

EÖTVÖS LORÁND TUDOMÁNYEGYETEM
TERMÉSZETTUDOMÁNYI KAR
BIOLÓGIAI INTÉZET
ÁLLATRENDSZERTANI ÉS ÖKOLÓGIAI TANSZÉK



**Futóbogár együttesek és két *Carabus* (Coleoptera, Carabidae) faj
életmenet jellemzőinek vizsgálata**

DOKTORI ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

Készítette:
Andorkó Rita

BIOLÓGIA DOKTORI ISKOLA

Iskolavezető: Erdei Anna, az MTA rendes tagja

**ZOOTAXONÓMIA, ÁLLATÖKOLÓGIA, HIDROBIOLÓGIA
DOKTORI PROGRAM**

Programvezető: Török János, C.Sc., D.Sc.

Témavezető: Szentesi Árpád, C.Sc, D.Sc.

Külső konzulens: Kádár Ferenc

BUDAPEST

2014

1. BEVEZETÉS

A természetmegőrzési tervek egyik legfontosabb alappillére a biológiai sokféleség megőrzésével kapcsolatos prioritások meghatározása (Margules & Pressey 2000). Számos vizsgálat a biológiai sokféleség megőrzése érdekében különböző indikátor fajokat alkalmaz, ezek között néhány vizsgálat eredményesnek mutatkozott (pl.: Cleary és mtsai 2009). A futóbogarak az alkalmas ökológiai indikátorok közé tartoznak jól ismert taxonómiájuk és ökológiájuk miatt (Lövei & Sunderland 1996). Számos vizsgálat bizonyította, hogy érzékenyen reagálnak az élőhelyek zavarására, és környezeti hatásvizsgálatok elvégzésére is alkalmas szervezetek (Luff 1996). Egyértelmű összefüggést mutatnak olyan környezeti változókkal, mint például a talajtípus, vagy a növényzet, így jól jelzik környezetük jellemzőit (Thiele 1977). Nem csak nagy egyedszámuk és gyakoriságuk, de szépségük, feltűnő színezetük és érdekes viselkedésük is magukra irányította számos ökológus figyelmét (Lövei & Sunderland 1996). Mindemellett viszonylag hosszú élettartamuk miatt könnyen alkalmazható talajcsapdázással megfelelően mintázhatóak (Lindroth 1974). A fentiek alkalmassá teszik a futóbogarakat a szezonális dinamika és akár mikrohabitat szintű vizsgálatokra kis térbeli és időbeli skálán. A szezonális pillanatképet fest a populáció életképességéről és mindez most már kvantitatív módszerekkel is jól vizsgálható (Fazekas és mtsai 1992; Bérces & Elek 2012). A környezeti változás nyomon követésére való törekvés megköveteli a futóbogarak szezonális dinamikája tér-időbeli változásának jobb megértését. A legtöbb mai kutatás az élőhely változások mechanisztikus modellezésével foglalkozik közösségi szinten (Niemelä 2001; Niemelä és mtsai 2007), és csak kevés vizsgálatot végeznek a futóbogarak szaporodásával és életmenetével kapcsolatban (Barbaro & van Halden 2009). Néha azonban olyan klasszikus megközelítések, mint az életmenet jellemzők vizsgálata fontos bizonyítékot nyújthat további természetvédelmi erőfeszítésekhez. Mivel számos faj védett, így a fent részletezett adatok hasznosak lehetnek az élőhely-megőrzési tervek elkészítésénél (például a mezőgazdasági területeken használt növényvédőszerrel kapcsolatban, vagy egyes erdészeti kezeléseknél annak érdekében, hogy a lehető legjobban megkíméljük ezeket a nem célszervezet futóbogárfajokat). A futóbogarak széles elterjedésük és gyakoriságuk miatt a vizsgált területek természetességi állapotának meghatározására is jól használhatóak.

