



**Az erdészeti művelés és az urbanizáció hatásainak
vizsgálata talajfelszíni ízeltlábúakra Debrecenben és
Szegeden**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Demkó András Ferenc

Témavezető: Dr. Horváth Roland

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi és Műszaki Tudományi Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2026

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi és Műszaki Tudományi Doktori Tanács, **Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Kvantitatív és Terresztris Ökológia** doktori programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi/műszaki doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

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

Debrecen, 2026

.....

Demkó András Ferenc

a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy **Demkó András Ferenc** doktorjelölt 2019 és 2023 között a fent megnevezett Doktori Iskola *Kvantitatív és Terresztris Ökológia* doktori 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, 2026

.....

Dr. Horváth Roland

a témavezető aláírása

**Az erdészeti művelés és az urbanizáció hatásainak vizsgálata talajfelszíni
ízeltlábúakra Debrecenben és Szegeden**

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

Írta: Demkó András Ferenc, okleveles biológus.

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál doktori iskolája
(Kvantitatív és Terresztris Ökológia doktori programja) keretében

Témavezető: Dr. Horváth Roland

Az értekezés bírálói:

Dr.

Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.

tagok: Dr.

Dr.

Dr.

Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 20... ..

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	5
2. Irodalmi áttekintés	10
2.1. A lékek hatása gerinctelen közösségekre	10
2.1.1. A lékek kutatása során tesztelt hipotézisek	14
2.2. Az urbanizáció hatása talajfelszíni gerinctelenekre	15
2.2.1. Az urbanizáció kutatása során tesztelt hipotézisek	17
3. Anyag és módszer	19
3.1. Mintavételi területek	19
3.2. Mintavételi módszer	20
3.3. Adatfeldolgozás.....	22
4. Eredmények	25
4.1. Az erdőgazdálkodás hatása talajfelszíni ízeltlábúakra a debreceni Nagyerdő területén	25
4.2. Az urbanizáció hatása talajfelszíni pókegyüttesekre Szegeden és Szeged környéki ártéri erdőkben	25
4.2.1. A legnagyobb denzitásban gyűjtött fajok jellemzése	26
4.3. A statisztikai feldolgozás eredményei.....	34
5. Diskusszió	40
5.1. Az erdőkezelés hatása a debreceni Nagyerdő területén	40
5.2. Az urbanizáció hatása ártéri erdőfoltokban Szegeden és környékén	42
5.3. Az alkalmazott vizsgálatok korlátai	47
5.4. Gyakorlati hasznosíthatóság és jövőbeli kutatások	47
6. Új tudományos eredmények	49
7. Összefoglalás	50
8. Köszönetnyilvánítás	52
9. Irodalomjegyzék	53

1. Bevezetés

A széldöntés, mint környezeti hatás (környezeti zavarás) széles skálán mozog a zavarás intenzitását tekintve. A szélviharok különböző típusú nyiladékokat hoznak létre, például fakidöléssel keletkezett lékeket (faegyedek halála), illetve széldöntötte lékeket (kidőlt fák, nagyobb viharok esetén). A hatások függenek a lékek méretétől, alakjától, orientációjától és struktúrájától, valamint keletkezésük idejétől és gyakoriságától (évszak). A széldöntések okozta zavarások nagyságáról és gyakoriságáról jelenleg sajnos nagyon kevés információval rendelkezünk (Sousa 1984; Pontailier és mtsai 1997; Arpin és mtsai 1998). A széldöntések Európa számos részén bizonyulnak dokumentáltan jelentős hatással bíró eseményeknek (Pontailier és mtsai 1997; Arpin és mtsai 1998). Erre jó példát jelentenek a bükkösök által uralt franciaországi lombhullató erdők. A 25 évente jelentkező rendkívül erős szelek, valamint viharok jelentős méretű lékeket alakítanak ki és 15 évbe is telhet, míg újra kialakul a teljes lombozat. Az erdők mintegy 2,5%-án folyamatosan jelen vannak a lékek (Pontailier és mtsai 1997). A széldöntéses lékek destabilizálják az erdő ökoszisztémáját; az adott terület megújulhat, vagy akár át is alakulhat egy teljesen más típusú ökoszisztémává (Arpin és mtsai 1998). A kapcsolódó környezeti zavarások rövid és hosszú távú folyamatokat indítanak el. Utóbbiak közé tartozik a szukcessziós növényzet dinamikus cseréje, a lombozat záródása, valamint a holt faanyag felhalmozódása. A széldöntések növelik az erdei élőhelyek tér- és időbeli heterogenitását, ami a lombkoronától az avarszintig strukturálisan diverzebb környezetet eredményez.

A széldöntések által kialakított lékek jelentősen módosítják az élőhely mikroklimatikus viszonyait, a talaj tulajdonságait és a vegetáció szerkezetét, ezáltal pedig az erdei élőhelyek ökológiai feltételeit is (Camarero és mtsai

2021). Így a széldöntések növelik a talaj felszínén és a talajban a környezeti heterogenitást.

Az ízeltlábúak a szárazföldi ökoszisztémák biodiverzitásának meghatározó elemei, amelyek kiemelt szerepet töltenek be az ökoszisztémák stabilitásának és működésének fenntartásában (Reaka-Kudla és mtsai 1997), aminek következtében ez a rendszertani csoport kiemelten fontos mutatója (indikátora) az erdőket érintő változásoknak. Kulcsszerepet játszanak annak megértésében, hogyan reagál az élővilág a szélviharok okozta strukturális változásokra a lombkoronától egészen a talajszintig, amelyeket figyelembe kell venni, amikor jobban meg akarjuk érteni és előre szeretnénk jelezni például az antropogén (urbanizáció) vagy a természeti (szélviharok) tényezők biodiverzitásra és az ökoszisztéma működésére gyakorolt hatásait (Cours és mtsai 2023).

