

Az erdők bogarai: élőhelyváltozások hosszútávú hatásai futóbogár-együttesek szerkezetére, a közösségi szinttől az egyedi viselkedésig¹

ELEK ZOLTÁN

Állatorvostudományi Egyetem, Biostatistika Tanszék, 1078 Budapest, István utca 2.
E-mail: elek.zoltan@univet.hu

Kivonat. Egy hosszútávú vizsgálatban (2014–2018) arra kerestem választ, hogy négyféle erdészeti kezelés [kezeletlen kontroll állományhoz viszonyítva: vágásterület, hagyásfacsoport, egyenletes bonítás (vágásos üzemmód elemei), valamint lékvágás (örökerdő üzemmód beavatkozása)] hogyan hatnak a futóbogár-együttesek (Coleoptera: Carabidae) szerkezetére a fajalapú és funkcionális diverzitási metrikák alapján. A kutatásokat kiegészítettem az egyedi mozgásmintázatok nyomon követésével is, amivel az élőhelyhasználat viselkedési aspektusára kerestem választ. Igazoltam, hogy az erdei specialista futóbogár-közösség funkcionális redundanciája jól jellemzi az erdőállományok természetességét, továbbá ez a csoport érzékenyen reagál a lombkorona-záródásban bekövetkező változásokra is. Ez a megközelítés segíthet kijelölni olyan erdészeti fahasználatokat, amelyek hozzájárulhatnak a fenntartható erdőgazdálkodáshoz.

Kulcsszavak: egyedi viselkedés, fenntartható erdőgazdálkodás, közösségszerkezet, Carabidae

Elfogadva: 2024.11.17.

Elektronikusan megjelent: 2024.11.29.

Bevezetés

Nem tévedünk nagyot, ha azt állítjuk, hogy jóval több erdő borította Európát a korai holo-cénben, mint napjainkban (FYFE *et al.* 2015). Az erdőborítás történelmi léptékű változásai nem írhatóak le egyszerű lineáris folyamatként, hanem inkább olyan markáns időszakokra bonthatók, amikor az erdőborítást hol a növekedés, hol pedig a csökkenés jellemezte (DESENDER *et al.* 1999). Azaz az európai kontinens tájképi változásai egy hosszú és komplex folyamatként jellemezhetőek, ahol a természetes élőhelyek, ezek közül is elsősorban az erdők helyét a legelők, szántók és az egyre csökkenő fás/erdős területek mozaikja vette át. Habár ebben a folyamatban több tényező is közrejátszott, egyet biztosan állíthatunk: a természetes folyamatok dominálta állapotot lassan felváltotta az emberi beavatkozások által uralt környezeti állapot. Napjainkban az Európai Unió területén az erdőterületek aránya 43,5%, amelynek csupán 4%-a tekinthető természetes erdőnek, ahol a természetes folyamatok és a természetes erdőszerkezeti viszonyok az uralkodóak (EUROPEAN COMMISSION 2021).

¹ Akadémiai nagydoktori mű rövid ismertetése (védés éve: 2023). A teljes disszertáció elérhetősége: <https://real-d.mtak.hu/1478/>

Az erdőművelési technológiákban tapasztalható progresszív technikai fejlődésnek, valamint a vágásos üzemmód által okozott rendszeres zavarásnak köszönhetően pedig a biológiai sokféleség csökkenése tapasztalható a kezelt erdőben (BENGTSSON *et al.* 2000, HERMY & VERHEYEN 2007, VANBERGEN *et al.* 2005). Az elmúlt évtizedekben új kezdeményezések láttak napvilágot az erdőgazdálkodásban, amelyek a fakitermelés mellett a természeti folyamatok és a biológiai sokféleség fenntartását is célul tűzték ki. Ezek a célok megvalósíthatóak például az idős erdők tulajdonságainak fenntartásával (BAUHUS *et al.* 2009, POMMERENING & MURPHY 2004), a folyamatos erdőborítást biztosító erdőgazdálkodással, a hagyásfacsoportok kialakításával (LINDENMAYER *et al.* 2012, MORI & KITAGAWA 2014), vagy akár a természetes zavarásokat imitáló ún. „close-to-nature forestry” gazdálkodási formákkal (BENGTSSON *et al.* 2000). A különböző megközelítésekben alapvető fontosságú annak feltárása, hogy a profitorientált erdőgazdálkodást hogyan lehet összehangolni olyan kezdeményezésekkel, ahol a biológiai sokféleség megőrzése az erdőgazdálkodás szerves részét képezi.

Az erdők vagy más fás élőhelyek tanulmányozásánál fontos a különböző élőhelyváltozások és az erdei élőlények közötti kölcsönhatások vizsgálata is a lehetséges ökológiai következmények feltárására (CHRISTENSEN & EMBORG 1996, PAILLET *et al.* 2018). A talajfelszíni ragadozó ízeltlábúak közül a futóbogarak (Coleoptera: Carabidae) jó indikátorai a fás élőhelyeket átalakító hatásoknak (NIEMELÄ *et al.* 2007). Ez az élőlénycsoport viszonylag rövid generációs idővel rendelkezik (THIELE 1977, LÖVEI & SUNDERLAND 1996), és magas funkcionális pozíciót foglal el a táplálékhálózatban (WOOTTON 1998), ami lehetővé teszi, hogy komplexen reagáljon a környezeti változásokra. Közösségeik fajösszetétele és szerkezete érzékeny az erdőállományok szerkezeti komplexitására különböző időbeli és térbeli léptékeken (NEGRO *et al.* 2008, NIEMELÄ *et al.* 2007). Korábbi vizsgálatok igazolták, hogy az erdei futóbogár-közösségek fajkompozíciója változik leginkább, míg a faj- és egyedszámban bekövetkező változás nem egyértelmű, inkább szezonális mintázatot mutat (HEIKKALA *et al.* 2016, KOIVULA *et al.* 2019, YAMANAKA *et al.* 2021). A futóbogár-közösségek fajösszetételének változásai jól tükrözik az erdei ökoszisztémákban betöltött funkcionális szerepüket, mivel funkcionális jellegeik nagymértékben kapcsolódnak taxonómiai identitásukhoz a csoport monofiletikus leszármazási viszonyai miatt (MAGURA 2017, MAGURA & LÖVEI 2019).