2. CÉLKITŰZÉSEK

A dolgozat két témakörre bontható:

2.1. Első rész: Futóbogár együttesek térbeli és időbeli változásainak vizsgálata erdős területeken

Dolgozatom első részében futóbogár együttesek élőhely fragmentációra és az erdészeti kezelésekre adott térbeli és időbeli válaszait tanulmányoztuk az Ember és Bioszféra Program (MAB) keretében indult hosszú-távú vizsgálatok alapján. Célunk az volt, hogy egy húsz évet felölelő (1985-2006), hosszú-távú program során a Pilisi Bioszféra Rezervátum (PBR) egyes erdős területein tanulmányozzuk, hogy a futóbogarak képesek-e érzékelni a kisméretű térbeli heterogenitást. Nagyon alacsony azon hosszú távú vizsgálatok száma, amelyek az évek közötti fogási változásokat írják le, ugyanakkor néhány hosszú-távú vizsgálat még az évek és területek közötti egyedszám változásokat sem mutatja meg (Günther & Assmann 2004). A futóbogár együttesek fajgazdagságának és összegyedszámának időbeli változásait is megfigyeltük, hiszen a vizsgálati helyszín egy MAB referencia terület volt, ahol a gyűjtéseket az erdészeti kezelésekre befejezése után végeztük el. Fő célunk az volt, hogy megvizsgáljuk a futóbogár együttesek eloszlását a Pilisi Bioszféra Rezervátumban (a továbbiakban: PBR) a Simon völgyben található két különböző erdős területen (körülbelül 0,5 ha) és a köztük levő átmeneti zónában. Az alábbi kérdésekre kerestük a válaszokat:

1. Képesek-e a futóbogarak érzékelni a kisméretű, 100 méteren belüli térbeli különbségeket a különböző élőhelyek között?
2. Találunk-e különbségeket a három vizsgált területen (bükkös, tölgyes és átmeneti zóna) előforduló futóbogár közösségek fajgazdagsága és az egyedszáma alapján?
3. Hogyan változik időben a futóbogár közösségek összetétele és egyedszáma?

2.2. Második rész: Két *Carabus* faj életmenet jellemzőinek vizsgálata

A rovarközösségek ökológiai vizsgálatának fontos elemei közé tartoznak a populációbiológiai elemzések és a szezonális vizsgálata. A dolgozat második része ezért két *Carabus* faj életmenet jellemzőinek tanulmányozásával foglalkozik. Többek között tárgyalásra kerül azok szezonális aktivitása, korösszetétele, a szaporodási jellemzői, valamint áttekintésre kerül a futóbogarak életmenet jellemzőinek eddig ismert tudományos irodalma, továbbá az élőhely-fragmentáció hatása is. Célunk az volt, hogy megvizsgáljuk, hogy a rágó kopottságán, és a

petefészkek aktuális állapotán alapuló kor-meghatározási módszerek mennyire alkalmazhatóak, továbbá, hogy megállapítsuk a két *Carabus* faj élőhely preferenciáját és szaporodási jellemzőit. Emellett tanulmányoztuk a *Carabus scheidleri* egy művelésből kivont területen élő populációja egyedeinek talajfelszíni aktivitását, korszerkezetét, és szaporodási jellemzőit, mint például a petefészkek különböző állapotait, és a petefészkekben talált érett peték számát. Megpróbáltuk az irodalomból eddig ismert életmenet kategóriákba besorolni a fajt. A másik vizsgált faj a *Carabus ullrichi* volt, amelyet a PBR területén csapdázunk. Talajfelszíni aktivitásának, korösszetételének, és szaporodási jellemzőinek vizsgálata mellett a környezeti változók hatását is elemeztük a faj élőhely-választása tekintetében. Megvizsgáltuk, hogy volt-e bármilyen eltérés a három különböző élőhely-típusban (bükkös, tölgyes, átmeneti zóna) élő *C. ullrichi* egyedek számában és szezonális aktivitásában. Összefoglalva az alábbi kérdésekre kerestük a választ:

1. Hogyan változik a két vizsgált faj szezonális aktivitása?
2. Milyen és hogyan alakul (térben és időben) a populáció korszerkezete?
3. Van-e különbség a két faj életmenet jellemzői és életciklusa között?
4. A két kor meghatározási módszer mikor alkalmazható külön és mikor együtt?

