



1949

**Futrinka (Carabus Lin.) fajok élvefogó csapdázással történő vizsgálata**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

a szerző neve: Bérces Sándor

témavezető neve:

Dr. Tóthmérész Béla, egyetemi tanár

Dr. Mizser Szabolcs, adjunktus

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 Tereszttris Ökológia** programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Nyilatkozom arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Debrecen, 2024.06.10

.....

Bérces Sándor

Tanúsítom, hogy **Bérces Sándor** doktorjelölt 2020- 2024. között a fent megnevezett Doktori Iskola **Kvantitatív és Tereszttris Ökológia** programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2024.06.10.

.....

Dr.Tóthmérész Béla

Tanúsítom, hogy **Bérces Sándor** doktorjelölt 2020- 2024. között a fent megnevezett Doktori Iskola **Kvantitatív és Tereszttris Ökológia** programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2024.06.10

.....

Dr.Mizser Szabolcs



# **Futrinka (Carabus Lin.) fajok élvefogó csapdázással történő vizsgálata**

Értekezés a doktori (PhD) fokozat megszerzése érdekében  
a Környezettudomány tudományágban

Írta: Bérces Sándor okleveles biológia szakos középiskolai tanár  
Készült a Debreceni Egyetem **Juhász-Nagy Pál doktori iskolája**  
(**Kvantitatív és Terresztris Ökológia** programja) keretében  
Témavezető: Dr. Tóthmérész Béla, Dr. Mizser Szabolcs

Az értekezés bírálói:

.....  
.....

A bírálóbizottság:

elnök: .....  
tagok: .....  
.....  
.....  
.....

Az értekezés védésének időpontja: 2024... ..



## Tartalomjegyzék

<b>1. Bevezetés</b>	9
1.1. Futrinka populációk élelciklusának vizsgálata fogás-jelölés-visszafogás módszerével egy kertvárosi parkban	11
1.2. Vízfutrinka fajok ( <i>Carabus variolosus</i> és <i>C. nodulosus</i> ) genetikai változatossága	16
1.3. A szegélyes futrinka ( <i>Carabus marginalis</i> Fabricius, 1794) új lelőhelyei az Észak-Dunántúlon	19
<b>2. Anyag és módszer</b>	21
2.1. Az urbanizációs kutatás helyszíne	21
2.1.1. Európai városok futrinka faunájának összehasonlítása	22
2.1.2. Az urbanizációs kutatás célfajai	23
2.1.3. Fogás-jelölés-visszafogás	23
2.1.4. Az egyedek jelölése	24
2.1.5. Adatelemzés - a demográfiai paraméterek becslése	24
2.2. Anyag és módszer a genetikai vizsgálatokhoz	25
2.2.1. Keresztezési kísérletek	25
2.2.2. DNS-izolálás	25
2.2.3. Molekuláris módszerek	25
2.3. A szegélyes futrinka ( <i>Carabus marginalis</i> ) elterjedésének vizsgálata az Észak-Dunántúlon	26
<b>3. Eredmények</b>	30
3.1. Az urbanizációs vizsgálat során vizsgált fajok populációs paraméterei	30
3.1.1. A <i>C. scheidleri</i> aktivitása és becsült populációs paraméterei	30
3.1.2. A <i>C. ulrichii</i> aktivitása és a becsült populációs paraméterei	35
3.2. A genetika vizsgálat eredményei	37
3.2.1. Keresztezési kísérletek	37
3.2.2. Molekuláris szekvenciaadatok	38
3.2.2.1. Mitokondriális COI-5' vég ("barcode" szekvencia)	38
3.2.2.2. Sejtmagi gén: ITS2	43
3.3. A szegélyes futrinka elterjedésének pontosítása	47
<b>4. Értékelés</b>	49
4.1. Az urbanizációs vizsgálat eredményei	49
4.2. A genetikai vizsgálatok eredményei	56
4.2.1. A <i>C. variolosus</i> és a <i>C. nodulosus</i> faj vagy alfaj?	56
4.2.1.1. Természetes és laboratóriumi hibridek	56
4.2.1.2. Közvetett módszer: A mitokondriális és sejtmagi gének szekvenciái	57
4.2.1.3. Genetikai távolságok és a fajok keletkezésének ideje	58
4.2.1.4. Nagyfokú variabilitás értékelése	59
4.2.2. A két taxon lehetséges refúgiumai	60
4.2.2.1. <i>C. nodulosus</i> lehetséges refúgiumai	60
4.2.2.2. <i>C. variolosus</i> lehetséges refúgiumai	60

<b>5. Következtetések</b>	62
5.1. Az urbanizációs vizsgálat következtetései	62
5.2. A genetikai vizsgálat következtetései	62
5.3. A szegélyes futrinka elterjedésének pontosítása, következtetések	64
<b>Összegzés</b>	66
<b>Summary</b>	68
<b>Köszönetnyilvánítás</b>	70
<b>Irodalom</b>	71

## 1. Bevezetés

A 21. században soha nem látott környezeti kihívásokkal néz szembe az emberiség. A globális kihívások, a környezet átalakításának mértéke, az urbanizáció negatív hatásai, a biodiverzitás krízis és a klímaváltozás az emberi tevékenységre vezethetők vissza. A hatodik kihalási hullám vagy elkezdődött, vagy már egy ideje tart (Cowie et al., 2022; Kolbert, 2014).

A konzervációbiológiai kutatások jelentős része a biodiverzitás megértése, csökkenésének mértéke és okai köré szerveződik (Tóthmerész, 2011). A biodiverzitás válsága az ízeltlábúakat is sújtja, bár ennek mértékéről megoszlik a tudósok véleménye (Crossley et al., 2020), mindenesetre az eddigi feltárt negatív trendek aggodalomra adnak okot (De Vos et al., 2015).

Mindezek fényében különösen fontos, hogy a konzervációbiológiai célú kutatások során alkalmazott kutatási, gyűjtési módszerek közül olyanokat részesítsünk előnyben, melyek csökkentik a járulékosan gyűjtött fajok egyedszámát és az állatok szenvedését (Fischer & Larson, 2019).

Dolgozatomban a Magyarországon védett futrinka (*Carabus* Lin.) fajok lehetséges konzervációbiológiai célú kutatását mutatom be a populációbiológia, a molekuláris biológia és egy faj elterjedésének területein alkalmazott kíméletes vizsgálati módszerek használatával. Mindhárom kutatásban közös az élvefogó talajcsapdák használata, melyek ürítése a hagyományos talajcsapdáknál sűrűbben történik. Lehetőség van a járulékosan fogott fajok és a fölös mennyiségben gyűjtött célszervezetek szabadon engedésére.

Az egyik vizsgálatban egy városi parkban több futrinka faj fogás-jelölés-visszafogásos vizsgálatának eredményeit mutatom be. A másodikban a vizifutrinka fajok (*C. variolosus*, *C. nodulosus*) faji hovatartozásának genetikai struktúrájának vizsgálatáról számolok be. A harmadikban pedig a Magyarországon ritka szegélyes futrinka (*C. marginalis*) elterjedésének élvefogó talajcsapdázás segítségével történő pontosítását, populációinak feltárását ismertetem.

A disszertáció a következő publikációkon alapul, melyek felölelik az urbanizáció a molekuláris genetika és a biogeográfia témaköreit.

Bérces, S., Fülöp, D., Samu, F.: Life history adaptations of *Carabus* populations in a suburban park: A capture-recapture case study. *Glob. Ecol. Conserv.* 35 1-12, 2022.

<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02086>

Mossakowski, D., Bérces, S., Hejda, R., Müller-Kroehling, S., Paill, W., Prunar, F., Rapuzzi, I.: High molecular diversity in *Carabus (Hygrocarabus) variolosus* and *C. nodulosus*. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 66 (Suppl.), 147-168, 2020.

<https://doi.org/10.17109/AZH.66.Suppl.147.2020>

Kutasi Cs., Kovács A., Szelenczey B., & Bérces S. (2021). A szegélyes futrinka (*Carabus marginalis* Fabricius, 1794) új lelőhelyei az Észak-Dunántúlon. *Folia Musei historico-naturalis Bakonyiensis*, 37, 59–66.

Az alábbi táblázat mutatja be a szerzők hozzájárulását a fenti cikkekhez.

	Bérces et al. 2022	Mossakowski et al. 2020	Kutasi et al. 2021
Koncepció, tervezés	BS	MD	KCs, BS
Kísérleti elrendezés	BS	MD, BS	KCs, KA, BS
Adatgyűjtés	BS, FD	MD, BS, HR, M-KS, PW, PF, RI	KCs, KA, SzB, BS
Adatelemzés	BS	MD	
Kézirat előkészítés	BS, FD, SF	MD, BS	KCs, BS

Rövidítések: BS (Bérces Sándor); HR (Hejda, Radek); KA (Kovács András); KCs (Kutasi Csaba); MD (Mossakowski, Dietrich), M-KS (Müller-Kroehling, Stefan), PW (Paill, Wolfgang); PF (Prunar, Florin), RI (Rapuzzi, Ivan); SzB (Szelenczey Béla)

## **1.1 Futrinka populációk életciklusának vizsgálata fogás-jelölés-visszafogás módszerével egy kertvárosi parkban.**

A városi zöldterületek növelhetik a helyi és regionális biológiai sokféleséget, különösen akkor, ha zöld folyosókkal kapcsolódnak a rurális területrészekhez. A zöld területek fontosságát manapság az ökoszisztéma-szolgáltatások szempontjából lehet a legjobban bemutatni. A városi zöldterületek ökoszisztéma-szolgáltatásai egyéb pozitív hatások mellett olyan előnyöket biztosítanak a társadalom számára, mint például az emberi egészségre gyakorolt pozitív hatások, a rekreáció, a városi hőszigetek hatásának mérséklése, a vízvisszatartás és a villámárvizek megelőzés (Yu et al., 2017). Az urbanizáció a természetes ökoszisztémák széles körét érinti súlyosan, sokféle, sokszor nem mindig könnyen elkülöníthető módon. Például az élőhely-minőség és mennyiségi veszteség, az élőhely konnektivitás csökkenése és az időbeli folytonosság elvesztése révén (Hanski, 2005). Ezek olyan konkrét folyamatokhoz kapcsolódnak, mint a fragmentáció, az élőhelyek elvesztése és izolációja, a lokális klimatikus változások, a megváltozott vízháztartási rendszerek, a szennyezés, az invázió és az emberi zavarás (Parris, 2016). Mindezek a tényezők a fajok számának csökkenéséhez vezethetnek. A biológiai sokféleség csökkenésének minimalizálása érdekében jobban meg kell értenünk a városi állatpopulációk biológiáját. Számos állatcsoportnak az urbanizációra adott reakciója, különösen közösségi szinten, ellentmondásos mintázatokat mutat. Ezek a mintázatok a fajok szintjén változó érzékenységből és a környezeti változásokra adott eltérő válaszaikból eredhetnek (Magura & Lövei, 2020). Nem minden fajcsoportot érint egyformán az urbanizáció. Az ízeltlábúközösségek az urbanizáció leginkább negatívan érintett csoportjai közé tartoznak, különösen a bogarak (Coleoptera) és a lepkék (Lepidoptera) abundanciája és diverzitása csökken (Fenoglio et al., 2020). A bogarak (Coleoptera) csoportján belül a nagy testű, ragadozó erdei-specialista futóbogarak különösen érzékenyek az urbanizációra, és a városokban a legnagyobb valószínűséggel várható lokális kihalásuk (Martinson & Raupp, 2013). Egy olyan nagyvárosban, mint Budapest, a talajfelszíni városi és külvárosi futrinka együttes a rurális együttesekhez képest valószínűleg kevésbé változatos. Feltételezésünk szerint az élőhelyspecialisták

vagy a szélsőségesebb abiotikus körülményekre érzékenyebb fajok csak a rurális területeken találhatók meg.

Budapest, más metropoliszokhoz hasonlóan, terjeszkedik. A beépített területek a zöldfelületek rovására nőnek, aminek következtében 1986 és 2011 között az erdők és parkok területe 1846 hektárral zsugorodott (Csapó & Lenner, 2016). A zöldterületek ugyanakkor a vadvilág számára általában menedékként szolgálnak, még ha többnyire csak maradványai is csupán a természetes élőhelyeknek, amelyekben kevés eredeti faj marad meg. Budapest fennmaradó zöldterületének több mint fele természetvédelmi terület, ami ugyancsak hatékonyan korlátozza a város további terjeszkedését.

A mérsékelt égövben előforduló futrinka fajok ökológiai jellemzőit már részletesen tanulmányozták (Koch, 1989). A környezeti adottságoknak megfelelően a fajok elterjedése biogeográfiailag korlátozott lehet. A főváros keleti oldala, "Pest" egy eredetileg az erdőssztyepp-zónához tartozó árterületen épült, míg a nyugati oldal, "Buda" a Budai-hegység alacsony hegyvonulatában fekszik, amelyet eredetileg zárt lombhullató erdők borítottak.

A budai oldal városi parkjainak és rurális erdeinek természetben előforduló futrinka fajkészletét a lombos erdők, mint a tölgyes (*Quercus*) és bükkös (*Fagus*) erdők eurytopikus, mezofil erdőlakó fajai alkotják. Néhány futrinka faj előfordulását elterjedési területe is limitálja, így csak a pesti oldalon fordul elő a kékfutrinka (*C. violaceus*) míg vikariáns fajpárja a dunántúli kékfutrinka (*C. germarii*) a Dunántúlon él (Szél et al. 2007). Budapesten és környékén előfordulnak Magyarországon gyakori, Európá-szerte elterjedt, kevésbé sűrű erdőkben vagy néha nyílt élőhelyeken élő futrinkák is, mint a ragyás futrinka (*C. cancellatus*), selymes futrinka (*C. convexus*), bőrfutrinka (*C. coriaceus*), aranypettyes futrinka (*C. hortensis*), kék laposfutrinka (*C. intricatus*), ligeti futrinka (*C. nemoralis*), változó futrinka (*C. scheidleri*), rezes futrinka (*C. ulrichii*) is előfordulnak (Duna-Ipoly National Park, 2021; Hegyessy & Szél, 2002; Ködöböcz, 2009; Merkl, 1996; Merkl & Szél, 2012). A sztenotóp fajok általában természetközeli területeken élnek rurális vagy külvárosi száraz- (magyar futrinka (*C. hungaricus*), selymes futrinka (*C. scabriusculus*)) vagy nedves élőhelyeken (szárnyas futrinka (*C. clathratus*), mezei futrinka (*C. granulatus*)) (Hegyessy & Szél, 2002; Merkl, 1996).

A külvárosi vagy városi élőhelyek futrinkaközösségeinek fajösszetételét nagymértékben meghatározza a környezeti filtráció és a beágyazottság. Például megállapították egy magyarországi vizsgálatban, hogy a széttagolt élőhelyfoltokban a kisebb fragmentumok kevesebb élőhelyspecialista fajnak adtak otthont (Magura et al., 2008). A fragmentált, kis élőhelyfoltokkal rendelkező élőhely jobban ki van téve a populációméret sztochasztikus változásainak, amelyek helyi kihalásokat eredményezhetnek. A gyakorlati természetvédelemben széles körben használható az angolszász szakirodalomban Franklin-, vagy 50/500 szabály, amely szerint egy populáció rövid távú túléléséhez az effektív populációméretnek 50 egyednél, míg a hosszú távú túléléshez 500 egyednél nagyobbak kell lennie. Bár ezt a szabályt több szerző kétségbe vonta (Frankham, 2005; Jamieson & Allendorf, 2012), a szabályt még mindig érvényesnek tartják (Franklin et al., 2014) és a természetvédelemben iránymutatásként használható. Az élőhely minősége szintén kölcsönhatásban van a populáció egyedeinek aktivitásával. Amikor például a bogarak egy kedvelt élőhelyről egy kevésbé alkalmas élőhelyre kényszerülnek, megváltozik a mozgási viselkedésük (Bérces & Růžicková, 2019; Rijnsdorp, 1980).

Ebben a tanulmányban futrinka fajok két szeznon át tartó vizsgálatának eredményeit mutatjuk be egy budapesti külvárosi parkban. Jelölés-visszafogási módszerrel vizsgáltunk az itt előforduló két leggyakoribb fajt a változó futrinkát (*C. scheidleri*), rezes futrinkát (*C. ulrichii*) és továbbá a bőrfutrinkát (*C. coriaceus*) (1-3. ábra). A következő kérdéseket tettük fel: i) Mennyire jelentős és változatos a vizsgált kertvárosi park futrinka faunája más európai városokhoz képest; mennyire hasonló a fajösszetétel? ii) Hogyan jellemezhetők a leggyakoribb futrinka fajok populációs paraméterei, életciklusai, aktivitási mintázatai abszolút értékben és más hasonló vizsgálatokkal összehasonlítva? iii) Azt is megvizsgáltuk, hogy a becsült populációs paraméterek lehetővé teszik-e, hogy a domináns és szubdomináns futrinka fajok életképes populációkat tartsanak fenn a vizsgált területen.



1. ábra. A változó futrinka (*C. scheidleri*) habitusképe (Fotó: Bérces Sándor)



2. ábra. A rezes futrinka (*C. ulrichii*) habitusképe (Fotó: Bérces Sándor)



**3. ábra.** A bőrfutrinka (*C. coriaceus*) habitusképe (Fotó: Bérces Sándor)

## 1.2 Vízifutrinka fajok (*Carabus variolosus* és *C. nodulosus*) genetikai változatossága

A *Carabus* (futrinka) nemzetség (Coleoptera, Carabidae) fajain belüli nagy morfológiai variabilitás gyakran okoz taxonómiai problémákat. A morfológiai variabilitás mögött gyakran állnak interspecifikus és introgresszív hibridizációs események. Több futrinka faj esetén megfigyeltek interspecifikus hibridizációt a természetben és laboratóriumi körülmények között egyaránt (pl. (Allemand & Malausa, 1984; Deuve, 2019; Puisségur, 1964). Továbbá feltártak introgressziós eseményeket genetikai módszerek segítségével több faj esetén, a felsorolásban a fajnév mellett a szubgénuszt is feltüntettük: *Chrysocarabus solieri* (Rasplus et al., 2000), *Ohomopterus spp.* (Nagata et al., 2007; Sota et al., 2000, 2001; Sota & Vogler, 2001; Ujji et al., 2005), *Chrysocarabus splendens* – *C. rutilans* (Düring et al., 2000, 2006), *Chrysocarabus splendens* – *C. punctatoauratus* (Streiff et al., 2005), *Coptolabrus spp.* (A.-B. Zhang et al., 2005), *Leptocarabus spp.* (A. B. Zhang & Sota, 2007), *Mesocarabus spp.* (Andújar et al., 2012) és *Limnocarabus clathratus* (Mossakowski, 2016). A morfológiai bélyegek jelentőségének megítélése egy-egy taxon faji- alfaji hovatartozásának megítélésében szubjektív. A *Hygrocarabus* szubgénuszba tartozó két taxon a kárpáti vízifutrinka (*Carabus variolosus* Fabricius, 1787) és a dunántúli vízifutrinka (*C. variolosus nodulosus* Creutzer, 1799) csupán minimális morfológiai különbségeket mutatnak, ami azonban egyes taxonómusok szerint elegendő ahhoz, hogy két külön fajként tárgyalja őket (Casale et al., 1982). Napjainkban a genetikai módszerek segítségével újabb és újabb előlénycsoportok taxonómiai hovatartozását sikerül filogenetikai módszerek segítségével tisztázni.

A *Hygrocarabus* szubgénuszba tartozó két taxonnak a Citokróm c-oxidáz, I. alegység (COI) szekvenciáit megvizsgálták, rendkívül alacsony variabilitást mutatnak a német, osztrák és szlovén *C. nodulosus* populációkon belül és azok között, és mérsékelt eltéréseket a romániai *C. variolosus* esetében (Matern et al., 2010).

Ennek a tanulmánynak a kiindulópontja az a hipotézis volt, hogy a molekuláris módszerek segítenek feltárni a két *Hygrocarabus* taxon rendszertani státuszát, és némi betekintést nyújtanak populációik

filogeográfiájába. A *Hygrocarabus* szubgénusz név arra utal, hogy a lárvák és a kifejlett egyedek is nagymértékben alkalmazkodtak a vízhez, ahol zsákmányra vadásznak (Sturani, 1963). Az elytra felépítése egyedülálló, és ehhez az életmódhoz való alkalmazkodásnak tekinthető (4. ábra). Ez a szélsőségesen higrofil faj alkalmazkodott a mérsékelt hideg hőmérséklethez, patakok felső szakaszain, források közelében található meg, az alföldtől (*C. nodulosus*: régi adat Hamburgból 50 m, Arnsberg 250 m) egészen 1000 m tengerszint feletti magasságig (*C. variolosus*, (Turin et al., 2003); a kifejlett egyedek a víz közelében telelnek át.



**4. ábra.** *Carabus variolosus* hím a Zemplén hegységből, Magyarország. (Fotó: Bérces Sándor)

Egy első elterjedési térkép (Breuning, 1926) többé-kevésbé közép-európai elterjedési területet mutat, a *C. variolosus* a Kárpátokra korlátozódik, a *C. nodulosus* a Balkántól Észak-Németországig és a Francia-középhegységig fordul elő.

Ebben a tanulmányban három hipotézis tesztelése a célunk.

H1: A *C. variolosus* és a *C. nodulosus* taxonok egy fajt alkotnak. Ezt a természetben hibridek keresésével, laboratóriumi keresztezési kísérletekkel, valamint a mitokondriális és setmagi gének szekvenciáinak elemzésével teszteljük.

H2: Mekkora a genetikai variabilitás a teljes elterjedési terület tekintve? Matern és munkatársai (2010) a *C. nodulosus* populációkban az enzimek magas, de szekvencia adataikban nagyon alacsony variabilitását találták. A teljes elterjedési területet tekintve nagyobb szekvencia-variabilitásra számítunk, annak ellenére, hogy a *Hygrocarabus* taxonok morfológiailag nagyon egységesek.

H3: A genetikai variabilitás elemzése kimutatja-e, hogy a pleisztocén idején léteztek refúgiumok? Feltételezésünk szerint ezek a populációk a Holdhaus-vonaltól (Holdhaus, 1954) délre és a macchia mediterrán vegetációs zónától északra vagy afölött kell, hogy legyenek.