A talajfelszíni ízeltlábúak, mint pl. a pókok (Araneae) alkalmasak a környezeti változások nyomon követésére, mivel sok fajuk érzékeny a zavarásra és az élőhelyük környezeti tényezőinek változásaira. A pókok taxonómiaiilag és ökológiaiilag jól ismertek, sok fajuk van, valamint számos fajuk specializálódott és folytat talajlakó életmódot. A pókok a szárazföldi ízeltlábúak egyik legjelentősebb ragadozói, amelyek kifejezetten érzékenyek a mikroklimatikus viszonyokra, a környezet struktúrájára, illetve a zsákmányállatok mennyiségére (Langellotto és Denno 2004; Entling és mtsai 2007; Buchholz 2016; Michalko és mtsai 2021, 2023). Emiatt a talajfelszíni pókegyüttesek kiváló bioindikátornak bizonyulnak az erdőgazdálkodási és természetvédelmi beavatkozások hatásainak vizsgálatai során (Elek és mtsai 2018; Samu és mtsai 2021; Hamřík és mtsai 2023). A pókok a szárazföldi ökoszisztémák egyik legelterjedtebb és legváltozatosabb ragadozó ízeltlábú csoportját alkotják (Marc és mtsai 1999). Mivel a táplálékhálózat közbonső és felső szintjein foglalnak helyet, mint általános (generalista) ragadozók, kulcsszerepet játszanak a rovarpopulációk szabályozásában (Samu és Szinetár

2002). Különösen alkalmasak bioindikációs vizsgálatokra, mivel magas faj- és egyedszámban vannak jelen a legkülönbözőbb élőhelyeken, mintavételezésük pedig standardizált módszerekkel (pl. Barber-féle talajcsapdázás, fűhálózás) hatékonyan kivitelezhető (Pearce és Venier 2006). Ezt igazolja, hogy a talajfelszíni pókokat a világ számos pontján zajló kutatásokban használták indikátor szervezetként (Pajunen és mtsai 1995; Willett 2001; Finch 2005; Pinzon és mtsai 2012). Az erdei környezetben a talajfelszíni pókok elterjedését elsősorban a fényviszonyok változása, valamint az azzal összefüggő tényezők – mint a lombkoronazáródás, az aljnövényzet borítása és a talaj hőmérséklete – befolyásolják (Samu és mtsai 2021).

Napjainkban az urbanizáció az egyik legjelentősebb hatású mesterséges zavarás, amely sok bennszülött faj túlélését veszélyezteti, ezért megőrzésükhöz elengedhetetlen, hogy ismerjük és megértsük a folyamat biodiverzitásra gyakorolt hatásait (McKinney 2002). Az urbanizált területek arányának növekedése a biológiai sokféleség csökkenését és a természetes élőhelyek átalakulását vagy eltűnését okozza, lokális és globális szinten egyaránt (McDonald és mtsai 2008). Emellett az urbanizáció számos élőlénycsoport esetében a fajgazdagság csökkenésével jár, amely különösen a jelentős beépítettségű környezetekben figyelhető meg (Szabó és mtsai 2023). Az urbanizáció napjainkban a biodiverzitás egyik jelentős globális változását előidéző tényezője, miközben a városi területek kiterjedése és a városok népessége folyamatosan növekszik (McDonald és mtsai 2020). Az urbanizáció a természetes élőhelyek átalakítása és fragmentációja révén elősegítheti a generalista, urbanizációhoz jól alkalmazkodó fajok elterjedését, miközben a közösségek fajösszetétele egyre hasonlóbba válhat, vagyis biotikus homogenizáció alakulhat ki (Zuñiga-Palacios és mtsai 2026). A városi környezet emellett fontos szerepet játszik a nem őshonos fajok behurcolásában, megtelepedésében és terjedésében, így az urbanizáció az

idegenhonos fajok diverzitásának és elterjedésének egyik jelentős mozgatórugója lehet (Potgieter és mtsai 2024). Más vizsgálatok viszont arra a következtetésre jutottak, hogy az urbanizáció esetenként akár a biodiverzitás növekedését is eredményezheti (McKinney 2002, 2006). Ezen megállapítás azon alapul, hogy a kapcsolódó folyamatok olyan idegen fajok betelepítését segíthetik elő, amelyek az őshonos fajokat kiszorítják (McKinney 2002, 2006). Az urbanizáció egyik fő következménye, hogy a városi területek rendkívül nagy élőhelyi heterogenitással rendelkeznek, amely a széles tájhasználati skálának köszönhető (Savard és mtsai 2000; Thompson és mtsai 2003). Ez a térbeli heterogenitás nagy béta diverzitást is eredményezhet, ami növeli a fajgazdagságot a városon kívüli területekhez képest, különösen azon csoportok esetében, amelyek kis területen is képesek életképes populációkat fenntartani (Niemelä 1999; Wania és mtsai 2006).

A GlobeNet (Global network for monitoring landscape change) elnevezésű nemzetközi projekt 1998-ban jött létre, amelynek keretein belül azt kezdték el vizsgálni, hogy milyen hatást gyakorolhat az urbanizáció a biodiverzitásra a világ különböző országaiban (Niemelä és mtsai 2000). A GlobeNet projekt egy városon kívüli-városszéli-városi erdőszült élőhelygrádienszt jelölt ki, amely az emberi zavarás különböző szintjeit reprezentálja (Pickett és mtsai 2001). A projekt elsődleges célja, hogy számos talajlakó ízeltlábú csoport esetében (szárazföldi ászkarák, pókok, futóbogarak és holyvák) egy gyakran alkalmazott, standardizált mintavételi módszerrel (talajcsapdázás) elemezze az egyes élőlénycsoportok elterjedési mintázatait, ezzel alapot biztosítva mind az időbeli, mind a térbeli összehasonlíthatósághoz. A projekt keretében végzett tanulmányok többsége a futóbogarakra összpontosított (Niemelä és mtsai 2002; Ishitani és mtsai 2003; Magura és mtsai 2004, 2008b, c, d, 2010a; Sadler és mtsai 2006; Elek és Lövei 2007; Gaublonne és mtsai 2008; Tóthmérés és mtsai 2011). Ugyanakkor más ízeltlábú taxonokkal kapcsolatos kutatások

korlátozottak (pókok: Alaruikka és mtsai 2002; Magura és mtsai 2008d, 2010b; Horváth és mtsai 2012, 2014; Lövei és mtsai 2018; szárazföldi ászkarákok: Hornung és mtsai 2007; Vilisics és mtsai 2007; Magura és mtsai 2008a, d; holyvák: Magura és mtsai 2013).

