

**Futóbogarak (Coleoptera: Carabidae)
táplálkozási deficitjének vizsgálata különböző
erdészeti kezelések alatt álló fás élőhelyeken**

37. OTDK Biológia Szekció

Készítette:

Székely Áron

Biológia BSc, 3. félév

Témavezetők:

Růžicková Jana, PhD

Eötvös Loránd Tudományegyetem Természettudományi Kar
Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék
tudományos munkatárs

Elek Zoltán, DSc

Állatorvostudományi Egyetem
Biostatisztika Tanszék
egyetemi docens

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR
BIOLÓGIAI INTÉZET



Budapest, 2025

Tartalomjegyzék

Összefoglaló	3
1. Bevezetés	4
1.1. Erdők és erdőgazdálkodás Magyarországon	4
1.2. A futóbogarak szerepe	5
2. Célkitűzések	7
3. Anyag és módszer	8
3.1. A mintevételi terület bemutatása	8
3.2. Mintavétel	9
3.3. Etetési kísérlet	9
3.4. Adatelemzés	11
4. Eredmények	12
4.1. Az adatok bemutatása	12
4.2. Exploratív adatelemzés grafikus módszerekkel	12
4.3. Statisztikai modellezés és a változók szelekciója	16
4.4. Variancia-analízis (ANOVA)	19
4.4.1. Post-hoc tesztek	19
5. Az eredmények megvitatása	20
6. Konklúzió	22
Irodalomjegyzék	23

Összefoglaló

Az erdőökológiai kutatások jelentős hányada foglalkozik a különféle erdészeti kezelések hatásaival az erdei életközösségekre. A kisebb-nagyobb mértékű emberi beavatkozások az erdőszerkezetet jelentős mértékben változtatják meg, kihatva a terület mikroklímájára, az ott élő életközösségek fajösszetételére, és így a populációs kapcsolatokra is. Jelen munka a futóbogarak, mint modellszervezetek táplálkozási deficitjének kísérletes vizsgálatával foglalkozik, különböző erdészeti kezelések alatt álló hazai gyertyános-tölgyes állományokban. Az etetési kísérletekhez olyan egyedeket gyűjtöttünk, amik tarvágásos kezelés alatt álló erdőrészekből származnak, illetve olyan kontrol állományokból, ahol nem történt erdészeti kezelés az elmúlt 20 évben. Adatelemzéseim eredményei azt mutatták, hogy az eltérő kezelésből származó egyedek táplálkozási aktivitásában jelentős különbség mutatkozik. A tarvágás bogarai a hátrányukra megváltozott élőhelyviszonyok miatti táplálékhiány következtében könnyebbek; illetve alultápláltságuk miatt gyorsabban és nagyobb mértékben gyarapodik a tömegük, mint a zárt erdőből származó egyedek esetében. A megváltozott mikroklimatikus és egyéb viszonyok így alapjaiban írják át a fajon belüli predációs és egyéb kapcsolatok szerkezetét, ami által egy újabb síkon fogható meg a tarvágás negatív hatása, és az alternatív kezelési módszerek kidolgozásának és használatának lehetősége.

1. Bevezetés

1.1. Erdők és erdőgazdálkodás Magyarországon

Magyarország földrajzi fekvésének köszönhetően történelmileg bővelkedett erdőterületekben. A Kárpát-medence közepén, a valódi mérsékelt övben helyezkedik el, éghajlata leginkább nedves kontinentális. Ennek megfelelően éves csapadékatlaga 600-700 mm (BARTHOLY & PONGRÁCZ 2011), amely jóval meghaladja az erdők kialakulásához szükséges nagyjából 500 mm-es éves csapadékot. Becslések szerint a honfoglalás időszakában a nagy mértékű tájalakításokkal még nem sújtott ország (a mai határokhoz igazítva) mintegy felét természetes erdők borították (NÉMETH 1997). Az Alföld potenciális vegetációjának több mint 77%-a erdő, ami a jelenlegi 1,5%-os természetközeli állapotú erdőborításhoz képest igen drasztikus különbség (BARTHA 1993). Az országos erdősültségi arány az elmúlt ezer évben folyamatosan csökkent: napjainkra a Központi Statisztikai Hivatal adatai szerint az ország 21,0%-a tekinthető erdősültnek (KSH 2022). Ennek kevesebb, mint fele védelmi és jóléti, és mintegy 56%-a gazdasági rendeltetésű, vagyis az országban lévő erdőterületek több, mint a felén, közelítően 11600 km²-en folyik jelentős gazdasági célú erdőgazdálkodás.

A – történelmi adatokhoz képest – csökkent kiterjedésű erdők megőrzése nagy mértékben felértékelődött az elmúlt időkben. Természetvédelmi szempontból így kulcskérdés ennek a gazdálkodásnak a konkrét kivitelezési formája, a meggondolatlan vagy túl drasztikus vágások ugyanis hosszútávú élőhely-leromlást és biodiverzitás-csökkenést hoznak magukkal, ami létében fenyegeti a hazai erdei életközösségeket. Erdészeti körökben folyamatos dilemma és mérlegelés részét képezi az ennek ellenálló kezelési forma kiválasztása (pl. GRIBEK 2019, KAMANDINÉ *et al.* 2011). A klasszikus vágásos erdőgazdálkodás mellett újonnan elterjedőben van az ún. örökerdő gazdálkodás, melynek célja, hogy egy korban és faösszetételben is diverz erdőállományt biztosítson, időben folytonos módon (ÓDOR 2024). Ez nem csak természetvédelmi szempontokból előnyös, hanem gazdasági relevanciája is lehet, ugyanis az örökerdő gazdálkodás egy folytonos, nagyobb megszakítások nélküli jövedelmet biztosít az azt fenntartó gazdának, az újulat felszaporodására való várakozás helyett.

A lehetséges kezelési módok közül kiemelkedik egy, amely első ránézésre és behatóbb vizsgálatok után is jóval drasztikusabb természetvédelmi és ökológiai változásokkal jár, ez pedig a tarvágás. Ennek során egy meghatározott területen az arra megérett erdőrészt teljesen letermelik. Kisebb fás szigetek, úgynevezett hagyásfacsoportok ugyan maradhatnak az erdő helyén (klasszikus példa erre, ha védett madár ismerten fészkel a tarvágásra kijelölt

rész egyik fáján, és a fészket tartalmazó és az azt közvetlen környező fákat meghagyják), ám az alapvető – elsősorban mikroklimatikus – változásokat ezek sem tudják alapjaiban ellensúlyozni.

A hagyományos erdőgazdálkodásban jelentős tarvágás hatásairól számos kutatás született. Gyakori megfigyelés, hogy tarvágás után megváltozik a besugárzás mértéke, intenzitása és időbeli eloszlása, illetve ennek következtében a talajhőmérséklet (pl. RADLER *et al.* 2010). Ebből következően a talajnedvesség mértéke is drasztikusan csökken, és a kivágott terület érzékenyebb lesz az olyan extrém időjárási körülményekre, mint az aszály vagy a fagy (CHOJNACKA-OŽGA & OŽGA 2020).

A meteorológiai vizsgálatok mellett a másik megközelítés a tarvágások kutatásában az élőlényekre gyakorolt közvetlen hatás vizsgálata, melyet ez a dolgozat is követ. Ennek során a terület életközössége kerül vizsgálatra: biodiverzitásuk és tömegességük, vagy akár aktivitási mintázatuk és egyéb élettani faktoruk egyaránt képezheti kutatás tárgyát. A kutatások új vonalát jelentik a rovarökológiában az egyedi viselkedésen alapuló megközelítések, amelyek segíthetnek azt megérteni, hogy mi befolyásolja az egyes rovarközösségek élőhelyhasználatát hosszú távon (KISSLING *et al.* 2014). Az ilyen jellegű vizsgálatok magába foglalják az egyedi mozgást (ELEK *et al.* 2021), a predációs kockázatot (RŮŽIČKOVÁ & ELEK, 2021), valamint a forráslimitáltságot célzó, *ad libitum* etetési kísérleteket is (TOFT *et al.* 2019).