### 1.3 A szegélyes futrinka (*Carabus marginalis* Fabricius, 1794) új lelőhelyei az Észak-Dunántúlon

A bogarak hihetetlen sokfélesége - több mint 300 000 ismert fajjal - zavarba hozza a biológusokat. A Földön minden öt ismert állatfajból egy a bogarak rendjébe tartozik, hazánkban 206 fajuk áll természetvédelmi oltalom alatt, amiből 12 fokozottan védett. A Magyarországon védett bogárfajok közül 55 a futóbogarak közül kerül ki és öt futrinka faj (*Carabus*) fokozottan védett. További 6 olyan futóbogárfajt találunk, amelynek a természetvédelmi értéke magasabb, ami a fajok veszélyeztetettségére utal. Ezen fajok egyike a szegélyes futrinka (*Carabus marginalis*), melyet hazánkból sokáig csak a Dél-Dunántúlról ismertek (5. ábra).



**5. ábra.** Szegélyes futrinka (*Carabus marginalis*) (Fotó: Bérces Sándor)

A Darányból 1932-ben előkerült első példány meghatározta a faj további kutatásának irányát is, így sokáig csak a Belső-Somogy homokvidékén igazolták az előfordulásait (Bares, Böhönye, Buzsák, Középrigóc, Nagybajom) (Horvatovich, 1987, 1992; Kutasi, 2004). Veszprémvarsányban az Észak-Dunántúlon 1993-ban sikerült először megtalálni (Kutasi, 1993), a

fajt itt azonban a további években végzett talajcsapdázással sem sikerült újra gyűjteni. A faj állandó előfordulását Bakonybélből sem sikerült igazolni annak ellenére, hogy egy példányát itt gyűjtötték. A Fenyőfői Ösfenyvesből két helyről is előkerült, ugyanakkor legnagyobb állományát a bakonygyiróti akácospól ismerjük, ahol a futóbogár-együttes domináns faja (Kutasi, 2004). Hazánkban elsősorban savanyú homoktalajú erdőkben (homoki tölgyesek, erdeifenyvesek, akácospok), erdőszegélyeken fordul elő, esetenként nyílt területeken is megtalálták (Horvatovich, 1987, 1992; Szél et al., 2007, 2015).

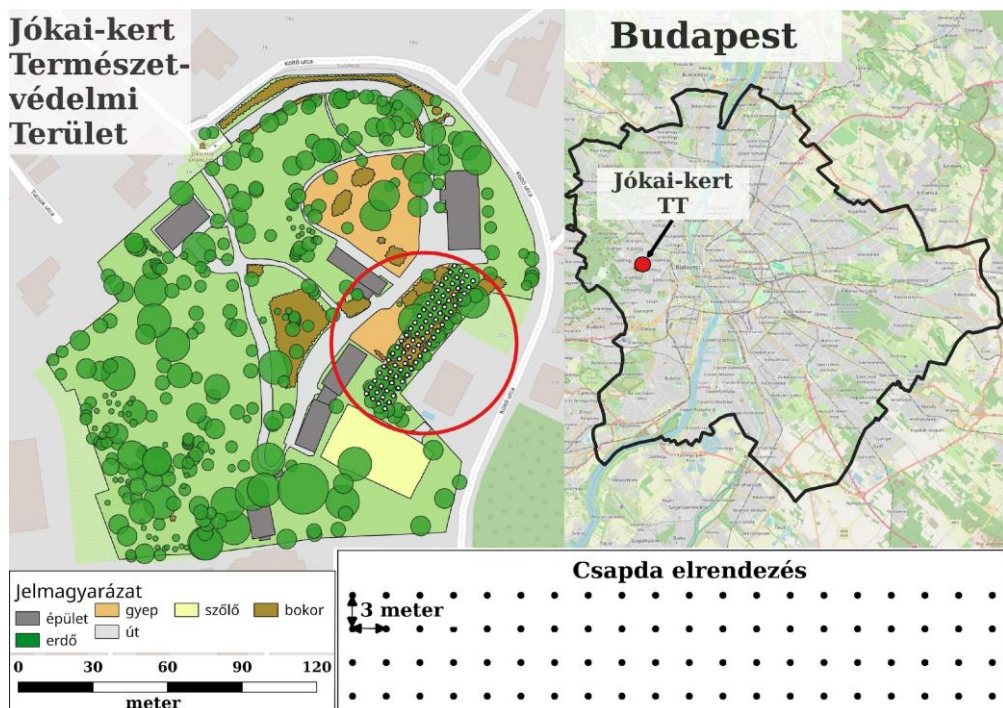
Észak-dunántúli előfordulási adatai valószínűsítették, hogy ez a ritka állat homoki erdőkben a Fenyőfőhöz csatlakozó homokháton (Bakonyszentlászló-Bakonyszűcs) is megtalálható (Kutasi, 2004). Amikor 2019. 03. 19-én a Győrhez közeli Téten Káldi József egy letermelt akácosp szegélyező földúton egy elütött példányt talált, akkor elhatároztuk, hogy felmérjük a faj Észak-Dunántúli élőhelyeit. Az újabban kimutatott bakonygyiróti és a téti szegélyes futrinka lelőhelyek alapján feltételeztük, hogy a homoki akácospok lehetnek a faj legbiztosabb élőhelyei. Mivel őszi szaporodású a faj, ezért az őszi időszak megfelelőnek mutatkozott kimutatására.

Az akácospok a ritkán kutatott élőhelyek közé tartoznak, általában alacsonyabb fajszámmal rendelkező élőhelyek. Bakonygyiróton például mezőgazdasági területet, egy almaültetvényt vizsgáltak és csak később gyűjtöttek az ültetvényt szegélyező akácospban is (Kutasi, 2005; Kutasi et al., 2004). A Bakonyban még Rédén vizsgáltak akácosp erdőt, de innen a faj nem került elő (Kutasi, 2018). Korábban a Pannonhalmi Tájvédelmi Körzetben végzett kutatások során sem sikerült a szegélyes futrinkát kimutatni (Kutasi, 2000). A bakonygyiróti akácosp vizsgálata mellett, ahol 8 futrinkafajt mutattak ki (Kutasi, 2004). A gyűrűfűi Biodiverzitás Napokon is bebizonyosodott (Kutasi, 2009), hogy az akácospok nagyszámú védett futóbogárfajt rejtnek.

## 2. Anyag és módszer

### 2.1. Az urbanizációs kutatás helyszíne

A fővárosban, Budapesten a teljes zöldterület közel fele (48 %, 5400 ha) erdő, amely főként a város nyugati oldalán, a Budai-hegységben található. A legtöbb erdővel (40,7 %) a XII. kerület rendelkezik (Csapó & Lenner, 2016), ahol a vizsgálat terület a Jókai-kert Természetvédelmi Terület (47° 29' 51,3" É; 18° 59' 33,3" K) nevű 3 hektáros kertvárosi terület is található. A 19. században ez a birtok a híres magyar író, Jókai Mór nyári rezidenciája volt, ahol kiterjedt szőlője is volt pincével, a park 1975 óta védett. Az ingatlan ma parkként funkcionál, öt épülettel, aszfaltozott utakkal, rendszeresen gondozott gyepfelülettel és részben kezelt, változó lombkoronaszintű erdővel. Az általunk végzett futrinka kutatás a teljes terület töredékén zajlott. Ez a terület, ahol a csapdákat elhelyeztük, egy keskeny, 15 m széles, 80 m hosszú, nem kezelt erdő volt, körülbelül 1200 m<sup>2</sup> nagyságú. A foltot a park többi részétől mérsékelten elszigetelte egy szőlőültetvény, gyeppel, burkolt felületek (kerti út és egy kisebb parkoló) (6. ábra). A csapdázott területen a lombkorona záródása körülbelül 70 %, míg a cserjék a terület 90 %-át borítják. A lombkoronát alkotó fák főként (80 %) 40 éves magas kőrisből (*Fraxinus excelsior*) áll, a többi 20-40 éves juhar (*Acer platanoides*), egyes kocsánytalan tölgy (*Quercus petraea*), körte (*Pyrus communis*) és vadgesztenye (*Aesculus hippocastanum*) fákkal. Az egész park fákkal borított kerteken keresztül összekapcsolódik a Budai Tájvédelmi Körzet erdeivel, a távolság légvonalban kb. 1,5 kilométer. A vizsgált terület és a természetes erdő között a fás terület nem folyamatos, a kertvárost házak és utak tagolják.



**6. ábra.** A mintaterület és a csapdák elhelyezkedése a Jókai-kert Természetvédelmi Területen

### 2.1.1. Európai városok futrinka faunájának összehasonlítása

Az európai városok *Carabus* faunájának összehasonlításához egy táblázatot készítettünk, amely főként Martinson és Raupp (2013) tanulmánya alapján készült. Adataikat internetes kereséssel bővítettük, amely az "urbanizáció" és a "*Carabus*" kulcsszavakra irányult. A cikkek hivatkozott irodalmában további érdekes cikkeket találtunk, például olyan faunisztikai munkákat, amelyek egy adott terület futrinka faunájával foglalkoznak, vagy olyanokat, amelyek bizonyos városok vörös listáiról számolnak be. Összesen 33 publikációt használtunk fel az európai városok *Carabus* előfordulási adatainak kiegészítéséhez (Duna-Ipoly National Park, 2021).

### 2.1.2. Az urbanizációs kutatás célfajai

A *Carabus scheidleri*, a *C. ulrichii* és a *C. coriaceus* szárnyatlan, nagy testű, euritopikus ragadozó fajok, amelyek Közép-Európa zárt lombos (Querco-Fagetum) erdőövezetében élnek. Mint a legtöbb *Carabus*, a célfajok is repülésre képtelenek és gyenge terjedési képességgel rendelkeznek, ezért az erdők fragmentálódása szempontjából igen érzékeny fajnak tekintik őket (Matern et al., 2011). A *Carabus scheidleri* délkelet-európai szűk elterjedésű, lombhullató erdőkben él (Szél et al., 2007; Turin et al., 2003). Rugalmas szaporodási rendszerrel rendelkezik, felnőttként vagy lárvaként telet át. Az euritopikus erdei generalista *C. scheidleri* nem mutat különösebb preferenciát a talajtípus vagy a páratartalom tekintetében; azonban a nőstényekről megállapították, hogy lokálisan pozitívan reagálnak a magasabb napi maximális hőmérsékleti értékekre (Fülöp et al., 2021). Minden jel arra utal, hogy a *C. scheidleri* ökológiai szempontból hasonlóan viselkedik, mint testvérfaja, a *C. monilis*, amely szintén euritopikus erdei faj, széles hő-, nedvesség- és fénypreferencia-intervallummal (Thiele, 1977). A fajról kimutatták, hogy a bükkösök nagy, fiatal állományaihoz társul (Warnaffe & Dufrene, 2004). A *C. ulrichii* ökológiája is jól dokumentált. A közép- és kelet-európai tölgy- és bükkerdők jellegzetes, helyenként gyakori faja (Húrka, 1996; Turin et al., 2003). A *Carabus ulrichii* tavaszi szaporodású, egy szaporodási időszakkal és nem átfedő nemzedékekkel (Andorkó, 2014). A *Carabus coriaceus* őszi szaporodású, áttelelő lárvákkal, erdő- és erdőszegélyspecialista (Riecken & Raths, 1996), minden bizonnyal euritóp és mezofil hegyvidéki faj, míg a magyar Alföldön csak korlátozottan terjed el (Szél et al., 2007; Turin et al., 2003).

### 2.1.3 Fogás-jelölés-visszafogás

Nyolcvannégy élvefogó, csalétek nélküli csapdát helyeztünk ki 4 sorból és 21 oszlopból álló, 3 m-es csapdatávolságú rácshálóban, 567 m<sup>2</sup> területet lefedve (6. ábra). Minden csapda két csészéből állt, a nagyobbik (9 cm átmérőjű, 0,5 l térfogatú) csészét a talajba ásva helyezték el. A kisebb (9 cm átmérőjű és 0,3 l térfogatú) csészét hézag nélkül helyezték a nagyobb

csészébe. Ez a telepítés megkönnyíti a belső csésze kiemelését és az állatok kiszedését. Mindkét pohár alul perforált volt, és a talajszint felett kb. 2-4 cm magasságban műanyag tetővel látták el, hogy megakadályozzák az esővíz felhalmozódását. A csapdák 2016-ban április és augusztus között, 2017-ben pedig május és július között működtek.

#### **2.1.4 Az egyedek jelölése**

A befogott *Carabus* példányokat a terepen fajszintig azonosítottuk, egyenként számokkal jelöltük, amelyeket a szárnyfedőjükre gravíroztunk egy kis fűróval. A frissen kelt, puha egyedeket az előtorukon jelöltük meg, amely mindig kemény felületű volt, és ezeket az egyedeket ismételtén megjelöltük. A bogarakat a csapdától kb. 1 m-re dél felé történő kezelés után engedték szabadon. A szabadon engedéskor a bogarak általában a helyszínen lévő lombavarba bújtak. A kezelés és a jelölés nem okozott sem pusztulást, sem nyilvánvaló károsodást a bogaraknak. Az egyes egyedek ivarát és látható sérüléseit vagy rendellenességeit egy adatbázisban rögzítettük.

#### **2.1.5 Adatelemzés - a demográfiai paraméterek becslése**

Minden vizsgált fajt külön-külön elemeztünk, ugyanazon műveletsor szerint. A Mark 9.0 szoftver (White & Burnham, 1999) segítségével elemeztük a fogás-jelölés-visszafogási adatokat, a nyílt populáció Jolly-Seber-modelljének előfeltevései alapján. Megbecsültük a teljes populációméret ( $N$ ), a látszólagos túlélési valószínűség ( $\phi$ ), az visszafogás valószínűsége ( $p$ ) és a populációba való belépés valószínűségét kifejező kombinált paramétert ( $pent$ ) (Schwarz & Arnason, 1996). A  $\phi$ ,  $p$ ,  $pent$  és  $N$  paraméterek idő ( $t$ ) és ivar ( $g$ ) függő vagy konstans ( $\cdot$ ) paraméterekkel építettünk modelleket. Az illeszkedés jószágát a GOF TEST 2 + TEST 3 segítségével teszteltük, jellemzőit szűkített kevert modell (CLM) segítségével becsültük, mely eljárás az általánosított lineáris kevert modelleken alapul (GLM) (Lebreton et al., 1992). Ez a megközelítés rendkívül rugalmas a paraméterek becslése és a modellek információs kritériumok alapján történő összehasonlítása terén (pl. AIC, AICc). Az adatokat az R 4.1.1-es verziójában (R Core Team, 2021) ábrázoltuk

a ggplot2 segítségével (Wickham, 2016). A végleges változatokat az Inkscape 0.92-es verziójával készítettük el (Developers, 2024).

## **2.2 Anyag és módszer a genetikai vizsgálatokhoz**

### **2.2.1 Keresztezési kísérletek**

A *C. variolosus* ivarérett egyedeinek 1 hím, 2 nőstény példányait a Magyarországon Zempléni-hegységben (Nagyhuta, Rostalló-patak), a *C. nodulosus* egyedeit (14 hím, 3 nőstény) pedig a Dunántúlhoz tartozó Keleti-Bakonyban (Réde, Küllőfeji-ér) gyűjtöttük. A két lelőhely 280 km távolságra van egymástól. A bogarakat 2020. május 15. és június 3. között gyűjtöttük és külön tároltuk. A különböző taxonok hím és nőstény egyedeit június 5-én és június 10-én is egy dobozba helyeztük kb. 30 percre, hogy teszteljük, előfordul-e kereszteződés. A második időpontban a hímeket közvetlenül a keresztezési teszt után az azonos taxon nőstényeihez tettük. A kísérlet végeztével az egyedeket eredeti élőhelyükön szabadon engedték.

### **2.2.2 DNS-izolálás**

A vízifutrinkák szinte teljes elterjedési területén gyűjtöttünk példányokat, a legnyugatibb franciaországi Jura-hegység és Francia-középhegység kivételével. A faj monitorozási programjai során gyűjtött vagy friss példányok mellett elemeztük a gyűjtőktől és múzeumoktól származó száraz példányokat is. Ez utóbbi minták is adtak eredményeket, de sok esetben csak a szekvencia egy rövidebb részét és csak mitokondriális adatokat. Egy lábszár- vagy néhány esetben tor izmot küldtünk a müncheni Advanced Identification Methods (AIM) laboratóriumba DNS-kivonás és szekvenálás céljából. További részletekért lásd (Mossakowski, 2016).

### **2.2.3 Molekuláris módszerek**

A mitokondriális gének citokróm-oxidáz 1-es alegység (COI-5' és COI-3') és NADH-dehidrogenáz 5-ös alegység (ND5), valamint a sejtmagi internal

transcribed spacer 2 (ITS2) és a wingless gén egyes részeit elemeztük. Az ND5 és a wingless gének nem adtak elegendő adatot, ezért kihagytuk őket az elemzésekből. A szekvenciák szerkesztését és illesztését a CHROMAS 3.6.6 (Chromas and ChromasPro DNA Sequencing Software – Technelysium Pty Ltd, 2021), a BLAST (Altschul et al., 1990) és a Seqotron (Fourment & Holmes, 2016) programok segítségével végeztük. A filogenetikai és molekuláris evolúciós elemzéseket a MEGA X változatával (Kumar et al., 2018; Stecher et al., 2020) végeztük, a fákat és távolságokat az óra-funkcióval, a Kimura 2 paraméteres és a GTR +  $\Gamma$  + I modellel számoltuk. Az elágazások támogatását bootstrap-elemzésekkel (Felsenstein, 1985) vizsgáltuk. Az ITS2-ben 4SALE (Seibel et al., 2006) segítségével kompenzációs báziscseréket kerestünk. A filogenetikai fák az eredmények absztrakt ábrázolása, és néha nem olyan könnyű helyesen értelmezni őket az olvasásban járatlan emberek számára. Ezért szekvenciaadatainkat részletesen jelenítjük meg: Az összes eltérést mutató bázispozíciót megjelenítettük és klaszterekbe rendeztük (3. és 5. táblázat).

### **2.3 A szegélyes futrinka (*Carabus marginalis*) elterjedésének vizsgálata az Észak-Dunántúlon**

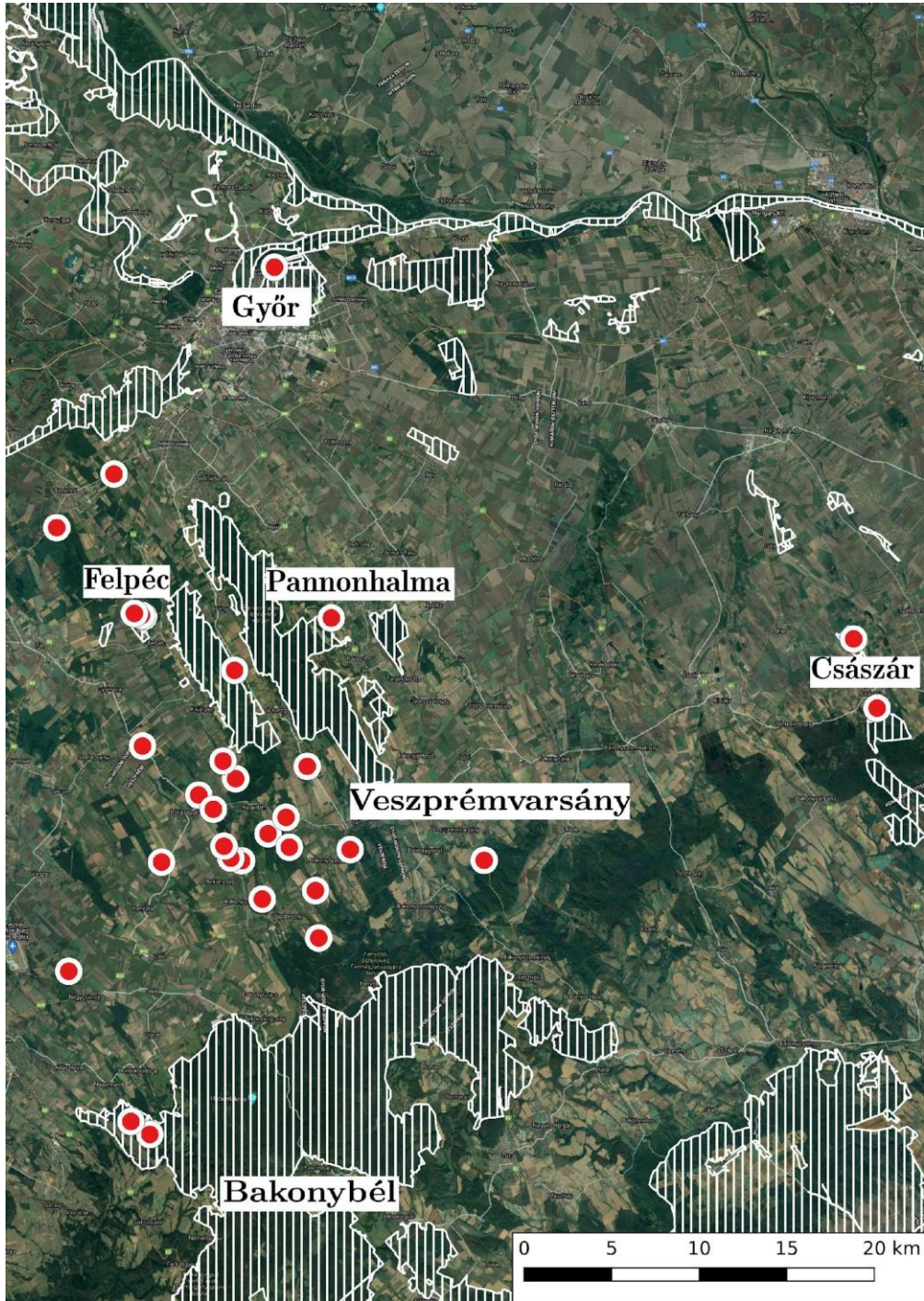
A szegélyes futrinka (*Carabus marginalis*) elterjedését az Észak-Dunántúlon vizsgáltuk. Összesen 19 településhez tartozó 32 lelőhelyen végeztünk vizsgálatokat (8. táblázat). A korábbi tapasztalatok alapján, elsősorban homoki akácosokban gyűjtöttünk, a mintákat 2019 és 2020 szeptemberében és októberében élvefogó talajcsapdákkal vettük. A talajcsapdák 9 cm átmérőjű 0,5 literes, tető nélküli műanyag poharak voltak, melyek csalétket tartalmaztak. Kezdetben több csalogatóanyagot is kipróbáltunk, így ecetet, vörösbort és kutyatápot is. 2020-ban már csak száraz kutyatáppal csapdáztunk, melyet kihelyezés előtt 20 %-os ételecetbe áztattunk. A peremig leásott poharakba egy kis avart is tettünk, hogy a beleesett bogarak el tudjanak bújni egymás elől.