2. Irodalmi áttekintés

2.1. A lékek hatása gerinctelen közösségekre

Az erdei ökoszisztémák egyaránt kitettek olyan antropogén hatásoknak, amelyek következtében Európa szerte drasztikus degradációs folyamatok mennek végbe (Wade és mtsai 2003; Seidl és mtsai 2014; Hlásny és mtsai 2021). Mivel a fás szárú növények generációs ciklusa évtizedeket vesz igénybe, evolúciósan lassabban alkalmazkodnak az antropogén tevékenység okozta klímaváltozáshoz és az egyre erősödő környezeti stresszhatásokhoz (Lindner és mtsai 2010; Seidl és mtsai 2017; Brodribb és mtsai 2020). Ez komoly probléma, hiszen az erdők a szárazföldi élővilág biodiverzitásának alapjait képezik (Brodribb és mtsai 2020) és olyan esszenciális ökoszisztéma-szolgáltatásokat biztosítanak, mint a mikro- és makroklimatikus reguláció, a szén-dioxid megkötése, valamint a primer biomassza termelés (Seidl és mtsai 2014; Morris és mtsai 2016; Thom és Seidl 2016). Az emberi társadalmak létfenntartása közvetlenül függ ezektől az ökoszisztéma-szolgáltatásoktól, miközben az antropogén nyomás globális szinten módosítja az erdők szerkezeti integritását és térbeli eloszlását (Wade és mtsai 2003; Paillet és mtsai 2010). Az erdőgazdálkodás és a fakitermelés gyakran az erdőszerkezetek homogenizálódásához vezet (Penone és mtsai 2019; Bengtsson és mtsai 2000). Ezenkívül a leromlott állapotú és elpusztult faegyedeket gyakran eltávolítják, annak ellenére, hogy sok erdei faj szorosan kötődik a holtfákhoz (Cobb és mtsai 2011; Seibold és mtsai 2015; Thorn és mtsai 2015). Ezért számos szerző úgy véli, az erdőgazdálkodás jelentős negatív hatást gyakorol a biodiverzitásra (Paillet és mtsai 2010; Seibold 2015; Muys és mtsai 2022; Staab és mtsai 2023). Ezzel szemben a természetes zavarások, mint például a viharok vagy erdőtüzek nagy mennyiségű holt faanyagot és léket hoznak létre, ezáltal

gyakran fokozzák az élőhelyek heterogenitását és biodiverzitását (White és Pickett 1985; Müller és mtsai 2008; Swanson és mtsai 2011). Emellett a gazdasági és esztétikai okokból végzett fakitermelések (úgynevezett kármentő jellegű vágások) tovább degradálják az erdei biodiverzitást (Thorn és mtsai 2018; Müller és mtsai 2019).

Az erdőtársulásokat globálisan érintő legjelentősebb abiotikus stressztényezők az aszályos időszakok (Girardin és mtsai 2016; Senf és mtsai 2018, 2021), a szélviharok (Gregow és mtsai 2017; Forzieri és mtsai 2021; Senf és mtsai 2021), valamint az erdőtüzek (Dupuy és mtsai 2020; Forzieri és mtsai 2021; Senf és mtsai 2021). Az elmúlt közel harminc évben a globális klímaváltozás és az átalakuló földhasználati mintázatok fokozták e három zavaró tényező gyakoriságát és ökológiai következményeit (Seidl és mtsai 2017; McDowell és mtsai 2020). A globális felmelegedés felerősödésével az aszályok, a viharok és a tüzek gyakorisága, kiterjedése és ereje – amelyek a zavarás mértékét is meghatározzák – a mérsékelt égövben is várhatóan még tovább fokozódik (Seidl és mtsai 2014; Samaniego és mtsai 2018; Spinoni és mtsai 2018). Ez a tendencia komoly kihívást jelent az erdők ökológiai szempontból megfelelő állapota, illetve a hozzájuk kötődő élőlényközösségek természetes alkalmazkodóképessége vonatkozásában (Allen és mtsai 2015; Thorn és mtsai 2019; McDowell és mtsai 2020). Ezek a környezeti katasztrófák alapjaiban formálják át az erdei ökoszisztémák fizikai környezetét, különösen a mikroklimát (Kopacek és mtsai 2020), valamint a víz és a létfontosságú tápanyagok hozzáférhetőségét (Franklin és mtsai 2000; Seidl és mtsai 2016; Thom és mtsai 2020). Hasonlóképpen hatást gyakorolnak a kulcsfontosságú biotikus elemekre, mint például a szélvihar után fennmaradt (túlélő) faegyedek és cserjék elterjedésére és szerkezeti felépítésére, továbbá átalakítják a lebontó (szaprofita) és a fás szárúakkal együttélő (szimbionta) közösségeket (Franklin és mtsai 2000; Swanson és mtsai 2011; Malström 2012). Mindez számos olyan

további jellemzőt befolyásol az erdőben, mint a szerkezeti tulajdonságok – a talaj- és avarviszonyok, a lombkorona- és aljnövényzet-borítottság, valamint a mikroélőhelyek elérhetősége és térbeli eloszlása (Franklin és mtsai 2000; Kopacek és mtsai 2020, Sallé és mtsai 2021). Végző soron e folyamatok révén az erdei biodiverzitás is gyökeres változásokon megy keresztül (Thom és mtsai 2016; Viljur és mtsai 2022).

A zavarási rendszerek az ökoszisztémákat érő természetes és antropogén bolygatások térbeli és időbeli mintázatát, gyakoriságát és intenzitását írják le, amelyek alapvetően meghatározzák az erdei élőhelyek szerkezetét és dinamikáját (White és Pickett 1985; Pulsford és mtsai 2016; Seidl és mtsai 2017). Számos tényező befolyásolhatja az úgynevezett zavarási örökségek (azok a biológiai, szerkezeti és környezeti feltételek, amelyek egy ökoszisztémában egy zavaró esemény után is fennmaradnak) jellegét, mennyiségét és térbeli-időbeli eloszlását (Cours és mtsai 2023). Egyúttal a zavarás után az ízeltlábú közösségek összetételére és szerkezetére gyakorolt hatására is befolyással vannak a zavarási örökségek (Cours és mtsai 2023). Egy alapvető fontosságú tényező a zavarási rendszer, mivel drámaian befolyásolja a zavarási örökségek mennyiségét, eloszlását és sokféleségét (Pulsford és mtsai 2016; Chang és mtsai 2019; Krawchuck és mtsai 2020).

