

Akadémiai doktori értekezés összefoglalója

*Futóbogarak (Coleoptera: Carabidae) ökológiai és
természetvédelmi vizsgálata növekvő anthropogén hatás
időszakában*

Dr. Lövei Gábor

2008

I. ELŐZMÉNYEK ÉS CÉLOK

A modern rovartan egyik halhatatlan, szellemes mondása a híres evolúcióbíológustól, J.B.S. Haldane-től származik, aki egy teológus kollégája provokatív kérdésére, miszerint egy életet felölelő vizsgálatai során mit tudott meg a Teremtőről, azt válaszolta: “Azt, hogy a Teremtő bizonyára rendkívüli módon kedveli a bogarakat” (has an inordinate fondness for beetles) (Evans és Bellamy 1996).

Haldane ezzel arra utalt, hogy a bogarak rendje minden élőlény közül a legnagyobb fajgazdagságban található meg a Földön. A bogarak között viszont vélhetően a futóbogarak (Carabidae) alkotják a Mindenható egyik kedvenc csoportját, mivel a bogarak rendjen belül ez az egyik legfajgazdagabb család. A rovartani publikációk között is kiemelkedően magas a futóbogarakkal kapcsolatos vizsgálatok száma. Egy 2005-ben a Web of Science honlapján végzett keresés során több, mint 3000 olyan, 1996 és 2005 között publikált közleményt találtam, amelyben futóbogarakkal foglalkoztak.

Jelen dolgozat témaválasztása nem tekinthető tehát ezoterikusnak, egy kevesek által kutatott terület művelésének. Futóbogarakkal kapcsolatos kutatásaimat 1978-ban, egy évvel a korán elhunyt Hans-Ulrich Thiele nagy hatású könyvének (Thiele 1977) publikálása után kezdtem. Thiele az akkori ökológiai felfogásnak megfelelően foglalta össze azokat az ismereteket, majdnem enciklopédikus módon, amit addig a futóbogarakról tudtunk. E könyv hangsúlya a leíró, illetve a Thiele által magas szinten végzett autökológiai-környezetélettani vizsgálatokon volt. A következő 30 év jelentős pezsgést és sok haladást hozott, különösen az ökológiai vizsgálatokban. Számos kutató, különösen európaiak (pl. Piet den Boer és munkatársai Hollandiában), alapos, hosszú távú vizsgálatokkal igyekeztek kideríteni a futóbogarak ökológiájának addig ismeretlen részleteit, úgy mint az évek közötti létszámingadozások mintázatát és okait, populációk fennmaradásának feltételeit, ezzel előlegezve a

későbbi metapopulációs és konzervációbiológiai kutatásokat. Mások új és új módszereket adaptáltak, amelyek segítségével addig nem vizsgálható jelenségek váltak kutathatóvá, olykor kvantitatív módon. Ilyen volt pl. a harmonikus radar alkalmazása élőhely-használati vizsgálatokban (Mascanzoni és Wallin 1986), biokémiai (izoenzim vizsgálatok, Lövei 1986) és immunológiai (pl. ELISA, Crook és Sunderland 1984) módszerek adaptálása táplálkozás-vizsgálatokban, laboratóriumi és szabadföldi módszerek kombinálása populációbiológiai vizsgálatokban (pl. Baars és van Dijk 1984).

Átfogó kutatási célkitűzésem az ember által befolyásolt élőhelyeken előforduló futóbogarak együttélési és populációs mintázataival kapcsolatos ismereteink gyarapítása volt. Pályafutásom során, ahogy az emberiség lélekszáma és a Földre gyakorolt hatása növekedett, ez egyre több és több élőhely-típust jelentett, és a természetvédelmi szempontok jelentősége is fokozatosan nőtt. A célkitűzést öt kutatási aspektus művelésével igyekeztem közelíteni. Az első a már publikált ismeretek szintézise. Egy tudományterület számára fontos, hogy periodikusan rendelkezésre álljanak az addig közölt ismereteket szintetizáló, összefoglaló munkák. A bevezetés ilyen összefoglaláson alapul (Lövei és Sunderland 1996). A második nagyobb rész a módszertani fejlesztéseket és újításokat részletezi, amelyek a terület tovább fejlődéséhez nyújtanak eszközöket. Ezek között terepvizsgálattal, illetve adatértékeléssel kapcsolatos újítások egyaránt szerepelnek.

A harmadik rész életmenet-vizsgálatokkal kapcsolatos. Az ökológiai kutatásokban vizsgált fajok életmódjának és biológiájának ismerete alapvető fontosságú. Felszínes életmód-ismeretek könnyen tévútra vezetnek az ökológiai törvényszerűségek kutatóit (egy ilyen tévútra mutat rá Lövei és Magura 2006). Ezért természetesnek, sőt szakmai kötelességnek tekintendő, hogy egy ökológus lehetősége és tehetsége szerint hozzájáruljon a még ma is meglehetősen hézagos életmód-vizsgálatok gyarapításához. Ez majdhogynem végtelen

feladat, hiszen aligha mondhatjuk, hogy “na, ennél mar igazan nem kell többet tudnunk erről a fajról”. A jelenlegi állapot azonban messze nem ez, a Földön gyűjtött rovarok igen nagy része “singleton”, azaz egyedi példány, amelyről a lelőhelyen, az ottani egyszeri előforduláson és fajnevéen kívül semmit nem tudunk (Allison és mtsai 1997.). Van tehát bőven teendő. Munkatársaimmal több területen és vonatkozásban vizsgáltuk futóbogarak életmenetet. A harmadik rész ezen munkákra alapoz, de csak egyetlen vonatkozásukat emeli ki, a szezonális aktivitási görbék ábrázolásának és értelmezésének a kvantilizációra támaszkodó módszerét.

A negyedik rész az intenzív emberi hatás alatt álló területek futóbogaraival kapcsolatos vizsgálatok egyes elemeit összegzi. Ezek egy része faji, más része együttes-szintű. Itt kaptak helyet a genetikailag manipulált növények ökológiai hatásaival kapcsolatos vizsgálatok futóbogarakat érintő eredményei is. Ennek indoka, hogy a futóbogarak a biológiai védekezésben és elemkörforgásban, valamint a talajbeli és talaj fölötti ökológiai folyamatok összekapcsolása révén művelt területeken fontos szerepet töltenek be, a genetikailag módosított növények pedig ezekre (negatív vagy pozitív) hatással lehetnek. Ezért fontos a művelt területeken élő hasznos rovarokat, így pl. a futóbogarakat is bevonni a kockázati, illetve hatásvizsgálatokba.

Egy-egy jól körülhatárolt csoport önmagában való vizsgálata több szempontból érdekes, de gondot kell fordítani arra is, hogy a csoport vizsgálata során leszűrhető eredmények általános, elméleti vonatkozásai szem előtt legyenek. A futóbogarak több vonatkozásban fontos vizsgálati alanyai voltak ökológiai elméleti célkitűzésű vizsgálatoknak (ld. pl. den Boer (1987) metapopuláció felismeréséhez vezető hosszú távú vizsgálatait), ámde talán nem olyan mértékben, mint az elterjedtségük és róluk való ismereteink mennyisége alapján indokolt lenne. Az ökológiai elméletek futóbogarakkal való vizsgálatával kapcsolatos eredményeket foglalom össze az utolsó, ötödik részben.

II. MÓDSZERTANI ÁTTEKINTÉS

A dolgozat alapjául szolgáló vizsgálatokat Magyarországon, Új-Zélandon és Dániában végeztük.

