



1949

**Urbanizációs változások hatása ízeltlábúak
viselkedésére**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

a szerző neve: Csicsék Réka

témavezető neve: Prof.Dr.Tóthmérész Béla

témavezető neve: Dr. Nagy Dávid

DEBRECENI EGYETEM
Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2024

*Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács **Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Kvantitatív és Teresztris Ökológia** programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából. Nyilatkozom arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képzik más PhD disszertáció részét.*

Debrecen, 2024. május 2.

.....
Csicsek Réka

Tanúsítom, hogy Csicsek Réka doktorjelölt 2019-2023 között a fent megnevezett Doktori Iskola Kvantitatív és Teresztris Ökológia programja keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önállóan alkotó tevékenységével meghatározóan hozzá járult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képzik más PhD disszertáció részét. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2024. május 2.

.....
Dr. Tóthmérész Béla

Tanúsítom, hogy Csicsek Réka doktorjelölt 2019-2023 között a fent megnevezett Doktori Iskola Kvantitatív és Teresztris Ökológia programja keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önállóan alkotó tevékenységével meghatározóan hozzá járult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képzik más PhD disszertáció részét. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2024. május 2.

.....
Dr. Nagy Dávid

A doktori értekezés betétlapja

**Urbanizációs változások hatása ízeltlábúak
viselkedésére**

The effect of urbanization to the behaviour of insects

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
a Környezettudomány tudományágban

Írta: **Csicsek Réka**

Készült a Debreceni Egyetem **Juhász-Nagy Pál Doktori Iskolája**
(**Kvantitatív és Teresztris Ökológia** programja) keretében

Témavezető: Dr. Tóthmérész Béla

A doktori szigorlati bizottság:

elnök:

tagok:

.....

A doktori szigorlat időpontja:

Az értekezés bírálói:

.....

.....

A bírálóbizottság:

elnök:

tagok:

.....

.....

.....

Az értekezés védésének időpontja:

Tartalom

1. Bevezetés és Célkitűzések	7
1.1. Bevezetés	7
2. Anyag és Módszer	9
2.1. Mintavételi terület.....	9
2.2. Mintavételezés	10
2.2.1. Szárazföldi ászkarákok	10
2.2.2. Futóbogarak és holyvák	10
2.3. Teszt szervezetek.....	11
2.3.1. Szárazföldi ászkarákok	11
2.3.2. Futóbogarak.....	12
2.3.3. Holyvák.....	12
2.4. Viselkedési jellegek tesztelése, mérése és kiértékelése.....	13
2.4.1. Szárazföldi ászkarákok	13
2.4.2. Futóbogarak és holyvák	15
2.5. Statisztikai analízis	16
2.5.1. Szárazföldi ászkarákok	16
2.5.2. Futóbogarak és holyvák	17
3. Eredmények	18
3.1. Szárazföldi ászkarákok.....	18
3.2. Futóbogarak	18
3.3. Holyvák.....	21
4. Diskusszió	24
4.1. Szárazföldi ászkarákok.....	24
4.1.1. Tonikus mozdulatlanság, mint konzisztens anti-predációs viselkedés	24
4.1.2. A predációs kockázat hatásai a viselkedésre	25
4.1.3. A testhossz, az ivar és viselkedés közötti kapcsolat	27

4.2. Futóbogarak	29
4.2.1. A futóbogarak személyisége.....	29
4.2.2. A viselkedésbeli különbségek a C. convexus egyedekben.....	31
4.3. Holyva fajok	34
4.3.1. Viselkedésbeli becslések és személyiség	34
4.3.2. Ivari különbségek a viselkedésben	36
4.3.3. Az urbanizáció és viselkedésbeli különbségek kapcsolata.....	36
5. Konklúzió.....	39
5.1. Szárazföldi ászkarákok.....	39
5.2. Futóbogarak	40
5.3. Holyvák.....	40
6. Köszönetnyilvánítás	45
Irodalomjegyzék	46

1. Bevezetés és Célkitűzések

1.1. Bevezetés

Az urbanizáció gyorsan növekedő az egész világra kiterjedő jelenség. Ez egy olyan folyamat, amely a népességnövekedéssel és a városi életforma terjedésével jár együtt (McIntyre, 2011). A városok terjeszkedése a biológiai sokféleség lokális és globális csökkenésének és biotikus homogenizálódásának a fő mozgatórugója (McKinney, 2006). Várhatóan a teljes városi terület 2050-re több mint kétszeresére növekedhet (Zhou és mtsai., 2019), a biodiverzitás megőrzésének szempontjából egyre fontosabb az urbanizáció fajközösségekre gyakorolt hatásának a megértése. Az urbanizáció következtében a fellelhető természetes élőhelyek módosulhatnak, pusztulhatnak vagy feldarabolódhatnak több kisebb élőhelyre (McKinney, 2006). A feldarabolódott természetes élőhelyfoltok a városi területeken gyakran elszigetelődnek, így ezáltal korlátozva a fajok mozgását a foltok között (Forman, 2008; Niemelä, 1999). Az urbanizáció nagymértékben módosíthatja a szennyezőanyag-lerakódásokat (Simon és mtsai., 2016), számos éghajlati paramétert (Kalnay és Cai, 2003; Liu és mtsai., 2009), a tápanyagok mennyiségét (Pouyat és mtsai., 1997) ,továbbá bizonyos biológia folyamatokat, mint például lebomlás és a mineralizáció (McDonnell és mtsai., 1997) és a génáramlást (Niemelä, 1999).

A városi élőhelyek szerkezetében, összetételében és környezeti paramétereiben bekövetkező változások gyakran negatívan befolyásolják az ott élő szervezeteket megváltoztatva a viselkedési mintázatukat, térbeli eloszlásukat, fenológiájukat, a testük állapotát és az aktivitásukat (McIntyre, 2011; Magura és mtsai., 2021; Eötvös és mtsai., 2018) amelyek változásokat okoznak a városi élőlényközösségekben (Grimm és mtsai., 2008; Kowarik, 2011; Magura és mtsai., 2010), beleértve az emlősöket (McKinney, 2008; Magura és mtsai., 2021), madarakat (Chace és Walsh, 2006; Batáry és mtsai., 2018), növényeket (Williams és mtsai., 2015; Singh és mtsai., 2018) és ízeltlábúakat is. A szárazföldi ízeltlábúakat kevésbé tanulmányozták, de a fellelhető adatok azt mutatják, hogy az urbanizáció jelentős fenyegetést jelent a rovarok sokféleségére (Wagner és mtsai., 2021). A szárazföldi ízeltlábúak közül a futóbogarak (Coleoptera: Carabidae) kedvelt csoportja az urbanizációs vizsgálatoknak (Niemelä és Kotze, 2009; Martinson és Raupp,

2013; Magura és mtsai., 2020) sokszínűségük és nagy egyedszámuk, valamint a megfelelő módszertani eszköztár elérhetősége miatt (Lövei és Sunderland, 1996). A biológiai szerveződés különböző szintjein megjelenő jelentős hatások jól dokumentáltak (Magura és Lövei, 2021). Az élőlények különféle szinteken képesek reagálni a környezetükben bekövetkezett változásokra. A viselkedés megváltoztatása az egyik legyorsabb és legszembetűnőbb módja az élőlények reakciójának a kívülről jövő ingerekre. Ezek a viselkedésbeli válaszok előre meghatározhatóak ennél fogva kedvelt kutatási terület. Azonban a viselkedés sokkal komplexebb, mint a kiváltó tényezőkre adott reakciók halmaza. Egyes állatok konzisztensen reagálnak az életük során az őket érő környezeti ingerekre, azaz személyiséggel rendelkeznek. Arról, hogy az ilyen személyiségjegyek milyen mértékben tekinthetőek adaptív plaszticitásként arról jelenleg keveset tudunk.

Az urbán élőhelyek különböző környezeti állapotokat eredményeznek és egyúttal egyfajta nyomást jelentenek az élőlényekre, aminek köszönhetően specifikus jellegek szelektálódnak ki. Például, azok a fajok amelyek tág-tűrészhatárral rendelkeznek, tehát élőhelygeneralisták vagy olyan tulajdonságokkal rendelkeznek amelyek növelik az ellenállást az urbanizáció következtében létrejövő környezeti feltételekkel szemben, egyértelműen előnyösek. Egyes viselkedésbeli tulajdonságok, mint például a magas felfedezőkészség vagy a magas kockázatvállalás előnyösek lehetnek az urbanizációs változásokkal szemben, illetve az élőlények ezen területeken való megtelepedésében. Egyetlen urbanizációs tanulmány készült a futóbogarak viselkedési jellemzőiről (Schuett és mtsai., 2018); ebben a tanulmányban számos kérdés merült fel az egyének viselkedésének konzisztenciájával kapcsolatban. A különböző fajok, sőt ugyanazon fajok különböző élőhelyeken eltérő válaszokat adhatnak az urbanizációra, ami meggátolja hogy általános következtetéseket vonjunk le a futóbogarak esetében. Fajszínt a specialista élőlények sokkal érzékenyebben reagálnak az urbanizációt kísérő változásokra, mint a generalisták. Eddig azonban csak egy élőhely-specialista futóbogár viselkedését vizsgálták eltérően urbanizált élőhelyeken, ami a Harpalinae alcsaládba tartozó *Pterostichus oblongopunctatus* volt (Fabricius, 1787). A gerinceseken végzett korábbi tanulmányok bizonyítják azt, hogy a városi egyedek felfedezőképesebbek és bátrabbak, mint a vidéki fajtársaik.

2. Anyag és Módszer

2.1. Mintavételi terület

A mintavételezés mindhárom vizsgálatunkban a debreceni Nagyerdő területén történt, amelyet hazánkban elsőként nyilvánítottak természetvédelmi területté 1939-ben. Ennek oka, hogy jelentős problémák léptek fel az erdő fenntarthatóságában, mint például az idős tölgyek leromlása, az invázív és tájidegen özönfajok megjelenése, a szárazodás és az illegális hulladéklerakás (Mátyás, 1996). A védetté nyilvánítást követően beszüntették a rendszeres fakitermelést a területen, amelynek elsődleges célja az idős tölgyek és a környező természetközeli állományok megőrzése az utókor számára. A debreceni Nagyerdő a Nyírségi homokbuckás erdős-gyepes mozaiktájban helyezkedik el, melynek jelentős részét homoki gyöngyvirágos tölgyek (*Convallario-Quercetum roboris*) adja (Török és Tóthmérész, 2004). Az uralkodó fa faj a kocsányos tölgy (*Quercus robur*) ezen a területen. Az erdő jelenlegi területe 1082 hektár és annak ellenére, hogy az urbanizáció hatására a város növekedésével párhuzamosan csökkent a területe, még mindig elég nagy kiterjedésű ahhoz, hogy számos erdei-specialista növény-és állatfaj öfenntartó populációi számára biztosítsa az élőhelyet (Magura és mtsai., 2004). A természetközeli állapotú erdei területen nem volt beépített terület, míg a városi részeken 60%-a volt beépítve, aminek következtében drasztikusan eltért az erdős élőhelytől (Magura és mtsai., 2004). A természetközeli állapotú erdőfoltokon nem hajtottak végre rendszeres erdészeti beavatkozásokat és az emberek jelenléte is minimális volt, míg a városi erdőfoltokban a lehullott nagyobb ágakat és a fatörzseket feldarabolták és a földön hagyták; a cserjeszintet is erősen ritkították. Az utak pedig kavicsosak vagy aszfaltozottak és jelentős az emberi beavatkozás a területen.

2.2. Mintavételezés

2.2.1. Szárazföldi ászkarákok

A szárazföldi ászkarákat csipesszel gyűjtöttük egyeléses módszerrel a debreceni Nagyerdőben. Az egyedeket 2018 tavaszán, nyarán és őszén gyűjtöttük. A begyűjtött egyedeket külön-külön helyeztük el műanyag dobozokban és azonos, laboratóriumi körülmények között tartottuk őket (hőmérséklet és páratartalom). Az állatoknak folyamatosan biztosítottunk folyadékot (benedvesített szivacsot) és táplálékot (mohás korhadt fadarabot), mivel több napot töltöttek a dobozokban. A nedvesség és páratartalom fenntartásának érdekében minden második nap friss vizet fűjtünk be a dobozokba.

2.2.2. Futóbogarak és holyvák

A futóbogarakat és a holyvákat négy kiterjedt, természetközeli állapotú erdőfoltból gyűjtöttük, illetve négy városi erdőfragmentumból a kelet-magyarországi Debrecen (47°320 N; 21°380 E) városának területén. Mind a nyolc terület legalább 3 hektár nagyságú volt és legalább 250 méter távolságra helyezkedtek el egymástól (a vidéki foltok átlagos távolsága 396.5 méter, a városi foltok átlagos távolsága pedig 702.2 méter volt).

A futóbogarak gyűjtése a tavaszi szaporodási időszakról kezdve 2020 április 6-tól május 28-ig történt. A holyvák befogása április elejétől június végéig történt. A begyűjtéshez 15 csali nélküli élvefogó talajcsapdát használtunk (2 terület * 4 élőhelyfolt * 15 csapda, azaz 120 csapda összesen). A csapdákat véletlenszerű elrendezésben, egymástól legalább 10 méter távolságra helyeztük el és legalább 50 méterre a legközelebbi erdőszéltől annak érdekében, hogy elkerüljük a szegélyhatást (Molnár és mtsai., 2001). A csapdázáshoz műanyag edényeket használtunk (170 mm hosszú, 110 mm széles, 105 mm mély), amelyek le voltak takarva 20x20 cm-es farostlemezekkel és be voltak fedve levelekkel annak érdekében, hogy megakadályozzuk a nagyobb ragadozó rovarok predációját, illetve a szemét és csapadék beleesését a csapdába. A csapdákat hetente

kétszer ellenőriztük és ürítettük, hogy elkerüljük az élvező csapdákból az egyedek elhalálását vagy azt hogy egymást elfogyasszák. A csapdába esett egyedeket a laboratóriumba szállítva egyenként Petri csészékbe helyeztük, amiben egy 90 mm átmérőjű nedves szűrőpapír volt téve. Kizárólag folyadék állt az egyedek rendelkezésére, mert a kiszáradás befolyásolhatja az élőlények mozgását és viselkedését. A vizsgálatok után az egyedeket mikroszkóp alatt meghatároztuk faj-és ivari szinten.

2.3. Teszt szervezetek

2.3.1. Szárazföldi ászkarák

A vizsgálatunk modellszervezetének a szárazföldi ászkarák (Oniscidea) alrendbe tartozó közönséges gömbászkát (*Armadillidium vulgare*) választottuk, amely az egyik legelterjedtebb szárazföldi ászkarák faj Európán belül. A szárazföldi ászkarák valódi rákok, de kiválóan alkalmazkodtak a szárazföldi életmódhoz. Testfelépítésük nagyban hasonlít a vízben megtalálható közeli rokon csoportokéhoz, viszont számos morfológiai elváltozás segíti őket a kiszáradás elleni védelemben, mint például a kiálló testrészek redukciója vagy a légzésüket megkönnyítő pseudotracheák kialakulása. A gömbászkákra jellemző a domború hátoldal és a lapított hasi oldal, színezete igen változó a palaszürkétől egészen a vörösig, a háton általában sárga foltos figyelhető meg, de előfordulnak teljesen sötét egyedek is. Testméretük nagyjából 7 és 18 mm között mozog (Farkas és Vilisics, 2013). Ez a faj igen fontos szerepet játszik a szerves anyag lebontásában és stabilizálásában a szárazföldi ökoszisztémákban (Frouz és mtsai., 2008) és kiváló indikátor szervezetek, mivel érzékenyen reagálnak a környezeti változásokra (Drobne és Hopkin, 1994). Táplálékukat főleg a növényi törmelék, lehullott avar és az azokon előforduló mikroorganizmusok és gombafonalak alkotják. Szintén megfigyelhető náluk a koprofágia, azaz saját ürülékük elfogyasztása annak érdekében, hogy a fontos tápanyagokat valamint a kiürített bélfőra egy részét visszanyerjék (Zimmer, 2002). A viselkedésük megváltoztatásával képesek szabályozni saját testhőmérsékletüket. Alacsony hőmérséklet esetén a napsütéses helyeket részesítik előnyben, míg melegben árnyékos helyekre húzódnak. A -2C alatti és 36C feletti hőmérséklet végzetes lehet számukra. Száraz időszakban nyirkos helyekre vonulnak, mint például kidőlt fák, kövek alá, de gyakran megtalálhatóak nyirkosabb avar alatt is (Refinetti, 1984). Számos élőlény

táplálékául szolgálnak, beleértve a madarakat, hüllőket, kisemlősöket és nagyobb ragadozó rovarokat. Annak érdekében, hogy elkerüljék a predációs zavarásokat különböző védekezési mechanizmusokat alkalmaznak, mint például a futást, a tonikus mozdulatlanságot vagy felveszik a tökéletes gömb formát. Ezen okok miatt az *A Mammalia vulgare* tökéletes modellszervezet az ízeltlábúak viselkedésének vizsgálatára predáció hatására.