Széles körben elterjedt az az erdőgazdálkodási módszer, ahol a telepített faállományokat kifejezetten a faiparnak szánják (faanyagtermelő erdők). Ennek nyomán fokozódik az erdők fragmentáltsága és jelentős környezeti változások következnek be szinte minden európai őshonos erdőben. Ezek a beavatkozások a természetes élőhelyeken számos őshonos élőlény túlélését veszélyeztetik (Paillet és mtsai 2010; Magura és mtsai 2015). Európa területének 36%-át erdők borítják, de ezeknek az erdőknek csak 1,7%-a tekinthető természetesnek (Magura és mtsai 2015). Az ilyen, kezeletlen erdőkben olyan mikroélőhelyek találhatók, amelyek lehetőséget biztosítanak

az erdei specialista fajok tartós megtelepedéséhez, továbbá táplálékforrásokat biztosítanak a szaprofág szervezeteknek (például korhadó anyagok, öreg és nagy fák, üregek) (Paillet és mtsai 2010, Nagy és mtsai 2015). Ezzel szemben az intenzíven kezelt erdőállományok szerkezete és fajösszetétele gyakran egyszerűsödik, ami a faji diverzitás, a korszerkezet és a vertikális rétegzettség csökkenésével, valamint az állományszerkezeti heterogenitás mérséklődésével járhat (Uhl és mtsai 2024). A vágásos erdőgazdálkodás során az erdő nagy részét kitermelik, majd újraerdősítik, ami által azonos korú és szerkezetű monokultúras állományok jönnek létre (Magura és mtsai 2015). Ez jelentős hatással van az eredeti ízeltlábú fauna összetételére is (Kuuluvainen és mtsai 2012; Oxbrrough és mtsai 2012). Az erdőgazdálkodási eljárások közül a hagyományos terület- és talajelőkészítéssel (kivágás, talajművelés, tárcsázás) járó tarvágás az egyik legerőteljesebb módszer a mikroklimatikus tényezők megváltoztatására. A tuskók eltávolítása és a felső talajszint bolygatása jelentősen fokozza a párolgást, valamint megemeli a talaj- és a levegőhőmérsékletet (Magura és mtsai 2001, 2015). Bár az egykorú erdőkben elterjedt gyakorlat a tarvágás és az azt követő talaj-előkészítés (pl. tuskózás), könnyen belátható, hogy ez a módszer drasztikusan megváltoztatja az erdő mikroklimáját.

A folyamatos erdőborítást biztosító erdőgazdálkodás hasznos lehet az erdők biológiai sokféleségének megőrzésében (Magura és mtsai 2015). A szálaló erdőgazdálkodási módszer során a fákat egyenként (szálalóvágás) vagy kis csoportokban (csoportos szálaló vágás) távolítják el az erdőből. Így az erdő szerkezete és kora változatos lesz, biztosítva ezáltal a folyamatos erdőborítást a területen. A változatos korú erdők felújítása az érzékeny fajok számára kedvezőbb feltételeket biztosíthat az egykorú állományokhoz képest, hozzájárulva az eredeti ízeltlábú fauna fennmaradásához és megújulásához (Kuuluvainen 2012; Magura és mtsai 2015; Siira-Pietikainen és mtsai 2009).

A folyamatos erdőborítást biztosító erdőgazdálkodás ízeltlábúakra gyakorolt hatásait azonban eddig kevesen vizsgálták, mely alapján hiánypótlóak a nagyobb volumenű, átfogó kutatások (Kuuluvainen 2012; Magura és mtsai 2015).

A talajlakó futóbogarak (Coleoptera: Carabidae), a pókok (Arachnida: Araneae) és a szárazföldi ászkarák (Isopoda: Oniscidea) az erdőgazdálkodási módszerek hatáselemzése során gyakran használt, kiváló indikátorszervezetek. A különböző csoportok taxonómiaiailag jól ismertek és könnyen gyűjthetők talajcsapdás vagy avarrostálós mintavételi módszerrel (Magura és mtsai 2001; Horváth és mtsai 2012).

2.1.1. A lécek kutatása során tesztelt hipotézisek

Az előbbi tudományos kontextus információbázisának bővítése céljából kutatásunk fő szempontja a talajfelszíni erdei specialista ízeltlábúak (futóbogarak, pókok és szárazföldi ászkarák) diverzitásának vizsgálata volt.

- 1) Feltételeztük, hogy a csoportos szálalóvágás nem okoz számottevő változást a környezeti feltételekben és a természetes folyamatokat (széldöntés) imitáló eredményekhez vezet, míg a tarvágás drasztikusan megváltoztatja az eredeti környezeti viszonyokat.
- 2) Feltételeztük tehát, hogy sem a széldöntés által kialakult lécek, sem a csoportos szálalóvágással megjelent lécek nem okoznak jelentős változást az erdei specialista fajok diverzitásában a természetes erdőkhöz képest.
- 3) Mivel azonban a tarvágás kiterjedt nyílt talajfelületet hoz létre és megszünteti a mikroélőhelyeket, valamint az erdei specialista fajok számára szükséges forrásokat (Matveinen-Huju és mtsai 2008), azt feltételeztük, hogy a tarvágásokban az erdei specialista fajok

fajgazdagsága szignifikánsan kisebb lesz a csoportos szálalóvágással kitermelt lécekhez és a széldöntés által kialakult lécekhez, valamint a természetes erdőállományokhoz képest.