1.2. A futóbogarak szerepe

A futóbogarak családjába tartozó fajok régóta képezik az erdőökológiai kutatások modelljeinek egy jelentős részét, köszönhetően például a jól ismert taxonómiájuknak, fajgazdagságuknak, nagy méretüknek és változatos ökológiai igényüknek (KOIVULA 2011), vagy éppen a nagy tömegben való gyűjthetőségük miatti kvantitatív statisztikai elemezhetőségüknek, és a környezeti tényezőkre való érzékeny reakciójuknak (SZÉL *et al.* 2007).

Hazánkban valamivel több, mint 500 futóbogár-faj fordul elő (SZÉL 2005). Ezek jelentős része kistermetű, de akad köztük több közepes- és nagyméretű faj is. Néhány kivétellel közös jellemzőjük a talajfelszínlakó életmód (erre utal angol nevük is, a *ground beetles*) és az, hogy többségük ragadozó. A nagy fajgazdagságnak köszönhetően eltérő környezetekhez adaptálódva szinte minden fontosabb hazai élőhelytípusban megtalálhatóak. Ez, és az életmódjukból adódó könnyű gyűjthetőség (kis erőbefektetéssel, gyorsan lehet

csapdázni őket, nagy egyedszámban, akár élve is), illetve a fent ismertetett indokok kiváló modellállattá teszik őket hazánkban is.

A futóbogarak generalista ragadozóként változatos életközösségekben játszanak jelentős és kritikus szerepet. Táplálkozási viselkedésük részeként akár naponta a testtömegüknek megfelelő mennyiségű táplálékot is képesek elfogyasztani, ami leginkább ízeltlábúak széles köréből, például levéltetvekből, hernyókból és meztelencsigákból tevődik össze (LÖVEI & SUNDERLAND 1996). Amíg a legtöbb fajuk ragadozó vagy mindenevő, kis hányaduk növényevő és főként különféle magvakkal táplálkozik (KROMP 1999, HONĚK *et al.* 2003). A mezőgazdasági területeken előforduló fajok táplálkozási szokásai és zsákmányszerzési preferenciái széles körben kutattak (pl. MAIR & PORT 2001, TOFT *et al.* 2019, DE HEIJ *et al.* 2023), köszönhetően a kártevő gerinctelenekre és növényekre gyakorolt hatásaiknak (KROMP 1999, SYMONDSON *et al.* 2002). Mindezek ellenére a kezelt erdei életközösségek futóbogarainak táplálkozási ökológiájáról szóló kutatások száma a mai napig alacsony (TOFT *et al.* 2019).

2. Célkitűzések

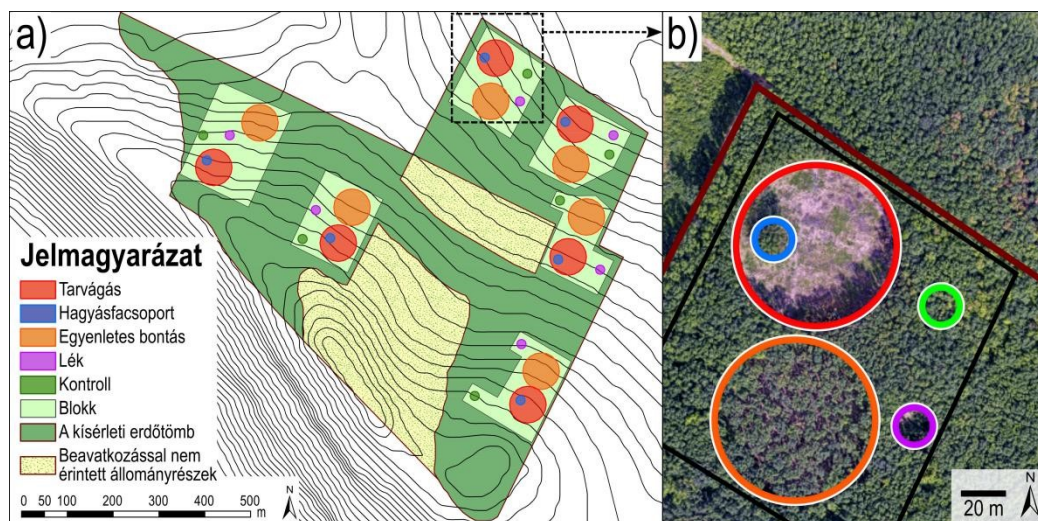
Munkám célja, hogy megvizsgálja, hogy az eltérő kezelések alatt álló erdei élőhelyek milyen hatással vannak az ott élő futóbogárfajok táplálkozására. Kiinduló hipotézisem, hogy a tarvágás negatív hatással van a bogarak fitneszére, így az onnan származó egyedek a megváltozott viszonyok miatt nagyobb táplálék-deficittel küzdenek, mint a kontrolállományból származó egyedek. A főbb célkitűzéseim:

- ha a kezdeti hipotézis szerint van a kezelési módok közt különbség, e különbség létének és természetének statisztikai szignifikanciával való igazolása és felderítése,
- bebizonyítani statisztikai modelleken keresztül, hogy amennyiben létezik ilyen különbség, azért valóban az eltérő kezelési mód a felelős.

3. Anyag és módszer

3.1. A mintevételi terület bemutatása

A kutatási terület Pilisszántó és Pilisszentkereszt határában, a Hosszú-hegyen található. Ezen a helyen folynak az Ökológiai Kutatóközpont és a Pilis Parkerdő Zrt. által közösen létrehozott Pilis Üzem mód és Pilis Lélek Kísérletek, melynek célja a projekt leírása szerint az „erdészeti fahasználatok termőhelyre, felújulásra és biodiverzitásra gyakorolt hatásának kísérletes vizsgálata”. A kísérlet honlapja a <https://piliskiserlet.ecolres.hu/> címen érhető el. A kísérlet egy 80 éves gyertyános-tölgyes erdőállományban zajlik, amelyen belül több, különféle erdőgazdálkodási móddal kezelt parcellát különítenek el. Az érintetlenül hagyott zárt erdőrészek és fél hektáros tarvágáson kívül 20 méteres átmérőjű hagyasfacsportok, fél hektáros egyenletes bontású területek, 20 méteres átmérőjű lékek és kontrol állományok is kialakításra kerültek (1. ábra). A különféle erdészeti kezelések hatásait azok mikroklimatikus viszonyai (páratartalom, hőmérséklet, megvilágítottság, talajnedvesség), valamint indikátorszervezetek (aljnövényzet, talajlakó gerinctelenek, környezeti DNS, stb.) szerint vizsgálják és hasonlítják össze, ezzel átfogó képet adva az egyes kezelések környezeti hatásairól.



1. ábra. A Pilis Kísérlet áttekintő térképe (forrás: <https://piliskiserlet.ecolres.hu/kepek>).

A Pilisi Kísérlet két részből áll: egyrészt a Pilis Üzem módból, amelyben a tradicionális vágások és az örökerdő kezelését hasonlítják össze; másrészt a Pilisi Lélek Kísérletből, amelyben az erdőbe vágott lékek alakjára és méretére vonatkozó kutatások folynak. A lékek olyan, néhány fa elbontásával kialakított kisebb nyílt foltok, amelyek – bár a léken belül minden fa el van távolítva –, mikroklimatikus és biodiverzitási szempontból mégis inkább a

zárt erdőhöz hasonlatos módon jellemezhetőek és viselkednek, mintsem a tarvágáshoz analóg módon, így potenciálisan új, kíméletes vágási formát jelenthetnek.

A projekt 2014 óta folyik, így idén már tízéves adatsorok állnak rendelkezésünkre, melyek alapján számos publikáció született, többek között a pókfauna, az aljnövényzet, az avartakaró, vagy a mikroklíma köréből. Futóbogarakkal kapcsolatos vizsgálatok is történtek már: kutatták a taxonok szerinti összetételük és biodiverzitásuk (ELEK *et al.* 2018), a mozgási mintázatuk (RŮŽIČKOVÁ *et al.* 2021, ELEK *et al.* 2021), illetve a rájuk nehezedő predációs nyomást is (RŮŽIČKOVÁ & ELEK 2021).