A funkcionális jellegek használata elősegíti a forráshasználat, a diszperzió és szaporodás közösségformáló erejének feltárását. SCHIRMEL *et al.* (2012) kimutatták, hogy a funkcionális tulajdonságok hozzájárulhatnak a környezeti szelekció tulajdonság alapú megvalósulásához. Bár a funkcionális tulajdonságok elemzése közvetett módon becslést adhat az ökoszisztéma-funkciókról, használatuk inkább a fajpopuláció-szinten alkalmazható hatékonyan (MURRAY *et al.* 2017). Korábbi vizsgálatok a funkcionális diverzitás standardizált módszereivel (MURRAY *et al.* 2017, NOLTE *et al.* 2017, SCHIRMEL *et al.* 2012) értékelték a zavarásra adott funkcionális diverzitás-mintázatokat a különböző erdős élőhelyeken és taxonómiai csoportokban. Ezek a tanulmányok igazolták, hogy a futóbogár-együttesek funkcionális diverzitása közvetlen kapcsolatot jelent a környezet és a fontosabb ökoszisztéma-funkciók között, és taxonfüggő lehet. Fontos kiemelni, hogy az ökológiai vizsgálatok egyre nagyobb hangsúly fektetnek az ökoszisztémák funkcionális aspektusainak bemutatására. Habár a közösségi szintű metrikákat széles körben használják a közösségökológiában, új szempontok jelentek meg a rovarökológiában, amelyek jól reflektálnak az ökoszisztéma-funkciókra, ilyen lehet az egyedi viselkedésen alapú módszerek használata, például az egyedi mozgásmintázat és predációs nyomás, mint az egyedi viselkedés leírói (pl. NERGO *et al.* 2008).

A predációs nyomás becslése jól reflektál a kockázatfüggő élőhelyhasználatra, akár táplálkozásra, szaporodásra vagy áttelelésre. Ennek pontos igazolásához azonban elsődleges a bogarak tér-időbeli élőhelyhasználatának ismerete. Azaz a klasszikus talajcspadás mintavételi módszerek mellett más, alternatív módszereket is célszerű alkalmazni, például rádiójeladós nyomon követést vagy akár fogás-jelölés-visszafogás technikákat. Az egyedi viselkedésen alapuló vizsgálatok természetvédelmi szempontból fontosak lehetnek a védelmi szempontból jelentős kulcsélőhelyek kijelöléséhez. Mindezekben túlmenően ezen nem túl népszerű/gyakori technikák segíthetnek abban is, hogy azonosítsuk a lehetséges tudásbeli hiányosságokat annak megértésében, hogy az állatok egyedi viselkedése hogyan általánosítható a közösségi szintű folyamatok dinamikájának megértéséhez.

A kutatások fő motivációja az volt, hogy a már elfogadott és széles körben alkalmazott közösségi szintű vizsgálatok mellett az egyedi/fajpopuláció-szintű, akár viselkedésbeli változások nyomon követésére is alkalmas hipotéziseket teszteljen. A közösségi szintű vizsgálatokban sokszor alkalmazott mérőszámok, mint a faj- és egyedszám, fajösszetétel, klasszikus és funkcionális diverzitási indexek, robusztus válaszokat adnak az egyes ökológiai jelenségekre. A faj/populáció szintű vizsgálatok azonban jóval közvetlenebb visszajelzést jelentenek a környezet állapotáról. Még ma sem tudjuk pontosan, hogy a két említett szerveződési szinten tesztelt mintázatok és azok mérőszámai milyen kapcsolatban állnak egymással, azaz hogyan használhatóak az egyedi/populáció-szintű kutatások eredményei standard módon a közösségökológiai vizsgálatok tervezésére a rovarökológiában (például az egyedi mozgásmintázatok hogyan hatnak az aktivitás-denzitás becslésére).

Anyag és módszer

Egy hosszú távú vizsgálat keretében (2014–2018) a „Pilis kísérletben” arra kerestem választ (<https://piliskiserlet.ecolres.hu/>), hogy négyféle erdészeti kezelés [kezeletlen kontroll állományhoz viszonyítva: vágásterület, hagyásfacsoport, egyenletes bontás (vágásos üzemmód elemei), valamint lékvágás (örökerdő üzemmód beavatkozása)] hogyan hat a futóbogár-együttesek (Coleoptera: Carabidae) szerkezetére, illetve egyes fajpopulációikra. A vizsgálati terület a Pilis-hegységben (É 47°40' és K 18°54') egy 40 hektár nagyságú, egyenletes korú (80 éves) érett gyertyános-tölgyes erdő (Natura 2000 kód: 91G0). Az állományt vágásos üzemmódban kezelték, ahol a felső lombkoronaszint 21 m-es magasságában a kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea* (MATT.) LIEBL., mellmagassági átmérője 28 cm) dominált, a 11 m-es másodlagos lombkoronaszint pedig főként gyertyánokat (*Carpinus betulus* L.) tartalmazott. Az adatgyűjtés során a Before-After Control-Impact kísérleti elrendezés került kialakításra, az összes vizsgált változót rögzítve a 2014-es vegetációs időszaktól (a kísérleti kezelések kialakítása előtt) egészen 2018-ig. Minden parcellában négy talajcspada került kihelyezésre egy 5 m-es élhosszúságú négyzetrács csúcspontjaiban. Minden évben tavasszal (júniusban) és ősszel (szeptemberben) egy-egy hónapig mintavételeztem, ami megfelel a futóbogarak legnagyobb aktivitási időszakának (SAPIA *et al.* 2006). Az egyedi mozgásmintázat nyomon követésére, illetve a predációs nyomás vizsgálatára a kísérleti rendszer egyes részelemeiben került sor, a tarvágásokban, a bontásokban, illetve az egyes kezelésekhöz tartozó kontroll állományokban. Az egyedi mozgás mintázatot, a *Carabus coriaceus* L. 1758, erdei specialista faj 6 egyedén végeztem (4a. ábra) VHF jeladók [“PicoPip”, Biotrack Ltd, Wareham, England,

(www.biotrack.co.uk)] segítségével 2018 őszén. A fajspecifikus predációs nyomás tesztelésére 3D nyomtatott makettek készültek a *C. coriaceus* faj egyedeiről, amelyeket az egyes kezelésekre kihelyeztem. A potenciális predációs markerek, nyomok 2020 őszén és 2021 tavaszán vizsgáltam.

