, Ishitani és mtsai. 2003, Magura és mtsai. 2008b, Tóthmérész és mtsai. 2011), igazolva hogy az urbanizációval együtt járó zavarás és élőhely-átalakítás növeli a generalisták dominanciáját. A generalista fajok képesek előzönlenni a zavart erdei élőhelyeket és könnyen elviselik a megváltozott feltételeket (Koivula 2002, Koivula és Niemelä 2003, Magura és mtsai. 2000a, 2003). Vizsgálatunkban az urbán területen az eredeti élőhely jelentős átalakulását a nyílt élőhelyekre jellemző fajok dominanciája is jelzi. Magyarországon kívül, még Belgiumban, Dániában és Romániában vizsgálták a nyílt élőhelyekre jellemző fajok csapdánkénti egyedszámát vagy/és csapdánkénti fajszámát (Elek és Lövei 2007, Gaublomme és mtsai. 2008, Tóthmérész és mtsai. 2011). Belgiumban, meglepő módon, a nyílt területre

jellemző fajok egyedszáma fokozatosan nőtt az urbán terület felől a rurál felé haladva (Gaublomme és mtsai. 2008). Ez a mintázat valószínűleg abból adódik, hogy Belgiumban, az egyes erdőfoltokban a csapdák az erdőszegélytől az erdő belsejéig futó transzsekt mentén voltak elhelyezve, így a szegélyhez közeli csapdákból nagyobb mennyiségben fordulhattak elő a szomszédos, nyílt élőhelyekre jellemző fajok. Dániában és Romániában, eredményünkhöz hasonlóan, az urbán területen voltak gyakoribbak a nyílt élőhelyekre jellemző fajok. Az urbán parkok számos olyan mikrohabitatot rejtenek, amelyeket a nyílt élőhelyekre jellemző fajok kolonizálhatnak. Korábbi vizsgálatok szintén hangsúlyozták, hogy az erdő záródásának csökkenésével nő a nyílt élőhelyekre jellemző fajok száma (Koivula 2002, Koivula és Niemelä 2003, Magura és mtsai. 2000b, 2001b). Hartley és mtsai. (2007) szintén kimutatták, hogy a nyílt élőhelyekre jellemző fajok sikeresen kolonizálják az urbán területek gyepvel borított foltjait.

Az ordinációs elemzés eredménye is szintén azt mutatja, hogy az urbanizáció jelentős változást okoz a futóbogár közösségek kompozíciójában a rurál - urbán gradiens mentén. Az urbán terület futóbogár közösségének kompozíciója jelentősen eltér az egymáshoz hasonló szuburbán és rurál területek közösségeinek összetételétől. Ezt azzal magyarázhatjuk, hogy az erdei specialista fajok az enyhén zavart rurál vagy/és a mérsékelten zavart szuburbán területeket preferálják, míg a generalista és a nyílt élőhelyekre jellemző fajok az urbán területet. A konvex burokkal kifejezve az urbán mintavételi helyeken volt a legnagyobb a futóbogarak kompozíciójának heterogenitása. Az urbán területen egyaránt előfordulnak az erdei specialista, a generalista és a nyílt élőhelyekre jellemző futóbogarak. Viszont a nagyfokú fragmentáció, zavarás és izoláció hatására az erdei specialista fajok nem konzisztensen fordulnak elő valamennyi urbán mintavételi helyen, valamelyikben megtalálhatók, míg másokban hiányoznak. Továbbá, az urbán mintavételi helyeken a generalista fajok és a nyílt élőhelyekre jellemző fajok kolonizációs sikere is változik, és így a betelepülő fajok kompozíciója is eltérő lehet helyről helyre. A kolonizáció mellett ugyanakkor az extinkció is változhat foltról foltra. Mindez hozzájárul az urbán mintavételi helyek futóbogár kompozíciójának heterogenitásához. Az urbán területen a rendszeres zavarások (pl. fűnyírás, kaszálás) számos élőhelyfoltot a szukcesszió kezdeti állapotán tart. De az is gyakori, hogy a kezdeti szukcessziós állapotú habitatok mellett klimax társulások is előfordulnak (idős fás zárótársulások). Továbbá, az urbán területen az élőhelyek foltos eloszlása és az emberi zavarások változó előfordulása és intenzitása egy élőhelyfolton belül is számos szukcessziós kimenetet tesz lehetővé (Niemelä 1999). Ezt csak még változatosabbá teszi a növények kolonizációs sikere, ami sokszor szintén csak a véletlen műve (Gilbert 1989). A szukcesszió

kimenetelének a túlnyomóan külső faktoroktól való függése az, ami az urbán területek sajátossága és megkülönbözteti a természetes élőhelyektől (Trepl 1995). Ez a sokféle szukcessziós kimenet ugyancsak növeli a fajkompozíciók heterogenitását. Ezzel ellentétben a kissé zavart rurál mintavételi helyeken az erdei specialista és a domináns és szubdomináns generalista fajok a legtöbb helyen jelen vannak, hozzájárulva a kisebb kompozicionális heterogenitáshoz. A szuburbán terület ilyen szempontból az urbán és a rurál terület között helyezkedik el. Niemelä (1999) szintén rávilágított az urbán mintavételi helyek magas kompozicionális heterogenitására (β diverzitására).

Az urbán területek jelenlegi kezelési módjai az őshonos ízeltlábú közösségeket jelentősen átalakítják (Davis 1978). Ezért egyre sürgetőbb egy olyan kezelési stratégia kidolgozása, amely egyaránt szolgálja a rekreációs, a gazdasági és ökológiai érdekeket (Gilbert 1989). A GLOBENET projekt kapcsán rendelkezésre álló információk (Alaruikka és mtsai. 2002, Niemelä és mtsai. 2002, Ishitani és mtsai. 2003, Venn és mtsai. 2003, Magura és mtsai. 2004b, 2008a, 2008b, 2008c, 2010b, Elek és Lövei, 2005, 2007, Gaublomme és mtsai. 2005, 2008, Sadler és mtsai. 2006, Tóthmérész és mtsai. 2011), valamint egyéb urbanizációs vizsgálatok (Grandchamp és mtsai. 2000, Weller és Ganzhorn 2004) azt mutatják, hogy az urbán erdőfragmentumok eléggé fajgazdagok, de az erdei specialista fajok eltűnőben vannak és a generalista és nyílt élőhelyekre jellemző fajok dominálnak. A városi parkok kezelésének a biodiverzitásra gyakorolt kedvezőtlen hatásait leginkább olyan élőhelykezeléssel csökkenthetjük, amely az élőhely-átalakítások mértékét csökkenti és hagyja érvényesülni a természetes folyamatokat.

3.5. Futóbogár közösségek változása urbanizációs gradiens mentén különböző országokban

Ebben a közleményben azt vizsgáltuk, hogy a GLOBENET projekt keretében eddig végzett és publikált vizsgálatok esetén a futóbogarak urbanizációra adott válaszai egységesek-e a különböző földrajzi régiókban (Magura és mtsai. 2010b).

A kutatás során az alábbi hipotéziseket teszteltük: (1) Az urbanizáció és a zavarás növekedésével a futóbogarak diverzitása csökken, azaz a legkevésbé zavart rurál területtől fokozatosan csökken az erősen zavart városi terület felé (növekvő zavarási hipotézis; Gray 1989). (2) Mivel a zavarás elsősorban az adott élőhelyhez adaptálódott specialista élőlényeket érinti hátrányosan, ezért az erdei specialista fajok diverzitása csökken az erősen zavart, átalakított urbán területeken a kissé zavart, természetes rurál területekhez képest (habitat

specialista hipotézis; Magura és mtsai. 2004b). (3) Az urbanizáció homogenizálja a futóbogarak taxonómiai kompozícióját és a városokban hasonló együttesek alakulnak ki. Azaz a tanulmányozott kilenc ország esetén, azonos földrajzi régióban (ÉNy-Európa, DK-Európa, tengerentúl) az urbán területek faunája hasonlóbb lesz egymáshoz, mint rurál párjához (homogenizációs hipotézis, taxonómiai homogenizáció; McKinney 2006).

Összességében a kilenc vizsgálat során 26436 csapda-hét intenzitással folytak a gyűjtések és összesen 213 futóbogár faj 65 262 egyedét csapdázták (11. táblázat). A gyűjtött futóbogár egyedek száma 1627 (Japán) és 15543 (Kanada) között és az előkerült fajok száma 25 (Finnország) és 72 (Bulgária) között változott. Az urbán területek mindegyik országban újabb fajokat adtak a teljes fajkészlethez, azaz mindegyik ország teljes fajkészlete nagyobb volt, mint a rurál terület fajkészlete (11. táblázat és 17. ábra). A futóbogarak előre jelzett elszegényedése a rurál - urbán gradiens mentén, ahogyan azt a növekvő zavarási hipotézis alapján várhatnánk, csak Kanadában (ha csak az őshonos fajokat tekintjük) és Japánban figyelhető meg. Az erdei specialista fajok szinte teljesen beágyazottak, mivel a rurál területeken fogott fajokon kívül nem vagy csak néhány újabb erdei specialista faj került elő a többi területen. Az ilyen, a rurál területen nem előforduló fajok egyedszáma, ha egyáltalán volt, minimális volt (0 - 21 egyed). A nem erdei specialista fajok száma Finnországban volt a legkisebb (11 faj) és Bulgáriában a legnagyobb (49 faj). A három legfajgazdagabb országban (Bulgária, Dánia és Magyarország) és Romániában ezek a nem erdei specialista fajok leginkább az urbán területen fordultak elő (17. ábra). Kanadában a futóbogarak teljes egyedszámát rendkívüli mértékben megnövelte néhány behurcolt futóbogár faj, melyek az urbán területen voltak dominánsak és kisebb mértékben a szuburbán területen (11. táblázat). Ezeknek a fajoknak a rurál területre gyakorolt hatása kicsi volt, ugyanis a négy behurcolt faj közül csak kettő, és azok is csak kis egyedszámban fordultak itt elő (11. táblázat).

Valamennyi csapdázott futóbogár fajt figyelembe véve az egyes urbanizációs stádiumok (rurál, szuburbán és urbán terület) diverzitási profiljai csak Kanada, Belgium és Magyarország esetén rendezhetők egyértelműen. Azonban a növekvő zavarási hipotézis, miszerint a diverzitás a legkevésbé zavart rurál terület felől haladva fokozatosan csökken az erősen zavart városi terület felé, csak Kanadában igazolódott. Kanadában a rurál terület volt a legdiverzebb, majd a szuburbán és a legkevésbé diverz az urbán terület volt (18. ábra). Kanadában a diverzitási rendezések ugyanazt az eredményt adták, ha figyelembe vettük a behurcolt fajokat, és ha kihagytuk azokat az elemzésből. A növekvő zavarási

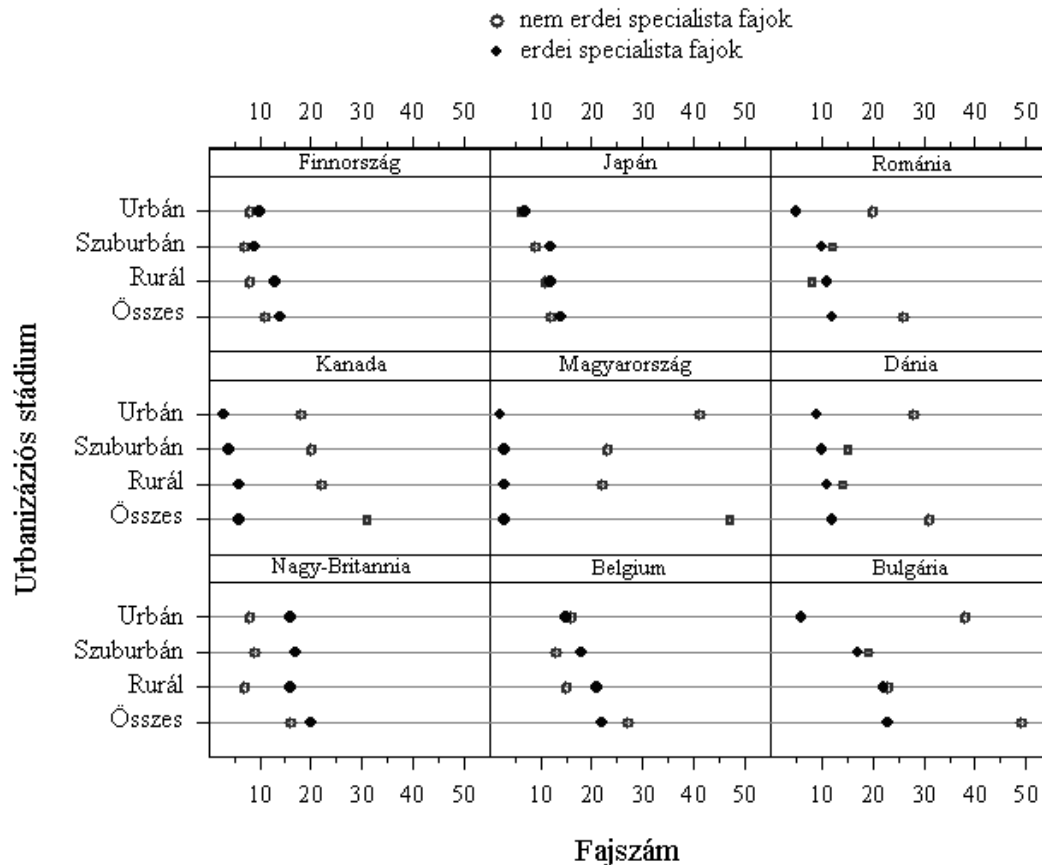
11. táblázat. A futóbogár közösségek alapvető jellemzői a rurál - urbán gradiensek mentén kilenc északi féltekén fekvő országban. Az adatok forrása: Niemelä és mtsai. 2002 (Finnország, Bulgária és Kanada); Elek és Lövei 2005 (Dánia); Gaublonne és mtsai. 2005 (Belgium); Sadler és mtsai. 2006 (Nagy-Britannia); Magura és mtsai. 2004b (Magyarország); Máthé és Balázs, 2006 (Románia); Ishitani és mtsai. 2003 (Japán).

Ország és urbanizációs stádium	Csapda-szám	Hetek száma	Intenzitás (csapda-hét)	Összegyedszám	Összfajszám	Aktivitási denzitás, (egyed/csapda-hét)	Erdei specialisták		Relatív gyakoriság			
							egyed-száma	faj-száma	erdei egyedek	erdei fajok	ritka fajok*	gyakori fajok**
<i>Finnország</i>	120	22	2640	2203	25	0.83	1520	14	0.69			
Rurál	40		880	1167	21	1.33	695	13	0.60	0.62	0.57	0.24
Szuburbán	40		880	703	16	0.80	583	9	0.83	0.56	0.56	0.31
Urbán	40		880	333	18	0.38	242	10	0.73	0.56	0.44	0.22
<i>Dánia</i>	120	22	2640	10319	43	3.91	5320	12	0.52			
Rurál	40		880	4255	25	4.84	3151	11	0.74	0.44	0.64	0.16
Szuburbán	40		880	1670	25	1.90	1142	10	0.69	0.4	0.72	0.2
Urbán	40		880	4394	37	4.99	1027	9	0.23	0.24	0.84	0.11
<i>Belgium</i>	78	26	2028	12096	49	5.96	9490	22	0.78			
Rurál	26		676	4047	36	5.99	3332	21	0.82	0.58	0.72	0.11
Szuburbán	26		676	3547	31	5.25	3026	18	0.85	0.58	0.77	0.13
Urbán	26		676	4502	31	6.66	3132	15	0.70	0.48	0.74	0.1
<i>Nagy-Britannia</i>	240	22	5280	10648	36	2.02	10600	20	1.00			
Rurál	80		1760	2781	23	1.58	2772	16	0.99	0.7	0.65	0.17
Szuburbán	80		1760	4130	26	2.35	4106	17	0.99	0.65	0.81	0.12
Urbán	80		1760	3737	24	2.12	3722	16	0.99	0.67	0.83	0.12
<i>Magyarország</i>	120	34	4080	2140	50	0.52	1177	3	0.55			
Rurál	40		1360	1206	25	0.89	867	3	0.72	0.12	0.6	0.08
Szuburbán	40		1360	457	26	0.34	246	3	0.54	0.12	0.54	0.19
Urbán	40		1360	477	43	0.35	64	2	0.13	0.05	0.53	0.21

11. táblázat. Folytatás.

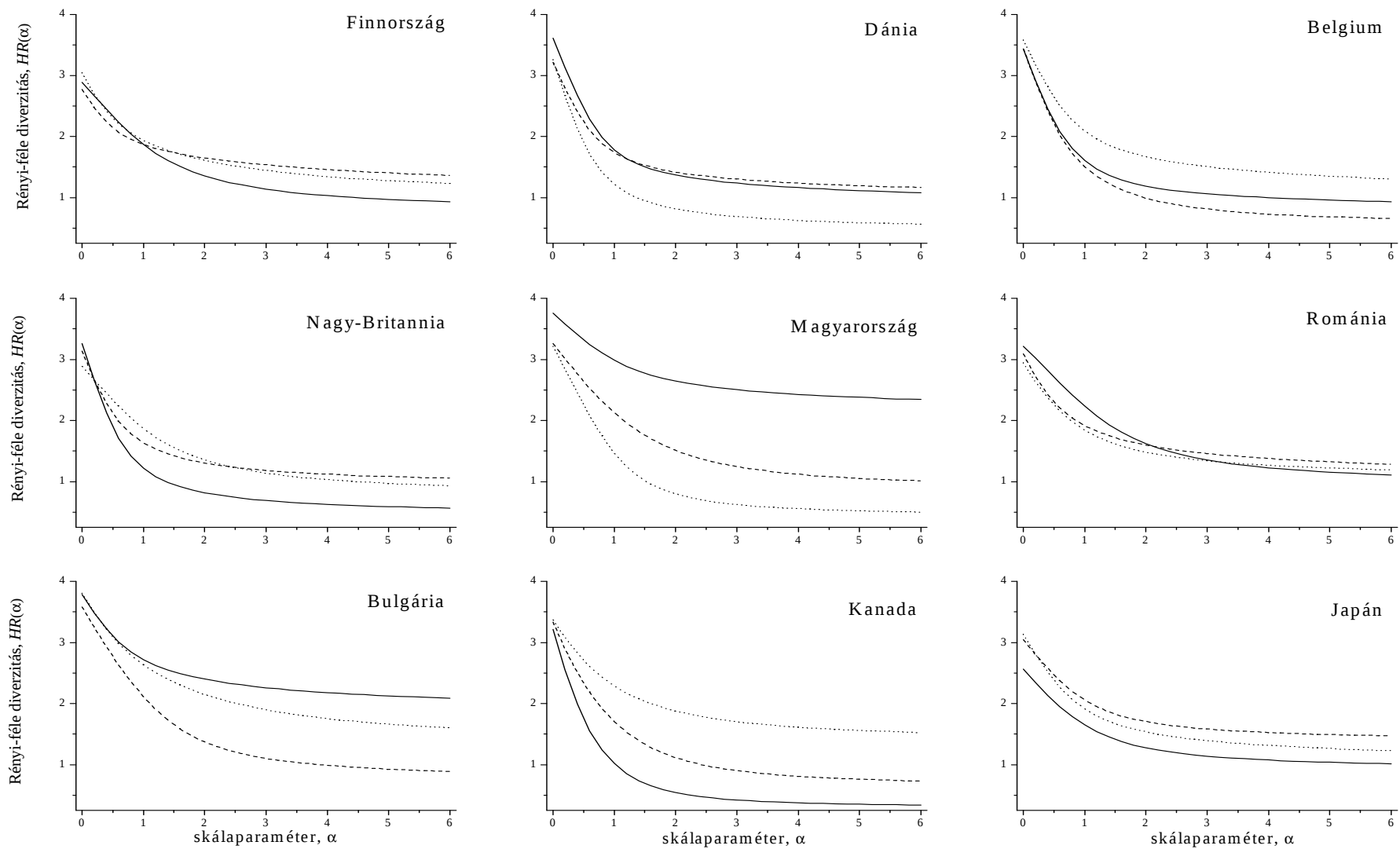
Ország és urbanizációs stádium	Csapda-szám	Hetek száma	Intenzitás (csapda-hét)	Össz-egyed-szám	Össz-fajszám	Aktivitási denzitás, (egyed/csapda-hét)	Erdei specialisták		Relatív gyakoriság			
							egyed-száma	faj-száma	erdei egyedek	erdei fajok	ritka fajok*	gyakori fajok**
Románia	120	22	2640	3651	38	1.38	2624	12	0.72			
Rurál	40		880	999	19	1.14	929	11	0.93	0.58	0.47	0.21
Szuburbán	40		880	2352	22	2.67	1553	10	0.66	0.45	0.55	0.18
Urbán	40		880	300	25	0.34	142	5	0.47	0.2	0.4	0.16
Bulgária	132	24	3168	7035	72	2.22	5147	23	0.73			
Rurál	24		1056	3125	45	2.96	2502	22	0.80	0.49	0.64	0.13
Szuburbán	24		1056	2210	36	2.09	1740	17	0.79	0.47	0.58	0.11
Urbán	24		1056	1700	44	1.61	905	6	0.53	0.14	0.68	0.14
Kanada, valamennyi faj	120	11	1320	15543	41	11.78	877	6	0.24			
Rurál	40		440	1308	29	2.97	218	6	0.17	0.21	0.62	0.21
Szuburbán	40		440	3676	28	8.35	381	4	0.10	0.14	0.64	0.18
Urbán	40		440	10559	25	24.0	278	3	0.03	0.12	0.72	0.16
Kanada, csak őshonos fajok	120	11	1320	3628	37	2.75	877	6	0.24			
Rurál	40		440	980	28	2.23	218	6	0.22	0.21	0.5	0.25
Szuburbán	40		440	1442	24	3.28	381	4	0.26	0.17	0.58	0.25
Urbán	40		440	1206	21	2.74	278	3	0.23	0.14	0.57	0.24
Japán	120	22	2640	1627	26	0.62	1146	14	0.70			
Rurál	40		880	882	23	1.00	670	12	0.76	0.52	0.57	0.17
Szuburbán	40		880	458	21	0.52	339	12	0.74	0.57	0.57	0.24
Urbán	40		880	287	13	0.33	137	7	0.48	0.54	0.31	0.23

* Ritkák a 0.01-nél kisebb relatív gyakoriságú fajok; **Gyakoriak a 0.05-nél nagyobb relatív gyakoriságú fajok.