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. Első rész: Futóbogár együttesek térbeli és időbeli változásainak vizsgálata erdős területeken

A vizsgálatok a Pilisi Bioszféra Rezervátum területén történtek. Az 1982. évet megelőzően folyamatos erdészeti kezeléseket végeztek ezen a területen, többek között szálalást (Kádár F. személyes közlése), azonban 1982 óta nem állnak erdészeti kezelés alatt. Három különböző élőhelyen (egy bükkösben, egy tölgyesben és a közöttük elterülő átmeneti zónában – hozzávetőlegesen 0,5 ha mindegyik terület mérete) végeztünk talajcsapdázásokat heti csapdaürítéssel április végétől szeptember elejéig, minden esetben két egymást követő évben (1985-86; 1993-1994; 2005-2006), összességében egy húszéves időszakot felölelve. Minden területre 5 talajcsapda került kihelyezésre. Az átlagos összegyed- és fajszámokban az élőhelyek között mutatkozó különbségek összehasonlítását Kruskal-Wallis teszttel végeztük el. A területek diverzitását az egyparaméteres diverzitási függvény családba tartozó Rényi diverzitással teszteltük. Az együttesek fajösszetételében lévő évek közti különbséget Mantel teszttel vizsgáltuk. A területekre jellemző indikátor fajokat az IndVal módszer segítségével

határoztuk meg. Az elemzésekhez a fajokat habitat affinitásuk és testméretük alapján csoportosítottuk meglévő irodalmi adatok alapján.

3.2. Második rész: Két *Carabus* faj életmenet jellemzőinek vizsgálata

Két eltérő szaporodási jellemzőkkel rendelkező futóbogárfajt (*Carabus scheidleri* and *Carabus ullrichi*) vizsgáltunk annak érdekében, hogy megállapítsuk, hogy kizárólag a rágó kopottsága szerinti kormeghatározás a bogarak korára vonatkozóan megbízható eredményeket ad-e. A *C. scheidleri* egyedeket egy művelésből kivont területen, a Julianna-majorban gyűjtöttük, mely Budapest és Nagykovácsi határában található. Az adott területen tíz csapdát helyeztünk el két sorban, melyeket hetente ürítettünk. A gyűjtést három egymást követő évben végeztük. 2000 és 2001-ben május közepétől augusztus végéig, 2002-ben április végétől szeptember közepéig. A poharakba 4 %-os formalint töltöttünk. Az állatokat ebben az ölszerben tartottuk a boncolás megkezdéséig, amellyel a nőstényekben lévő peték számát és a petefészek fejlettségi állapotát vizsgáltuk. A morfológiai vizsgálatokat és a boncolást sztereo-mikroszkóp segítségével végeztük. A *C. ullrichi* egyedeket az első részben részletezett PBR területen gyűjtöttük, 2005 és 2006-ban április végétől szeptember végéig. Annak érdekében, hogy megállapítsuk a három terület közötti környezeti különbségekből adódó lehetséges hatásokat, az alábbi környezeti változókat mértük meg a talajcsapdák 5 méteres sugarában minden évben minden egyes területen: relatív páratartalom, fényintenzitás, talaj és levegő hőmérséklet. Butterfield és mtsai (1995) szerint ezen környezeti változók lehetnek a legnagyobb hatással a futóbogarak eloszlására. Az állatokat nemek szerint elkülönítettük, meghatároztuk a korukat, és a nőstényeket felboncoltuk. A szárnyfedő keménysége, a labrumon található szőrök hossza és száma, illetve a rágók kopottságának mértéke alapján összesítetten három kategóriát különböztettünk meg Wallin (1989) nyomán: a) fiatal; b) középkorú és c) idős egyedek. Boncolással állapítottuk meg van Dijk (1972, 1979), Wallin (1989) és Diefenbach és mtsai (1991) módszere szerint a petefészek fejlettségi állapotát, a benne lévő peték számát. A petefészek fiziológiai állapota szerint az egyedeket három csoportba soroltuk: a) fejletlen; b) gravid és c) idős nőstények. Az átlagok (egyedszám, peteszám, különböző korcsoportokban előforduló egyedszám stb.) összehasonlításához ismétléses ANOVA-t és Fisher's *post hoc* tesztet (LSD-teszt) végeztünk a szignifikancia szint megállapítására. A mintavételi időpontok közötti szignifikáns különbségeket Fisher's *post hoc* LSD-teszttel vizsgáltuk.