2.3.2. Futóbogarak

A vizsgált faj a selymes futrinka (*Carabus convexus*) volt, amely egy igen elterjedt ragadozó bogár. Főként éjszakai életmódot folytat (Turin és mtsai., 2003). Ez a faj kora tavasszal kezdi a szaporodást és április első felében válik aktívvá. Általánosságba véve a peterakás április közepétől veszi kezdetét (Turin és mtsai., 2003). A fiatal példányok július vége felé jelennek meg a fiatal felnőttek pedig november környékén elrejtőznek és áttelelnek. Ezek a szárnyatlan (brachypterous) egyedek közepesen nagy méretűek (14-23 mm), és ennél fogva korlátozott mértékű az elterjedési képessége (Turin és mtsai., 2003). Magyarországon, a vizsgált régióban (Alföld) a *C. convexus* egy erdei specialista faj (Magura és mtsai., 2008). A korábbi tanulmányok során az kimutatták, hogy ez a faj érzékenyen reagál az urbanizáció hatásokra (Martinson és Raupp, 2013; Niemelä és mtsai., 2002). A vizsgált helyen az előfordulása a városi erdőfoltokban szórványos és az abundanciája is jelentősen alacsonyabb ezekben a városi foltokban, mint a természetközeli állapotú erdőállományokban (Magura és mtsai., 2021). Az előbb említett jellemzők (élőhely-specifikusság, nagy méret, korlátozott terjedési képesség) arra utalnak, hogy a *C. convexus* tökéletes jelölt lehet az urbanizáció hatásainak indikátor fajaként (Magura és mtsai., 2021).

2.3.3. Holyvák

A viselkedési jellemzőket három faj esetében vizsgáltuk. Az egyik az ékes holyva (*Abemus chloropterus*) volt amely egy közepes testméretű (9,5-12,5 mm), elsősorban

erdőkben élő ragadozó faj (Koch, 1989). A vizsgált régióban (Alföld) áprilistól júliusig aktív a faj (Tóth, 1989). A fekete holyva (*Ocypus nitens*) nagy méretű (12-20 mm), amely kiváló repülési képességekkel rendelkezik. A vizsgált régióban ez a faj főként erdős élőhelyeken fordul elő, aktivitási időszaka februártól decemberig tart (Tóth, 1989). A fémkék holyva (*Platydracus fulvipes*) viszonylag nagyméretű (13-19 mm), széles körben elterjedt, korlátozott repülési képességgel rendelkező ragadozó faj. Májustól augusztusig tart az aktivitási periódusa (Tóth, 1989).

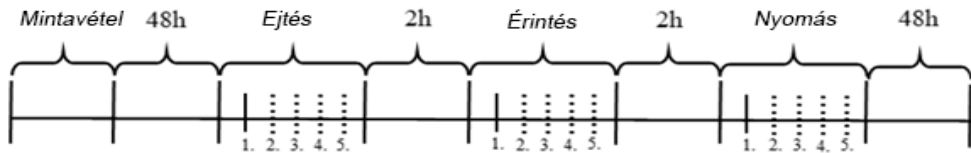
2.4. Viselkedési jellegek tesztelése, mérése és kiértékelése

2.4.1. Szárazföldi ászkarákok

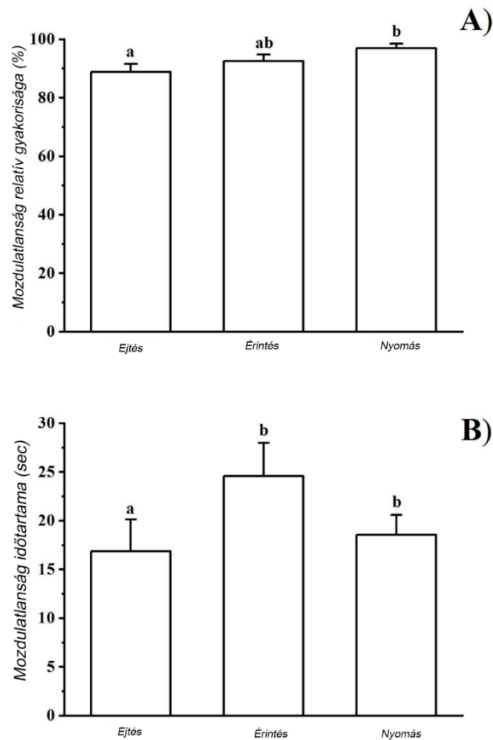
A viselkedésbeli tesztek Quadros és mtsai. (2012) és Tuf és mtsai. (2015, 2016) vizsgálatain alapultak. Három különböző ingertípust (érintés, összenyomás, ejtés) alkalmaztunk a tonikus mozdulatlanság kiváltására. A ragadozó ízeltlábúak mandibulájának támadását úgy imitáltuk, hogy az egyedeket egy hegyes végű csipesz végével finoman megböktük. A kisemlősök a mancsukban forgatják a zsákmány állatokat, amit összenyomós ingerrel utánoztunk egy lapos végű csipesz segítségével összenyomtuk az egyedeket az oldaluknál fogva. Az ejtés inger során az ászkarákokat felemeltük egy csipesszel és egy mély edénybe ejtettük őket. Ez az inger hasonló ahhoz, amikor a madarak vagy hüllők megtámadják a prédát és elejtik őket. Ez alacsony predációs kockázatot jelent. Ezzel szemben az ízeltlábúak támadásának mérsékelt predációs kockázata van attól függően, hogy a zsákmány melyik testrészét támadta meg a ragadozó (Langkilde és mtsai., 2004). Az ingertípusok közül az összenyomós inger jár a legmagasabb predációs kockázattal, mivel a ragadozók szorítása jelentősen csökkenti a zsákmányok sikeres menekülési esélyeit. Mindegyik ingertípust ötször ismételtünk meg egy kísérleti sorozat folyamán. Ha az ászkarákok teljesen mozdulatlanok váltak az inger követően, akkor az egyedeket válaszadóknak tekintettük. Ha az ötödik stimulus sem váltott ki reakciót, akkor nem vettük őket válaszadóknak.

Megmértük a tonikus mozdulatlanság időtartamát a mozdulatlan testhelyzettől az antennák vagy a lábak első megmozdulásáig. Mindegyik egyed két órát pihent a

különböző inger típusokkal történő tesztlések között. A kísérleti sorozatokat háromszor megismételtük 48 órás periódusokban mindhárom évszakban (ősz, tavasz, nyár). A három inger típus sorrendjét szisztematikusan megváltoztattuk egy kísérleti ciklus során. Minden viselkedési tesztet videókamerával rögzítettünk (Noldus és mtsai., 2002).



1.ábra A kísérleti ciklus, amelyet minden évszakban használunk. Szaggatott vonalak jelzik az ismételt ingerek, ha az első inger nem váltott ki választ.



2.ábra A Mozdulatlanság relatív gyakorisága (%) és a mozdulatlanság időtartama (sec)

2.4.2. Futóbogarak és holyvák

Az egyedek laboratóriumba szállítását követően egyesével Petri csészékbe helyeztük és azonos körülmények (24 °C, 40% relatív páratartalom) között voltak tartva, és két órán át pihentetve voltak a vizsgálat előtt, hogy nyugalmi állapotba kerüljenek, ami alatt vizet kaptak viszont táplálékot nem. A pihenőidő után az egyedeket egyesével teszteltük, először megmértük az aktivitásukat, amihez nyílt teres tesztet (Réale és mtsai., 2007; Kortet és Hedrick, 2007) hajtottunk végre, ami egy gyakran használt vizsgálat a felfedező viselkedés mérésére (Schuett és mtsai., 2018; Jones és Godin, 2010; Labaude és mtsai., 2018). A tesztkörnyezet egy nyitott, fehér műanyag dobozból állt (364x230 mm), amelynek az alja 35 egyenlő négyzetre volt felosztva. Az egyedeket a doboz közepére helyeztük, és egy 55 mm átmérőjű Petri csészével lefedtük. Abban a pillanatban amikor az egyed teljesen mozdulatlaná vált a fedelet felemeltük, és a mozgásukat 90 másodpercen keresztül rögzítettük egy GoPro HERO6 kamerával (CHDHX-601-FW). A videókat kielemeztük a pathtrackr csomag segítségével (Harmer és Thomas, 2019). Feljegyeztük az egyedek által érintett négyzetek számát, a fallal nem szomszédos négyzetek számát amiket érintett és azt az időt amíg az egyed elért a műanyag doboz faláig. A meglátogatott négyzetek számával és a fal eléréséig eltelt időnek a mérésével meghatározhatjuk az ízeltlábúak aktivitását és feldedezőkészségét (Schuett és mtsai., 2018; Labadue és mtsai., 2018; Tremmel és Müller, 2013; Gyuris és mtsai., 2011), amíg a belső négyzetek meglátogatása a kockázatvállalás/bátorság paramétere (Labadue és mtsai., 2018).

Az új környezet tesztelését követően azonnal megvizsgáltuk az egyedek fenyegetésekre adott reakcióit. Az egyedek zavarásra adott menekülési válaszait egy nyolc egyenlő szegmensre osztott gyűrű alakú arénában teszteltük (Labadue és mtsai., 2018). Az egyedeket külön-külön helyeztük el az arénában és megvártuk amíg teljesen mozdulatlaná nem váltak. Ezek után egy mechanikus stimulussal váltottuk ki a menekülési viselkedést, az egyedek háti oldalán egy csipesszel enyhébb nyomást hajtottunk végre. Feljegyeztük a futással töltött időt (menekülési időtartam) és a megtett négyzetek számát (menekülési távolság). A tesztelés akkor ért véget amikor az egyedek mozgása teljesen leállt. A menekülés időtartamát és távolságát a fenyegetésekre adott

válasznak tekintettük (Labadue és mtsai., 2018). Az arénát 70%-os etanollal megtisztítottuk minden tizedik tesztelés után, illetve ha az egyedek ürítettek. A viselkedés megismételhetőségének becslésének érdekében minden egyénen kétszer hajtottuk végre a tesztet, és a két vizsgálat között egy nap telt el. Ez az időintervallum elegendő a mért viselkedési változók ismételhetőségének megbecsléséhez (Wexler és mtsai., 2016). Továbbá, azzal hogy az egyedekkel kétszer hajtottuk végre a tesztet megakadályoztuk, hogy hozzászokjanak a kísérleti körülményekhez (Labadue és mtsai., 2018; Wexler és mtsai., 2016).

2.5. Statisztikai analízis

2.5.1. Szárazföldi ászkarákok

A viselkedési konzisztenciáját Spearman rangkorrelációs együtthatójával értékeltük az R'DescTools' csomagjának segítségével (Signorell, 2019). Általánosított lineáris modellekkel (GLMM) vizsgáltuk az inger típusok (érintés, ejtés, összenyomás) hatásait az *A. vulgare* egyedek aktivitási viselkedésére (vizsgált változók: a tonikus mozdulatlanság relatív gyakorisága és a mozdulatlanság időtartama. Az inger típusok, a nem és a testhossz, valamint ezen változók közötti interakciók rögzített/fix faktorként szerepeltek a modellben. A véletlenszerű hatások közé tartoztak a mintavételi évszakok (tavasz, nyár, ősz) és az egyedek azonosítója. A válasz valószínűségének modelljéhez binominális regressziót, míg a tonikus mozdulatlanság időtartamának modelljéhez negatív binominális regressziót használtunk log link függvénnyel. Az Akaike Információs Kritérium (AIC) segítségével a modelleket az AIC súlyok alapján rangsoroltuk és meghatároztuk a legjobban illeszkedő modellt (Burnham és Anderson, 2002). Minden elemzést az R 3.4.4-es verziójában végeztünk, a „glmmTMB” és „MuMIn” csomagok használatával (Brooks és mtsai., 2017; Barton, 2019). Amikor a GLMM tesztek szignifikáns különbséget mutattak az inger típusok között, a becsült hatásátlagok páronkénti összehasonlítását az „emmeans” csomag segítségével végeztük (Lenth és mtsai., 2019). A további kísérleti változók (ivar és testhossz) és a válasz változók közötti kapcsolatot is Spearman rangkorrelációs együtthatóval elemeztük.

2.5.2. Futóbogarak és holyvák

Az urbanizáció hatását (urbanizált szemben a nem urbanizált területek) vizsgáltuk a mért paraméterekre általánosított lineáris modellek (GLMM) segítségével az lme4 csomaggal (Bates és mtsai., 2015). Teszteltük a legmegfelelőbb valószínűségi eloszlást a válasz változóinkra a car (Fox és Weisberg, 2019) és MASS (Venables és Ripley, 2002) csomagok használatával. Az eredmények alapján modelleztük a válasz változókat a számolt adatok felhasználásával (meglátogatott négyzetek száma, meglátogatott belső négyzetek száma és a menekülési távolság) Poisson-eloszlással modelleztük log-link függvény segítségével, míg a többi változónál (fal eléréséig eltelt idő, illetve a menekülési időtartam) normál hiba-eloszlást alkalmaztunk log-link függvénnyel (Zuur és mtsai., 2009). A fix hatások az urbanizáció mértéke, az egyedek neme és a vizsgált egyed interakciói voltak. A modelleknél figyelembe vettük a mintavétel egymásba ágyazott kialakítását is (a mintavételi helyek a mintavételi területeken voltak). A viselkedési mérőszámokra vonatkozó modellekben a kísérleteket ismételt méréseknek tekintettük, és véletlenszerű tényezőként a kísérletet végző személyt adtuk hozzá. Amikor a GLMM szignifikáns különbséget mutatott az átlagok között LSD tesztet használtuk az átlagok többszöri összehasonlítására (Zuur és mtsai., 2009).

Annak érdekében, hogy tanulmányozzuk azt hogy az ízeltlábúak viselkedése konzisztens volt -e a DescTools csomag segítségével kiszámoltuk a Kendall-féle konkordációs együtthatót (Signorell és mtsai., 2021). Az egyének viselkedési mutatóinak konzisztenciáját a kísérletek között az RVAideMemoire csomag segítségével számoltuk (Hervé, 2021) és az rptR csomag segítségével becsültük az ismétlődő valószínűségeket a GLMM-ekből az egyedek azonosítóival mint random faktor (Stoffel és mtsai., 2017). A klaszterelemzéshez Ward-féle agglomeratív klaszterezést végeztünk; ehhez a cluster csomagot használtuk (Maechler és mtsai., 2021). A személyiségi dimenziókat (korrelált viselkedési mérőszámok klasztereit) (Labadue és mtsai., 2018; Gyuris és mtsai., 2011; Maechler és mtsai., 2021) úgy határoztuk meg, hogy megvizsgáltuk az adott számú klaszterre vonatkozó összesített átlagos sziluett értékeket (Rousseeuw és Silhouettes, 1987).