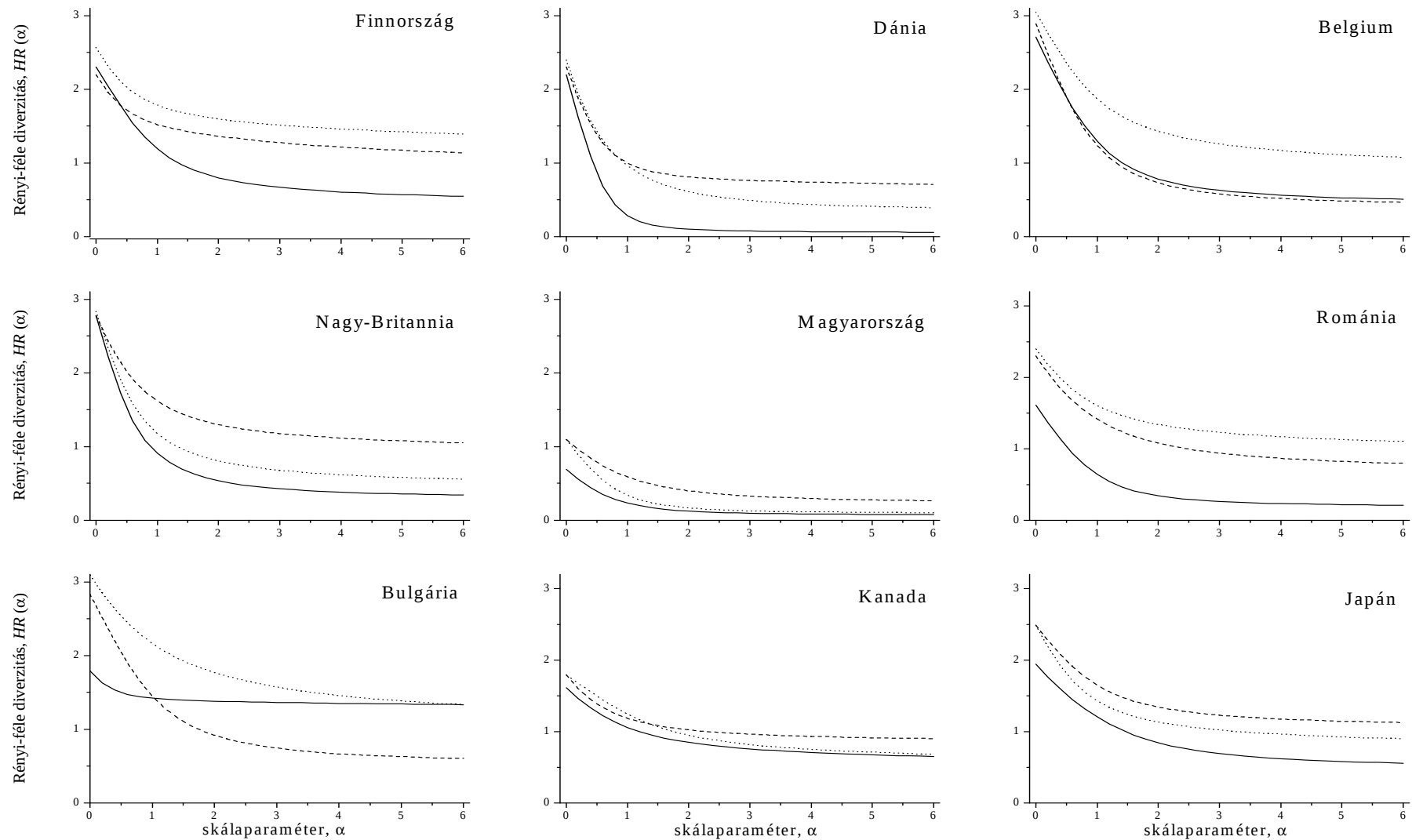


17. ábra. Az erdei specialista és a nem erdei specialista futóbogarak fajszámainak mintázata az urbanizációs gradiens mentén a három erdővel borított területen (rurál, szuburbán és urbán) a kilenc vizsgált országban.

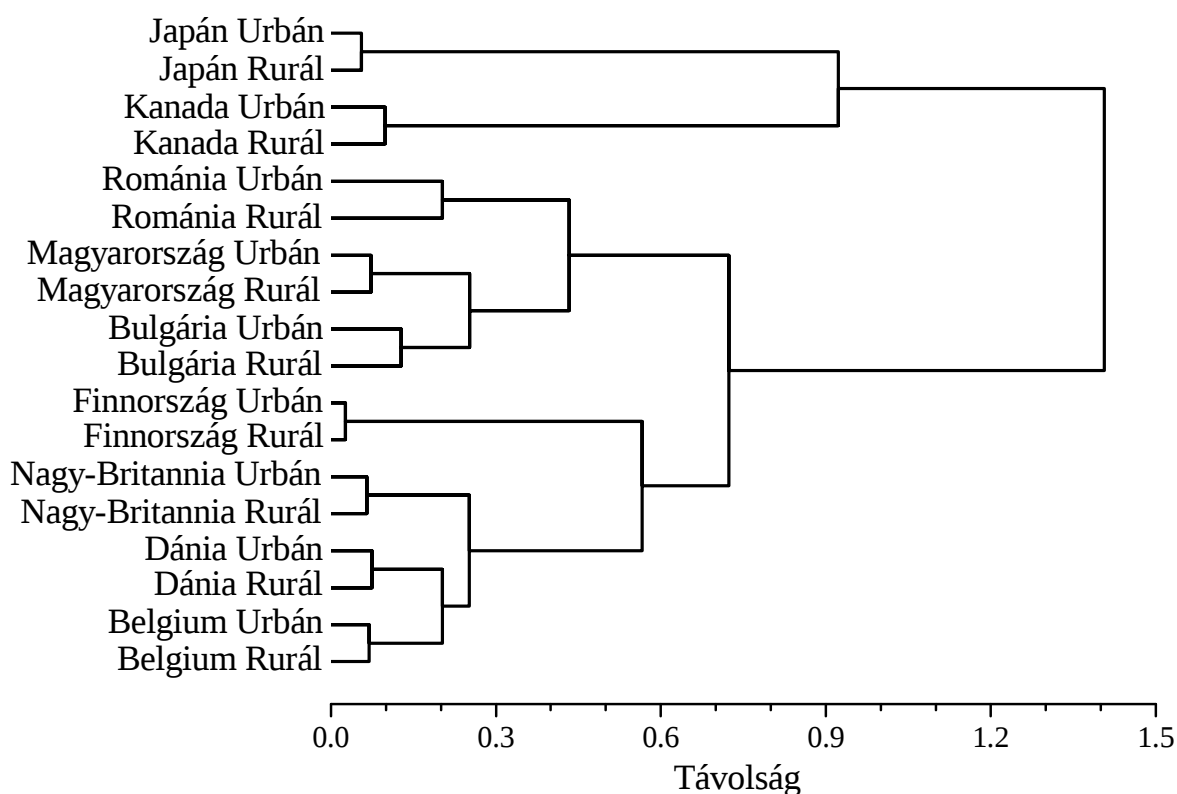
hipotézis enyhébb változata, miszerint a kissé zavart rurál terület diverzitása a teljes skálaparaméter értéken nagyobb, mint a zavart urbán területé, Kanadán kívül még Belgiumban és Japánban igazolódott. A többi országban az urbán terület futóbogarainak diverzitása egyáltalán nem volt kisebb, mint a rurál területé (18. ábra). Ha csak az erdei specialista futóbogarak diverzitását tekintjük, akkor a kapott mintázat kevésbé bonyolult (19. ábra). Az eredeti, természetközeli rurál erdőfoltok erdei specialista futóbogarai a legdiverzebbek Belgiumban, Bulgáriában, Finnországban és Romániában, míg az urbán területen a legkevésbé diverzek valamennyi országban, kivéve Belgiumot és Bulgáriát (19. ábra). Azonban mindegyik ország esetén megfigyelhető egy robusztus mintázat: az erdei specialista futóbogarak a teljes skálaparaméteren diverzebbek a rurál területen, mint az urbán területen (19. ábra).



18. ábra. A kilenc ország erdővel borított rurál, szuburbán és urbán területein csapdázott futóbogarak Rényi-féle diverzitási profiljai. A pontozott vonal a rurál területet, a szaggatott vonal a szuburbán területet, míg a folyamatos vonal az urbán területet jelöli.



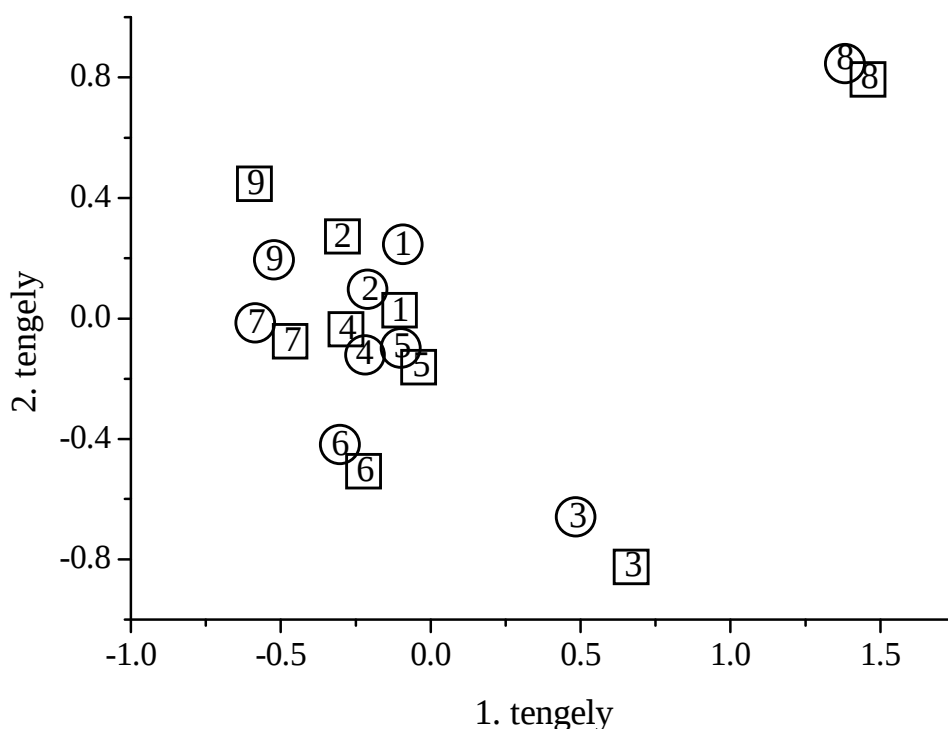
19. ábra. A kilenc ország erdővel borított rurál, szuburbán és urbán területein csapdázott erdei specialista futóbogarak Rényi-féle diverzitási profiljai. A pontozott vonal a rurál területet, a szaggatott vonal a szuburbán területet, míg a folyamos vonal az urbán területet jelöli.



20. ábra. A kilenc tanulmányozott ország rurál és urbán területein gyűjtött futóbogarak fajkompozíciójának elemzése klaszteranalízissel (Sørensen index és Ward fúziós módszer).

A Sørensen indexet alkalmazó klaszteranalízis segítségével három csoportot különíthetünk el (20. ábra): észak-nyugat európai országok (Belgium, Dánia, Nagy-Britannia és Finnország), dél-kelet európai országok (Bulgária, Magyarország és Románia) és az Európán kívüli országok (Japán és Kanada). Mindhárom csoport esetén az adott ország rurál területének futóbogár faunája hasonlabb volt urbán párjához. Hasonló mintázatot kaptunk a Sørensen indexet alkalmazó nem-metrikus többdimenziós skálázással is (21. ábra). Ebben az esetben a nyugat-európai országok (Belgium, Dánia és Nagy-Britannia) kompaktabb csoportot alkotnak, de az urbanizáció hatására az urbán területek faunái ekkor sem váltak egymáshoz hasonlóbbá. A legtöbb esetben, az adott földrajzi régióban a két urbanizációs végpont (rurál terület és urbán terület) futóbogár faunájának hasonlósága nagyobb volt, mint az urbán területek hasonlósága. Továbbá, az urbán területek faunája nem volt szignifikánsan hasonlóbb egymáshoz, mint a rurál területek faunája egymáshoz, sem az észak-nyugat európai országok esetén ($t=0.309$, $d.f.=10$, $p=0.764$), sem a dél-kelet európai országok esetén ($t=2.762$, $d.f.=4$, $p=0.051$). A dél-kelet európai országok esetén kimutatott marginális

szignifikáns összefüggés abból adódott, hogy a rurál területek faunája sokkal inkább hasonlóbb volt egymáshoz, mint az urbán területek faunája egymáshoz, ami újabb bizonyíték arra nézve, hogy az urbanizáció taxonómiai szempontból nem homogenizálja a futóbogár faunát.



21. ábra. A kilenc tanulmányozott ország rurál és urbán területein gyűjtött futóbogarak fajkompozíciójának elemzése nem-metrikus többdimenziós skálázással, a Sørensen szimilaritási index alkalmazásával (stressz érték: 8.4808). A számok a vizsgált országokat jelölik: 1: Belgium; 2: Bulgária; 3: Kanada; 4: Dánia; 5: Nagy-Britannia; 6: Finnország; 7: Magyarország; 8: Japán; 9: Románia. A négyzetek a rurál területet, míg a körök az urbán területet jelölik.

A vizsgálat a GLOBENET projekt keretében végzett és publikált adatok alapján készült, így néhány tényre figyelembe kell venni az eredmények általánosítása kapcsán. Logisztikai kényszerből országonként csak egy vizsgálati régió volt, de az országok mérete jelentősen eltért (v.ö. Kanada és Dánia mérete). Így nem biztos, hogy a vizsgált kilenc helyszín reprezentatívan lefedte a környezeti feltételeket Kanadától Japánig. A közölt eredmények egyéves adatsoron alapultak (kivéve Magura és mtsai. 2008b) és feltételezték,

hogy a vizsgálat évében kimutatott trendek általánosak. Az urbanizációs gradiens két végpontja (rurál és urbán terület) az épített környezet kiterjedésével jól jellemezhető. Mivel az épített környezet kiterjedése pozitívan korrelál a zavarás intenzitásával (Gray 1989), így a zavarás intenzitása is azonosítható. Azonban a különböző városokban az egy főre jutó energiafelhasználás és az ebből adódó környezeti terhelés jelentősen különbözhet (pl. Japán és Románia összehasonlítása), ráadásul a városi parkok kezelése is eltérhet. Dániában a parkok kezelése során felhalmozódó növényi maradványokat (lenyírt fű, lenyесett ágak stb.) nem szállították el, hanem az erdőfoltokban hagyták (Elek és Lövei 2005), míg Magyarországon a lehullott avart és a gyérített cserjéket elszállították a városi parkból (Magura és mtsai. 2004b). A kilenc vizsgálat városi erdőfoltjainak mindegyike korábban összefüggő, eredeti erdőállomány feldarabolódásával keletkezett. Számos városi parkerdő ezzel szemben újonnan telepített és gyakran sok nem őshonos fafajt is tartalmaz. Ezekben a parkokban az urbanizációnak az őshonos faunára gyakorolt hatása a vizsgálatunkban kimutatottnál még drasztikusabb lehet.

A korábbi rurál - szuburbán - urbán gradiens mentén végzett vizsgálatok eredményei a futóbogarak diverzitásának változását tekintve nem mutattak egységes képet. Belgiumban (Gaublomme és mtsai. 2005, 2008) a futóbogarak fajszaа szignifikánsan csökkent a rurál terület felől az urbán terület felé haladva, míg Bulgáriában (Niemelä és mtsai. 2002) vagy Dániában (Elek és Lövei 2007) nem volt szignifikáns különbség a futóbogarak fajszámában a három terület között. Vizsgálatunkban szintén nem kaptunk egységes képet, ha a három terület futóbogarainak diverzitását hasonlítottuk össze diverzitási rendezés segítségével (18. ábra). A nem egységes mintázat egyik lehetséges oka, hogy a tanulmányozott rurál - urbán gradiens egy komplex rendszer, ahol számos tényező (hőmérsékleti, nedvességi és edafikus feltételek, légszennyezés, lebomlási és lebontási folyamatok stb.) együttes hatása érvényesül (McDonnel és mtsai. 1997, Niemelä 1999) és ezek a tényezők az egyes országok között különbözhetnek, ami a nem egységes diverzitási mintázatok kialakulását okozhatja (Ishitani és mtsai. 2003). A nem egységes diverzitásbeli mintázat egyik további lehetséges oka, hogy a futóbogarak zavarásra adott válasza sokféle lehet. Az erdei specialista fajok zavarással szembeni tűrőképessége szűkebb, így hátrányosan érinti őket az urbanizáció okozta zavarás és élőhely-átalakítás, míg a generalista és a mátrix fajoknak kedveznek ezek a folyamatok. Mindezek miatt csak a diverzitás mérése (csapdánkénti fajszám értékkel, vagy a teljes fajszám értékkel, vagy diverzitási rendezéssel kifejezve) nem a legmegfelelőbb mutató a zavarás hatásának kifejezésére. Mindezt, a különböző habitat affinitású fajok csoportjait külön kell elemezni, különben az alapvető ökológiai mintázatok rejtve maradnak. A vizsgált élőlények

biológiai jellemzőit nem mellőzhetjük, ha meg akarjuk érteni ökológiai válaszaikat (Lövei és Magura 2006). A növekvő zavarási hipotézis (Gray 1989) igazolására nem tudtunk kimutatni egységes mintázatot (bár Kanada esetén igazolódott, ld. 18. ábra), bár korábbi vizsgálatok bizonyították futóbogarak, pókok és ászkarákok esetén is (Vilisics és mtsai. 2007, Magura és mtsai. 2008a). Ezzel szemben, a habitat specialista hipotézist (Magura és mtsai. 2004b) igazoltuk, mivel a rurál területekhez képest az urbán területeken az erdei specialista futóbogarak diverzitása jelentősen lecsökkent. Az urbanizációval együtt járó élőhely-átalakítás ugyanis az erdei specialisták számára szükséges környezeti feltételeket (ld. Desender és mtsai. 1999) szünteti meg, és ezzel hozzájárulnak mennyiségüknek csökkenéséhez, vagy eltűnésükhöz. Az urbanizáció nem csak hátrányosan érintheti a futóbogarak diverzitását. Az urbanizáció hatására megjelenhetnek olyan fajok is, amelyek az eredeti erdei élőhelyen nem fordultak elő. Ezek a fajok lehetnek nem őshonos, invázív fajok is (ahogyan ezt Kanadában is kimutatták), de lehetnek őshonos, nem erdei élőhelyekre jellemző fajok is. Így a városi területek hozzájárulhatnak olyan fajok túléléséhez is, amelyek eredeti élőhelyükön jelentősen veszélyeztetettek (pl. Magyarországon a gyepekre jellemző fajok).

Az urbanizációt tekintik az egyik olyan emberi tevékenységnek, ami a faunák homogenizációját, hasonlóvá válását okozza, és az urbanizáció egyik legnegatívabb hatása a homogenizáció. A városok számának és kiterjedésének növekedésével a módosított városi élőhelyekhez jól alkalmazkodó fajok szélesen elterjedtte és lokálisan tömegessé válhatnak (McKinney 2006, La Sorte és mtsai. 2007). Ezeknek a városhoz adaptálódott (szinantrop) fajoknak a jelenléte, valamint az őshonos fajoknak az ezzel egyidejű eltűnése a különböző régióban előforduló városi területek növekvő hasonlóságát okozhatja, hozzájárulva ezzel a biológiai homogenizációhoz. Különböző földrajzi régiókban növények (Kühn és Klotz 2006, Schwartz és mtsai. 2006), halak, kételtűek és hüllők (Olden és mtsai. 2006), madarak (Clergeau és mtsai. 2006, Soh és mtsai. 2006) és emlősök (Olden és mtsai. 2006) esetén már bizonyították a biológiai homogenizációt. Eredményeink viszont azt mutatják, hogy az urbanizáció hatására a városok, legalábbis a tanulmányozott városok futóbogár faunája, taxonómiai kompozíciójukat tekintve, nem homogenizálódik. Azaz, a homogenizációs hipotézist nem bizonyítottuk. Ez az eredmény újra rávilágít arra, hogy élőhely-fragmentumokban a mátrix fajoknak jelentős hatása van az élőhelyfoltok fajkompozíciójának és fajsámának meghatározásában (Lövei és mtsai. 2006). Az urbán területek átalakított erdőfragmentumai számos olyan mikrohabitatall rendelkeznek, amelyeket a mátrix fajok könnyen kolonizálhatnak (Magura és mtsai. 2004b, Elek és Lövei 2007). Azonban úgy tűnik, hogy a városi élőhelyeken a kolonizáció sikere kiszámíthatatlan. A városi területeken ez az

előre nem jelezhető kolonizációs siker heterogén és különböző közösségek kialakulásához vezethet, ami megakadályozza a hasonló városi futóbogár fauna kialakulását és ezáltal a taxonómiai homogenizációt. Természetesen ez a konklúzió csak kilenc (de földrajzilag jól szétszóró) helyszín eredményein alapul és általános érvényessége további helyszínek bevonásával tesztelendő.

3.6. Szárazföldi ászkarák közösségek változása urbanizációs gradiens mentén

Ebben a fejezetben ismertetett közleményekben, Debrecenben, 2001-ben azt vizsgáltuk, hogy a szárazföldi ászkarák fajok egyedszámai hogyan változnak a rurál - urbán gradiens mentén és milyen környezeti változók tehetők felelőssé a tömegességükben bekövetkező változásokért (Magura és mtsai. 2006b, 2008a, 2008c, 2009).

Korábbi vizsgálatunkban (Hornung és mtsai. 2007) ugyanezt az adatsort felhasználva, a szárazföldi ászkarákok esetén már teszteltük a mérsékelt zavarási hipotézist és a növekvő zavarási hipotézist. Azonban a csapdánkénti összefajszám és három diverzitási függvény (Shannon, Simpson és Berger-Parker) értéke sem különbözött szignifikánsan a rurál - urbán gradiens mentén (Hornung és mtsai. 2007). Emiatt a továbbiakban a különböző ökológiai igényű fajokat külön-külön elemeztük. A vizsgálat során a következő hipotéziseket teszteltük: (1) Az erdei specialista ászkarák fajok egyedszáma csökken, míg a városi élőhelyekhez alkalmazkodott (szinantrop) fajok egyedszáma nő a rurál - urbán gradiens mentén (habitat specialista hipotézis, Magura és mtsai. 2004b). (2) Az urbán területen az opportunist, generalista fajok válnak dominánssá (opportunist faj hipotézis, Gray 1989).

A vizsgálat során összesen 6 szárazföldi ászkarák faj 9115 egyedét csapdáztuk. A rurál területen 4 faj 2847 egyedét, a szuburbán területen 5 faj 2720 egyedét, míg az urbán területen 6 faj 3548 egyedét gyűjtöttük. A fogott fajok közül az *Armadillidium vulgare* volt a legtömegesebb, az összegyedszám 72 %-át tette ki (12. táblázat). A hat előkerült faj közül három generalista faj volt (*Armadillidium vulgare*, *Porcellium collicola* és *Trachelipus rathkii*), egy erdei specialista (*Trachelipus ratzeburgii*) és kettő városi élőhelyekhez alkalmazkodott, szinantrop faj (*Cylisticus convexus* és *Porcellio scaber*).