4. TÉZISEK

4.1. Első rész: Futóbogár együttesek térbeli és időbeli változásainak vizsgálata erdős területeken

1. A futóbogár együttesek a különböző vizsgált élőhely-típusok között fajspecifikus válaszukkal képesek jelezni a kismértékű térbeli heterogenitást, annak ellenére, hogy a legtöbb faj a területeket azok térbeli elkülönülése ellenére is használta.
2. A legtöbb faj az összes élőhelyen előfordult, csak néhány faj előfordulása volt élőhelyspecifikus.
3. Az összegyedszám és a fajgazdagság az átmeneti zónában volt a legmagasabb. A terület nagy fajgazdagsága azt jelzi, hogy ez a terület mindkét szomszédos területre jellemző karakter-fajokat befogad. Ezek a fajok valószínűleg a szaporodási és áttelelő élőhelyeik közötti vándorlás alatt használják ezt az élőhelyet. Az élőhelyek közötti kismértékű mozgásuk megváltoztathatja a szomszédos élőhelyfoltok futóbogár együtteseit.
4. Eredményeink alapján 1985 és 2006 között jelentős változás történt a fajösszetételben és a futóbogarak aktivitás denzitásában. A vizsgálatot megelőző évben befejezett erdészeti kezelés nagy valószínűséggel befolyásolta az itt élő futóbogár közösségek fajösszetételét. A futóbogár közösségek diverzitása megnövekedett a húsz év során mind a három vizsgált területen. Tíz évvel később már nem találtunk szignifikáns különbséget sem az egyedszám, sem a futóbogár együttesek fajösszetétele tekintetében. Ennek ellenére a kezelések után húsz évvel (2005-2006-ban) a nagytestű erdei fajok többségének egyedszáma megnövekedett, ami ezen területek természetességének mutatója. Mindezek a futóbogár együttesek jelentős regenerálódási képességét jelzik.
5. Eredményeink alapján a futóbogarak alkalmas szervezeteknek bizonyultak mind élőhelyszintű, mind táj-szintű ökológiai vizsgálatok elvégzéséhez. Állítjuk, hogy már egy együttesen végzett hosszú-távú vizsgálat lefolytatása is hatékony eszköz lehet ahhoz, hogy további ismeretekre tegyünk szert a rovar populációk dinamikájával kapcsolatban.

4.2. Második rész: Két *Carabus* faj életmenet jellemzőinek vizsgálata

1. Eredményeinket összegezve elmondható, hogy a *C. scheidleri* aktivitása egy szezonban két csúcsot mutat, az egyedek egy évig fejlődnek, lárvaként és imágóként egyaránt képesek áttelelni, a nőstény imágók több, mint egy évig élnek, és többször szaporodnak, míg a különböző generációk átfednek egymással. Az idős egyedek is részt vesznek a szaporodásban.
2. A *C. scheidleri* képes instabil környezetekben is fennmaradni, azaz jól alkalmazkodott az emberi zavarásokhoz.
3. A *C. ullrichi* tipikus tavaszi szaporodású, ún. „spring breeder” stratégiát követő futóbogárfaj. Aktivitása a szezon során szintén két csúcsot mutat, évente egy szaporodási időszaka van, a lárva nyáron fejlődik, és az imágók telelnek át, valamint a nőstények petefészkében talált érett peték száma alacsony.
4. A *C. ullrichi* a stabil, lombhullató erdőket kedveli, ahol nincs jelentős élőhelyváltozás, és a populációjának fennmaradását a fent részletezett stratégiával biztosítja.
5. Eredményeink alapján a rágóélesség meghatározása objektív korbecslésnek számít, ami ivar- és méretfüggetlen. A *C. scheidleri* esetében a boncolás eredményei alapján tudtuk csak pontosan megbecsülni az imágók korát, az áttelelés típusát. A *C. ullrichi* esetében a rágóélesség meghatározása is alkalmas volt a korbecslésre. Azokban az esetekben, amikor a különböző generációk átfednek, akkor a két kormeghatározási módszer együttesen ad megfelelő eredményt.

5. KÖVETKEZTETÉSEK

Számos európai országban az élőhely fragmentáció egyre erősödő problémává vált az elmúlt húsz évben. A biológiai sokféleség globális csökkenése legfontosabb okának a területhasználat változását tekintik (Sala és mtsai 2000; Buckley & Roughgarden 2004), amely az európai erdőket is fenyegeti. Az erdészeti kezelések jelentős hatással vannak a természetes és természetközeli erdők arányának változására. Így az ilyen élőhelyek állapotának, változásának nyomon követése elkerülhetetlen, és elsőrendű fontosságú (Eyre és mtsai 1996; Magura és mtsai 2000). A talajlakó ízeltlábúakkal végzett vizsgálatok szerepe jelentős a természetes és természetközeli élőhelyeken, mert ezeknek az élőlényeknek fontos szerepe van a regenerálódó élőhelyek kolonizációjában. A legtöbb vizsgálat egyedfeletti szintű kísérletet jelent, amelyeknek azonban elkerülhetetlenek az időkorlátai: a populációra és