2.2. Az urbanizáció hatása talajfelszíni gerinctelenekre

Napjainkban az urbanizáció a globális környezeti változások egyik jelentős formája, amely számos őshonos faj diverzitására és fennmaradására negatív hatással lehet. Az urbanizáció hatására bekövetkező élőhely-átalakulás és fragmentáció jelentősen befolyásolja a szárazföldi ökoszisztémák fajösszetételét és biodiverzitását, ezért az urbanizáció biodiverzitásra gyakorolt hatásainak értékelése és megértése kiemelt jelentőségű (Fenoglio és mtsai 2020; Hou és mtsai 2023). A városi területek terjeszkedése jelentős hatással bír a biológiai sokféleségre nézve, azonban a városi ökoszisztémák biológiai sokféleségének abiotikus mozgatórugói még nem teljesen ismertek a Föld legfajgazdagabb állattörzse, az ízeltlábúak esetében (Lewthwaite és mtsai 2024). Nagyfokú diverzitásuk, korlátozott térigényük és egyedi terjedési mintázatuk miatt az ízeltlábúak kiváló indikátorként szolgálnak a városi biológiai diverzitást meghatározó tényezők modellezéséhez (Lewthwaite és mtsai 2024). A városi ízeltlábúak elterjedését meghatározó tényezők feltárása éppen ezért kulcsfontosságú. A táplálékhálózatok szerves részeként sokrétű ökoszisztéma-szolgáltatást nyújtanak (Narango és mtsai 2018), a városi táplálékláncok leegyszerűsödésével ráadásul a kulcsfajok funkcionális szerepe még inkább felértékelődik (Felson és mtsai 2018). Mivel az ízeltlábúak rendkívül változatos trofikus szinteket képviselnek, biodiverzitásuk megőrzése számos más szervezet számára is alapvető fontosságú; nélkülözhetetlen táplálékbázist biztosítanak például a városi madaraknak (Braaker és mtsai 2017). Az ízeltlábúak emellett kulcsszerepet játszanak a lebontó

folyamatokban, a tápanyag-körforgásban és a biológiai „kártévőirtásban” (Ossola és mtsai 2016). Átfogó elemzések révén jobban megismerhetjük a városi ökológiában eddig kevésbé vizsgált taxonokat is (pl. szaprofita fajok, más mikroszkopikus (mikrobioták) élőlények) (Newbound és mtsai 2010; Tresch és mtsai 2019).

Az urbanizáció két legfontosabb következménye az élőhelyek csökkenése és átalakulása, amelyek viszont az elsődleges okai a strukturális és funkcionális diverzitás jól dokumentált csökkenésének az urbanizált élőhelyeken (Eötvös és mtsai 2020). Ezenkívül az urbanizáció jelentősen befolyásolja a biotikus és abiotikus tényezőket (Papp és mtsai 2020). Ha tovább folytatódik a városok térfoglalása, a globális városi földterület 2030-ra 1,2 millió km²-rel fog növekedni, ami a 2000-es évhez képest gyakorlatilag megháromszorozza a teljes globális városi „lábnyomot” (Seto és mtsai 2012). Napjainkban a városi területek növekedése aggasztó tendenciát mutat, mivel a beépített területek növekedési üteme kétszeresen meghaladja a demográfiai növekedést (Angel 2011).

A városok folyamatos terjeszkedése jelentős nyomást gyakorol a városszéli ökoszisztémákra, ami a fajok abundanciájának és diverzitásának visszaesését vonhatja maga után (Piano és mtsai 2019). A városi területek terjeszkedése lokális és globális szinten egyaránt a biodiverzitás csökkenését és a természetes élőhelyek átalakulását vagy eltűnését eredményezi (McDonald és mtsai 2008). Emellett az urbanizáció számos faj egyedsűrűségére is negatív hatással lehet, bár ennek mértéke és iránya az éghajlati viszonyoktól, valamint a fajok urbanizációval szembeni toleranciájától is függ; míg egyes, az urbanizált környezethez jól alkalmazkodó generalista fajok egyedsűrűsége növekedhet, más fajoké jelentősen csökkenhet (Szabó és mtsai 2023). Ez a folyamat azt jelenti, hogy a városi lakosság száma 2030-ra közel 5 milliárd főre fog emelkedni. Ugyan keveset tudunk a városok terjeszkedésének

lehetséges jövőbeli helyeiről, nagyságrendjéről és üteméről (Seto és mtsai 2012), de az bizonyos, hogy a városiasodási folyamatok az életközösségek homogenizálódásával járnak együtt, mely a generalista fajok dominanciája miatt a biodiverzitás csökkenését eredményezi (Hernández-Téllez és mtsai 2023).

2.2.1. Az urbanizáció kutatása során tesztelt hipotézisek

Vizsgálatunk célja az volt, hogy felmérjük az urbanizáció talajfelszíni pókegyüttesekre gyakorolt hatását. Számos hipotézist dolgoztak ki a különféle emberi zavarások ízeltlábú közösségekre gyakorolt hatásainak magyarázatára. Ezért a következő hipotéziseket teszteltük:

- 1) *Növekvő zavarási hipotézis*: a fajszám a városon kívüli területektől az erősen zavart városi területek felé csökken (Gray 1989).
- 2) *Élőhely specialista fajok hipotézise*: a növekvő zavarás következtében az erdei specialista fajok száma az erősen zavart városi területek felé haladva csökken (Magura és mtsai 2004).
- 3) *Opportunista faj hipotézis*: az opportunisták ki tudják használni a nagymértékű zavarás előnyeit és dominanciájuk az erősen zavart városi élőhelyek felé növekszik (Gray 1989).
- 4) *Mátrix faj hipotézis*: a városi erdőfoltok az emberi tevékenység következtében park jellegűvé válnak (nyílt foltok jelennek meg) és az erdőt körülvevő mátrixokból (vizsgálatunk esetében a környező nyílt élőhelyekről) fajok hatolhatnak be az erdőfoltokba, így a városi élőhelyen a nyílt élőhelyhez kötődő fajok száma nagyobb, mint a városszéli és városon kívüli élőhelyeken (Tóthmérész és mtsai 2011).
- 5) *Nedvességkedvelő fajok hipotézise*: a páratartalom a városon kívüli élőhelyeken a legmagasabb, ezért a nedvességkedvelő fajok száma a

városon kívüli élőhelyektől a városi élőhelyek felé haladva csökken (Magura és mtsai 2013).

- 6) *Szárazságtűrő fajok hipotézise*: az urbanizáció következtében csökken az erdőkben a páratartalom, ezért a szárazságtűrő fajok száma a városi élőhelyen a legnagyobb (Horváth és mtsai 2012).
- 7) *Fénykedvelő fajok hipotézise*: az urbanizáció a városi erdőfoltok nyíltabbá és világosabbá válását is eredményezi, ezért a fénykedvelő fajok száma a városon kívüli területektől a városi területekig növekszik (Horváth és mtsai 2012).
- 8) *Zavarásra érzékeny fajok hipotézise*: a zavarásra érzékeny fajok száma a városon kívüli élőhelyektől a városi élőhelyek felé csökken (Tajthi és mtsai 2017).
- 9) *Hálószővő fajok hipotézise*: a hálószővő pókok fajszáma a városon kívüli mintavételi területektől a városi mintavételi területekig a növekvő mértékű erdőgazdálkodás következtében csökken (Lövei és mtsai 2018).