II.a) Szabadföldi módszerek

Szabadföldi vizsgálatok során futóbogarak gyűjtésére túlnyomórészt a talajcsapdázás módszerét használtuk. E módszer előnyeit és hátrányait a szakirodalom részletesen taglalja (pl. Lövei és Sunderland 1996). Talajcsapdás vizsgálatokat végeztünk Magyarország több pontján, Dániában több helyszínen (a Jylland félszigeten található Bjerringbro, valamint a Zealand szigetén lévő Sorø környékén), Új-Zélandon pedig az Északi szigeten lévő Palmerston North körüli erdőkben.

A harmonikus radar-vizsgálatok Új-Zélandon folytak, Marc Cartellieri, és Chris Devine segítségével. Az urbanizációs vizsgálatokat Elek Zoltánnal együtt, illetve Maria Sapia, Valeria Pulieri, Andy Howe és Matthias Engaard segítségével végeztük, Dániában. Az ökológiai elméleti vonatkozású vizsgálatokban partnereim voltak Magura Tibor és Tóthmérész Béla is.

II.b) Laboratóriumi kísérleti módszerek

Laboratóriumi módszerek között a hagyományos, sztereomikroszkóp segítségével végzett fajhatározást, illetve mikroszkóp alatti boncolást Magyarországon, Dániában és Új-Zélandon egyaránt használtuk. A magyar anyag határozásában Fazekas Judit és Kádár Ferenc segítettek. A dán anyag egyes részeit Ködöböcz Viktor, illetve Elek Zoltán határozták. Az új-zélandi anyag feldolgozásában Marc Cartellieri segített. A boncolásokat Magyarországon Fazekas Judit, Új-Zélandon Marc Cartellieri végezték.

A testméret, testtömeg-mérések, táplálkozási kísérletek során Helene Jørgensen, Marie McCambridge, Irene Nielsen, és Elek Zoltán segítettek, illetve egyes kísérleteket ők végeztek.

II.c) Adatelemzések

Adatelemzések során az ökológiában szokásos statisztikai módszereket alkalmaztuk (ANOVA, egy- és többváltozós statisztikai próbák, kvantilis-kvantilis grafikai összehasonlítás, aszimmetria-indexek, stb.). Kiemelésre érdemes a diverzitási értékelések során alkalmazott Rényi féle skáladiverzitás, amelyre a DivOrd programot (Tóthmérész 1993) használtuk.

A statisztikai értékelésekben a standard biometriai könyvek (pl. Sokal és Rohlf 1995) ajánlása szerint jártunk el, a számítások során több statisztikai programcsomagot használva (SAS, Statistica, S-Plus v. 6.2 és 7.0, R programcsomag különböző verziói).

III. AZ EREDMÉNYEK ÖSSZEFOGLALÁSA

III.a) A publikált ismeretek összegező áttekintése

A futóbogarak a bogarak (Coleoptera) rendjének Adephaga alrendjébe tartoznak, ahol a legnépesebb családot alkotják (>40000 leírt fajjal). Specializált bogarak tartoznak ide, amelyeket morfológiailag 6 abdominális szegmens, az imágókban kémiai védekező anyagot termelő mirigyek, a lárvákban folyékony táplálék fogyasztását mutató szájszervek jellemeznék. A kifejlett bogarak arányosak, gyors mozgásúak, nagy tapogatókkal és állkapcsokkal, hátukon érzősörtékkel. Színük többnyire sötét, tompa vagy csillogó; egyes fajok fémfényűek. A lárvák szabadon mozognak, jól fejlett lábakkal, tapogatókkal, állkapoccsal rendelkeznek. A futóbogarak a harmadkorban való megjelenésük óta a sivatagok kivételével minden élőhelyet meghódítottak. Ezen terjedés során morfológiailag mérsékelt változásokon mentek keresztül, amit viselkedésbeli, és élettani-biokémiai adaptációk egészítettek ki. Noha a család a trópusokon a legfajgazdagabb (Erwin 1985), ismereteink – elsősorban ökológiai ismereteink – többnyire az északi mérsékelt égövől származnak, és erősen

torzítanak az imágók felé. Ennek részben módszertani oka van. Az imágók többnyire a talajfelszínen aktívak, és könnyen gyűjthetők a Baber-féle talajcsapda segítségével, míg a lárvák a talajban élnek, és gyűjtésük igen munkaigényes. A talajban élő lárváknak a közeg sűrűsége miatt sokkal kevesebb lehetőségük van arra, hogy a kedvezőtlen körülmények elől (pl. elvándorlással) kitérjenek. Ezek kívül a lárvák gyengén kitinezettek, ezért sokkal érzékenyebbek pl. kedvezőtlen nedvességi, vagy hőmérsékleti értékekre, de ragadozókra, kórokozókra is, mint a kifejlett bogarak. A futóbogarak szupraindividuális mintázatai megértésének kulcsa sok esetben a lárvák reakcióiban rejlik. Táplálkozást tekintve a futóbogarak családját főként ragadozónak tartják. Valóságban a mindenevés sokkal szélesebb körben jelenik meg a családban, mint az a szakirodalomban általában találjuk. Módszertani okokból vélhetően nincsen reális fogalmunk a valódi ragadozás és a már elpusztult zsákmány elfogyasztása (scavenging) relatív fontossága között sem. A növényevés (magevés) arra alkalmas élőhelyeken nagy fajdiverzitást generált: a többnyire növényevő *Amara* nemzetség például a legfajgazdagabbak köze tartozik Európában (Freude és mtsai 1976). Valószínű, hogy a futóbogarak között is jelentős a táplálkozási stressz, azaz nehezen találnak mint mennyiségben, mint összetételben optimális táplálékot.

A futóbogarak létszámingadozásai a gerinctelenek között kismértékűnek számítanak (Luff 1982). A legfontosabb mortalitási okok között az abiotikus tényezők (elsősorban a nedvességi viszonyok) és ragadozók szerepelnek, egyes fejlődési stádiumokban a kórokozók és paraziták is fontosak lehetnek. A futóbogáregyüttesek nem kiemelkedő fajgazdagságúak: egy-egy együttesben 20-40 faj fordul elő. Kompetíció és kannibalizmus is előfordul körükben, de különösen a kompetíciónak közösség-szervező befolyására vonatkozó ismereteink legalábbis ellentmondásosak: a legtöbb esetben kompetíció nem mutatható ki a futóbogarak körében. A futóbogarak közösségeinek vizsgálata sokat

szenvedett attól is, hogy a családot (ami egy „taxoncoen” – azaz rendszertani, nem ökológiai alapú kategória) ökológiai közösségi szempontból egységes csoportnak tekintettek. A futóbogarak azonban a pókokkal és hangyákkal együtt alkotják a talajfelszín domináns fogyasztó közösségét – ezen utóbbiak figyelembevétele nélkül a futóbogarak ökológiai szerepet pontosan nehéz megérteni.

A futóbogarak, elsősorban széles tolerancia-tartományaik miatt, sok élőhelyen előfordulnak és gyakoriak, ezek között a művelt területeken is. Sok fajuk ragadozó vagy vegyes táplálkozású, ezért hagyományosan a biológiai védekezésben fontosnak tartják őket. Több kísérlet igazolja, hogy a generalista ragadozók (futóbogarakkal együtt a pókok és hangyák is) valóban fontosak a potenciális kártevő fajok kárküszöb alatti denzitáson tartásában, és hogy ilyen ragadozók hiánya gyakoribb kártevő-elszaporodást okoz (Symondson és mtsai 2002).

Futóbogarakat gyakran használtak indikátor-szervezetekként, aminek oka elsősorban könnyű gyűjthetőségük és magas egyedsűrűségük. Összehasonlító vizsgálatok tanúsága szerint (pl. Duelli és Obrist 1998) a futóbogarak nem feltétlenül a legjobb „biodiverzitás-indikátor-szervezetek”, de ezen állítás pontossága megkérdőjelezhető (Rainio és Niemela 2003). Az indikációs vizsgálatok ugyanis sokszor már kérdésfeltevésükben is notóriusan pontatlanok (Feinsinger 2001).