az együttesekre kifejtett hatások vizsgálatához legalább egy, de inkább több generáció megfigyelése szükséges. Az ökológiai vizsgálatokban használt életmenet jellemzők is hasznosak lehetnek, hiszen ezek jobban tükrözik a helyi környezeti változásokat, mint a fajgazdagság és az egyedszám. Ezek mind morfológiai, mind viselkedési adaptációk is lehetnek, így ezen jellemzőknek a vizsgálata bármilyen környezeti változás nyomon követésére alkalmasabbnak bizonyult (Nylin & Gotthard 1998). Az élőlények életmenet jellemzőinek ismerete így elengedhetetlen az ökológiában. Míg a legtöbb futóbogarakkal végzett, közelmúltbeli kísérlet a folyamatok közösségi szinten való leírására fókuszál, mindössze néhány kutatás foglalkozik azok szaporodási és életmenet jellemzőinek vizsgálatával. Ezért a futóbogarakat mind egyedi mind egyedfeletti szinten vizsgáltuk. Egyedi, illetve populációs szinten az eredményeink összhangban vannak azzal a feltételezéssel, hogy a fiziológiai állapot mutatókat az élőhelyek változásából fakadó egyedszám csökkenés indikálásra hatékonyan lehet használni (Janin és mtsai 2011). A túrértékek, a táplálkozási feltételek és a stressz szintek közötti bonyolult kölcsönhatások egyértelművé teszik továbbá, hogy több kritérium vizsgálata szükséges annak megállapításához, hogy az élőhely fragmentációja miképpen hat a biológiai sokféleségre. Eredményeink alapján a futóbogarak alkalmas szervezeteknek bizonyultak mind élőhelyszintű, mind táj-szintű ökológiai vizsgálatok elvégzéséhez. Azt javasoljuk, hogy az erdészeti kezelések körültekintőbben legyenek megtervezve, ezzel elkerülhető lenne a biológiai sokféleség csökkenése. Állítjuk, hogy már egy együttesen végzett hosszú távú vizsgálat lefolytatása is hatékony eszköz lehet ahhoz, hogy további ismeretekre tegyünk szert a rovar populációk dinamikájával kapcsolatban. A hosszú távú vizsgálatok lefolytatása a nemzeti biodiverzitás megőrzési tervekhez elengedhetetlen, és ebben Magyarország különösképpen is érintett egyedi sajátosságai miatt (Schmeller és mtsai 2008). Eredményeink alátámasztják Schmeller és mtsai (2008) kezdeményezését, miszerint a biológiai sokféleség feltárása és hosszú-távú monitorozása elsőbbséget kell, hogy élvezzen a természetvédelmi kezelések tervezése során.

6. IRODALOMJEGYZÉK

Tézishez tartozó publikációk

- Barbaro, L., Van Halder, I. (2009): Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. *Ecography* 32: 321-333.
- Bérces, S., Elek, Z. (2013): Overlapping generations can balance the fluctuations in the activity patterns of an endangered ground beetle species: long-term monitoring of *Carabus hungaricus* in Hungary. (S. R. Leather & A. Stewart, Eds.) *Insect Conservation and Diversity* 6: 290-299.
- Buckley, L.B., Roughgarden, J. (2004): Biodiversity conservation: effects of changes in climate and land use. *Nature* 430:1.
- Butterfield, J., Luff, M.L., Baines, M., Eyre, M.D. (1995): Carabid beetle communities as indicators of conservational potential in upland forests. *Forest Ecology and Management* 79: 63-77.
- Cleary, D. F.R., Genner, M. J., Koh, L. P., Boyle, T. J.B., Setyawati, T., De Jong, R., Menken, S. B.J. (2009): Butterfly species and traits associated with selectively logged forest in Borneo. *Basic and Applied Ecology* 10: 237-245.
- Diefenbach, L.M.G., Aner, U., Becker, M. (1991): The internal reproductive organs and physiological age-grading in neotropical carabids: II. *Parhypates* (Paranortes) *cordicollis* (Dejean, 1828) (Coleoptera: Carabidae: Pterostichini). *Revista Brasileira de Biologia* 51: 169-178.
- Eyre, M.D., Lott, D.A., Garside, A. (1996): Assessing the potential for environmental monitoring using ground beetles (Coleoptera: Carabidae) with riverside and Scottish data. *Annales Zoologici Fennici* 33: 185-196.
- Fazekas, J., Kádár, F., Lövei, G. (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.
- Günther, J., Assmann, T. (2004): Fluctuations of carabid populations inhabiting an ancient woodland (Coleoptera, Carabidae). *Pedobiologia* 48: 159-164.
- Janin, A.U., Lena, A., Joly J.P. (2011): Beyond occurrence: body condition and stress hormone as integrative indicators of habitat availability and fragmentation in the common toad. *Biological Conservation* 144: 1008-1016.
- Lindroth, C. H. (1974): Coleoptera: Carabidae. *Handbooks ident. Br. Insects* 4: 1-146. London, British Entomological Society.