3.2. Mintavétel

A futóbogarak mintavétele élvezefogó csapdázással történt élő-konzerváló folyadék használata nélkül. Ennek során egy normál méretű (5 dl) műanyag pohár kerül leásásra úgy, hogy pereme a talajjal kerüljön egy szintbe. A gyűjtési módszerrel nagy hatékonysággal, automatizáltan lehet gyűjteni a talajfelszínen mozgó bogarakat, így a futóbogarakat is, ráadásul nagy egyedszámban, ami jelen kísérlethez elengedhetetlen volt. A talajcsapdák 2023 májusában és októberében lettek lerakva. Tíz csapdát helyeztünk ki a kontrol zárt erdőbe, minimum száz méterre az erdőszéltől, és további tízet a tarvágás közepére. A csapdák négy napig voltak kint a területen, és a mortalitás csökkentése érdekében napjában kétszer, reggel és délután lettek ellenőrizve. A gyűjtött anyagból négy nagyméretű fajt válogattunk ki, melyeket alkalmasnak találtunk a modellezésre (*Abax ater*, *Carabus nemoralis*, *C. scheidleri* és *C. ullrichii*), vagyis elég nagy termetűek voltak ahhoz, hogy nagyobb nehézségek nélkül végrehajthassuk rajtuk az etetési kísérletet, illetve elég nagy példányszámban voltak jelen a területen, hogy statisztikailag értékelhetőek legyenek az eredmények. A faji szintű határozásokat külső morfológiai bélyegek segítségével végeztük szakirodalmi források alapján (HURKA 1996). A többi befogott faj egyedeit szabadon engedték a gyűjtési helyük közelében.

3.3. Etetési kísérlet

A talajcsapdák összegyűjtése után az élő egyedeket egyedi azonosítóval láttuk el, illetve megállapítottuk az ivaruk és Mettler Toledo analitikai mérleggel négy tizedes pontossággal grammban lemértük a tömegüket. Az ivart külső bélyegek alapján (például a *C. nemoralis* egyedein a csak a hímek esetén kiszélesedő elülső lábfej segítségével) határoztuk meg, az azonosítót pedig nem az egyedekre, hanem az őket tartalmazó egyéni tárolókra tettük. Digitális fényképezőgéppel készített egyéni fényképek alapján ImageJ 1.54e szoftverrel

(SCHNEIDER *et al.* 2012) lemértük a szárnyfedőjük (elytra) hosszát (2. ábra). Az adatokat egy adatbázisba rendeztük egyedenként.

Az egyedeket laboratóriumi körülmények között tartottuk. Minden egyedet egy önálló műanyag tárolóba raktunk, melyek nagyobb egységként egy-egy (egyéb mellett lévő) kísérleti dobozban voltak elhelyezve a laboratóriumban. Ez lehetővé tette az egyedek későbbi azonosítását, valamint megakadályozta az egyedek keveredését és egymással való interakcióját. Ezután a bogarak kaptak egy egyedileg ismert (~1-2 gramm) kezdeti tömegű párizsidarabot tápláléknak, amely a vízvesztés és kiszáradás miatt minden második nap cserélve lett. Ennek köszönhetően a bogarak a kísérlet ideje alatt folyamatosan *ad libitum* tudtak táplálkozni. A párizsi vagy hasonló élelmiszer már korábbi vizsgálatokban is sikeresen szolgált fő táplálékforrásként bogarak számára, vagyis a szükséges tápelemeket kielégítően tartalmazza a mérések sikeres lebonyolításához az – alapvetően generalista ragadozó – futóbogarak esetében. A mérések a kísérlet ideje alatt naponta zajlottak minden egyes reggel, az esedékes táplálékcserevel egybekötve. Az etetési kísérletet alapesetben hat napig folytattuk, ez a mortalitással változott az esetek egy részében. A kísérlet viszonylagos időbeli rövide azzal igazolható, hogy a természetben a ragadozó bogarak esetében alapvetően forráslimitáltság uralkodik, így az egyedek *ad libitum* körülmények közt 3-6 napon belül nyugalmi állapotba kerülnek a feltételezett túltápláltság következtében (TOFT 2019).

Az adatokat egyberendezve egy klasszikus, illetve kissé átalakítva egy orthogonális adatbázist alkottam, amelyet a későbbi statisztikai vizsgálatokhoz használtam. Minden egyedhez tartozott egy azonosító, az egyed laboratóriumon belüli helyét jelölve egy kísérleti doboz azonosító, a gyűjtési idő, a kezelési forma (zárt erdő vagy tarvágás), a szárnyfedő hossza, a fajnév, az ivar, és a kezdeti, illetve a napok előrehaladtával a további testtömeg-adatok.



2. ábra. Egy szárnyfedő mérésre használt mintafotó (*C. ullrichii* ♂, kép: Růžicková Jana).

3.4. Adatelemzés

Az összegyűjtött adatok utólagos elemzését az R 4.3.1 nyelv (R CORE TEAM 2023) használatával végeztem el, az RStudio kódszerkesztő programot használva (RSTUDIO TEAM 2024). Az elemzés során elsőként különféle leíró statisztikai mutatókat gyűjtöttem össze az adatokból, majd a grafikus adatelemzéssel folytattam. Ez utóbbihoz a gridExtra (AUGUIE 2017) megjelenítési, illetve a ggplot2 (WICKHAM 2016) diagramok és grafikonok készítésében szerepet játszó kiegészítő csomagokat használtam. Ezután a modellezés során lineáris modelleket építettem, illetve variancia-analízist alkalmaztam rajtuk, és különféle szempontok szerint kiválasztottam a legmegfelelőbb modellt a változók ún. backward szelekciójával, azaz a legösszetettebb modellből kiindulva addig csökkentettem a (nem ható) változók számát, amíg a lehető legjobb magyarázóerőt kaptam. Ezután a modellt post-hoc teszteknek vetettem alá, melyhez a multcomp kiegészítő csomagot használtam (HOTHORN *et al.* 2008).

4. Eredmények

4.1. Az adatok bemutatása

A kihelyezett talajcsapdákból összesen 99 darab nagytestű futóbogarat válogattunk ki, amelyek négy fajba tartoztak. Ebből 20 *C. ullrichii* és 6 *C. scheidleri* került ki, melyeket a kis fogott egyedszám miatt a további vizsgálatokba nem építettem be a jobb megbízhatóság kedvéért.

A jelen kutatás alapjául tehát a kísérletben összesen 73 egyedet vizsgáltunk, ebből 26 egyed az *A. ater* és 47 a *C. nemoralis* fajba tartozott. Az összesített ivararányt 23 nőstény és 50 hím adta ki. Az *A. ater* esetében ez 9/17, míg a *C. nemoralis* fajnál 14/33 volt. Ennek oka az ivarok közti eltérő mozgási aktivitás: korábbi vizsgálatok kimutatták, hogy a hímek aktívabbak a nőstényeknél (pl. SZYSZKO 2004), ami megmutatkozik a talajcsapdákkal fogott egyedek ivararányában is. Az átlagos kezdeti testtömeg a kisebb termetű (átlagos szárnyfedő hossz = 12.00 mm) *A. ater*-nél ennek megfelelően kisebb, kerekítve 0.35 g volt, mint a nagyobb testű (átlagos szárnyfedő hossz = 14.86 mm) *C. nemoralis*-nál, ahol ezen érték 0.47 g.