3. Anyag és módszer

3.1. Mintavételi területek

Az erdőgazdálkodás talajlakó pókegyüttesekre gyakorolt hatását a debreceni Nagyerdő területén vizsgáltuk. A debreceni Nagyerdő természetvédelmi története a 20. század elejére nyúlik vissza, amikor a terület északkeleti részén egy 31 hektáros tömböt védetté nyilvánítottak; ez a rész lett a hazai Természetvédelmi Törzskönyv legelső tétele. A század közepére a Pallagi út két oldalán egy új, 86 hektáros, országos jelentőségű természetvédelmi területet jelöltek ki, amelynek kiterjedése két évtizeddel később további 11 hektárral növekedett (Lovas 1991). A debreceni Nagyerdő növényzete a Dél-Nyírség flórájába, az Eupannonicum flóraidékbe, azon belül is a Nyírségense flórajárásba tartozik. Több jelentős társulással is találkozhatunk, ilyenek az erdőtársulások, mint pl. a tölgy – kőris – szil ligeterdők (*Fraxino pannonicae - Ulmetum*), a pusztai tölgyesek (*Festuco rupicolae - Quercus roboris*) és a zárt homoki tölgyesek (*Convallario - Quercetum roboris*). Ezen felül jellemzők a nyílt társulások, mint például a mészkerülő homokpuszta (*Festuco vaginatae - Corynephorum*) és a homokpusztarétek (*Astragalo-Festucetum rupicolae*). Jellegzetes őshonos lágyszárú növényfajok a magyar kökörcsin (*Pulsatilla pratensis ssp. hungarica*), a debreceni csormolya (*Melampyrum nemorosum ssp. debreceniense*) és a réti angyalgyökér (*Angelica palustris*). A debreceni Nagyerdő gazdálkodás alatt álló részein a kemény lombos állományok (főként kocsányos tölgy (*Quercus robur*) dominálnak, amelyek mellett kisebb kiterjedésben lágyszárú lombos és fenyőállományok is előfordulnak.

Az urbanizáció talajfelszíni pókegyüttesekre gyakorolt hatásainak vizsgálatát egy városon kívüli-városszéli-városi élőhelygradiens mentén

végeztük Szegeden és a környező féltermészetes ártéri erdőfoltokban a Tisza-ártéren. A kiválasztott élőhelytípusok egymástól legalább 1 kilométerre helyezkedtek el. Ezeken a vizsgálati területeken a szürke nyár (*Populus canescens*), a fehér fűz (*Salix alba*), az vénic szil (*Ulmus laevis*), az európai kőris (*Fraxinus excelsior*) és a közönséges platán (*Platanus x acerifolia*) uralta összefüggő erdőfoltok találhatók.

A három élőhelytípust az alábbiak jellemzik:

- Városon kívüli területek – épületektől mentes, alacsony intenzitású erdőgazdálkodás jellemzi őket,
- Városszéli területek – sétatakkal és túraösvényekkel tarkítva, kevés turistával és kutyasétáltatóval. A kidőlt fákat és letört ágakat rendszeresen eltávolítják, az aljnövényzetet ugyanakkor nem ritkítják.
- Városi területek – egy sűrűn látogatott folyópart és egy kemping közelében kijelölt mintavételi helyek. Intenzív területkezelés jellemzi őket: a fákat és a cserjéket erősen ritkítják, ami park jelleget kölcsönöz a környezetnek. A lehullott ágakat eltávolítják, a gyepet rendszeresen kaszálják, a levágott fitomasszát pedig elszállítják a területről (1. táblázat).

3.2. Mintavételi módszer

A debreceni mintavételi területünkön, a talajfelszíni ízeltlábúakat (futóbogarak, pókok és szárazföldi ászkarákok) négy élőhelytípusban gyűjtöttünk: (i) a szélöntések által keletkezett lékek (0,005 ha) kifejezetten erős szél után jönnek létre, így természetes léket hozva létre az erdőben; (ii) a csoportos szálaló vágással keletkezett lékekben egy kis méretű faállományt távolítottak el (0,05 ha); (iii) a tarvágásokon minden fát kitermeltek és a faanyagot eltávolították, így 1 ha nagyságú tarvágott terület jött létre; (iv)

kontroll területként 135 éves, kezeletlen (5 ha) zárt lombkoronájú erdőállományt választottunk. Minden élőhelytípusban hat mintavételi helyet jelöltünk ki.

Az ízeltlábúak gyűjtése avarrosta segítségével történt. Minden mintavételi területen 2 random módon kijelölt helyen, egymástól legalább 10 méterre történt a mintavétel. Ez 48 mintát jelentett (4 élőhelytípus x 6 ismétlés x 2 minta). A mintavételi helyek között 100-500 méter távolság volt.

Az avarrostálással történő mintavételezéssel az erdő ízeltlábúinak adott időpillanatbeli stádiumát tudtuk reprezentálni. Ezzel a gyűjtési módszerrel a talajfelszín makrofaunája hatékonyan gyűjthető (Martelli és mtsai 2004). A mintavétel május közepétől október elejéig tartott. A mintákat négyhetes periódusban gyűjtöttük, a fent említett időintervallumban, összesen hét alkalommal. A gyűjtések során egy 25 cm x 25 cm-es fémkeretet használtunk. A teljes aktivitási periódus alatt tartó mintavételezés nyújtotta eredmények összegzésével nem csak egy kvalitatív, de egy megbízható kvantitatív képet is kaphatunk az adott közösséget alkotó ízeltlábú populációkról.

A gyűjtött mintákat laboratóriumi körülmények között válogattuk ki és 70%-os etil-alkoholban tároltuk őket.