A futóbogarak vizsgálata várhatóan továbbra is népszerű marad, amiben a fent említett feltétel-kombináció, elsősorban biológiájuk ismertsége, széles elterjedtségük, és vizsgálatra való alkalmasságuk játszanak szerepet.

III.b) Módszertani fejlesztések

A tudomány módszerei közül a jól megalapozottak, beváltak és sokat alkalmazottak (futóbogaras vizsgálatokban ilyen pl. a talajcsapda) folyamatos

használata mellett újabb és újabb módszerek kidolgozása, átvétele, adaptálása biztosítja a haladást. Csíkszentmihályi (1997, p.340) frappáns megfogalmazása szerint: "Valahányszor a valóságot jobban leíró módszerre találunk, a vizsgálatok és felfedezések új ösvényei tárulnak fel". Munkásságom során több módszertani fejlesztéssel szélesítettük a futóbogarak (és más, hasonló gerinctelen szervezetek) vizsgálatának lehetőségeit. Ezek többsége értékelési módszerbeli újítás, illetve adaptáció, de terepvizsgálatokban használható újítást is alkalmaztunk.

A futóbogarak vizsgálata során gyakran találjuk magunkat szembe az ún. idő-tér kombinációval. Ennek egyik esete, amikor "csapda-hét" egységben adjuk meg a csapdázási ráfordítást. Ez azonban egy fontos feltételezést rejt magában (és rejti, mert legtöbbször nem fordítottunk különösebb figyelmet erre): azt ti., hogy a térbeli és időbeli kiterjedés egyenrangú. A ráfordítás mennyisége ilyen módszer szerint számítva ugyanannak adódik, ha 20 csapdát 4 hétig, illetve ha 4 csapdát 20 hétig működtetünk (mindkét esetben 80 csapda-hétnyi ráfordítást kapunk). Valójában ezt a tér-idő behelyettesíthetőséget eddig nemigen vizsgálták (de ld. pl. Adler és mtsai 2005). Egy Magyarországon végzett régebbi (Julimajor, Budapest, 1982) csapdázási kísérletet újraértékelve kimutatható, hogy e kettő nem egyenértékű. A két csapdázási elrendezés ráfordítást tekintve egyenrangú volt. A rövidebb ideig működtetett, nagyobb számú csapda azonban több faj jelenlétét igazolta, mint a hosszabb ideig működő, kisebb számú csapda. A megvizsgált szituációban tehát a térbeli kiterjedést (több csapdát) nem lehetett helyettesíteni kevesebb csapda hosszabb ideig történő működtetésével (Lövei, kézirat).

Futóbogarak vizsgálatának kétségtelenül a talajcsapdázás a legnépszerűbb módszere. Számos helyzetben azonban nehézségbe ütközik, hogy nagyszámú talajcsapdát folyamatosan lehessen működtetni. Az csapdák anyagával, térbeli elrendezésével és az alkalmazott csapdafolyadékokkal kapcsolatos irodalom

eléggé nagy (Woodcock 2005), de kevés olyan közlemény van, amelyik rendszeresen megvizsgálta volna, hogy a különböző időbeli csapdázási elrendezések milyen módon torzítják a fogast, valamint az ebből leírható mintázatokat (de ld. pl. Obrist és Duelli 1998)? Ez viszont fontos lenne, ugyanis monitorozásnál gyakran felmerülő követelmény, hogy miként lehet egyszerűsíteni, könnyíteni a vizsgálatot (Feinsinger 2001). Ezt szem előtt tartva a Danglebe projekten (Elek és Lövei 2005) belül megvizsgáltuk, hogy miként lehetne egyszerűsíteni a talajcsapdázás módszerét élőhelyváltozások diverzitás-függvényekkel történő nyomonkövetésére. A hagyományos módszer a folyamatos csapdázás. Különböző modellezett csapdázási rendszerek fogásának összehasonlításával kimutattuk, hogy két hetes pulzáló csapdázással (két hétig működnek a csapdák, két hétig nem) erdei futóbogár együttesek urbanizáció hatására bekövetkező változásainak jellemzésekor hasonló fajszámot és diverzitást kapunk, mint a folyamatos csapdázással (Sapia és mtsai 2006). Ez azt jelzi, hogy bizonyos természetvédelmi monitorozási programokban csökkenteni lehet a munkaráfordítást, és nem utolsósorban az elpusztított egyedek számát is, ami számos helyzetben jelentős előny.

Viselkedési vizsgálatokra alkalmas harmonikus radart Új-Zélandon először mi alkalmaztuk gerinctelenek élőhely-használatának nyomon követésére (Lövei és mtsai 1997). A harmonikus radar működési elve, hogy bizonyos diódák a radarhullámok frekvenciájára reagálnak, és azokat a beérkező hullámhosszat megkétszerezve verik vissza. Ezek a visszavert hullámok megfelelő készülékekkel felfoghatók. A jel erőssége a dióda távolságától függ, így az – ill. a diódát viselő organizmus – lokalizálható. A módszer előnye, hogy a vizsgálati objektumok igen olcsón felszerelhetők a megfelelő visszajelzést generáló diódákkal, míg a "hagyományos" alkalmazáskor a jelet generáló készülék súlya (min 1g), költsége (100-1000 US\$/transmitter) és korlátozott élettartama (max. 6 hónap, tipikusan rövidebb) gyakran limitálja a vizsgálat

lehetőségeit. A harmonikus radar-módszer hátránya viszont az, hogy a jelet limitált távolságról (max. 50m) lehet csak detektálni, és ez a jel nem egyedi – tehát ha egy egyed felismerése fontos, azt meg kell fogni. Ezek a hátrányok érthetőek, ha tudjuk, hogy ezt a módszert eredetileg lavina által elsodort síelők és hegymászók gyors megtalálására fejlesztették ki (Mascanzoni és Wallin 1986), ahol nem volt fontos a szerencsétlenül járt egyén személyazonossága. A fenti hátrányok ellenére e módszer sok helyzetben jelent alkalmas és praktikus lehetőséget gerinctelenek vizsgálatára. Az első új-zélandi harmonikus radar-vizsgálatok alanyai között futóbogarak is voltak, de emellett a módszert védett csiga- (Stinger és mtsai 2003) és weta-fajok vizsgálatára is használták. A módszert tovább is fejlesztettük, a rendelkezésre álló diódák és különböző antenna-változatok szisztematikus tesztelésével segítve a módszerrel foglalkozó más kutatókat (Lövei és mtsai 1997).

Futóbogár-együttesek vizsgálatára sokan használtak különböző diverzitási indexeket. Ezen indexek közül több általánosítható, és komplexebb, pontosabb képet ad az együttesekről, mint az ún. egydimenziós indexek (Tóthmérész 1995). Ezt a megközelítést az 1990-es évek végétől több közleményünkben használtuk, míg hasznossága entomológiai és ökológiai szempontból még ma sem általánosan ismert (Lövei 2005). Ez a módszer e részben nem kerül tárgyalásra, de alkalmazására több példa található a II. és IV. részekben.

III.c) Életmenet-vizsgálatok

Futóbogarak életmód-vizsgálatát egész pályafutásom során végeztem, de ezek közül a jelen disszertációban csak a legutóbbi periódusra térek ki, az éves aktivitási periódus leírására javasolt standardizálási módszerre koncentrálni.

Magyarországon megvizsgáltuk és leírtuk három faj, az *Anisodactylus signatus* (Fazekas és mtsai 1997), *Agonum dorsale*, és a *Brachinus eximius* (Fazekas és mtsai 1999) szezonális aktivitását és szaporodását. A különböző korcsoportok előfordulásának értékelésével valószínűsítettük, hogy szaporo-

dási stratégiájuk komplex, és legalábbis bizonyos egyedek több évig élnek, és valószínűleg többször szaporodnak is.