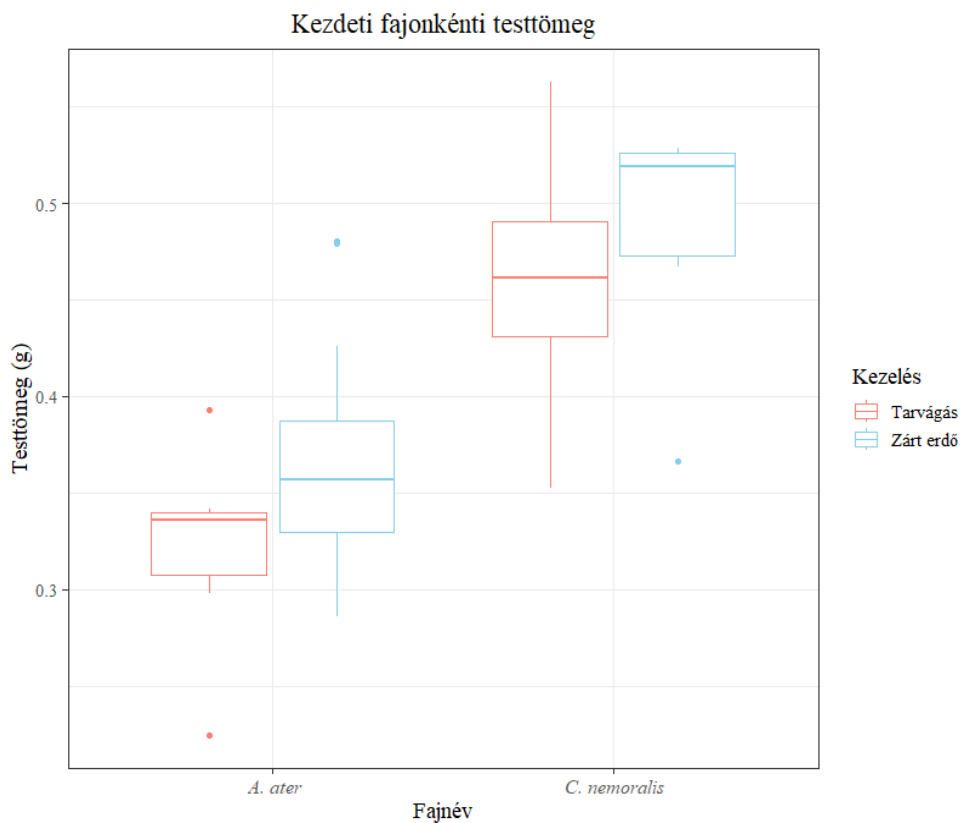
Zárt erdőből összesen 26, míg a tarvágásról 47 egyedet gyűjtöttünk be. *A. ater*-ből 19, illetve 7, *C. nemoralis*-ból 7, illetve 40 egyed lett rendre begyűjtve.

A testtömeget mérési nehézségek miatt nem minden egyednél mértük hat teljes napig. Az egyedek mindegyikét lemértük a kísérlet legelején, és az első, illetve a második napon is. A harmadik napon az egyedek 89%-a (65 egyed), a negyedik napon a 77%-a (56 egyed), az ötödik napon az 53%-a (39 egyed), a hatodik napon pedig a 23%-a (17 egyed) lett még sikeresen lemérve. A – főként negyedik naptól kezdve érvényesülő – nagyfokú mortalitás magyarázata, hogy a mérési periódusokat a bogarak természetes életsiklusának vége felé végeztük májusban és októberben, így az egy-két évet élő, és lárvá formájában áttelelő egyedek természetes mortalitása (THIELE 1977) egybecsengett a kísérlet idejével.

4.2. Exploratív adatelemzés grafikus módszerekkel

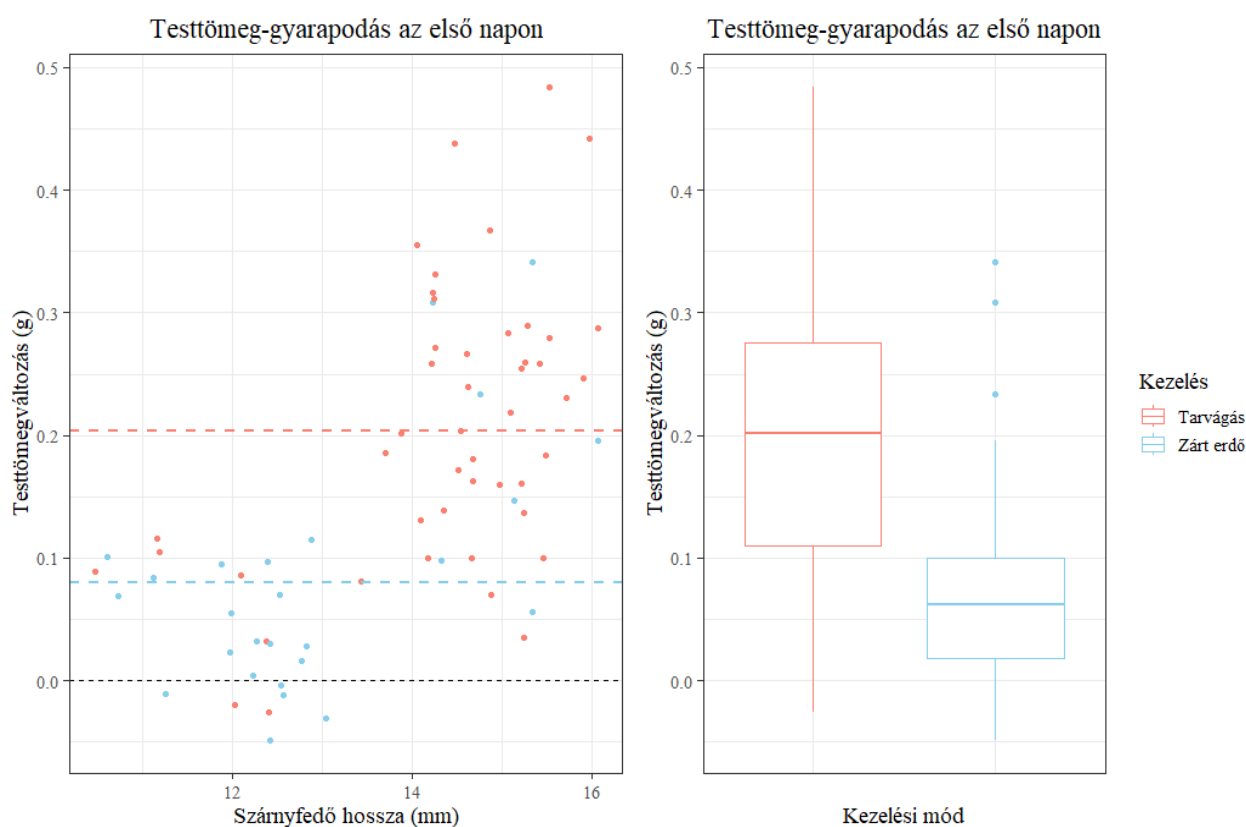
Az adatbázisba felvitt adatok feltáró elemzése szükségszerűen a grafikus interpretációval kezdődik. Néhány jól megválasztott grafikon segítségével előzetes belátást kapunk az adathalmaz szerkezetéről, és a későbbi statisztikai próbák várható, intuitív eredményéről. Vizsgálataim olyan főbb ábratípusokkal kezdtem, melyek a legjobban reflektálnak a hipotéziseimre.

A 3. ábra a két faj kezdeti, azaz az etetési kísérlet előtti testtömegét mutatja egy dobozdiagramon keresztül. Az eltérő élőhelyek szerinti színezés következtében látható, hogy a tarvágásról származó egyedek mediánja mindkét faj esetében kisebb, mint a zárt erdőből származó egyedeké ($med_{ater-tarvágás}=0.336g$, $med_{ater-zárt\ erdő}=0.357g$, $med_{nemoralis-tarvágás}=0.461g$, $med_{nemoralis-zárt\ erdő}=0.519g$), de az interkvartilisek összehasonlítása is hasonló tendenciát mutat.



3. ábra. Kezdeti fajonkénti testtömeg (a dobozok belsejében lévő vastag vonal a mediánt, a dobozok terjedelme az interkvartilis tartományt jelöli, míg a függőleges vonalak a terjedelmet, a pontok pedig az extrém értékeket mutatják).