Az ászkarákok csapdánkénti összegyedszáma nem különbözött szignifikánsan az urbanizációs gradiens mentén (beágyazott ANOVA, $F = 0.4859$; d.f.=2, 9; $p > 0.05$). Az erdei specialista *Trachelipus ratzeburgii* ászka faj csapdánkénti egyedszáma szignifikánsan csökkent a rurál terület felől az urbán terület felé haladva (beágyazott ANOVA, $F = 14.3469$;

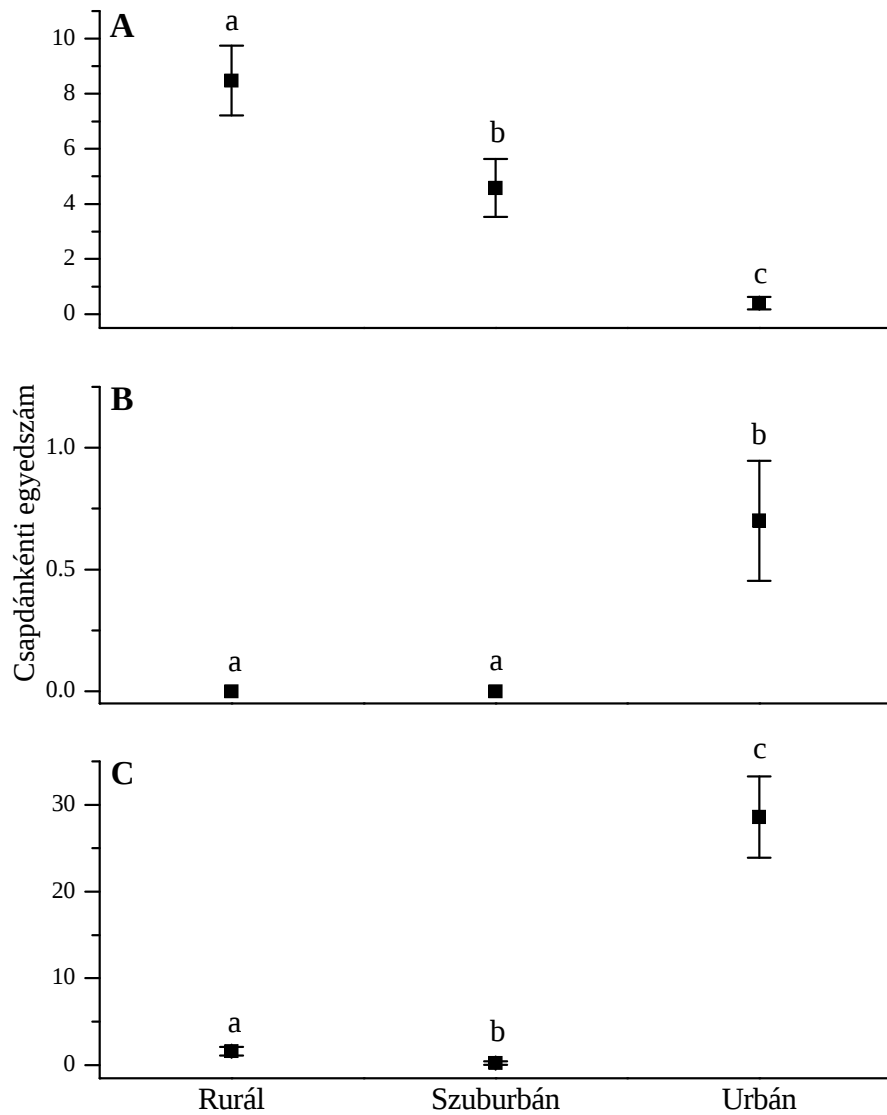
d.f.=2, 9; $p<0.01$; 22. ábra). Ezzel szemben a *Porcellio scaber* (városi élőhelyekhez alkalmazkodott faj) csapdánkénti egyedszáma szignifikánsan magasabb volt az urbán területen, mint a rurál vagy a szuburbán területen (beágyazott ANOVA, $F=6.1014$; d.f.=2, 9; $p<0.05$; 22. ábra). A másik városi élőhelyekhez alkalmazkodott fajt (*Cylisticus convexus*) kis egyedszáma miatt kizártuk az elemzésből (csupán 3 egyedét csapdáztuk). A generalista *Trachelipus rathkii* faj csapdánkénti egyedszáma is szignifikánsan magasabb volt az urbán területen (beágyazott ANOVA, $F=9.4200$; d.f.=2, 9; $p<0.01$; 22. ábra). A másik két generalista faj (*Armadillidium vulgare* és *Porcellium collicola*) csapdánkénti egyedszámában nem volt szignifikáns különbség a vizsgált területek között (beágyazott ANOVA, $F=0.3632$; d.f.=2, 9; $p<0.05$; illetve $F=0.5999$; d.f.=2, 9; $p>0.05$).

12. táblázat. A vizsgált rurál - urbán élőhelygradiens mentén fogott szárazföldi ászkarák fajok egyedszámértékei és ökológiai igényük (G - generalista faj, U - városi élőhelyekhez alkalmazkodott, szinantrop faj és E - erdei specialista faj).

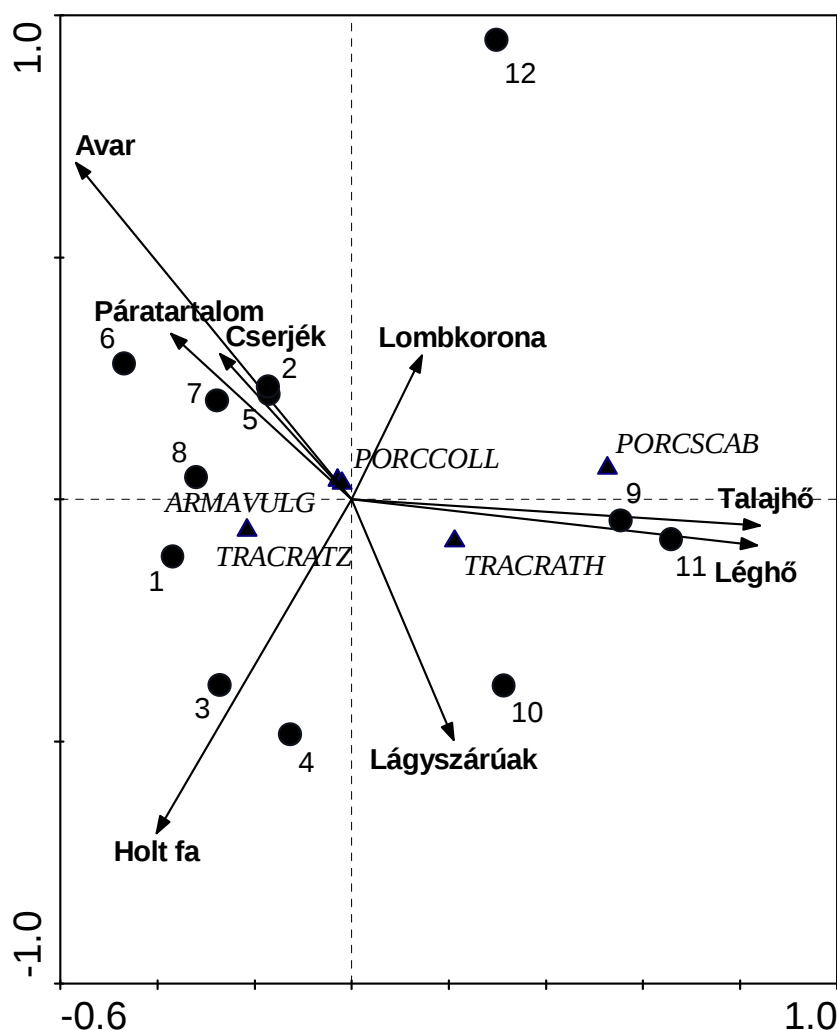
Faj	Ökológiai igény	Rurál	Szuburbán	Urbán
<i>Armadillidium vulgare</i> (Latreille, 1804)	G	2218	2280	2088
<i>Cylisticus convexus</i> (De Geer, 1778)	U	0	2	1
<i>Porcellium collicola</i> (Verhoeff, 1907)	G	226	245	272
<i>Porcellio scaber</i> Latreille, 1804	U	0	0	28
<i>Trachelipus rathkii</i> (Brandt, 1833)	G	64	10	1143
<i>Trachelipus ratzeburgii</i> (Brandt, 1833)	E	339	183	16

Kanonikus korrespondencia analízissel az öt ászkarák faj egyedszámértékei alapján az urbán mintavételi helyek az első tengely mentén határozottan elkülönülnek a szuburbán és a rurál helyektől, ugyanakkor a szuburbán és a rurál mintavételi helyek jobban hasonlítanak egymáshoz (23. ábra). Az urbán helyek magasabb talaj- és talajfelszíni hőmérséklettel jellemezhetők, a szuburbán helyek magasabb relatív páratartalommal és nagyobb lombavar- és cserjeborítással bírnak, míg a rurál helyek a korhadó faanyag nagyobb mennyiségével és alacsonyabb lombkorona-záródással jellemezhetők (23. ábra). A triplot ábra szerint a két generalista faj (*Armadillidium vulgare* és *Porcellium collicola*) eloszlását a vizsgált környezeti változók nem befolyásolják, mivel a fajokat reprezentáló pontok a triplot ábra origójának közelében helyezkedtek el. A városi élőhelyekhez alkalmazkodott *Porcellio scaber* és a generalista *Trachelipus rathkii* a magasabb talaj- és talajfelszíni hőmérséklettel

jellemezhető urbán helyekhez kötődtek, míg az erdei specialista *Trachelipus ratzeburgii* az alacsonyabb talaj- és talajfelszíni hőmérséklettel jellemezhető rurál és szuburbán helyekhez kötődött (23. ábra).



22. ábra. Az erdei specialista *Trachelipus ratzeburgii* (A), a városi élőhelyekhez alkalmazkodott *Porcellio scaber* (B) és a generalista *Trachelipus rathkii* (C) csapdánkénti átlagos egyedszámértékei ($\pm$ S.E.) a vizsgált rurál - urbán élőhelygradiens mentén. A különböző betűk szignifikáns ($p < 0.05$) különbséget jelölnek (Tukey teszt).



23. ábra. A vizsgált öt ászkarák faj egyedszáma és a környezeti tényezők közötti kapcsolatot korrespondencia analízissel (DCCA). A teli körök a mintavételi helyeket jelölik (1 - 4: rurál mintavételi helyek, 5 - 8: szuburbán mintavételi helyek és 9 - 12: urbán mintavételi helyek), míg a teli háromszögek és a nyolcbetűs rövidítések a tanulmányozott fajokat (ARMAVULG: *Armadillidium vulgare*, PORCCOLL: *Porcellium collicola*, PORCSCAB: *Porcellio scaber*, TRACRATH: *Trachelipus rathkii* és TRACRATZ: *Trachelipus ratzeburgii*).

Számos korábbi vizsgálat hangsúlyozta, hogy a szárazföldi ászkarákok előre jelezhetően reagálnak a zavarásra és a zavarás okozta élőhely-átalakítás közösségi szintű változásokat okoz, szignifikánsan befolyásolva a közösség egyed- és fajsámát (Kalisz és Powell 2004, Pitzalis és mtsai. 2005, Tsukamoto és Sabang 2005). Ezzel szemben, vizsgálatunkban nem találtunk szignifikáns változást a szárazföldi ászkarákok összegyedszámában. Ezt azzal magyarázhatjuk, hogy a különböző ökológiai igényű fajok

eltérően reagálhatnak a zavarásra. Az erdei specialistákat hátrányosan érintheti a zavarás és az abból adódó élőhely-átalakítás, míg a generalistáknak és a városi élőhelyekhez alkalmazkodott, szinantrop fajoknak mindez kedvező feltételeket biztosíthat (Magura és mtsai. 2004b).

Az összegyedszámmal szemben, az erdei specialista és a városi élőhelyekhez alkalmazkodott ászkarák fajok egyedszáma szignifikánsan változott az urbanizáció és az azzal együtt járó élőhelyi tulajdonságokban bekövetkező változások hatására. Eredményeink igazolják, hogy az urbanizáció és a zavarás az erdei specialistákat hátrányosan érinti, míg a városi élőhelyekhez alkalmazkodott fajoknak kedvező feltételeket biztosít. Azt is kimutattuk, hogy az urbanizáció az erdei specialista *Trachelipus ratzeburgii* fajt jelentősen befolyásolja. Ez a faj nagyon szűktűrésű és erőteljesen kötődik a zavartalan, kedvező mikroklímával rendelkező, holt és korhadó faanyaggal, jelentős növényi törmelékkel, lombavarral, lágyszárúakkal és cserjékkel borított mikroélőhelyekhez (Korsós és mtsai. 2002). Judas és Hauser (1998) bükkösökben tanulmányozva az ászkarákok térbeli eloszlását, szintén kimutatta, hogy a *Trachelipus ratzeburgii* faj a jelentős mennyiségű holt faanyaggal bíró foltokban volt a legtömegesebb. Jabin és mtsai. (2004) erdei élőhelyeken a növényi törmelékek ászkarákok egyedszámára gyakorolt pozitív hatását hangsúlyozta. A *Trachelipus ratzeburgii* faj egyedszáma és a talaj- és talajfelszíni hőmérséklet között kimutatott negatív összefüggés is jelzi, hogy ez a faj a természetes erdei élőhelyeket kedveli, ahol általában alacsonyabb a talaj- és a talajfelszíni hőmérséklet (Hornung és mtsai. 2007). Úgy tűnik, hogy az urbanizációval együtt járó élőhely-átalakítás megsemmisíti az erdei specialista fajok számára kedvező mikroélőhelyeket és így e fajok egyedszámának drasztikus csökkenését okozza a zavart élőhelyeken. A vizsgált szituációban a zavarás mértéke a rurál területen volt a legkisebb, a szuburbán területen mérsékelt volt (kidőlt fák eltávolítása), míg az urbán területen volt a legnagyobb a zavarás mértéke (aszfaltozott sétányok, cserjék erőteljes gyérítése). A növekvő zavarás az erdei specialista *Trachelipus ratzeburgii* faj egyedszámának fokozatos csökkenésével járt együtt.

Eredményeink szerint az urbán terület volt a városi élőhelyekhez alkalmazkodott *Porcellio scaber* faj legkedvezőbb élőhelye. A faj csapdánkénti egyedszáma szignifikánsan magasabb volt az urbán területen, mint a rurál vagy a szuburbán területen. A *Porcellio scaber* urbán területen való kizárólagos előfordulása összefügg a faj élőhely-preferenciájával. Az atlantikus klíma által befolyásolt európai országokkal ellentétesen, a hősziget-hatás és a nedves menedékhelyek jelenléte miatt Magyarországon ez a faj kizárólag településeken, házakban vagy házak környezetében fordul elő (Schmalfuss 2003). Eredményeinkhez

hasonlóan, Hornung és mtsai. (2007) is kimutatták a *Porcellio scaber* magasabb hőmérsékletű mikro-élőhelyekkel szembeni preferenciáját, mivel egyedszáma növekedett a talaj- és a talajfelszíni hőmérsékletének növekedésével. Ez a szinantrop faj képes elviselni a levegőszennyezéssel összefüggő nehézfém terhelést is, mivel középbéli mirigye (hepatopancreas) vezikulumaiban akkumulálni képes ezeket az anyagokat (Paoletti és Hassall 1999). Ezért az erőteljesen légszennyezett élőhelyeken is képes megélni, bár ekkor testmérete szignifikánsan csökkenhet (Jones és Hopkin 1998).

Eredményeink részben bizonyították az opportunist faj hipotézist, mivel az egyik generalista faj, a *Trachelipus rathkii* domináns volt az urbán területen és szignifikánsan magasabb volt a csapdánkénti egyedszáma a másik két területhez (rurál és szuburbán) viszonyítva. A kanonikus korrespondencia analízis eredményei is megerősítik, hogy a faj a magasabb talaj- és talajfelszíni hőmérséklettel jellemezhető urbán területeket preferálta. A másik két generalista faj (*Armadillidium vulgare* és *Porcellium collicola*) egyedszáma viszont nem változott szignifikánsan a tanulmányozott gradiens mentén és egyik vizsgált környezeti tényező sem befolyásolta jelentősen egyedszámuk eloszlását. Ez rávilágít arra, hogy a generalista ászkarákok az urbanizáció hatásaira nem reagálnak egységesen, mivel térbeli eloszlásukat a környezeti feltételek, az urbanizáció/zavarás mértéke és autökológiai tulajdonságuk komplex módon befolyásolja.

3.7. Pók közösségek változása urbanizációs gradiens mentén

A fejezetben közölt tanulmányokban, Debrecenben, 2001-ben azt vizsgáltuk, hogy a pókok közösségi jellemzői hogyan változnak a rurál - urbán gradiens mentén és milyen környezeti változók tehetők felelőssé a pókok egyedszámaiban bekövetkező változásokért (Magura és mtsai. 2008c, 2010a).

A vizsgálat során az alábbi hipotéziseket teszteltük: (1) A pókok diverzitása a zavarás növekedésével csökken, azaz legnagyobb a diverzitás a legkevésbé zavart rurál élőhelyen és legkisebb az erősen zavart urbán területen (növekvő zavarási hipotézis, Gray 1989). (2) Az urbanizáció fokának növekedésével az erdei fajok közösségbeli részesedése csökken, míg a generalista és a nyílt élőhelyekre jellemző fajok közösségbeli részesedése nő (habitat-módosítási hipotézis, Magura és mtsai. 2008b). Ezenkívül, vizsgáltuk a nagytestű, aktívan vadászó pókok (Gnaphosidae, Lycosidae) közösségbeli részesedést, mivel irodalmi adatok szerint (Pajunen és mtsai. 1995, Pearce és mtsai. 2004) a zavarás ezeknek a fajoknak kedvező feltételeket biztosít.

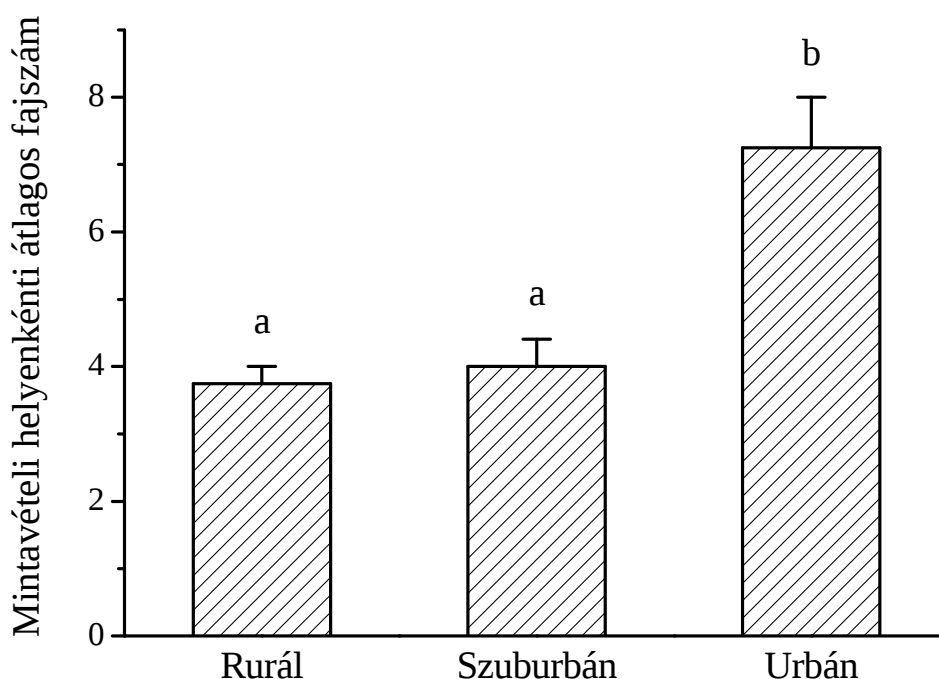
Összesen 20 pókfaj 409 egyedét csapdáztuk (13. táblázat). A rurál területen 6 faj 145 egyede, a szuburbán területen 8 faj 88 egyede, míg az urbán területen 15 faj 176 egyede került elő. A legnagyobb egyedszámban a *Pardosa alacris* fajt fogtuk, részesedése az összegyedszám 42 %-a volt. Összesen 7 erdei faj 186 egyede, 4 generalista faj 131 egyede és 9 nyílt élőhelyekre jellemző faj 57 egyede került elő a gyűjtés során (13. táblázat). A Lycosidae családba tartozó pókok egyedszámának összegyedszámhoz viszonyított aránya nem különbözött szignifikánsan a rurál - urbán gradiens mentén (egyváltozós ANOVA a mintavételi helyek szintjén; $F=2.1727$; d.f.=2, 9; $p=0.1699$), míg az ebbe a családba tartozó pókok fajszámának össz fajszámhoz viszonyított aránya szignifikánsan csökkent a rurál terület felől az urbán felé (egyváltozós ANOVA a mintavételi helyek szintjén; $F=6.5529$; d.f.=2,9; $p=0.0175$). A Gnaphosidae családba tartozó pókok egyedszámának és fajszámának az aránya is szignifikánsan nagyobb volt az urbán területen (egyváltozós ANOVA a mintavételi helyek szintjén; $F=5.8040$; d.f.=2, 9; $p=0.0240$, illetve $F=6.8864$; d.f.=2, 9; $p=0.0153$).

Szignifikánsan több pók fajt csapdáztunk az urbán területen, mint a rurál vagy a szuburbán területen (egyváltozós ANOVA a mintavételi helyek szintjén; $F=14.4474$; d.f.=2, 9; $p=0.0016$; 24. ábra). Az erdei fajok össz fajszámhoz viszonyított aránya szignifikánsan nagyobb volt a rurál területen, mint az urbán és a szuburbán területen (egyváltozós ANOVA a mintavételi helyek szintjén; $F=9.0588$; d.f.=2, 9; $p=0.0070$; 25. ábra). Ellentétes tendencia volt megfigyelhető a nyílt élőhelyekre jellemző fajok esetén, fajszámuk aránya nőtt a rurál - urbán gradiens mentén és a rurál területen arányuk szignifikánsan a legkisebb volt (egyváltozós ANOVA a mintavételi helyek szintjén; $F=11.4168$; d.f.=2, 9; $p=0.0034$; 25. ábra). A generalista pókok fajszámának össz fajszámhoz viszonyított aránya nem különbözött szignifikánsan a három terület között (egyváltozós ANOVA a mintavételi helyek szintjén; $F=0.7975$; d.f.=2, 9; $p=0.4799$; 25. ábra).

A különböző ökológiai igényű pók fajok egyedszámértékei alapján a rurál - urbán gradiens menti mintavételi helyek jól elkülönülnek kanonikus korreszpondencia analízissel. A rurál mintavételi helyek az ordinációs tér jobb oldali alsó részén, a szuburbán helyek a bal oldali felső részén, míg az urbán mintavételi helyek a bal oldali alsó részén helyezkednek el (26. ábra).

13. táblázat. A vizsgált rurál - urbán élőhelygradiens mentén fogott pók fajok egyedszámértékei és ökológiai igényük (G - generalista faj, NY - nyílt élőhelyekre jellemző faj és E - erdei faj).