A szegedi mintavételi területünkön minden élőhelytípuson belül (városon kívüli, városszéli, városi) négy mintavételi helyet választottunk ki, amelyek területe legalább 2500 m² volt és egymástól legalább 100 méterre helyezkedtek el. Minden mintavételi területen véletlenszerűen tíz csapdát helyeztünk el egymástól legalább 10 méterre. Minden mintavételi időszakban 120 mintát gyűjtöttünk (3 élőhelytípus × 4 mintavételi terület × 10 talajcsapda). A csapdák 100 milliliter 75%-os etilénghlikolt tartalmaztak ölü- és tartósító folyadékként. A csapdákat 2014. június elejétől október elejéig négyhetente ürítettük. Az összegyűjtött mintákat laboratóriumban válogattuk és a pókokat a további feldolgozásig 70%-os etil-alkoholban tároltuk. A fajsztű határozás

Roberts (1995), valamint Nentwig és mtsai (2024) internetes határozója alapján történt. A mintavételi időszakokban minden vizsgált helyszínen hat olyan környezeti háttérváltozót mértünk/becsültünk, amelyek befolyásolhatják a pókfajok elterjedését (1. táblázat).

A mintavételi pontok közötti minimális távolságok (Debrecenben 10–500 m, Szegeden > 100 m a mintavételi helyek és >10 m a csapdák között) garantálták a minták térbeli függetlenségét és a térbeli autokorreláció elkerülését a talajlakó ízeltlábúak mozgáskörzetéhez mérten.

1. táblázat A hat vizsgált környezeti változó átlagértékei ($\pm$ SE) az urbanizációs gradiens mentén, Szegeden.

Környezeti változók	Városon kívüli	Városszéli	Városi
Relatív páratartalom (%)	76,3 $\pm$ 0,86	70,4 $\pm$ 0,97	58,3 $\pm$ 1,05
Avarborítás (%)	24,3 $\pm$ 2,25	22,6 $\pm$ 2,42	15,2 $\pm$ 1,75
Korhadó faanyag borítása (%)	16,1 $\pm$ 1,13	15,3 $\pm$ 1,22	5,2 $\pm$ 0,23
Lágyszárúak borítása (%)	24,1 $\pm$ 2,83	25,3 $\pm$ 3,09	37,2 $\pm$ 1,13
Cserjeborítás (%)	47,6 $\pm$ 1,24	53,4 $\pm$ 1,13	5,3 $\pm$ 1,82
Lombozati borítás (%)	94,2 $\pm$ 1,12	82,4 $\pm$ 1,52	64,7 $\pm$ 2,64

3.3. Adatfeldolgozás

A nagyerdei mintákat a teljes mintavételi időszakra összevontuk a statisztikai elemzések során. Általánosított lineáris modell (GLM) segítségével teszteltük a teljes fajszám és a talajfelszíni ízeltlábúak erdei specialista fajai

közötti különbségeket a vizsgált élőhelyek között (széldöntéses, csoportos száraló vágás, tarvágás és természetes erdő). Ha a GLM szignifikáns különbséget mutatott az átlagok között, az átlagok összehasonlítására Tukey-tesztet alkalmaztunk (StatSoft Inc. 2010).

A Szegeden begyűjtött fajokat élőhelyi (erdei, generalista, nyílt élőhely) és ökológiai igényük (nedvességkedvelő, szárazságtűrő, árnyékkedvelő és fénykedvelő fajok), valamint vadászati stratégia (hálószővő és vadászó fajok) és zavarásra való érzékenység (zavarásra érzékeny és zavarásra nem érzékeny) alapján kategorizáltuk (Buchar és Ruzicka 2002; Nentwig és mtsai 2024). A statisztikai elemzéshez az egyes csapdákból származó fogásokat minden gyűjtési időszakra összevontuk.

Általánosított lineáris modellt (GLM) használtunk a három élőhelytípus közötti különbségek felmérésére a pókok fajszáma, az eltérő élőhelyi és ökológiai igényű fajok, valamint a hálószővő és a zavarásra érzékeny fajok tekintetében. A függő változók eloszlását Poisson-eloszlásnak vettük a *log link* függvényvel. Ez az eloszlás feltételezi, hogy az adatok átlaga és szórása egyenlő. A tényleges adatok eltérnek ettől a feltételezéstől, mivel a szórás sokkal nagyobb, mint az átlag (O'Hara és Kotze 2010). Ezt a biológiai állapotot (overdiszperzió) a Pearson χ^2 segítségével is beépítettük a modellbe (Zuur és mtsai 2009). Ezért kvázi-Poisson-eloszláson alapuló GLM-et használtunk. Az átlagok többszörös összehasonlításához LSD-tesztet végeztünk, amennyiben a GLM szignifikáns különbséget mutatott az átlagok között (StatSoft Inc. 2010).

Többdimenziós skálázással (MDS) hasonlítottuk össze a talajfelszíni pókegyüttesek összetételét az urbanizációs gradiens mentén, a Hellinger-távolságfüggvény alkalmazásával (Legendre és Legendre 2012).

A különböző mértékben urbanizált mintavételi helyekre jellemző indikátorfajok és fajegyüttesek azonosítására a karakterfaj-analízist (IndVal –

Indicator Value módszer) alkalmaztuk (Dufrêne és Legendre 1997). Az eljárás lehetővé teszi az indikátorfajok és fajegyüttesek meghatározását a mintavételi helyek hierarchikus vagy nem hierarchikus klasszifikációja alapján. A mintavételi helyek csoportosítását a fajok abundanciáin alapuló Bray–Curtis-féle hasonlósági függvény alkalmazásával határoztuk meg.

Az így létrehozott mintavételihely osztályozás alapján az IndVal-módszer az egyes csoportokhoz tartozó indikátorfajokat azonosítja. Indikátorfajnak azokat a fajokat tekintjük, amelyek az adott csoportot a leginkább karakterizálják: elsősorban az adott csoportban fordulnak elő, és az ahhoz tartozó mintavételi helyek többségén jelen vannak. A módszer robusztus a különböző taxonok abszolút abundanciája közötti eltérésekkel szemben. Emellett a Monte Carlo-féle permutációs teszt alkalmazásával az egyes fajok indikátorértékeinek statisztikai szignifikanciája is meghatározható (Legendre és Legendre 1998; McGeoch és Chown 1998).