A 4. ábrán az első napi testtömeg-gyarapodás látható az etetési kísérlet során. A bal oldalt az y tengelyen megjelenő testtömegváltozást a szárnyfedő függvényében ábrázoltam, itt látható, hogy a két faj szárnyfedőhossz alapján többé-kevésbé elválik, de vannak köztük átfedések. Egy-egy megfelelő színű szaggatott vízszintes vonal jelöli a két élőhely átlagát, mely kirajzolja, hogy a tarvágásról származó egyedek tömege (csakúgy, mint a hipotézis szerint) ténylegesen nagyobb mértékben növekedik a zárt erdőhöz képest. A jobb oldali dobozdiagramon ugyanezen eredmény egy másik interpretációja látható, az x tengelyen az élőhellyel a szárnyfedő helyett, szintén látványosan eltérő mintaátlagokkal és immáron át nem fedő interkvartilisekkel.



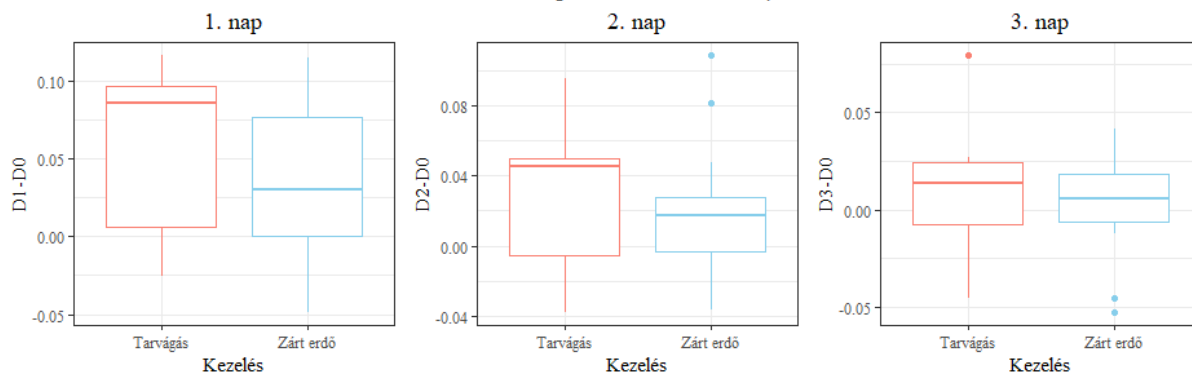
4. ábra. Testsúly-gyarapodás az első napon (a jobboldalon a dobozok belsejében lévő vastag vonal a mediánt, a dobozok terjedelme az interkvartilis tartományt jelöli, míg a függőleges vonalak a terjedelmet, a pontok pedig az extrém értékeket mutatják).

Az 5. ábra az első három etetés utáni mérések változásait mutatja be a faj és az élőhely függvényében. Látható, hogy az *A. ater* esetében mindhárom nap meghaladta a tarvágás átlaga a zárt erdőt, azonban az interkvartilisek, így a terjedelem terén is jelentős átfedést

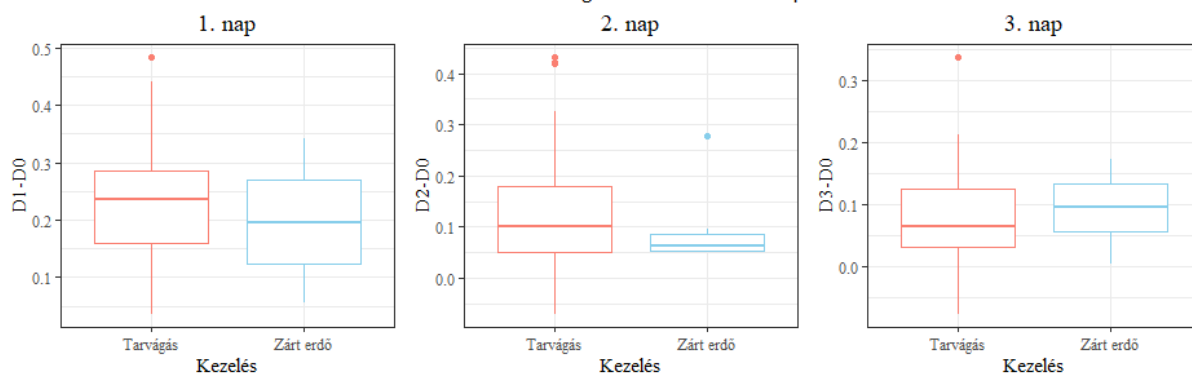
tapasztaltunk; ez az átfedés a *C. nemoralis* esetében is jelen van, azzal a különbséggel, hogy e fajnál a harmadik nap már a tarvágás átlaga volt az alacsonyabb.

A testtömegváltozás áttekintése (D1-D3)

A. ater testtömegváltozása a nulladik naptól

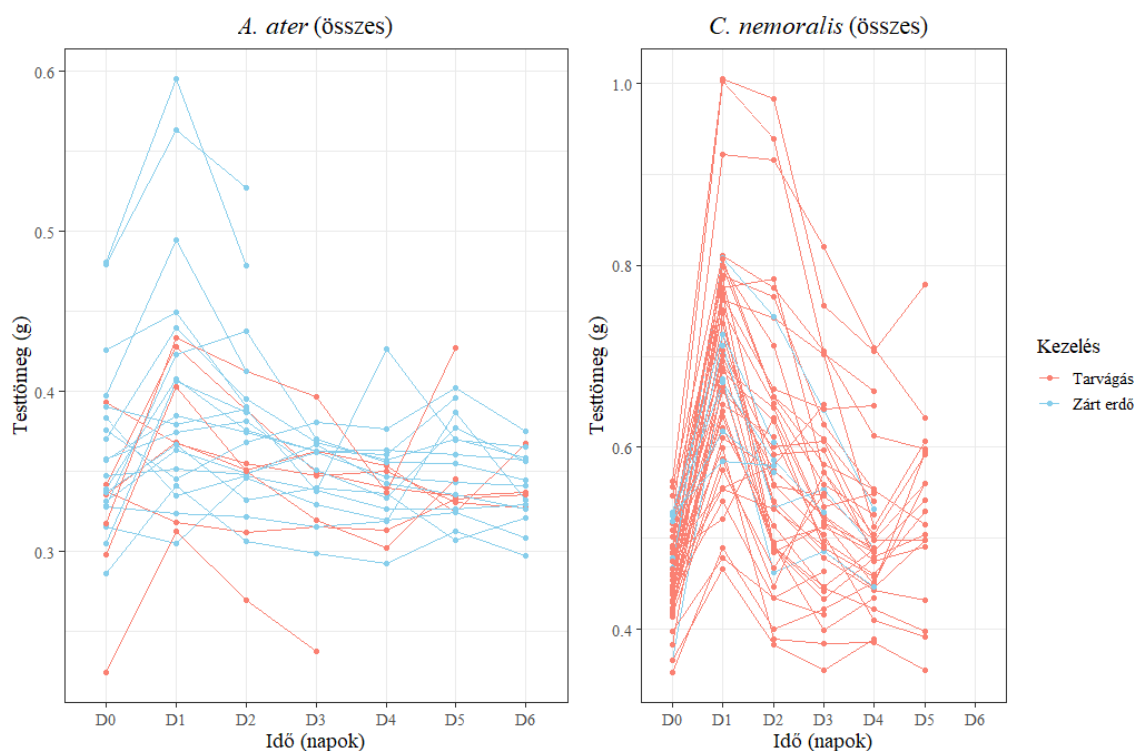


C. nemoralis testtömegváltozása a nulladik naptól



5. ábra. Az első három nap testtömeg-változásainak áttekintése (a dobozok belsejében lévő vastag vonal a mediánt, a dobozok terjedelme az interkvartilis tartományt jelöli, míg a függőleges vonalak a terjedelmet, a pontok pedig az extrém értékeket mutatják).