- Lövei, G.L., Sunderland, K.D. (1996): Ecology and behaviour of ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Annual Review of Entomology* 41: 231-256.
- Luff, M.L. (1996): Use of carabids as environmental indicators in grasslands and cereals. *Annales Zoologici Fennici* 33: 185-196.
- Magura, T., Tóthmérész, B., Molnár, T. (2000): Spatial distribution of carabids along grass-forest medium areas. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 46: 1-17.
- Margules, C.R., Pressey, R.L. (2000): Systematic conservation planning. *Nature* 405: 243-253.
- Niemelä, J. (2001): Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and habitat fragmentation: a review. *European Journal of Entomology* 98: 127-132.
- 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.
- Nylin, S., Gotthard, K. (1998): Plasticity of life-history traits. *Annual Review of Entomology* 43: 63-83.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H. (2000): Biodiversity - global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- Schmeller, S.D., Gruber, B., Bauch, B., Lanno, K., Budrys, E., Badij, V., Juskaitis, R., Varga, Z., Henle, K. (2008): Determination of conservation priorities in regions with multiple political jurisdictions. *Biodiversity and Conservation* 17: 3623-3630.
- Thiele, H.U. (1977): *Carabid Beetles in Their Environments, A Study on Habitat Selection by Adaptations in Physiology and Behaviour*. Zoophysiology and ecology Ser. 10., Berlin, Springer Verlag. 369 pp.
- Van Dijk, Th. (1972): The significance of the diversity in age composition of *Calathus melanocephalus* L. (Coleoptera, Carabidae) in space and time at Schiermonnikoog. *Oecologia* 10: 111-136.
- Van Dijk, Th. (1979): On the relationship between reproduction, age and survival in two carabid beetles: *Calathus melanocephalus* L. and *Pterostichus coeruleus* L. (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia* 40: 63-80.
- Wallin, H. (1989): The influence of different age classes on the seasonal activity and reproduction of four medium-sized carabid species inhabiting cereal fields. *Holarctic Ecology* 12: 201-212.

Az értekezés alapjául szolgáló saját közlemények

- Andorkó, R.,** Kádár, F. (2004): A *Carabus scheidleri* (Coleoptera: Carabidae) aktivitása, korszerkezeti és szaporodási jellemzői egy felhagyott agrárterületen. *Növényvédelem* 40: 113-119.
- Andorkó, R.,** Kádár, F., Szekeres, D. (2005): Reproductive characteristics of *Carabus scheidleri* (Coleoptera: Carabidae) in Hungary. DIAS Report 114: 9-16.
- Andorkó, R.,** Kádár, F. (2006): Carabid beetle (Coleoptera: Carabidae) communities in a woodland habitat in Hungary. *Entomologica Fennica* 17: 221-228.
- Andorkó, R.,** Kádár, F. (2009): Life-cycle, reproduction and age-composition of the ground beetle *Carabus scheidleri* (Coleoptera, Carabidae) in Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 55: 389-393.
- Kádár, F., **Andorkó, R.,** Elek, Z. (2013): The habitat selection and the reproductive characteristics of *Carabus ullrichi* (Coleoptera, Carabidae) in woodland habitats, in Hungary. *North-Western Journal of Zoology* (submitted)
- Andorkó, R.,** Kádár, F., Elek, Z. (2014): Detectability of small spatial differences by ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in woodland habitats in Hungary. *Web Ecology* (submitted)
- Andorkó, R.,** Elek Z., Kádár F. (2014): Long-term assessment on carabid assemblages (Coleoptera, Carabidae) during the regeneration of a MAB reference site in Hungary. (manuscript)