Először Téten próbáltuk megerősíteni a faj előfordulását, ezért a 2019-ben megtalált futrinka élőhelyének környékén, a Zöld-majortól délre összesen 40 talajcsapdát működtettünk. A csapdákat a letermelt akácost övező erdei élőhelyekre, kisebb részt erdei-fenyvesbe, nagyobb részt akácosba telepítettük.

További mintavételezéseket folytattunk több homoki akácosban 2019 októberében és 2020 szeptember elején, ekkor még a csapdaszámok változtak és a vizsgálati idő is rövid volt. A mintákat 2020. szeptember 13 és 30 között már egységes módszerekkel, 10 db csalétkes talajcsapdával, 6-7 napos időközönként gyűjtöttük. A 10 csapdát két sorba, egymástól 8 méter távolságra helyeztük le, a felét fák tövéhez, a másik felét a fák közötti területre. Amint egy területen megtaláltuk a fajt, a csapdázást tovább nem folytattuk. Homoki élőhelyeken végeztük a gyűjtéseket, elsősorban akácosokban, de fenyvesben, telepített nyárasban, borókásban és ligetes tölgyesben is vizsgálódunk. A begyűjtött, majd elengedett *Carabus* fajok ivarát is meghatároztuk. A mintavételek helyszíneit, intenzitását és időpontját az 1. táblázat tartalmazza, a területek elhelyezkedése pedig az 7. ábrán látható.

**1. táblázat.** A vizsgálati területeken a mintavételezések ideje és a talajcsapdák száma

Település	Dűlő név	csapdaszám	Csapdázási idő	Élőhely
Bakonyság	Zámbó – tanya	5	2019. 10. 23 – 25.	Robinetum
Bakonyszentiván	Szrecesnyi – dűlő	10	2020. 09. 17 – 23.	Robinetum
Bakonyszentiván	Szrecesnyi– dűlő	3	2020. 09. 17 – 23.	Populetum cult.
Bakonytamási	Négylába – dűlő	10	2019. 10. 19 – 25.	Robinetum
Bakonytamási	Kovács – dűlő	2	2020. 09. 05 – 06.	Robinetum
Bakonytamási	Vörös – Pagony	2	2020. 09. 05 – 06.	Robinetum
Császár	Gelegenyés – dűlő	5	2020. 09. 21 – 2020. 10. 08.	Robinetum
Császár	Új-szőlők	10	2020. 09. 21 – 2020. 10. 08.	Quercetum
Felpéc	Felpéci csatorna	10	2020. 09. 17 – 23.	Robinetum
Felpéc	Ósborókás	6	2020. 09. 17 – 23.	Robinetum
Felpéc	Sisek-domb	10	2020. 09. 23 – 30.	Robinetum
Győr, Likócs	Motor-krosszpálya	5	2019. 10. 05 – 08	Robinetum
Kajárpéc	Külső-Tag	2	2020. 09. 05 – 06.	Robinetum
Kajárpéc	Miklósmajor – dűlő	10	2020. 09. 23 – 30.	Robinetum
Koroncó	Gáspár-házai– dűlő	10	2019. 09. 18 – 25.	Robinetum
Lovászpátona	Náros-erdő	2	2019. 10. 23 – 25.	Robinetum
Lovászpátona	Hasogatvány	3	2020. 09. 05 – 06.	Robinetum
Lovászpátona	Körtvélyes	2	2020. 09. 05 – 06.	Robinetum
Lovászpátona	Öreg-hegy-alatt	10	2020. 09. 17 – 23.	Robinetum
Lovászpátona	Nyáros-erdő	10	2020. 09. 23 – 30.	Robinetum
Nagydém	Közös-legelő	5	2019. 10. 12 – 13., 2019. 10. 23 – 25.	Robinetum
Nagydém	Kincses – dűlő	2	2019. 10. 23 – 25.	Robinetum
Nagygyimót	Káposztások	10	2020. 09. 17 – 30.	Robinetum
Nagytevel	Víztározó környéke	10	2020. 09. 13 – 17.	Robinetum
Nagytevel	Víztározó környéke	10	2020. 09. 17 – 23.	Pinetum
Pannonhalma	Fenyős alja	10	2019. 09. 18 – 22.	Robinetum
Pápateszér	Csörgetek	10	2020. 09. 17 – 23.	Robinetum
Sokorópátka	Pál-telek	10	2020. 09. 17 – 30.	Robinetum
Tényő	Hollómajor	10	2020. 09. 23 – 30.	Robinetum
Tét	Zöld-major – dűlő könyéke	40	2019. 09. 14 – 22. 2019. 10. 04 – 30.	Pinetum és Robinetum
Vanyola	Szalmavári – dűlő	5	2019. 10. 19 – 20.	Robinetum
Veszprémvarsány	Varsányi-szél	10	2020. 09. 23 – 30.	Robinetum



7. ábra. Az élvefogó talajcsapázás helyszínei az Észak-Dunántúlon

### 3. Eredmények

#### 3.1. Az urbanizációs vizsgálat során vizsgált fajok populációs paraméterei

Öt *Carabus* fajt vizsgáltunk 2016 és 2017 során; az adatokat az 1. táblázat foglalja össze. A legnagyobb egyedszámú a *C. scheidleri* és a *C. ulrichii* volt, összesen 498, illetve 32 egyedet jelöltek meg. E két faj esetében értékeltük a fogás-jelölés-visszafogási adatokat. A harmadik leggyakoribb faj a *C. coriaceus* volt, összesen 25 egyedet fogtunk, amelyek közül 8 hím és 17 nőstény példány volt, 8 visszafogással. A *C. convexusból* és a *C. intricatusból* fajonként csak két példányt fogtunk. E három faj kis egyedszáma miatt a populációs paraméterek becslése nem volt alkalmazható.

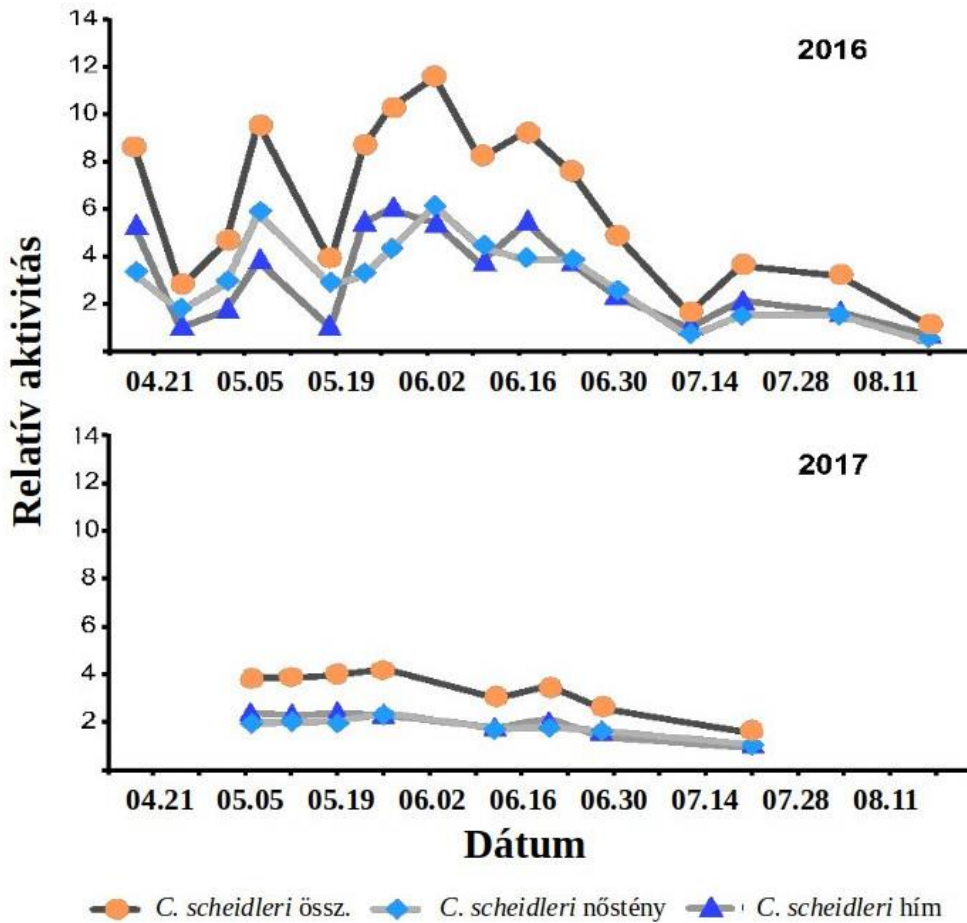
##### 3.1.1 A *C. scheidleri* aktivitása és becsült populációs paraméterei

A hím és nőstény egyedeket mindkét évben majdnem azonos számban fogtuk, enyhe nőstény többlettel. Az összesen 498 megjelölt egyed 43,6 %-át (217) sikerült visszafogni. A visszafogott egyedek több mint felét (52,5 %) csak egyszer fogták vissza (114), a legmagasabb visszafogási arány egy egyed esetében 6 alkalom volt egy évben. 2016-ban 368, 2017-ben pedig 123 egyedet jelöltünk meg, ami nagy évek közötti eltérést jelent (1. táblázat). Visszafogtunk 3 hímét és 4 nőstényt, melyek áttelelő példányok voltak. A bogarak relatív aktivitását ábrázoltuk, az év első felében magas aktivitási időszak figyelhető meg. A relatív aktivitás nem más, mint az adott időpontban befogott egyedek száma osztva az utolsó fogási alkalom óta eltelt napok számával (8. ábra). A legtöbb puha egyed a tavaszi időszakban április 14. és május 6. között figyeltünk meg (2016: 36 hím, 49 nőstény; 2017: 8 hím, 3 nőstény), egy alkalommal egy lány testű példányt, július 21-én fogtunk. A populációs paramétereket a legjobban alátámasztott modellek segítségével becsültük, amelyek a két vizsgálati évben eltérőek voltak.

**2. táblázat.** A budapesti Jókai-kertben mintavételezett öt futrinka faj fogási és becsült populációs paramétereinek összefoglalása. A modell jelölések magyarázata a szövegben. NA jelentése nincs adat, N-hat jelentése teljes becsült populáció méret.

faj	év	i v a r	frekvencia	jelölt egyedsz.	vissza fogás %	N-hat	modell	Visszafogási alkalmak					
								1	2	3	4	5	6
<i>C. scheidleri</i>	2016	m	328	181	39,22	338,4 (±12,4)	Phi(t*g) p(t)	39	20	5	9	1	2
	2016	f	332	187	42,25	345,6 (±13,6)	pent(t) N(.)	37	17	16	4	2	0
	2017	m	117	59	59,68	92,5 (±3,9)	Phi(t) p(t)	22	12	3	0	0	0
	2017	f	112	64	41,18	99,7 (±4,1)	pent(t) N(.)	16	9	2	1	0	0
<i>C. ulrichii</i>	2016	m	25	14	42,86	24 (±4,9)	Phi(g) p(.)	4	0	1	1		
	2016	f	15	7	57,14	10,3 (±2,9)	pent(t) N(g)	1	2	1			
	2017	m	11	5	80	7,2 (±1,6)	Phi(.) p(.)	3		1			
	2017	f	15	6	66,67	9,9 (±1,9)	pent(t) N(g)	1	2	1			
<i>C. coriaceus</i>	2016	m	2	1	100	NA	NA	1					
	2016	f	6	3	100	NA	NA	3					
	2017	m	9	7	28,57	NA	NA	2					
	2017	f	16	14	14,28	NA	NA	2					
<i>C. convexus</i>	2016	f	1			NA	NA						
	2017	m	1			NA	NA						
<i>C. intricatus</i>	2016	m	1			NA	NA						
	2017	f	1			NA	NA						

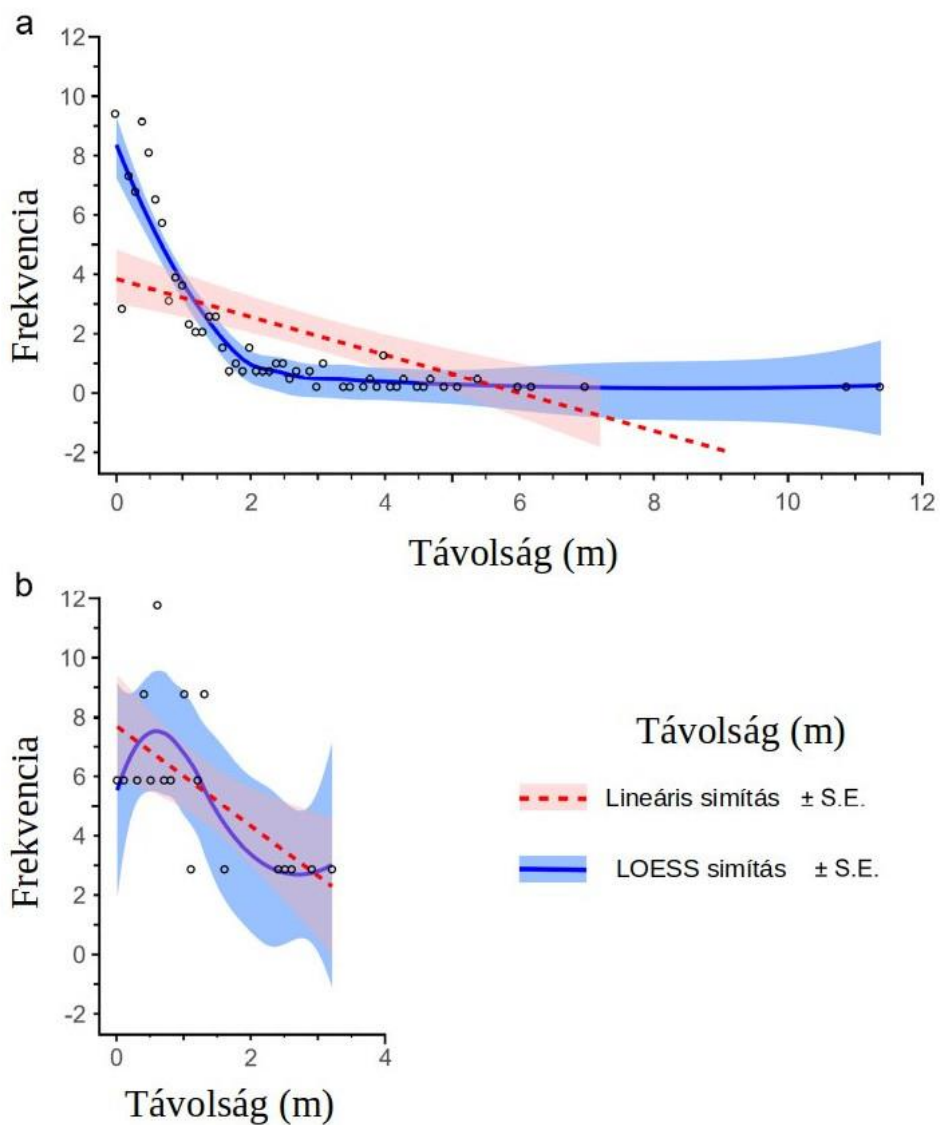
A 2016. évi legjobban támogatott modellben a látszólagos túlélési valószínűség idő- és ivar függő volt, míg a visszafogási valószínűség és a populációba való bekerülés kombinált valószínűségi paramétere csak időfüggő volt. A becült teljes populációméretet a modellben állandónak tekintettük. A modell 2017-es adatokra való illesztése egy még egyszerűbb modellt támogatott. Az ivarnak nem volt hatása sem a látszólagos túlélési vagy visszafogási valószínűségekre, sem a populációba való belépés valószínűségére. A becült látszólagos túlélési arányok mindkét évben magasak voltak a teljes időszak alatt, a hímek esetében általában magasabbak, mint a nőstények esetében. A populációba belépők becült száma mindkét évben rendkívül alacsony volt. (1. táblázat, 9. ábra). A becült bruttó populációméret az egyes évek között jelentős eltéréseket mutatott. A becült bruttó állomány nagyság 2016-ban 338,4 ( $\pm 12,4$ ) hím és 345,6 ( $\pm 13,6$ ) nőstény volt, 2017-ben pedig 92,5 ( $\pm 3,9$ ) hím és 99,7 ( $\pm 4,1$ ) nőstény (1. táblázat). A populációba belépők becült száma alacsony volt, a visszafogási arány magas. A sűrűségbecsléshez a vizsgált populációt zártan feltételeztük. Ez a feltételezés nem jelenti azt, hogy ez a populáció biológiai szempontból zárt, mivel a populációban vannak születések és halálozások. Ennek a feltételezésnek az az előnye, hogy viszonylag jó becslést adhatunk a *C. schiedleri* populációs sűrűségére. Ha figyelembe vesszük, hogy nem minden bogár volt jelen egész évben, akkor kiszámíthatjuk a vizsgált élőhelyfoltban az aktivitás csúcspontján jelen lévő bogarak maximális sűrűségét. A *C. schiedleri* maximális becült egyedszáma 2016-ban június 3-án volt,  $247 \pm 36,8$  egyed ( $113 \pm 19,9$  hím,  $134 \pm 16,9$  nőstény). 2017-ben a legnagyobb aktivitás május 26-án volt,  $136 \pm 15,7$  becült egyedszámmal ( $65 \pm 7,6$  hím,  $70 \pm 8,1$  nőstény). A becült maximális populációméretet elosztva az 1000 m<sup>2</sup>-es vízgyűjtő területtel, a denzitás értéke 2016-ban 0,25 egyed/m<sup>2</sup>, 2017-ben pedig 0,14 egyed/m<sup>2</sup> volt. Az egyedek által megtett legnagyobb napi távolság a hímek esetén 10,9 m/nap, míg a nőstények esetén 11,4 m/nap volt. A 392 mért távolságból 31 visszafogott egyed ugyanabban a csapdában volt, mint ahol szabadon engedték őket (7,9 % azonos csapda visszafogása). A távolságok felső kvartilise 1,4 m/napnál alacsonyabb, míg az alsó kvartilis 0,3 m/napnál magasabb volt (9.a. ábra).



**8 ábra.** A *Carabus scheidleri* relatív aktivitása 2016-ban és 2017-ben a budapesti Jókai-kertben

**3. táblázat.** A *Carabus scheidleri* és *Carabus ulrichii* 2016. és 2017. évi frissen kelt, puhaszáenyfedőjű (teneral) összegzése a budapesti Jókai-kertben.

		2016					2017			
		04. 18.	04. 25.	05. 02.	05. 07.	05. 18.	06. 17.	05. 06.	06. 28.	07. 21.
<i>Carabus scheidleri</i>	hím	20	7	11		3	2	7	1	
<i>Carabus scheidleri</i>	nőstény	13	12	19	7	2		3		1
<i>Carabus ulrichii</i>	hím	1		1						
<i>Carabus ulrichii</i>	nőstény			1						



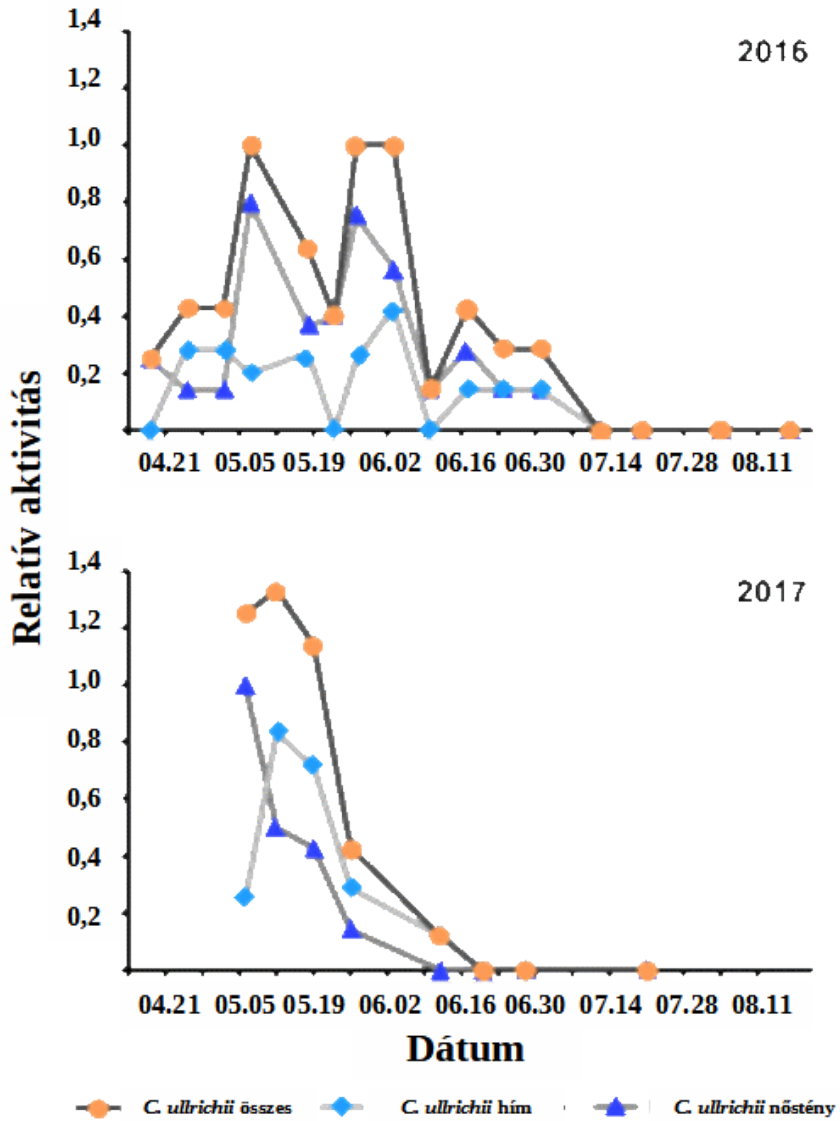
**9. ábra.** A *Carabus scheidleri* (a) és *Carabus ulrichii* (b) egyedek által megtett napi távolságok relatív gyakorisága 2016-ban és 2017-ben a budapesti Jókai-kertben. (Vonal: LOESS simítás standard hibával; szaggatott vonal: Lineáris simítás standard hibával)

### 3.1.2. A *C. ulrichii* aktivitása és a becsült populációs paraméterei

A második leggyakoribb faj a *C. ulrichii* volt, bár a két évben csak 32 példányt jelöltünk meg (19 hím és 13 nőstény), a fogások száma összesen 66 példány volt (35 hím és 31 nőstény), a relatív aktivitás eltérő volt, 2016-ban nagyobb aktivitás volt megfigyelhető (10. ábra), két áttelelő nőstényt és egy hímet fogtunk. A leginkább támogatott modell az egyik legegyszerűbb volt, ahol a látszólagos túlélés 2016-ban ivar-specifikus volt, 2017-ben pedig állandó. Mindkét évben a visszafogási valószínűség állandó volt, és a populációba való bejutás kombinált valószínűségi paramétere csak időfüggő volt. A modell tartalmazza a becsült populációméretet, amely mindkét évben ivartól függött. A becsült látszólagos túlélési arány mindkét évben magas volt (2016: hím 0,73, nőstény 0,77; 2017: 0,71). A populációba belépők becsült száma évről évre változott, a paraméter 2016-ban alacsony, 2017-ben magas értékeket mutatott. A becsült visszafogási valószínűség 2016-ban és 2017-ben állandó 0,4, illetve 0,6 volt. A bruttó populáció mérete évenként jelentősen változott 2016-ban 24 ( $\pm 4,9$ ) hím és 10,3 ( $\pm 2,9$ ) nőstény egyedet becsültünk, míg 2017-ben 7,2 ( $\pm 1,6$ ) hím és 9,9 ( $\pm 1,9$ ) nőstény egyedet (1. táblázat). A becsült egyedszám maximuma alapján számított denzitás nagyon alacsony volt: 0,015 és 0,014 egyed/m<sup>2</sup> 2016-ban, illetve 2017-ben. A számítás alapja a becsült maximális egyedszám volt (2016.07.05-én: 10,6  $\pm$  4 hím és 4,8  $\pm$  1,9 nőstény; 2017.05.12-én 5,7  $\pm$  1,2 hím és 7,8  $\pm$  1,4 nőstény). Az egyedek által megtett legnagyobb napi távolság 3,2 m/nap, illetve 2,5 m/nap volt a hím és a nőstény egyedek esetében. A 32 mért távolságból egy visszafogott egyed ugyanabban a csapdában volt, mint ahol szabadon engedték (3,1 % azonos csapda visszafogása). A távolság felső kvartilise 1,3 m/napnál alacsonyabb, míg az alsó kvartilis 0,4 m/napnál magasabb volt (9.b. ábra).