Végül a 6. ábrán a bogarak aktuális testtömegét ábrázoltam a mérés után, a napok (idő) függvényében. Minden egyes vonal egy egyedet jelöl, a kezdeti testtömegtől kiindulva a kísérlet végén mért értékig. A színek továbbra is megfeleltethető az élőhelyeknek, vagyis a tarvágásnak és zárt erdőnek. Az ábrák azt mutatják, hogy nincs olyan jelentős mértékű egyedi variancia (változatosság) az egyedek közt, ami nagymértékben torzítaná a statisztikai modellezést és a további statisztikai próbákat.



6. ábra. Az egyes egyedek testtömegútja a kísérlet alatt, az idő (vagyis a napok) függvényében.

4.3. Statisztikai modellezés és a változók szelekciója

A lineáris regressziós modellezés általános célja egy függvényszerűen leírható kapcsolat keresése egy (vagy több) független (magyarázó) változó, és egy függő változó között. Ily módon azonosíthatók hatások, melyek szignifikáns kihatással vannak a függő változó értékére a modellezésben vizsgált értéktartományon belül, azaz a detektált mintázatok háttérében nem a véletlen áll, hanem az élőhelyek szisztematikus hatása.

A függő változó a kísérletben a testtömeg értéke, a lehetséges magyarázó változók pedig az összes többi rögzített adat közül kerülnek ki, vagyis szóba jöhet a kezelés, a faj, az ivar, a gyűjtési dátum, a szárnyfedő, a kísérleti doboz azonosító, illetve a nap sorszáma, amelyhez az adott testtömeg-érték tartozik. Látható, hogy a legtágabb modell az összes

lehetséges hatás belefoglalásával összesen hét paraméteres, így ennek szűkítésével kezdtem el a változók szelekcióját. Az egyes változók átlagos hatásának becslésére Tukey-tesztet használtam, ami az összes vizsgált kezelésre (faktoriális magyarázó változók, mint ivar, faj, és élőhelytípus) számolt függő változó átlagát hasonlítja össze az összes többi kezelés átlagával. Ez a legjobb rendelkezésre álló módszernek tekinthető olyan esetekben, amikor konfidencia-intervallumokkal dolgozunk, vagy ha a minták mérete nem egyenlő.

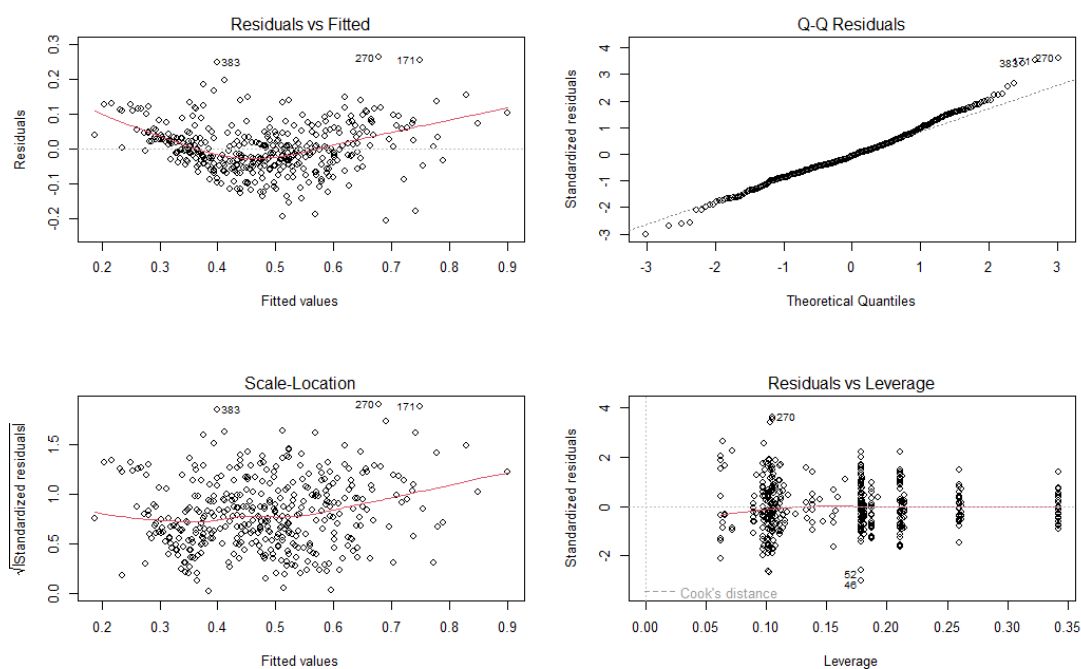
A fő magyarázó változó a kezelés, amely hatását bizonyítani szeretnénk volna, ezért ennek koncepcionális megfontolások miatt mindenképpen szerepelnie kellett a modellben. A fajt vagy a gyűjtési dátumot beillesztve bármely modellbe a modellen elvégzett Tukey-teszt azonnal nem szignifikáns eredményt adott, vagyis e kettőt kizártam a további elemzésből. A maradék négy változóból a kísérleti doboz azonosító és a nap sorszáma a lineáris modell korrigált determinációs együtthatóhoz (R^2) adott hozzá igen jelentős magyarázóerőt, így ezeket is belefoglaltam a modellbe. Végül az ivar nem, vagy csak elhanyagolhatóan kis mértékben befolyásolta a modell magyarázóerejét, a szárnyfedő pedig minimálisan hozzá tett ugyan a korrigált R^2 -hez (0.72 helyett 0.77), de a Tukey-teszt sokkal kisebb szint mellett lett szignifikáns (p -érték < 0.0001 helyett 0.023). Így e kettőt is kizártam a további vizsgálatokból.

A legnagyobb magyarázóereje magától értetődő módon az eredeti, az összes magyarázó változót magába foglaló hét paraméteres modellnek volt (korrigált $R^2 = 0.785$). A fent említett változók beépítésével alkotott modellben ugyanezen érték $R^2_{\text{kor}} = 0.72$, amely nem sokkal, alig 0.065-el (vagyis 6,5%-kal) marad el az legtagabb modelltől, amely szintén megerősíti a modellválasztás helyességét.

Konklúzióként a testtömeg, mint függő változó mellé mindenképp szükséges volt beépíteni a kezelést, a kísérleti doboz azonosítót és a nap sorszámát. A faj, a gyűjtési dátum és a szárnyfedő változók kihagyása a fent említettek miatt volt indokolt. Az ivar kihagyása magyarázható azzal, hogy extra magyarázóerőt nem ad, és mint paraméter nem szignifikáns a modellben (p -érték = 0.14). Az így felépített, három magyarázó változóval rendelkező végső modell szignifikáns (a teljes modellre vonatkoztatva p -érték < 0.0001), tartalmazza az összes szükséges változót, kihagyja a nem szükségeseket, és a magyarázóereje is közelíti az adatokból elérhető maximális értéket.

A modellválasztás témakörében a modell „jóságának” vizsgálatokor érdemes még szót ejteni a modell diagnosztikus ábráiról (7. ábra). Az egyes ábrák szöveges interpretációját

REICZIGEL *et al.* (2021) könyvéből vettem. Az első, bal felső diagramon a reziduum-becsült érték ábra látható, amelyen megközelítőleg random módon helyezkednek el a reziduumok a becsült érték függvényében. A második, jobb felső diagramon a modellben szereplő hibatag normalitását ellenőrizendő kvantilis-kvantilis (QQ)-ábra látható a reziduumokból. Az adatpontok többnyire az egyenesen helyezkednek el, vagyis teljesül a normalitási feltétel is. A harmadik, bal alsó diagramon a szórás-becsült érték ábra látható, amelyen a standardizált reziduumok abszolút értékeinek négyzetgyökei láthatóak a becsült értékek függvényében. Mivel az adatpontokon jól megfogható tendencia nem látszik, feltételezhető, hogy a reziduumok szórása állandó, nem követ valamilyen zavaró mintázatot. Végül az utolsó, jobb alsó diagramon a standardizált reziduum-hatóerő ábra látható. Ebből az figyelhető meg, hogy az egyedi adatpontok nem rendelkeznek jelentős torzító erővel, amelyek eltolnák a modell predikcióit valamely nemkívánatos irányba.