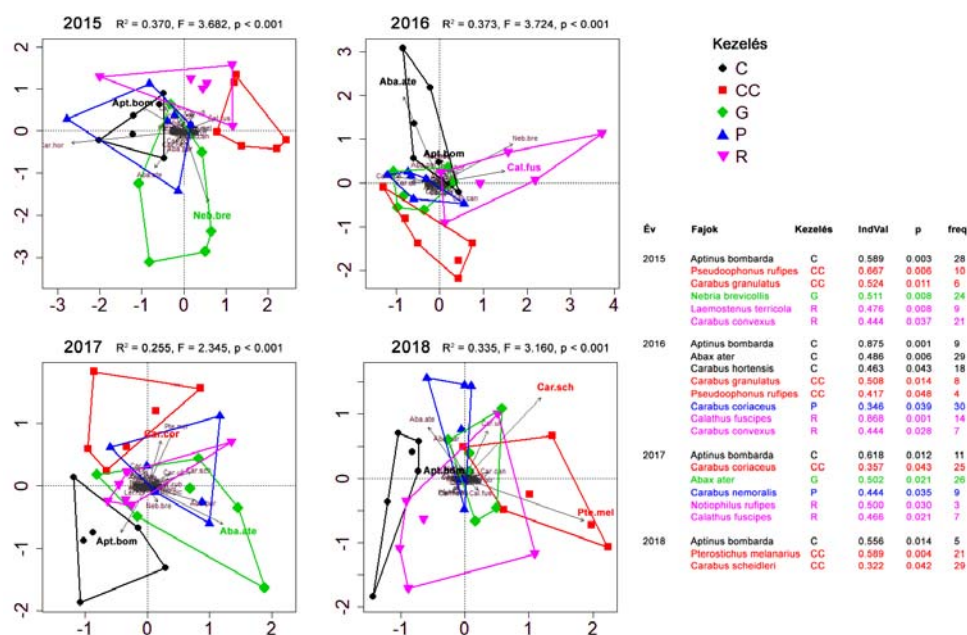
Az egyes erdészeti kezelések futóbogár-együttesek fajösszetételre gyakorolt hatását főkomponens-elemzéssel (PCA) értékeltém. A kezelések közötti különbségeket permutációs többváltozós varianciaanalízissel (PERMANOVA) teszteltem, euklideszi távolságot használva. A fajok és a kezelések közötti kapcsolatokat az indikátorfaj-elemzés (IndVal) módszerével (DUFRÈNE & LEGENDRE 1997) végeztem el. A további elemzésekhez a futóbogarakat habitataffinitásuk, táplálkozási típusuk, testméretük és röpképességük alapján osztályoztam. Általánosított lineáris kevert modelleket (GLMM) használtam az erdészeti kezelések hatásának vizsgálatára, ahol a kezelések és az évek hatását és azok interakcióit (fix hatásként tekintve), mint magyarázó változókat teszteltem. Random hatásként a kísérleti parcellák valós térbeli ismétléseit vettem figyelembe. A GLMM-ekben magyarázó változóként a fajgazdagságot és az egyedszámot, valamint a kiválasztott funkcionális csoportok abundanciáját használtam. Az egyed mozgásmintázatának elemzésére az ún. Rejttláncú Markov-modelleket alkalmaztam, amelyek képesek az egyes mozgási fázisok közötti átmeneti valószínűségeket standard módon történő becslésre úgy, hogy közben figyelembe veszik az egyedi különbségeket is (LANGROCK *et al.* 2012). A predációs nyomás kvantitatív tesztelésére általánosított lineáris modelleket használtunk, ahol a becsült predációs kockázat valószínűségére (a regisztrált támadások és nem-támadások aránya), mint függő változókra teszteltem a vizsgált erdészeti kezeléseket, illetve néhány fontosabb környezeti paraméter (csupasz talajfelszín aránya, avarborítás, lágyszárú- és cserjeszint borítás) hatását.

Eredmények

A közösségi vizsgálatok legfontosabb eredménye, hogy a fajkompozíció 2015 és 2018 között nem változott jelentős mértékben. Közvetlenül az egyes kezelések kialakítása után a tarvágások és a hagyásfacsoportok tértek el leginkább a többi kezeléstől (1. ábra). Az évek előrehaladtával azonban ez a különbség eltűnt, a kontroll állomány és az összes kezelés – mint egy egység – közötti kompozicionális eltérés lett a meghatározó. A kvantitatív karakterfaj-analízis alapján elmondható (táblázat az 1. ábrán), hogy kezelés-specifikusan változott a futóbogár-együttesek összetétele az egyes évek között. A legnagyobb mértékű fajkicserélődés a tarvágásban és a hagyásfacsoportban volt tapasztalható, míg a legkisebb mértékű a bontásban és kontroll állományban volt.

A funkcionális csoportok vizsgálata megerősítette, hogy a kompozíciós változásokért a tarvágásban és hagyásfacsoportban leginkább a nyílt élőhelyekre jellemző, generalista fajok térnyerése a felelős. Ezeknek a csoportoknak az időbeli változásai (2. ábra) határozzák meg az egyes évek közötti mintázatokat.

Korábbi elővizsgálataink (3a. ábra) igazolták, hogy a fogás-jelölés-visszafogás vizsgálatok (CMR) alapján inkább az egyes élőhelyeken belüli mozgás dominált, míg a migráció mértéke az egyes élőhelyek között elhanyagolható mértékű volt (RUZICKOVÁ *et al.* 2021). Rádiótelemetriás vizsgálataink megerősítették, hogy a lombkorona-záródás mértékében történő bármilyen változás a fajok direkcionális, azaz migrációs mozgását váltja ki (3b. ábra), és a jeladóval felszerelt egyedek pár napon belül elhagyják a kezelt erdőállományokat.