3.4. Az európai városok *Carabus* fajgazdagságának összehasonlítása A szakirodalmi kutatás azt bizonyította, hogy 22 európai városban összesen 27 *Carabus* faj van jelen. A *C. nemoralis* és a *C. violaceus* fajok széles körben elterjedtek, úgy tűnik, ők a legkevésbé érzékenyek az urbanizációra, mivel 17 városban észlelték őket, míg a *C. coriaceus*, *C. granulatus* és *C. hortensis* 12, a *C. convexus* 10 városban. A *C. cancellatus*-t és a *C. ulrichii*-t 8, illetve 7 városból jegyezték fel (Duna-Ípoly National Park, 2021). Európai összehasonlításban, beleértve a természetben előforduló, élőhelyspecialista sztyeppe fajokat is, az összes

*Carabus* faj száma Budapesten (15) a legmagasabb, ezt követi Lviv (14), Bécs (13) és Prága (10) (részletes adatokat lásd Duna-Ipoly National Park (2021)).



**10. ábra.** A *Carabus ulrichii* relatív aktivitása 2016-ban és 2017-ben a budapesti Jókai-kertben.

## 3.2 A genetika vizsgálat eredményei

### 3.2.1 Keresztezési kísérletek

Sem a hímek, sem a nőstények, egyik taxonból sem próbáltak párosodni a másik taxonbeli példánnyal (11. ábra). A begyűjtött egyedek ivarérettek voltak, mivel a *C. variolosus* hímek és nőstények az összeillesztés után azonnal párosodni kezdtek; ugyanez történt a *C. nodulosus* esetében is (12. ábra). Egy *C. nodulosus* hím még egy másik hímrel is megpróbált kopulálni, amit a terepen is megfigyeltünk (Vértes-hegység, Magyarország saját megfigyelés).



**11. ábra.** A *C. variolosus* hím (balra) és a *C. nodulosus* nőstény (jobbra) nem érdeklődik a párzás iránt (Fotó: Bérces Sándor).



**12. ábra.** A hím és a nőstény *C. variolosus* párosodására közvetlenül a hím és a nőstény összeillesztése után került sor (Fotó: Bérces Sándor).

### 3.2.2 Molekuláris szekvenciaadatok

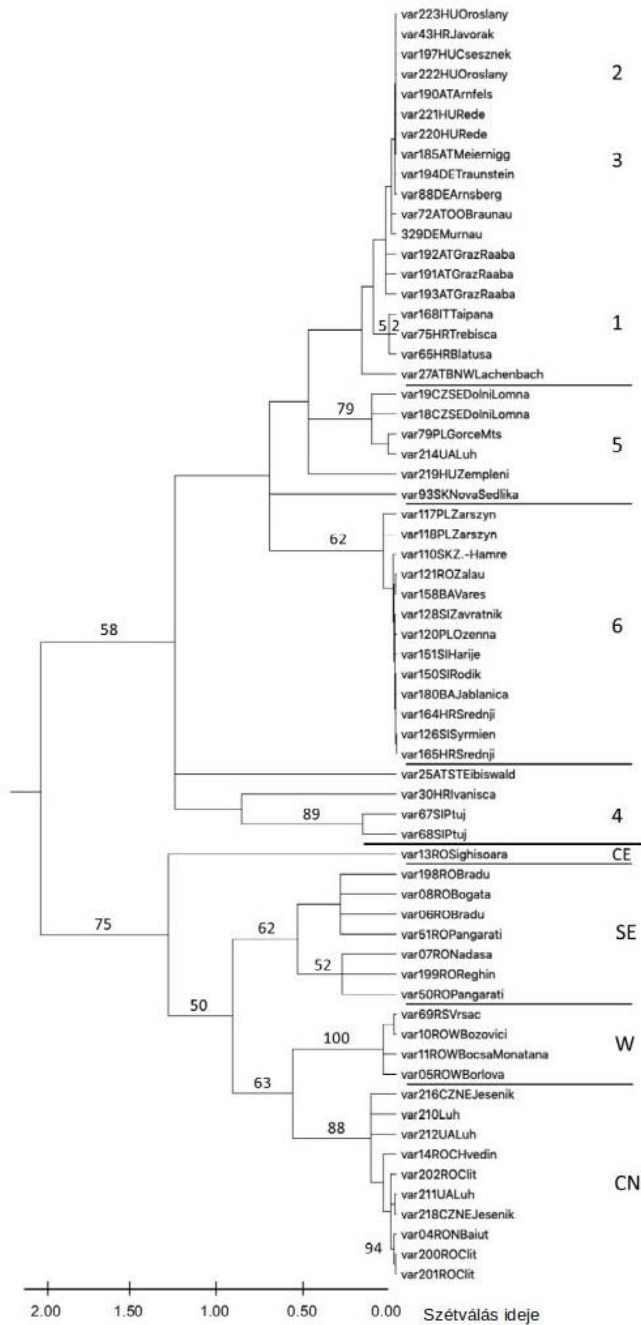
#### 3.2.2.1 Mitokondriális COI-5' vég ("barcode" szekvencia)

Bár a bootstrap értékek alacsonyak voltak, a *C. variolosus* és a *C. nodulosus* elkülönült a Maximum Likelihood fán. Tíz haplotípuscsoportot (HTG) állapítottak meg (13. ábra és 3. táblázat), hetet a *C. nodulosus*-ban és négyet a *C. variolosus*-ban. A legfigyelemreméltóbb eredmény a *C. nodulosus* haplotípusok (HTG 5 és 6) előfordulása volt a *C. variolosus* populációiban. Ez arra utal, hogy a *C. nodulosus* példányok felvándoroltak a Kárpátok térségébe, és hogy a múltban introgresszióra került sor (lásd a tárgyalást). A COI-3' végének adatai kevésbé voltak informatívak és kisebb variabilitást mutattak, mint a COI-5' végének adatai, de a mintázat összhangban volt velük. A vizsgált nagyobb földrajzi terület miatt ezek is változékonnyabbak voltak, mint a Matern et al. (2010) adatai (az alapadatok nem elérhetők).



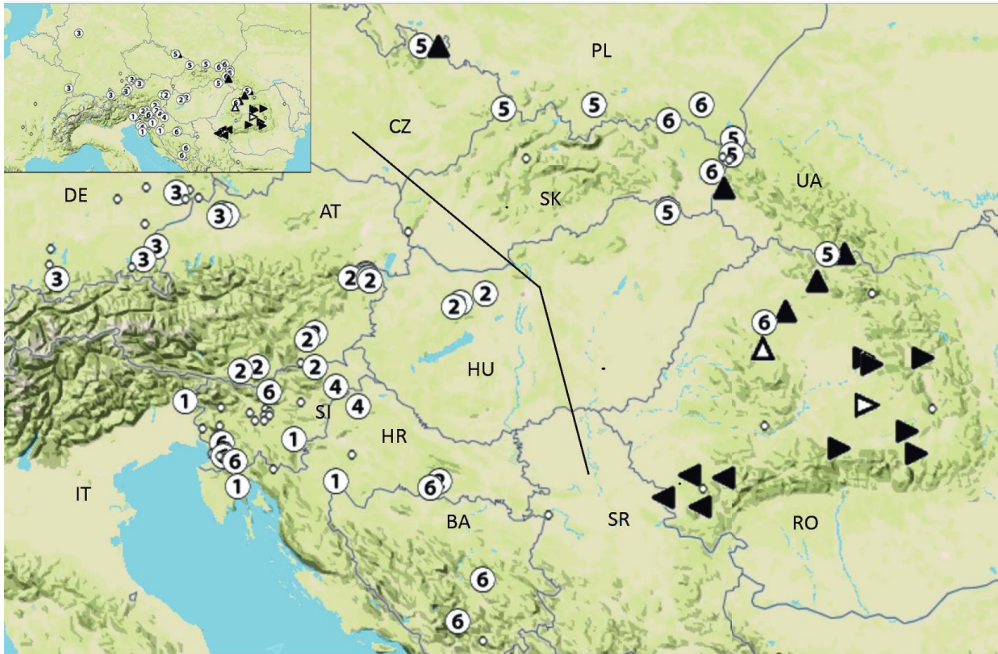
**5. táblázat.** A COI-5' Kimura-2 átlagos eltérései (%) a *Carabus variolosus* és a *C. nodulosus* csoportjain belül és azok között. HTG: Haplotípus-csoportok. CE: közép-kelet, SE: délkelet, W: nyugat, CN: közép-észak. Hasonlítsa össze a 14. ábrán látható térképpel.

Távolságok COI-5'			1-3	4	5	6	CE	SE	W	CN	Küls.	
HTG	mt	mo	N	16	3	7	10	1	7	4	10	
		rf										
1,2,3	nod	nod	16	0,60	1,19	1,89	3,06	2,26	2,23	3,34	2,75	
4	nod	nod	3	1,19	0,66	1,93	3,14	2,28	2,33	3,30	2,45	
5	nod	var	6	1,89	1,93	0,63	3,02	2,87	2,85	3,58	3,52	
6	nod	nod										
	+	+	10	3,06	3,14	3,02	1,49	4,21	4,55	5,44	4,29	
	var	var										
CE	var	var	1	2,26	2,28	2,87	4,21	-	1,14	2,85	2,31	
SE	var	var	7	2,23	2,33	2,85	4,55	1,14	0,52	2,17	1,80	
W	var	var	4	3,34	3,30	3,58	5,44	2,85	2,17	0,37	2,45	
CN	var	var	10	2,75	2,45	3,52	4,59	2,31	1,8	2,45	0,71	
Külső csoport	<i>C depressus</i>		1	8,74	8,40	8,93	10,4	8,2	7,39	9,80	9,23	4,6
	<i>C. irregularis</i>		1	10,8	10,95	11,02	12,1	10,7	9,96	12,15	11,95	



13. ábra. A *Carabus variolosus* és a *C. nodulosus* COI-5' végi Maximum likelihood fája. Csak a szekvenciáikban különbségeket mutató példányokat vettük fel. A relatív időfa K2P és Gamma eloszlású, invariáns helyekkel (G+I)

modell szerinti normális eloszlással számítva. Az óra kalibrálása lásd a szövegben. Az  $\geq 50$  %-os Bootstrap-értékek szerepelnek. A számok a *C. nodulosus* haplotípuscsoportjait, a betűk a *C. variolosus* haplotípuscsoportjait jelölik. CE: közép-kelet, SE: délkelet, W: nyugat, CN: közép-észak. Hasonlítsa össze a 14. ábrán látható térképpel.



**14. ábra.** A *Carabus variolosus* (háromszögek) és a *C. nodulosus* (körök) COI-5' haplotípuscsoportjainak eloszlása. A *C. variolosus* a Kárpátokban (a választóvonalától keletre), a *C. nodulosus* attól nyugatra fordul elő. A *C. variolosus* területén lévő körök a *C. variolosus* példányokat jelölik, amelyek *C. nodulosus* haplotípussal rendelkeznek, ami korábbi introgressziós eseményeket jelez. A vonal Breuning (1926) térképének átvételével készült. A különböző haplotípus-csoportokat számokkal vagy a háromszög forgatásával jelölték. A nyitott háromszögek valószínűsíthetőleg refúgiumot jeleznek. AT: Ausztria, BA: Bosznia és Hercegovina, CZ: Cseh Köztársaság; DE: Németország, HR: Horvátország, HU: Magyarország, IT: Olaszország, PL: Lengyelország, RO: Románia, RS: Szerbia, SI: Szlovénia, SK: Szlovákia, UA: Ukrajna.

### 3.2.2.2 Sejtmagi gén: ITS2

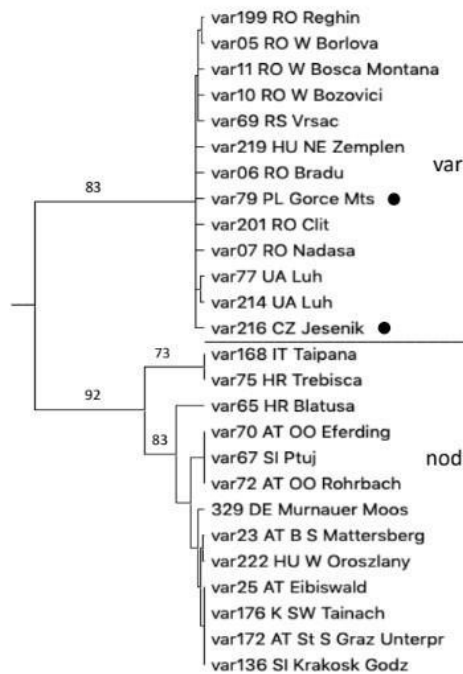
A *C. variolosus* és a *C. nodulosus* között egyértelmű elkülönülés volt tapasztalható, elegendő bootstrap-támogatással (15. ábra). A *C. variolosus* két pontjelzett példányának mitokondriális szekvenciája a *C. nodulosus*-é volt. Ezek hibrid jelleget mutattak, de az elterjedési terület és a morfológia alapján a *C. variolosus*hoz tartoztak, és a sejtmagi gén szekvenciája is megerősítette ezt. Ezek nem a közelmúltbeli hibridizációs eseményeket jeleznek (lásd a megvitatást). Számos báziseltérés ugyanezt a mintázatot mutatta, a két taxont egyértelműen el lehetett különíteni, az ITS2 szubsztitúciókat két kategóriába soroltuk, a bázis - bázis és bázis - gap szubsztitúciók 30 informatív különbséget mutattak a *C. variolosus* és a *C. nodulosus* között, ami magas érték, ha összehasonlítjuk a többi *Carabus* faj különbségeivel (6. táblázat).

**6. táblázat.** A *C. variolosus* (var) és a *C. nodulosus* (nod) ITS2 szekvenciaadataiban különbséget mutató bázisok. A színek a bázisok eloszlását jelzik. N: Azonos szekvenciákkal rendelkező egyedek száma. Felső vonalak: Pozíciószámok.

<i>C. variolosus</i>	Pos	6	6	6	7	4	1	5	1	1	4	7	3	3	3	5	2	3	5	5	2	7	1	5	7	5	0	3	7	2	3	1	3	3	0	6	2				
<i>C. nodulosus</i>		0	1	2	9	3	1	1	8	3	0	4	9	6	3	8	9	8	8	7	2	4	0	5	9	0	3	5	2	3	7	6	9	3	6	6	1	5			
COI-3'	N	5	3	2	0	0	5	4	1	0	6	3	1	4	4	6	6	8	0	7	9	7	9	5	2	0	5	5	8	9	4	1	6	7	7	4	6	3			
var08_RO_Bogota	1 var	T	A	T	G	T	C	T	T	C	A	C	T	A	A	T	G	C	T	A	C	T	G	C	A	A	G	T	A	A	G	A	G	A	G	A	C				
var07_RO_Nadasa	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var199_RO_Reghin	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var12_RO_Sighisoara	2 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
Mat_HT8_RO_Apuseni	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var06_RO_Bradu	2 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
Mat_HT7_RO_Sighisoara	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
Mat_HT5_RO_Sighisoara	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
Mat_HT6_RO_Sighisoara	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var04_RO_Baiut	2 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var200_RO_Clit	3 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var202_RO_Clit	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var14_RO_Hvedin	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
Mat_HT9_UE_Nevikoe	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var218_CZ_Jesenik	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var77_UA_Luh	2 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var76_UA_Luh	2 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var216_CZ_Jesenik	2 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var217_CZ_Jesenik	var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var11_RO_W_Bocsa Montana	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var05_RO_W_Barlova	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var69_RS_Vrsac Mts	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var09_RO_W_Bozovici	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var10_RO_W_Bozovici	1 var	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var166_IT_Taipana	2 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var139_SI_Krakovsk Gozd	1 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var75_HR_Trebisca	1 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var151_SI_Harije	1 nod	T	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var136_SI_Krakovsk Gozd	4 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var65_HR_Blatusa	1 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
Mat_HT2_AT_B_Leitha_Mt	1 nod	C	T	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
Mat_HT1_DE_Amsberg	1 nod	C	T	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var26_AT_B_W_Rorbach	1 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var27_AT_B_NW_Lachenbach	1 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var28_AT_B_S_Mattersburg	1 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var21_AT_B_N_Sieggraben	4 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var170_AT_St_Graz_Unterpr	3 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var174_AT_K_Tainach	4 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var71_AT_OO_Rohrbach	1 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var72_AT_OO_Baunau	4 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var73_AT_OO_Eferding	2 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var195_DE_Traunstein	1 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var185_AT_K_Maiernigg	2 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var192_AT_Graz_Raaba	2 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
Mat_HT3_SI_Gornja_Radgorna	1 nod	C	T	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var188_AT_St_E_Arnfels	2 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var220_HU_W_Rede	2 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var222_HU_W_Oroszlany	2 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var197_HU_W_Cseszenik	1 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	T		
var183_MK_Ljuboten	1 nod	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.			
var67_SI_Ptuj	2 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	T	G	G
var164_HR_Srednji	1 nod	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	G	
var80_PL_Gorce_Mts	1 var	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	?		
var19_CZ_SE_Dolni_Lomna	2 var	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	?		
var204_CZ_Jesenik	1 var	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	?		
var205_CZ_Jesenik	2 var	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	G		
var214_UA_Luh	2 var	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	G		
var219_HU_NE_Zemplen	2 var	C	T	A	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	G		
JQ689919_Car_irregularis_RO	1 out	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	T	
Codon position		1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	3	3	3	3	3	1	3	3	3	3	1	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3			

**7. táblázat.** A *Hygrocarabus* és a többi *Carabus spp.* ITS2 szekvencia különbségeinek száma.

Fajpár összehasonlítás	példány- szám	ITS2 szekvencia különbségek száma		
		bázis-bázis	bázis-gap	összesen
<i>Macrothorax morbillosus</i> - <i>Chrysocarabus spp.</i>	1-11	16	30	46
<i>C. (Hygrocarabus)</i> <i>variolosus</i> - <i>C. nodulosus</i>	13-18	17	13	30
<i>Chrysocarabus rutilans</i> - <i>C. hispanus</i>	2-1	7	14	21
<i>C. problematicus</i> - <i>C.</i> <i>dufouri</i>	8-22	6	11	17
<i>C. problematicus</i> - <i>Cdusitanicus</i>	20-66	10	2	12
<i>C. problematicus</i> - <i>C.</i> <i>macrocephalus</i>	20-29	11	3	14
<i>C. lusitanicus</i> - <i>C.</i> <i>macrocephalus</i>	66-29	3	12	15



**15. ábra.** A *C. variolosus* (var) és a *C. nodulosus* (nod) példányok ITS2 fája. Redukált adatállomány azonos vagy különböző helyről származó azonos szekvenciák nélkül. A fa gyökere a *C. irregularis*. A fekete pontok a *nodulosus*

mitokondriummal rendelkező *variolosus* példányokat jelölik. Hasonlítsa össze a 6. táblázat adataival.

**8. táblázat.** A COI-5' kalibrálása a *Carabus variolosus* és a *C. nodulosus* esetében. A számok a *C. nodulosus* haplotípuscsoportjait, a betűk a *C. variolosus* haplotípuscsoportjait jelölik. CE: közép-kelet, SE: délkelet, W: nyugat, CN: közép-észak. A *C. variolosus* délkeleti populációi (SE) és a *C. nodulosus* valószínűleg legrégebbi csoportja (HTG 6) közötti szétválási távolságot vettük alapul: A 4,55-ös értéket 1,00-nak határoztuk meg (K2P-távolságok; páronkénti arány 2,26 %/my). A felosztás megfelel a 13. ábrán szereplő felosztásoknak.