7. ábra. A választott végső lineáris modell diagnosztikus ábrái. Balról jobbra, felülről lefele: reziduum-becsült érték ábra, kvantilis-kvantilis ábra, szórás-becsült érték ábra, standardizált reziduum-hatóerő ábra.

4.4. Variancia-analízis (ANOVA)

A megfelelő modell kiválasztása után az ANOVA módszerével folytattam az elemzést. Ennek során a teszt egy kategorikus változó átlagértékét vizsgálja annak csoportjain (szintjein) belül. Az összehasonlítás vizsgálati kérdése, hogy e változó átlagértéke különbözik-e a kezelések, mint csoportok között.

A választott lineáris modellre alkalmazott ANOVA-tesztben a kezelés, a kísérleti doboz azonosító és a nap sorszáma is 0.0001-nál kisebb p-értékkel rendelkezik (1. táblázat).

Változó	Szabadsági fok (df)	Eltérés-négyzetösszeg (SS)	Átlagos eltérés-négyzetösszeg (MS)	Próbastatisztika (F)	p-érték
Kezelés	1	1.1995	1.19951	206.393	< 0.0001
Nap sorszám	6	1.4349	0.23915	41.149	< 0.0001
Kísérleti doboz azonosító	56	3.4592	0.06338	10.905	< 0.0001
Reziduálisok	332	1.9295	0.00581		

1. táblázat. A választott modell ANOVA-táblája (varianciatáblája).

4.4.1. Post-hoc tesztek

Az ANOVA csupán azt mutatja meg, hogy a vizsgált változók szintjei között van szignifikáns különbség, annak irányáról és mértékéről további, úgynevezett post-hoc tesztekkel győződhetünk meg. E célból a multcomp csomagba beépített Tukey-tesztet használtam, amivel összehasonlítottam az összes vizsgált kezelésre, mint csoportokra számolt függőváltozó átlagát a többi kezelés átlagával. A teszt az erdészeti kezelési módra nézve szignifikáns végeredményt adott, <0.0001-es p-értékkel ($df_{\text{reziduális}} = 332$, $F = 13.18$). A 99%-os konfidenciaszint melletti konfidencia-intervallum a zárt erdő-tarvágás összehasonlításban [-0.1808; -0.1453]. Ez láthatóan nem foglalja magában a 0 értéket, vagyis a zárt erdőből származó egyedek átlagtesttömege szignifikánsan különbözik a tarvágásától, és mivel az intervallum negatív, a tarvágás átlagértéke nagyobbak mondható a zárt erdő átlagértékénél.

5. Az eredmények megvitatása

Az etetési kísérlet megmutatta, hogy az *A. ater* és a *C. nemoralis* egyedei alacsonyabb kezdeti testtömeggel rendelkeznek a tarvágásokon, mint a kontrol erdőben, és több táplálékot képesek elfogyasztani, különösen a kísérlet első napján. Ezen eredmények magasabb táplálék-deficitet jeleznek a kezelt élőhelytípusban. A futóbogarakra, mint talajfelszínen élő ragadozó ízeltlábúakra vonatkozó funkcionális redundancia értelmében ugyanazt az ökológiai nichet több faj is elfoglalhatja a térben és időben ideálisan heterogén környezet miatt (ELEK *et al.* 2022); ennek értelmében a két fajra vonatkozó eredmények az ökológiai és élettani hasonlóságok miatt összevonhatók, azok interpretációja egymással megfeleltethető.

Korábban kiderült, hogy néhány erdészeti kezelési típus, köztük a tarvágás valószínűleg ökológiai csapdaként működik (RŮŽIČKOVÁ & ELEK, 2021). Ökológiai csapdának nevezzük azt az élőhelyet, amelyet az egyedek a magasabb használati költségek (például nagyobb mortalitás vagy kisebb szaporodási siker) ellenére választanak élőhelyül (SCHLAEPFER *et al.* 2002, EWERS & DIDHAM 2006). Erre a jelenségre példa (többek között a rovarok köréből) a – gyakran emberi beavatkozás által létrejött – megváltozott élőhelyfoltok, mint a mezőgazdasági területek, útszélek vagy az erdőszegélyek (RIES & FAGAN 2003). A Pilisi Kísérlet területén a futóbogarak valóban nagymértékben és relatív nagy számban hasznosították a tarvágásokat, a kontrol erdőhöz képest nagyobb mozgási aktivitással (ELEK *et al.* 2021, RŮŽIČKOVÁ *et al.* 2021). Mindazonáltal e hasznosítás csupán ideiglenes volt és a bogarakra nagyobb mértékű predációs nyomás is hatott (RŮŽIČKOVÁ & ELEK, 2021). Jelen etetési kísérlet eredményei nyomán az ökológiai csapda léte és hatása még inkább alátámasztottnak látszik. A tarvágásokban táplálkozó egyedeknek magasabb predációs kockázattal kell szembenéznük táplálékszerzés közben, ezért az energiaigényük fedezésére fordított időt meg kell osztaniuk a táplálékszerzés és a ragadozók elkerülése között (DE HEIJ *et al.* 2023). Ez elkerülhetetlenül optimalizációhoz (*trade-off*) vezet a táplálékkeresésre fordítható idő és azon nem aktív időszak között, amit a ragadozóelkerülő viselkedés miatt figyeltek meg futóbogaraknál (ELEK *et al.* 2021). Ennek révén csökken a táplálkozásra fordított idejük, így az ilyen élőhelyekről származó egyedek jobban táplálkoznak *ad libitum* források esetén.

A kérdés továbbra is fennáll: miért lépnek be az egyedek a tarvágás területére? Egy lehetséges válasz az alacsonyabb intra- vagy interspecifikus kompetíció a megközelítőleg homogén struktúrájú zárt erdőhöz képest, vagyis a tarvágások csökkenthetik a kompetíciót az

alternatív élőhelyek kínálásával (LENSKI 1984). Mint a legtöbb ragadozó ízeltlábú esetében, a futóbogaraknál is előfordul életük során tápláléklimitáció, mind populációs, mind egyedi szinten (LENSKI 1984, TOFT *et al.* 2019), így a „veszélyesebb” élőhelyek, mint a tarvágások használata szükséges lehet a túlélési stratégiájukban, annak ellenére, hogy táplálékforrásaik ezeken az élőhelyeken valószínűleg limitáltak.

6. Konklúzió

Az elvégzett modellezés és statisztikai tesztek alkalmazásának eredményeképpen 99%-os konfidenciaszint mellett állítható, hogy a tarvágásról származó egyedek gyarapodásának átlagértéke magasabb, mint a zárt erdőből származó egyedeké. Ez egybecseng azzal a tapasztalattal, hogy a tarvágásról származó egyedek kezdeti mért testtömege jóval alacsonyabb, mint a kontrol állományé. Kimondható, hogy a kezelési mód statisztikailag igazolható hatással van a futóbogarak táplálkozás-deficitjére, és a tarvágás a zárt erdőhöz képest fokozza azt.

Emellett megállapítható, hogy a testméretnek nincs szignifikáns hatása *ad libitum* táplálkozási feltételek között az egyedi testtömeg-gyarapodásra. Ezt az ivar esetében sem tudtuk jelentős mértékben kimutatni. Egy meglepő tapasztalat, hogy a fajnév beillesztése rögtön „tönkretette” a modell szignifikanciáját, amiből az következik, hogy a fajnak sem találtunk szignifikánsan kimutatható hatását a testtömegváltozásra. Szisztematikus hatását találtuk azonban a modellben a kísérleti doboz azonosítónak, amely megfogható dinamikát feltételez a laboratóriumon belüli körülményekben; továbbá a napok sorszámának, amely egybecseng a kísérlet várt eredményével.