E munka során a futóbogarak szezonális aktivitásának kvantitatív jellemzésére a csúszóátlag és kvantilisok módszerének kombinálásával új módszert dolgoztunk ki, és ezt ezen fajokra alkalmaztuk. Az egyes fajok éves kumulatív aktivitásgörbéjét négy részre osztottuk, és az aktivitás kardinális pontjait (fő aktivitási periódus, aktivitási csúcs) ezek segítségével egyértelműen definiáltuk. Az aktivitási görbe csúcsa ott van, ahol a görbe eléri az éves kumulatív fogás 50%-át. Ez egyértelműen kijelöli az aktivitási csúcst, míg a hagyományos módon megadott aktivitási görbék e szempontból nem értékelhetők: rendszerint a legmagasabb egyedszámot produkáló időszakot tekintik aktivitási csúcsnak, ami viszont évente változik. A mi módszerünk egyértelműen megadja a fő aktivitási periódust is. Ez utóbbit az első és utolsó kvantilis közti időpont jelöli ki.

Az Új-Zélandon élő futóbogarakról igen hézagosak biológiai és ökológiai ismereteink (Larochelle és Lariviere 2001). Munkatársammal először vizsgáltuk és írtuk le hat új-zélandi őshonos, endemikus és gyakori futóbogár faj életmenetét (Cartellier és Lövei 2003). Kimutattuk, hogy e fajok aktivitása és szaporodása határozott szezonalitást mutat (ezt megelőzően többen érveltek amellett, hogy a talajon aktív rovarok Új-Zélandon az enyhe éghajlatra reagálva valódi szezonalitást nem mutatnak, ld. pl. Moeed és Meads 1986), valószínűleg több évig élnek, és - legalábbis egyes fajok - többször is szaporodnak. Ezen munka során is alkalmaztuk a magyar vizsgálatokkal kapcsolatban kidolgozott aktivitási görbe-leírási módszert (ld. előbb).

III.d) Emberi hatás alatt álló élőhelyek futóbogarainak vizsgálata

Mezőgazdasági területek ökológiai vizsgálata Magyarországon biztató, de korán elhalt kezdeményezések után (pl. Szelényi Gusztáv és mtsai búzában élő rovaregyüttes-vizsgálatai) az 1970-es évek végén indult meg. Magam is sokat foglalkoztam ilyen területek ökológiai vizsgálatával, amely során Európa több országában, valamint Új-Zélandon munkatársaimmal vizsgáltam az ott előforduló futóbogarak populáció- és közösség-ökológiáját. Ezek közül jelen dolgozatban csak egyes újabb ilyen irányú vizsgálatok szerepelnek.

Dániában egy összetett projekt (Grænser i landskaben – Szegélyek a tájban) keretén belül szántóföldeket elválasztó, keskeny erdősávok futóbogárfaunáját vizsgáltuk. Ezen területek hatását két fő kényszer szabályozza: a sáv kiterjedése (keskenysége) és a növényzet, elsősorban az ültetett fafaj. A vizsgált tájban az ilyen erdősávokat lucfenyő (*Picea abies*), berkenye (*Sorbus intermedia*) és galagonya (*Crataegus monogyna*) alkotja, és mivel ültetett sávokról van szó, ezek állománya lényegében egyfajúnak tekinthető. Rendszeres csapdázás során azt találtuk, hogy az őshonos faj (galagonya) több erdei futóbogárfajt tart meg a tájban, mint pl. a betelepített lucfenyő (Lövei és mtsai 2002). Összességében ezek az erdősávok a dán futóbogár-fauna kb. 30%-ának művelt területeken való fennmaradásához járulnak hozzá.

Korunk egyik meghatározó jelentőségű környezetalakító trendje az urbanizáció. Pontos becslések nincsenek, de valamikor a közeljövőben az emberiség több, mint fele lesz városlakóvá. A városi területek környezeti hatása elvitathatatlan, nemcsak az ott lakókra, de a forrásfelhasználás intenzitásától függően kisebb vagy nagyobb környező területre is. A komolyabb város-ökológiai vizsgálatok csak a viszonylag nem távoli múltban kezdődtek, és az 1990-es években vettek nagyobb lendületet (Niemela 1999). Ezen vizsgálatok között entomológusok számára érdekes a Globenet kezdeményezés, amely egy erdei területről kiinduló urbanizációs folyamatnak a diverzitásra gyakorolt hatásait

igyekezett a föld különböző pontjain azonos módszerrel vizsgálni. A vizsgálatok három állapotot különítenek el: az eredeti erdei élőhelyet, egy köztes, szuburbán fázist (amikor az eredeti erdőben megjelennek a házak, utak, és általában az emberi zavarás az erdei élőhelyhez képest megnő), valamint a városi, urbanizált élőhelyet, ahol az eredeti erdő többnyire már csak parkokban, azokon belül is kis, izolált fragmentumokban maradt meg (Niemela és mtsai 2000). 2003-ban Dániában is elkezdtek a Danglebe kutatási programot. Ezeket a vizsgálatokat kiterjesztettük ászkarákokra is (pl. Vilisics és mtsai 2007). Ezen vizsgálatok kimutatták, hogy Dániában, mint más vizsgálati helyszíneken is, az erdei fajok az urbanizáció során fokozatosan megritkulnak. Érdekes, hogy az össz fajszám Dániában az urbanizáció intenzitásának növekedésével nem csökken – minthogy új, a városi parkban található körülményekhez jól alkalmazkodott fajok jelennek meg (Elek és Lövei 2005). Finomabb értékelési módszereket használva azonban kiderül, hogy a városi élőhelyek több stressz-faktort produkálnak, amelyeket erdei specialista fajok nem viselnek el (Elek és Lövei 2007).

Az utóbbi években kutatásaim jelentős része a genetikailag módosított organizmusok (GMO) lehetséges ökológiai hatásaival kapcsolatos. Ennek keretében elsőként vontunk be futóbogarakat, mint alkalmas hasznos szervezeteket a GMO kockázati vizsgálatokba (Jørgensen és Lövei 1999, Burgess és mtsai 2002, Nielsen és mtsai, kézirat).

A *H. affinis* futóbogár-fajt laboratóriumi kísérletekben tettük ki zsákmányállatán (gyapottokmoly, *H. armigera* hernyóin) keresztül egy proteináz (tripszin)-inhibitor hatásának. Amikor a futóbogarak proteináz-gátlót tartalmazó táplálékon tartott lepkehernyókat fogyasztottak, táplálékfogyasztásuk szingifikánsan alacsonyabb volt, mint a kontroll egyedeké, és ez a hatás az eredeti kezelés után 24 órával meg fennállt: azok a bogarak, amelyek előtte proteináz-gátlóval kezelt zsákmányt fogyasztottak, továbbra is kevesebbet ettek az immár

nem kezelt zsákmányból (Jørgensen és Lövei 1999). Ez volt a szakirodalomban az első közlemény, amely jelezte, hogy generalista ragadozók (futóbogarak) is érzékenyek lehetnek bizonyos genetikai módosítások következményeire, és a hatás a táplálékláncon keresztül, közvetve is jelentkezhethet. Későbbi, hosszabb időtartamú kísérletek azt mutatták, hogy a *H.affinis* imágói képesek kompenzálni ezt a kedvezőtlen hatást, de a kisebb testtömegű egyedek továbbra is sebezhetőbbek voltak, és rövidebb ideig éltek, mint nagyobb tömegű fajtársaik (Nielsen és mtsai, kézirat).