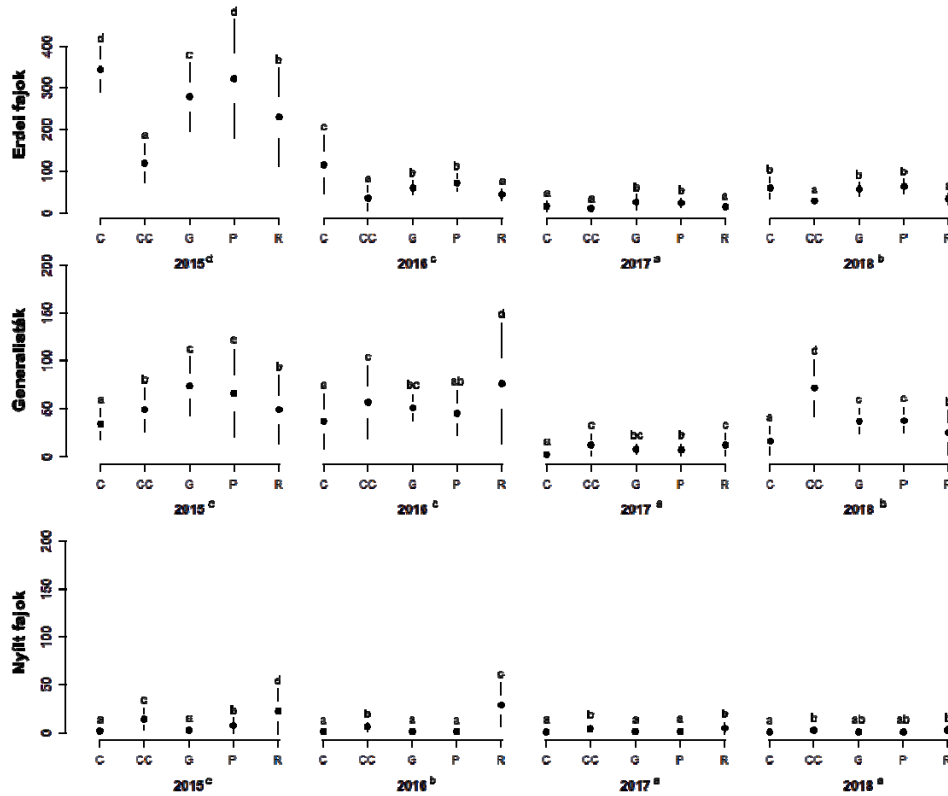
1. ábra. A futóbogár-együttesek eloszlása az egyes erdészeti kezelési típusokban főkomponens (PCA) -elemzés alapján. A egyes kezelések közötti különbségek minden egyes panelen szerepelnek a permutációs ANOVA (PERMANOVA) alapján (együttható, F - és p -értékek). A jobb oldali táblázat összefoglalja a fajok maximális indikátorértékeit és azok szignifikanciáját az egyes kezelések szerint az IndVal módszer alapján. Csak a szignifikáns eredmények ($p < 0,05$) szerepelnek. A kezelések kódjai: kontroll (C, fekete, kör), tarvágás (CC, piros négyzet), lék (G, zöld rombusz), bontás (P, kék háromszög) és hagyásfacsoport (R, lila háromszög).

Figure 1. Distribution of ground beetle assemblages in each forest management type based on principal component analysis (PCA). Differences among treatments are shown in each panel based on permutation ANOVA (PERMANOVA) (coefficient, F and p values). The table on the right summarises the maximum indicator values for species and their significance by treatment based on the IndVal method. Only significant results ($p < 0.05$) are shown. Treatments are coded as control (C, black dot), clear cutting (CC, red square), gap cutting (G, green diamond), preparation cutting (P, blue triangle) and retention tree group (R, purple triangle).

Az egyedi mozgásmintázatok felvételére vonatkozó módszertani vizsgálatok igazolták, hogy az eltérő módszerekkel rögzített trajektóriák profilja erősen különbözik egymástól (4b-c. ábra). A jelenség háttérben két metodikai probléma állhat: vagy a GPS-készülékek mérési pontossága nem elégséges 3 m távolság alatt, vagy az R szoftver „adehabitaLT” moduljának „as.ltraj” funkciója nem megfelelő (amely a geokoordinátákból számítja ki az egyes pontok közötti távolságot) az 1,6 m-nél kisebb távolságértékek esetén. Mivel a módszer erre a referenciaértékre kerekít, ezért nem lehetséges az 1,6 m-nél rövidebb mozgásadatok becslése.

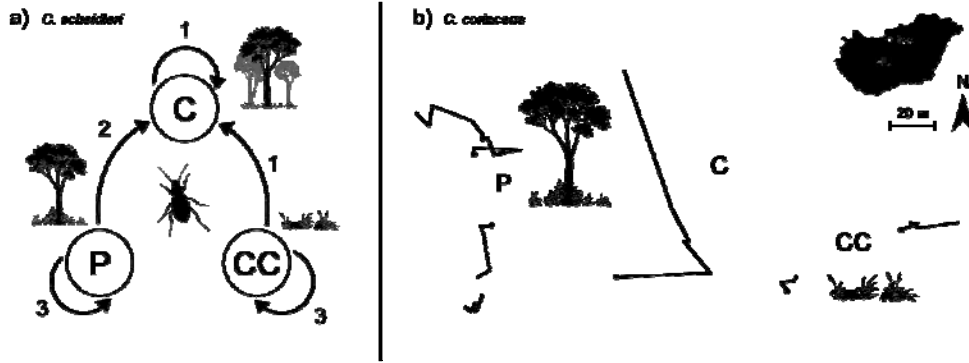
A 3D-nyomtatott makettek megfelelő eszközeit jelentik a nagytestű erdei futóbogár-fajokra gyakorolt predációs nyomás vizsgálatának, mivel a rovarvő ragadozók ragadozási próbálkozásai megfigyelhetők, igazolhatóak voltak. A predációs nyomást mind tér-, mind

időbeli faktorok befolyásolták, hiszen mindkét vizsgált kezelésben ($\chi^2 = 11,33$, $p = 0,003$) több támadási eseményt regisztráltunk, mint a kontrollban (5. ábra). A predációs nyomás pedig éjszaka magasabbnak bizonyult, mint nappal ($\chi^2 = 4,44$, $p = 0,03$), ami nem korrelált semmilyen mikroélelőhelyi jellemzővel, mint például a lombavar- vagy a cserjeszint-borítás mértékével, mivel ezek nem közvetlenül hatnak a nagytestű futóbogarak ragadozóira.