A kutatás eredménye sikeresnek mondható, a célkitűzéseket sikerült megvalósítani az elemzéseken keresztül. A jövőben érdemes lehet kiterjeszteni a vizsgálatot több fajra, kezelési módra (például a lékekre), erdőtípusra vagy akár a táplálékforrás minőségi szelekciójára, amivel újabb eredményekkel szolgálhatjuk az erdészeti kezelésmódok és a rovarközösségek interakciójának kutatását.

Irodalomjegyzék

- AUGUIE B. 2017: gridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics. – <https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra>. Letöltés dátuma: 2024. okt. 23.
- BARTHA D. 1993: Az Alföld jelenkori vegetációjának kialakulása. – *Hidrológiai Közlöny* **73**(1): 17–19.
- BARTHOLY J., & PONGRÁCZ R. 2011: *Éghajlattan*. – Edutus Főiskola.
- CHOJNACKA-OŻGA L., & OŻGA W. 2020: Different Temperature and Humidity Responses to the Clear-Cut and the Gap in a Scots Pine Forest: A Study Case in Central Poland. – *Environmental Sciences Proceedings* **3**(1): 7998. <http://dx.doi.org/10.3390/IECF2020-07998>
- DE HEIJ S., ALI K., PRAGER S., & WILLENBORG C. 2023: Feeding behavior and mobility of carabid beetles in response to perceived risk of predation. – *European Journal of Entomology* **120**: 81–92. <https://doi.org/10.14411/eje.2023.011>
- ELEK Z., KOVÁCS B., ASZALÓS R., BOROS G., SAMU F., TINYA F., & ÓDOR P. 2018: Taxon-specific responses to different forestry treatments in a temperate forest. – *Scientific Reports* **8**: 16990. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35159-z>
- 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., RŮŽIČKOVÁ 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>
- EWERS R., & DIDHAM R. 2006: Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. – *Biological Reviews* **81**(1): 117–142. <https://doi.org/10.1017/s1464793105006949>
- GRIBEK D. 2019: Az örökerdő kialakítása a gyakorlatban. – *Erdészeti Lapok* **154**: 325–327.
- HONĚK A., MARTINKOVÁ Z., & SASKA P. 2003: Ground beetles (Carabidae) as seed predators. – *European Journal of Entomology* **100**(4): 531–544. <https://doi.org/10.14411/eje.2003.081>
- HOTHORN, T., BRETZ, F., & WESTFALL, P. 2008: Simultaneous Inference in General Parametric Models. – *Biometrical Journal* **50**(3): 346–363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- HURKA K. 1996: *Carabidae of the Czech and Slovak Republics, České a Slovenské*. Kabourek, Zlin, Csehország.
- KAMANDINÉ Á. V., KÁMPEL J., & KOLLÁR T. 2011: Természetközeli erdőfelújítási eljárások alkalmazásának lehetősége alföldi kocsányos tölgy állományokban. – In: HORVÁTH B. (szerk.): *Alföldi Erdőkért Egyesület Kutatói Nap*. Sopron, Magyarország.
- KISSLING D., PATTEMORE D., & HAGEN M. 2014: Challenges and prospects in the telemetry of insects. – *Biological Reviews* **89**(3): 511–530. <https://doi.org/10.1111/brev.12065>

- KOIVULA M. 2011: Useful model organisms, indicators, or both? Ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reflecting environmental conditions. – *ZooKeys* **100**: 287–317. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1533>
- KROMP B. 1999: Carabid beetles in sustainable agriculture: A review on pest control efficacy, cultivation impacts and enhancement. – *Agriculture, Ecosystems & Environment* **74**(1–3): 187–228. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00037-7](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00037-7)
- KSH 2022: 15.1.2.14. Erdők vármegye és régió szerint. – https://www.ksh.hu/stadat_files/kor/hu/kor0058.html. Letöltés dátuma: 2024. okt. 23.
- LENSKI R. 1984: Food limitation and competition: a field experiment with two *Carabus* species. – *The Journal of Animal Ecology* **53**(1): 203–216. <https://doi.org/10.2307/4352>
- LÖVEI G., & SUNDERLAND K. 1996: Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). – *Annual Review of Entomology* **41**: 231–256. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001311>
- MAIR J., & PORT G. 2001: Predation on the slug *Deroceras reticulatum* by the carabid beetles *Pterostichus madidus* and *Nebria brevicollis* in the presence of alternative prey. – *Agricultural and Forest Entomology* **3**(3): 169–174. <https://doi.org/10.1046/j.1461-9555.2001.00102.x>
- NÉMETH F. 1997: Magyarország erdőterületeinek változása 1100 év alatt. – *Erdészettörténeti Közlemények* **30**: 30–41.
- ÓDOR P. 2024: Fókuszban az erdők. – *Erdészeti Lapok* **159**(12): 538–539.
- R CORE TEAM. 2023: R: A Language and Environment for Statistical Computing. – *R Foundation for Statistical Computing*. Bécs, Ausztria. <https://www.R-project.org/>. Letöltés dátuma: 2024. okt. 23.
- RADLER K., OLTCEV A., PANFEROV O., KLINCK U., & GRAVENHORST G. 2010: Radiation and Temperature Responses to a Small Clear-Cut in a Spruce Forest. – *The Open Geography Journal* **3**(1): 103–114. <http://dx.doi.org/10.2174/1874923201003010103>
- REICZIGEL J., HARNOS A., & SOLYMOSI N. 2021: *Biostatistika nem statisztikusoknak*. Pars Kft., Nagykovácsi, Magyarország.
- RIES L., & FAGAN W. 2003: Habitat edges as a potential ecological trap for an insect predator. – *Ecological Entomology* **28**(5): 567–572. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00550.x>
- RSTUDIO TEAM 2024: RStudio: Integrated Development for R. RStudio. – PBC, Boston, MA. <http://www.rstudio.com/>. Letöltés dátuma: 2024. okt. 23.
- RŰŽIČKOVÁ J., & ELEK Z. 2021: Unequivocal Differences in Predation Pressure on Large Carabid Beetles between Forestry Treatments. – *Diversity* **13**(10): 484. <https://doi.org/10.3390/d13100484>
- RŰŽIČKOVÁ J., BÉRCES S., ACKOV S., & 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>
- SCHLAEPFER M., RUNGE M., & SHERMAN P. 2002: Ecological and evolutionary traps. – *Trends in Ecology & Evolution* **17**(10): 474–480. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02580-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02580-6)

- SCHNEIDER C., RASBAND W., & ELICEIRI K. 2012: NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. – *Nature Methods* **9**: 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
- SYMONDSON W., SUNDERLAND K., & GREENSTONE M. 2002: Can generalist predators be effective biocontrol agents? – *Annual Review of Entomology* **47**: 561–594. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145240>
- SZÉL GY. 2005: New ground beetle species in the Hungarian fauna (Coleoptera: Carabidae). – *Folia Entomologica Hungarica* **67**: 37–54.
- SZÉL GY., RETEZÁR I., BÉRCES S., FÜLÖP D., SZABÓ K., & PÉNZES Z. 2007: Magyarország futrinkái. – In: L. FORRÓ (szerk.): *A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása: a Kárpát-medence állattani értékei és faunájának kialakulása*. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, Magyarország.
- SZÍSZKO J., GRYUNTAL S., SCHWERK A. 2004: Differences in Locomotory Activity Between Male and Female *Carabus hortensis* (Coleoptera: Carabidae) in a Pine Forest and a Beech Forest in Relation to Feeding State. – *Environmental Entomology* **33**(5): 1442–1446. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-33.5.1442>
- THIELE H.-U. 1977: *Carabid Beetles in Their Environments: A Study on Habitat Selection by Adaptations in Physiology and Behaviour*. Springer, Berlin, Heidelberg, Németország. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-81154-8>
- TOFT S., CUENDE E., OLESEN A., MATHIESEN A., MEISNER LARSEN M. & JENSEN K. 2019: Food and specific macronutrient limitation in an assemblage of predatory beetles. – *Oikos* **128**(10): 1467–1477. <https://doi.org/10.1111/oik.06479>
- WICKHAM H. 2016: *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York, USA.