3. Eredmények

3.1. Szárazföldi ászkarákok

Szignifikáns korrelációt találtunk a tonikus mozdulatlanság relatív gyakoriságának két egymást követő, ismételt vizsgálata között, amelyeket az ejtés és összenyomás inger típusok váltanak ki. A harmadik ismétlés azonban nem mutatott szignifikáns korrelációt. Ezzel szemben a tonikus mozdulatlanság időtartama szignifikáns korrelációt mutatott az ismétlések között mindhárom inger típus esetén. A GLMM eredményei azt mutatták, hogy az *A. vulgare* egyedek tonikus mozdulatlanságát nagyobb gyakorisággal váltotta ki a szorítás, mint az ejtés inger, míg az érintés inger típus nem különbözött a többitől. Az egyedek testhossza és neme, valamint a kísérleti változók közötti interakciók nem kerültek bele a modellbe (nem voltak szignifikánsak). A tonikus mozdulatlanság időtartama hosszabb volt az érintést és a szorítást követően, mint az ejtés inger típus után. A GLMM azt is kimutatta, hogy az *A. vulgare* testhossza fontos tényező lehet a tonikus mozdulatlanság időtartamában, amíg az ivar és a kísérleti változók közötti interakciók nem kerültek be a végső modellbe. A Spearman-féle rangkorrelációs együttható azt mutatta, hogy az ivar és a testhossz nem korrelált szignifikánsan a tonikus mozdulatlanság relatív gyakoriságával (testhossz: $r_S = 0,123$, CI_{min-max} = -0,046; 0,286, $p = 0,154$; nem: $r_S = -0,025$, CI_{min-max} = -0,193, 0,145, $p = 0,775$). A tonikus mozdulatlanság időtartama szintén nem mutatott szignifikáns kapcsolatot az egyedek nemével ($r_S = 0,120$, CI_{min-max} = -0,050; 0,284, $p = 0,165$), míg szignifikáns korrelációt észleltünk az egyedek testhossza és a tonikus mozdulatlanság időtartama között ($r_S = 0.191$, CI_{min-max} = 0.023; 0.349, $p < 0.05$).

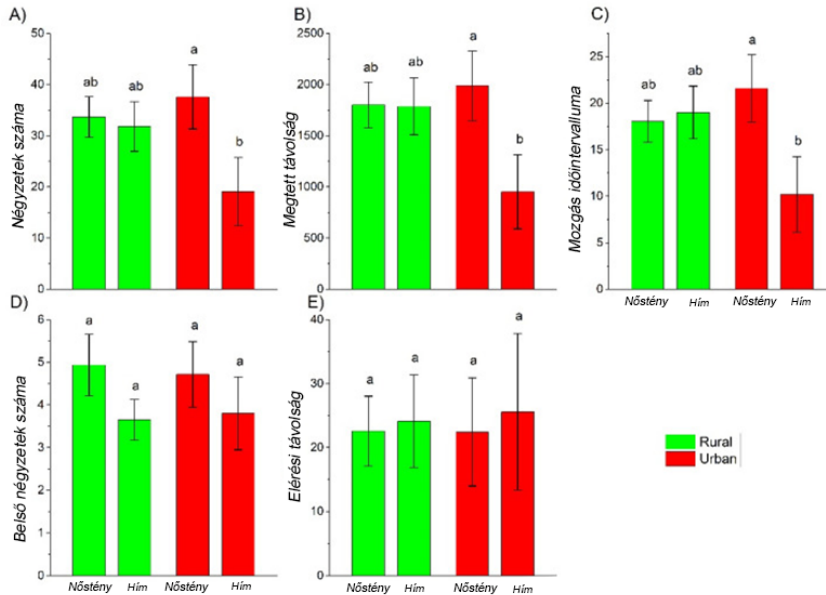
3.2. Futóbogarak

A *C. convexus* szaporodási időszakában (áprilistól májusig) 37 egyedet gyűjtöttünk a mintavételi területről. Minden egyednek éles vagy minimálisan kopott mandibulája volt, ami azt jelzi, hogy az első szaporodási időszakban áttelelt egyedek

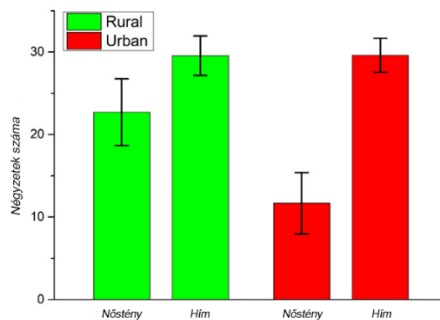
voltak. A vidéki élőhelyről 25 egyedet fogtunk be (15 nőstény és 10 hím), míg a városi területekről 12 bogarat (7 nőstény és 5 hím).

A szignifikáns Kendall-féle egyezési együttható ($W = 0.7821$, $\chi^2 = 173.62$, $df = 6$, $p < 0.0001$) azt mutatta, hogy a bogarak konzisztensen reagáltak a különböző kontextusokban, ami azt jelenti, hogy a bogarak minden viselkedési mérőszám szerint hasonló sorrendbe kerültek. A *C. convexus* egyedek konzisztensen viselkedtek az idő múlásával, mivel az összes tesztelt viselkedési mérőszám (érintett négyzetek, megtett távolság, mozgási idő, belső négyzet látogatása, fal eléréséig eltelt idő, repülési időtartam és távolság) szignifikánsan konzisztens volt a rangsorral és jelentős megismételhetőséget mutatott a két egymást követő vizsgálat során. Az agglomeratív klaszteranalízis és az átlagos sziluett szélességének felmérése alapján a vizsgált viselkedési mérőszámok két csoportra oszthatók. Az első csoportot a meglátogatott négyzetek száma, a megtett távolság, a mozgással töltött idő, a belső tér látogatása és a falig megtett idő alkotta és ez tekinthető a bogarak személyiségét leíró dimenziójának. A második csoportba a menekülés időtartama és távolsága tartozott és ez a személyiség kockázatvállalási dimenzióhoz köthető. Mindegyik csoporton belül az összes viselkedési mérőszám szignifikánsan korrelált egymással. A két különböző csoportba tartozó viselkedési mérőszámok között egyik korreláció sem volt szignifikáns. A bogarak személyiségének felfedező dimenziójának három viselkedési mérőszáma hasonló mintákat mutatott: a városi területekről származó nőstények által megtett négyzetek száma, a megtett távolsága és mozgási ideje szignifikánsan magasabb volt, mint a városi hímek esetében. Ezen túlmenően az urbanizáció szintje és az egyedek neme jelentős tényezőknak bizonyultak, amely megmagyarázza a *C. convexus* egyedek által megtett távolságot és mozgási idejét. A bogarak személyisége felfedező dimenziójának másik két mérőszáma a belső tér látogatása és a falig megtett idő nem különbözött szignifikánsan a különböző urbanizációs szintű élőhelyeken élő nemek között. A kockázatvállaló személyiség dimenzióját tekintve jelentős különbségek voltak a természetközeli erdei élőhelyen és városi erdőfoltban élő nőstények menekülési válaszában. A városi területeken élő nőstények kockázatvállalóbb magatartást tanúsítottak, mint a természetközeli állapotú erdőfoltban élők, mivel a városi nőstények repülési időtartama és távolsága lényegesen alacsonyabb volt, mint a természetközeli állapotú erdőfoltban élő nőstényeké. Továbbá, szignifikáns különbség

volt a természetközeli állapotú erdőfoltban élő nőstények és a városi erdőfoltban élő hímek repülési reakciójában, a városi hímek szignifikánsan rövidebb menekülési távolságot mutattak, mint a természetközeli állapotú erdőfoltban élő nőstények.



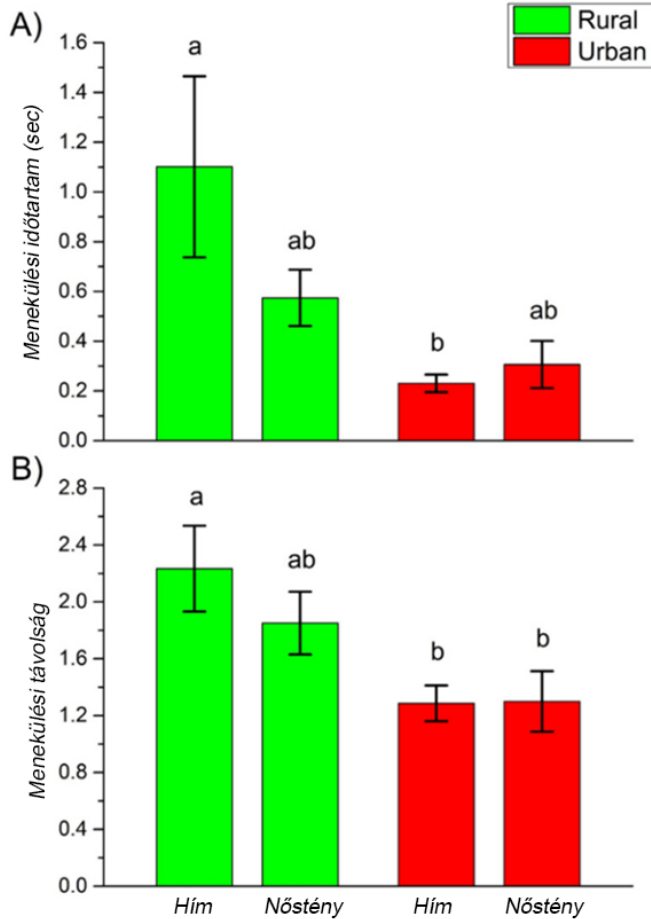
3. ábra. A *C. convexus* egyedei viselkedési jellemzőinek átlagai (\pm SE). Az eltérő betűk szignifikáns különbségeket jelölnek LSD teszttel ($p < 0.05$).



4. ábra. Az *Ocypus nitens* egyedei viselkedési jellemzőjének átlagai (\pm SE). Az eltérő betűk szignifikáns különbségeket jelölnek LSD teszttel ($p < 0.05$).

3.3. Holyvák

A mintavételi időszakban (2020 áprilistól júniusig) a három vizsgált faj 233 egyedét fogtuk be és teszteltük a viselkedésüket. A természetközeli állapotú erdőterületekről 99 egyed (28 nőtényt és 71 hím), míg a városi erdőterületekről 134 egyed (23 nőtényt és 111 hím) gyűjtöttünk be. Kevés városi nőtény egyedét fogtuk be az *O. nitens* és *P. fulvipes* fajokból. A Kendall-féle konkordancia együttható mindhárom faj esetében szignifikáns volt (*A. chloropterus*: $W = 0.5992$, $\chi^2 = 182.14$, $df = 4$, $p < 0.0001$, *O. nitens*: $W = 0.5481$, $\chi^2 = 162.23$, $df = 4$, $p < 0.0001$, *P. fulvipes*: $W = 0.5762$, $\chi^2 = 191.29$, $df = 4$, $p < 0.0001$), ami azt jelenti, hogy a rovarok minden viselkedési mutatója hasonló sorrendbe került. Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a vizsgált holyvák következetesen reagáltak a különböző viselkedési tesztekre. Az érintett négyzetek száma jelentősen konzisztens volt és szignifikánsan megismételhető volt a két egymást követő kísérlet között mindhárom faj esetében. A holyvafélék viselkedése az érintett négyzetek száma által volt mérhető, habár nem bizonyult konzisztensnek a kísérletek között. Ezenkívül a menekülési idő jelentősen konzisztens és megismételhető volt az *A. chloropterus* és a *P. fulvipes* esetében, míg a menekülési távolság és időtartam csak az *O. nitens* esetében volt állandó. A vizsgált viselkedési mutatók két csoportra oszthatók az összes vizsgált holyvafélére vonatkozóan a Spearman rangkorrelációkat használó agglomeratív klaszteranalízissel. Ezeket a klaszterezéseket az átlagos sziluettzélességek értékelése is megerősítette. Az érintett négyzetek száma, a meglátogatott belső négyzetek száma és a menekülés idő az első csoportba került, amely az egyedek személyiségének a felfedező dimenzióját képviseli. A menekülési időtartam és a menekülési távolság alkotta a második csoportot, amely a rovarok személyiségének a kockázatvállalási dimenziójának tekinthető.



5. ábra. A *C. convexus* egyedek kockázatvállalási viselkedési jellemzőinek átlaga (\pm SE). Az eltérő betűk szignifikáns különbségeket jelölnek LSD teszttel ($p < 0.05$).

Mindhárom hollyaféle esetében pozitív és következetesen szignifikáns volt a korreláció az érintett négyzetek száma és meglátogatott belső négyzetek száma között. A meglátogatott négyzetek száma és a falig eltelt idő közötti kapcsolat is mindig szignifikáns volt, de mindig negatív. A menekülési időtartam és a menekülési távolság szignifikánsan pozitív korrelációt mutatott minden vizsgált faj esetében.

A felfedezési dimenzió viselkedési mérőszámai közül az *O. nitens* hímek által meglátogatott négyzetek száma szignifikánsan magasabb volt, mint a nőstényeké, de a viselkedési mutatók egyéb ivari különbségei nem voltak szignifikánsak. Sem az

urbanizációs szint, sem az urbanizáció és a nemek közötti kölcsönhatás nem volt szignifikáns tényező, amely megmagyarázza a meglátogatott négyzetek számát, a meglátogatott belső négyzetek számát és a menekülési időt. A kockázatvállaló személyiség dimenzióját tekintve az urbanizációs szint, az egyedek neme és az ezek közötti interakció nem volt szignifikáns magyarázó tényező a menekülés időtartamára és távolságára.

4. Diszkusszió

4.1. Szárazföldi ászkarákok

4.1.1. *Tonikus mozdulatlanság, mint konzisztens anti-predációs viselkedés*

A kis testű ízeltlábúak, mint például a szárazföldi ászkarákok számos ragadozó predációs hatásának vannak kitéve, ami a szaporodás és a táplálékkeresés komoly költségeivel jár és ez evolúciós változásokat okoz a préda állatokban (Brown 2003; Ruxton és mtsai., 2004). A magas predációs kockázat elkerülésének érdekében a préda fajok számos fiziológiai, morfológiai és védekező viselkedési mechanizmust fejlesztettek ki (Hegarty és Knight, 2014). Mindazonáltal, a predációs kockázat hirtelen változásai megkövetelik a prédák azonnali reagálását, ami a viselkedés nem véletlenszerű egyéni eltéréseit eredményezi, amely összefüggésbe hozható az élőlények személyiségével (Quinn és Cresswell, 2005). Jelen vizsgálatunkban a tonikus mozdulatlanság időtartama egyénileg konzisztens választ mutatott az idő és a kontextus függvényében, ami az *A. vulgare* egyedek jól kimutatható személyiségjegyet képviseli. Eredményeink azonban azt is kimutatták, hogy a tonikus mozdulatlanság valószínűségét óvatosan kell kezelni, mivel az ismételhetőség elveszett a harmadik ismételt kísérleti ismétlés során.

A predációs nyomással összefüggő esetleges fitneszköltségek csökkentése érdekében az ászkarákoknak olyan viselkedési döntéseket kell hozniuk, amelyek fenyegetésérzékeny helyzetekhez vezetnek (Brown és mtsai., 2014). Közvetlenül azután, hogy az egyedek észreveszik a ragadozót, különböző módokon reagálhatnak, például fiziológia, morfológiai vagy viselkedési mechanizmusokat alkalmazhatnak egyéni és populációs szinten egyaránt (Hegarty és Kight, 2014). Az anti-predációs stratégiák mellett azonban számos védekező mechanizmusnak egyéb funkciója is van. Például a menekülés egy mozgásforma, ami a párkeresésben vagy a táplálék lelőhelyek megtalálásában is fontos.