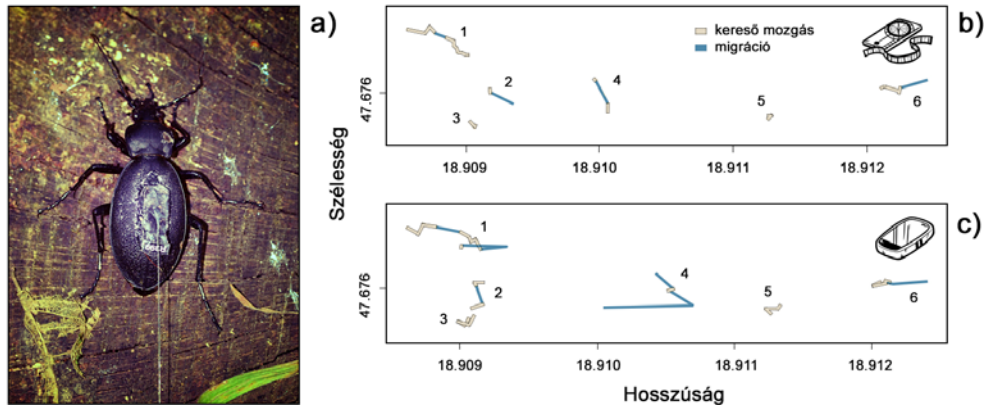
2. ábra. A futóbogarak egyes habitataffinitási csoportjainak egyedszámváltozása a vizsgált erdészeti kezelések és évek között. A fekete teli körök a számtani átlagot jelölik, a függőleges vonalak a szórást, a fehér terület a körök és a függőleges vonalak között pedig az átlaghoz tartozó standard hibát jelölik. A betűk az ábratérben az egyes kezelések közötti szignifikáns különbséget jelölik ($\alpha = 0,05$). A kezelések rövidítései: C = kontroll, CC = tarvágás, G = lék, P = bontás, R = hagyásfacsoport.

Figure 2. Changes in the number of individuals of each habitat affinity group of ratites between the studied forest management treatments and years. The black solid circles represent the arithmetic mean, the vertical lines the standard deviation, and the white gap between the circles and the vertical lines represents the standard error associated with the mean. Letters in the figure space denote significant difference between treatments ($\alpha = 0.05$). Abbreviations for treatments are C = control, CC = clear cutting, G = gap cutting, P = preparation cutting, and R = retention tree group.



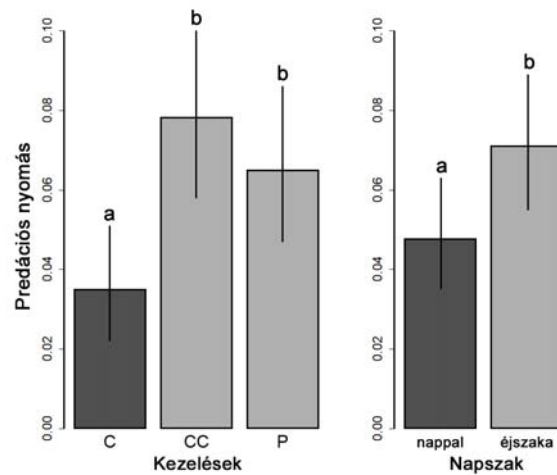
3. ábra. A *Carabus scheidleri* (a) mozgása az egyes erdészeti kezeléseken belül és között (C = kontroll, CC = tarvágás, P = bontás) a fogás-jelölés-visszafogás alapján. A nyíl melletti szám megfelel a rögzített mozgások számának. A rádiójeladóval nyomon követett *C. coriaceus*-egyedek (b) mozgás-mintázata a kísérleti területen, a fekete pontok az egyedek kiindulópontját jelölik.

Figure 3. Movement of *C. scheidleri* (a) within and between forest treatments (C = control, CC = clear cutting, P = preparation cutting) based on capture-mark-recapture. The number next to the arrow corresponds to the number of movements recorded. Movement pattern of *C. coriaceus* individuals (b) monitored by radio-tracking in the experimental area, with black dots indicating the starting point of individuals.



4. ábra. Egy jeladóval felszerelt *C. coriaceus*-egyed közvetlenül az elengedés után (a). Az egyedi trajektóriák, azaz mozgási útvonalak profilja, a kézzel rögzített mozgási adatok esetén (b) és GPS-készülékkel rögzített geokoordinátákból származtatott adatok alapján (c).

Figure 4. An individual *C. coriaceus* equipped with a transmitter immediately after release (a). Profile of individual trajectories, i.e. movement paths, based on manually recorded movement data (b) and data derived from GPS-derived geo-coordinates (c). Hosszúság = longitude, szélesség = latitude.



5. ábra A kezelés (a) és a napszak (b) hatása az átlagos predációs nyomásra. A függőleges vonalak 95%-os konfidencia-intervallumot jelölnek; a betűk a szignifikáns különbségeket jelzik a TUKEY-féle post-hoc teszt alapján.

Figure 5. Effect of treatment (a) and time of day (b) on average predation pressure. Vertical lines indicate 95% confidence intervals; letters indicate significant differences based on Tukey's post-hoc test. Kezelések = treatments. napszak = time of day, nappal = daytime, éjszaka = night, predációs nyomás = predation pressure.