Ugyancsak az elsők között alkalmaztunk élettani paramétereket (enzimaktivitást) a transzgenikus növények közvetett hatásai vizsgálatára (*N. brevicollis* fajon, Burgess és mtsai 2002). *N. brevicollis* imágóiban az aprotinin nevű proteínáz-gátlót tartalmazó táplálékot evett zsákmány (lepkehernyók) elfogyasztása a ragadozóban csak átmeneti reakciókat mutatott (testtömeg-változásokat és mortalitást mérve), de a GMO-tartalmú táplálék több fehérjebontó enzim szignifikáns aktivitás-csökkenését okozta (Burgess és mtsai 2002).

Az eredmények értelmezéséhez tudni kell, hogy proteínáz-gátlókat kódoló géneket több növényfajba ültettek bele (Gatehouse és Gatehouse 1996), amivel a módosított növény rovarokkal szembeni ellenállóságát remélik növelni. Ezek azonban – amint a fenti eredmények igazolják – hasznos szervezetekre is hatást fejthetnek ki, ezért az ilyen és hasonló hasznos szervezetek előzetes kockázatfelmérő vizsgálata feltétlenül szükséges.

III.e) Elméleti vonatkozású vizsgálatok

Pályám során a zoologia tudománya igen jelentős elméleti és módszertani fejlődésen ment keresztül. Az elméleti vonatkozások, illetve ezek alkalmazása, és alkalmankénti továbbfejlesztése szintén fontos kutatói kötelesség. E területen a szigetbiogeográfia elméletével, az izoláció hatásával, a tér-időskála kölcsönös viszonyával kapcsolatban végeztem vizsgálatokat.

Az egyik legnagyobb hatású ökológiai elmélet a szigetbiogeográfia MacArthur és Wilson (1967) által megfogalmazott elmélete, amely igen sok további kutatást ösztönzött. MacArthur és Wilson vizsgálataikat valódi szigetekben végezték, és az eredmények a szigetek fajgazdagsága, illetve nagysága és a betelepülési forrástól való távolsága közötti összefüggésre mutattak rá. Ezt a megközelítést hamarosan kiterjesztettek élőhely-szigetekre (pl. a trópusokon található, elszigetelt magashegységekre) is. Szárazföldi élőhely-szigetek vizsgálata során természetesnek tűnik, de csak az 1990-es években került világos, határozott megfogalmazásra, hogy az ilyen szigetek rokonítása a valódi szigetekkel, mint analógia ugyan csábító, de számos fontos különbséget is kell tennünk (Evers és Didham 2006). Ennek megfelelően az elmélet is módosítandó. Mi a Beregi-sík erdőfoltjaiban gyűjtött futóbogarak vizsgálatával pl. azt mutattuk ki, hogy a szigeteket összekötő mátrix, mint bizonyos – erdőfoltokban is előforduló – fajok élőhelye és forrása értelmezendő, illetve hogy a szegélyterületeken élő fajok, amelyek erre az élőhelyre specializálódtak, lényegesen megváltoztatják a fajszám-terület összefüggést, adott esetben meg is fordítják annak irányát (Lövei és mtsai 2006).

Korunk ökológiájának fókuszában egyre inkább az ember által nagymértékben módosított ökológiai rendszerek vizsgálata, és kevésbé az ú.n. “természetes” rendszerek vizsgálata áll. Ennek egyenes folyománya a természetvédelmi vonzatú vizsgálatok előtérbe kerülése. Az élőhely-fragmentáció általában kedvezőtlen hatással van a fragmentumokba kényszerülő fajokra. Ennek extrém esetet vizsgáltuk Új-Zéland északi szigetének Manawatu régiójában, ahol különböző nagyságú, korú, növényösszetételű és izolációs fokú erdőfragmentumok futóbogáregyütteseit elemeztük (Lövei és Cartellieri 2000). Azt találtuk, hogy a futóbogár együttesek nagyfokú izoláció hatására összeomlanak, és a leginkább izolált fargmentumokban (ezek általában a legkisebbek is) igen kevés fajnak marad szaporodó populációja. A futóbogáregyüttes rege-

nerációja lassú, meg az őshonosra ismét emlékeztető növényösszetételű fragmentumok elszegényedése is fennmarad, akár több futóbogár-fejlődési cikluson át is. Ennek lehetséges oka az izoláció foka, illetve a ragadozó-nyomás lehetnek.

E területhez sorolható az a közleményünk is, amelyben a biológiai információk fontosságra hívjuk fel a figyelmet. Egy kurrens közlemény (Braun és mtsai 2004) egy német műtrágyaüzem által szennyezett terület futóbogár-együtteseinek méretváltozásából kiindulva igyekezett több ökológiai együttélési mechanizmus érvényesülését tesztelni. Ennek során a futóbogarakat táplálkozási szempontból egységes, ragadozó csoportnak tekintettek. Ez a felfogás téves, és közleményünkben (Lövei és Magura 2006) kimutattuk, hogy ha a valódi táplálkozási kategóriákat figyelembe vesszük, a kimutatott trendek szétesnek, és eltűnik a feltételezett ökológiai elméletek magyarázó ereje. A biológiai információk elhanyagolása káros az ökológiai elméleti vizsgálatok számára is.

IV. A TOVÁBBLÉPÉS LEHETŐSÉGEI

Korunk egyik legfontosabb jellemzője az egyre növekvő emberi hatás, amely immár az egész földgolyóra kiterjed. Ennek két fontos következménye az a) inváziók gyakoriságának és jelentőségének növekedése (olyannyira, hogy ez a „global change” egyik fontos elemeként kezelendő, ld. Lövei 1997), és b) az ember okozta récents fajkipusztulás ugrásszerű növekedése (ennek összegző áttekintését ld. Lövei 2001, 2007). A kortárs ökológia legjelentősebb fordulata nemrégiben következett be: annak felismerése, hogy az emberiség hatása az ökológiai rendszerekre immár annyira jelentős, hogy a legsürgetőbb feladatként az ember által módosított ökológiai rendszerek fenntartható működésének módját kell megtalálni. Ennek elméleti hátteret az ökológiai szolgáltatások koncepciója szolgáltatja. Leegyszerűsítve, korunk legfontosabb ökológiai

tudományos kérdésének azt tekintem, hogy mennyit tudunk az ökológiai szolgáltatások helyzetéről, állapotáról, működési intenzitásáról, sebezhetőségéről, és mit kell tennünk, hogy ezek maradandó károsodását megelőzzük? Jelen fejezetben röviden ezzel kapcsolatos néhány gondolatot szeretnék említeni, illetve röviden kitérni arra, hogy ezen fontos kérdések tisztázásához mennyiben és miképpen járulhat hozzá a futóbogarak további vizsgálata?

Néhai Juhász-Nagy Pál fontos meglátása szerint a szupraindividuális biológia két fontos területre osztható: a szünfenobiológiára, amely a jelenségeket és mintázatokat írja le, és elemzi illetve a tulajdonképpeni, „*sensu stricto*” ökológiára, amely a felismert jelenségeket értelmezi, okait igyekszik megtalálni (Juhász-Nagy 1986). Az ökológia tudományának továbbfejlődése szempontjából elengedhetetlen a szünfenobiológia további művelése. Tudnunk kell a jelenségek pontos mintázatát, változásait nyomonkövetni, mintázatokat felismerni, leírni és értelmezni. Ez egyre fontosabb lesz gyakorlati szempontból is, gondoljunk csak a máris mindenhol jelenlévő monitorozásra.