A szárazföldi ászkarákok gömb testforma felvétele csökkentheti a ragadozás kockázatát és a vízvesztéséget is (Quadros és mtsai., 2012). A ragadozó miután elhalad a zsákmányok menedékhelye felett eltévesztheti azt a menekülő fajtársaknak köszönhetően, de az aggregáció a kiszáradást is csökkentheti (Miyatake és mtsai., 2009; Tuf és mtsai.,

2015). A védekező mechanizmusok nem csak a ragadozók elleni védekezést irányítják. Ugyanakkor korábbi tanulmányok kimutatták, hogy a ragadozó nyomás lehet a meghatározó tényező a belső és külső környezethez való adaptáció előmozdításában (Dingemanse és Réale, 2005; Dingemanse és mstai., 2010; Carter és mtsai., 2013). Következésképpen a kockázatvállaló magatartás egyéni változatai jelezhetik a megváltozott predációs kockázatra adott személyiségbeli válaszokat (Cazzolla Gatti és mtsai., 2019; Horváth és mtsai., 2019). Eredményeinkhez hasonlóan mások is azt találták, hogy a tonikus mozdulatlanság időtartama hatékony eszköz lehet az ászkarákok személyiségének jellemzéséhez (Quadros és mtsai., 2012; Tuf és mtsai., 2015; Tuf és mtsai., 2016). Fontos szerepe van a túlélésben, amikor a zsákmányt ragadozók támadják meg, mivel az egyedek elegendő időt nyernek arra, hogy figyelemmel kísérjék környezetüket a menekülési útvonalak mentén. Egyes prédák (bátor egyedek) a ragadozó által kiváltott inger után rövid időn belül a futás mellett döntöttek, míg más egyedek (félénk egyedek) mozdulatlanok maradnak és megvárják amíg a predációs kockázat csökken vagy teljesen megszűnik (Quadros és mtsai., 2012).

4.1.2. A predációs kockázat hatásai a viselkedésre

Az eredményeink azt mutatták, hogy az *A. vulgare* egyedek nagyobb valószínűségben részesítették előnyben a futást az ejtés stimulus következtében, mint az összenyomás inger után, abban az esetben amikor a predációs kockázat magasabb volt. A nagy testű ragadozók, mint például a madarak vagy a gyíkok gyakran hagyják leesni a zsákmányt miután megragadták. Amikor a ragadozók leejtik a zsákmányukat, csökken a predációs kockázat és a megtámadott egyedeknek elegendő idejük van, hogy biztonságos helyet találjanak és elrejtőzzenek az alomban vagy mikro-üregekben. Ezzel szemben a ragadozó ízeltlábúakat imitáló érintési inger típus nem különbözött szignifikánsan a többitől.

Ez magyarázható az ízeltlábúak támadásának mérsékelt predációs kockázatával, amelyet a zsákmány támadott testrészei határoznak meg. Ugyanis a megtámadott hasi oldal, szemek, antennák vagy a lábak védelem nélkül nagyobb valószínűséggel válthatják

ki a konglobációt, mint a kemény páncéllal rendelkező háti oldal megtámadása, amely megvédheti a zsákmányt a menekülést lehetővé tevő ragadozó ízeltlábúak támadásaitól. Az összenyomás inger típus során a szorítás szoros volt, és így az egyedek nem tudnak elmenekülni, ami a legmagasabb predációs kockázatot eredményezi a három inger típus közül. A kis testű emlősök a zsákmányt a mancsaik között forgatva keresik meg a leglágyabb részeket, így az a leghatékonyabb stratégia, ha a szárazföldi ászkarákok összegömbölyödve maradnak hosszabb ideig.

Más tanulmányokkal egybefüggően azt is megállapítottuk, hogy a tonikus mozdulatlanság időtartama megbízható indikátora lehet az ászkarák predációs nyomásra adott személyiségreakcióinak jelzésére (Hadrián Tuf és mtsai., 2015; Horváth és mtsai., 2019). Ereményeink alapján az A. vulgare egyedek rövidebb ideig tartották meg a tonikus mozdulatlanságot a leejtés után, mint az érintés és összenyomás ingerek után. A ragadozó ízeltlábúak támadásai folyamatosak vagy megvárják amíg a zsákmány lágy részei elérhetővé válnak. Ebben az esetben megnő a predációs kockázat, és nagyobb esélyük van a túlélésre a félénk egyedeknek, akik konglobációval védik a sebezhető részeit. Ilyen esetben a leghatékonyabb védekezési stratégia, ha az ászkarák egyedek sokáig feltekeredve maradnak, és megvárják amíg a ragadozó magára hagyja őket. A kisemlősök összenyomós inger során az inger folyamatos és a predációs kockázat meglehetősen magas; ezért a félénk viselkedési reakciók, mint például a konglobáció vagy a tetszhalott állapot hosszabb ideig való fenntartása hasznosabbak lehetnek a zsákmányok számára, mint a bátor viselkedés, mivel a ragadozók halottnak tekinthetik őket. Ezzel szemben az ászkarák egyedek bátrabban reagáltak az esés után alacsony predációs kockázat esetén, mint az érintéses és összenyomós ingerekre, amikor a ragadozási kockázat megnőtt.

Az eredmények igazolták azt a hipotézisünket, hogy a megnövekedett predációs kockázat növeli a tonikus mozdulatlanság valószínűségét és időtartamát. A korábbi vizsgálatok azonban azt mutatták, hogy más szárazföldi ászkarák fajok eltérően reagálnak az inger típusokra. Quadros és mtsai. (2012) azt találták, hogy a *B. glaber* egyedek nagyobb valószínűséggel vették fel a tonikus mozdulatlanság állapotát a leejtés után, amíg a *B. sellowii* egyedek sokkal inkább reagáltak az érintésre, viszont a *P. dilatatus* egyedek nem mutattak szignifikáns különbséget az inger típusok között. Ezzel szemben Tuf és

mtsai. (2015) arról számoltak be, hogy a *P. scaber* egyedek nagyobb valószínűséggel kerülnek tonikus mozdulatlanságba az összenyomósos és ejtési ingerek következtében, míg az egyedek a leghosszabb időtartamot mutatták az érintés után. Az ászkarákok anti-predációs reakcióban mutatkozó különbségek a regionális vagy lokális abiotikus (hőmérséklet, páratartalom) és biotikus (növénytakaró, elfoglalt niche, potenciális ragadozók elterjedése) viszonyokkal magyarázható. A fajok amelyek meghatározott feltételekhez alkalmazkodtak evolúciós változásokon mehetnek keresztül a ragadozó ellenes viselkedésükben, ami eltérő reakciókat eredményezhet. Például a *P. scaber* egy erősen thigmotaktikus faj, amely nagy aggregációkban él, így az érintés ingerre érzéketlenek lehetnek a környező fajtársak állandó ingere miatt (Broly és mtsai., 2013). Úgy tűnik a kutatások alapján, hogy az ászkarákok viselkedési reakciói fajspecifikusak, amelyeket a helyi és regionális viszonyok határozhatnak meg; azonban további laboratóriumi és terepi vizsgálatokra van szükség annak feltárásához, hogy mely környezeti tényezők okozzák ezeket a különbségeket (Cazzolla Gatti és mtsai., 2019).

4.1.3. A testhossz, az ivar és viselkedés közötti kapcsolat

A testhossz számos biológiai funkcióval áll kapcsolatban, mint például a mozgás, az anyagcsere (Brown és mtsai., 2004), a klímaváltozásra adott válasz (Gardner és mtsai., 2011), az evolúció (Allen és mtsai., 2006), a ragadozó-zsákmány interakció (Jackson és mtsai., 2011) valamint az állati viselkedéssel. Jelen vizsgálatunkban azonban nem találtunk szignifikáns kapcsolatot a testhossz és a tonikus mozdulatlanság gyakorisága között, azonban a testhossz szignifikánsan pozitív korrelációt mutatott a tonikus mozdulatlanság időtartamával. Eredményeinkhez hasonlóan más tanulmányok is kimutatták, hogy az ízeltlábúak viselkedését az egyedek viselkedését nagymértékben befolyásolja, mivel a nagyobb (idősebb) egyedek jobban preferálják hosszabb ideig fenntartani a tonikus mozdulatlanságot, mint a kisebbek (fiatalabbak) (Hozumi és Miyatake 2005). Az *A. vulgare* egyedek nagy testhossza növeli az esélyét annak, hogy a nagy testű ragadozók észrevegyék és elfogják őket, viszont a kisebb ragadozó ízeltlábúak pedig nem tudnak áthatolni a nagyobb egyedek fejlett páncélzatán. Következésképpen a konglobáció hosszabb időtartama és a tonikus mozdulatlanság hatékonyabb stratégia lehet

a nagy egyedek számára, mint a kisebbeknek, köszönhetően a ragadozók fokozott érdeklődésének a mozgékony egyedek iránt (Thierry és mtsai., 2011). Ahogy a korábbi vizsgálatok is kimutatták a testhossz fontos tényező lehet a személyiségvizsgálatok során, azonban úgy tűnik, hogy az ászkarákok reakciója eltérő lehet. Quadros és mtsai. (2012) azt találták, hogy a kisebb *B. sellowii* egyedek nagyobb valószínűséggel vették fel a tonikus mozdulatlanságot, mint a nagyobbak; amíg a *B. glaber* és *P. dilatatus* fajok válaszreakciója a testhossztól független volt. Egy másik tanulmányban Tuf és mtsai. (2015) kimutatta, hogy a közepes méretű *P. scaber* egyedek voltak a leghosszabb ideig mozdulatlanok. Ez azzal magyarázható, hogy a tonikus mozdulatlanság nem mindig szükséges stratégia, mivel más fajok nagyméretű egyedei még kevésbé láthatóak vagy fejlettebb mirigyei vannak a kémia védekezés érdekében összehasonlítva az *A. vulgare* egyedekkel. Mindazonáltal úgy tűnik, hogy az ászkarákok viselkedési jellemzői megváltozhatnak az életük során a hozzászokásnak vagy szelekciós folyamatoknak hatására.

A nőtény és hím egyedek eltérhetnek morfológiailag vagy fiziológiailag egymástól, ami potenciálisan fontos szerepet játszik a pázásban, a táplálékkeresésben, valamint a terület védelmében (Harris és mtsai., 2010). Szexuális különbségeket találtak az anti-predációs viselkedésben is (Marx és mtsai., 2008). A nőtény tehénborsó-zsizsik (*Callosobruchus maculatus*) egyedei gyakrabban és hosszabb ideig alkalmazzák a tonikus mozdulatlanságot, mint a hímek (Miyatake és mtsai., 2008), míg a nőtény édesvízi rák (*Trichodactylus panoplus*) egyedei hosszabb ideig maradnak mozdulatlanok, mint a hímek (Scarton és mtsai., 2009). Habár a nemre jellemző tulajdonságok (például szín, hang vagy aktív viselkedés) előnyösek lehetnek a párért folyó küzdelemben, viszont számos esetben hátrányosnak bizonyultak, mint például az anti-predációs viselkedésekben (Lehmann 2012; Kokko és Jennions, 2014). Ugyanis a szembetűnő tulajdonságokkal rendelkező zsákmányok sokkal inkább észrevehetőek a ragadozók számára, ezzel növelve a predációs kockázatot (Hernandez-Jimenez és Rios-Cardenas, 2012). A szembetűnő egyedek szelektív ragadozása különösen veszélyes a nagyobb csoportokban élő ízeltlábúakra, mivel az eltávolított egyedek a populációt veszélyeztető ivararány eltolódást eredményezhetnek (Boulak és mtsai., 2008). Ilyen esetekben a szexuális tulajdonságok elvesztése növelheti a faj túlélését vagy szaporodási sikerességét (Hunt és

mtsai., 2004). Eredményeinkhez hasonlóan az ászkarákokra összpontosító vizsgálatok sem találtak szignifikáns kapcsolatot az ivar és a tonikus mozdulatlanság között (Quadros és mtsai., 2012; Cazzolla Gatti és mtsai., 2019; Horváth és mtsai., 2019). Az anti-predációs válaszok hasonlóságai azt mutatták, hogy az aggregációban élő ászkarák hímek és nőstények elveszíthetik szexuálisan szelektált viselkedési tulajdonságaikat annak érdekében, hogy csökkentésék a szelektív ragadozás esélyét.

4.2. Futóbogarak

4.2.1. A futóbogarak személyisége

Az eredményeink, amelyek hét viselkedési mérőszámon alapultak azt mutatták, hogy a *C. convexus* egyedek időben (a két vizsgálat között) és a különböző viselkedési mérőszámok tekintetében konzisztensen viselkedtek. Ezáltal bizonyítékot találtunk a Sih és mtsai. (2004) definíciója szerinti személyiség meglétére a *C. convexus* faj egyedeiben. A jelenlegi tudásunk szerint, kizárólag egy korábbi tanulmány írta le a személyiség létezését a futóbogárfélék között a *Nebria brevicollis* faj esetében (Labaude és mtsai., 2018). Vizsgálatainkat szabadon élő egyedeken végeztük, ellentétben számos korábbi, laboratóriumban nevelt egyedeken végzett viselkedési vizsgálattal, mint amilyen Labaude és mtsai. (2018) által végzett kutatások. Az *N. brevicollis* egyedeken végzett vizsgálat során az egyedek pontos korát és nemét nem határozták meg, így a viselkedésbeli eltérések egy része ezekkel a tulajdonságokkal magyarázható (Labaude és mtsai., 2018). A jelen tanulmányban kapott eredményeket azonban ezek a tulajdonságok valószínűleg nem befolyásolták, mivel minden egyed azonos kohorszba tartozott (első költési időszakban áttelelt bogarak) és az ivarokat meghatároztuk. Habár néhány korábbi bogarakon végzett vizsgálat nem mutatott ki különbséget a nemek közötti viselkedésben (Tremmel és Müller, 2013; Nakayama és mtsai., 2010; Monceau és mtsai., 2017), a mi vizsgálataink, és egyéb futóbogarakon végzett kutatásokból származó eredmények is (Schuett és mtsai., 2018) nemtől függő viselkedésbeli különbségek létezését tárták fel.

Agglomeratív klaszteranalízissel két személyiségdimenziót vagy viselkedési jellegcsoportot lehetett azonosítani: a felfedező dimenziót (négyzetlátogatás, megtett

távolság, mozgási idő, belső tér látogatása és a falig megtett idő) és a kockázatvállalási dimenzió (repülési időtartam és repülési távolság). Az egyedek által érintett négyzetek számát és a mozgási időt (az egyedek mozgásának teljes időtartama) szintén a futóbogarak aktivitásának, felderítő viselkedésének paraméterei közé sorolták (Labaude és mtsai., 2018). Hasonlóképpen csoportosították a megtett távolságot és a mozgási időt, és úgy tekintették, hogy összefüggésben állnak a kifejlett levélbogárfélék aktivitásával vagy felfedező viselkedésével a *Phaedon cochleariae* (Tremmel és Müller, 2013; Müller és Müller, 2015) és *Galeruca tanacetii* (Tremmel és Müller, 2014) fajok esetében. Egyes tanulmányok, köztük a miénk is, az aktivitáshoz vagy a felfedező magatartáshoz kapcsolódó paraméternek tekintették a teszt aréna központi területén történt mozgást (Labaude és mtsai., 2018; Tremmel és Müller, 2014), míg ezt Tremmel és Müller (2013) a merészség mértékeként azonosították. Azok az egyedek, amelyek a biztonságos peremzónákat elhagyták annak érdekében, hogy felfedezzék az aréna központi területét azok fokozottan ki vannak téve fenyegetésnek (például egy ragadozó általi támadás veszélyének), így a belső zónalátogatás összefüggésbe hozható mind a felfedéssel mind a bátorsággal (Labaude és mtsai., 2018; Besson és Martin, 2005). Az az idő, amire az egyedeknek szüksége van a teszt aréna falának eléréséig (fali idő) a személyiség félnévség-merészség dimenzójának tekinthető a levélbogárfélék esetében (Tremmel és Müller, 2013; Müller és Müller, 2015; Tremmel és Müller, 2014), amíg egy korábbi tanulmány a verőköltő bodobácsokról (Gyuris és mtsai., 2011) és a jelenlegi vizsgálatunk ezt a paramétert az ízeltlábúak személyiségének felfedező tengelyeként sorolta be. A menekülési időtartamot és a menekülési távolságot, a fenyegetettséghez viszonyított paramétereket külön-külön csoportokba csoportosították mind mi, mind az egyetlen korábbi, a futóbogarakról szóló vizsgálat is (Labaude és mtsai., 2018). A tetszhalál reakciót, más néven tanatózis vagy tonikus mozdulatlanságot (Humphreys és Ruxton, 2018) gyakrabban használják a bogarak bátorságának vagy fenyegetésekre adott válaszainak vizsgálatára (Tremmel és Müller, 2013; Müller és Müller, 2015; Tremmel és Müller, 2014), mint a menekülési reakciók tesztelésére. Van azonban egy kompromisszum e két anti-predációs stratégia között, mivel a halál színlelése közben az egyed mozdulatlan marad, csökkentve ezzel a ragadozás esélyét, de a ragadozó közelében marad, míg a bogár menekülés közben el tud távolodni a ragadozótól, de a vizuálisan vadászó ragadozóknak a támadási esélye megnő (Cardoso és dos Santos Mendonça,

2019). Következésképpen, ezért lenne értelme a halált színlelő és repülési reakciókat párhuzamosan vizsgálni. Egy korábbi tanulmányban azonban a futóbogarak mindössze 21%-a mutatott tonikus mozdulatlanságot (Schuett és mtsai., 2018), ami arra utal, hogy a futóbogarak nagyobb valószínűséggel menekülnek, ha fenyegetéssel kerülnek szembe (Labaude és mtsai., 2018). Az előzetes kísérletekben a hátukra forduló *C. convexus* egyedek továbbra is mozgatták a lábukat, megpróbálták megfordulni és nem mutattak tanatózist (T. Magura, nem publikált megfigyelés).