Diszkusszió

A fenti eredmények jól igazolták, hogy a futóbogarak az erdős élőhelyeken bekövetkező élőhelyváltozások legjobb indikátorai közé tartoznak. Rövid generációs idejük és a táplálékhálózatokban betöltött szabályozó szerepük miatt összetett választ adnak az abiotikus és biotikus környezeti viszonyok változásaira. A környezeti feltételek nem csak közvetlenül a túlélésen keresztül határozzák meg a futóbogár-együttesek összetételét, hanem a biotikus kölcsönhatások befolyásolásával is. A mérsékelt mobilitással és diszperziós képességgel rendelkező futóbogarak kevésbé specifikus reakciót adtak az egyes erdészeti kezelésekre, ami az össz-egyedszám általános csökkenésében nyilvánult meg. Ennek oka feltehetően a taxon rövid távú reakciója, amely az erdei specialista fajok erdőgazdálkodás miatti elvesztésével magyarázható. A futóbogarak pozitívan reagáltak a lombkorona nyitottságára, ahol a futóbogarak nagyobb fajgazdagsága a nyílt élőhelyt kedvelő fajok megjelenésével magyarázható. Korábbi vizsgálatok rámutattak, hogy a futóbogarak funkcionális diverzitását nem csak az erdei növénytársulások (elsősorban a lágyszárúsínt) diverzitása befolyásolja, más közvetett mozgatórugók is előfordulhatnak (ELEK *et al.* 2010, 2018, KOIVULA *et al.* 2019).

Az erdők több ökoszisztéma-funkciójához fajok csoportjaira van szükség, hogy közösségeket alkossanak. Különösen a globális éghajlatváltozás forgatókönyveinek fényében, amelyek gyakoribb zavarokat és szélsőséges időjárási eseményeket jósolnak, fontos a biológiai sokféleség és az élőhelyváltozások közötti kapcsolat feltárása, mivel az erdő az éghaj-

latváltozás mérséklésének egyik eszköze lehet. Az erdőgazdálkodás biológiai sokféleségre gyakorolt hatásával foglalkozó kutatások többsége azonban egy bizonyos gazdálkodási típus és egy kiválasztott élőlénycsoport reakciója közötti konkrét kapcsolatra összpontosít. Bár a jelen kutatások eredményei nem szolgáltatnak közvetlen bizonyítékot, kiemelném, hogy az elterjedési dinamika döntő szerepet játszhat a különböző erdőgazdálkodási formákra adott fajspecifikus válaszokban. A mobilis talajlakó ragadozó ízeltlábúak, mint például a futóbogarak, nem mutattak könnyen értelmezhető tömeghatást, feltehetően azért, mert a diszperzió révén gyorsan megtelepedtek, ami lehetővé tette számukra, hogy alkalmazkodjanak az erdei környezet változásaihoz. Emellett még mindig kevés információ áll rendelkezésre a funkcionális redundancia szerepéről a féltermészetes erdőkben (ELEK *et al.* 2022). Az eddigi kutatások többsége a rovarközösségek magas funkcionális diverzitás-stabilizáló funkcióját hangsúlyozta az élőhelyfoltokban, és csak kevesen keresik az ezen mintázat mögött rejlő valódi okokat (*sensu* CADOTTE *et al.* 2013). Úgy gondolom, hogy az alacsony funkcionális diverzitás a kontroll erdőállományokban (azaz a zárt erdőkben) arra utal, hogy az ökológiai niche-fogalom értelmében a rendelkezésre álló funkcionális teret már most is főként az alacsony diszperziós képességű, ragadozó, erdei specialista futóbogarak foglalják el (NOLTE *et al.* 2017). A homogén zárt erdei élőhelyek nyilvánvalóan kisebb térbeli változatossággal rendelkeznek ahhoz, hogy változatos funkcionális készségeknek adjanak otthont, így a rendelkezésre álló véges funkcionális teret jelentős hatással vannak a futóbogár-együttesek szerveződésére. Emellett a viszonylag homogén, zárt lombkoronájú erdőállományok megakadályozhatják az opportunistá futóbogárfajok megtelepedését, és biztosíthatják az erdei specialisták fennmaradását, ami a környezeti tényezők szűrő hatása révén biztosítja az erdei ökoszisztémák (funkcionális) stabilitását.

A bogarak mozgási viselkedésének hosszú távú hatásaival kapcsolatban még mindig sok az ismeretlen terület, különösen, ha a populációökológia és a metaközösségek felől közelítjük meg a kérdést. A bogarak mozgásával kapcsolatos vizsgálatok alkalmasak lehetnek annak vizsgálatára, hogy az egyes mozgásparaméterek segítenek-e a közösségi szintű struktúrák és változások megértésében (GRÜM 1971a, b). A rovar- vagy bogár-együttesek gyakran használt jellemzői a fajösszetétel, a fajszám és az abundancia (a talajlakó ízeltlábúaknál aktivitási denzitásnak nevezik, és az aktívan mozgó és a csapdával befogott egyedek számaként határozzák meg). Ez a meghatározás már egyfajta viselkedési aspektust is magába foglal, mivel az egyedek aktivitása pozitívan korrelál a fogások számával, ami egyfajta élőhelypreferenciára, élőhelyhasználatra utal. Bár ez a feltételezés első látásra logikusnak tűnik, számos olyan eset van, amikor a helyi populációk demográfiai viszonyai, a fajspecifikus mozgási aktivitás vagy az egyéni mozgásmintázatok miatt ez a feltételezés korlátozott lehet (GRÜM 1971a, b, RŮŽIČKOVÁ *et al.* 2021). GRÜM (1971a, b) szerint az egyedek közötti aktivitásbeli különbségek az egyedek fiziológiai állapotán („táplálkozási valószínűség”) és a populáció denzitásán alapulnak. Ezek a mozgásmintázatok közötti különbségek az egyedek fiziológiai állapotából adódó viselkedési szempontokkal magyarázhatók (GRÜM 1971a, b). Az anyagcsere sebessége a populáció denzitásával hozható összefüggésbe, így a sűrű populációkban a denzitásfüggő mozgásviselkedés miatt a mozgás valószínűsége nagyobb lesz. Ez a megnövekedett mobilitás az anyagcsere megnövekedett ütemében fog megnyilvánulni. GRÜM (1971b) kimutatta, hogy az élőhelyfoltok közötti irányított, azaz migrációs mozgás jelentheti az élőhelymozaikban az egyedek közötti energiamérlegbeli különbségek kompenzálását. Azonban a megnövekedett mozgási aktivitás fokozott predációs nyomást eredmé-