Fontos szemléletváltás annak növekvő elfogadása is, hogy az elméleti és alkalmazott ökológia megkülönböztetésének semmiféle alapja nincsen. Ezt számomra a Jermy Tibor által kezdeményezett, a Növényvédelmi Kutatóintézetben folyó agroökológiai kutatások segítettek felismerni, de ez az angolszász ökológiában csak napjainkban zajlik. Ez sajnos nem globális szakmai megvilágosodás eredménye, hanem az emberiség mérhetetlen (avagy inkább eléggé jól mérhető) szaporodása, és ennek következtében globális hatása gyakorlatilag minden ökológiai egységre. Azaz: gyakorlatilag nem maradt „természetes” ökológiai rendszer, ahol az ökológusok egykori álmai szerint, "embertől nem zavart körülmények között", ki lehetne ismerni a természet működésének elveit, és aminek megértése receptet szolgáltatna arra, hogy vajon milyenek „kellene lennie” egy optimális állapotú és működésű ökológiai rendszernek?

A fenti háttérjelenségek alapvető fontosságúak a következő generáció kutatói számára, köztük a futóbogarakat vizsgálóknak is. Véleményem szerint ezekhez kapcsolódnak a következő érdekes ökológiai problémák, amelyek tisztázásához futóbogaras vizsgálatok is hozzájárulhatnak:

i) A különböző ökoszisztémák találkozásánál, például a talajfelszínen, ill. a talajban élő szervezetek közötti ökológiai kapcsolatok vizsgálata. Ennek futóbogarak oldaláról az nyújt lehetőséget, hogy a futóbogarak lárvái a talajban élnek, míg az imágók elsősorban a talajfelszínen (és a trópusokon a talaj felett, a lombkoronaszintben) aktívak.

ii) A műszerezettség, és számítógépes kiértékelési eszközök és módszerek fejlődésével egyre nagyobb és nagyobb adathalmazok, például digitális térképek válnak kezelhetővé. Ennek egyik ökológiai vetülete a tájökológia kifejlődése és kurrens virágzása. Ebben a futóbogarak maris fontos szerepet játszanak (ld. pl. a francia Baudry és mtsai tevékenységét), mert egy könnyen gyűjthető, kezelhető, és elemezhető csoportot alkotnak. Ezeket a vizsgálatok érdekes lenne kiterjeszteni más égtájakra, pl. a trópusokra is.

iii) Az ökoszisztéma-szolgáltatások vizsgálatában a jelenségek, mintázatok leírása dominál, azzal a rejtett feltevéssel, hogy ezen mintázatok jól sejtetik a működés a funkció intenzitását, illetve annak változásait. Ez azonban nem feltétlenül van így. Az ökológia módszertani fejlődése immár lehetővé teszi a funkcionális vizsgálatokat, akár szabadföldi körülmények között is. Ezért megmérhető, és megmérendő, hogy a futóbogarak milyen mértékű ökoszisztéma-szolgáltatást nyújtanak pl. a biológiai védekezésben, anyagkörforgalomban, vagy a lebontásban?

iv) Lényeges, és sok fontos vonatkozásban nem kidolgozott a futóbogarak mint indikátor szervezetek szerepe, lehetőségei és korlátai. Mivel az élőlényekkel folytatott monitoring fontossága nem fog csökkenni, legalábbis a közeljövőben, és módszertani szempontból futóbogarak egy viszonylag

könnyen kezelhető csoportot alkotnak, fontos lenne gondos, alapos vizsgálatokkal tisztázni, hogy tulajdonképpen mire is jók a futóbogarak mint „indikátor szervezetek”?

Mindig is az volt a véleményem, hogy az ökológia korunk legfontosabb és legérdekesebb tudománya. Meggyőződésem, hogy ezt egyre többen ismerik fel - ha már csak amiatt is, mert az ökológiai analfabétizmus veszélyes volta sajnos egyre inkább nyilvánvaló. A tudomány jövője tehát biztosított - míg az emberiség jövője szerintem éppen attól függ, hogy ezt az ökológiai szemléletet ki tudja e alakítani. Az ökológia nem szűkölködik érdekes és tanulságos feladványokban - de szűkölködik az ehhez szükséges (elsősorban anyagi) lehetőségekben, különösen Magyarországon. A jövő azonban e tekintetben biztató. Addig, ahogy Örkény István írja a „Nézünk bizakodva a jövőbe” című egyperces novellájában: „...azt a néhány száz évet ki kell bírni”. Vagy tennünk kell róla, hogy ne kelljen annyit várni.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Az értekezésben felhasznált munka több országban készült, sok kollégám szíves közreműködésével, akik szakmai segítséggel, kutatási együttműködésekkel, különböző munkáim véleményezésével, olykor barátságukkal és vendégszeretetükkel is segítettek pályámon. Hálás köszönetem illeti mindegyiküket, különösen a következőket:

David Andow, Salvatore Arpaia, Balázs Klára, Bardócz Zsuzsa, Basky Zsuzsa, Nick Birch, Steve Bowra, Pietro Brandmayr, Henrik Broodsgaard, Valerie Brown, Libby Burgess, Marc Cartellieri, John Christeller, Hanne-Brigitte Christiansen, Lene Christensen, Csorgo Tibor, Darvas Béla, Piet den Boer, Chris Devine, Elek Zoltán, Matthias Engaard, Fazekas Judit, Gallé László, Heather Gatehouse, Lawrence Gatehouse, Gergely Gábor, Leszek Grüm, Jian-ying Guo, Angelika Hilbeck, David Hodgson, Niels Holst, Hornung Erzsébet, Andy Howe, Jørgen Jakobsen, Jenser Gábor, Jermy Tibor, Jørgen B. Jespersen, Helene B. Jørgensen, Kádár Attila, Kádár Ferenc, Kozár Ferenc, David Lambert, John H. Lawton, Bao-rong Lu, Yael Lubin, Magura Tibor, Louise Malone, Barbara Manachini, Mary McCambridge, Mészáros Zoltan, Móczár László, Irene W. Nielsen, Steen L. Nielsen, Papp László, David Pearson, Lorenzo Penna, Valeria Pulieri, Pusztai Árpád, Paul H.S. Reynolds, Samu Ferenc, Maria Sapia, Sárospataki Miklós, Sisák Ágnes, Nigel E. Stork, Ian Stringer, Keith D. Sunderland, néhai Szalay-Marzsó László, Szentkirályi Ferenc, Szócs Gábor, Jan Szyszko, Søren Toft, Chris Topping, Tóthmérész Béla, Ermenegildo Tremblay, Evelyn Underwood, Theo van Dijk, Varga Erika, Vida Gábor, Vilisics Ferenc, Vincze Éva, Fang-hao Wan, Tullia Zetto, Guifen Zhang.

Külön szeretnék köszönetet mondani kedves egykori tanáromnak, dr. Ritoók Zsigmondnak, akinek szakmai igényessége és emberi tartása, és családomnak, akiknek türelme, bátorítása, és segítsége egész eddigi pályám során igen sokat

jelentett számomra. Futóbogarakkal a Növényvédelmi Kutatóintézet Állattani Osztályán kezdtem foglalkozni. Örömmel és köszönettel emlékezem ottani kollégáimra, az ott tapasztalt szakmai és emberi atmoszférára; szerencsésnek tartom magam, hogy kapcsolatunk a mai napig nem szakadt meg.

Kutatásaimat anyagilag több szervezet támogatta: a MTA Növényvédelmi Kutatóintézete, a Magyar Tudományos Akadémia (részben az OTKA révén), Massey University (Palmerston North, Új-Zéland), Danish Institute of Agricultural Sciences (jelenleg: University of Aarhus, Faculty of Agricultural Sciences), Danish International School of Biodiversity Sciences (ISOBIS), New Zealand Entomological Society, The New Zealand Lottery Board, British Ecological Society, AgResearch és HortResearch New Zealand, The New Zealand Ministry of Research, Science and Technology, Danish Science Foundation, Domus Hungarica Alapítvány, University of Århus, és a Sorø Akademi Stiftelse. Mindannyiuknak köszönettel tartozom.