4.2.2. A viselkedésbeli különbségek a *C. convexus* egyedekben

Kísérleteink során a városi erdőkből származó *C. convexus* egyedek nagyobb távolságot tettek meg és több időt töltöttek sétálással, mint a városi egyedek. A szignifikáns urbanizációs szint x nemi interakció, a négyzetek látogatása, a megtett távolság és mozgási idő esetén azonban azt jelezte, hogy a nőstények és a hímek felfedező viselkedése az élőhelyük urbanizációs szintjétől függ. Az ezekkel a paraméterekkel jellemezhető felfedező viselkedés a természetközeli állapotú erdei nőstény és hím egyedeknél nem különbözött szignifikánsan, míg a városi erdőfragmentumokban gyűjtött nőstény egyedek sokkal felfedezőbb hajlamúak voltak, mint a városi erdőfoltokban élő hím egyedek. A nőstények általánosságban többet fektetnek be a szaporodásba, mint a hímek, így az élettörténeti elmélet jelentős különbségeket jósol a nemek közötti viselkedésben (Wolf és mtsai., 2007). Ennek alapján, amint azt az eredményeink is igazolják, a viselkedési vizsgálatok során figyelembe kell venni a vizsgálati egyedek nemét is. Az egyetlen tanulmány, amely a gerinctelen állatok felfedező viselkedését vizsgálta különböző urbanizációs szintű (alacsony vagy magas) erdőfoltokban Hamburg városában azt találta, hogy a futóbogarak sokkal mozgékonyabbak az urbanizált területeken, mint a kevésbé urbanizált területeken, de csak egy-egyik évben a két éves vizsgálat során (Schuett és mtsai., 2018). Abban az évben, amikor az eltéréseket észlelték kizárólag egy tesztet végeztek terepen, így ennek a viselkedésnek a következetessége és megismételhetősége nem volt értékelhető. Ugyanis a nemek és az urbanizációs szintek közötti kölcsönhatást nem vizsgálták, és a városon belül is voltak alacsony urbanizációs fokú erdőfoltok, amelyek inkább külvárosiak voltak, mint vidékiek (Schuett és mtsai.,

2018), viszont eredményeink sajnálatos módon nem összehasonlíthatóak Schuett és mtsai. (2018) eredményeivel. Mindazonáltal a madarakon (Riyahi és mtsai., 2017; Biondi és mtsai., 2020) és emlősökön (Dammhahn és mtsai., 2020) végzett tanulmányok igazolják azt, hogy a városi élőhelyeken élő egyedek felfedezőbbek, mint a vidéki területeken élők.

Tudomásunk szerint, a mi tanulmányunk az első, amely különböző urbanizációs szintű élőhelyekről származó bogarak kockázatvállaló viselkedését vagy merészségét tesztelte. Szignifikáns különbségeket találtunk a bogarak repülési viselkedésének időtartamában és távolságában a természetközeli állapotú erdőben és városi erdőfoltokban élő nőstények között, ami azt jelzi, hogy a városi nőstények kockázatvállalóbbak, mint a természetközeli állapotú erdőben élők. Ráadásul a városi hímek lényegesen rövidebb repülési távolságot mutattak, mint a vidéki nőstények. Az alacsony minőségű táplálékot fogyasztó bogarak merészebbek, mint a jó minőségű táplálékkal táplálkozó bogarak (Tremmel és Müller, 2013). Mivel az urbanizáció által okozott környezeti változások általában alacsonyabb táplálék minőséget eredményeznek (McKinney, 2002) így a városi egyedek várhatóan merészebbek, mint a természetközeli állapotú erdőben élő fajtársaik. A városi erdőfoltokban élő nőstények és a *C. convexus* hímek felfedező viselkedésében mutatkozó szignifikáns különbség a nőstények és hímek reprodukív befektetéseinek különbségére vezethető vissza. Mivel a peték előállításához és érleléséhez többletenergiát igényel, így a nőstényeknek többet kell a szaporodásba fektetni, mint a hímeknek. A nőstények ezt a többletenergiát különféle extra táplálékból vagy kiváló minőségű táplálékforrásból veszik fel (Lövei és Sunderland, 1996). Az aktivitást és a felfedező magatartást feltehetőleg korlátozza az energiafelvétel (Tremmel és Müller, 2013). Az éhségszint, amelyet a relatív béltartalomként határoznak meg a futóbogarak aktivitásának az egyik fő mozgatórugója (den Boer, 1986). A terepi körülmények között fennálló táplálékkorlátozáson túl (Bilde és Toft, 1998) a bélkapacitás is befolyásolhatja az elfogyasztható táplálék mennyiségét (den Boer, 1986). A bélkapacitást nagymértékben befolyásolják a szervezetben tárolt egyéb termékek, például a peték. Emiatt a petéket termelő nőstények bélkapacitása alacsony, így egyszerre csak kis mennyiségű táplálékot tudnak elfogyasztani, ami nagymértékben befolyásolja az aktivitásukat és felfedező magatartásukat (den Boer, 1986). Emellett, a városi élőhelyeken alacsonyabb a táplálék elérhetősége, változatossága és minősége (McKinney, 2002), ami növelheti a nőstények

mozgásának távolságát és idejét is, amely a szükséges mennyiségű és minőségű táplálék megtalálásához szükséges (Lövei és Sunderland, 1996). A futóbogarak számára jól ismertek a vegyes, változatos táplálékokkal való étkezés előnyei a diverzifikálatlan élelmiszerekkel szemben, valamint az a tény, hogy a nőstények általában több zsákmányt fogyasztanak, mint a hímek (Lövei és Sunderland, 1996). Ezenkívül egy korábbi tanulmány kimutatta, hogy a vizsgált városi területeken kevesebb potenciális táplálék található (Magura és mtsai., 2008). A városi nőstények nagyobb felfedezőképességét magyarázó további tényező a peterakáshoz kedvező mikrohelyek megtalálása lehet. Mivel a *C. convexus* egyedek nem őrzik a petéiket (Turin és Penev, 2003) és a peték pusztulása jelentős a terepi körülmények között (Lövei és Sunderlan, 1996; Heessen 1981), a megfelelő peterakó mikrohelyek felkutatása elengedhetetlen a peték túléléséhez és a lárvák sikeres kikeltéséhez (Lövei és Sunderland, 1996). A megnövekedett aktivitás és felfedező viselkedés azonban növelheti a predációs kockázatot (Lövei és Sunderland, 1996). Következésképpen, a nőstények kénytelenek kompromisszumot kötni a megfelelő zsákmányok és/vagy tojásrakó mikrohelyek megtalálásának valószínűségének maximalizálása és a predációs kockázat minimalizálása között (Sheppard és Harwood, 2005). Ez a konfliktus kevésbé akut a városi élőhelyeken, ahol kisebb a predációs nyomás (Eötvös és mtsai., 2018; Eötvös és mtsai., 2020), ami lehetővé teszi ezeken az élőhelyeken a megnövekedett felfedező magatartást.

A városi nőstényeknél (és repülési távolság esetén a hímeknél is) tapasztalt nagyobb kockázatvállalás a vidéki nőstényekhez képest a zavarással hozható összefüggésbe. Az eltérően urbanizált élőhelyek különböznek az antropogén zavarások gyakoriságában és intenzitásában, mint például a kaszálás, a ritkítás, a növényzet kivágása és az emberi jelenlét. Azonban a városi élőhelyek általában jobban zavartak, mint a természetközeli állapotú élőhelyek (McIntyre, 2011). Az urbanizált területeken élő egyedek viselkedése alkalmazkodik a rendszeres zavarás körülményeihez, ami kockázatvállalóbb magatartást eredményez a szokásos aktivitásuk során, mint például a táplálékkeresés, partnerek keresése a párzáshoz, pihenésre, szaporodásra és a hibernálásra alkalmas mikrohelyek keresése (Lowry és mtsai., 2013).

4.3. Holyva fajok

4.3.1. *Viselkedésbeli becslések és személyiség*

A viselkedésökológiában, a személyiséget az azonos fajhoz tartozó egyedek közötti viselkedésbeli különbségeként határozzák meg, amelyek időben és különböző kontextusokban vagy helyzetekben konzisztensek (Sih és mtsai., 2004; Carere és Maestriperi, 2013; Kralj-Fišer és Schuett, 2014). A személyiséget reprezentáló viselkedési jegyek gyakran kölcsönösen korrelálnak, csoportosulnak, és „viselkedési szindrómának” nevezik (Sih és mtsai., 2004; Carere és Maestriperi, 2013). A viselkedési jellegeket (például felfedező viselkedés és nagy kockázatvállalás) általában standardizált viselkedési mérőszámokkal írják le a viselkedési tesztekben, szabványos laboratóriumi körülmények között vagy terepen (Sih és mtsai., 2004). A legtöbb személyiségvizsgálatot gerinceseken végezték; kevés a gerinctelen állatokon végzett tanulmány, pedig a gerinctelenek taxonómiai diverzitása sokkal nagyobb, mint a gerinces állatoké (Kralj-Fišer és Schuett, 2014). Vizsgálatunkban a meglátogatott négyzetek száma szignifikánsan konzisztens volt a kísérletek között mind a három holyvafaj esetében, míg a meglátogatott belső négyzetek száma nem volt szignifikáns. Az egyedek által új környezetben meglátogatott zónák számát („nyílt-aréna” teszt) gyakran használják az aktivitás és felfedező viselkedés értékelésére. Hasonlóan a holyvákra vonatkozó eredményeinkhez, a futóbogarak által meglátogatott zónák száma szignifikánsan konzisztens volt (Schuett és mtsai., 2018; Labaude és mtsai., 2018; Magura és mtsai., 2021). Eredményeinkkel ellentétben más fajok esetében a látogatott belső négyzetek száma is szignifikánsan konzisztens volt (Labaude és mtsai., 2018; Tremmel és Müller, 2013; Sih és mtsai., 2004) vagy kismértékben volt konzisztens az idő múlásával (Tremmel és Müller, 2014). A meglátogatott belső négyzetek száma a merészség paramétere (Labaude és mtsai., 2018; Magura és mtsai., 2021). Következésképpen a belső zónalátogatás interspecifikus varianciája a bogárfajok közötti merészség különbségével magyarázható. Azokban a vizsgálatokban, ahol a belső négyzetek látogatása az idő múlásával szignifikánsan konzisztens volt, a kevésbé merész bogárfajok futóbogarak (Magura és Lövei, 2021; Labaude és mtsai., 2018) vagy a levélbogarak (Tremmel és Müller, 2013; Tremmel és Müller, 2014) nagy valószínűséggel következetesen reagáltak az új környezetre. Ezzel

szemben a merészebb fajok, például a holyvafajok (Chatzimanolis, 2003) viselkedése kiszámíthatatlannak tűnik, mivel nem lehet következetesen megjósolni, hogy megszöknek vagy agresszíven reagálnak, ha új helyzettel szembesülnek. A fentiek alapján az egyedek által meglátogatott belső négyzetek száma nem megfelelő a bizonyítottan agresszív viselkedésű bogarak tesztelésékor.

A menekülési idő két fajnál konzisztens volt a vizsgálatainkban. Hasonlóképpen, ez a paraméter szignifikánsan konzisztens volt a bodobácsok (Gyuris és mtsai., 2011), levélbogarak (Tremmel és Müller, 2013; Tremmel és Müller, 2014), és a futóbogarak (Magura és mtsai., 2021) kísérletei között, és ez az ízeltlábúak felfedező viselkedésének megbízható mérőszáma (Schuett és mtsai., 2018; Labaude és mtsai., 2018; Tremmel és Müller, 2013; Gyuris és mtsai., 2011).

Vizsgálatunkban a stimulált támadást követő menekülési viselkedés mértéke csak az egyik vizsgált holyvafajnál volt konzisztens az idő múlásával. Azonban más bogarakon végzett korábbi kísérletek (Labaude és mtsai., 2018; Magura és mtsai., 2021) konzisztenciát mutattak. Ez a különbség a merészségbeli különbségekkel magyarázható. A merészebb fajok, például a holyvafajok reakciója egy mechanikus ingerre (menekülés vagy támadás) kiszámíthatatlan, valószínűleg hozzájárul a kísérletek eredményeinek következetlenségéhez. A kísérleteinkben több egyed az ingert kiváltó csipesz felé fordult és megtámadta. Ezen eredmények alapján a menekülési viselkedés mérésére szimulált támadások alkalmazása nem javasolt olyan élőlények esetében, amelyeket agresszív viselkedésűeknek ismerünk.

A holyvafajok aktivitása és felfedező viselkedése megbízhatóan felmérhető mozgásuk nyomon követésével, az áthaladt négyzetek számának megszámlálásával, valamint annak az időnek a megmérésevel, amikor az egyed elérte a kísérleti aréna falát. Ezeknek a megméréseivel kimutattuk, hogy a holyvafélék egyedei az idő múlásával következetesen viselkedtek. Ez az első alkalom, hogy a holyvafélék viselkedési reakcióit vizsgálták, hogy kimutassák a rovarok esetében a személyiség meglétét. Ezen túlmenően kimutattuk, hogy a meglátogatott négyzetek száma és a menekülési idő mindhárom vizsgált faj esetében csoportosultak, valószínűleg személyiségük felfedező dimenzióját képviselve. Csupán egyetlen korábbi tanulmány egy futóbogárról (Magura és mtsai.,

2021) mérte egyszerre az áthaladt négyzetek számát és az aréna falának eléréséhez szükséges időt, jelezve ezeknek az összefüggését is.

4.3.2. Ivari különbségek a viselkedésben

Az *O. nitens* hímek lényegesen több teret kerestek fel az arénában, mint a nőstények. Az újszerű környezetben az érintett négyzetek száma nem különbözött szignifikánsan sem a futóbogár, *Carabus convexus* (Sih és mtsai., 2004), sem a gyászbogárféle, *Tenebrio molitor* (Monceau és mtsai., 2017) esetében. Azonban Schuett és mtsai. (2018) tesztelte négy futóbogár faj (*Abax paralelepipedus*, *Carabus nemoralis*, *Nebria brevicollis* és *Pterostichus oblongopunctatus*) újszerű környezetben történő felfedező viselkedésének tesztelése kimutatta, hogy három fajnál a hímek több teret kerestek fel, mint a nőstények. A futóbogarak hímjei általában aktívabbak, mint a nőstények, különösen a szaporodási időszakban, amikor párzási partnereket keresnek (Lövei és Sunderland, 1996). Magasabb csapdázási arány volt tapasztalható a hímek esetében, mint a nőstényeknél (lásd első táblázat) áprilistól júniusig (a vizsgált holyvafélék fő szaporodási periódusában) szintén alátámasztják a hímek nőstényekhez képesti nagyobb mobilitását, valószínűleg ugyanezen okból.