Fajok	Ökológiai igény	Rurál	Szuburbán	Urbán
Dysderidae				
<i>Harpactea rubicunda</i> (C. L. Koch, 1838)	G	0	2	3
<i>Harpactea</i> sp.		0	1	0
Theridiidae				
<i>Enoplognatha thoracica</i> (Hahn, 1833)	NY	0	0	1
Linyphiidae				
<i>Ceratinella wideri</i> (Thorell, 1871)	E	0	0	1
<i>Diplostyla concolor</i> (Wider, 1834)	G	0	0	1
Lycosidae				
<i>Alopecosa aculeata</i> (Clerck, 1757)	E	0	0	1
<i>Arctosa lutetiana</i> (Simon, 1876)	NY	0	2	0
<i>Lycosidae</i> sp.		0	0	1
<i>Pardosa agrestis</i> (Westring, 1861)	NY	0	0	1
<i>Pardosa alacris</i> (C. L. Koch, 1833)	E	81	20	70
<i>Pardosa</i> sp.		10	6	3
<i>Trochosa spinipalpis</i> (F. O. P.-Cambridge, 1895)	G	26	22	0
<i>Trochosa terricola</i> Thorell, 1856	G	10	20	47
<i>Trochosa</i> sp.		3	5	4
Anyphaenidae				
<i>Anyphaena accentuata</i> (Walckenaer, 1802)	E	1	0	0
Liocranidae				
<i>Agroeca brunnea</i> (Blackwall, 1833)	E	9	1	0
Gnaphosidae				
<i>Gnaphosa modestior</i> Kulczynski, 1897	NY	0	0	1
<i>Haplodrassus silvestris</i> (Blackwall, 1833)	E	0	0	1
<i>Trachyzelotes pedestris</i> (C. L. Koch, 1837)	NY	0	5	17
Thomisidae				
<i>Ozyptila praticola</i> (C. L. Koch, 1837)	NY	0	4	16
<i>Xysticus audax</i> (Shrank, 1803)	NY	0	0	3
<i>Xysticus kochi</i> Thorell, 1872	NY	0	0	3
<i>Xysticus luctator</i> L. Koch, 1870z	NY	4	0	0
<i>Xysticus</i> sp.		1	0	1
<i>Xysticus ulmi</i> (Hahn, 1831)	E	0	0	1

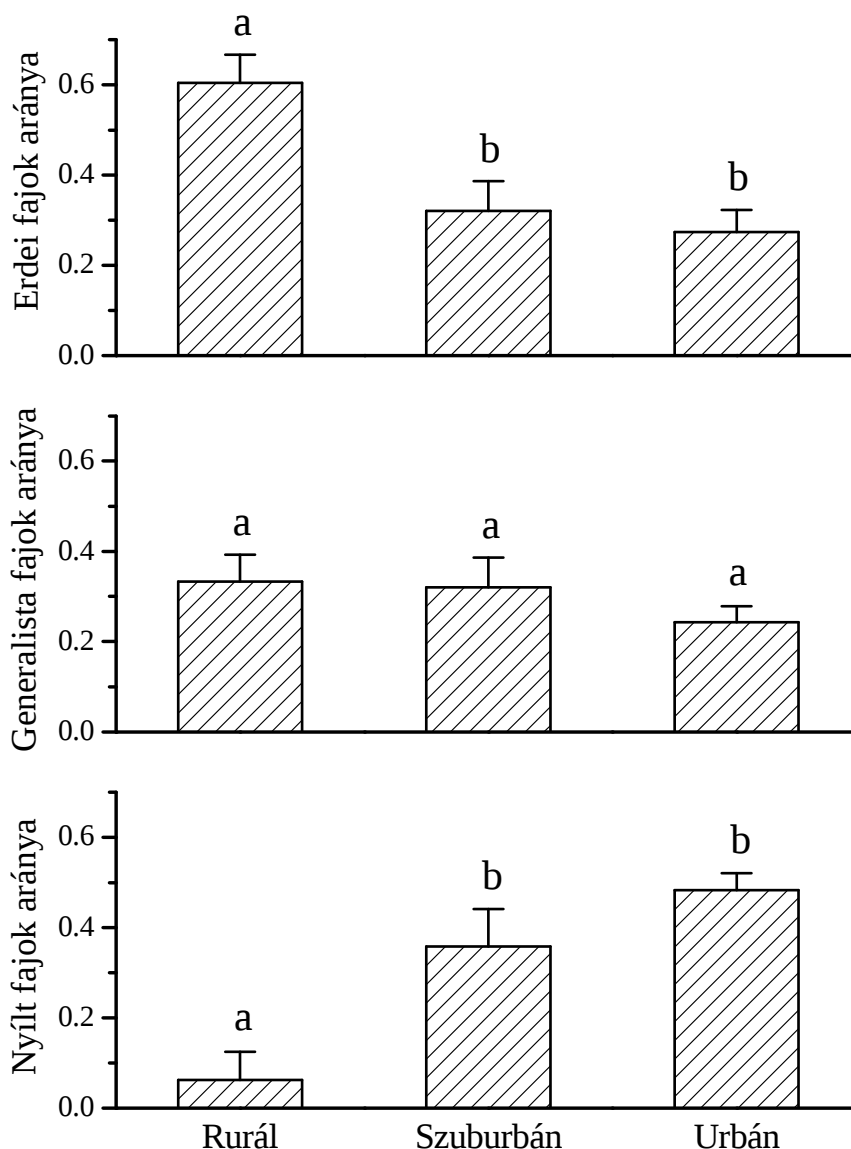


24. ábra. A pókok mintavételi helyenkénti átlagos fajszáma ($\pm$ S.E.) a vizsgált rurál - urbán élőhelygradiens mentén. A különböző betűk szignifikáns ($p < 0.05$) különbséget jelölnek (Tukey teszt).

A rurál mintavételi helyek a korhadó faanyag nagyobb mennyiségével, nagyobb lágyszárú-borítással és lombkorona záródással, a szuburbán helyek magasabb relatív páratartalommal, nagyobb lombavar- és cserjeborítással és kisebb lágyszárú-borítással és lombkorona záródással jellemezhetők, míg az urbán mintavételi helyek magasabb talaj- és talajfelszíni hőmérséklettel írhatók le (26. ábra). Az erdei pók fajok a korhadó faanyag nagyobb mennyiségével jellemezhető rurál helyekre voltak jellemzőek. A nyílt élőhelyekre jellemző fajok a magasabb talaj- és talajfelszíni hőmérsékletű urbán területekhez kötődtek, míg a generalista fajok eloszlását a vizsgált környezeti változók lényegesen nem befolyásolták (26. ábra).

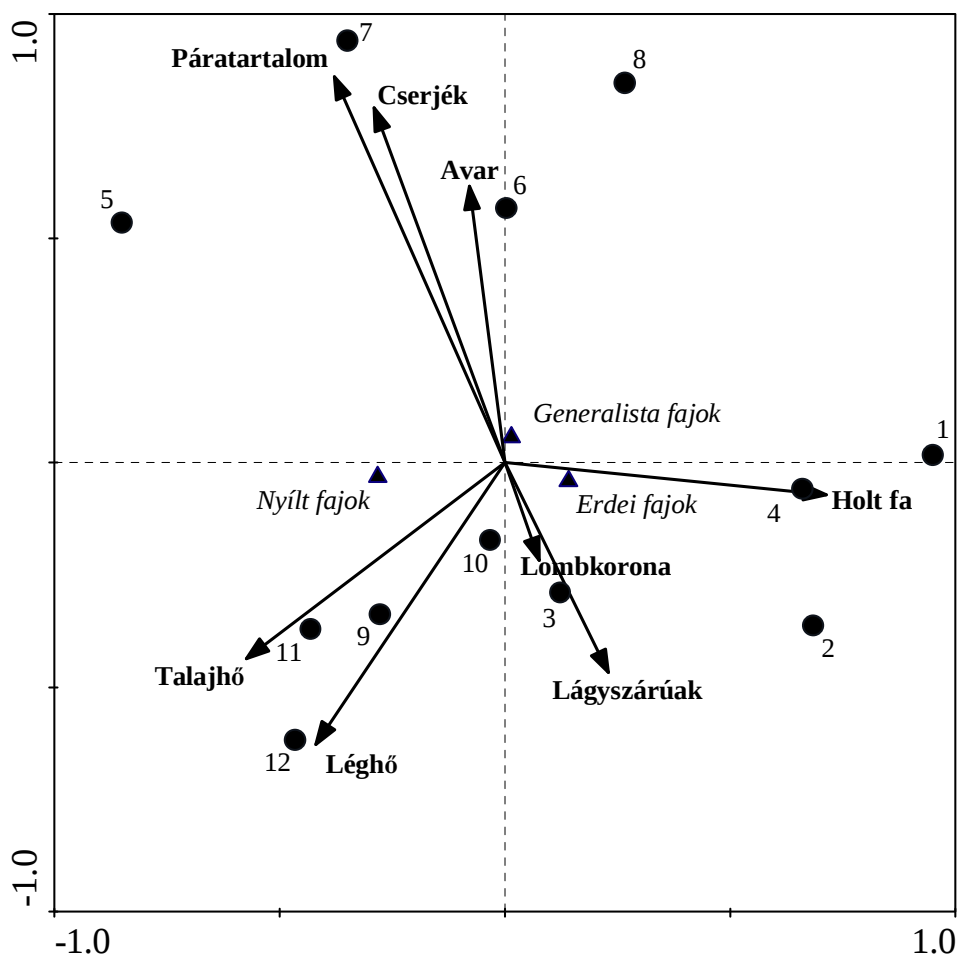
Finnországban, talajfelszínen aktív pókokat vizsgálva, Alaruikka és mtsai. (2002) nem találtak szignifikáns különbséget a csapdánkenti össz fajszám értékeiben a rurál - urbán élőhelygradiens mentén. Így, eredményeinkhez hasonlóan, a növekvő zavarási hipotézis nem igazolódott. Sőt, vizsgálatunkban a pókok össz fajszáma szignifikánsan az urbán területen volt a legnagyobb. A növekvő zavarási hipotézis nem teljesülésének egyik oka az lehet, hogy

dc_140_10



25. ábra. Az erdei pók fajok, a generalista fajok és a nyílt élőhelyekre jellemző fajok mintavételi helyenkénti fajszerkezetének a mintavételi hely összfajszerkezetéhez viszonyított arányának átlaga ($\pm$ S.E.) a vizsgált rurál - urbán élőhelygradiens mentén. A különböző betűk szignifikáns ($p < 0.05$) különbséget jelölnek (Tukey teszt).

a vizsgált urbanizációs gradiens egy összetett rendszer, ahol számos tényező (hőmérsékleti, nedvességi és edafikus viszonyok, levegő- és környezetszennyezési események, lebomlási és lebontási folyamatok stb.) együttes hatása jelentkezik (McDonnell és mtsai. 1997, Niemelä 1999). Ezenkívül, a szuburbán és urbán erdőfoltokban növekszik a szegély, vagy szegély jellegű habitatok aránya, amely szintén módosíthatja a fajgazdagságot (Lövei és mtsai. 2006).



26. ábra. A különböző élőhelypreferenciájú pók fajok egyedszáma és a környezeti tényezők közötti kapcsolat korrespondencia analízissel (DCCA). A teli körök a mintavételi helyeket jelölik (1 - 4: rurál mintavételi helyek, 5 - 8: szuburbán mintavételi helyek és 9 - 12: urbán mintavételi helyek), míg a teli háromszögek az erdei fajokat, a generalista és a nyílt élőhelyekre jellemző fajokat. A DCCA első négy tengelye a fajok variációjának 92.1 %-át, míg a fajok-környezet variációjának 99.8 %-át magyarázza.

A növekvő zavarási hipotézis elvetésének további, még nyilvánvalóbb és a korábbi fejezetekben is sokszor említett oka, hogy a különböző élőhelyi kötődésű pók fajok zavarásra adott válasza eltérő lehet. Tudniillik, az erdei specialista fajokat hátrányosan érinti az urbanizáció okozta zavarás és élőhely-átalakítás, míg a generalista és a nyílt élőhelyekre jellemző fajok számára kedvező. A felsorolt okok miatt az urbanizáció közösségekre gyakorolt valódi hatásának kimutatására az összfajszám helyett a különböző élőhely-affinitású fajokat külön-külön kell elemezni. Különböző mértékű emberi zavarással terhelt erdei élőhelyek pók közösségeit vizsgálva, sokan arra az eredményre jutottak, hogy a

diverzitás (összfajszámmal vagy különböző diverzitási indexekkel mérve) nem különbözött az egyes élőhelyek között, bár a közösségek összetétele jelentősen eltért az egyes élőhelyeken (Alaruikka és mtsai. 2002, Hsieh és mtsai. 2003, Chen és Tso 2004). Ezek az eredmények is rávilágítanak arra, hogy a különböző élőhelyigényű fajok eltérően reagálnak az emberi tevékenységek által okozott zavarásokra. Eredményünk is egy újabb érv mellett, hogy az össz fajszám vizsgálata nem a legmegfelelőbb mutató a zavarás közösségekre gyakorolt hatásának tanulmányozásakor. Vizsgálatunkban, ha az össz fajszám alapján akarnánk értékelni az urbanizáció talajfelszínen aktív pókokra gyakorolt hatását, akkor konklúzióink az lehetne, hogy az urbanizáció nem érinti hátrányosan a pókokat, sőt a diverzitás szignifikáns növekedését okozza. Azonban, a diverzitásban tapasztalható növekedést a környező gyepek és mezőgazdasági területek alkotta mátrixból behatoló, nyílt élőhelyekre jellemző fajok okozzák. Ezzel egyidejűleg pedig az erdei fajok közösségbeli részesedése szignifikánsan csökken a zavart urbán területen.

A pókok élőhelyhez kötődését is figyelembe véve, kimutattuk, hogy a nyílt élőhelyekre jellemző fajok leginkább az urbán és a szuburbán területen fordultak elő. Ezek a nyílt fajok nem jellemzőek a vizsgált erdei élőhelyekre, mivel inkább a környező mátrixban (gyepek és mezőgazdasági területek) élnek és szaporodnak (Buchar és Ruzicka 2002). Finnországban Alaruikka és mtsai. (2002) a különböző habitat affinitású (erdei, generalista és nyílt élőhelyekre jellemző) pókok fajszámában nem találtak szignifikáns különbséget a tanulmányozott urbanizációs gradiens mentén. Eredményeink és a finn eredmények közötti különbség egyrészt abból adódhat, hogy vizsgálatunkban a különböző élőhelyigényű fajok közösségbeli arányát vizsgáltuk, míg Alaruikka és mtsai. (2002) az abszolút fajszámokat. Egy másik lehetséges ok, hogy Magyarországon a nyílt élőhelyek alkotta mátrix (a nyílt élőhelyekre jellemző fajok kolonizációs forrása) kiterjedése sokkal nagyobb, mint Finnországban. Az urbanizáció a zavarás számos formáját okozza, amelyek mindegyike hozzájárul az eredeti élőhely átalakításához (Gilbert 1989, Niemelä 1999). Vizsgálatunkban az élőhely-átalakítás az urbán területen volt a legkifejezettebb, ugyanis az eredeti erdőállományt az aszfaltburkolatú sétányok jelentősen feldarabolták és a létrejött erdőfoltok szerkezet is jelentősen átalakult, hiszen pl. eltávolították a holt faanyagot és a cserjéket is erőteljesen gyérítették. Mindezek az átalakítások a környezeti feltételek szignifikáns megváltozásához is hozzájárultak. Az élőhely szerkezetében és ebből adódóan a környezeti feltételekben bekövetkező változások a pók közösség szerkezetének az átalakulását is okozza (Shochat és mtsai. 2004, Schowalter és Zhang 2005). Pajunen és mtsai. (1995), valamint Pearce és mtsai. (2004) erdei pók közösségeket vizsgálva, kimutatták, hogy a nagytetű,

aktívan vadászó pókok (Gnaphosidae, Lycosidae) egyed- és fajszáma nő a zavarás mértékének növekedésével. Jocqué és Alderweireldt (2005) is azt mutatta ki, hogy a Lycosidae családba tartozó pókok egyedszáma a nyíltabb élőhelyeken nagyobb, mint a zártabb élőhelyeken. Eredményeink ellentmondanak a korábbi vizsgálatok eredményeivel, hiszen a Lycosidae családba tartozó egyedek aránya nem különbözött szignifikánsan a gradiens mentén, sőt a család fajainak aránya szignifikánsan csökkent a rurál területtől az urbán felé haladva. A Gnaphosidae családba tartozó pókok egyed- és fajszámanak az aránya, ahogyan vártuk, szignifikánsan magasabb volt az urbán területen. A családba tartozó egyedek urbán területen belüli arányának növekedését feltehetőleg a nyílt élőhelyekre jellemző, *Trachyzelotes pedestris* faj tömegessége okozta (13. táblázat). A zavart erdei élőhelyfoltokat könnyen előzönlik a generalista vagy a környező mátrixra jellemző fajok (Buddle és mtsai. 2000, Gurdebeke és mtsai. 2003). Esetünkben a mátrixot nyílt élőhelyek alkották, így a zavartabb, a cserjék ritkítása miatt nyíltabb és magasabb talaj- és talajfelszíni hőmérsékletű urbán helyeken kedvező mikroélőhelyek alakultak ki a nyílt élőhelyekre jellemző fajok számára, lehetővé téve kolonizációjukat.

Számos korábbi vizsgálat hangsúlyozta, hogy az élőhely szerkezetében bekövetkező változások a pók közösségek szerkezetét is megváltoztatják (Hurd és Fagan 1992, Schowalter és mtsai. 2003, Shochat és mtsai. 2004, Schowalter és Zhang 2005). Az erdei fajok leginkább a rurál helyekhez kötődtek és egyedszámuk növekedett a holt faanyag mennyiségének növekedésével. Eredményünkhöz hasonlóan, Oxbrough és mtsai. (2005) is kimutatták, hogy az erdei pók fajok pozitívan korreláltak a lehullott faágak mennyiségével, és feltételezték, hogy ezek a fajok a korhadó faanyaghoz kötődő gerinctelenekkel táplálkozhatnak. Az urbanizáció az élőhely szerkezetének jelentős átalakítását okozza (erőteljes gyérítés, holt faanyag eltávolítása, aszfaltburkolatú sétányok létrehozása) és ezek az átalakítások általában az élőhely mikroklimatikus, abiotikus és biotikus viszonyainak kedvezőtlen változásaival jár együtt. Ezek a változások közvetlenül befolyásolják az erdei fajokat. Egy viszonylag zavartalan erdei élőhelytől és egy erősen zavart erdei élőhely felé tartó gradiens mentén végzett vizsgálatukban, Lawes és mtsai. (2005) szintén arra az eredményre jutottak, hogy a zavartalan erdei élőhelyekre jellemző pók fajok egyedszáma csökkent a zavarás növekedésével. Langelotto és Denno (2004) érvei szerint az élőhelyek átalakítása a pókok zsákmányszerző képességét befolyásolja, mivel az élőhelyek átalakításával megszűnnek az intraguild predációt elkerülhetővé tevő refúgium területek, valamint nem állnak rendelkezésre alternatív források (alternatív zsákmányállatok). Mindezek a változások hozzájárulhatnak az urbán területen az erdei fajok közösségbeli részesedésének csökkenéséhez. Azonban, az

urbanizáció hatására bekövetkező élőhely-átalakítás közvetetten is érinti az erdei fajokat. Az aszfaltburkolatú sétányok kialakítása egyre kisebb élőhelyfoltokká fragmentálja az erdőállományokat. Az eredeti erdőállomány kisebb, izolált foltokká való feldarabolása az élőhely területének csökkenésén keresztül, a fragmentumok növekvő izolációján és a foltok közötti konnektivitás csökkenésén keresztül okozza az erdei fajok hanyatlását (Didham és mtsai. 1996). Miyashita és mtsai. (1998) összefüggő erdőállományt és fragmentálódott erdőfoltokat vizsgálva kimutatta, hogy az erdőfragmentumokban a pókok egyed- és fajszáma is kisebb. Az aszfaltozott sétányokkal feldarabolt erdőfoltok izoláltak egymástól, mivel a talajon aktív pókok ritkán keresztezik az aszfaltozott felszíneket (Mader és mtsai. 1990). Az izolált erdőfoltokban az erdei fajok populációmérete csökkenhet, mivel a folt mérete túl kicsi lehet ahhoz, hogy életképes populációt tartson fent, másrészt nincs biztosítva a foltok közötti diszperzál. Az izolált erdőfoltokban élő kisméretű erdei faj-populációk sokkal jobban veszélyeztetettek a lokális kihalási folyamatoktól és a genetikai izolációtól. Gurdebeke és mtsai. (2000) különböző izoláltságú és méretű erdőfoltokban az erdei élőhelyekhez kötődő *Coelotes terrestris* (Wider, 1834) pók fajt vizsgálva kimutatták, hogy az izolált fragmentumok populációi között a genetikai izoláltság foka igen jelentős volt.

Eredményeink szerint az urbanizáció okozta élőhely-átalakítás az erdei fajokat érinti hátrányosan, eltüntetve a túlélésükhöz szükséges mikroélőhelyeket. Ezért újra hangsúlyozzuk, hogy a városi parkok kezelésekor az élőhely szerkezetének erőteljes átalakítását kerülni kell, és olyan kezelést kell alkalmazni, amely szabadon hagyja érvényesülni a természetes folyamatokat. Ezzel egyaránt biztosítható a városlakók igényei és az élőhely-specifikus fajok populációinak megőrzése, túlélése.

3.8. Habitat-affinitái indexek az urbanizáció hatásának jellemzésére

Ebben a közleményben az urbanizáció futóbogarakra gyakorolt hatását vizsgáltuk a habitat-affinitási indexek segítségével, a Debrecenben, 2001-ben végzett gyűjtések adatait felhasználva (Tóthmérész és Magura 2005).