Szétválások		részek	Millió év
<i>variolosus</i>	<i>nodulosus</i>	1,00	2,01
CE - Maradék	4-1-6	0,45	0,91
SE - CN, W	6-1-5	0,30	0,60
CN-W	5-1-3	0,25	0,50
SE (belül)	1-3, 5 között	0,20	0,39

### 3.3 A szegélyes futrinka elterjedésének pontosítása

A felmérésünk eredményét táblázatban foglaltuk össze (9. táblázat). Téten 2019-ben mindössze öt szegélyes futrinkát gyűjtöttünk annak ellenére, hogy itt működtettük a legtöbb talajcsapdát a leghosszabb ideig. A vizsgált fajt egyedei itt erdeifenyvesben és akácosban, és a terület szélén található ligetesen beerdősült gyepből gyűjtöttük. További akácosban tenyésző populációit is sikerült feltárni 2019-ben Bakonyság, Bakonytamási és Nagydém települések külterületén.

2020-ban a talajcsapdák legalább hat napig működtek és egy helyszínen legalább tíz talajcsapdát működtettünk. Ebben az évben ezzel a módszerrel további 17 helyszínen kerestük a *C. marginalis*-t. Sokszor tapasztaltuk, hogy a mindenhol nagy létszámban jelenlévő vaddisznó a csapdákat kitérta, ez lehet az oka, hogy a nagyteveli fenyvesben nem sikerült gyűjtenünk. Sikeres volt a csapdázás az alábbi öt település külterületén, melyeken egy-két példány *C. marginalis*-t sikerült gyűjteni: Bakonyszentiván, Felpéc, Kajárpéc, Lovászpátona Pápateszér. Felpéc kivételével mindössze 1-2 példányt találtunk a csapdákból. A bakonyszentiváni akácosban nem találtuk meg a fajt, de az akácos melletti földút túloldalán, nemes nyárasból egy példányban előkerült. Kajárpécon és Pápateszéren akácosokban kettő, Lovászpátónán pedig egy példányt gyűjtöttünk.

Felpécon került elő a *C. marginalis* a legnagyobb egyedszámban, az akácosban kilenc a borókásban további négy futrinkát fogtunk. A Sisekdombon az Ósborókás központi területén további öt példányt fogtunk, ugyanakkor a terület belsejében, homoki gyep élőhelyen nem találtuk meg a fajt. Érdekes, hogy a területen egy-egy magyar futrinkát (*C. hungaricus*) is sikerült gyűjtenünk, mely faj a területről nem volt ismeretlen (Szinetár et al., 2017). Eredményeink azt mutatják, hogy a *C. marginalis*-nak jelentősebb állománya él a területet övező akácosban és szegélyében.

A *C. marginalis*-t öt futrinkafajjal (*Carabus spp.*) gyűjtöttük együtt a leggyakrabban a bőrfutrinkával (*C. coriaceus*) együtt fordult elő: Győr, Kajárpéc, Lovászpátona, Pannonhalma és Tét települések külterületén. Két vizsgálati területen a ligeti futrinkával (*C. nemoralis*) (Győr, Bakonytamási), illetve a magyar futrinkával (*C. hungaricus*) (Győr, Felpéc) együtt gyűjtöttük. Egy-egy helyszínen még az aranypettyes futrinka (*C. hortensis*) (Pápateszér) és a dunántúli

kékfutrinka (*C. germari*) (Bakonyszentiván) is előkerült. Ezeket a fajokat a magyar futrinka (*C. hungaricus*) kivételével a két éven keresztül vizsgált bakonygyiróti akácosban is kimutatták, mint a szegélyes futrinkával együtt előforduló *Carabus* fajokat (Kutasi, 2004).

**9. táblázat.** A *C. marginalis* észak-dunántúli vizsgálatának eredményeit összefoglaló táblázat.

Település	Dűlő	Csapdasz.	Csapdázás		Élőhely	Hím	Nőstény	Össz.
			kezdet	vége				
Bakonyság	Zámbó-tanya	5	2019-10-23	2019-10-25	akácos	0	2	2
Bakonyszentiván	Szrecsenyi	3	2020-09-17	2020-09-23	nemes nyáras	0	1	1
Bakonyszentiván	Szrecsenyi	10	2020-09-17	2020-09-23	akácos	0	0	0
Bakonytamási	Négylába	10	2019-10-19	2019-10-25	akácos	2	2	4
Bakonytamási	Vörös-Pagony	2	2020-09-05	2020-09-06	akácos	0	0	0
Bakonytamási	Kovács-dűlő	2	2020-09-05	2020-09-06	akácos	0	0	0
Felpéc	Felpéci- csatorna	10	2020-09-17	2020-09-23	akácos	6	3	9
Felpéc	Ősborókás	6	2020-09-17	2020-09-23	akácos	2	1	3
Felpéc	Sisek-domb	10	2020-09-23	2020-09-30	egyéb fenyves	4	3	7
Győr	Likócs, Krosszpálya	5	2019-10-05	2019-10-08		3	0	3
Kajárpéc	Külső-Tag	2	2020-09-05	2020-09-06	akácos	0	0	0
Kajárpéc	Miklósmajor	10	2020-09-23	2020-09-30	akácos	2	0	2
Lovászpata	Náros-erdő	2	2019-10-23	2019-10-25	akácos	Nem került elő		
Lovászpata	Körtvélyes	2	2020-09-05	2020-09-06	akácos	Nem került elő		
Lovászpata	Hasogatvány	3	2020-09-05	2020-09-06	akácos	Nem került elő		
Lovászpata	Öreg-hegy- alatt	10	2020-09-17	2020-09-23	akácos	1	0	1
Lovászpata	Nyáros-erdő	10	2020-09-23	2020-09-30	akácos	Nem került elő		
Lovászpata	Nyáros-erdő	10	2020-09-23	2020-09-30	akácos-	Nem került elő		
Nagydém	Közös-legelő	5	2019-10-12	2019-10-13	erdeifen yves	0	2	2
Nagydém	Közös-legelő	5	2019-10-23	2019-10-25	akácos- erdeifen	0	2	2

Nagydém	Kincses-dűlő	2	2019-10-23	2019-10-25	yves fekete diós egyéb lomb	Nem került elő		
Nagygyimót	Káposztások	10	2020-09-17	2020-09-30	elegyes-kocsányos tölgyes	Nem került elő		
Nagytevel	Víztározó	10	2020-09-13	2020-09-17	akác	Nem került elő		
Nagytevel	Víztározó	10	2020-09-17	2020-09-23	erdeifenyves egyéb lomb	Nem került elő		
Pannonhalma	Fenyős alja	10	2019-09-18	2019-09-22	elegyes-akác	0	0	6
Pápateszér	Csörgetek	10	2020-09-17	2020-09-23	akác	1	1	2
Sokorópátka	Pál-telek	10	2020-09-17	2020-09-30	akác	Nem került elő		
Sokorópátka	Pál-telek	10	2020-09-17	2020-09-30	akác	Nem került elő		
Tényő	Hollómajor	10	2020-09-23	2020-09-30	akác	Nem került elő		
Tényő	Hollómajor	10	2020-09-23	2020-09-30	akác hazai	Nem került elő		
Tét	Zöld-major	20	2019-10-04	2019-10-26	nyáras-akác	0	0	1
Vanyola	Szalmavári dűlő	5	2019-10-19	2019-10-20	akác	Nem került elő		
Veszprémvarsány	Varsányi-szél	10	2020-09-23	2020-09-30	akác	Nem került elő		

## 4. Értékelés

### 4.1 Az urbanizációs vizsgálat eredményei

Ebben a tanulmányban a *Carabus* fajok populációit vizsgáltuk egy budapesti külvárosi erdős parkban. A kilenc erdőlakó *Carabus* fajból ötöt találtunk, amelyek a Budai-hegység környező természetes erdeiben fordulnak elő, és a park fajkészletének tekinthetők. A vizsgált kertvárosi park jelentősége a biológiai sokféleség megőrzésében kétségtelen. Budapesten összesen 15 *Carabus* fajt regisztráltak, amely szám a legmagasabb az európai városok között, az élőhelytípusok változatossága a legjobb magyarázat a budapesti

*Carabus* fajok magas számára. A városban a leggyakoribb lombhullató erdők mellett száraz dolomit-, homok- és löszgyepek, nedves rétek, sőt mocsarak is előfordulnak. A fajok urbanizációval szembeni tűrőképessége is fontos szerepet játszik a fajok előfordulásának értelmezésében. A fajok városias jellege városonként eltérő lehet. Szófiában például a *C. hortensis*, a *C. intricatus* és a *C. ulrichii* szigorúan természetes élőhelyekhez kötődtek (Penev et al., 2008). Budapesten mindkét faj természeti és külvárosi területen is él. A *C. hortensis* városi populációi Pozsonyban, Lviv (Lembergben) és Hamburgban élnek, de úgy tűnik, hogy ez a faj eddig csak Budapest természeti részein él. A *C. convexus*, a *C. nemoralis*, a *C. scheidleri* és a *C. violaceus* természeti és városi területeken egyaránt előfordulnak; az urbanizációs vizsgálatokba célfajként vonták be őket (Magura et al., 2008; Mizser et al., 2016). Érdekes módon a két leggyakoribb budapesti *Carabus* faj, a *C. nemoralis* és a *C. violaceus* nem került elő ebben a vizsgálatban. Hiányuk a vizsgált erdőfoltban a kis élőhelyfoltokból való véletlenszerű kihalás esete lehet (Magura & Lövei, 2020). Az öt *Carabus* faj abundanciájának eloszlása nagymértékben eltolódott, a *C. scheidleri* 889 alkalommal, azaz majdnem kilencszer gyakrabban volt, mint az összes többi faj együttvéve. A domináns *C. scheidleri*, a szubdomináns *C. ulrichii* és a *C. coriaceus* jelölését elvégeztük, de az alacsony fogási arányok miatt csak a *C. scheidleri* és a *C. ulrichii* populációs paramétereit számoltuk ki mark-recapture modellekkel. A *C. scheidleri* és a *C. ulrichii* esetében a látszólagos túlélési arány mindkét vizsgálati évben meglehetősen állandó volt. A túléléssel ellentétben a becsült populációméretetek nagyobb eltérést mutattak. A hím *C. scheidleri* becsült populációmérete például egyik évről a másikra a harmadára csökkent. A populáció ilyen mértékű változása nem tűnik szélsőségesnek más *Carabus* fajokhoz képest. Egy *C. violaceus*-populáció két egymást követő évben megduplázódott egy fekete sásfaerdő élőhelyen (Szél & Kutasi, 2011), míg egy *C. granulatus*-populáció nyílt vizes élőhelyen négyeszeresére nőtt az egymást követő években (Sághy et al., 2005). A vizsgálatunkban tapasztalt hirtelen populációméret-csökkenés a fokozott mortalitás következménye lehet. A sztochasztikus események, mint például a környezeti feltételek (hőmérséklet, páratartalom) és az időjárási szélsőségek változásai lehetséges magyarázatok lehetnek. A *Carabus* fajok a talajban telelnek át növényi törmelék, korhadó növényzet és fakéreg alatt. A különböző fajok fagytűréséről keveset tudunk

(de lásd (Kivimägi et al., 2008; Ploomi et al., 2003), de a carabidák általában a viszonylag magas téli minimumhőmérsékletű mikroélőhelyeket kedvelik (Lövei & Sunderland, 1996). Bár a carabidák és a *Carabus* fajok nedvességigénye jól tanulmányozott, a telelésben betöltött szerepe nem jól dokumentált (Assmann, 2003; Thiele, 1977). A 2016/2017-es tél Magyarországon a korábbi évektől eltérően szokatlanul hideg időjárással telt, különösen 2017 januárjában. Az átlagos havi középhőmérséklet általában 0 °C felett van, 2017-ben azonban 4 °C alatt volt. A csapadékviszonyokat tekintve a korábbi évekhez képest jelentősen szárazabb volt, az évszakra szokásos csapadékmennyiségnek csak a kétharmada hullott le (OMSZ, 2022). Az áttelelő, megjelölt bogarak száma alacsony volt, ami jelentős, feltehetőleg ivarspecifikus téli mortalitásra utal a kifejlett egyedek körében, ami egyszerű magyarázatot adna a populáció méretének tapasztalt csökkenésére. A téli túlélés évenkénti eltérését nem tudtuk vizsgálni. Ugyanakkor a hosszú életű egyedek is stabilizálhatják a populációt, ha az egyedek jelentős részét teszik ki. Egy populáció fennmaradása a metapopulációs struktúra eredménye is lehet (den Boer, 1970). A környező populációk forrásként viselkedhetnek a bevándorló egyedek kompenzálhatják a helyi kihalást. Az a tény, hogy becsléseink szerint gyakorlatilag nem történt bevándorlás, a megfelelő forráspopulációk hiányára utalhat, és olyan tényezőnek tekinthető, amely hozzájárul a populáció időbeli változékonyságához. Kétéves vizsgálatunk során csak a *C. scheidleri* populáció összeomlását észleltük gyors helyreállítás nélkül, ami a megfigyelt populáció elszigeteltségével lehet összefüggésben. A *C. scheidleri* bizonyos mértékig pionír faj, amelynél a nagy populációingadozások nem lehetnek szokatlanok. A külvárosi park, ahol ezt a fajt vizsgáltuk, szintén pionír jellegű az erdő, gyorsan növő fafajokkal (*Fraxinus*, *Acer*) és sok cserjével. A *C. scheidleri* hajlamos eltűnni a vegetációs szukcesszió előrehaladtával, és kevésbé gyakori a klimax erdei közösségekben (Kádár et al., 2017). Ilyen hirtelen évközi populáció-összeomlásokat más *Morphocarabus* szubgénuszba tartozó fajoknál is tapasztaltak. A *C. excellens* populációjának összeomlásáról és helyreállításáról a Lysa Hora parkban, Kijevben, Ukrajnában számoltak be. A 90-es évek végén ez utóbbi helyen domináns volt, 2017-ig szinte teljesen eltűnt, és nemrégiben ez a faj ismét domináns lett (Putchkov et al., 2019). A populációváltozások, az élőhelyi elszigeteltség és a diszperziós viselkedés kölcsönhatásban vannak egymással.

Az élőhelyhatárok körüli mozgási viselkedés kulcsszerepet játszik a metapopulációs folyamatok befolyásolásában. Egy csehországi vizsgálatban a rádióadóval megjelölt *C. ullricii*, általában a preferált élőhely (erdő) belseje felé mozdult, amikor egy élőhely határán szabadon engedték, az élőhely beljében azután mozgásuk véletlenszerűvé vált. A kevésbé preferált élőhelyfoltba (gyep) belépő egyedek gyorsabban és irányítottan mozogtak (Růžičková & Veselý, 2018). Egy *C. olympiae*-vel végzett olasz vizsgálat szintén „tekervényesebb” útvonalakat talált a preferált erdei élőhelyen és irányított mozgást a nyílt élőhelyeken (Negro et al., 2008). Egy másik földfelszínen mozgó, ragadozó farkaspóknál (*Pardosa agrestis*) a mozgás irányultsága a feltételezések szerint a léptékkal csökken, ami azt jelenti, hogy az egyedek valószínűleg visszapattannak, amikor elérik a kedvezőtlen élőhely határát (Samu et al., 2003). A Carabidae esettanulmányokra vonatkozó metaanalízis (Magura et al., 2017) azt mutatta, hogy a különböző szegélytípusoknak eltérő hatásuk lehet. A természetes folyamatok által fenntartott szegélyek jobban átjárhatók az erdőspecialista fajok számára, lehetővé téve a populációcserét, míg ezek a fajok kisebb valószínűséggel tudtak áthatolni az antropogén eredetű szegélyeken. Ezzel szemben a természetes erdőszegélyek erős akadálnak bizonyultak a nyílt élőhelyű fajok számára, amelyek az emberi beavatkozások által fenntartott szegélyeken keresztül könnyebben be tudtak jutni az erdei élőhelyre. Ezen szakirodalmi adatok alapján feltételezhetjük, hogy a vizsgált *Carabus* fajok mozgásában valószínűleg szerepet játszik a szegélyhatás, amelynek általános hatása, hogy a populáció kisebb valószínűséggel terjed ki az élőhelyfoltból, mint egy olyan feltételezett esetben, amikor az egyedek véletlenszerű mozgásmintázatot követnek a természetes szegélyeken. A *Carabus* fajok vizsgálatunkban talált elmozdulási mintázata összehasonlítható a hasonló fajok radiotelemetriával vizsgált mozgási mintázataival. Ilyen vizsgálatok azt mutatták, hogy a *C. monilis*, a *C. scheidleri* nyugat-európai vikariánsa 5,4-szer gyorsabban mozog erdei élőhelyen, mint nyílt területen (Riecken & Raths, 2000). Hasonlóképpen, a *C. scheidleri* csökkent aktivitását figyelték meg a nyitottabb, ritkított vagy tisztított erdőkben, és kiegyenlítettebb mozgási mintázatot tapasztaltak idősebb erdei (kontroll) élőhelyeken (Elek et al., 2018). Vizsgálatainkban a *C. scheidleri* egyedek ugyanolyan nagy sebességgel mozogtak, mint a *C. monilis* példányok nyílt élőhelyeken, bár a bogarak többsége rövid távolságokat tett

meg. Vizsgálatainkban a *C. ulrichii* szintén rövid távolságokat mozgott. Egy csehországi vizsgálatban (Růžičková & Veselý, 2018) közölt radiotelemetriás eredményekhez képest a mi vizsgálatunkban szereplő egyedek 6-12-szer rövidebb átlagos távolságokat tettek meg. Figyelembe kell azonban venni, hogy a rádiotelemetriás vizsgálatban a megtett távolságokat a pozíciók 3 óránkénti megállapításával mértük, míg a jelölés-visszafogási vizsgálatban a nettó elmozdulást változó időszakokban mérjük (amikor a következő fogás történik). Vizsgálataink az előbbi felméréshez képest eltérő felbontású. A bogarak 1 m-re történő szabadon engedése attól a csapdától, ahol eredetileg befogták őket, aligha okozhatott torzítást, mivel a *C. scheidleri* esetében a visszafogások aránya ugyanabban a csapdában csak 8 % volt, a *C. ulrichii* esetében pedig 3 %. Ezek az összehasonlítások mégis azt sugallják, hogy mindkét faj esetében az elmozdulások korlátozottabbak voltak a vizsgált városi parkban a természeti környezetben tapasztaltakhoz képest. Így megválaszolatlanul maradt a kérdés, hogy ez a jelenség az élőhely minőségével vagy az élőhely méretével függ-e össze. A *C. scheidleri* becslött populációbiológiai paramétereit, különösen az életciklus jellemzőit már széles körben tanulmányozták (Andorkó & Kádár, 2009). Ez a faj a nagy testű *Carabus* fajok közé tartozik, amely rugalmas, éven belüli szaporodási ritmussal, két aktivitáscsúccsal és egymást követő években szaporodó, telelő egyedekkel rendelkezik (Andorkó & Kádár, 2009). A tanulmányunkban bemutatott eredmények pontosíthatják a *C. scheidleri* ökológiájával kapcsolatos ismereteket. Úgy tűnik, hogy egy külvárosi parkban hasonló életciklusúak, mint amit a természeti környezetben végzett vizsgálatokból megismertünk. A közép-európai *Carabus* fajok között egyedülálló rugalmas szaporodási ciklus a mi vizsgálatunkban is megfigyelhető volt. A bogarak magas kora-tavaszi aktivitása mind telelő, mind frissen kikelt egyedekből állt. Még júliusban is találtunk egyetlen frissen kelt nőtényt, ami a bogár biológiájában jelenlévő rugalmas szaporodás bizonyítéka. A júniusi aktivitáscsúcs a fő párzási időszakot jelzi, ugyanakkor másodlagos párzási időszakot augusztusig nem lehetett megfigyelni. Megfigyelték, hogy egy nevelési kísérletben, szabadtéri környezeti körülmények között egyetlen nőtény *C. scheidleri ssp. helleri* két nap alatt hét tojást rakott augusztus végén (Arndt, 1982). A lárvák fejlődése a tojástól az L3-as lárváig körülbelül 45-60 napot vett igénybe; az L3-as fázis is körülbelül 15-20 napig tartott. A báb fázis

szintén 15-20 napig tartott, így a nettó fejlődési idő teletetés nélkül 75-100 nap (Arndt, 1982). Ez azt jelenti, hogy a május végén, június elején lerakott tojásokból származó bogarak augusztus-szeptemberben akár újra szaporodhatnak. A *C. scheidleri* két szaporodási periódusa is lehetséges, az egyik nyár elején, a másik nyár végén - kora ősszel. A bogarak kifejlett egyedek és lárvák formájában telelnék át, és nagyszámú tojást rakhatnak. Összességében ezzel a szaporodási stratégiával nagyobb egyedszámot érhetnek el, mint vetélytársaik vagy új élőhelyfoltokat kolonizálhatnak. Ez az élelciklus figyelemre méltóan hasonlít a farkaspók *Pardosa agrestis* farkaspóktól leírt kohorsz felosztásos életstratégiához. A *C. scheidleri*hez hasonlóan a *P. agrestis* is domináns farkaspók az efemer és antropogén élőhelyeken, és ott túlszárnyalja a kevésbé rugalmas fejlődési stratégiával rendelkező rokon pókokat (Kiss & Samu, 2005; Rádai et al., 2020). Magyarországon a *C. ulrichii* euritopikus erdei faj, amely a zárt lombkoronájú, mérsékelten fényigényes tölgyerdőket részesíti előnyben (Fülöp et al., 2021; Kádár et al., 2017). Nyugat-Európában ez a faj a szántóföldeken is jelen van, és kevésbé szigorúan erdei specialista (Húrka, 1996). A *C. ulrichii* vizsgálatunkban szubdomináns faj volt, amely életmódbeli jellemzőit tekintve is jól ismert. Ez a faj a nagy testű tavaszi szaporodású fajok közé tartozik, egy szaporodási periódussal, alacsony aktivitással, két aktivitáscsúccsal. Verhoeff (1921) szerint, aki laboratóriumi körülmények között tudta felnevelni a fajt, a lárvák fejlődése a lerakott tojástól a bábokig 86 napot vett igénybe. E megfigyelések szerint a lárvák áprilistól július végéig fejlődnek. Az újonnan kikelt egyedek aktivitása okozza a második őszi aktivitási csúcsot. A *C. ulrichii* példányok az őszi táplálkozási időszakot követően kifejlett egyedként telelnék át (Kádár et al., 2017). Bizonyítékot találtunk arra, hogy a generációk átfedik egymást; nem csak fiatal egyedek telelhetnek át, ellentétben a korábban feltételezettekkel (Andorkó, 2014), bár az áttelelő egyedek száma alacsony volt, mindössze 3 jelölt példányt (2 hím, 1 nőstény) fogtak vissza az egymást követő években. Megfigyeléseink szerint mindkét faj lárvaként és kifejlett egyedként is telelhet. A két különböző életszakaszban történő áttelelés stabilizálhatja a populációt és csökkentheti a kihalás esélyét, amely olyan sztochasztikus hatásoknak tudható be, amelyekre csak az egyik életszakaszban érzékeny (den Boer, 1970). Úgy gondoljuk, hogy ez a jelenség valószínűleg nem a külvárosi környezeti feltételekhez kapcsolódik, hanem egy általános,