4.3.3. Az urbanizáció és viselkedésbeli különbségek kapcsolata

A környezeti paraméterek urbanizációs változásai, az antropogén zavarások (például az emberek jelenléte, forgalom, fény- és zajszennyezés) jól dokumentált változásokat váltanak ki a városi madarak (Thompson és mtsai., 2018; Riyahi és mtsai., 2017; Biondi és mtsai., 2020; Mazza és mtsai., 2020) és az emlősök (Dammhahn és mtsai., 2020; Oliveira és mtsai., 2020). A fenti, gerinceseken végzett vizsgálatokkal ellentétben eredményeink azt mutatták, hogy az urbanizáció szintje nem volt szignifikáns tényező, amely megmagyarázza a holyvafélék felfedező vagy kockázatvállaló viselkedését. Sajnálatos módon az urbanizációval összefüggő viselkedési változásokról gerinctelen állatokban nagyon kevés tanulmány áll rendelkezésünkre. A közönséges kerti

körülmények között tesztelt lepkéknél az élőhelytípus (erdős, mezőgazdasági vagy városi élőhely) nem volt jelentős hatással aktivitásukra vagy merészségükre (Kaiser és mtsai., 2020). Hamburg városában három futóbogárfaj (*C. nemoralis*, *N. brevicollis* és *P. oblongopunctatus*) nagyobb mértékben urbanizált területeiről származó egyedek több négyzet látogattak meg a teszt arénában, mint a kevésbé urbanizált területekről származó egyedek (Schuett és mtsai., 2018). Egy másik tanulmány szerint a meglátogatott terek száma kismértékben különbözött a természetközeli állapotú erdőfoltokban élő és a városi futóbogarak egyedei között, de a kockázatvállásban nem volt ilyen különbség (Magura és mtsai., 2021). Azonban két másik, a bogarak személyiségének feltáró dimenziójával kapcsolatos mérőszám azonban szignifikánsan magasabb volt a vidéki, mint a városi bogarak esetében (Magura és mtsai., 2021). A nem szignifikáns eredményeink és a korábbi, egymással ellentmondó eredmények aggályokat vethetnek fel azzal kapcsolatban, hogy az urbanizáció egységesen kiváltja-e a bogarak felfedező viselkedésének növekedését. Valószínű, hogy a nagyobb mobilitás kisebb elszigeteltséget eredményez a természetközeli állapotú erdőfoltokban élő és a városi erdőfoltokban élő egyedek között. Például, az *N. brevicollis* futóbogárfaj kifejlett egyedei elég mozgékonyak ahhoz, hogy a városi élőhelyükről átvándoroljanak a közeli külvárosi élőhelyekre (Lövei és mtsai., 2018). A helyszíni viselkedési teszteknek azonban logisztikai és szabványosítási (például hasonló hőmérsékleti viszonyok) kihívásai vannak.

Az urbanizációval összefüggő környezeti változások és zavarások dokumentáltan negatív hatással vannak a holyvafélékre (Vergnes és mtsai., 2014). Valójában a három vizsgált, erdővel összefüggő higrofil holyvafaj egyedszáma jelentősen csökkent a vizsgált városi élőhelyeken (Magura és mtsai., 2013). A test állapota (friss testtömegben kifejezve) azonban nem különbözött szignifikánsan az azonos nemű vidéki és városi egyedek között. Az egyedszámra gyakorolt negatív hatás ellenére eredményeink nem mutattak szignifikáns különbséget a felfedező és kockázatvállaló magatartásban. A vizsgált holyvafajok rendkívül mozgékonyak, mivel az *A. chloropterus* és az *O. nitens* jó repülési, míg a *P. fulvipes* jó sétálási képességekkel rendelkezik (Tóth, 1989). Úgy tűnik, hogy jó elterjedési képességük lehetővé teszi, hogy az egyedek megfelelő mikrohelyeket találjanak (például táplálkozásra és szaporodásra) még városi élőhelyeken is, így a fokozott felfedező magatartás nem járhat további fitness előnyökkel. Ezen túlmenően

ezek a rovarok a legnagyobb ragadozói a földön élő fogyasztó és lebontó élőlényeknek, gyakran agresszív és kockázatvállaló viselkedésűek, ami megmagyarázhatja a megnövekedett merészség/kockázatvállaló személyiség dimenzió hiányát a városi egyedekben.

5. Konklúzió

5.1. Szárazföldi ászkarák

A túlélési sikeresség növelésének érdekében a prédák különféle anti-predációs stratégiákat alkalmaznak a ragadozók ellen. A tonikus mozdulatlanság az egyik leggyakrabban tanulmányozott predátorok ellen kifejlesztett stratégia, amely az organizmusok viselkedési reakcióit tükrözi. A tanulmányunk rávilágított arra, hogy a tonikus mozdulatlanság jellemzői megfelelő előrejelzői lehetnek az állatok személyiségét illetően, mivel az *A. vulgare* egyedek vizsgált viselkedési tulajdonságaiban következetes megismételhetőséget találtunk.

Az állati személyiséget vizsgáló tesztek során három kísérleti ismétlést javasoltunk, mivel eredményeink azt mutatják, hogy két konzisztens ismétlés mellett a harmadik futtatás eltérő eredményt adott. Eredményeink arra is rámutattak, hogy a ragadozó ingertípusa által generált predációs kockázat szignifikáns hatással van az anti-predációs válaszokra. Eredményeink azt mutatják, hogy az *A. vulgare* merészebbek, ha alacsony a predációs kockázat, míg magasabb predációs nyomás hatására az egyedek félénkebbek lesznek. Vizsgálatunk azt is kimutatta, hogy az *A. vulgare* egyedek testhossza fontos tényező lehet a tonikus mozdulatlanság időtartamának befolyásolásában, ami azt jelzi, hogy a nagyobb egyedek merészebbek, mint a kisebbek. Ezzel szemben, a hím és nőstény egyedek válaszainak hasonlósága arra mutatott rá, hogy az aggregációban élő fajok elveszíthetik viselkedési dimorfizmusukat és ezzel csökkentik a szelektív predáció hatását. Ezek az eredmények azt jelzik, hogy a tonikus mozdulatlanság hasznos indikátora lehet a predációs nyomásának az etológiai és ökológiai vizsgálatok során. Azonban több laboratóriumi és terepi vizsgálatra van szükség annak tisztázására, hogy mely környezeti tényezők befolyásolják az állatok viselkedését. A jövőben érdemes lenne olyan új kérdésekre összpontosítani a viselkedéstanulmányok során, mint például: Milyen viselkedési tulajdonságok hasznosak az élőlényeknek? Mely abiotikus (hőmérséklet, páratartalom) és biotikus (predációs nyomás, növénytakaró) tényezők befolyásolják a viselkedési reakciókat? Hogyan reagálnak a különböző taxonok ezekre a tényezőkre? Hogyan tudjuk ezt a tudást felhasználni a környezeti változások követésére és megértésére?

5.2. Futóbogarak

Eredményeink kimutatták a személyiség létezését a *C. convexus* egyedeiben. Az urbanizációnak jelentős hatása van a viselkedésbeli jellegekre, amely a nőstények és hímek felfedező magatartásától és az élőhelyük urbanizációs szintjétől függött. A vidéki területeken nem volt különbség a nőstény és hím egyedek felfedező magatartása között, de a városi területeken a nőstények felfedezőbbek voltak, mint a hím egyedek. Ez megmagyarázható azzal, hogy a szaporodási időszakban a nőstény egyedeknek fontos, hogy a peték éréséhez elegendő és megfelelő minőségű táplálékra találjanak, illetve a peterakáshoz alkalmas mikroélőhelyekre. Az urbanizált területeken viszont az emberi zavarás és az élőhelyek fragmentáltsága miatt az egyedeknek nehezebb dolguk van. Ezek feltételezik a személyiségbeli különbségek fittségi következményeit. Továbbá, a városi nőstények és hímek kockázatvállalóbb magatartást tanúsítanak, mint a természetközeli erdei élőhelyeken élő nőstény egyedek, ami azt jelzi, hogy az élőlények alkalmazkodnak az urbanizáció által kiváltott zavaráshoz és fenyegetésekhez.

5.3. Holyvák

Azt találtuk, hogy az aktivitás és a felfedező viselkedés a holyva egyedeknél megbízhatóan és konzisztensen értékelhető a teszt arénában érintett négyzetek megszámlálásával, valamint azzal, hogy megmérjük azt az időt, amíg az egyedek elérték az aréna falát. Ezekkel a viselkedési mérőszámokkal kimutattuk a személyiség meglétét a három erdei specialista holyva faj egyedeiben. Az ivarokhoz kapcsolódó különbségek az *O. nitens* egyedek felfedező viselkedésben azzal magyarázható, hogy a hím egyedek általánosságban nagyobb aktivitással rendelkeznek, különösen a szaporodási időszakban, amikor aktívan keresik a párosodáshoz megfelelő nőstény egyedeket. Az urbanizációs szint azonban nem volt jelentős hatással ezeknek a rovarfajoknak a felfedező viselkedésére. Feltehetőleg azért, mert kiváló elterjedési képességük lehetővé teszi számukra, hogy könnyen megtalálják a megfelelő mikroélőhelyeket, még a megváltozott városi élőhelyeken is. Éppen ezért, a megváltozott viselkedés (nagyobb felfedezőképeség) nem jár további fitness előnyökkel.

8. Summary

Urbanisation and global environmental changes cause a biodiversity loss in altered habitats; thus, several indigenous arthropod species may become seriously threatened (Stork 2010). It is important to stress that the disappearance of these species from their original habitats influence adversely the function of ecosystems (Cardinale et al. 2012). Investigation of arthropod assemblages and their interactions can provide a good opportunity to get an insight into urbanization processes which may influence ecosystem structure and function (Gardnier et al. 2013). Because of their relatively short generation times, arthropod populations quickly respond to environmental changes; thus, they are suitable indicators of the changing of biodiversity (McIntyre 2000, McIntyre et al. 2001).

Behavioural change is the first consequence of the environmental and body alterations in many animals (Wong and Candolin 2015). It has an important role to understand individual and social differences within a population, and their connection with the environment (Sih et al. 2011, Tuomainen et al. 2011, Gyuris et al. 2016). Previous studies highlighted that individuals within a population show permanent behaviour across time and space (Dall et al. 2004, Bergmüller 2010). Consistent behaviour is also called as personality which is influenced by many factors such as individual's gene, environmental events and interactions with other organisms (Réale et al. 2007). Individuals differ in their personality as some of them tend to be more explorative, aggressive or bolder than the others (Sih et al. 2004). For better understanding of behavioural correlations the number of animal behavioural studies focused on personality (consistency in a single behaviour) and behavioural syndromes (consistency between different behaviours) have been increased during the past decades (Labaude et al. 2018).

Urbanization means selective forces acting on various reactions of urban-associated species, including their behaviour. During the research isopods, carabid and rove beetles were studied. Also, exploratory and risk-taking behaviour of rural and urban individuals of three forest-associated rove beetle species were studied during their reproductive period.

Materials and methods

Sampling

Samples for each species were collected in the Nagyerdő Forest located in and around Debrecen city (North-East Hungary). This area is covered by Pannonic mesophile steppe oak forest (*Convallario-Quercetum roboris*) (Török és Tóthmérész 2004). There were samplings in spring, summer and autumn of 2018 for isopods. In each season 45 individuals were collected. The field-collected woodlice were kept separately in plastic box under the same temperate laboratory conditions. Soil, woody debris, leaf and a piece of wet sponge were provided in each plastic box. To keep it moist we spritzed fresh water in the plastic boxes in every second day.

Ground beetles (*Carabus convexus*) and rove beetles (*Abemus chloropterus*, *Ocypus nitens*, *Platydracus fulvipes*) were collected using live pitfall traps. The location of the traps in sites were determined using a random number table, but ensuring that traps were installed at least 10 m apart from each other and at least 50 m from the nearest forest edge in order to avoid edge effects. Traps were square plastic containers (170 mm long × 110 mm wide × 105 mm deep) containing shredded leaves to reduce predation on small, trapped arthropods by larger ones. Traps were covered with a fiberboard to protect them from litter and rain.

During the study of the behaviour of isopods an experimental set 3 different stimulus types (drop, touch, squeeze) were used to induce tonic immobility. As drop stimulus woodlice were elevated to 10 cm and dropped back to the experimental tray similarly to birds or reptiles when they attack and drop their prey representing low predation risk. To imitate arthropod attacks by their mandibles woodlouse individuals were softly poked with the pointed tip of forceps. Small mammal attacks with their paws were imitated by squeeze stimulus pushing both sides of individuals with a pair of flat forceps.

In the laboratory experiment with carabids and rove beetles there were standardized conditions. Individual beetles were left to rest for 2 h with access to water but no food. After this resting period, beetles were individually tested. First, we measured their activity in a novel environment, which is often applied to assess exploratory behaviour. The novel environment consisted of an open white plastic box, on the bottom of which 35 equal-sized squares were marked. At the beginning of the test, the individual was placed in the central square and was covered with a Petri dish to calm it down. As soon as the beetle stopped moving around, the lid was lifted, and the behaviour was recorded. We registered the number of squares crossed by the individual, the covered distance, and the total amount of time spent in motion. We also recorded the number of squares not adjacent to the wall that were crossed, and the time when the individual

reached the wall of the plastic box. Square visit, covered distance, motion time, and wall time are commonly used as a measure of activity level and exploration in invertebrates, while the inner square visit is considered a parameter of both exploration and risk-taking/boldness. After the novel environment test, we tested individuals for their reaction to threats. To assess the repeatability of behaviour, the tests were repeated twice for each individual, with 24 h between the two occasions.

Data analyses

During the statistical analyses R statistical packages were used. Behavioural consistency of the response variables within sets (time) and between stimulus types was assessed by Spearman's rank correlation coefficient. Generalized linear mixed models (GLMMs) were used to test the effect of stimulus types (drop, touch, squeeze) on activity behaviour

The effect of urbanization on the behavioural traits was tested with generalized linear mixed models (GLMMs) using the lme4 package. Fixed effects included urbanization level, sex of the tested individual, as well as their interaction. In the models on behavioural measures, trials were regarded as repeated measures, and the person performing the test was added as random factor.

Kendall's coefficient of concordance was used to investigate the consistence of the behaviour of beetles. An agglomerative cluster analysis was used to explore associations among the different behavioural measures defining personality dimensions.

Result and Conclusion

To increase their survival success preys use a variety of anti-predatory strategies against the aggressor. Tonic immobility is one of the most frequently studied anti-predator strategy reflecting behavioural responses of organisms. This study highlighted that features of tonic immobility could be suitable predictors of animal personality as we found consistent repeatability in studied behavioural traits of *A. vulgare* individuals. Nevertheless, due to the repeatability loss of behavioural responses for the third run, we recommended three replicates of experimental run during animal personality tests to allow reliable conclusion. Our results also suggest that the predation risk generated by predator's stimulus type have significant effect on the anti-predatory response. It seems that *A. vulgare* individuals are bolder if the predation risk is low, while under high predation pressure the individuals become shier. Moreover, our study also showed that body length of *A. vulgare* individuals could be an important factor influencing the duration of tonic immobility predicting that larger individuals are bolder than the smaller ones. By contrast, similarity in responses of male and female individuals pointed out that species living in

aggregation can lose their behavioural dimorphism to reduce the effects of selective predation. These findings predict that the tonic immobility could be a useful indicator of predator pressure during ethology and ecology studies. We suggest that ecologists should focus on the following questions during behavioural studies to reveal which environmental factors influence most the animal behaviour. Which behavioural traits are used? Which abiotic (temperature, humidity) and biotic (predation pressure, vegetation cover) factors drive the behavioural responses? How do different taxa respond to these factors? How can we use this knowledge to follow and understand the environmental changes? We argue that ecologists should adopt more mechanistic approaches to study the effects of biotic and abiotic conditions on animal behaviour, and increase the understanding of how behavioural changes indicate ecosystem functioning and services.