A vizsgálat során azt feltételeztük, hogy az urbanizációs gradiens mentén a rurál területen lesz a legmagasabb a habitat-affinitási index értéke és fokozatosan csökkeni fog az urbán terület felé haladva. Magas habitat-affinitási index értéket akkor kapunk, ha az együttesben az erdei fajok dominálnak és az érték fokozatosan csökken, ha a generalista és/vagy a nyílt élőhelyekre jellemző fajok válnak uralkodóvá. Így feltételezésünk a habitat-módosítási hipotézissel függ össze, azaz az urbanizáció növekvő intenzitásával az erdei

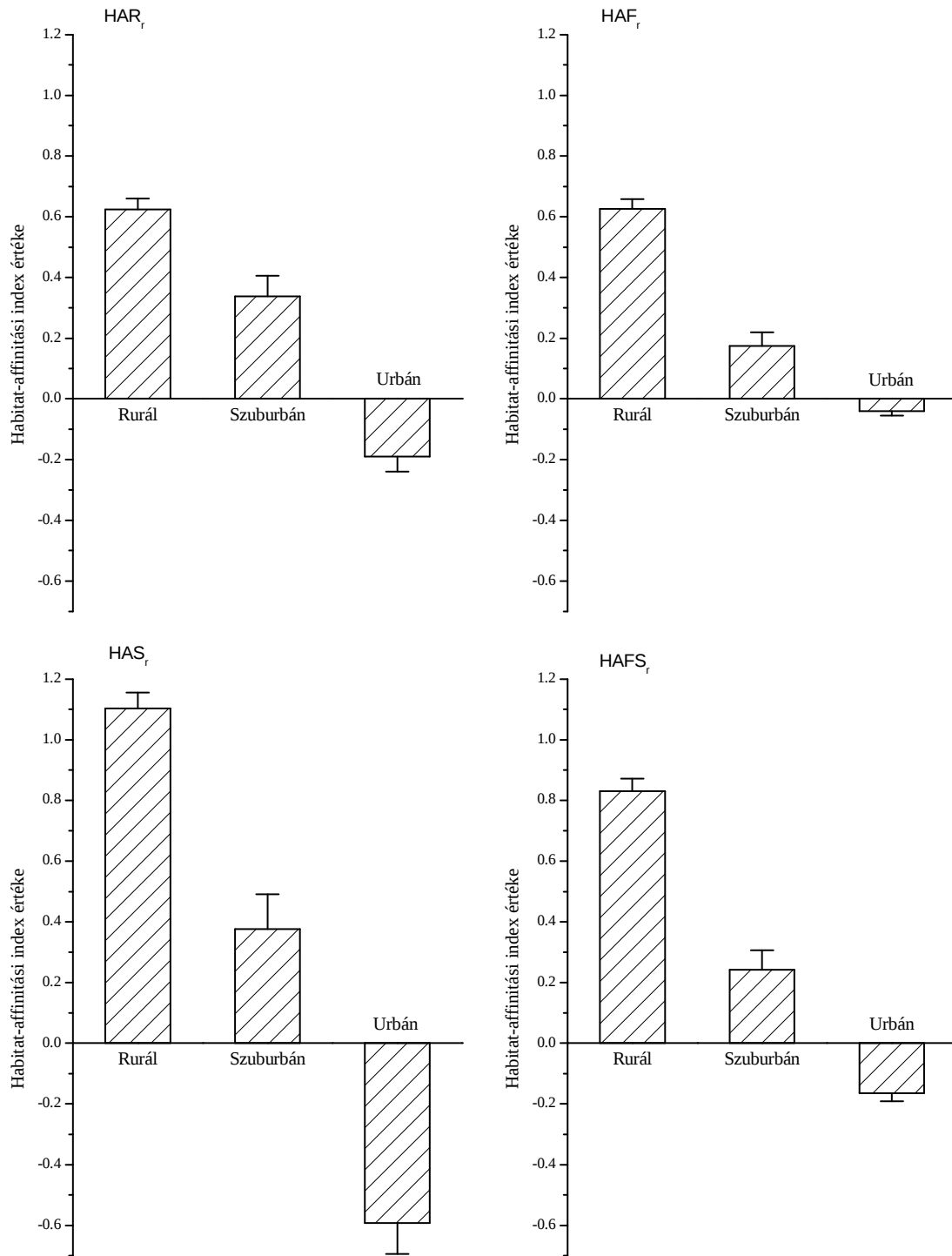
specialista fajok dominanciája csökken és a generalista fajok és a környező mátrixból származó fajok tömegessége nő.

Mind a négy habitat-affinitási index csapdánkénti átlagos értékeiben szignifikáns különbség volt a rurál - urbán gradiens mentén és mindegyik index ugyanazt az eredményt adta: a rurál és a szuburbán területen pozitív volt az indexek értéke, míg az urbán területen negatív (14. táblázat és 27. ábra). Mind a négy esetben a rurál területen volt a legnagyobb az index értéke, jelezve, hogy a rurál területen az erdei fajok dominálnak. Az elemzések is azt igazolták, hogy a rurál területen szignifikánsan a legnagyobb az erdei fajok egyed- és fajszáma (Magura és mtsai. 2004b), valamint az erdei fajok egyedszámának az összegyedszámhoz viszonyított aránya (Magura és mtsai. 2008b).

14. táblázat. A négy habitat-affinitási index csapdánkénti átlagos értékeiben tapasztalható különbségek a rurál - urbán gradiens mentén (Gradiens) és a 12 mintavételi hely között (Mintavételi helyek) beágyazott varianciaanalízissel.

Habitat-affinitási index	Variáció oka	df	MS	F	p	Tukey teszt*
HA_r	Gradiens	2	6.8347	44.0097	<0.001	R > S > U
	Mintavételi helyek	9	0.1553	1.4563	0.1736	
	Hiba	108	0.1067			
HAF_r	Gradiens	2	4.6290	56.1772	<0.001	R > S > U
	Mintavételi helyek	9	0.0824	2.0135	<0.05	
	Hiba	108	0.0409			
HAS_r	Gradiens	2	28.9290	95.9184	<0.001	R > S > U
	Mintavételi helyek	9	0.3016	0.8501	0.5720	
	Hiba	108	0.3548			
$HAFS_r$	Gradiens	2	9.9943	87.9006	<0.001	R > S > U
	Mintavételi helyek	9	0.1137	1.3061	0.2421	
	Hiba	108	0.0870			

* A Tukey teszt eredménye azt jelzi, hogy mely vizsgálati terület(ek) különbözik(nek) szignifikánsan ($p < 0.05$) a többitől. Például az $R > S > U$ azt jelzi, hogy az adott index értéke szignifikánsan csökkent a rurál terület felől az urbán felé haladva.



27. ábra. A négy habitat-affinitási index csapdánkénti értékeinek átlaga ($\pm$ S.E.) a vizsgált rurál - urbán élőhelygradiens mentén.

A szuburbán területen is pozitív volt mindegyik index értéke, jelezve, hogy itt is inkább az erdei fajok vannak túlsúlyban, de az indexek értékei szignifikánsan kisebbek voltak, mint a rurál területen. Ez azzal magyarázható, hogy a rurál területen a szuburbán területhez viszonyítva szignifikánsan magasabb az erdei fajok egyed- és fajszáma (Magura és mtsai. 2004b), valamint az erdei fajok egyedszámának az összegyedszámhoz viszonyított aránya (Magura és mtsai. 2008b). Valamennyi index értéke az urbán területen volt a legalacsonyabb, ráadásul minden esetben negatív volt az érték. Ez arra utal, hogy az urbán területen az erdei fajok, ha egyáltalán jelen voltak, sokkal kisebb mennyiségben fordultak elő, mint a nyílt élőhelyekre jellemző és a generalista fajok. Az urbán területen tényleg szignifikánsan nagyobb volt a nyílt élőhelyekre jellemző futóbogarak egyed- és fajszáma és a generalista egyedek aránya (Magura és mtsai. 2004b, 2008b).

Vizsgálatunk során, a habitat-affinitási indexek alkalmazásával igazoltuk a habitat-módosítási hipotézist, mivel kimutattuk, hogy az urbanizáció és az azzal együtt járó élőhely-átalakítás fokának növekedésével az erdei specialista fajok részesedése csökken és a generalista fajok és a környező mátrixból származó, esetünkben a nyílt élőhelyekre jellemző fajok aránya nő.

A rurál és a szuburbán terület közötti különbség a fidelitáson alapuló habitat-affinitási index (HAF_r) és a fidelitáson és a specifitáson egyaránt alapuló habitat-affinitási index ($HAFS_r$) használatával a legkifejezettebb, míg a relatív gyakorisággal súlyozott habitat-affinitási index (HAR_r) esetén a legkisebb (27. ábra). A specifitáson alapuló habitat-affinitási index (HAS_r) alkalmazásakor volt a legnegatívabb az urbán területre jellemző érték és a legnagyobb a rurál területre jellemző érték. A különböző habitat-affinitási indexek alkalmazása esetén a kapott eredményekben nem volt jelentős különbség. Ez azzal magyarázható, hogy hasonló élőhelyeket vizsgáltunk és az adatok között nem volt kirívó érték. Az egyes indexekben rejlő különbségek és használhatóságuk akkor látható igazán, ha jelentősen eltérő élőhelyeket hasonlítunk össze, amikor az egyes fogási adatok drasztikusan eltérnek (Magura és mtsai. 2006a). Nagyon fontos kiemelni, hogy a fidelitás és a specifitás a gyakoriságnak és ritkaságnak két független aspektusát hangsúlyozza. Például öt talajcsapdában az alábbi egyedszámértékekkel előforduló faj az adott élőhelyen igen magas fidelitással bír: 2, 3, 1, 5, 1. Egy másik faj 0, 0, 0, 427, 0 csapdánkénti egyedszámokkal összességében igen tömeges, azonban nem annyira jellemző ugyanarra az élőhelyre, mint az előző faj, mivel előfordulása sporadikus, így fidelitása alacsony. Azonban, ha a többi élőhelyen egyedszáma alacsony, akkor specifitása itt magas lesz. A relatív gyakorisággal súlyozott, klasszikus affinitási index (HAR_r) igen érzékeny a fogások extrém értékeire és a

fajok fidelitását és specifitását nem veszi figyelembe (Magura és mtsai. 2006a). Ezzel szemben, a fidelitáson alapuló habitat-affinitási index (HAF_r) a fajok adott élőhelyen belüli előfordulásának következetességét hangsúlyozza, míg a specifitáson alapuló index (HAS_r) a fajok vizsgált élőhelyek közötti átlagos egyedszámokban rejlő különbségeket. A fidelitáson és a specifitáson egyaránt alapuló habitat-affinitási index ($HAFS_r$) pedig mindkét tényezőt egyaránt figyelembe veszi. A csak a fajok előfordulását vagy relatív gyakoriságukat figyelembe vevő indexekkel szemben, a fidelitáson és/vagy a specifitáson alapuló indexek a fajok előfordulását befolyásoló tényezők több aspektusát veszik figyelembe. Mindezek miatt a habitat-affinitási indexek kiváló eszközök lehetnek a futóbogár közösségek ökológiai szempontú összehasonlítása során vagy környezeti szempontú értékelésük során.

4. Összegzés és kitekintés

Az értekezésben tárgyalt közlemények egyikében sem igazolódott a mérsékelt zavarási hipotézis (Connell 1978), hiszen a tanulmányozott talajfelszíni ízeltlábúak diverzitása nem a mérsékelt zavar szuburbán területen volt a legmagasabb. A GLOBENET projekt keretében, a futóbogarakra irányuló, máig publikált, kilenc országra kiterjedő vizsgálatok közül csupán a romániai kutatások során igazolódott ez a hipotézis (Tóthmérész és mtsai. 2011). A szárazföldi ászkarákokat tanulmányozó magyar és dán kutatások közül csak a dán tanulmány igazolta a mérsékelt zavarási hipotézist (Vilisics és mtsai. 2007). A talajfelszínen aktív pókokat vizsgáló finn és magyar kutatás sem bizonyította ezt a hipotézist (Alaruikka és mtsai. 2002, Magura és mtsai. 2010a).

Az értekezésben közölt, futóbogarakra vonatkozó eredmények sem az egyéves, sem a kétéves, sem a kilenc ország adatai esetén nem igazolták a növekvő zavarási hipotézist (Gray 1989), ugyanis a fajgazdagság nem csökkent a zavarás mértékének növekedésével. A pókokra vonatkozó közleményben sem csökkent a fajszaám a legkevésbé zavaró rurál élőhelytől az erősen zavaró urbán élőhely felé haladva. A GLOBENET projekt keretében eddig közölt vizsgálatok közül azonban a zavarás növekedésével Belgiumban, Finnországban, Japánban, Kanadában (a behurcolt fajok mellőzésével) és Nagy-Britanniában csökkent a futóbogarak átlagos fajszaama (Niemelä és mtsai. 2002, Ishitani és mtsai. 2003, Sadler és mtsai. 2006, Gaublonne és mtsai. 2008). Viszont a többi négy országban (Bulgária, Dánia, Magyarország és Románia) nem mutattak ki ilyen összefüggést (Niemelä és mtsai. 2002, Magura és mtsai. 2004b, 2008b, Elek és Lövei 2007, Tóthmérész és mtsai. 2011). Dániában és Magyarországon

a szárazföldi ászkarákok esetén nem igazolták a növekvő zavarási hipotézist (Hornung és mtsai. 2007, Vilisics és mtsai. 2007), ahogyan Finnországban és Magyarországon a pókok esetén sem (Alaruikka és mtsai. 2002, Magura és mtsai. 2010a). A zavarás és a fajgazdagság közötti viszonyt leíró mérsékelt és növekvő zavarási hipotézis kapcsán kimutatott nem egységes mintázatot okozhatják az egyes országok közötti lokális különbségek. Valószínűbb azonban, hogy az urbanizációnak a diverzitásra gyakorolt hatását az össz fajszám rutinszerű vizsgálatával, a fajok ökológiai tulajdonságainak figyelmen kívül hagyásával, nem lehet kimutatni (Magura és mtsai. 2008d). Ugyanis ökológiai igényüktől függően bizonyos fajok előtérbe kerülhetnek, míg mások háttérbe szorulhatnak az urbanizáció hatására és az ellentétes változások ki is olthatják egymást.

Az értekezésben tárgyalt valamennyi vizsgálat során igazolódott a habitat specialista hipotézis, hiszen az eredeti, zavartalan élőhelyekhez kötődő, ahhoz adaptálódott talajfelszíni ízeltlábú fajok (vizsgálati szituációinkban az erdei specialista fajok) száma, közösségen belüli részesedése vagy a közösség fajainak erdei élőhelyekhez való kötődését számszerűsítő habitat-affinitási indexek értéke szignifikánsan csökkent az erősen zavart, átalakított urbán élőhelyek felé haladva. A GLOBENET projekt keretében végzett és publikált, futóbogarakat tanulmányozó vizsgálatok során, Kanada és Bulgária kivételével valamennyi országban vizsgálták az erdei specialistákat, s a kutatások egyöntetűen arra az eredményre jutottak, hogy az urbán területen a rurál területhez képest szignifikánsan csökkent az erdei specialisták mennyisége. Dániában az erdei specialista ászkarák fajokat nem vizsgálták külön (Vilisics és mtsai. 2007), de Magyarországon a vizsgált erdei specialista ászkarák faj egyedszáma szignifikánsan csökkent a rurál terület felől az urbán felé haladva (Magura és mtsai. 2008a). Finnországban nem találtak szignifikáns különbséget az erdei pók fajok mennyiségében a gradiens mentén, míg Magyarországon az erdei fajok aránya a rurál területen volt szignifikánsan a legnagyobb (Magura és mtsai. 2010a). Ez a következetes mintázat rávilágít arra, hogy az urbanizáció hatására az eredeti élőhelyekben bekövetkezett változások leginkább a specialista fajokat érintik hátrányosan (Magura és mtsai. 2010b). Az értekezésben ismertetett faj-populációs szintű vizsgálatok eredményei is csak az erdei specialista fajok esetén tekinthetők következetesnek, hiszen a vizsgált szinte valamennyi erdei specialista futóbogár és ászkarák egyedszáma szignifikánsan nagyobb volt a rurál területen, mint az urbán területen.

Az opportunist fajok hipotézis (Gray 1989) a faj-populációs szintű vizsgálatokban nem mutatott egységes mintázatot. A tanulmányozott hét generalista futóbogár faj közül ugyanis csak az egyik faj egyedszáma, a három generalista ászkarák faj közül is csak az egyik faj

egyedszáma volt szignifikánsan nagyobb az urbán területen, mint a rurál területen. Azonban a faj-populációk szintjén bekövetkezett nem szignifikáns változások összegződhetnek és közösségi szinten már szignifikáns változásokat okozhatnak, ahogyan ezt a futóbogarak egyéves és kétéves adataira estén is igazoltuk, hiszen a generalista fajok közösségbeli részesedése az erősen zavart és jelentősen átalakított urbán élőhelyen volt a legmagasabb. Ugyanakkor a pókok esetén nem volt szignifikáns különbség a generalisták arányában a rurál - urbán gradiens mentén. A GLOBENET projekt keretében, futóbogár közösségek esetén a hat országból (Bulgáriában, Kanadában és Nagy-Britanniában nem vizsgálták a generalista fajokat) Dániában, Japánban, Magyarországon és Romániában igazolták, hogy az urbanizált élőhelyeket a megváltozott környezeti feltételekhez gyorsan alkalmazkodni képes opportunisták fajok lépik el és válnak tömegessé (Ishitani és mtsai. 2003, Magura és mtsai. 2004b, 2008b, Elek és Lövei 2007, Tóthmérész és mtsai. 2011). Dániában nem vizsgálták a generalista ászkarákok gradiens menti eloszlását (Vilisics és mtsai. 2007). Finnországban a generalista pókok egyed- és fajszaarában nem találtak szignifikáns különbséget a rurál - urbán gradiens mentén (Alaruikka és mtsai. 2002), ahogyan Magyarországon a generalisták arányában sem (Magura és mtsai. 2010a). A generalista fajok mennyiségének urbanizációs gradiens menti nem egységes mintázata rávilágít arra, hogy a generalista fajok az urbanizáció hatásaira nem biztos, hogy egységesen reagálnak, mivel térbeli eloszlásukat a környezeti feltételek, az urbanizáció/zavarás mértéke és autökölógiai tulajdonságuk komplex módon befolyásolhatja.

A futóbogarakra irányuló faj-populációs szintű vizsgálatokban a nyílt élőhelyekhez kötődő fajok az urbán mintavételi helyeken voltak tömegesebbek, de ezek a különbségek statisztikailag nem voltak szignifikánsak. A városi élőhelyekhez alkalmazkodott ászkarák faj csapdánkénti egyedszáma az urbán területen volt szignifikánsan a legmagasabb. Közösségi szinten az értekezésben vizsgált valamennyi talajfelszíni ízeltlábú csoport (futóbogarak, ászkarák, pókok) esetén igazolódott a mátrixfaj hipotézis (Tóthmérész és mtsai. 2011), hiszen a környező nyílt élőhelyek (mezőgazdasági területek és gyepek) alkotta mátrixból behatoló fajok (nyílt élőhelyekre jellemző fajok) száma, közösségen belüli részesedése szignifikánsan nőtt az erősen zavart, átalakított urbán élőhelyek felé haladva. A közösség fajainak erdei élőhelyekhez való kötődését számszerűsítő habitat-affinitási indexek értéke is az urbán területen volt szignifikánsan a legalacsonyabb, ráadásul minden esetben negatív volt. A GLOBENET projekt keretében Belgiumban, Dániában, Magyarországon és Romániában vizsgálták a nyílt élőhelyekre jellemző fajok csapdánkénti egyedszámát vagy/és csapdánkénti fajszaaráát (Elek és Lövei 2007, Gaublonne és mtsai. 2008, Tóthmérész és mtsai. 2011).

Belgiumban, meglepő módon, a nyílt területre jellemző fajok egyedszáma fokozatosan nőtt az urbán terület felől a rurál felé haladva (Gaublomme és mtsai. 2008), ami valószínűleg az erdőszegélytől az erdő belsejéig futó transzsekt menti mintavétel torzító hatásából ered. Ezzel szemben a többi három országban az urbán területen voltak gyakoribbak a nyílt élőhelyekre jellemző fajok. A városi élőhelyhez alkalmazkodott ászkarák fajok egyed- és/vagy fajszámát Dániában nem vizsgálták külön (Vilisics és mtsai. 2007), de Magyarországon a vizsgált városi élőhelyhez alkalmazkodott ászkarák faj egyedszáma szignifikánsan az urbán területen volt a legnagyobb (Magura és mtsai. 2008a). Finnországban nem találtak szignifikáns különbséget a nyílt élőhelyekre jellemző pók fajok mennyiségében a gradiens mentén (Alaruikka és mtsai. 2002), míg Magyarországon ezeknek a fajoknak az aránya az urbán területen volt szignifikánsan a legnagyobb (Magura és mtsai. 2010a). Ezek az eredmények arra utalnak, hogy az urbanizáció a városi erdőállományokat jelentősen átalakítja és olyan élőhelyfoltokat hoz létre, amelyek a nyílt élőhelyekre jellemző fajoknak kedvezőek és képesek azokat kolonizálni.

A habitat specialista hipotézist, az opportunist fajok hipotézist és a mátrixfajok hipotézist is magába foglaló habitat-módosítási hipotézist (Magura és mtsai. 2008b) az értekezésben a futóbogarakra irányuló kétéves vizsgálat, a pókok egyéves adatsora és a habitat-affinitási indexek esetén igazoltuk. Az erdei specialista futóbogár és pók fajok aránya szignifikánsan magasabb volt, míg a nyílt élőhelyekre jellemző futóbogár és pók fajok aránya szignifikánsan alacsonyabb volt a kevésbé zavart rurál területen, mint az erőteljesen zavart urbán területen. A generalista futóbogarak egyedszámának aránya szignifikánsan magasabb volt az urbán területen, de sem a generalista futóbogár fajok, sem a generalista pók fajok aránya nem különbözött szignifikánsan a rurál - urbán gradiens mentén. A habitat-affinitási indexek segítségével is igazoltuk, hogy az urbanizáció mértékének növekedésével az erdei specialista futóbogár fajok részesedése csökken és a generalista fajok és a környező mátrixból származó, esetünkben a nyílt élőhelyekre jellemző futóbogár fajok aránya nő. Ezek az eredmények ismét csak az urbanizációnak az eredeti élőhely szerkezetére gyakorolt szignifikáns hatását jelzik.

A csökkenő testméret hipotézist (Szyszko 1983, Gray 1989, Blake és mtsai. 1994, Magura és mtsai. 2004b, 2006c) csak a futóbogarak esetén vizsgáltuk és igazoltuk. Mind a futóbogarak csapdánkénti átlagos testmérete, mind a futóbogár közösség testméret-eloszlásában jelentkező aszimmetriát leíró Lorenz aszimmetria koefficiens értéke szignifikánsan kisebb volt az urbán területen, mint a rurál területen. Az eredmények azt jelzik, hogy az erősen zavart urbán területen az átalakított élőhelyeket gyorsan kolonizáló kisebb méretű egyedek dominálnak, míg a gyengén zavart, stabil, kiegyensúlyozott környezeti

feltételekkel jellemezhető természetközeli, rurál élőhelyeken a nagyobb méretű egyedek lesznek többségben. A GLOBENET projekt keretében Románián kívül mindegyik országban vizsgálták a futóbogarak testméretében bekövetkező változásokat a rurál - urbán gradiens mentén. Kanadában az átlagos testméret nem változott szignifikánsan a gradiens mentén, de a többi vizsgálat egységesen arra az eredményre jutott, hogy a rurál területen inkább a nagyobb méretű futóbogarak dominálnak (Alaruikka és mtsai. 2002, Ishitani és mtsai. 2003, Sadler és mtsai. 2006, Elek és Lövei 2007), és a futóbogarak átlagos testmérete szignifikánsan kisebb az urbán területen, mint a rurálon (Niemelä és mtsai. 2002, Magura és mtsai. 2004b, Gaublonne és mtsai. 2005). Az ászkarákok testméretét sem Dániában (Vilisics és mtsai. 2007), sem Magyarországon (Magura és mtsai. 2008a) nem vizsgálták. A gradiens mentén a pókok testméretében nem találtak szignifikáns különbséget Finnországban (Alaruikka és mtsai. 2002), Magyarországon pedig nem vizsgálták a pókok testméretét (Magura és mtsai. 2010a).