nyezhet (GRÜM 1971b, ELEK *et al.* 2021), ami csökkenti a populáció sűrűségét, és hatással lehet az egyedek viselkedésére (RIECKEN & RATHS 1996). Így a ragadozót elkerülő viselkedés hatással van a mozgásaktivitás napi ritmusára (ELEK *et al.* 2021), valamint az élőhelyfoltok populációs sűrűségére. Mindezek arra utalhatnak, hogy az egyedek perspektívája a fiziológiai állapotra és a környező (mikro)környezet aktuális állapotára való reflexió megnyilvánulását jelentheti. Így az állatok környezetükkel való ilyen összetett kölcsönhatásai komplex mozgásmintázatokban tükröződhetnek, ami arra utal, hogy az egyedek válaszai döntések spektrumát tükrözi (OKUZAKI 2021, RŮŽIČKOVÁ & ELEK 2021a, b). Ezen következtetés levonásához azonban szükség van a bogarak tér-időbeli élőhelyhasználatának ismeretére, ami azt sugallja, hogy a 3D-makettek mellett más módszereket is alkalmazni kell, például a rádiotelemetriát. A prédák és ragadozók közötti kölcsönhatások változásának megértésére az egyes élőhelyeken, döntő fontosságú az élőhelyváltozásokra adott fajspecifikus válaszok jobb előrejelzése.

Köszönetnyilvánítás. Szeretném köszönetemet kifejezni azoknak a kollégáknak és szakmai szervezeteknek, akik segítettek ezen írás alapjául szolgáló kutatásokat: VIKTOR FARKAS, KOVÁCS BENCE, ÓDOR PÉTER, RIBAI ZSUZSANNA, JANA RUZICKOVÁ, VADKERTI ILDIKÓ, Nemzeti kutatásfejlesztési és Innovációs Hivatal (NKFIH-K-18 128441, OTKA K 143270), Pilisi Parkerdő Zrt.

Irodalomjegyzék

- BAUJUS J., PUETTMANN K., MESSIER C. 2009. Silviculture for old-growth attributes. *Forest Ecology and Management*, 258: 525–537. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.01.053>
- BENGTSSON J., NILSSON S.G., FRANC A. & MENOZZI P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*, 132: 39–50. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00378-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00378-9)
- CADOTTE M., ALBERT C.H. & WALKER S.C. 2013. The ecology of differences: Assessing community assembly with trait and evolutionary distances. *Ecology Letters*, 16: 1234–1244. <https://doi.org/10.1111/ele.12161>
- CHRISTENSEN M. & EMBORG J. 1996. Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 85: 47–51. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03749-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03749-8)
- DESENDER K., ERVYNCK A. & TACK G. 1999. Beetles diversity and historical ecology of woodlands in the Flanders. *Belgian Journal of Zoology*, 129: 139–156.
- DUFRENE M. & LEGENDRE P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAI]2.0.CO;2)
- ELEK Z., DAUFFY-RICHARD E. & GOSSELIN F. 2010. Carabid species responses to hybrid poplar plantations in floodplains in France. *Forest Ecology and Management*, 260: 1446–1455. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.034>
- ELEK Z., RŮŽIČKOVÁ J. & ÓDOR P. 2021. Individual decisions drive the changes in movement patterns of ground beetles between forestry management types. *Biologia*, 76: 3287–3296. <https://doi.org/10.1007/s11756-021-00805-x>

- ELEK Z., RŰŽIČKOVÁ J. & ÓDOR P. 2022. Functional plasticity of carabids can presume better the changes in community composition than taxon-based descriptors. *Ecological Applications*, 32(1): 1–13. <https://doi.org/10.1002/eap.2460>
- EUROPEAN COMMISSION 2021. New EU Forest Strategy for 2030. Communication from the Commission to the European Parliament, the Council, the European Economic and Social Committee and the Committee of the Regions, New EU Forest Strategy for 2030: <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX:52021DC0572> (last access: 25/05/2022).
- FYFE R.M., WOODBRIGDE J. & ROBERTS N. 2015. From Forest to Farmland: pollen-inferred land cover change across Europe using the pseudobiomization. *Global Change Biology*, 21: 1977–1212. <https://doi.org/10.1111/gcb.12776>
- GRŰM L. 1971a. Remarks on the differentiation in Carabidae mobility. *Ekologia Polska*, 19: 47–56.
- GRŰM L. 1971b. Spatial differentiation of the Carabus L. (*Carabidae*, *Coleoptera*) mobility. *Ekologia Polska*, 19: 1–34.
- HEIKKALA O., SEIBOLD S., KOIVULA M., MARTIKAINEN P., MÜLLER J., THORN S. & KOUKI J. 2016. Retention forestry and prescribed burning result in functionally different saproxylic beetle assemblages than clear-cutting. *Forest Ecology and Management*, 359: 51–58. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.09.043>
- HERMY M. & VERHEYEN K. 2007. Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity. In: NAKASHIZUKA T. (ed.): *Sustainability and Diversity of Forest Ecosystems*. Tokyo: Springer, pp. 361–371. https://doi.org/10.1007/978-4-431-73238-9_1
- KOIVULA M.J., VENN S., HAKOLA P. & NIEMELÄ J. 2019. Responses of boreal ground beetles (Coleoptera, Carabidae) to different logging regimes ten years post harvest. *Forest Ecology and Management*, 436: 27–38. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.12.047>
- LANGROCK R., KING R., MATTHIOPOULOS J., THOMAS L., FORTIN D. & MORALES J.M. 2012. Flexible and practical modeling of animal telemetry data: Hidden Markov models and extensions. *Ecology*, 93: 2336–2342. <https://doi.org/10.1890/11-2241.1>
- LINDENMAYER D.B., LIKENS G.E., ANDERSEN A., BOWMAN D., BULL C.M., BURNS E., DICKMAN C.R., HOFFMANN A.A., KEITH D.A., LIDDELL M.J., LOWE A.J., METCALFE D.J., PHINN S.R., RUSSELL-SMITH J., THURGATE N. & WARDLE G.M. 2012. Value of long-term ecological studies. *Austral Ecology*, 37: 745–757. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02351.x>
- LÖVEI G.L. & SUNDERLAND K.D. 1996. Ecology and behaviour of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41: 231–256. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001311>
- MAGURA T. 2017. Ignoring functional and phylogenetic features masks the edge influence on ground beetle diversity across forest-grassland gradient. *Forest Ecology and Management*, 384: 371–377. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.10.056>
- MAGURA T. & LÖVEI G.L. 2019. Environmental filtering is the main assembly rule of ground beetles in the forest and its edge but not in the adjacent grassland. *Insect Science*, 26: 154–163. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12504>
- MORI A.S. & KITAGAWA R. 2014. Retention forestry as a major paradigm for safeguarding forest biodiversity in productive landscapes: A global meta-analysis. *Biological Conservation*, 175: 65–73. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.04.016>
- MURRAY B.D., HOLLAND J.D., SUMMERVILLE K.S., DUNNING J.B., SAUNDERS M.R. & JENKINS M.A. 2017. Functional diversity response to hardwood forest management varies across taxa and spatial scales. *Ecological Applications*, 27: 1064–1081. <https://doi.org/10.1002/eap.1532>