IDÉZETT KÖZLEMÉNYEK

- Adler PB, White EP, Lauenroth WK, Kaufman DM, Rassweiler A, Rusak JA 2005. Evidence for a general species-time-area relationship. *Ecology* 86, 2032-2039.
- Allison A, Samuelson GA, Miller SE 1997. Patterns of beetle species diversity in *Castanopsis acuminatissima* trees studied with canopy fogging in mid-montane New Guinea rain forest. In: Stork NE, Adis JA, Didham RK (Eds.), *Canopy arthropods*. Chapman & Hall, pp. 222–234.
- Baars MA, Van Dijk TS 1984. Population-dynamics of 2 carabid beetles at a Dutch heathland 2. Egg-production and survival in relation to density. *Journal of Animal Ecology* 53, 389-400.
- Burgess EPJ, Lövei GL, Malone LA, Nielsen IW, Gatehouse HS, Christeller JT. 2002. Prey-mediated effects of the protease inhibitor aprotinin on the predatory carabid beetle *Nebria brevicollis*. *Journal of Insect Physiology* 48, 1093-1101.
- Cartellieri M, Lövei GL 2003. Seasonal dynamics and reproductive phenology of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in fragments of native forest in the Manawatu, North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 30, 31-42.
- Crook NE, Sunderland KD 1984. Detection of aphid remains in predatory insects and spiders by ELISA. *Annals of Applied Biology* 105: 413-422.
- Csikszentmihályi M 1997. *Creativity*. Harper Perennial, New York.
- Damgaard C, Weiner J 2000. Describing inequality in plant size or fecundity. *Ecology*, 81, 1139-1142.
- den Boer PJ 1987. On the turnover of carabid populations in changing environments. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 22, 71-83.
- Duelli P, Obrist MK 1998. In search of the best correlates for local organismal biodiversity in cultivated areas. *Biodiversity and Conservation* 7, 297-309.
- Elek Z, Lövei GL 2005. Ground beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along an urbanisation gradient near Sorø, Zealand, Denmark. *Entomologiske Meddelelser* 73, 115-121.
- Elek Z, Lövei GL 2007. Patterns in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages along an urbanisation gradient in Denmark. *Acta Oecologica* 32, 104-111.
- Erwin TL 1985. The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles. In: Ball GE (Ed.), *Taxonomy*,

- Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants*. Junk, Dordrecht, pp. 437-72.
- Evans AV, Bellamy CL 1996. *An inordinate fondness for beetles*. Henry Holt, New York
- Ewers RM, Didham RK 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews* 81, 117-142.
- Fazekas JP, Kádár F, Sárospataki M, Lövei GL 1997. Seasonal activity, age structure and egg production of the ground beetle *Anisodactylus signatus* (Coleoptera: Carabidae) in Hungary. *European Journal of Entomology* 94, 473-484.
- Fazekas JP, Kádár F, Sárospataki M, Lövei GL 1999. Seasonal activity and reproduction in the spring breeding groundbeetle species *Agonum dorsale* and *Brachinus explodens* in Hungary (Coleoptera: Carabidae). *Entomologia Generalis* 23, 259-269.
- Feinsinger P 2001. *Designing studies for biodiversity conservation*. Island Press, Washington, D.C.
- Freude H, Harde KW, Lohse GA 1976. *Die Kaefer Mitteleuropas, vol. 1. Carabidae*. Goecke & Evers, Krefeld, Germany.
- Gatehouse AMR, Gatehouse JA 1998. Identifying proteins with insecticidal activity: Use of encoding genes to produce insect-resistant transgenic crops. *Pesticide Science* 52, 165-175.
- Holland JM (Ed.) 2002. *The agroecology of carabid beetles*. Intercept, Andover, U.K.
- Jørgensen HB, Lövei GL 1999. Tritrophic effects on predator feeding: consumption by the carabid *Harpalus affinis* of *Heliothis armigera* caterpillars fed on proteinase-inhibitor-containing diet. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 93, 113- 116.
- Juhász-Nagy P 1986. *Egy operatív ökológia szükségessége, hiánya, és feladatai*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Larochelle A, Lariviere MC 2001. *Fauna of New Zealand, No. 43. Carabids (Insecta: Coleoptera): catalogue*. Manaaki Whenu Press, Lincoln, N.Z.
- Lövei GL 1986. The use of biochemical methods in the study of carabid feeding: the potential of isoenzyme analysis and ELISA. In: Den Boer PJ, Grüm L, Szyszko J (Eds.) *Feeding behaviour and accessibility of food for carabid beetles. Proceedings of the 5th Meeting of European Carabidologists*. Agricultural University Press, Warsaw, pp. 21-27.
- Lövei GL 1997. Global change through invasion. *Nature* 388, 627-628.

- Lövei GL 2001. Extinctions, modern examples of. In: Levin SA (Ed.). *Encyclopaedia of biodiversity*, vol. 2. Academic Press, New York, pp. 731-743.
- Lövei GL 2005. Generalised entropy indices have a long history in ecology – a comment. *Community Ecology* 6, 245-247.
- Lövei GL 2007. Extinctions, modern examples of. In: Levin SA (Ed.). *Encyclopedia of biodiversity*, 2nd edition, Elsevier, Oxford, U.K. 1-13. doi:10.1016/B0-12-226865-2/00118-8
- Lövei GL (kézirat) The non-equivalence of the two components of trapping effort, trap number and trapping period: an example using pitfall-trapped ground beetles (Carabidae)
- Lövei GL, Magura T, Sigsgaard L, Ravn H-P 2002. Patterns in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in single-row hedgerows in a Danish agricultural landscape. In: Szyszko, J., den Boer, P., Bauer, T. (Eds.) *How to protect or what we know about Carabid Beetles. Proceedings of the 10th European Meeting of Carabidologists*. Agricultural University Press, Warsaw, Poland, pp. 201-212.
- Lövei GL, 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, GL, Stringer IAN, Devine C, Cartellieri M 1997. Harmonic radar – a method using inexpensive tags to study invertebrate movement on land. *New Zealand Journal of Ecology* 21, 187-193.
- Lövei, GL, Sunderland KD 1996. The ecology and behaviour of ground beetles. *Annual Review of Entomology* 41, 231-256.
- Luff ML 1982. Population dynamics of Carabidae. *Annals of Applied Biology*. 101, 1 64-70.
- Mascanzoni D, Wallin H 1986. The harmonic radar - a new method of tracing insects in the field. *Ecological Entomology* 11, 387-339.
- Moeed A, Meads MJ 1986. Seasonality of litter-inhabiting invertebrates in two native-forest communities of Orongorongo Valley, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 13, 45-64.
- Niemela J 1999. Ecology and urban planning. *Biodiversity and Conservation* 8, 119-131.
- Peters RH 1983. *The Ecological Implications of Body Size*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Sapia M, Lövei GL, Elek Z 2006. Effects of varying sampling effort on the observed diversity of carabid (Coleoptera: Carabidae) assemblages in the Dangle Project, Denmark. *Entomologica Fennica* 17, 345-350.
- Sokal RR, Rohlf FJ 1995. *Biometry*. New York, USA: Freeman.
- Stringer IAN, Bassett SM, McLean MJ, McCartney J, Parrish GR 2003. Biology and conservation of the rare New Zealand land snail *Paryphanta busbyi wattii* (Mollusca, Pulmonata) . *Invertebrate Biology* 122, 241-251.
- Symondson WOC, Sunderland KD, Greenstone MH 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology* 47, 561-594.
- Thiele H-U 1977. *Carabid beetles in their environments*. Springer, Berlin.
- Tóthmérész B 1993. NuCoSA 1.0. Number Cruncher for Community Studies and other Ecological Applications. *Abstracta Botanica* 17, 283–287.
- Vilisics F, Elek Z, Lövei GL, Hornung E 2007. Composition of terrestrial isopod assemblages under different urbanisation stages in Denmark. *Pedobiologia* 51, 45-53.
- Woodcock BA (2005) Pitfall trapping in ecological studies. In: Leather S R (Ed.) *Insect sampling in forest ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford, pp. 37-57.