korábban figyelmen kívül hagyott biológiai jellemző, legalábbis Európa mérsékelt éghajlatú területein. Eredményeink és publikált adataink (Andorkó & Kádár, 2009; Fülöp et al., 2021; Kádár et al., 2017) alapján úgy tűnik, hogy a két faj kissé eltérő élőhelypreferenciával rendelkezik. A *C. scheidleri* általában a mérsékeltén árnyékos élőhelyeken gyakoribb, míg a *C. ulrichii* a zárt lombkoronájú erdőket kedveli. Ennek a mintázatnak a lehetséges magyarázata lehet a versengés vagy a mikroélőhely-használatban mutatkozó különbségek. A horvátországi 60, 80 és 150 éves idős bükkös erdők összehasonlító vizsgálata szerint a *C. scheidleri* az utóbbi két korosztályban fordult elő, és messze a legdominánsabb volt az idős erdőkben. A *C. ulrichii* minden erdőtípusban előfordult, a legnagyobb gyakorisággal az idős erdőkben (Jelaska et al., 2011). A fajok közötti versengés a futóbogarak között ellentmondásos (lásd (Niemi, 1993)), és mi nem végeztünk közvetlen vizsgálatot erre vonatkozóan, bár még mindig lehetséges, hogy a különböző környezetben a *C. ulrichii* és a *C. scheidleri* kiszorítja egymást. A két faj mikroélőhely-preferenciáját és táplálkozását illetően ismereteink igen korlátozottak, különösen a lárvastádiumok tekintetében. Összességében a megfigyelt mintázatra további vizsgálatok nélkül nem lehet egyértelmű magyarázatot adni. A *C. scheidleri* és a *C. ulrichii* denzitására vonatkozó becsléseket a mi vizsgálatunk előtt nem közölték, ezért a kapott denzitás adatok értékelése csak más, természetben is vizsgált *Carabus* fajokkal való összehasonlításban lehetséges. A *C. scheidleri* sűrűsége összehasonlítható a *C. auronitens*, egy gyakori euritop, szilvicol faj denzitásával, amely a legmagasabb publikált denzitással rendelkezik (Weber & Heimbach, 2001). Míg a *C. ulrichii* denzitása olyan alacsony volt, mint a *C. nemoralis*, egy gyakori euritop, szilvicol faj esetében megfigyelt legalacsonyabb publikált érték (Weber & Heimbach, 2001). A *C. scheidleri* gyakori, a *C. ulrichii* pedig ritka fajnak tekinthető a vizsgált kertvárosi parkban. Kérdés, hogy a *C. scheidleri* és a *C. ulrichii* képes-e stabilizálni populációit, illetve a populációnagyság elegendő-e ahhoz, hogy életképes populációt tartson fenn. Franklin szabálya alapján egy evolúciós potenciállal rendelkező életképes populációnak 50 egyed kell tartalmaznia ahhoz, hogy rövidtávon életképes maradjon, és 500 egyed ahhoz, hogy hosszabb ideig fennmaradjon (Franklin, 1980). A kísérletünkben talált valamennyi faj populációnagysága alacsonyabb volt a hosszútávú túlélés legalacsonyabb határértékénél.

## 4.2 A genetikai vizsgálatok eredményei

### 4.2.1 A *C. variolosus* és a *C. nodulosus* faj vagy alfaj?

A *C. variolosus* és a *C. nodulosus* rendszertani besorolása nem következetes. Több szerző két fajnak minősíti őket (Casale et al., 1982; Deuve, 2004, 2019; Lorenz, 2019; Szél et al., 2007); a legtöbb azonban alfajnak tekinti őket (Breuning, 1926; Březina et al., 2017; Curcic & Stankovic, 2011; Guéorguiev & Guéorguiev, 1995; Matern et al., 2010; Tallósi & Mesaroš, 2020; Vrezec et al., 2007) áttekintést lásd Müller-Kroehling, 2006. Casale és munkatársai (1982) evolúciós szempontból a semi-species közé sorolta őket.

#### 4.2.1.1 Természetes és laboratóriumi hibridek

A *Carabus* génusz jól ismert a természetben előforduló fajközi hibridizációról (vö. Deuve 2004), és számos laboratóriumi fajközi hibridet írtak le (Allemand & Malausa, 1984; Puisségur, 1964). Azt a kérdést azonban, hogy ez a *C. nodulosus* és a *C. variolosus* között előfordul-e, a fogságban való tartás nehézségei miatt eddig nem sikerült megválaszolni. Mario Sturani (1962) lárvákat tudott nevelni, de kifejlett egyedeket nem. Más olasz kollégáknak sem sikerült a *C. nodulosus* felnevelése (A. Casale, személyes közlés). Ez a nehézség a faj igen speciális biológiájának tudható be. Ezeknek a bogaraknak sekély vizekre és mocsaras talajra van szükségük (Koth, 1974; Matern et al., 2008; Sturani, 1963). Egyedül francia kutatóknak sikerült terráriumban felnevelni az állatokat egy bonyolult vízforgatási technikával. (Lassalle & Renaut, 2008) A fajkonceptiók meglehetősen sokfélék (Mayden, 1997). Mi a Dobzhansky (1970) által megfogalmazott koncepciót fogadjuk el: „*A biological species is an inclusive Mendelian population; it is integrated by the bonds of sexual reproduction and parentage*”. Ami durva fordításban így hangzik: A biológiai faj egy olyan populáció, amelyet az ivaros szaporodás és a szülői kapcsolatok kötnek össze. A *C. nodulosus* és a *C. variolosus* között sem a természetben, sem laboratóriumi kísérletekből nem ismertek hibridek. Bár kísérleteink rövid ideig tartottak, nem tudtuk megfigyelni a *C. nodulosus*

és a *C. variolosus* közötti párosodási viselkedést; azonban ugyanazok a példányok azonnal párosodtak, amikor fajtársakkal kerültek össze. Ez erős érv a két taxon faji státusza mellett, bár a viselkedés mögött meghúzódó mechanizmusok továbbra is tisztázatlanok.

#### 4.2.1.2 Közvetett módszer: A mitokondriális és sejtmagi gének szekvenciái

A mitokondriális és sejtmagi minták egyértelműen különböztek. A sejtmagi ITS2 szekvenciák jelentős különbségeket mutattak a két taxon között, ahogy az különböző fajok esetében várható volt. Mindkét mitokondriális szekvencia eltérő variabilitási mintázatot mutatott. A COI barcode régiójában a taxonok között néhány pozícióban eltérő bázisok voltak, de ez a mintázat nem volt egyértelmű, a *C. variolosus*-ban gyakori bázis a *C. nodulosus*-ban is előfordult egy vagy néhány esetben, és fordítva. A COI mindkét része nagyfokú variabilitást mutatott, ami a taxonokon belüli nagy fokú diverzitásra utal. A mitokondriális adatok igazolják az alfaji státuszt, ami összhangban van a Matern és munkatársai (2010) által levont következtetésekkel. Az ITS2 szekvenciák adatait más *Carabus* fajok adataival hasonlítottuk össze, hogy támpontot kapjunk az értékeléshez. A *C. variolosus* és a *C. nodulosus* közötti ITS2-helyettesítések számát megszámoltuk, és összehasonlítottuk a *Chrysocarabus*, *Macrothorax* (Düring et al., 2006) és *Mesocarabus* (Andújar et al., 2012) adataival. Nagyon kevés szubsztitúciót találtunk a *Chrysocarabus spp.* belül és a *Chrysocarabus spp.* között, amely szubgenusz jól ismert hibridizációs készségéről (Allemand & Malausa, 1984). A *Chrysocarabus* és a *Macrothorax* alnemzetségek között számos báziscsere történt.

A fajok szintjén is nagyfokú differenciálódást találtunk a *C. variolosus* és a *C. nodulosus* között, alacsonyabbat, mint a *Chrysocarabus* vs. *Macrothorax* alnemzetségek között, de magasabbat, mint a *Mesocarabus spp.* között. Ezek az adatok a *C. (Hygrocarabus) variolosus* és a *C. nodulosus* faji státuszát támasztják alá.

#### 4.2.1.3 Genetikai távolságok és a fajok keletkezésének ideje

A két taxon közötti nagy genetikai távolság jelezheti a faji státuszt, de nincs általános határérték. A vizsgálatunkban talált COI-5' távolságok az összehasonlított populációcsoporttól függték. A *C. nodulosus*on belül az átlagos Kimura 2 paraméteres távolságok <2 %-osak voltak, kivéve a 6. haplotípuscsoportot, amely a *C. variolosus*ba történő introgresszió alatt állt. A *C. variolosus* csoportok között nagy különbségek fordulnak elő ezekben az értékekben, a legmagasabb fajon belüli érték 2,85 volt a Déli-Kárpátok ívének közép-keleti és nyugati populációi között. A *C. variolosus* és a *C. nodulosus* közötti különbségek <1,0 % és 5,4 % között mozogtak, a legmagasabb értékek a földrajzilag közeli populációk között voltak. Az időskála kalibrálását az Andujar és munkatársai (2012) által közzétett, különböző alnemzetségek különböző *Carabus* fajaira alapozott arány (2,26 %/my) felhasználásával végeztük el. Papadopoulou és munkatársai (2010) részletesen tárgyalták a ráta kalibrálásának problémáit, és dokumentálták a közzétett ráták nagyfokú eltérését. Ezt alkalmazva a *C. variolosus* és a *C. nodulosus* közötti 3,5 %-os ITS2-távolságra, a kettőjük közötti hasadás 3,07 myBP történt. Egy többé-kevésbé állandó értékeket mutató részág átlagos távolsága 5,2 volt, egy másik ágban pedig egyetlen maximum 6,3 volt. Ez korai szétválásra utal. Egy másik, az EU-ban védett fajnál, a gyászcsincér (*Morimus asper funereus*) az ITS2-adatok csak 7 pozícionyi távolságot mutatnak két haplotípuscsoport között, és hibridek is előfordulnak (Solano et al., 2013). Másrészt Audisio és munkatársai (Audisio et al., 2009) nagy ITS2-távolságot (átlagosan 4,4-18,6 %) találtak a remetebogár fajok (*Osmoderma* spp.) között. Az ITS2 adatokat figyelembe véve a *C. variolosus* és a *C. nodulosus* sokkal korábbi szétválását kaptuk. Következésképpen a szétválást 1-3 myBP közé kell datálni. A legvalószínűbb időpontnak a COI-5' által jelzett időpont tűnt. A növényi ITS2-adatokban a kompenzációs bázisváltozások (CBS) nagy bizonyossággal jelzik a különböző fajokat (Seibel et al., 2006). Sem a mi adatainkban, sem a *Chrysocarabus* szubgénusz adataiban nem találtunk kompenzációs bázisváltozásokat Düring et al. 2000-es adatait használtuk), de mivel rovarokról nagyon kevés adat áll rendelkezésre, nem következtethetünk arra, hogy ez egyértelműen jelzi, hogy a két taxon alfaj.

#### 4.2.1.4 Nagyfokú variabilitás értékelése

Mindkét *Hygrocarabus* taxon nagyon alacsony morfológiai variabilitást mutat, és csak néhány apró különbséget sikerült azonosítani ahhoz, hogy külön faji státuszukat meg lehessen állapítani, kivéve az hímvivarszerv csúcsának formáját (Casale et al., 1982).

A *C. nodulosus* az utolsó eljegesedés után az Alpoktól délkeletre fekvő refúgiumterületekről telepedett be Közép-Európába. Az ilyen alacsony variabilitás a gyors újbóli benépesülésre utal, amely jelenséget a kék laposfutrinka (*Carabus intricatus*) (Prüser, 1996) és az *Abax parallelepipedus* (Düring, 2004) esetében Közép-Európában, valamint a feketelábú cirpelőfutó (*Cychrus caraboides*) esetében Skandináviában (Düring & Mossakowski, 1995) is megfigyeltek. Matern és munkatársai (2010) a COI-3' szekvencia nagyon alacsony szekvencia-variabilitását találták a *C. nodulosus* populációikban. Mindez a vizsgált területekből következett, amelyek főként a posztglaciális rekolonizáció területeit fedik le.

A pleisztocén refugiumokról szóló vitákat hosszú ideig a mediterrán refugiumok paradigmája uralta, először morfológiai és biogeográfiai (pl. de Lattin, 1967) -es összefoglalója), később molekuláris adatok alapján (Hewitt, 1996, 2000; Taberlet et al., 1998). A Földközi-tenger térségétől északra fekvő refugiumokra vonatkozó bizonyítékok növekedésével (Stewart & Lister, 2001) kriptikus refúgiumok létezését vetették fel. A refugiumokról szóló elképzelések azonban már jóval a modern kori viták előtt is léteztek (Drees et al., 2010). Holdhaus és Lindroth (Holdhaus & Lindroth, 1939) úttörők voltak ezen a területen, és rámutattak egy határvonalra, mely a vak edafikus és troglobiotikus bogarak európai előfordulásának északi határát írja le és Holdhaus-vonal-nak keresztelték (Holdhaus, 1954). A Holdhaus-vonaltól délre az aranyos futrinka (*Carabus auronitens*) három refúgium populációját találták, és valószínűleg továbbiak is vannak tőle északra (Drees et al., 2010). Homburg és munkatársai (2013) az alhavasi futrinkáról (*Carabus irregularis*) szóló tanulmányukban a Holdhaus-vonaltól északra találtak refúgiumokat a keleti és a déli Kárpátok ívében, de a déli ív legnyugatibb részéből származó anyagot nem elemezték.

## 4.2.2 A két taxon lehetséges refúgiumai

### 4.2.2.1 *C. nodulosus* lehetséges refúgiumai

- az Alpok délkeleti pereme (haplotípuscsoport (HTG 1); az északra és nyugatra irányuló vándorlás kiindulópontja (HTG 2, 3);
- Szlovénia keleti, Horvátország északi része (HTG 4);
- a Balkán-félsziget déli része (HTG 6); a *C. variolosus* területére történő vándorlás és introgresszió a *C. variolosus*ba; ismeretlen; introgresszió a *C. variolosus*ba (HTG 5).

### 4.2.2.2 *C. variolosus* lehetséges refúgiumai

- a Déli-Kárpátok nyugati része (HTG W);
- a Kárpátok Keleti része (HTG SE);
- a Kárpátok középső és északi része? (HTG CN);
- Különálló refúgium Sepsiszentgyörgy térségében? (HTG CE).

A *C. variolosus* különböző haplotípuscsoportjai legalább három elkülönült régió mintázatát mutatják, amelyeket refúgiumként értelmezünk: a Déli-Kárpátok hegység nyugati része, a romániai Kárpátok ívének délkeleti része és egy romániai észak-középső terület. A sepsiszentgyörgyi populációk korai szétválása egy további, megerősítésre váró feladat. Feltűnő, hogy a *C. variolosus* az utolsó eljegesedés után nem terjeszkedett jelentősen, kivéve a hegyvidéki ív mentén északra, a Szudéta-hegységig. Ennek oka lehet az alacsony terjedési képessége, másrészt a *C. variolosus* megtalálható egészen az alacsonyabb hegységek lábánál, ahol éger (*Alnus glutinosa*) fák fordulnak elő, de nem a hegység lábánál lévő síkságokon. Nem elegendő a refúgiumokat mediterrán és kriptikus menedékhelyekre osztani. Ezt a földrajzi szempontot további ökológiai szempontoknak kell kiegészíteniük. A Holdhaus-vonal és a macchia növényzet között a mérsékelt mediterrán éghajlatú zóna különíthető el (16. ábra). A *Hygrocarabus* mindkét taxonjának feltételezett menedékhelyei ebben a mérsékelt mediterrán zónában helyezkedtek el.



**16. ábra.** Holdhaus-vonal (fekete folytonos vonal) Drees et al. (2010), a macchia északi határainak vonala (szaggatott vonal) Cadenas (2020) és a Kárpátok két gleccsere (szürke folt) Theowald és Mannheims (1962) alapján.

## 5. Következtetések

### 5.1 Az urbanizációs vizsgálat következtetései

A *C. scheidleri* és a *C. ulrichii* populációméretében nagy fluktuációt, alacsony diszperziós képességet, változó denzitást és a két faj közötti lehetséges kompetíciót tapasztaltunk, ezért azt kell feltételeznünk, hogy ezek a fajok csak egy nagy kiterjedésű metapopulációs szerkezetű hálózatban képesek életképes populációkat fenntartani a vizsgált parkrészen. Az élőhelyszigetek, zöldterületek menedékhelyei a városokban levő élőlényeknek. A biológiai sokféleség mintáit kereső biológusok leírják és elemzik e minták összetettségét, és keresik a városi biodiverzitás kulcsfontosságú mozgatórugóit (Lepczyk et al., 2017). Arra a kérdésre, hogy mit ér a biodiverzitás, van egy gazdasági válasz: egy olyan erősen urbanizált területen, mint Budapest, az ingatlanárak a legmagasabbak a városi erdőkhöz kapcsolódó külvárosokban. Ez azon ritka esetek egyike, amikor a közgazdászok és a biológusok egyetértenek abban, hogy a biológiai sokféleség fontos, és igen értékes. A tanulmány eredményei azt mutatták, hogy egy városi parknak meghatározó jelentősége van a nagy testű ragadozó *Carabus* fajok megőrzésében.

### 5.2 A genetikai vizsgálat következtetései

Abból a taxonómiai feltételezésből indultunk ki, hogy a *C. variolosus* és a *C. nodulosus* taxonómiai rangja nem tisztázott, azonban a szakirodalomban elterjedt álláspont szerint alfajok (Müller-Kroehling, 2006) mitokondriális gének adatai és a vizsgált taxonok közötti korábbi hibridizációs események előfordulása ezt látszott igazolni. Mindazonáltal három eredmény is ellentmondott ennek a hipotézisnek: (i) a két taxon között nem történt párosodási próbálkozás; (ii) a két taxon közötti ITS2 adatok figyelemre méltó különbségeket mutattak; (iii) a *C. variolosus* és a *C. nodulosus* közötti hibridek kimutatása (mitokondriális gének) első pillantásra az alfaji státusz mellett szóló érvnek tűnik a nagy genetikai távolságok azt jelezték, hogy ez az esemény régebben történhetett. A *C. variolosus*ok és a *C. nodulosus*ok közötti

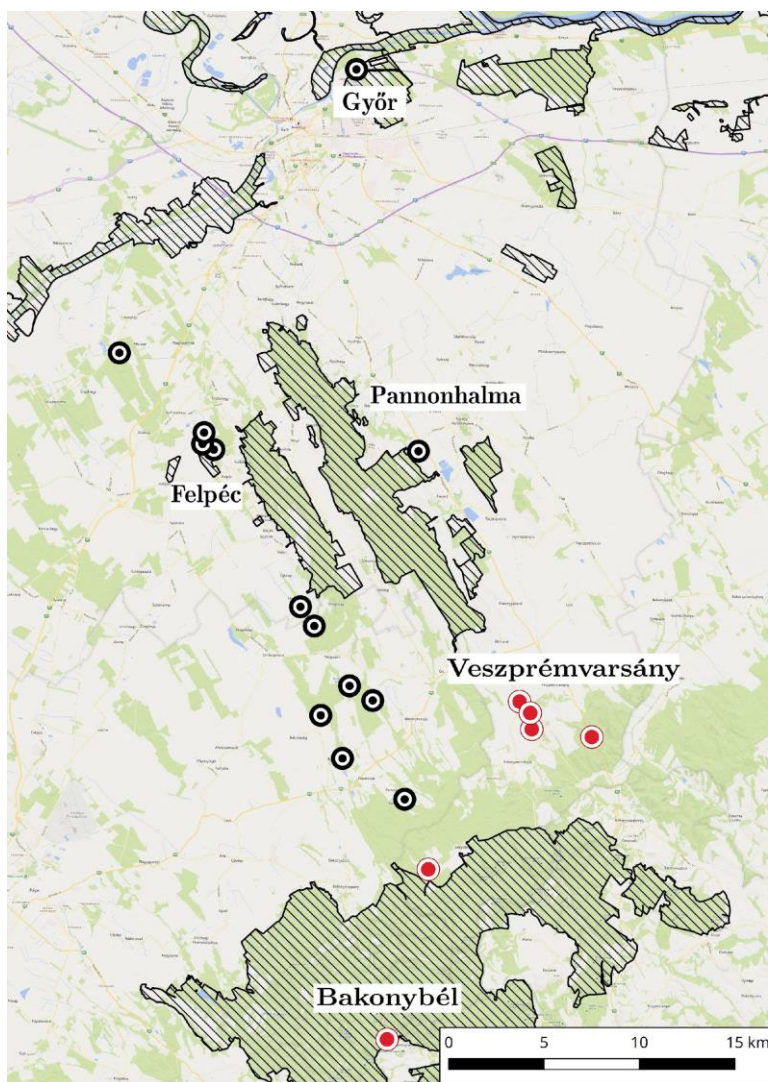
nagyszámú különbségét úgy kell értelmezni, mint egy korai hibridizációs introgresszió következményét, amely időben viszonylag közel van a taxonok bazális szétválásához. Bár ez a három érv igazolja a faji státuszt, tanulmányunkat ki kell egészíteni további keresztezési kísérletekkel más helyekről származó példányokkal és szekvenciaadatokkal, különösen Szlovákiából, a Balkán déli részéről és a Kárpát-medencéből, hogy jobb betekintést nyerjünk azokba a régiókba, ahol a korai szétválás megtörtént. Bár a taxonok morfológiailag alig különböznek egymástól, a szekvenciaadatok nagy diverzitást mutatnak. A viszonylag egységes morfológia a közös ősök vízi, vízközeli életmódhoz való szélsőséges alkalmazkodásának következményeként értelmezhető. A jégkorszakok alatt az Alpoktól délkeletre, a Balkán-félszigeten és a Kárpátok térségében számos refúgium létezhetett. Mindegyik a Holdhaus-vonaltól délre, a mérsékelt mediterrán éghajlatú régióban, északra a mai macchia-vegetációtól. A *C. variolosus* taxon szerepel az EU élőhelyvédelmi irányelvnek II. és IV. mellékletében, azonban az itt közölt eredmények nem kérdőjelezik meg azt az általános konszenzust, hogy ezt a taxon nevet tágan kell értelmezni és *C. nodulosus*-t is ebbe a jegyzékbe sorolandó taxonnak kell tekinteni. A mellékletek 2004-es módosításakor az általánosan elfogadott nézet szerint a „*nodulosus*” alfaj volt (Müller-Kroehling 2006), és így az Élőhelyvédelmi Irányelvben értelmezett taxonba a későbbi rendszertani revízióktól függetlenül mindkettő beletartozna. Nagyon hasonló a remetebogár (*Osmoderma eremita*) helyzete, amely ma már öt különböző fajra oszlik, és amelyek mindegyike beleértendő a *Osmoderma eremita* fajnévbe az Élőhelyvédelmi Irányelv szerint (Audisio et al., 2009). Ezért, függetlenül attól, hogy a rendszertani döntés végül hogyan alakul, mindkét taxont az Élőhelyvédelmi Irányelv mellékletében szereplőnek kell tekinteni (Müller-Kroehling et al., 2019).