Our findings demonstrated the existence of personalities in *C. convexus*. Urbanization has considerable effects: the exploratory behaviour of females and males depended on the urbanization level of the habitats. There was no difference in female vs. male's exploratory behaviour in the rural area. Urban females were more exploratory than urban males. Increased exploratory behaviour of urban females could be explained by the searching activity for high quality food required to mature eggs, and by looking for favourable microsites for oviposition. We found that urban females and males have more risk-taking behaviour than rural females, indicating the adaptation to urbanization-driven disturbance events and threats.

Our findings suggest that the activity, and exploratory behaviour of rove beetles can be assessed consistently in a test arena by counting the number of equally sized zones of the arena crossed by beetles, as well as by measuring the time when the individuals reached the wall of the arena. Using these behavioural measures we demonstrated the existence of personalities in individuals from wild populations of three forest-associated rove beetle species. Sex-related differences in the exploratory behaviour of *O. nitens* could be explained by the generally higher activity of males, especially during the breeding period. We found that urbanization (rural vs. urban) had no significant effect on the exploratory behaviour of these rove beetles, possibly because their good dispersal ability allows them to easily find suitable microhabitats; thus, behavioural changes (being more exploratory) would not deliver additional fitness benefits.

7. Köszönetnyilvánítás

Szeretném kifejezni köszönetem Dr. Magura Tibor György professzornak, hogy csatlakozhattam kutatási tevékenységéhez. Dr. Nagy Dávidnak és Dr. Tóthmérész Bélának, hogy témavezetőimként végig segítették a munkámat, valamint Az Ökológiai Tanszék minden munkatársának, hogy segítették a munkámat. Rendkívül hálás vagyok Málík-Roffa Hajnalkának a disszertáció és a tézisek elkészítéséhez nyújtott segítségével, valamint az értekezés benyújtásában való segítségével. A terepmunkában nyújtott segítségével hálás vagyok Tóth Máriának, Dr. Mizser Szabolcsnak és Dr. Horváth Rolandnak.

Irodalomjegyzék

- Allen AP, Gillooly JF, Savage VM, Brown JH (2006) Kinetic effects of temperature on rates of genetic divergence and speciation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. <https://doi.org/10.1073/pnas.0603587103>
- Batáry P., Kurucz K., Suarez-Rubio M., Chamberlain D.E. Non-linearities in bird responses across urbanization gradients: A meta-analysis. *Glob. Chang. Biol.* 2018;24:1046–1054. doi: 10.1111/gcb.13964.
- Bates D., Mächler M., Bolker B., Walker S. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J. Stat. Softw. Artic.* 2015;67:1–48. doi: 10.18637/jss.v067.i01.
- Bergmüller R (2010) Animal personality and behavioural syndromes. *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*: 587–621.
- Besson M., Martin J.-R. Centrophobism/thigmotaxis, a new role for the mushroom bodies in *Drosophila*. *J. Neurobiol.* 2005;62:386–396. doi: 10.1002/neu.20111.
- Bibi, D., D Tózsér, B Sipos, B Tóthmérész, E Simon 2023: Heavy metal pollution of soil in Vienna, Austria. *Water, Air, & Soil Pollution* 234 (4), 232.
- Bibi, D., D Tózsér, B Sipos, VÉ Molnár, E Simon, B Tóthmérész 2023: Complex study of air pollution based on tree species in Vienna. *Air Quality, Atmosphere & Health* 17 (2), 417-424.
- Bilde T., Toft S. Quantifying food limitation of arthropod predators in the field. *Oecologia*. 1998;115:54–58. doi: 10.1007/s004420050490.
- Biondi L.M., Fuentes G.M., Córdoba R.S., Bó M.S., Cavalli M., Paterlini C.A., Castano M.V., García G.O. Variation in boldness and novelty response between rural and urban predatory birds: The Chimango Caracara, *Milvago chimango* as study case. *Behav. Process.* 2020;173:104064. doi: 10.1016/j.beproc.2020.104064.
- Bogyó, D., T Magura, DD Nagy, B Tothmérész 2015: Distribution of millipedes (Myriapoda, Diplopoda) along a forest interior–forest edge–grassland habitat complex. *ZooKeys*, 181.
- Bogyó D., Magura T., Simon E., Tóthmérész B. 2015: Millipede (Diplopoda) assemblages alter drastically by urbanisation. *Landscape and Urban Planning* 133: pp. 118-126.
- Boulak DS, Berec L, Křivan V (2008) Does sex-selective predation stabilize or destabilize predator-prey dynamics? *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002687>
- Broly P, Deneubourg JL, Devigne C (2013) Benefits of aggregation in woodlice: A factor in the terrestrialization process? *Insectes Sociaux*. <https://doi.org/10.1007/s00040-013-0313-7>
- Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Mächler M, Bolker BM (2017) glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *R Journal*. <https://doi.org/10.32614/rj-2017-066>

- Brown GE (2003) Learning about danger: Chemical alarm cues and local risk assessment in prey fishes. *Fish and Fisheries*. <https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00132.x>
- Brown GE, Elvidge CK, Ramnarine I, Chivers DP, Ferrari MCO (2014) Personality and the response to predation risk: effects of information quantity and quality. *Animal cognition*. <https://doi.org/10.1007/s10071-014-0738-z>
- Brown JH, Gillooly JF, Allen AP, Savage VM, West GB (2004) Toward a metabolic theory of ecology. In: *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/03-9000>
- Burnham KP., Anderson DR - 2002 Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Colorado State University, Fort Collins, CO, 80523-1484, USA
- Cardoso J.C.F., dos Santos Mendonça J. The trade-off between fleeing and tonic immobility behaviors in an ectothermic animal. *Acta Ethol.* 2019;22:129–134. doi: 10.1007/s10211-019-00316-8.
- Carere C., Maestripieri D., editors. *Animal Personalities: Behavior, Physiology, and Evolution*. The University of Chicago Press; Chicago, IL, USA: London, UK: 2013. Introduction: *Animal Personalities: Who Cares and Why?* pp. 1–11.
- Carter AJ, Feeney WE, Marshall HH, Cowlshaw G, Heinsohn R (2013) Animal personality: What are behavioural ecologists measuring? *Biological Reviews*. <https://doi.org/10.1111/brv.12007>
- Cazzolla Gatti R, Messina G, Tiralongo F, Ursino LA, Lombardo BM (2019) Learning from the environment: how predation changes the behavior of terrestrial Isopoda (Crustacea Oniscidea). *Ethology Ecology & Evolution* 0: 1–17.
- Chace J.F., Walsh J.J. Urban effects on native avifauna: A review. *Landsc. Urban Plan.* 2006;74:46–69. doi: 10.1016/j.landurbplan.2004.08.007.
- Chatzimanolis S. Natural history and behavior of *Nordus fungicola* (Sharp) (Coleoptera: Staphylinidae) *Ann. Entomol. Soc. Am.* 2003;96:225–230. doi: 10.1603/0013-8746(2003)096[0225:NHABON]2.0.CO;2.
- Dall SRX, Houston AI, McNamara JM (2004) The behavioural ecology of personality: Consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters* 7(8): 734–739.
- Dammhahn, M.; Mazza, V.; Schirmer, A.; Götttsche, C.; Eccard, J.A. Of city and village mice: Behavioural adjustments of striped field mice to urban environments. *Sci. Rep.* 2020, 10, 13056.
- den Boer P. Facts, hypotheses and models on the part played by food in the dynamics of carabid populations. In: den Boer P., Grüm L., Szyszko J., editors. *Feeding Behaviour and Accessibility of Food for Carabid Beetles*. Warsaw Agricultural University Press; Warsaw, Poland: 1986. pp. 81–96.
- Dingemanse NJ, Kazem AJN, Réale D, Wright J (2010) Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.013>
- Dingemanse NJ, Réale D (2005) Natural selection and animal personality. *Behaviour*. <https://doi.org/10.1163/156853905774539445>
- Drobne D, Hopkin SP (1994) Ecotoxicological laboratory test for assessing the effects of chemicals on terrestrial isopods. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 53(3): 390–397. <https://doi.org/10.1007/BF00197231>

- Eötvös C.B., Lövei G.L., Magura T. Predation pressure on sentinel insect prey along a riverside urbanization gradient in Hungary. *Insects*. 2020;11:97. doi: 10.3390/insects11020097.
- Eötvös C.B., Magura T., Lövei G.L. A meta-analysis indicates reduced predation pressure with increasing urbanization. *Landsc. Urban Plan.* 2018;180:54–59. doi: 10.1016/j.landurbplan.2018.08.010.
- Farkas, S. & Vilisics, F.: A Key to the Terrestrial Isopods of Hungary doi:10.24394/NatSom.2013.23.89
- Forman R.T.T. *Urban Regions: Ecology and Planning beyond the City*. Cambridge University Press; Cambridge, UK: 2008.
- Footitt, R.; Adler, P. *Insect Biodiversity: Science & Society* Oxford: Wiley-Blackwell: 223-263, 2009
- Fox J., Weisberg S. *An R Companion to Applied Regression*. 3rd ed. SAGE Publications; Thousand Oaks, CA, USA: 2019.
- Gardner JL, Peters A, Kearney MR, Joseph L, Heinsohn R (2011) Declining body size: A third universal response to warming? *Trends in Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.005>
- Grimm N.B., Faeth S.H., Golubiewski N.E., Redman C.L., Wu J., Bai X., Briggs J.M. Global change and the ecology of cities. *Science*. 2008;319:756–760. doi: 10.1126/science.1150195.
- Gyuris E., Feró O., Tartally A., Barta Z. Individual behaviour in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*) *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 2011;278:628–633. doi: 10.1098/rspb.2010.1326.
- Gyuris E, Hankó JF, Feró O, Barta Z (2016) Personality and ectoparasitic mites (*Hemipteroseius adleri*) in firebugs (*Pyrrhocoris apterus*). *Behavioural Processes* 122: 67–74.
- Hadrián Tuf I, Drábková L, Šipoš J (2015) Personality affects defensive behaviour of *Porcellio scaber* (Isopoda, Oniscidea). *ZooKeys* 2015: 159–171. <https://doi.org/10.3897/zookeys.515.9429>
- Harner A.M.T., Thomas D.B. pathtrackr: An r package for video tracking and analysing animal movement. *Methods Ecol. Evol.* 2019;10:1196–1202. doi: 10.1111/2041-210X.13200.
- Harris S, Ramnarine IW, Smith HG, Pettersson LB (2010) Picking personalities apart: Estimating the influence of predation, sex and body size on boldness in the guppy *Poecilia reticulata*. *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18028.x>
- Hegarty KG, Kight SL (2014) Do predator cues influence turn alternation behavior in terrestrial isopods *Porcellio laevis* Latreille and *Armadillidium vulgare* Latreille? *Behavioural Processes* 106: 168–171. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2014.06.005>
- Heessen H.J.L. Egg Mortality in *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius) (Col., Carabidae) *Oecologia*. 1981;50:233–235. doi: 10.1007/BF00348044.
- Hernandez-Jimenez A, Rios-Cardenas O (2012) Natural versus sexual selection: Predation risk in relation to body size and sexual ornaments in the green swordtail. *Animal Behaviour*. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.08.004>
- Hervé M. *RVAideMemoire: Testing and Plotting Procedures for Biostatistics*. [(accessed on 1 February 2021)];2021 R package version 0.9-79.
- Horváth G, Garamszegi LZ, Bereczki J, Urszán TJ, Balázs G, Herczeg G (2019) Roll with the fear: environment and state dependence of pill bug (*Armadillidium vulgare*) personalities. *Science of Nature*. <https://doi.org/10.1007/s00114-019-1602-4>

- Hozumi N, Miyatake T (2005) Body-size dependent difference in death-feigning behavior of adult *Callosobruchus chinensis*. *Journal of Insect Behavior*.
<https://doi.org/10.1007/s10905-005-5612-z>
- Humphreys R.K., Ruxton G.D. A review of thanatosis (death feigning) as an anti-predator behaviour. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2018;72:22. doi: 10.1007/s00265-017-2436-8.
- Hunt J, Brooks R, Jennions MD, Smith MJ, Bentsen CL, Bussière LF (2004) High-quality male field crickets invest heavily in sexual display but die young. *Nature*.
<https://doi.org/10.1038/nature03084>
- Jackson BE, Dial KP (2011) Scaling of mechanical power output during burst escape flight in the *Corvidae*. *Journal of Experimental Biology*.
<https://doi.org/10.1242/jeb.046789>
- Jones K.A., Godin J.-G.J. Are fast explorers slow reactors? Linking personality type and anti-predator behaviour. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 2010;277:625–632. doi: 10.1098/rspb.2009.1607.
- Kaiser A., Merckx T., Van Dyck H. An experimental test of changed personality in butterflies from anthropogenic landscapes. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2020;74:86. doi: 10.1007/s00265-020-02871-8.
- Kaiser A., Merckx T., Van Dyck H. Urbanisation and sex affect the consistency of butterfly personality across metamorphosis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2018;72:188. doi: 10.1007/s00265-018-2616-1.
- Kalnay E., Cai M. Impact of urbanization and land-use change on climate. *Nature*. 2003;423:528–531. doi: 10.1038/nature01675.
- Koch K. Die Käfer Mitteleuropas. *Ökologie*. Goecke & Evers Verlag; Krefeld, Germany: 1989.
- Kokko H, Jennions MD (2014) The relationship between sexual selection and sexual conflict. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*.
<https://doi.org/10.1101/cshperspect.a017517>
- Kortet R., Hedrick A.N.N. A behavioural syndrome in the field cricket *Gryllus integer*: Intrasexual aggression is correlated with activity in a novel environment. *Biol. J. Linn. Soc.* 2007;91:475–482. doi: 10.1111/j.1095-8312.2007.00812.x.
- Kowarik I. Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation. *Environ. Pollut.* 2011;159:1974–1983. doi: 10.1016/j.envpol.2011.02.022.
- Kralj-Fišer S., Schuett W. Studying personality variation in invertebrates: Why bother? *Anim. Behav.* 2014;91:41–52. doi: 10.1016/j.anbehav.2014.02.016.
- Labaude S., O'Donnell N., Griffin C.T. Description of a personality syndrome in a common and invasive ground beetle (Coleoptera: Carabidae) *Sci. Rep.* 2018;8:17479. doi:10.1038/s41598-018-35569-z.
- Langkilde T, Shine R, Mason RT (2004) Predatory attacks to the head vs. body modify behavioral responses of garter snakes. *Ethology* 110(12): 937–947.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.01034.x>
- Lehmann GUC (2012) Weighing costs and benefits of mating in bushcrickets (Insecta: Orthoptera: Tettigoniidae), with an emphasis on nuptial gifts, protandry and mate density. *Frontiers in Zoology*. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-9-19>
- Lenth R, Singmann H, Love J, Buerkner P, Herve M (2019) Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. CRAN R.
<https://doi.org/10.1080/00031305.1980.10483031>