A TÉMÁHOZ KAPCSOLÓDÓ PUBLIKÁCIÓK

(Az értekezés témájához kapcsolódó, a kandidátusi fokozat megszerzése óta megjelent közlemények)

Burgess EPJ, **Lövei GL**, Malone LA, Nielsen IW, Gatehouse HS, Christeller JT. 2002. Prey-mediated effects of the protease inhibitor aprotinin on the predatory carabid beetle *Nebria brevicollis*. *Journal of Insect Physiology* 48, 1093-1101. (IF=2.02)

Cartellieri M, **Lövei GL** 2000. Seasonal dynamics and reproductive phenology of *Plocamosthetus planiusculus* (White) and *Megadromus turgidiceps* (Broun), two endemic New Zealand ground beetles. In: Brandmayr, P., Lövei, G.L., Casale, A., Vigna-Taglianti, A., Zetto Brandmayr, T. (Eds.) Natural history and applied ecology of carabid beetles. Proceedings of the IX. European Carabidologists' Meeting. Pensoft Publ., Sofia-Moscow, 179-184.

Cartellieri M, **Lövei GL** 2003. Seasonal dynamics and reproductive phenology of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in fragments of native forest in the Manawatu, North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 30, 31-42. (IF=0.59)

Elek Z, **Lövei GL** 2005a. The effects of urbanisation on ground beetles in a Danish city – the Danglebe project. Proceedings of the XII European Carabidologist Meeting, Ed. by Serrano J, Gomez-Zuita J, Riuz, C. pp. 209-214.

Elek Z, **Lövei GL** 2005b. Ground beetle (Coleoptera, Carabidae) assemblages along an urbanisation gradient near Sorø, Zealand, Denmark. *Entomologiske Meddelelser* 73, 115-121.

Elek Z, **Lövei GL** 2007. Patterns in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages along an urbanisation gradient in Denmark. *Acta Oecologica* 32, 104-111. (IF=1.32)

Fazekas J, Kádár F, **Lövei GL** 1992. Comparison of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) of an abandoned apple orchard and the bordering forest. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 27, 233-238.

Fazekas J, Kádár F, Sárospataki M, **Lövei GL** 1997. Seasonal activity, age structure and egg production of the ground beetle *Anisodactylus signatus* (Coleoptera: Carabidae) in Hungary. *European Journal of Entomology* 94, 473-484. (IF=0.75)

Fazekas J, Kádár F, Sárospataki M, **Lövei GL** 1999. Seasonal activity and reproduction in the spring breeding groundbeetle species *Agonum*

- dorsale* and *Brachinus explodens* in Hungary (Coleoptera: Carabidae). *Entomologia Generalis* 23, 259-269. (IF=0.27)
- Jørgensen, H.B., **Lövei GL** 1999. Tritrophic effects on predator feeding: consumption by the carabid *Harpalus affinis* of *Heliothis armigera* caterpillars fed on proteinase-inhibitor-containing diet. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 93, 113- 116. (IF=1.39)
- Kádár F, **Lövei GL** 1992. Light trapping of carabids (Coleoptera: Carabidae) in an apple orchard in Hungary. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica* 27, 343-348.
- Lövei GL** 1997. Global change through invasion. *Nature* 388, 627-628. (IF=26.68)
- Lövei G.** 2000. Smådyr I det dyrkede land (Invertebrates in cultivated land). Grænser i landskabet, Newsletter Nr. 8 (July 2000), 3-6. (in Danish)
- Lövei GL** 2001. Extinctions, modern examples of. In: Levin, S.A. (Ed.). *Encyclopaedia of biodiversity*, vol. 2. Academic Press, New York, pp. 731-743.
- Lövei GL** 2001. Insect biodiversity in cultivated land – the value of non-cultivated fragments. In: Hels T, Nilsson K, Nørregaard Frandsen J, Fritzboøger B, Riis Olesen C. (Eds.). *Grænsen i landskabet* (Borders in the landscape). Odense Universitetsforlag, Odense, pp.99-110. (In Danish)
- Lövei GL** 2005. Generalised entropy indices have a long history in ecology – a comment. *Community Ecology* 6, 245-247. (IF=0.553)
- Lövei GL** 2007. Extinctions, modern examples of. In: Levin, S.A. (Ed.). *Encyclopedia of biodiversity*, 2nd edition, Elsevier, Oxford, U.K. 1-13. doi:10.1016/B0-12-226865-2/00118-8
- Lövei GL**, Arpaia, S. 2005. The impact of transgenic plants on natural enemies: a critical review of laboratory studies. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 114, 1-14. (IF=1.391)
- Lövei GL**, Cartellieri M. 2000. Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in forest fragments of the Manawatu, New Zealand: Collapsed assemblages? *Journal of Insect Conservation* 4, 239-244.
- Lövei GL**, McCambridge M. 2002. Adult mortality and minimum life span of the ground beetle *Harpalus affinis* (Coleoptera: Carabidae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 29, 1-4. (IF=0.59)
- Lövei GL**, 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. (IF=1.96)

- Lövei GL**, Magura T, Sigsgaard L, Ravn H-P. 2002. Patterns in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages in single-row hedgerows in a Danish agricultural landscape. In: Szyszko J, den Boer P, Bauer T (Eds.) *How to protect or what we know about Carabid Beetles. Proceedings of the 10th European Meeting of Carabidologists*. Agricultural University Press, Warsaw, Poland., pp. 201-212.
- Lövei GL**, Magura T, Tóthmérész B, Ködöböcz V 2005. The influence of matrix on ground beetle (Carabidae) species richness patterns in habitat islands. In: Lövei, G.L., Toft, S. (Eds.) *European Carabidology 2003*. Danish Inst Agricultural Sciences Report Series 114, 173-182.
- Lövei GL**, 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. (IF=3.31)
- Lövei GL**, Stringer IAN, Devine C, Cartellieri M. 1997. Harmonic radar – a method using inexpensive tags to study invertebrate movement on land. *New Zealand Journal of Ecology* 21, 187-193. (IF=0.97)
- Lövei GL**, Sunderland KD 1996. The ecology and behaviour of ground beetles. *Annual Review of Entomology* 41, 231-256. (IF=8.71)
- Sapia M, **Lövei GL**, Elek Z 2005. The effect of varying sampling effort on the diversity of carabid assemblages in the Danglobe Project, Denmark. In Serrano J, Gomez-Zuita J, Riuz, C. (Eds.) *Proceedings of the XII European Carabidologist Meeting*, Murcia, Spain, pp.299-305.
- Sapia M, **Lövei GL**, Elek Z 2006. Effects of varying sampling effort on the observed diversity of carabid (Coleoptera: Carabidae) assemblages in the Danglobe Project, Denmark. *Entomologica Fennica* 17, 345-350. (IF=0.25)
- Sunderland KD, **Lövei GL**, Fenlon J 1995. Diets and reproductive phenologies of the introduced ground beetles *Harpalus affinis* and *Clivina australasiae* (Coleoptera: Carabidae) in New Zealand. *Australian Journal of Zoology* 43, 39-50. (IF=0.93)

Kéziratok

- Lövei GL** The non-equivalence of the two components of trapping effort, trap number and trapping period: an example using pitfall-trapped ground beetles (Carabidae)
- Nielsen IW, **Lövei GL**, Holter P. Prey-mediated long-term effects of a protease inhibitor on the omnivorous carabid *Harpalus affinis* (Coleoptera, Carabidae)