### 5.3 A szegélyes futrinka elterjedésének pontosítása, következtetések

A *C. marginalis* elterjedési területét a Fenyőfőtől északra található homoki területen 19 településhez tartozó 32 helyszínen vizsgáltuk. Felméréseinket a faj őszi szaporodási időszakában, szeptemberében és októberében, végeztük 2019- és 2020-ban. Összesen 12 új *C. marginalis* lelőhelyet sikerült kimutatnunk Bakonyság, Bakonyszentiván, Bakonytamási, Felpéc, Győr, Kajárpéc, Koroncó, Lovászpata, Nagydém, Pannonhalma, Pápateszér és Tét közelében. A legnagyobb egyedszámú populációkat Koroncón és a Felpéci Ósborókás környékén, találtuk (17. ábra).

A *C. marginalis* korábban feltételezett Bakonyalji areája (Kutasi, 2004) a Pannonhalmi-dombvidékkel és a Kisalfölddel bővült, mely területen korábban a *C. hungaricus* kimutatása volt a cél és ezért az erdei lelőhelyek vizsgálata háttérbeszorult (Szél et al., 2015; Szinetár et al., 2017).

Vizsgálataink során két akácosban is előkerült a fokozottan védett *C. hungaricus* és a kutatás során további négy futrinkafajt is megfigyeltünk. Eredményeink megerősítik azt a feltételezésünket, hogy az akácosok vizsgálata új eredményekkel szolgálhat ritka védett fajok előfordulásaival kapcsolatban (Kutasi, 2004, 2009, 2018).



**17. ábra.** A szegélyes futrinka (*Carabus marginalis*) régi (piros körök) és új (pontosított fekete körök) lelőhelyei az Észak-Dunántúlon. A Natura2000-es területeket csíkozás jelöli.

## Összegzés

A konzervációbiológiai kutatások fókusza a biodiverzitás megértése és válságának okai. A kutatási módszerek közül előnyben kell részesíteni azokat, amelyek minimalizálják az állatok szenvedését és a járulékos gyűjtéseket. Dolgozatomban három olyan kutatási irányt mutattam be melyek mindegyike a Magyarországon védett futrinka fajok konzervációbiológiai vizsgálatával foglalkozik. Mindhárom kutatásban közös az élvefogó talajcsapdák használata, melyek lehetővé teszik a járulékosan fogott fajok és egyedek szabadon engedését. Az egyik vizsgálat egy városi parkban több futrinka faj fogás-jelölés-visszafogásos eredményeit mutatja be, a második a vízfutrinka fajok genetikai struktúráját vizsgálja, a harmadik pedig a ritka szegélyes futrinka elterjedésének pontosítására irányul.

### Az urbanizációs vizsgálat összefoglalása

2016-2017 között két szezonon keresztül végeztünk fogás-jelölés-visszafogás vizsgálatot, amely egy budapesti külvárosi parkban élő *Carabus* fajok populációjára összpontosított. Nyolcvannégy élvefogó, csalétek nélküli csapdát helyeztünk el egy  $3 \times 3$  m-es rácshálóban, 4 sorban és 21 oszlopban,  $567 \text{ m}^2$  területet lefedve. Összesen öt *Carabus* fajt fogtak be, a legnagyobb számban a *C. scheidleri*, a *C. ulrichii* és a *C. coriaceus* fajokat, a *C. convexus* és a *C. intricatus* fajok csak néhány alkalommal kerültek befogásra. Minden *Carabus* fajt egyedileg megjelöltünk és szabadon engedtünk. A populációs paramétereket csak a két leggyakoribb faj esetében becsültük meg a POPAN módszer segítségével. A *C. scheidleri* és a *C. ulrichii* populációméretében nagy ingadozást, alacsony diszperziós képességet, változó denzitást, a két faj közötti esetleges versengést tapasztaltunk. Ezért azt kell feltételeznünk, hogy ezek a fajok csak egy nagyobb metapopulációs szerkezetű hálózatban képesek életképes populációkat fenntartani a vizsgált parkban. A kísérletünkben talált valamennyi faj populációnagysága alacsonyabb volt a hosszú távú túléléshez szükséges minimális populációnagyságnál. Bizonyítékot találtunk arra, hogy a generációk átfedik egymást; nem csak a juvenilis egyedek képesek áttelelni, ellentétben a korábban feltételezettekkel, bár az áttelelő egyedek száma

alacsony volt. A vizsgálat eredményei azt mutatták, hogy még egy városi parknak is jelentősége lehet a védett *Carabus* fajok megőrzésében.

#### Az genetikai vizsgálat összefoglalása

A *Hygrocarabus* alnemzetség két taxont tartalmaz melyek a: *C. variolosus* és *C. nodulosus*, faji vagy alfaji státuszát a szakirodalom korántsem egységesen kezeli. Mindkét taxon morfológiai felépítése hasonló, az azonosításra legalkalmasabb bélyeg a hím ivarszerv (aedeagus) csúcsának alakja. Két mitokondriális (COI-5' és COI-3') és egy sejtmagi génszakaszt (ITS2) elemeztünk. Nagy diverzitást találtunk, amely sajátos földrajzi mintázatot mutattak. Introgresszív hibridizációt észleltünk, és ezt nem az alfaji státusz mellett szóló érveként értelmeztük, mivel a nagy genetikai távolságok azt jelezték, hogy ez az esemény régebben történhetett. Laboratóriumi hibridizációs kísérletben a hím nem fogadta el a másik taxon nőtényét, ami alátámasztja azt a következtetést, hogy ezek különálló fajok. Azt feltételezzük, hogy a jégkorszakok alatt feltehetőleg több refúgiumban is túlélhettek populációi. Bár csak a *C. variolosus* taxon szerepel az EU élőhelyvédelmi irányelvének II. és IV. mellékletében, ezt a fajnevet tág értelemben kell használni, bele kell érteni a *C. nodulosus*-t is, mivel a 2004-es mellékletekbe való felvételekor a két taxont a legtöbb szakirodalmi forrás még alfajnak tekintette, és így a jegyzékbe mindkettő beletartozik, függetlenül a későbbi rendszertani revízióktól.

#### A szegélyes futrinka elterjedésének pontosítása, összefoglalás

A szegélyes futrinka korábbi, az Észak-Dunántúlról közölt adataival (Bakonybél, Bakonygyirót, Fenyőfő, Veszprémvarsány) együtt összesen már 16 előfordulását ismerjük erről a területről. Kimutattuk, hogy eddig ismert bakonyi adatai mellett, homoki akácokban a Bakonyalján a Pannonhalmi-dombvidéken és a Kisalföldön is előfordul. A legjelentősebb populációja továbbra is a bakonygyiróti akácokban található, ugyanakkor öröndetes, hogy a Felpéci Ósborókásban is jelentős állománya él. Ez utóbbi lelőhelyen és Győrben a magyar futrinkával együtt fordult elő.

## Summary

Conservation biology research focuses on understanding biodiversity and the causes of its crisis. Preference should be given to research methods that minimise animal suffering and bycatches. In my thesis, I presented three research topics, all of which focused on the conservation biology of *Carabus* species protected in Hungary, but were conducted using gentle research methods. Common to all three studies is the use of live-catch traps, which allow the release of bycatch species and individuals. One study presents a mark-recapture study results of *Carabus* species in a suburban park, the second examines the genetic structure and taxonomic status of two *Hygrocarabus* species, and the third aims to clarify the distribution of the rare species *Carabus marginalis*.

### Summary of the urbanisation study

A mark-recapture study was conducted over two seasons in 2016-2017, focusing on populations of *Carabus* species in a suburban park in Budapest. Eighty-four live-catch traps without bait were placed in a 3 x 3 m grid, in 4 rows and 21 posts, covering an area of 567 m<sup>2</sup>. A total of five *Carabus* species were captured, with *C. scheidleri*, *C. ulrichii* and *C. coriaceus* being the most abundant, and *C. convexus* and *C. intricatus* species being captured only a few times. All *Carabus* species were individually marked and released. Population parameters were estimated using the POPAN method only for the two most abundant species. We observed large fluctuations in population size of *C. scheidleri* and *C. ulrichii*, low dispersal ability, variable densities and possible competition between the two species. Therefore, we have to assume that these species can only maintain viable populations in a suburban park in a network with a larger metapopulation structure. The population sizes of all species found in our experiments were below the minimum population size required for long-term survival. We found evidence that generations overlap; not only juveniles are able to overwinter, contrary to what was previously hypothesized, although the number of overwintering individuals was low. The results of this

study showed that even an suburban park can be important for the conservation of protected *Carabus* species.

#### Summary of the genetic study

The subgenus *Hygrocarabus* contains two taxa, *C. variolosus* and *C. nodulosus*, whose species or subspecies status is not uniformly treated in the literature. Both taxa are similar in morphology, the best and only identification being the shape of the apex of the male aedeagus. We analysed two mitochondrial gene fragments (COI-5' and COI-3') and one nuclear one (ITS2). We found high molecular diversity, showing a specific geographic pattern. We detected introgressive hybridization and did not interpret this as an argument in favour of subspecies status, as the large genetic distances indicated that this event could have occurred earlier. In laboratory hybridization experiments, the male did not adopt the female of the other taxon, supporting the conclusion that they are separate species. We speculate that populations may have survived in several refugia during the ice ages. Although only the taxon *C. variolosus* is listed in Annexes II and IV of the EU Habitats Directive, the latter designation should include *C. nodulosus*, since when *C. variolosus* was included in the 2004 Annexes, most literature sources still considered them as subspecies, and thus both are included in the list, regardless of subsequent taxonomic revisions.

#### Identifying the distribution of the *Carabus marginalis* in Northern Transdanubian region in Hungary, summary

Together with the previous data on the Northern Transdanubian region (Bakonybél, Bakonygyirót, Fenyőfő, Veszprémvarsány), a total of 16 *C. marginalis* sites are known from this area. It has been shown that, in addition to its known records from Bakony, it also occurs in sandy black locust plantations in the northern Bakony region, the Pannonhalmi dombság and the Kisalföld. The most significant population is still found in a Bakonygyirót black locust plantation, but it is also encouraging to see a significant population in the Felpéc black locust plantations. In the latter site and in Győr it occurs together with the rare steppe specialist *C. hungaricus*.

## **Köszönetnyilvánítás**

Szeretnék köszönetet mondani Tóthmérész Béla professzornak és Mizser Szabolcs adjunktusnak, akik a kezdetektől támogatták és irányították a munkámat. Továbbá köszönet illeti szerzőtársaimat, akik nélkül a disszertáció alapjául szolgáló cikkek nem készültek volna el, külön szeretném kiemelni a következő személyeket: Fülöp Dávid, Samu Ferenc, Dietrich Mossakowski és Kutasi Csaba.

Végül, de nem utolsósorban, hálás vagyok feleségemnek Mocskonyi Zsófiának, hogy mindenben támogatott és biztosította mindazt, ami ahhoz kellett, hogy én a futrinkák után járhaszak.

## Irodalom

- Allemand, R., & Malausa, J.-C. (1984). Compatibilité génétique et distance phylétique entre les espèces du genre *Chrysocarabus* Thomson (Col., Carabidae). In *Annales de la Société Entomologiques de France (N.S)* (Vol. 20, pp. 347–363).
- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W., & Lipman, D. J. (1990). Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215(3), 403–410. [https://doi.org/10.1016/S0022-2836\(05\)80360-2](https://doi.org/10.1016/S0022-2836(05)80360-2)
- Andorkó, R. (2014). *Studies on carabid assemblages and life-history characteristics of two Carabus (Coleoptera, Carabidae) species* [Ph.D. disszertáció]. Eötvös Lóránd Tudományegyetem.
- Andorkó, R., & Kádár, F. (2009). Life-history characteristics of the ground beetle *Carabus scheidleri*. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 55(4), 381–393.
- Andújar, C., Gómez-Zurita, J., Rasplus, J.-Y., & Serrano, J. (2012). Molecular systematics and evolution of the subgenus *Mesocarabus* Thomson, 1875 (Coleoptera: Carabidae: *Carabus*), based on mitochondrial and nuclear DNA: Evolutionary history of *Mesocarabus*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166(4), 787–804. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2012.00866.x>
- Arndt, E. (1982). Ergebnisse der Haltung und Zucht von Laufkafern der Gattung *Carabus* (Col., Carabidae). *Entomologische Nachrichten Und Berichte*, 26(1), 28–30.
- Assmann, T. (2003). Biology and ecology. In H. Turin, L. Penev, & A. Casale (Eds.), *The genus Carabus in Europe. A synthesis* (pp. 287–305). Pensoft Publishers & European Invertebrate Survey.
- Audisio, P., Brustel, H., Carpaneto, G. M., Coletti, G., Mancini, E., Trizzino, M., Antonini, G., & De Biase, A. (2009). Data on molecular taxonomy and genetic diversification of the European Hermit beetles, a species complex of endangered insects (Coleoptera: Scarabaeidae, Cetoniinae, *Osmoderma*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 47(1), 88–95. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00475.x>
- Bérces, S., & Růžičková, J. (2019). Habitat use of an endangered beetle *Carabus hungaricus* assessed via radio telemetry. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 65, 335–348. MTMT. <https://doi.org/10/ggzpw2>

- Breuning, S. (1926). Über *Carabus variolosus* Fabr. *Koleopterologische Rundschau*, 12(1), 19–25.
- Březina, B., Huber, C., & Marggi, W. (2017). Subtribe Carabina. In I. Löbl & D. Löbl (Eds.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera* (Revised and Updated Edition, Vols. 1, Archostemata-Myxophaga-Adephaga, pp. 70–207).
- Casale, A., Sturani, M., & Vigna Taglianti, A. (1982). *Fauna d'Italia—Carabidae I – Introduzione, Paussinae, Carabinae* (p. 499). Edizione Calderini.
- Chromas and ChromasPro DNA Sequencing Software – Technelysium Pty Ltd.* (2021). <https://technelysium.com.au/wp/>
- Cowie, R. H., Bouchet, P., & Fontaine, B. (2022). The Sixth Mass Extinction: Fact, fiction or speculation? *Biological Reviews*, 97(2), 640–663. <https://doi.org/10.1111/brv.12816>
- Crossley, M. S., Meier, A. R., Baldwin, E. M., Berry, L. L., Crenshaw, L. C., Hartman, G. L., Lagos-Kutz, D., Nichols, D. H., Patel, K., Varriano, S., Snyder, W. E., & Moran, M. D. (2020). No net insect abundance and diversity declines across US Long Term Ecological Research sites. *Nature Ecology & Evolution*, 4(10), 1368–1376. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1269-4>
- Csapó, T., & Lenner, T. (2016). *Settlement Morphology of Budapest*. Springer International Publishing. <https://www.springer.com/gp/book/9783319283630>
- Curcic, S., & Stankovic, M. (2011). The ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of the Zasavica Special Nature Reserve (Serbia). *Acta Entomologica Serbica*, 16(1–2), 61–79.
- de Lattin, G. (1967). *Grundriss der Zoogeographie*. Gustav Fischer Verlag.
- De Vos, J. M., Joppa, L. N., Gittleman, J. L., Stephens, P. R., & Pimm, S. L. (2015). Estimating the normal background rate of species extinction. *Conservation Biology*, 29(2), 452–462.
- den Boer, P. J. (1970). Stabilization of animal numbers and the heterogeneity of the environment: The problem of persistence of sparse populations. In P. J. den Boer & G. R. Gradwell (Eds.), *Dynamics of populations: Proceedings of the advanced study institute on dynamics of numbers in populations* (pp. 77–97). Center for Agricultural Publishing and Documentation.
- Deuve, T. (2004). *Illustrated Catalogue of the Genus Carabus of the World (Coleoptera: Carabidae)*. Pensoft.

- Deuve, T. (2019). Classification du genre *Carabus* L., 1758. – Liste Blumenthal 2018–2019 (Coleoptera, Carabidae. *Coléoptères*, 25(5), 33–102.
- Developers, I. W. (2024). *Inkscape Project*. <https://inkscape.org/>
- Dobzhansky, T. (1970). *Genetics of the evolutionary process* (4. ed). Columbia University Press.
- Drees, C., Matern, A., Von Oheimb, G., Reimann, T., & Assmann, T. (2010). Multiple Glacial Refuges of Unwinged Ground Beetles in Europe: Molecular Data Support Classical Phylogeographic Models. In J. C. Habel & T. Assmann (Eds.), *Relict Species* (pp. 199–215). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-92160-8\\_11](https://doi.org/10.1007/978-3-540-92160-8_11)
- Duna-Ipoly National Park. (2021). *Carabus species from Budapest dataset* [dataset]. University of Debrecen. <https://doi.org/10.48428/ADATTAR/DDMUUP>
- Düring, A. (2004). *Molekularsystematische Untersuchungen am Carabidentaxon Abax Bonelli 1810 (Coleoptera, Carabidae): Eine phylogenetische und phylogeographische Studie* (1. Aufl). Mainz.
- Düring, A., Brückner, M., & Mossakowski, D. (2006). Different behaviour of mitochondrial and nuclear markers: Introgression and the evolutionary history of *Chrysocarabus* (Coleoptera: Carabidae). *Entomologica Fennica*, 17(3), Article 3. <https://doi.org/10.33338/ef.84330>
- Düring, A., Brückner, M., Zimmermann, M., Bobenhausen, I., Eicke, N., & Mossakowski, D. (2000). Geographic distribution of two highly different mtDNA haplotypes in *Carabus (Chrysocarabus) splendens* Olivier. In P. Brandmayr, G. Lóvei, Zetto Brandmayr, A. Casale, & A. V. Taglianti (Eds.), *Natural history and applied ecology of carabid beetles: Proceedings of the IXth European Carabidologists' Meeting (26-31 July 1998, Camigliatello, Cosenza, Italy)* (pp. 5–9). Pensoft.
- Düring, A., & Mossakowski, D. (1995). Geographische Variation der mitochondrialen DNA bei *Cychrus caraboides* (Linné, 1758). *Mitteilungen der deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie*, 10, 401–406.
- Elek, Z., Bérces, S., Ackov, S., & Odor, P. (2018). *Functional plasticity of ground beetles can presume the changes in their community composition by forestry treatments*. 457. MTMT. <https://doi.org/10.17011/conference/eccb2018/107495>

- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4), 783–791.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1985.tb00420.x>
- Fenoglio, M. S., Rossetti, M. R., & Videla, M. (2020). Negative effects of urbanization on terrestrial arthropod communities: A meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 29(8), 1412–1429.  
<https://doi.org/10/ggzxd9>
- Fischer, B., & Larson, B. M. H. (2019). Collecting insects to conserve them: A call for ethical caution. *Insect Conservation and Diversity*, 12(3), 173–182. <https://doi.org/10.1111/icad.12344>
- Fourment, M., & Holmes, E. C. (2016). Seqotron: A user-friendly sequence editor for Mac OS X. *BMC Research Notes*, 9(1), 106.  
<https://doi.org/10.1186/s13104-016-1927-4>
- Frankham, R. (2005). Genetics and extinction. *Biological Conservation*, 126(2), 131–140. <https://doi.org/10/bwp8qc>
- Franklin, I. R. (1980). Evolutionary change in small populations. In M. E. Soule & B. A. Wilcox (Eds.), *Conservation biology: An evolutionary-ecological perspective* (pp. 135–140). Sinauer Associates.
- Franklin, I. R., Allendorf, F. W., & Jamieson, I. G. (2014). The 50/500 rule is still valid – Reply to Frankham et al. *Biological Conservation*, 176, 284–285. <https://doi.org/10/ghwr7>
- Fülöp, D. K., Bérces, S., Szabó, P., & Samu, F. (2021). Effects of abiotic factors on co-occurring *Carabus* (Coleoptera: Carabidae) species. *Biologia*, 76(2), 663–671. MTMT. <https://doi.org/10.2478/s11756-020-00593-w>
- Guéorguiev, V. B., & Guéorguiev, B. V. (1995). *Catalogue of the ground-beetles of Bulgaria (Coleoptera: Carabidae)* (1. publ). Pensoft.
- Hanski, I. (2005). *The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss*. <https://researchportal.helsinki.fi/en/publications/the-shrinking-world-ecological-consequences-of-habitat-loss>
- Hegyessy, G., & Szél, Gy. (2002). A Mátra Múzeum bogárgyűjteménye, Carabidae (Coleoptera). *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis*, 26, 189–220.
- Hewitt, G. (1996). Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58(3), 247–276. <https://doi.org/10.1006/bijl.1996.0035>

- Hewitt, G. (2000). The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789), 907–913. <https://doi.org/10.1038/35016000>
- Holdhaus, K. (1954). *Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas* (Vol. 18). Universitätsverlag Wagner.
- Holdhaus, K., & Lindroth, C. H. (1939). *Die europäischen Coleopteren mit borealpiner Verbreitung*. Naturhistorisches Museum Wien.
- Homburg, K., Drees, C., Gossner, M. M., Rakosy, L., Vrezec, A., & Assmann, T. (2013). Multiple glacial refugia of the low-dispersal ground beetle *Carabus irregularis*: Molecular data support predictions of species distribution models. *PLoS ONE*, 8(4), e61185. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061185>
- Horvatovich, S. (1987). Néhány védett bogárfaj. *Örökség. A Baranya Megyei Múzeumok Kiadványai*, 3, 17–18.
- Horvatovich S. (1992). A Boronka-melléki Tájvédelmi Körzet futóbogarai és állasbogarai (Coleoptera: Carabidae, Rhysodidae). *Dunántúli Dolgozatok Természettudományi Sorozat*, 7, 127–148.
- Hůrka, K. (1996). Carabidae of the Czech and Slovak Republics. *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*.
- Jamieson, I. G., & Allendorf, F. W. (2012). How does the 50/500 rule apply to MVPs? *Trends in Ecology & Evolution*, 27(10), 578–584. <https://doi.org/10/gg9g54>
- Jelaska, L. Š., Dumbović, V., & Kučinić, M. (2011). Carabid beetle diversity and mean individual biomass in beech forests of various ages. *ZooKeys*, 100(SPEC. ISSUE), 393–405. <https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1536>
- Kádár, F., Andorkó, R., & Elek, Z. (2017). Reproductive characteristics and habitat selection of *Carabus ulrichii* (Coleoptera, Carabidae) in woodland habitats in Hungary. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 63(3), 343–354. <https://doi.org/10/gbtczk>
- Kiss, B., & Samu, F. (2005). Life History Adaptation to Changeable Agricultural Habitats: Developmental Plasticity Leads to Cohort Splitting in an Agrobiont Wolf Spider. *Environmental Entomology*, 34, 619–626. <https://doi.org/10/dwnh8b>
- Kivimägi, I., Ploomi, A., Luik, A., Jõgar, K., Sibul, I., & Kuusik, A. (2008). Cold-hardening of the ground beetle *Carabus granulatus* L. (Coleoptera, Carabidae). *Zemdirbyste-Agriculture*, 95(3), 428–432.