- Liu W., You H., Dou J. Urban-rural humidity and temperature differences in the Beijing area. *Theor. Appl. Climatol.* 2009;96:201–207. doi: 10.1007/s00704-008-0024-6.
- Lowry H., Lill A., Wong B.B.M. Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biol. Rev.* 2013;88:537–549. doi: 10.1111/brv.12012.
- Lövei G.L., Elek Z., Howe A.G., Enggaard M.K. The use of percentile-percentile plots to compare differences in seasonal dynamics, illustrated by the case of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) reacting to urbanisation. *Community Ecol.* 2018;19:1–8. doi: 10.1556/168.2018.19.1.1.
- Lövei G.L., Sunderland K.D. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) *Annu. Rev. Entomol.* 1996;41:231–256. doi: 10.1146/annurev.en.41.010196.001311.
- Maechler M., Rousseeuw P., Struyf A., Hubert M., Hornik K. *cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. [(accessed on 10 March 2021)];2021 R package version 2.1.1.
- Magura, T., D Bogyó, S Mizser, DD Nagy, B Tóthmérész 2015: Recovery of ground-dwelling assemblages during reforestation with native oak depends on the mobility and feeding habits of the species. *Forest Ecology and Management* 339, 117-126.
- Magura, T., Nagy, D. and Tóthmérész, B. 2013: Rove beetles respond heterogeneously to urbanization. *Journal of Insect Conservation* 17: 715–724.
- Magura, T., GL Lövei, B Tóthmérész 2017: Edge responses are different in edges under natural versus anthropogenic influence: a meta-analysis using ground beetles. *Ecology and evolution* 7 (3), 1009-1017.
- Magura T., Ferrante M., Lövei G.L. Only habitat specialists become smaller with advancing urbanisation. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2020;29:1978–1987. doi: 10.1111/geb.13168.
- Magura T., Kiss E., Lövei G.L. No consistent diversity patterns in terrestrial mammal assemblages along rural-urban forest gradients. *Basic Appl. Ecol.* 2021;52:38–45. doi: 10.1016/j.baae.2021.02.004.
- Magura T., Lövei G.L. Consequences of urban living: Urbanization and ground beetles. *Curr. Landsc. Ecol. Rep.* 2021;6:9–21. doi: 10.1007/s40823-020-00060-x.
- Magura T, B Tóthmérész, T Molnár Changes in carabid beetle assemblages along an urbanisation gradient in the city of Debrecen, Hungary *Landscape Ecology* 19, 747-759 DOI: 10.1007/s10980-005-1128-4
- Magura T., Lövei G.L., Tóthmérész B. Conversion from environmental filtering to randomness as assembly rule of ground beetle assemblages along an urbanization gradient. *Sci. Rep.* 2018;8:16992. doi: 10.1038/s41598-018-35293-8.
- Magura T., Lövei G.L., Tóthmérész B. Does urbanization decrease diversity in ground beetle (Carabidae) assemblages? *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2010;19:16–26. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00499.x.
- Magura T., Mizser S., Horváth R., Nagy D.D., Tóth M., Csicsék R., Lövei G.L. Differences in life history traits in rural vs. urban populations of a specialist ground beetle, *Carabus convexus*. *Insects.* 2021;12:540. doi: 10.3390/insects12060540.
- Magura T., Nagy D., Tóthmérész B. Rove beetles respond heterogeneously to urbanization. *J. Insect Conserv.* 2013;17:715–724. doi: 10.1007/s10841-013-9555-y.
- Magura T., Tóthmérész B., Molnár T. A species-level comparison of occurrence patterns in carabids along an urbanisation gradient. *Landsc. Urban Plan.* 2008;86:134–140. doi: 10.1016/j.landurbplan.2008.01.005.

- Martinson H.M., Raupp M.J. A meta-analysis of the effects of urbanization on ground beetle communities. *Ecosphere*. 2013;4:60. doi: 10.1890/ES12-00262.1.
- Martinson H.M., Raupp M.J. A meta-analysis of the effects of urbanization on ground beetle communities. *Ecosphere*. 2013;4:60. doi: 10.1890/ES12-00262.1.
- Marx BP, Forsyth JP, Gallup GG, Fusé T, Lexington JM (2008) Tonic immobility as an evolved predator defense: Implications for sexual assault survivors. *Clinical Psychology: Science and Practice*. <https://doi.org/10.1111/j.1468-2850.2008.00112.x>
- Mazza V., Dammhahn M., Lösche E., Eccard J.A. Small mammals in the big city: Behavioural adjustments of non-commensal rodents to urban environments. *Glob. Chang. Biol.* 2020;26:6326–6337. doi: 10.1111/gcb.15304.
- Málík-Roffa, H., D Tözsér, B Tóthmérész, T Magura 2023: BugTracker: Software for Tracking and Measuring Arthropod Activity. *Diversity* 15 (7), 846.
- Mátyás Csaba (szerk.)(1996): A biodiverzitás védelme és az erdőgazdálkodás; Erdészeti ökológia, pp: 259-302; Mezőgazda Kiadó
- McDonnell M.J., Pickett S.T.A., Groffman P., Bohlen P., Pouyat R.V., Zipperer W.C., Parmelee R.W., Carreiro M.M., Medley K. Ecosystem processes along an urban-to-rural gradient. *Urban Ecosyst.* 1997;1:21–36. doi: 10.1023/A:1014359024275.
- McIntyre N. Ecology of Urban Arthropods: A Review and a Call to Action, January 2009 *Annals of the Entomological Society of America* 93(Jul 2000):825-835.
- McIntyre N.; RangoWilliam J.; FaganWilliam F.; FaganStanley F.; FaethStanley H.; Faeth H. Ground arthropod community structure in a heterogeneous urban environment January 2001 *Landscape and Urban Planning* 52(4):257-274.
- McIntyre N.E. Urban Ecology—Definitions and Goals. In: Douglas I., Goode D., Houck M., Wang R., editors. *The Routledge Handbook of Urban Ecology*. Routledge; London, UK: 2011. pp. 7–16.
- McKinney M.L. Effects of urbanization on species richness: A review of plants and animals. *Urban Ecosyst.* 2008;11:161–176. doi: 10.1007/s11252-007-0045-4.
- McKinney M.L. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol. Conserv.* 2006;127:247–260. doi: 10.1016/j.biocon.2005.09.005.
- McKinney M.L. Urbanization, biodiversity, and conservation. *Bioscience*. 2002;52:883–890. doi: 10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2.
- Miyatake T, Nakayama S, Nishi Y, Nakajima S (2009) Tonically immobilized selfish prey can survive by sacrificing others. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0558>
- Miyatake T, Okada K, Harano T (2008) Negative relationship between ambient temperature and death-feigning intensity in adult *Callosobruchus maculatus* and *Callosobruchus chinensis*. *Physiological Entomology*. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2007.00607.x>
- Molnár, T.; Magura, T.; Tóthmérész, B.; Elek, Z. Ground beetles (Carabidae) and edge effect in oak-hornbeam forest and grassland transects. *Eur. J. Soil Biol.* 2001, 37, 297–300
- Monceau K., Moreau J., Richet J., Motreuil S., Moret Y., Dechaume-Moncharmont F. Larval personality does not predict adult personality in a holometabolous insect. *Biol. J. Linn. Soc.* 2017;120:869–878. doi: 10.1093/biolinnean/blw015.
- Müller T., Müller C. Behavioural phenotypes over the lifetime of a holometabolous insect. *Front. Zool.* 2015;12:S8. Doi: 10.1186/1742-9994-12-S1-S8.

- Nagy, D.D., T Magura, R Horváth, Z Debnár, B Tóthmérész 2018: Arthropod assemblages and functional responses along an urbanization gradient: A trait-based multi-taxa approach. *Urban Forestry & Urban Greening* 30, 157-168.
- Nagy, D.D., T Magura, Z Debnár, R Horváth, B Tóthmérész 2015: Shift of rove beetle assemblages in reforestations: Does nativity matter? *Journal of Insect Conservation* 19, 1075-1087.
- Nakayama S., Nishi Y., Miyatake T. Genetic correlation between behavioural traits in relation to death-feigning behaviour. *Popul. Ecol.* 2010;52:329–335. doi: 10.1007/s10144-009-0188-7.
- Noldus LPJJ, Spink AJ, Tegelenbosch RAJ (2002) Computerised video tracking, movement analysis and behaviour recognition in insects. *Computers and Electronics in Agriculture* 35(2–3): 201–227. [https://doi.org/10.1016/S0168-1699\(02\)00019-4](https://doi.org/10.1016/S0168-1699(02)00019-4)
- Niemelä J. Ecology and urban planning. *Biodivers. Conserv.* 1999;8:119–131. doi: 10.1023/A:1008817325994.
- Niemelä J., Kotze D.J. Carabid beetle assemblages along urban to rural gradients: A review. *Landsc. Urban Plan.* 2009;92:65–71. doi: 10.1016/j.landurbplan.2009.05.016.
- Niemelä J., Kotze D.J., Venn S., Penev L., Stoyanov I., Spence J., Hartley D., de Oca E.M. Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: An international comparison. *Landsc. Ecol.* 2002;17:387–401. doi: 10.1023/A:1021270121630.
- Oliveira F.G., da Luz Mathias M., Rychlik L., Tapisso J.T., von Merten S. Metabolic and behavioral adaptations of greater white-toothed shrews to urban conditions. *Behav. Ecol.* 2020;31:1334–1343. doi: 10.1093/beheco/araa088.
- Pouyat R.V., McDonnell M.J., Pickett S.T.A. Litter decomposition and nitrogen mineralization in oak stands along an urban-rural land use gradient. *Urban Ecosyst.* 1997;1:117–131. doi: 10.1023/A:1018567326093.
- Quadros AF, Bugs PS, Araujo PB (2012) Tonic immobility in terrestrial isopods: Intraspecific and interspecific variability. *ZooKeys* 176: 155–170. <https://doi.org/10.3897/zookeys.176.2355>
- Quinn JL, Cresswell W (2005) Personality, anti-predation behaviour and behavioural plasticity in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Behaviour*. <https://doi.org/10.1163/156853905774539391>
- Réale D., Reader S.M., Sol D., McDougall P.T., Dingemanse N.J. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.* 2007;82:291–318. doi: 10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x.
- Refinetti, R. (1984): Behavioral Temperature Regulation In The Pill Bug, *Armadillidium Vulgare* (Isopoda). *Crustaceana*, 47(1): 29–43. doi:10.1163/156854084x00298
- Riyahi S., Björklund M., Mateos-Gonzalez F., Senar J.C. Personality and urbanization: Behavioural traits and DRD4 SNP830 polymorphisms in great tits in Barcelona city. *J. Ethol.* 2017;35:101–108. doi: 10.1007/s10164-016-0496-2.
- Rousseeuw P.J. Silhouettes: A graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis. *J. Comput. Appl. Math.* 1987;20:53–65. doi: 10.1016/0377-0427(87)90125-7.
- Ruxton GD, Sherratt TN, Speed MP (2004) Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry. *Oxford biology*.

- Scarton LP, Zimmermann BL, Machado S, Aued AW, Manfio D, Santos S (2009) Thanatosis in the freshwater crab *Trichodactylus panoplus* (Decapoda : Brachyura : Trichodactylidae). *Nauplius* 17: 97–100.
- Schuett W., Delfs B., Haller R., Kruber S., Roolfs S., Timm D., Willmann M., Drees C. Ground beetles in city forests: Does urbanization predict a personality trait? *PeerJ*. 2018;6:e4360. Doi: 10.7717/peerj.4360.
- Sheppard S.K., Harwood J.D. Advances in molecular ecology: Tracking trophic links through predator–prey food-webs. *Funct. Ecol.* 2005;19:751–762. doi: 10.1111/j.1365-2435.2005.01041.x.
- Signorell A., Aho K., Alfons A., Anderegg N., Aragon T., Arachchige C., Arppe A., Baddeley A., Barton K., Bolker B., et al. *DescTools: Tools for Descriptive Statistics* 2021.
- Sih A., Bell A., Johnson J.C. Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.* 2004;19:372–378. doi: 10.1016/j.tree.2004.04.009.
- Sih A, Ferrari MCO, Harris DJ (2011) Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications* 4(2): 367–387.
- Simon E., Harangi S., Baranyai E., Braun M., Fábrián I., Mizser S., Nagy L., Tóthmérész B. Distribution of toxic elements between biotic and abiotic components of terrestrial ecosystem along an urbanization gradient: Soil, leaf litter and ground beetles. *Ecol. Indic.* 2016;60:258–264. doi:10.1016/j.ecolind.2015.06.045.
- Singh A.K., Singh H., Singh J.S. Plant diversity in cities: Call for assessment and conservation. *Curr. Sci.* 2018;115:428–435. doi: 10.18520/cs/v115/i3/428-435.
- Stoffel M.A., Nakagawa S., Schielzeth H. rptR: Repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol. Evol.* 2017;8:1639–1644. doi: 10.1111/2041-210X.12797.
- Tajthi, B., R Horváth, S Mizser, DD Nagy, B Tóthmérész 2017: Spider assemblages in floodplain forests along an urbanization gradient. *Community ecology* 18 (3), 311-318.
- Thierry A, Petchey OL, Beckerman AP, Warren PH, Williams RJ (2011) The consequences of size dependent foraging for food web topology. *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18861.x>
- Tuf IH, Čmielová L, Šipoš J (2016) Conglobation as a defensive behaviour of pill millipedes (Diplopoda: Glomerida). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 80: 39–44. Available from: http://www.zoospol.cz/ixadmin/app/webroot/uploads/ASZB_2016/Tuf_et_al.pdf.
- Tuf IH, Drábková L, Šipoš J (2015) Personality affects defensive behaviour of *Porcellio scaber* (Isopoda, Oniscidea). *ZooKeys* 2015: 159–171. <https://doi.org/10.3897/zookeys.515.9429>
- Thompson M.J., Evans J.C., Parsons S., Morand-Ferron J. Urbanization and individual differences in exploration and plasticity. *Behav. Ecol.* 2018;29:1415–1425. doi: 10.1093/beheco/ary103.
- Tóth L. Holyvák VI.—Staphylinidae VI. Akadémiai Kiadó; Budapest, Hungary: 1989.
- Tóthmérész, B., DD Nagy, S Mizser, D Bogyó, T Magura 2014: Edge effects on ground-dwelling beetles (carabidae and Staphylinidae) in oak forest-forest edge-grassland habitats in Hungary. *Eur. J. Entomol* 111 (5): 686–691.

- Török, P. és Tóthmérész, B. A debreceni Nagyerdő növényzeti arculatának vizsgálata Természetvédelmi Közlemények 11, 107-116
- Tremmel M., Müller C. Diet dependent experience and physiological state shape the behavior of a generalist herbivore. *Physiol. Behav.* 2014;129:95–103. doi: 10.1016/j.physbeh.2014.02.030.
- Tremmel M., Müller C. Insect personality depends on environmental conditions. *Behav. Ecol.* 2013;24:386–392. doi: 10.1093/beheco/ars175.
- Tuomainen, U, Sylvén E, Candolin U (2011) Adaptive phenotypic differentiation of courtship in response to recent anthropogenic disturbance. *Evolutionary Ecology Research* 13: 697–710.
- Turin H., Penev L., Casale A. *The Genus Carabus in Europe—A Synthesis*. Pensoft; Sofia-Moscow, Russia: 2003.
- Venables W., Ripley B. *Modern Applied Statistics with S*. 4th ed. Springer; New York, NY, USA: 2002.
- Wagner D.L., Grames E.M., Forister M.L., Berenbaum M.R., Stopak D. Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2021;118 doi: 10.1073/pnas.2023989118.
- Wexler Y., Subach A., Pruitt J.N., Scharf I. Behavioral repeatability of flour beetles before and after metamorphosis and throughout aging. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2016;70:745–753. doi: 10.1007/s00265-016-2098-y.
- Williams N.S.G., Hahs A.K., Vesik P.A. Urbanisation, plant traits and the composition of urban floras. *Perspect. Plant. Ecol. Evol. Syst.* 2015;17:78–86. doi: 10.1016/j.ppees.2014.10.002.
- Wolf M., van Doorn G.S., Leimar O., Weissing F.J. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature.* 2007;447:581–584
- Wong BBM, Candolin U (2015) Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology* 26(3): 665–673.
- Zuur A., Ieno E.N., Walker N., Saveliev A.A., Smith G.M. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer; New York, NY, USA: 2009.
- Zhang et al. (2014) The composition and transmission of microbiome in hard tick, *Ixodes persulcatus*, during blood meal. *Ticks and Tick-borne Diseases.* 5: 864–870.
- Zimmer M. (2002) Nutrition in terrestrial isopods (Isopoda: Oniscidea): an evolutionary-ecological approach *Biological Reviews* , Volume 77 , Issue 4 , November 2002 , pp. 455 - 493