A GLOBENET projekt keretében kilenc országból publikált, futóbogarakra vonatkozó adatok kiváló lehetőséget biztosítottak arra, hogy a taxonómiai homogenizáció hipotézisét (McKinney 2006) teszteljük. Eredményeink viszont azt mutatják, hogy az urbanizáció hatására a városok, legalábbis a tanulmányozott városok futóbogár faunája, taxonómiai kompozíciójukat tekintve, nem homogenizálódik. Azaz, a homogenizációs hipotézist nem igazoltuk, mivel az egyes városok urbán területeinek futóbogár faunája nem lett hasonlóbb egymáshoz, sőt mindhárom földrajzi régióban az adott ország rurál területének futóbogár faunája hasonlóbb volt urbán párjához. Ez az eredmény újra rávilágít arra, hogy élőhely-fragmentumokban a mátrix fajoknak jelentős hatása van az élőhelyfoltok fajkompozíciójának és fajszerkezetének meghatározásában (Lövei és mtsai. 2006).

Eredményeink szerint az urbanizáció hatására az eredeti élőhelyekben bekövetkezett változások leginkább az erdei specialista fajokat érintik hátrányosan. Azonban arra vonatkozóan, hogy az urbanizáció hatására a városi területen bekövetkező erdei specialisták számának és közösségen belüli részesedésének drasztikus csökkenését milyen mechanizmusokkal magyarázhatjuk, csak feltételezéseink vannak. Ezért a jövőbeli urbanizációs vizsgálatoknál -véleményünk szerint- az erdei specialista fajok drasztikus csökkenésének faj-populációs és közösségi szintű hatásaira kell koncentrálni. A faj-populációs vizsgálatoknál az adott faj egyedeinek táplálkozására, kondíciójára, ivararányára, fekunditására, tojásainak, lárváinak és imágóinak mortalitására, metapopulációs dinamikájára, genetikai változatosságára kell kitüntetett figyelmet szentelni, míg a közösségszintű vizsgálatok közül a kompetícióra kell fókuszálni.

A faj-populációs szintű vizsgálatok esetén az adott futóbogár faj egyedeinek táplálkozása, kondíciója és fekunditása egymással szorosan összefügg. Az urbanizációval összefüggő, a városi területen bekövetkező élőhely-átalakítások hatására egyre több nyílt, nyíltabb élőhelyfolt keletkezik, ahol a ragadozó vagy polifág táplálkozású erdei specialisták egyre nehezebben találják meg szükséges táplálékukat és az omnivór fajok válnak tömegessé (Elek és Lövei 2007). A megfelelő mennyiségű táplálék a bogarak zsírraktárainak feltöltéséhez szükséges, különösen a reprodukciós és hibernációs időszak előtt (Thiele 1977). Az egyed ugyanis csak kedvező táplálékellátottság esetén képes a túlélésen kívül a szaporodásra is energiát fordítani, így a fekunditás függ a táplálék-ellátottságtól (Lövei és Sunderland 1996). Az erdei specialista fajok kondícióját zsírtestük fejlettségével, testtömegükkel és a felvenni képes táplálék mennyiségével (mely az éhezéstről ad információt és fordítottan arányos a kondícióval) számszerűsíthetjük. A tesztelendő kondíciós hipotézis szerint az erdei specialista futóbogarak kondíciója az urbán területen kisebb, mint a rurál területen. A vizsgálandó fekunditási hipotézis szerint pedig a jobb táplálék-ellátottságú rurál területen az erdei specialista futóbogarak nőstényenkénti átlagos pete száma magasabb, mint az urbán területen, mivel a táplálék mennyisége hatással van a fejlődő peték számára (Wallin és mtsai. 1992).

Adott futóbogár faj-populáció ivararánya emberi zavarás hatására változhat, mivel a hímek és nőstények populáción belüli aránya a populáció növekedési rátáját befolyásolhatja (Šustek 1984). Zavart területeken az ivararányokat módosítani képes fajok populációi előnyre tehetnek szert és a populációban a nőstény egyedek túlsúlya figyelhető meg (Šustek 1984, Paoletti és Cantarino 2002). Azonban, feltételezésünk szerint az erdei specialista fajok populációi nem képesek ivararányuk módosítására, így a zavart területen hátrányba kerülhetnek. Továbbá, feltételezzük, hogy az urbanizációval együtt járó élőhely-átalakítások hatására az urbán területeken a tojásrakás szempontjából kedvező mikrohelyek száma kevesebb, mint a rurál területen, így az erdei specialista fajok nőstényei próbálják elkerülni a tojásrakás számára kevésbé alkalmas urbán területet, ahol inkább csak a kóborló hím példányok figyelhetők meg. Az igazolandó ivararány hipotézis értelmében így azt várjuk, hogy a zavart urbán területen az erdei specialista faj-populációkban a hímek dominálnak.

Laboratóriumi kísérlet is igazolta, hogy a vizsgált futóbogár faj (*Pterostichus oblongopunctatus*) lerakott tojásainak jelentős hányada (83 %-a) nem kell ki természetes avarrétegben, míg ez az arány jelentősen kisebb (7 %) sterilizált talajrétegben (Heessen 1981). Irodalmi adatok alapján azonban a lárvák mortalitása a legjelentősebb, ugyanis gyengén kitinizáltak, mobilitásuk korlátozott, nagyon érzékenyek a kiszáradással, éhezéssel,

parazitákkal és egyéb kórokozókkal szemben, ráadásul kannibalizmus is megfigyelhető köztük (Lövei és Sunderland 1996). Az imágók mortalitását leginkább fonálférgék (Nematoda) és ektoparazita gombák okozzák (Lövei és Sunderland 1996). A fonálférgék fertőzése gyakran sterilitást okoz (Poinar 1975), ami nyilvánvalóan a populáció fitnessére is hatással van. Jelentős még az imágókra irányuló predáció is, ugyanis több száz gerinces faj predálja a futóbogár imágókat (Lövei és Sunderland 1996). A mortalitási hipotézis szerint az urbán területen az erdei specialisták számának és közösségen belüli részesedésének drasztikus csökkenéséért a tojások, a lárvák vagy az imágók mortalitása, esetleg mindhárom fejlődési alak mortalitása tehető felelőssé. Természetesen ennek a hipotézisnek az igazolásához körülzárásos, kontrollált kísérletekre van szükség.

Az urbán területen a fragmentálódott erdőfoltokban élő erdei specialista futóbogarak faj-populációinak viselkedése feltehetőleg metapopulációs dinamikával írható le, azaz a különböző élőhelyfoltokban élő lokális populációk közötti migrációval (Hanski 1998). A foltok közötti migráció és ebből adódó génáramlás feltétele az élőhely-fragmentumok közötti átjárhatóság. A mai ökológiai, konzervációbiológiai kutatások kiemelt témája az élőhely térszerkezetének összefüggősége, annak mérése, számszerűsítése és az összefüggőség fenntartásában kiemelt szerepet játszó foltok és folyosók azonosítása (Jordán és mtsai. 2004). A jövőbeli urbanizációs vizsgálatoknak ezért fontos pontja az urbán területen az erdei specialista futóbogár faj-populációk térszerkezetének leírása és az egyes térelemek hálózati pozíciójának kvantitatív jellemzése. Az adott populáció térszerkezetét leíró gráfot számos technika segítségével jellemezhetjük (Cantwell és Forman 1993, Schumaker 1996, O'Neill és mtsai. 1998, Tischendorf és Fahrig 2000a, 2000b, Urban és Keitt 2001, Turner és mtsai. 2001.), melyek közül több a gráfelméletből táplálkozik (Shimazaki és mtsai. 2004). A populáció térszerkezetét leíró gráf az élőhelyszerkezet matematikai reprezentációja, ahol a nóduszok (az élőhelyfoltokat jelölik) egymással összekötöttek (az összekötő vonalak a foltok közötti átjárhatóságot jelzik). A térszerkezetet leíró gráf jellemzéséhez mindig a kérdésfeltevéshez legmegfelelőbb technikát, indexet kell kiválasztani (lásd pl. Jordán és mtsai. 2003, 2004, 2007, Vasas és mtsai. 2009). A vizsgálandó metapopulációs hipotézis szerint az urbán területen a fragmentálódott erdőfoltokban élő erdei specialista futóbogarak faj-populációi egymástól izoláltak, az egyes foltok közötti migráció jelentősen korlátozott. A populációk térszerkezetét leíró gráf megalkotásához a foltokban élő lokális populációk méretének és a foltok közötti átjárhatóság értékének minél pontosabb meghatározását a jelölés-visszafogásos vizsgálatok nagymértékben segíthetik.

Az urbanizáció hatására bekövetkező élőhely-átalakítás és -fragmentáció az erdei specialista faj-populációk genetikai változatosságára és ezen keresztül kihalásuk alakulására is hatással van. Az élőhelyek feldarabolódásából bekövetkező faj-populációk kihalásának folyamatában szerepet játszó tényezőket a legegyszerűbben az ún. kihalási örvénnyel („extinction vortex”; Frankham és mtsai. 2002, Gilpin és Soulé 1986, Desender 2005) foglalhatjuk össze. Az élőhely-fragmentumokban előforduló kisméretű populációk egyrészt a beltenyésztettségű (rövid távú genetikai hatás), továbbá a genetikai sodródásból, az alacsonyabb evolválódási és adaptálódási képességből eredő genetikai változatosság csökkenésétől veszélyeztetettek (hosszú távú genetikai hatás). A beltenyésztettség növeli a káros homozigóta allélek (melyek rendszerint recesszívek) egyedekben való előfordulási esélyét. Az ilyen egyedek reprodukciós képessége alacsonyabb és/vagy kevésbé életképesek vagy életképtelenek. Így a beltenyésztettség a populáció alacsonyabb reprodukciójához és csökkenő túléléséhez vezet, más szóval alacsonyabb átlagos fitnesshez (beltenyésztettségi depresszió). A véletlenszerű genetikai sodródás (genetikai sztochaszticitás) a genetikai diverzitás további csökkenéséhez vezet (genetikai erózió). Ez nagyméretű populációkban viszonylag lassú folyamat, azonban kisebb méretű populációkban sokkal kifejezettebb. Különösen az immigráció, a populációk közötti géncsere hiányában és az izolált populációk szelekciós nyomásaiban megnyilvánuló jelentős különbözőség esetén a populációk közötti differenciáció is jelentkezhet. Ha még nem halt ki a populáció, akkor a genetikai elszegényedés miatt az adott faj-populáció kevésbé képes a változásra, továbbfejlődésre és egyre jobban sérülékennyé válik. Így a fenti folyamatok hatására a populáció egyre inkább veszélyeztetettebb a környezeti vagy demográfiai sztochasztikus hatásokkal, a zavaró tényezőkkel (pl. szennyezésekkel) és az invázív vagy behurcolt faj-populációkkal szemben. Ezek a tényezők pedig tovább csökkentik a populáció reprodukciós sikerét, túlélését és méretét (Desender 2005). Napjainkig viszonylag kevés vizsgálat foglalkozott az erdő-fragmentumokban élő futóbogár faj-populációk genetikai eróziójával (Butterweck 1998, Drees 2003, Keller és Largiader 2003) és csak egy vizsgálat tanulmányozta ezt a kérdéskört az urbanizáció szemszögéből, urbán és rurál területeket összehasonlítva (Desender és mtsai. 2004). Az eredmények az erdei specialista fajok populációi esetén viszonylag egységesek, a kisebb méretű populációkban a genetikai diverzitás csökken, azaz genetikai erózió figyelhető meg (Desender 2005). A tesztelendő genetikai változatosság hipotézis szerint a feldarabolódott, izolált, urbán erdőfoltokban élő erdei specialista futóbogár faj-populációk genetikai diverzitása kisebb, mint az összefüggő, rurál erdőállományokban élők.

A futóbogarak közötti kompetíció előfordulását és jelentőségét sokáig vitatták (Lövei és Sunderland 1996, Lövei 2008). Az interspecifikus kompetíció mint a populációkat szabályozó tényező általános elfogadása a kísérletek módszertani hiányosságai, a kísérletben alkalmazott valósággal ellentétes denzitások, a nem összehasonlítható élőhelyeken és módszerekkel végzett vizsgálatok és a kísérletes, manipulatív kutatások hiánya miatt nem egységes (Niemelä 1993). Bizonyos kísérletek igazolták az interspecifikus kompetíció jelenlétét (Lenski 1982, 1984), míg mások nem (Loreau 1990). Az intraspecifikus kompetícióra irányuló kutatásokban sem sikerült egyértelműen igazolni a folyamat jelentőségét (Loreau 1990). A forrás-felosztásra fókuszáló kísérletek is arra a következtetésre jutottak, hogy a kompetíció, néhány esettől eltekintve, nem bizonyítható (Lövei és Sunderland 1996). Ezek a vizsgálatok a futóbogarak imágóira koncentráltak, azonban a lárvák szűkebb táplálékspektrumuk, korlátozottabb mobilitásuk, gyengén kitinizáltságuk miatt szűkebb tolerancia-tartománnyal rendelkeznek és kevésbé adaptálódtak a forráshiány elviselésére. Mindezek miatt a lárvák közötti kompetíciónak sokkal nagyobb lehet a jelentősége, mint az imágók közöttinek (Brunsting és mtsai. 1986). Továbbá, jelentős kompetíció lehet a futóbogarak és a többi talajon aktív generalista predátor (pl. pókok és hangyák) között. A tesztelendő kompetíciós hipotézis értelmében az urbán területen az erdei specialista fajok imágói és/vagy lárvái kompetíciós hátrányban vannak a területet előzőnlő generalista fajokkal és a többi talajon aktív generalista predátor hangya és/vagy pók fajjal szemben, továbbá az erdei specialista fajok egyedei között is erőteljes intraspecifikus kompetíció figyelhető meg. Természetesen ennek a hipotézisnek az igazolásához is körülzárásos, kontrollált, manipulatív kísérletekre van szükség.

Valamennyi, újonnan felállított és tesztelendő hipotézis vizsgálata különösen fontos az eredeti erdőállomány kisebb, izolált foltokká való feldarabolódásával létrejövő erdőszegélyekben vagy szegélyszerű élőhelyekben. Hiszen ezek a szegélyek jelentős hatással vannak a megmaradt eredeti élőhelyfolt környezeti feltételeire és a foltban élő erdei specialista fajok populációira is (Saunders és mtsai. 1991, Murcia 1995, Lövei és mtsai. 2006, Gaublonme és mtsai. 2008).

Miután választ kapunk arra a kérdésre, hogy az urbanizáció hatására a városi területen milyen mechanizmusok, folyamatok miatt csökken drasztikusan az erdei specialisták száma és közösségen belüli részesedése, az eredményekre támaszkodva hozzáláthatunk a városi élőhelyek, parkok olyan típusú kezelésének kidolgozásához, amely egyszerre veszi figyelembe a rekreációs, az ökonómiai és az ökológiai érdekeket (Gilbert 1989).

5. Köszönetnyilvánítás

Első helyen szeretném köszönetemet kifejezni korábbi témavezetőmnek, szerzőtársamnak és barátomnak, Tóthmérész Bélának, aki tudományos tevékenységem folyamán mindig odaadóan segítségemre volt és hasznos tanácsaival hozzájárult kutatási munkám színvonalas megtervezéséhez, kidolgozásához és publikálásához.

Különösen köszönöm szerzőtársamnak és barátomnak, Lövei Gábornak azt a rengeteg szakmai és emberi tanácsot, beszélgetést, ami tudományos munkám során mindvégig segítségemre volt.

Köszönöm az értekezésben tárgyalt közleményekben szereplő szerzőtársaimnak, Hornung Erzsébetnek, Horváth Rolandnak, Molnár Tivadarnak és Vilisics Ferencnek a közös munka során tőlük kapott nélkülözhetetlen segítséget.

Köszönettel tartozom a nemzetközi „Global Network for monitoring landscape change” (GLOBENET) projekt résztvevői közül, Jari Niemelä-nak, Johan Kotze-nek, Matti Koivula-nak és Lyubomir Penev-nek az áldozatkész segítségükért.

Köszönet illeti Elek Zoltánt, Ködöböcz Viktort és Szinetár Csabát az értekezésben bemutatott közlemények kapcsán nyújtott szakmai, terepi és laboratóriumi segítségéért.

Az értekezésben nem tárgyalt közleményeim szerzőtársai közül Báldi Andrásnak, Laurent Berges-nek, Déri Eszternek, Jordán Ferencnek, Lengyel Szabolcsnak, Máthé Istvánnak, Yoan Paillet-nek és Vasas Verának is köszönöm a közös munkát és szakmai eszmecserét.

Köszönöm a Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszékének munkatársaitól, különösen Varga Zoltántól, Rácz Istvántól és Szilágyi Gábortól kapott segítséget.

Az értekezésben szereplő kutatásokat a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság (2001-2010), a Magyar Tudományos Akadémia Bolyai János Kutatási Ösztöndíja (2002-2004 és 2007-2010) és az Országos Tudományos Kutatási Alapprogram (OTKA F61651, 2006-2008) támogatta, melyet ezúton is köszönök.

Végül, de nem utolsó sorban, köszönöm Családomnak, Szüleimnek és Tóth Máriának, hogy munkámhoz megfelelő háttérrel biztosítottak és elviselték az azzal járó nehézségeket és mindvégig odaadóan támogatták munkámat.

6. Irodalomjegyzék

- Adams L W (1994): *Urban Wildlife Habitats*. Minneapolis: University of Minnesota Press.
- Adis J (1976): *Bodenfallenfänge in einem Buchenwald und ihr Aussagewert*. Göttingen: Lehrstuhl Ökologie und Morphologie der Tiere von Universität Ulm.
- Adis J (1979): Problems of interpreting arthropod sampling with pitfall traps. *Zoologische Anzeigen*, 202: 177-184.
- Alaruikka D M, Kotze D J, Matveinen K, Niemelä J (2002): Carabid and spider assemblages along an urban to rural gradient in Southern Finland. *Journal of Insect Conservation*, 6: 195-206.
- Allegro G, Sciaky R (2002): Assessing the potential role of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) as bioindicators in poplar stands, with a newly proposed ecological index (FAI). *Forest Ecology and Management*, 175: 275-284.
- Andersen A (1997): Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col., Carabidae and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries. *Journal of Applied Entomology*, 121: 77-80.
- Andersen A N (1999): My bioindicator or yours? Making the selection. *Journal of Insect Conservation*, 3: 1-4.
- Antrop M (2000): Changing patterns in the urbanized countryside of Western Europe. *Landscape Ecology*, 15: 257-270.
- Baars M A (1979): Catches in pitfall traps in relation to mean densities of carabid beetles. *Oecologia*, 41: 25-46.
- Balogh J (1958): *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. Berlin: Akademischer Verlag.
- Barber H S (1931): Traps for cave inhabiting insects. *Journal of the Mitchell Society*, 46: 259-266.
- Beissinger S R, Osborne D R (1982): Effects of urbanization on avian community organization. *Condor*, 84: 75-83.
- Benest G (1989a): The sampling of a carabid community. I. The behaviour of carabid when facing the trap. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 26: 205-211.
- Benest G (1989b): The sampling of a carabid community: II. Traps and trapping. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 26: 505-514.
- Berger W H, Parker F L (1970): Diversity of planktonic Foraminifera in deep sea sediments. *Science*, 168: 1345-1347.

- Blair R B (2001): Birds and butterflies along urban gradients in two ecoregions of the U. S. In: Lockwood J L, McKinney M L (eds.) *Biotic Homogenization*. Norwell (MA): Kluwer, pp. 33-56.
- Blair R B, Launer A E (1997): Butterfly diversity and human land use: Species assemblages along an urban gradient. *Biological Conservation*, 80: 113-125.
- Blake S, Foster G N, Eyre M D, Luff M L (1994): Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles. *Pedobiologia*, 38: 502-512.
- Bogyó D, Korsós Z (2009): Urbanizáció hatása ikerszelvényes (Diplopoda) együttesekre - Faunisztikai eredmények. *Természetvédelmi Közlemények*, 15: 412-421.
- Bolund P, Hunhammar S (1999): Ecosystem services in urban areas. *Ecological Economics*, 29: 293-301.
- Brunsting A, Siepel H, van Schaik Zillesen P G (1986): The role of larvae in the population ecology of Carabidae. In: den Boer P J, Luff M L, Mossakowski D, Weber F, (eds.) *Carabid Beetles. Their Adaptation and Dynamics*. Stuttgart/New York: Fischer Verlag, pp. 399-411.
- Bryan, K M, Wratten S D (1984): The responses of polyphagous predators to spatial heterogeneity: aggregation by carabid and staphylinid beetles to their cereal aphid prey. *Ecological Entomology*, 9: 251-259.
- Brys G, Hubert A, Struyf A (2004): A robust measure of skewness. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 13: 996-1017.
- Buchar J (1992): Kommentierte Artenliste der Spinnen Böhmens (Araneida). *Acta Universitatis Carolinae Biologica*, 36: 383-428.
- Buchar J, Ruzicka V (2002): *Catalogue of Spiders of the Czech Republic*. Praha: Peres Publishers.
- Buddle C M, Spence J R, Langor D W (2000): Succession of boreal forest spider assemblages following wildfire and harvesting. *Ecography*, 23: 424-436.
- Burke D, Goulet H (1998): Landscape and area effects on beetle assemblages in Ontario. *Ecography*, 21: 472-479.
- Butterfield J (1997): Carabid community succession during forestry cycle in conifer plantations. *Ecography*, 20: 614-625.
- Butterweck M D (1998): *Metapopulationsstudien an Waldlaufkäfern (Coleoptera: Carabidae). Einfluss von Korridoren und Trittsteinbiotopen*. Berlin: Wissenschaft und Technik Verlag.

- Cantwell M D, Forman R T T (1993): Landscape graphs: ecological modelling with graph theory to detect configurations common to diverse landscapes. *Landscape Ecology*, 8: 239-255.
- Carreiro M M, Tripler C E (2005): Forest remnants along urban-rural gradients: Examining their potential for global change research. *Ecosystems*, 8: 568-582.
- Chen K C, Tso I M (2004): Spider diversity on Orchid Island, Taiwan: A comparison between habitats receiving different degrees of human disturbance. *Zoological Studies*, 43: 598-611.
- Clergeau P, Croci S, Jokimaki J, Kaisanlahti-Jokimaki M-L, Dinetti M (2006): Avifauna homogenization by urbanization: analysis at different European latitudes. *Biological Conservation*, 127: 336-344.
- Collins J P, Kinzig A, Grimm N B, Fagan W F, Hope D, Wu J, Borer W T (2000): A new urban ecology. *American Scientist*, 88: 416-425.
- Connell J H (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- Creed J C, Kain J M, Norton T A (1998): An experimental evaluation of density and plant size in two large brown seaweeds. *Journal of Phycology*, 34: 39-52.
- Czech B, Krausman P R, Devers P K (2000): Economic associations among causes of species endangerment in the United States. *BioScience*, 50: 593-601.
- Damgaard C, Weiner J (2000): Describing inequality in plant size or fecundity. *Ecology*, 81: 1139-1142.
- D'Arcy-Burt S, Kell G V (1988): A new emergence trap for grassland insects. *Ecological Entomology*, 13: 355-357.
- Davies K F, Margules C R (1998): Effects of habitat fragmentation on carabid beetles: experimental evidence. *Journal of Animal Ecology*, 67: 460-471.
- Davis B N K (1978): Urbanisation and the diversity of insects. In: Mound L A, Waloff N (eds.) *Diversity of Insect Faunas*. London: Blackwell, pp. 126-138.
- Davis M (2006): *Planet of Slums*. London: Verso.
- Den Boer P J (1981): On the survival of populations in a heterogeneous and variable environment. *Oecologia*, 50: 39-53.
- Den Boer P J (1985): Fluctuations of density and survival of carabid populations. *Oecologia*, 67: 322-330.
- Den Boer P J (1989): Comment on the article "On testing temporal niche differentiation in carabid beetles" by M. Loreau. *Oecologia*, 81: 97-98.