- Koch, K. (1989). *Die Käfer Mitteleuropas. Ökologie. Band 1*. Goecke & Evers.
- Ködöböcz, V. (2009). A Debreceni Egyetem Siroki Zoltán gyűjteményének futóbogarai (Coleoptera: Carabidae). *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis*, 1996, 109–126.
- Kolbert, E. (2014). *The Sixth Extinction: An Unnatural History*. Henry Holt and Company.
- Koth, W. (1974). Vergesellschaftungen von Carabiden (Col., Ins.) bodennasser Habitats des Arnberger Waldes verglichen mit Hilfe der Renkonnanzahl. *Abhandlungen des westfälischen Museums für Naturkunde*, 36, 1–43.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6), 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Kutasi Cs. (1993). A Bakony hegység területére új futóbogárfajok (Carabidae) Veszprémvarsány környékéről. *Folia Musei historico-naturalis Bakonyiensis*, 12, 99–104.
- Kutasi, Cs. (2000). Futóbogarak (Coleoptera: Carabidae) a Pannonhalmi Tájvédelmi körzetből. *Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis*, 15, 93–100.
- Kutasi, C. (2004). A szegélyes futrinka (*Carabus marginalis decorus*) előfordulása a Bakonyban. *Természetvédelmi Közlemények*, 11, 281–284.
- Kutasi, Cs. (2005). *Futóbogár-együttesek (Coleoptera: Carabidae) szerkezetének vizsgálata gyümölcsültetvényekben* [Ph.D. disszertáció]. Budapesti Corvinus Egyetem.
- Kutasi Cs. (2009). A Bakony futóbogár fajainak (Coleoptera: Carabidae) listája. *Folia Musei historico-naturalis Bakonyiensis*, 16, 21–32.
- Kutasi, Cs. (2018). Védett és ritka bogarak Réde környékéről. (Protected and rare beetles (Coleoptera) from the surroundings of Réde (Bakony Mountains, Hungary). *Folia Musei Historico-Naturalis Bakonyiensis*, 35, 151–156.
- Kutasi, Cs., Markó, V., & Balog, A. (2004). Species composition of carabid (Coleoptera: Carabidae) communities in apple and pear orchards in Hungary. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 39(1–3), 71–89. <https://doi.org/10/dmznt7>

- Lassalle, B., & Renaut, P. (2008). Reproduction en captivité de *Carabus (Hygrocarabus) nodulosus* Creutzer (Coleoptera, Carabidae). *Le Coléoptériste*, 11(2), 116–119.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K. P., Clobert, J., & Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological Monographs*, 62(1), 67–118. <https://doi.org/10/cfx654>
- Lepczyk, C. A., Aronson, M. F. J., Evans, K. L., Goddard, M. A., Lerman, S. B., & MacIvor, J. S. (2017). Biodiversity in the City: Fundamental Questions for Understanding the Ecology of Urban Green Spaces for Biodiversity Conservation. *BioScience*, 67(9), 799–807. <https://doi.org/10.1093/biosci/bix079>
- Lorenz, W. (2019). CarabCat: Global database of ground beetles. In Y. Roskov, G. Ower, T. Orrell, D. Nicolson, N. Bailly, P. M. Kirk, T. Bourgoïn, R. E. DeWalt, W. Decock, E. van Nieuwerkerken, J. Zarucchi, & L. Penev (Eds.), *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist. Digital resource at www. Catalogueoflife.org/annual-checklist/2019*. Species 2000: Naturalis.
- Lövei, G. L., & Sunderland, K. D. (1996). Ecology and Behavior of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 41(1), 231–256. <https://doi.org/10/dc68jv>
- Magura, T., & Lövei, G. L. (2020). Consequences of Urban Living: Urbanization and Ground Beetles. *Current Landscape Ecology Reports*. <https://doi.org/10/ghwhpz>
- Magura, T., Lövei, G. L., & Tóthmérész, B. (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. <https://doi.org/10/f9w2q3>
- Magura, T., Tóthmérész, B., Hornung, E., & Horváth, R. (2008). Urbanisation and ground-dwelling invertebrates. In L. N. Wagner (Ed.), *Urbanization: 21st Century Issues and Challenges* (pp. 213–225).
- Martinson, H. M., & Raupp, M. J. (2013). A meta-analysis of the effects of urbanization on ground beetle communities. *Ecosphere*, 4(5), 1–24. <https://doi.org/10.1890/es12-00262.1>
- Matern, A., Drees, C., Hardtle, W., von Oheimb, G., & Assmann, T. (2011). Historical ecology meets conservation and evolutionary genetics: A secondary contact zone between *Carabus violaceus* (Coleoptera,

- Carabidae) populations inhabiting ancient and recent woodlands in north-western Germany. *ZooKeys*, 100, 545–563.  
<https://doi.org/10/c98s6g>
- Matern, A., Drees, C., Meyer, H., & Assmann, T. (2008). Population ecology of the rare carabid beetle *Carabus variolosus* (Coleoptera: Carabidae) in north-west Germany. *Journal of Insect Conservation*, 12(6), 591–601. <https://doi.org/10.1007/s10841-007-9096-3>
- Matern, A., Drees, C., Vogler, A. P., & Assmann, T. (2010). Linking Genetics and Ecology: Reconstructing the History of Relict Populations of an Endangered Semi-Aquatic Beetle. In J. C. Habel & T. Assmann (Eds.), *Relict Species* (pp. 253–265). Springer Berlin Heidelberg. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-92160-8\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-540-92160-8_14)
- Mayden, L. (1997). A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. In M. F. Claridge, H. A. Dawah, & M. R. Wilson (Eds.), *Species – The units of biodiversity* (pp. 381–424). Chapman & Hall.
- Merkl O. (1996). Adatok a Naplás-tó és környéke élővilágához III. Bogarak (Coleoptera). *Természetvédelmi Közlemények*, 3–4, 123–140.
- Merkl, O., & Szél, G. (2012). A Sas-hegy bogárfaunája (Coleoptera). (Beetles (Coleoptera) of Mt Sas-hegy (Budapest, Hungary)). *Rosalia*, 8, 373–458. <https://doi.org/10.13140/rg.2.1.3847.8241>
- Mizser, Sz., Nagy, L., & Tóthmérész, B. (2016). Mite infection of *Carabus violaceus* in rural forest patches and urban parks. *Periodicum Biologorum*, 118(3), 307–309.  
<https://doi.org/10.18054/pb.2016.118.3.3925>
- Mossakowski, D. (2016). Introgression or low molecular differentiation? The case of *Carabus maacki*. *Periodicum Biologorum*, 118(3), Article 3.
- Müller-Kroehling, S. (2006). Ist der Gruben-Großlaufkäfer *Carabus (variolosus) nodulosus* ein Taxon des Anhanges II der FFH-Richtlinie in Deutschland? (Should *Carabus (variolosus) nodulosus* be considered an annex-II-species of the Habitats Directive?). *Waldökologie Online*, 3, 57–62.
- Müller-Kroehling, S., Adelman, W., Syyman, A., & Ellwanger, G. (2019). Art oder Unterart? Der Grubenlaufkäfer ist in jeder Hinsicht eine Fauna-Flora-Habitat-Art. *Anliegen Natur*, 41(1), 193–198.
- Nagata, N., Kubota, K., & Sota, T. (2007). Phylogeography and introgressive hybridization of the ground beetle *Carabus yamato* in Japan based on

- mitochondrial gene sequences. *Zoological Science*, 24(5), 465–474.  
<https://doi.org/10.2108/zsj.24.465>
- Negro, M., Casale, A., Migliore, L., Palestrini, C., & Rolando, A. (2008). Habitat use and movement patterns in the endangered ground beetle species, *Carabus olympiae* (Coleoptera: Carabidae). *European Journal of Entomology*, 105(1), 105–112.  
<https://doi.org/10.14411/eje.2008.015>
- Niemelä, J. (1993). Interspecific Competition in Ground-Beetle Assemblages (Carabidae): What Have We Learned? *Oikos*, 66(2), 325–335.  
 JSTOR. <https://doi.org/10/fnwjbc>
- OMSZ. (2022, February 11). *Climate retrospective – 2016/17-es winter weather*. Országos Meteorológiai Szolgálat.  
[https://met.hu/omsz/OMSZ\\_hirek/index.php?id=1842&hir=Eghajlati\\_visszatekinto\\_%E2%80%932016/17-es\\_tel\\_idojarasa](https://met.hu/omsz/OMSZ_hirek/index.php?id=1842&hir=Eghajlati_visszatekinto_%E2%80%932016/17-es_tel_idojarasa)
- Papadopoulou, A., Anastasiou, I., & Vogler, A. P. (2010). Revisiting the Insect Mitochondrial Molecular Clock: The Mid-Aegean Trench Calibration. *Molecular Biology and Evolution*, 27(7), 1659–1672.  
<https://doi.org/10.1093/molbev/msq051>
- Parris, K. M. (2016). *Ecology of Urban Environments*. John Wiley & Sons.
- Penev, L., Stoyanov, I., Dedov, I., & Antonova, V. (2008). Patterns of urbanisation in the City of Sofia as shown by carabid beetles (Coleoptera, Carabidae), ants (Hymenoptera, Formicidae), and terrestrial gastropods (Mollusca, Gastropoda Terrestria). In *Back to the roots and back to the future: Towards a new synthesis amongst taxonomic, ecological and biogeographical approaches in carabidology* (pp. 483–509). Pensoft Publishers.
- Ploomi, A., Merivee, E., Rahi, M., Bresciani, J., Ravn, H. P., Luik, A., & Sammelselg, V. (2003). Antennal sensilla in ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Agronomy Research*, 1(2), 221–228.
- Prüser, F. (1996). *Variabilität mitochondrialer DNA-Sequenzen und die Phylogenie der Gattung Carabus Linné, 1758 (Coleoptera: Carabidae)* [PhD]. Universität Bremen.
- Puisségur, C. (1964). Recherches sur la génétique des Carabes. *Vie Milieu, Suppl.* 18, 1–288.
- Putchkov, A. V., Brygadyrenko, V. V., & Markina, T. Y. (2019). Ground Beetles of the Tribe Carabini (Coleoptera, Carabidae) in the Main Megapolises of Ukraine. *Vestnik Zoologii*, 53(1), 3–12.  
<https://doi.org/10/ghw87m>

- R Core Team. (2021). *R: A language and environment for statistical computing* [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing. <http://www.R-project.org>
- Rádai, Z., Kiss, J., Babczyńska, A., Kardos, G., Báthori, F., Samu, F., & Barta, Z. (2020). Consequences of rapid development due to cohort splitting: Just how costly is to hurry? *The Journal of Experimental Biology*, 223, jeb.219659. <https://doi.org/10/gm25xr>
- Rasplus, J.-Y., Meusnier, S., Mondor, G., Piry, S., & Cornuet, J.-M. (2000). Microsatellite analysis of genetic population structure in the endangered beetles: *Carabus solieri* (Carabidae). In P. Brandmayr, G. Lövei, T. Zetto-Brandmayr, A. Casale, & A. Vigna Taglianti (Eds.), *Natural history and applied ecology of carabid beetles. Proc. 9th European Carabid. Meeting* (pp. 11–24).
- Riecken, U., & Raths, U. (1996). Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. *Annales Zoologici Fennici*, 33(1), 109–116.
- Riecken, U., & Raths, U. (2000). Radio-telemetrische Untersuchungen zum Raum-Zeit-Verhalten von Laufkäfern am Beispiel von *Carabus coriaceus* Linne, 1758 und *C. monilis* Fabricius, 1792. *Angewandte Carabidologie*, 2(3), 49–58.
- Rijnsdorp, A. D. (1980). Pattern of movement in and dispersal from a dutch forest of *Carabus problematicus* Hbst. (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia*, 45(2), 274–281. <https://doi.org/10.1007/BF00346470>
- Růžičková, J., & Veselý, M. (2018). Movement activity and habitat use of *Carabus ullrichii* (Coleoptera: Carabidae): The forest edge as a mating site?: Habitat use of *Carabus ullrichii*. *Entomological Science*, 21(1), 76–83. <https://doi.org/10/gc8rp3>
- Sághy, Zs., Bérces, S., & Takács, A. (2005). A long-term monitoring of ground-beetles (Coleoptera, Carabidae) in Hungary. In G. Lövei & S. Toft (Eds.), *European Carabidology 2003. Proceedings of the 11th European Carabidologist Meeting DIAS Proceedings: Vol. XX.* (pp. 255–264). Ministry of Food, Agriculture and Fisheries and Danish Institute of Agricultural Sciences.
- Samu, F., Szirányi, A., & Kiss, B. (2003). Foraging in agricultural fields: Local ‘sit-and-move’ strategy scales up to risk-averse habitat use in a wolf spider. *Animal Behaviour*, 66(5), 939–947. <https://doi.org/10/fktsk>

- Schwarz, C. J., & Arnason, A. N. (1996). A general methodology for the analysis of capture-recapture experiments in open populations. *Biometrics*, 52(3), 860–873. JSTOR. <https://doi.org/10.2307/2533048>
- Seibel, P. N., Müller, T., Dandekar, T., Schultz, J., & Wolf, M. (2006). 4SALE – A tool for synchronous RNA sequence and secondary structure alignment and editing. *BMC Bioinformatics*, 7(1), 498. <https://doi.org/10.1186/1471-2105-7-498>
- Solano, E., Mancini, E., Ciucci, P., Mason, F., Audisio, P., & Antonini, G. (2013). The EU protected taxon *Morimus funereus* Mulsant, 1862 (Coleoptera: Cerambycidae) and its western Palaearctic allies: systematics and conservation outcomes. *Conservation Genetics*, 14(3), 683–694. <https://doi.org/10.1007/s10592-013-0461-3>
- Sota, T., Ishikawa, R., Ujiie, M., Kusumoto, F., & Vogler, A. P. (2001). Extensive trans-species mitochondrial polymorphisms in the carabid beetles *Carabus* subgenus *Ohomopterus* caused by repeated introgressive hybridization. *Molecular Ecology*, 10(12), 2833–2847. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.t01-1-01404.x>
- Sota, T., Kusumoto, F., & Kubota, K. (2000). Consequences of hybridization between *Ohomopterus insulicola* and *O. arrowianus* (Coleoptera, Carabidae) in a segmented river basin: Parallel formation of hybrid swarms. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71(2), 297–313. <https://doi.org/10/cmqr4j>
- Sota, T., & Vogler, A. P. (2001). Incongruence of mitochondrial and nuclear gene trees in the Carabid beetles *Ohomopterus*. – *Systematic Biology*, 50(1), 39–59. <https://doi.org/10.1080/106351501750107459>
- Stecher, G., Tamura, K., & Kumar, S. (2020). Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) for macOS. *Molecular Biology and Evolution*, 37(4), 1237–1239. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz312>
- Stewart, J. R., & Lister, A. M. (2001). Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 608–613. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02338-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02338-2)
- Streiff, R., Veyrier, R., Audiot, P., Meusnier, S., & Brouat, C. (2005). Introgression in natural populations of bioindicators: A case study of *Carabus splendens* and *Carabus punctatoauratus*. – *Molecular Ecology*, 14, 3775–3786. <https://doi.org/10.1111/j.1365294X.2005.02714.x>

- Sturani, M. (1963). Nuovo ricerche biologiche sul *Carabus* (*Hygrocarabus*) *variolosus* Fabr. In *Coleoptera Carabidae*. – *Bollettino di zoologia agraria e di Bachicoltura S II* (pp. 25–34).
- Szél Gy., Kovács P., & Kutasi Cs. (2015). A kisalföldi meszes homokpuszta katonai használatú gyepterületeinek bogárfaunája. In Takács G. & Szinetár Cs. (Eds.), *A kisalföldi meszes homokpuszta katonai használatú területeinek élővilága. The wildlife of calcareous sand steppe areas in military use in the Hungarian Little Plain. Tanulmánygyűjtemény. Monograph* (pp. 283–305). Fertő–Hanság Nemzeti Park Igazgatóság.
- Szél Gy., & Kutasi Cs. (2011). Bogarászati kutatások Csévharaszt és Vasad térségében (Coleoptera). (Coleopterological investigations in the vicinity of Csévharaszt and Vasad (Hungary)). In Verő G. (Ed.), *Természetvédelem és kutatás a Duna–Tisza közi homokhátságon. (Nature conservation and researches on the Sandridge of the Danube–Tisza Interfluve.)* (pp. 303–351). Duna-Ipoly Nemzeti Park Igazgatóság.
- Szél, Gy., Retezár, I., Bérces, S., Szabó, K., Fülöp, D. K., & Pénzes, Zs. (2007). Magyarország futrinkái. In L. Forró (Ed.), *A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása* (pp. 81–106). Magyar Természettudományi Múzeum.
- Szinetár, Cs., Kovács, P., & Kausits, A. (2017). *A magyar futrinka (Carabus hungaricus) elterjedés és éves rajzásdinamika vizsgálata a kisalföldi meszes homokpusztán* [Kutatási jelentés]. Fertő-Hanság Nemzeti Park Igazgatóság.
- Taberlet, P., Fumagalli, L., Wust-Saucy, A., & Cosson, J. (1998). Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7(4), 453–464. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00289.x>
- Tallósi, B., & Mesaroš, G. (2020). *Podaci o rasprostranjenju vrste Carabus variolosus Fabricius, 1787 u Srbiji. Portal za kartiranje biološke raznovrsnosti Srbije. – BioRas. Preuzeto 19.08.2020 sa stranice.*
- Thiele, H.-U. (1977). *Carabid beetles in their environments: A study on habitat selection by adaptations in physiology and behaviour* (Vol. 10). <https://doi.org/10.1002/mmnd.19790260125>
- Tóthmerész B. (2011). *Diverzitás és mérése*. Dupress.
- Turin, H., Penev, L., Arndt, E., Assmann, T., Makarov, K., Mossakowski, D., Szél, G., & Weber, F. (2003). Chapter 5. Species account. In H.

- Turin, L. Penev, & A. Casale (Eds.), *The genus Carabus in Europe. A Synthesis* (pp. 151–280). Pensoft Publishers & European Invertebrate Survey.
- Ujji, M., Kubota, K., Sota, T., & Ishikawa, R. (2005). Parallel formation of hybrid swarms of ground beetles in the genus *Carabus* (Coleoptera: Carabidae) in adjacent river basins. – *Entomological Science*, 8, 429–437. <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2005.00142.x>
- Verhoeff, K. W. (1921). Über vergleichende Morphologie der Coleopteren-Larven der Mundwerkzeuge und -Imagines, zugleich ein Beitrag zur Entwicklung-, Biologie und Systematik der *Carabus*-Larven. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik*, 44, 69–199.
- Vrezec, A., Polak, S., Kapla, A., Pirnat, A., Grobelnik, V., & Šalamun, A. (2007). *Monitoring populacij izbranih ciljnih vrst hroščev—Carabus variolosus, Leptodirus hochenwartii, Lucanus cervus, in Morinus funereus, Rosalia alpina: Končno poročilo* (p. 47) [Final report]. Nacionalni inštitut za biologijo.
- Warnaffe, G. du B., & Dufrière, M. (2004). To what extent can management variables explain species assemblages? A study of carabid beetles in forests. *Ecography*, 27(May), 701–714.
- Weber, F., & Heimbach, U. (2001). *Behavioural, reproductive and developmental seasonality in Carabus auronitens and Carabus nemoralis (Col., Carabidae) A demographic comparison between two co-existing spring breeding populations and tests for intra- and interspecific competition and for synchronizing weather events: Vol. Heft 382*. Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft Berlin und Braunschweig.
- White, G. C., & Burnham, K. P. (1999). Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46(sup1), S120–S139. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer International Publishing.
- Yu, Z., Wang, Y., Deng, J., Shen, Z., Wang, K., Zhu, J., & Gan, M. (2017). Dynamics of Hierarchical Urban Green Space Patches and Implications for Management Policy. *Sensors (Basel, Switzerland)*, 17(6), 1304. <https://doi.org/10.3390/s17061304>
- Zhang, A. B., & Sota, T. (2007). Nuclear gene sequences resolve species phylogeny and mitochondrial introgression in *Leptocarabus* beetles

showing trans-species polymorphisms. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45, 534–546. <https://doi.org/10.1016/j>.

Zhang, A.-B., Kubota, K., Takami, Y., Kim, J. L., Kim, J. K., & Sota, T. (2005). Species status and phylogeography of two closely related *Coptolabrus* species (Coleoptera: Carabidae) in South Korea inferred from mitochondrial and nuclear gene sequences. – *Molecular Ecology*, 14, 3823–3841. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02705.x>