- NEGRO M., CASALE A., MIGLIORE L., PALESTRINI C. & ROLANDO A. 2008. Habitat use and movement patterns in the endangered ground beetle species, *Carabus olympiae* (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology*, 105: 105–112. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.015>
- NIEMELÄ J., KOIVULA M. & KOTZE D.J. 2007. The effects of forestry on carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) in boreal forests. *Journal of Insect Conservation*, 11: 5–18. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9014-0>
- NOLTE D., SCHULDT A., GOSSNER M.M., ULRICH W. & ASSMANN T. 2017. Functional traits drive ground beetle community structures in Central European forests: Implications for conservation. *Biological Conservation*, 213: 5–12. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.038>
- OKUZAKI Y. 2021. Effects of body size divergence on male mating tactics in the ground beetle *Carabus japonicus*. *Evolution*, 75: 2269–2285. <https://doi.org/10.1111/evo.14302>
- PAILLET Y., ARCHAUX F., DU PUY S., BOUGET C., BOULANGER V., DEBAIVE N., GILG O., GOSSELIN F. & GUILBERT E. 2018. The indicator side of tree microhabitats: A multi-taxon approach based on bats, birds and saproxylic beetles. *Journal of Applied Ecology*, 55: 2147–2159. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13181>
- POMMERENING A. & MURPHY S. T. 2004. A review of the history, definitions and methods of continuous cover forestry with special attention to afforestation and restocking. *Forestry*, 77: 27–44. <https://doi.org/10.1093/forestry/77.1.27>
- RIECKEN U. & RATHS U. 1996. Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. *Annales Zoologici Fennici*, 33: 109–116.
- RŮŽIČKOVÁ J. & ELEK Z. 2021a. Recording fine-scale movement of ground beetles by two methods: Potentials and methodological pitfalls. *Ecology and Evolution*, 11: 8562–8572. <https://doi.org/10.1002/ece3.7670>
- RŮŽIČKOVÁ J. & ELEK Z. 2021b. Unequivocal Differences in Predation Pressure on Large Carabid Beetles between Forestry Treatments. *Diversity*, 13: 484. <https://doi.org/10.3390/d13100484>
- RŮŽIČKOVÁ J., SÁNDOR B., SZLÁKVO A. & ELEK Z. 2021. Individual movement of large carabids as a link for activity density patterns in various forestry treatments. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 67(1): 77–86. <https://doi.org/10.17109/AZH.67.1.77.2021>
- SAPIA M., LÖVEI G.L. & ELEK Z. 2006. Effects of varying sampling effort on the observed diversity of carabid (Coleoptera: Carabidae) assemblages in the Danglebe Project, Denmark. *Entomologica Fennica*, 17: 345–350. <https://doi.org/10.33338/ef.84356>
- SCHIRMEL J., BLINDOW I. & BUCHHOLZ S. 2012. Life-history trait and functional diversity patterns of ground beetles and spiders along a coastal heathland successional gradient. *Basic and Applied Ecology*, 13: 606–614. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.08.015>
- THIELE H.U. 1977. *Carabid Beetles in Their Environments*. New York: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-81154-8>
- VANBERGEN A.J., WOODCOCK B.A., WATT A.D. & NIEMELÄ J. 2005. Effect of land-use heterogeneity on carabid communities at the landscape scale. *Ecography*, 28: 3–16. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2005.03991.x>
- WOOTTON J.T. 1998. Effects of disturbance on species diversity: a multitrophic perspective. *The American Naturalist*, 152: 803–825. <https://doi.org/10.1086/286210>
- YAMANAKA S., YAMAURA Y., SAYAMA K., SATO S. & OZAKI K. 2021. Effects of dispersed broad-leaved and aggregated conifer tree retention on ground beetles in conifer plantations. *Forest Ecology and Management*, 489: 119073. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119073>

Beetles in the forest: long-term effects of habitat change on the structure of ground beetle assemblages, from community level to individual behaviour²

ZOLTÁN ELEK

Department of Biostatistics, University of Veterinary Medicine Budapest, 1078 Budapest, István utca 2., Hungary
E-mail: elek.zoltan@univet.hu

ÁLLATTANI KÖZLEMÉNYEK (2024) 109(1–2): 123–135.

Abstract. In a long-term study (2014–2018), I assessed the effects of four forest management treatments [clear-cutting area, retention tree group, preparation cutting (elements of the cutting regime) and gap-cutting (intervention of the evergreen forest regime)] on the structure of the ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae), based on taxon-based and functional diversity metrics, relative to untreated control stands. I also combined this research with tracking individual movement patterns to address the behavioural aspect of habitat use. I confirmed that the functional redundancy of the forest specialist gerbil community is a good characterization of the naturalness of forest stands, and that this group is also sensitive to changes in canopy closure. This approach can help to identify forest management strategies that can contribute to sustainable forest management.

Keywords: individual behaviour, sustainable forest management, community structure; Carabidae

Accepted: 17.11.2024

Published online: 29.11.2024

² Short outline of DSc dissertation (defended in 2023). The complete work can be accessed: <https://real-d.mtak.hu/1478/>