- Denys C, Schmidt H (1998): Insect communities on experimental mugwort plots along an urban gradient. *Oecologia*, 113: 269-277.
- Desender K (2005): Theory versus reality: a review on the ecological and population genetic effects of forest fragmentation on wild organisms, with an emphasis on ground beetles. In: Lövei G L, Toft S (eds.) *European Carabidology 2003: Proceedings of the 11th European Carabidologists' Meeting. DIAS Report 114*. Flakkebjerg: Ministry of Food, Agriculture and Fisheries and Danish Institute of Agricultural Sciences, pp. 49-72.
- Desender K, Erynck A, Tack G (1999): Beetle diversity and historical ecology of woodlands in Flanders. *Belgian Journal of Zoology*, 129: 139-156.
- Desender K, Gaublomme E, Verdyck P, Dhuyvetter H, De Vos B (2004): Ecology and population genetics of *Carabus problematicus* in Flanders (Belgium): is forest history important? In: Honnay O, Bossuyt B, Verheyen K, Hermy M (eds.) *Forest Biodiversity: Lessons from History for Conservation*. Oxfordshire: CABI Publishing, pp. 117-128.
- Déri E, Magura T, Horváth R, Kisfali M, Ruff G, Lengyel Sz, Tóthmérész B (2011): Measuring the short-term success of grassland restoration: the use of habitat affinity indices in ecological restoration. *Restoration Ecology*, 19: in press.
- Didham R K, Ghazoul J, Stork N E, Davis A J (1996): Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 255-260.
- Digweed S C, Currie C R, Cárcamo H A, Spence J R (1995): Digging out the digging-in effect of pitfall traps: influences of depletion and disturbance on catches of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Pedobiologia*, 39: 561-576.
- Ditommaso A, Watson A K (1997): Effect of the fungal pathogen, *Colletotrichum coccodes*, on *Abutilon theophrasti* height hierarchy development. *Journal of Applied Ecology*, 34: 518-529.
- Dixon P M, Weiner J, Mitchell-Olds T, Woodley R (1987): Bootstrapping the Gini coefficient of inequality. *Ecology*, 6: 1548-1551.
- Douglas I (1992): The case for urban ecology. *Urban Nature Magazine*, 1: 15-17.
- Drees C (2003): *Ausbreitung flugunfähiger Arthropoden über Habitatkorridore: Untersuchungen an einer Metapopulation von Carabus auronitens (Col., Carabidae) im Münsterland*. Schöling, Münster: Westfälische Wilhelms-Universität.
- Dufrêne M, Legendre P (1997): Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345-366.

- Elek Z, Lövei G L (2005): Ground beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along an urbanisation gradient near Sorø, Zealand, Denmark. *Entomologiske Meddelelser*, 73: 115-121.
- Elek Z, Lövei, G L (2007): Patterns in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages along an urbanisation gradient in Denmark. *Acta Oecologica - International Journal of Ecology*, 32: 104-111.
- Fenn M E, Baron J S, Allen E B, Rueth H M, Nydick K R, Geiser L, Bowman W D, Sickman J O, Meixner T, Johnson D W, Neitlich P (2003): Ecological effects of nitrogen deposition in the western United States. *BioScience*, 53: 404-420.
- Forman R T T, Godron M (1986): *Landscape Ecology*. New York: Wiley & Sons.
- Fournier E, Loreau M (1999): Effects of newly planted hedges on ground-beetle diversity (Coleoptera, Carabidae) in an agricultural landscape. *Ecography*, 22: 87-97.
- Fournier E, Loreau M (2001): Respective roles of recent hedges and forest patch remnants in the maintenance of ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) diversity in an agricultural landscape. *Landscape Ecology*, 16: 17-32.
- Frankham R, Ballou J D, Briscoe D A (2002): *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Freude H, Harde K W, Lohse G A (1976): *Die Käfer Mitteleuropas*. Krefeld: Goecke and Evers.
- Fuller R A, Irvine K N, Devine-Wright P, Warren P H, Gaston K J (2007): Psychological benefits of greenspace increase with biodiversity. *Biology Letters*, 3: 390-394.
- Gaublomme E, Dhuyvetter H, Verdyck P, Desender K (2005): Effects of urbanisation on carabid beetles in old beech forests. In: Lövei G L, Toft S (eds.) *European Carabidology 2003: Proceedings of the 11th European Carabidologists' Meeting. DIAS Report 114*. Flakkebjerg: Ministry of Food, Agriculture and Fisheries and Danish Institute of Agricultural Sciences, pp. 111-123.
- Gaublomme E, Hendrickx F, Dhuyvetter H, Desender K (2008): The effects of forest patch size and matrix type on changes in carabid beetle assemblages in an urbanized landscape. *Biological Conservation*, 141: 2585-2596.
- Germaine S S, Wakeling B F (2001): Lizard species distributors and habitat occupation along an urban gradient in Tucson, Arizona, USA. *Biological Conservation*, 97: 229-237.
- Gilbert O L (1989): *The Ecology of Urban Habitats*. London: Chapman and Hall.

- Gilpin M E, Soulé M E (1986): Minimum viable populations: processes of species extinction. In: Soulé M E (ed.) *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: Sinauer Associates Inc., pp. 19-34.
- Gini C (1912): Variabilità e mutabilità. In: Pizzetti E, Salvemini T (eds.) *Memorie di metodologica statistica*. Rome: Eredi Virgilio Veschi, pp. 211-382.
- Glasser G J (1962): Variance formulas for the mean difference and coefficient of concentration. *Journal of the American Statistical Association*, 57: 648-654.
- Godefroid S (2001): Temporal analysis of the Brussels flora as indicator for changing environmental quality. *Landscape and Urban Planning*, 52: 203-224.
- Goldstein E L, Gross M, DeGraaf R M (1986): Breeding birds and vegetation: A quantitative assessment. *Urban Ecology*, 9: 377-385.
- Gomez C, Espadaler X (2000): Species body-size distribution and spatial scale in Iberian ants. *Vie et Milieu*, 50: 289-295.
- Grandchamp A-C, Niemelä J, Kotze J (2000): The effects of trampling on assemblages of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in urban forests in Helsinki, Finland. *Urban Ecosystems*, 4: 321-332.
- Gray J S (1989): Effects of environmental stress on species rich assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37: 19-32.
- Greenslade P J M (1964): Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology*, 33: 301-310.
- Gregg J W, Jones C G, Dawson T E (2003): Urbanization effects on tree growth in the vicinity of New York City. *Nature*, 424:183-187.
- Gregory R D (2000): Abundance patterns of European breeding birds. *Ecography*, 23: 201-208.
- Grimmond C S B, King T S, Cropley F D, Nowak D J, Souch C (2002): Local-scale fluxes of carbon dioxide in urban environments: methodological challenges and results from Chicago. *Environmental Pollution*, 116: 243-54.
- Groffman P M, Pouyat R V, McDonnell M J, Pickett S T A, Zipperer W C (1995): Carbon pools and trace gas fluxes in urban forest soils. In: Lal R, Kimble J, Levine E, Stewart B A (eds.) *Soil Management and Greenhouse Effect*. Boca Raton: CRC Lewis Publishers, pp. 147-158.
- Guillemain M, Loreau M, Daufresne T (1997): Relationships between the regional distribution of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and the abundance of their potential prey. *Acta Oecologica - International Journal of Ecology*, 18: 465-483.

- Gulson B L, Tiller K G, Mizon K J, Merry R H (1981): Use of lead isotopes in soils to identify the source of lead contamination near Adelaide, South Australia. *Environmental Science and Technology*, 15: 691-696.
- Gurdebeke S, De Bakker D, Vanlanduyt N, Maelfait J P (2003): Plans for a large regional forest in eastern Flanders (Belgium): assessment of spider diversity and community structure in the current forest remnants. *Biodiversity and Conservation*, 12: 1883-1900.
- Gurdebeke S, Neirynck B, Maelfait J P (2000): Population genetic effects of forest fragmentation in Flanders (Belgium) on *Coelotes terrestris* (Wider) (Araneae: Agelenidae) as revealed by allozymes and RAPD. *Ekologia (Bratislava)*, 19: 87-96.
- Hanley M E, Groves R H (2002): Effect of the rust fungus *Puccinia chondrillina* TU 788 on plant size and plant size variability in *Chondrilla juncea*. *Weed Research*, 42: 370-376.
- Hanski I A (1998): Metapopulation dynamics. *Nature*, 396: 41-49.
- Hartley D J, Koivula M J, Spence J R, Pelletier R, Ball G E (2007): Effects of urbanization on ground beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) of grassland habitats in western Canada. *Ecography*, 30: 673-684.
- Hawkins T W, Brazel A J, Stefanov W L, Bigler W, Saffell E M (2004): The role of rural variability in urban heat island determination for Phoenix, Arizona. *Journal of Applied Meteorology*, 43: 476-486.
- He Z X, Ma Z, Brown K M, Lynch J P (2005): Assessment of inequality of root hair density in *Arabidopsis thaliana* using the Gini coefficient: A close look at the effect of phosphorus and its interaction with ethylene. *Annals of Botany*, 95: 287-293.
- Heessen H J L (1981): Egg mortality in *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius) (Col., Carabidae). *Oecologia*, 50: 233-235.
- Heydemann B (1958): Erfassungsmethoden für die Biozönosen der Kulturbiotope. In: Balogh J (ed.) *Lebensgemeinschaften der Landtiere*. Berlin: Akademischer Verlag, pp. 451-507.
- Hill M O (1979): *TWINSPAN - A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes*. Ithaca, New York: Ecology and Systematics, Cornell University.
- Holliday N J (1991): Species responses of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) during postfire regeneration of boreal forest. *The Canadian Entomologist*, 123: 1369-1389.
- Hope D, Zhu W, Gries C, Oleson J, Kaye J, Grimm N B, Baker L A (2005): Spatial variation in soil inorganic nitrogen across an arid urban ecosystem. *Urban Ecosystems*, 8: 251-273.

- Hornung E, Tóthmérés B, Magura T, Vilisics F (2007): Changes of isopod assemblages along an urban-suburban-rural gradient in Hungary. *European Journal of Soil Biology*, 43: 158-165.
- Hsieh Y L, Lin Y S, Tso I M (2003): Ground spider diversity in the Kenting uplifted coral reef forest, Taiwan: a comparison between habitats receiving various disturbances. *Biodiversity and Conservation*, 12: 2173-2194.
- Hurd L E, Fagan W F (1992): Cursorial spiders and succession - age or habitat structure. *Oecologia*, 92: 215-221.
- Hůrka K (1996): *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*. Zlin: Kabourek.
- Idso C D, Idso S B, Balling R C J (2001): An intensive two-week study of an urban CO₂ dome in Phoenix, Arizona, USA. *Atmospheric Environment*, 35: 995-1000.
- Idso S B, Idso C D, Balling R C J (2002): Seasonal and diurnal variations of near-surface atmospheric CO₂ concentration within a residential sector of the urban CO₂ dome of Phoenix, AZ, USA. *Atmospheric Environment*, 36:1655-1660.
- Ishitani M, Kotze D J, Niemelä J (2003): Changes in carabid beetle assemblages across an urban-rural gradient in Japan. *Ecography*, 26: 481-489.
- Jabin M, Mohr D, Kappes H, Topp W (2004): Influence of deadwood on density of soil macro-arthropods in a managed oak-beech forest. *Forest Ecology and Management*, 194: 61-69.
- Jocqué R, Alderweireldt M (2005): Lycosidae: the grassland spiders. *Acta Zoologica Bulgarica Supplementum*, 1: 125-130.
- Johnston R F (2001): Synanthropic birds of North America. In: Marzluff J M, Bowman R, Donnelly R (eds.) *Avian Ecology in an Urbanizing World*. Norwell (MA): Kluwer, pp. 49-67.
- Jones D T, Hopkin S P (1998): Reduced survival and body size in the terrestrial isopod *Porcellio scaber* from a metal-polluted environment. *Environmental Pollution*, 99: 215-223.
- Jones P D, Groisman P Y, Coughlan M, Plummer N, Wang W-C, Karl T R (1990): Assessment of urbanization effects in time series of surface air temperature over land. *Nature*, 347: 169-172.
- Jordán F, Báldi A, Orci K M, Rácz I, Varga Z (2003): Characterizing the importance of habitat patches and corridors in maintaining the landscape connectivity of a Pholidoptera transsylvanica (Orthoptera) metapopulation. *Landscape Ecology*, 18: 83-92.

- Jordán F, Báldi A, Orci K M, Rácz I, Varga Z (2004): Kritikus élőhelyfoltok azonosítási lehetőségei - egy esettanulmány. *Természetvédelmi Közlemények*, 11: 31-38.
- Jordán F, Magura T, Tóthmérész B, Vasas V, Ködöböcz V (2007): Carabids (Coleoptera: Carabidae) in a forest patchwork: a connectivity analysis of the Bereg Plain landscape graph. *Landscape Ecology*, 22: 1527-1539.
- Judas M, Hauser H (1998): Patterns of isopod distribution: From small to large scale. *Israel Journal of Zoology*, 44: 333-343.
- Juhász-Nagy P (1986): Egy operatív ökológia hiánya, szükséglete és feladatai. Budapest: Akadémiai Kiadó.
- Kalisz P J, Powel J E (2004): Exotic isopods (Crustacea: Isopoda) in disturbed and undisturbed forest soils on the Cumberland Plateau of Kentucky, USA. *Natural Areas Journal*, 24: 54-56.
- Karl T R, Diaz H F, Kukla G (1988): Urbanization: its detection and effect in the United States climate record. *Journal of Climate*, 1: 1099-1123.
- Keller I, Largiader C R (2003): Recent habitat fragmentation caused by major roads leads to reduction of gene flow and loss of genetic variability in ground beetles. *Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences*, 270: 417-423.
- Kendle T, Forbes S (1997): *Urban Nature Conservation*. London: Chapman and Hall.
- Knouft J H (2004): Latitudinal variation in the shape of the species body size distribution: an analysis using freshwater fishes. *Oecologia*, 139: 408-417.
- Koch K (1989): *Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie, Band 1*. Krefeld: Goecke & Evers Verlag.
- Koerner B, Klopatek J (2002): Anthropogenic and natural CO₂ emission sources in an arid urban environment. *Environmental Pollution*, 116: 46-51.
- Koivula M (2002): Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Forest Ecology and Management*, 167: 103-121.
- Koivula M, Niemelä J (2003): Gap felling as a forest harvesting method in boreal forests: responses of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae). *Ecography*, 26: 179-187.
- Koivula M, Punttila P, Niemelä J (1999): Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest. *Ecography*, 22: 424-435.
- Korsós Z, Hornung E, Szlávecz K, Kontschán J (2002): Isopoda and Diplopoda of urban habitats: New data to the fauna of Budapest. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 94: 45-51.

- Kotze D J, O'Hara R B (2003): Species decline - but why? Explanations of carabid beetle (Coleoptera, Carabidae) declines in Europe. *Oecologia*, 13: 138-148.
- Kowarik I (1995): On the role of alien species in urban flora and vegetation. In: Pysek P, Prach K, Rejmánek M, Wade P M (eds.) *Plant Invasions - General Aspects and Special Problems*. Amsterdam: SPB Academic, pp. 85-103.
- Kozłowski J, Gawelczyk A T (2002): Why are species' body size distributions usually skewed to the right? *Functional Ecology*, 16: 419-432.
- Kutner M, Nachtschiem C, Wasserman W, Neter J (1996): *Applied Linear Statistical Models*. Boston: McGraw-Hill.
- Kühn I, Klotz S (2006): Urbanization and homogenization - Comparing the floras of urban and rural areas in Germany. *Biological Conservation*, 127: 292-300.
- Lancaster R K, Rees W E (1979): Bird communities and the structure of urban habitats. *Canadian Journal of Zoology*, 57: 2358-2368.
- Langellotto G A, Denno R F (2004): Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia*, 139: 1-10.
- Larochelle A (1990): The food of carabid beetles. *Fabrerries Supplement*, 5: 1-132.
- La Sorte F A, McKinney M L (2007): Compositional similarity among urban floras within and across continents: biogeographical consequences of human-mediated biotic interchange. *Global Change Biology*, 13: 913-921.
- Lawes M J, Kotze D J, Bourquin S L, Morris C (2005): Epigaeic invertebrates as potential ecological indicators of afro-montane forest condition in South Africa. *Biotropica*, 37:109-118.
- Legendre P, Legendre L (1998): *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier Science.
- Leiss K A, Müller-Schärer H (2001): Population dynamics of the annual plant *Senecio vulgaris* in ruderal and agricultural habitats. *Basic and Applied Ecology*, 2: 53-64.
- Lenski R E (1982): Effects of forest cutting on two *Carabus* species; evidence for competition for food. *Ecology*, 63: 1211-1217.
- Lenski R E (1984): Food limitation and competition: a field experiment with two *Carabus* species. *Journal of Animal Ecology*, 53: 203-216.
- Lindroth C H (1961-1969): The ground beetles (Carabidae exc. Cicindelidae) of Canada and Alaska, Parts 1-6. *Opuscula Entomologica Supplements*, 20, 24, 29, 33, 34, 35: 1-1240.
- Lindroth C H (1985): *The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark*. Leiden, Copenhagen: E. J. Brill - Scandinavian Science Press Ltd.

- Lindroth C H (1986): *The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark*. Leiden, Copenhagen: E. J. Brill - Scandinavian Science Press Ltd.
- Loreau M (1984): Population density and biomass of Carabidae (Coleoptera) in a forest community. *Pedobiologia*, 27: 269-278.
- Loreau M (1990): Competition in a carabid beetle community: a field experiment. *Oikos*, 58: 25-38.
- Loreau M (1992): Species abundance patterns and the structure of ground-beetle communities. *Annales Zoologici Fennici*, 28: 49-56.
- Loreau M (1994): Ground beetles in a changing environment: determinants of species diversity and community assembly. In: Boyle T J, Boyle C E B (eds.) *Biodiversity, Temperate Ecosystems and Global Change*. Heidelberg: Springer Verlag, pp. 77-98.
- Lorenz M O (1905): Methods for measuring the concentration of wealth. *American Statistics Association*, 9: 209-219.
- Lovett G M, Traynor M M, Pouyat R V, Carreiro M M, Zhu W, Baxter J W (2000): Atmospheric deposition to oak forests along an urban-rural gradient. *Environmental Science and Technology*, 34: 4294-4300.
- Lövei G L (1984): Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in two types of maize fields in Hungary. *Pedobiologia*, 26: 571-64.
- Lövei G L (2005): Generalised entropy indices have a long history in ecology - a comment. *Community Ecology*, 6: 245-247.
- Lövei G L (2008): *Ecology and conservation biology of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in an age of increasing human dominance*. MTA Doktori értekezés.
- Lövei G L, Magura T (2006): Body size changes in ground beetle assemblages - a re-analysis of Braun et al. (2004)'s data. *Ecological Entomology*, 31: 411-414.
- Lövei G L, Sunderland K D (1996): Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41: 231-256.
- Lövei G L, Magura T, Tóthmérész B, Ködöböcz V (2006): The influence of matrix and edges on species richness patterns of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in habitat islands. *Global Ecology and Biogeography*, 15: 283-289.
- Luff M L (1975): Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia*, 19: 345-357.
- Luff M L (1986): Aggregation of some Carabidae in pitfall traps. In: Den Boer P J, Luff M L, Mossakowski D, Weber F (eds.) *Carabid Beetles, their Adaptations and Dynamics*. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag, pp. 385-397.

- Luff M L (2002): Carabid assemblage organisation and species composition. In: Holland J M (ed.) *The Agroecology of Carabid Beetles*. Andover: Intercept, pp. 41-79.
- Luken J O (1997): Conservation in the context of non-indigenous species. In: Schwarz M W (ed.) *Conservation in Highly Fragmented Landscapes*. London: Chapman and Hall, pp. 107-116.
- Luniak M (1994): The development of bird communities in new housing estates in Warsaw. *Memorabilia Zoologica*, 49: 257-267.
- Mackin-Rogalska R, Pinowski J, Solon J, Wojcik Z (1988): Changes in vegetation, avifauna, and small mammals in a suburban habitat. *Polish Ecological Studies*, 14: 293-330.
- Mader H J (1984): Animal habitat isolation by roads and agricultural fields. *Biological Conservation*, 29: 81-96.
- Mader H J, Schell C, Kornacker P (1990): Linear barriers to arthropod movements in the landscape. *Biological Conservation*, 54: 209-222.
- Maeda T, Maruyama N (1991): Early fall urban bird communities of Hobart, Tasmania. *Yamashina Institute of Ornithology*, 22: 56-69.
- Magura T (2002): Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and Management*, 157: 23-37.
- Magura T, Elek Z, Tóthmérész B (2002): Impacts of non-native spruce reforestation on ground beetles. *European Journal of Soil Biology*, 38: 291-295.
- Magura T, Hornung E, Tóthmérész B (2008a): Abundance patterns of terrestrial isopods along an urbanization gradient. *Community Ecology*, 9: 115-120.
- Magura T, Hornung E, Tóthmérész B (2009): Changes of ground beetle and isopod assemblages along an urbanisation gradient in Hungary. In: Tajovský K, Schlaghamerský J, Pižl V (eds.) *Contributions to Soil Zoology in Central Europe III*. Ceske Budajovice: Institute of Soil Biology, Biology Centre, Academy of Sciences of the Czech Republic, pp. 97-101.
- Magura T, Horváth R, Tóthmérész B (2010a): Effects of urbanization on ground-dwelling spiders in forest patches, in Hungary. *Landscape Ecology*, 25: 621-629.
- Magura T, Ködöböcz V, Tóthmérész B (2001a): Effects of habitat fragmentation on carabids in forest patches. *Journal of Biogeography*, 28: 129-138.
- Magura T, Lövei G L, Tóthmérész B (2008b): Time-consistent rearrangement of carabid beetle assemblages by an urbanisation gradient in Hungary. *Acta Oecologica - International Journal of Ecology*, 34: 233-243.

- Magura T, Lövei G L, Tóthmérés B (2010b): Does urbanization decrease diversity in ground beetle (Carabidae) assemblages? *Global Ecology and Biogeography*, 19: 16-26.
- Magura T, Tóthmérés B, Bordán Zs (1997): Comparison of the carabid communities of a zonal oak-hornbeam forest and pine plantations. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 43: 173-182.
- Magura T, Tóthmérés B, Bordán Zs (2000a): Effects of nature management practice on carabid assemblages (Coleoptera: Carabidae) in a non-native plantation. *Biological Conservation*, 93: 95-102.
- Magura T, Tóthmérés B, Elek Z (2003): Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. *Biodiversity and Conservation*, 12: 73-85.
- Magura T, Tóthmérés B, Elek Z (2004a): Effects of leaf-litter addition on carabid beetles in a non-native norway spruce plantation. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 50: 9-23.
- Magura T, Tóthmérés B, Elek Z (2005a): Impacts of leaf-litter addition on carabids in a conifer plantation. *Biodiversity and Conservation*, 14: 475-491.
- Magura T, Tóthmérés B, Elek Z (2006a): Changes in carabid beetle assemblages as Norway spruce plantations age. *Community Ecology*, 7: 1-12.
- Magura T, Tóthmérés B, Hornung E (2006b): Az urbanizáció hatása talajfelszíni ízeltlábúakra. *Magyar Tudomány*, 6: 705-708.
- Magura T, Tóthmérés B, Hornung E, Horváth R (2008c): Urbanisation and ground-dwelling invertebrates. In: Wagner L N (ed.) *Urbanization: 21st Century Issues and Challenges*. New York: Nova Science Publishers Inc., pp. 213-225.
- Magura T, Tóthmérés B, Lövei G L (2006c): Body size inequality of carabids along an urbanisation gradient. *Basic and Applied Ecology*, 7: 472-482.
- Magura T, Tóthmérés B, Molnár T (2000b): Spatial distribution of carabids along grass-forest transects. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 46: 1-17.
- Magura T, Tóthmérés B, Molnár T (2001b): Forest edge and diversity: carabids along forest-grassland transects. *Biodiversity and Conservation*, 10: 287-300.
- Magura T, Tóthmérés B, Molnár T (2004b): Changes in carabid beetle assemblages along an urbanisation gradient in the city of Debrecen, Hungary. *Landscape Ecology*, 19: 747-759.

- Magura T, Tóthmérész B, Molnár T (2005b): Species richness of carabids along a forested urban-rural gradient in eastern Hungary. In: Lövei G L, Toft S (eds.) *European Carabidology 2003: Proceedings of the 11th European Carabidologists' Meeting*. DIAS Report 114. Flakkebjerg: Ministry of Food, Agriculture and Fisheries and Danish Institute of Agricultural Sciences, pp. 209-217.
- Magura T, Tóthmérész B, Molnár T (2008d): A species-level comparison of occurrence patterns in carabids along an urbanisation gradient. *Landscape and Urban Planning*, 86: 134-140.
- Marzluff J M (2001): Worldwide urbanization and its effects on birds. In: Marzluff J M, Bowman R, Donnelly R (eds.) *Avian Ecology in an Urbanizing World*. Norwell (MA): Kluwer, pp. 19-47.
- Matthiae P E, Stearns F (1981): Mammals in forest islands in southeastern Wisconsin. In: Burgess R L, Sharpe D M (eds.) *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes*. New York: Springer Verlag, pp. 55-66.
- Máthé I, Balázs E (2006): Az emberi zavarás futóbogarakra gyakorolt hatásának vizsgálata Erdélyben. *Állattani Közlemények*, 91: 57-68.
- McDonnell M J, Pickett S T A, Groffman P, Bohlen P, Pouyat R V, Zipperer W C, Parmelee R W, Carreiro M M, Medley K (1997): Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosystems*, 1: 21-36.
- McGeoch M A (1998): The selection, testing, and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews*, 73: 181-201.
- McGeoch M A, Chown S L (1998): Scaling up the value of bioindicators. *Trends in Ecology and Evolution*, 13: 46-47.
- McIntyre N E (2000): Ecology of urban arthropods: A review and a call to action. *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 825-835.
- McKinney M L (2002): Urbanization, biodiversity and conservation. *Bioscience*, 52: 883-890.
- McKinney M L (2006): Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127: 247-260.
- Medley K E, McDonnell M J, Pickett S T A (1995): Forest-landscape structure along an urban-to-rural gradient. *Professional Geographer*, 47: 159-168.
- Mitchell B (1963): Ecology of two carabid beetles, *Bembidion lampros* (Herbst) and *Trechus quadristriatus* (Schrank). *Journal of Animal Ecology*, 32: 377-392.
- Miyashita T, Shinkai A, Chida T (1998): The effects of forest fragmentation on web spider communities in urban areas. *Biological Conservation*, 86: 357-364.

- Molnár T, Magura T, Tóthmérész B (2001): Ground beetles (Carabidae) and edge effect in oak-hornbeam forest and grassland transects. *European Journal of Soil Biology*, 37: 297-300.
- Murcia C (1995): Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10: 58-62.
- Müller J K (1984): Die Bedeutung der Fallenfang-Methode für die Lösung ökologischer Fragestellungen. *Zoologischer Jahresbericht der Systematik*, 111: 281-305.
- Néve G (1994): Influence of temperature and humidity on the activity of three Carabus species. In: Desender K, Dufrêne M, Loreau M, Luff M L, Maelfait J-P (eds.) *Carabid Beetles: Ecology and Evolution*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, pp. 189-192.
- Niemelä J (1993): Interspecific competition in ground-beetle assemblages (Carabidae): what have we learned? *Oikos*, 66: 325-335.
- Niemelä J (1999): Ecology and urban planning. *Biodiversity and Conservation*, 8: 119-131.
- Niemelä J, Kotze D J (2009) Carabid beetle assemblages along urban to rural gradients: A review. *Landscape and Urban Planning*, 92: 65-71.
- Niemelä J K, Spence J R (1994): Distribution of forest dwelling carabids (Coleoptera): spatial scale and the concept of communities. *Ecography*, 17: 166-175.
- Niemelä J, Haila Y, Halme E, Pajunen T, Punttila P (1992): Small-scale heterogeneity in the spatial distribution of carabid beetles in the southern Finnish taiga. *Journal of Biogeography*, 19: 173-181.
- Niemelä J, Haila Y, Punttila P (1996): The importance of small scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient. *Ecography*, 19: 352-368.
- Niemelä J, Halme E, Haila Y (1990): Balancing sampling effort in pitfall trapping of carabid beetles. *Entomologica Fennica*, 1: 233-238.
- Niemelä J, Kotze J, Ashworth A, Brandmayr P, Desender K, New T, Penev L, Samways M, Spence J (2000): The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: a global network. *Journal of Insect Conservation*, 4: 3-9.
- Niemelä J, Kotze J D, Venn S, Penev L, Stoyanov I, Spence J, Hartley D, Montes de Oca E. (2002). Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: an international comparison. *Landscape Ecology*, 17: 387-401.
- Niemelä J, Ranta E, Haila Y (1985): Carabid beetles in lush forest patches on the Åland Islands, south-west Finland: an island-mainland comparison. *Journal of Biogeography*, 12: 109-120.

- Niemelä J, Spence J R, Langor D, Haila Y, Tukia H (1994): Logging and boreal ground-beetle assemblages on two continents: implications for conservation. In: Gaston K, Samways M, New T (eds.) *Perspectives in Insect Conservation*. Andover: Intercept Publications, pp. 29-50.
- Nilon C H, VanDruff L W (1987): Analysis of small mammal community data and applications to management of urban greenscapes. *Proceedings of the National Symposium on Urban Wildlife*, 2: 53-59.
- Novotny V, Kindlmann P (1996): Distribution of body sizes in arthropod taxa and communities. *Oikos*, 75: 75-82.
- Nuhn T P, Wright C G (1979): An ecological survey of ants in a landscaped suburban habitat. *American Midland Naturalist*, 102: 353-362.
- Olden J D, Rooney T P (2006): On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15: 113-120.
- Olden J D, Poff N L, McKinney M L (2006): Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. *Biological Conservation*, 127: 261-271.
- O'Neill R V, Krummel J R, Gardner R H, Sugihara G, Jackson B, DeAngelis D L, Milne B T, Turner M G, Zygmunt B, Christensen S W, Dale V H, Graham R L (1998): Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology*, 1: 153-162.
- Oxbrough A G, Gittings T, O'Halloran J, Giller P S, Smith G F (2005): Structural indicators of spider communities across the forest plantation cycle. *Forest Ecology and Management*, 212: 171-183.
- Paillet Y, Berges L, Hjältén J, Ódor P, Avon C, Bernhardt-Römermann M, Bijlsma R-J, De Bruyn L, Fuhr M, Grandin U, Kanka R, Lundin L, Luque S, Magura T, Matesanz S, Mészáros I, Sebastia M-T, Schmidt W, Standovár T, Tóthmérész B, Uotila A, Valladares F, Vellak K, Virtanen R (2009): Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24: 101-112.
- Pajunen T, Haila Y, Halme E, Niemelä J, Punttila P (1995): Ground-dwelling spiders (Arachnida, Araneae) in fragmented old forests and surrounding managed forests in southern Finland. *Ecography*, 18: 62-72.
- Paoletti M G, Cantarino C M (2002): Sex ratio alterations in terrestrial woodlice populations (Isopoda: Oniscidea) from agroecosystems subjected to different agricultural practices in Italy. *Applied Soil Ecology*, 19: 113-120.

- Paoletti M G, Hassall M (1999): Woodlice (Isopoda: Oniscidea): their potential for assessing sustainability and use as bioindicators. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 74: 157-165.
- Pataki D E, Bowling D R, Ehleringer J R (2003): Seasonal cycle of carbon dioxide and its isotopic composition in an urban atmosphere: anthropogenic and biogenic effects. *Journal of Geophysical Research*, 108: 1-8.
- Patil G P, Taillie C (1979): An overview of diversity. In: Grassle J F, Patil G P, Smith W, Taillie C (eds.) *Ecological Diversity in Theory and Practice*. Fairland, Maryland: International Cooperative Publishing House, pp. 3-27.
- Pawlikowski T, Pokorniecka J (1990): Observations on the structure of bumblebee communities of the town-forest areas in Torun Basin, North Poland. *Acta Universitatis Nicolai Copernici Biologia*, 37: 3-22.
- Pearce J L, Venier L A, Eccles G, Pedlar J, McKenney D (2004:) Influence of habitat and microhabitat on epigeal spider (Araneae) assemblages in four stand types. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1305-1334.
- Penev L, Niemelä J, Kotze D J, Chipev N (2004): *Ecology of the City of Sofia. Species and Communities in an Urban Environment*. Sofia-Moscow: Pensoft Publisher.
- Peters R H (1983): *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Pickett S T A, Cadenasso M L, Grove J M, Nilon C H, Pouyat R V, Zipperer W C, Costanza R (2001): Urban ecological systems: Linking terrestrial, ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 127-157.
- Pitzalis M, Fattorini S, Trucchi E, Bologna M A (2005): Comparative analysis of species diversity of Isopoda Oniscidea and Collembola communities in burnt and unburnt habitats in central Italy. *Italian Journal of Zoology*, 72: 127-140.
- Poinar G O (1975): *Entomogenous Nematodes. A Manual and Host List of Insect-Nematode Associations*. Leiden: E. J. Brill.
- Poschlod P, Bakker J P, Kahmen S (2005): Changing land use and its impact on biodiversity. *Basic and Applied Ecology*, 6, 93-98.
- Poulin R, Morand S (1997): Parasite body size distributions: Interpreting patterns of skewness. *International Journal for Parasitology*, 27: 959-964.

- Pouyat R V, McDonnell M J, Pickett S T A (1997): Litter decomposition and nitrogen mineralization in oak stands along an urban-rural land use gradient. *Urban Ecosystems*, 1: 117-131.
- Pouyat R, Groffman P, Yesilonis I, Hernandez L (2002): Soil carbon pools and fluxes in urban ecosystems. *Environmental Pollution*, 116: 107-118.
- Racey G D, Euler D L (1982): Small mammal and habitat response to shoreline cottage development in central Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 60: 865-880.
- Ramstad S, Hestmark G (2001): Population structure and size-dependent reproductive effort in *Umbilicaria spodochoa*. *Mycologia*, 93: 453-458.
- Rebele F (1994): Urban ecology and special features of urban ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 4: 173-187.
- Refseth D (1980): Ecological analyses of carabid communities. Potential use in biological classification for nature conservation. *Biological Conservation*, 17: 131-141.
- Rencher A C (2002): *Methods of Multivariate Analysis*. New York: John Wiley and Sons.
- Rényi A (1961): On measure of entropy and information. In: Neyman J (ed.) *Proceedings of the 4th Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability (Vol. I)*. Berkley: University of California Press, pp. 547-561.
- Ribera I, Dolédec S, Downie I S, Foster G N (2001): Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetles assemblages. *Ecology*, 82: 1112-1129.
- Sadler J P, Small E C, Fiszpan H, Telfer M G, Niemelä J (2006): Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban-rural gradient using woodland carabid assemblages. *Journal of Biogeography*, 33: 1126-1138.
- Samways M J (1992): Some comparative insect conservation issues of north temperate, tropical, and south temperate landscapes. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 40: 137-154.
- Saunders D A, Hobbs R J, Margules C R (1991): Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*, 5: 18-32.
- Schmalfuss H (2003): World catalog of terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie A*, 654: 1-341.
- Schowalter T D, Zhang Y L (2005): Canopy arthropod assemblages in four overstory and three understory plant species in a mixed-conifer old-growth forest in California. *Forest Science*, 51: 233-242.
- Schowalter T D, Zhang Y L, Rykken J J (2003): Litter invertebrate responses to variable density thinning in western Washington forest. *Ecological Applications*, 13: 1204-1211.

- Schumaker N H (1996): Using landscape indices to predict habitat connectivity. *Ecology*, 77: 1210-1225.
- Schwartz M W, Thorne J H, Viers J H (2006): Biotic homogenization of the California flora in urban and urbanizing regions. *Biological Conservation*, 127: 282-291.
- Sears A R, Anderson S H (1991): Correlation between birds and vegetation in Cheyenne, Wyoming. In: Adam L W, Leedy K L (eds.) *Wildlife Conservation in Metropolitan Environments*. Columbia (MD): National Institute for Urban Wildlife, pp. 75-80.
- Sen A (1973): *On Economic Inequality*. Oxford: Clarendon.
- Sergeeva T K (1994): Seasonal dynamics of interspecific trophic relations in a carabid beetle assemblage. In: Desender K, Dufrêne M, Loreau M, Luff M L, Maelfait J-P (eds.) *Carabid Beetles: Ecology and Evolution*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, pp. 367-370.
- Shannon C E (1948): A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, 27: 379-423.
- Shen W, Wu J, Grimm N B, Hope D (2008): Effects of urbanization-induced environmental changes on ecosystem functioning in the Phoenix Metropolitan Region, USA. *Ecosystems*, 11: 138-155.
- Shepherd P A (1994): A review of plant communities of derelict land in the city of Nottingham, England and their value for nature conservation. *Memorabilia Zoologica*, 49: 129-137.
- Shimazaki H, Tamura M, Darman Y, Andronov V, Parilov M P, Nagendran M, Higuchi H (2004): Network analysis of potential migration routes for oriental white storks (*Ciconia boyciana*). *Ecological Research*, 19: 683-698.
- Shochat E, Stefanov W L, Whitehouse M E A, Faeth S H (2004): Urbanization and spider diversity: Influences of human modification of habitat structure and productivity. *Ecological Applications*, 14: 268-280.
- Shumway D L, Koide R T (1995): Size and reproductive inequality in mycorrhizal and nonmycorrhizal populations of *Abutilon theophrasti*. *Journal of Ecology*, 83: 613-620.
- Simpson E H (1949): Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.
- Soh M C K, Sodhia N S, Limb S L H (2006): High sensitivity of montane bird communities to habitat disturbance in Peninsular Malaysia. *Biological Conservation*, 129: 149-166.
- Sokal R R, Rohlf F J (1995): *Biometry*. New York: Freeman.
- Southwood T R E (1978): *Ecological Methods*. London: Chapman and Hall.
- Southwood T R E, Henderson P A (2000): *Ecological Methods*. London: Blackwell Science.

- Spence J R, Langor D W, Niemelä J, Cárcamo H A, Currie C R (1996): Northern forestry and carabids: the case for concern about old-growth species. *Annales Zoologici Fennici*, 33: 173-184.
- Stein B A, Kutner L, Adams J (2000): *Precious Heritage*. Oxford: Oxford University Press.
- Stork N E, Samways M J (1995): Inventorying and monitoring of biodiversity. In: Heywood V H (ed.) *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 453-543.
- Sukopp H, Werner P (1982): *Nature in Cities*. Strasbourg: Council of Europe.
- Šustek Z (1984): The bioindicative and prognostic significance of sex ratio in Carabidae (Insecta, Coleoptera). *Ekologia (Bratislava)*, 3: 3-22.
- Šustek Z (1987): Changes in body size structure of carabid communities (Coleoptera, Carabidae) along an urbanisation gradient. *Biologia (Bratislava)*, 42: 145-156.
- Szél Gy (1996): Rhysodidae, Cicindelidae and Carabidae (Coleoptera) from the Bükk National Park. In: Mahunka S, Zombori L, Ádám L (eds.) *The Fauna of the Bükk National Park, II*. Budapest: Hungarian Natural History Museum, pp. 159-222.
- Szyszkó J (1983): *State of Carabidae (Col.) fauna in fresh pine forest and tentative valorisation of this environment*. Warsaw: Warsaw Agricultural University Press.
- Taboada A, Kotze D J, Salgado J M (2004): Carabid beetle occurrence at the edges of oak and beech forests in NW Spain. *European Journal of Entomology*, 101: 555-563.
- Ter Braak C J F (1986): Canonical correspondence analysis: a new eigenvector method for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167-1179.
- Ter Braak C J F, Šmilauer P (1998): *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows. Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Wageningen and Ithaca: Centre for Biometry Wageningen and Microcomputer Power.
- Thiele H U (1977): *Carabid Beetles in their Environments*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer Verlag.
- Thorbek P, Bilde T (2004): Reduced numbers of generalist arthropod predators after crop management. *Journal of Applied Ecology*, 41: 526-538.
- Tischendorf L, Fahrig L (2000a): How should we measure landscape connectivity? *Landscape Ecology*, 15: 633-641.
- Tischendorf L, Fahrig L (2000b): On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 90: 7-19.
- Tóthmérész B (1993a): DivOrd 1.50: A program for diversity ordering. *Tiscia*, 27: 33-44.

- Tóthmérés B (1993b): NuCoSA 1.0: Number cruncher for community studies and other ecological applications. *Abstracta Botanica*, 17: 283-287.
- Tóthmérés B (1995): Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science*, 6: 283-290.
- Tóthmérés B (1998): On the characterization of scale-dependent diversity. *Abstracta Botanica*, 22: 149-156.
- Tóthmérés B, Magura T (2005): Affinity indices for environmental assessment using carabids. In: Lövei G L, Toft S (eds.) *European Carabidology 2003: Proceedings of the 11th European Carabidologists' Meeting. DIAS Report 114*. Flakkebjerg: Ministry of Food, Agriculture and Fisheries and Danish Institute of Agricultural Sciences, pp. 345-352.
- Tóthmérés B, Magura T (2009): Az urbanizáció hatása a talajfaunára: Hipotézisek és nemzetközi kitekintés. *Természetvédelmi Közlemények*, 15: 13-22.
- Tóthmérés B, Máthé I, Balázs E, Magura T (2011): Responses of carabid beetles to urbanization in Transylvania (Romania). *Landscape and Urban Planning*, 99: in press.
- Trepl L (1995): Towards a theory of urban biocoenoses. In: Sukopp H, Numata M, Huber A (eds.) *Urban Ecology as the Basis For Urban Planning*. The Hague: SPB Academic Publishing, pp. 3-21.
- Tretzel E (1955): Technik und Bedeutung des Fallenfangs für ökologische Untersuchungen. *Zoologische Anzeigen*, 155: 276-287.
- Tsukamoto J, Sabang J (2005): Soil macro-fauna in an *Acacia mangium* plantation in comparison to that in a primary mixed dipterocarp forest in the lowlands of Sarawak, Malaysia. *Pedobiologia*, 49: 69-80.
- Turin H, Penev L, Casale A (2003): *The genus Carabus L. in Europe. A synthesis. Fauna Europaea Invertebrata*. Sofia-Moscow: Pensoft Publishers.
- Turner M G, Gardner R H, O'Neill R V (2001): *Landscape Ecology*. Berlin: Springer Verlag.
- Ulrich W, Buszko J (2004): Habitat reduction and patterns of species loss. *Basic and Applied Ecology*, 5: 231-240.
- Urban D, Keitt T (2001): Landscape connectivity: a graphtheoretic perspective. *Ecology*, 82: 1205-1218.
- Vale T R, Vale G R (1976): Suburban bird populations in west-central California. *Journal of Biogeography*, 3: 157-165.

- Van Essen S J (1994): A method to evaluate the condition of heathlands by using catches of carabid beetles. In: Desender K, Dufrêne M, Loreau M, Luff M L, Maelfait J-P (eds.) *Carabid Beetles: Ecology and Evolution*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, pp. 383-386.
- Vasas V, Magura T, Jordán F, Tóthmérész B (2009): Graph theory in action: evaluating planned highway tracks based on connectivity measures. *Landscape Ecology*, 24: 581-586.
- Venn S J, Kotze D J, Niemelä J (2003): Urbanization effects on carabid diversity in boreal forests. *European Journal of Entomology*, 100: 73-80.
- Vilisics F, Elek Z, Lövei G L, Hornung E (2007): Composition of terrestrial isopod assemblages along an urbanization gradient in Denmark. *Pedobiologia*, 51: 45-53.
- Wallin H, Chiverton P A, Ekbohm B S, Borg A (1992): Diet, fecundity and egg size in some polyphagous predatory carabid beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 65: 129-140.
- Weiner J, Solbrig O T (1984): The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia*, 61: 334-336.
- Weller B, Ganzhorn J U (2004): Carabid beetle community composition, body size, and fluctuating asymmetry along an urban-rural gradient. *Basic and Applied Ecology*, 5: 193-201.
- Whitcomb R F, Robbins C S, Lynch J F, Whitcomb B L, Klimiewica M K, Bystrak D (1981): In: Burgess R L, Sharpe D M (eds.) *Forest Island Dynamics in Man-Dominated Landscapes*. New York: Springer Verlag, pp. 125-206.
- Whitney G G (1985): A quantitative analysis of the flora and plant communities of a representative midwestern U. S. town. *Urban Ecology*, 9: 143-160.
- Wilson C, Gurevitch J (1995): Plant size and spatial pattern in a natural population of *Myosotis micrantha*. *Journal of Vegetation Science*, 6: 847-852.
- Wilson E O (1984): *Biophilia*. Cambridge: Harvard University Press.
- Wilson E O (2002): *The Future of Life*. New York: Little, Brown & Co.
- Wolda H (1978): Fluctuations in abundance of tropical insects. *The American Naturalist*, 112: 1017-1045.
- Wolda H (1992): Trends in abundance of tropical forest insects. *Oecologia*, 89: 47-52.
- Wootton J T (1998): Effects of disturbance on species diversity: a multitrophic perspective. *The American Naturalist*, 152: 803-825.

Zammit C A, Zedler P H (1993): Size structure and seed production in even-aged populations of *Ceanothus greggii* in mixed chaparral. *Journal of Ecology*, 81: 499-511.

Zhu W X, Carreiro M M (2004): Variations of soluble organic nitrogen and microbial nitrogen in deciduous forest soils along an urban-rural gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 36: 279-288.