4. Eredmények

4.1. Az erdőgazdálkodás hatása talajfelszíni ízeltlábúakra a debreceni Nagyerdő területén

A mintavételi időszakban 118 talajfelszíni ízeltlábú faj 1093 egyedét gyűjtöttük (pókok: 69 faj, 379 egyed; szárazföldi ászkarákok: 5 faj, 389 egyed és futóbogarak: 44 faj, 325 egyed). Eredményeink azt mutatták, hogy a talajfelszíni ízeltlábú fajok teljes fajszáma szignifikánsan nagyobb volt a csoportos szálaló vágással kialakult lékekben, mint a tarvágásokban és a természetes erdőkben (Wald statisztika = 15,66, d.f.=1, 3, $p < 0,01$; 1A ábra). Nem volt szignifikáns különbség a széldöntéses lékek, a tarvágások és a természetes erdők között. Erdei specialista fajként 21 fajhoz tartozó 119 egyedet határoztunk meg, ebből 10 faj pók, 2 faj szárazföldi ászkarák és 9 faj futóbogár (1. táblázat). A tarvágásokban az erdei fajok száma szignifikánsan kisebb volt, mint a többi élőhelytípusban. Sőt, ebben a paraméterben nem volt szignifikáns különbség a széldöntéses lékek, a csoportos szálalóvágással kialakult lékek és a természetes erdők között (Wald-statisztika = 33,13; d.f.=1, 3; $p < 0,05$; 1B ábra).

4.2. Az urbanizáció hatása talajfelszíni pókegyüttesekre Szegeden és Szeged környéki ártéri erdőkben

Az egyéves vizsgálat során 43 talajfelszíni pókfaj 4409 egyedét sikerült meghatározni. Ezen fajok közül hat 100-nál több egyeddel volt jelen. A leggyakoribb faj az *Ozyptila praticola* volt 1734 egyeddel, ezt követi a *Piratula hygrophila* 842 egyeddel. Ez a két faj az összegyedszám több mint 58%-át tette ki. A fajok és egyedszámok eloszlását a három élőhelytípusban a

2. táblázat mutatja be. Az adatokból kiderül, hogy a pókokat a legnagyobb egyedszámban a városon kívüli területeken gyűjtöttük, míg a legkevesebbet a városi területeken. A fajszám ugyanakkor a városi területeken volt a legnagyobb.

4.2.1. A legnagyobb denzitásban gyűjtött fajok jellemzése

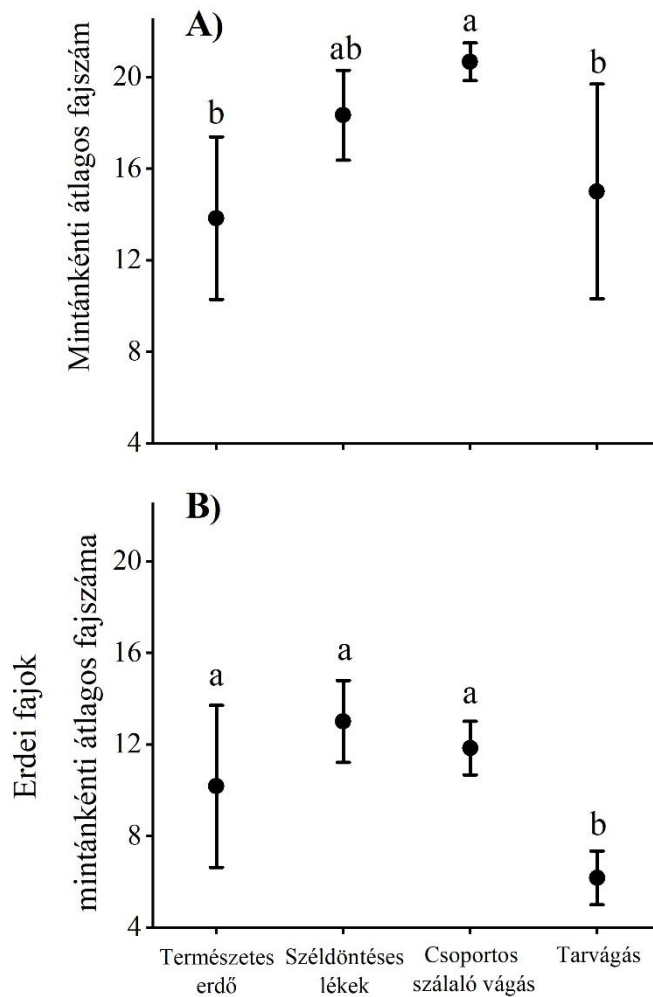
A gyűjtött pókegyüttesek szerkezetét és a zavarásokra adott válaszreakcióit alapvetően a közösséget domináló fajok ökológiai igényei és toleranciaküszöbei határozzák meg. Az alábbiakban bemutatott nagy denzitású fajok ökológiai jellemzői (nedvesség- és fényigény, zavarásra való érzékenység) kulcsfontosságúak annak megértéséhez, hogy az urbanizáció és az erdőkezelés során tapasztalt mikroklima-változások miért idéznek elő szelektív fajcserét a közösségekben.

Diplocephalus picinus (Blackwall, 1841) – Familia: Linyphiidae

A faj ismert Nyugat-, Észak- és Közép-Európából. Mocsarakban, gyepekben és nedves erdőkben él. Nem specifikus egyetlen környezeti tényezőre nézve sem. Erdei, zavarásra nem érzékeny faj.

Diplostyla concolor (Wider, 1834) – Familia: Linyphiidae

A vitorláspókok családjának egyik legtömegesebben előforduló faja. Ismert egész Európából és Észak-Amerikából. Részlegesen sztenotop, ombrophil és hygrobiont faj. Nedves erdők gyepszintjében, valamint kertekben, réteken és parkokban él. Zavarásra nem érzékeny.



1. ábra. A teljes fajszám (A) és az erdei fajok (B) (beleértve a talajfelszíni bogarakat, pókokat és szárazföldi ászkarákat) mintánkénti átlagos fajszáma ($\pm$ SE) a vizsgált élőhelytípusokban. A különböző betűk szignifikáns különbségeket jeleznek a Tukey-tesztel ($p < 0,01$).

2. táblázat. Az erdei specialista futóbogár, pók és szárazföldi ászkarák fajok egyedszáma, a vizsgált négy élőhelytípusban, Debrecenben.

Erdei specialista fajok	Teljes egyedszám	Természetes erdő	Széldöntésem lékek	Csoportos számlalóvágás	Tarvágás
Coleoptera: Carabidae					
<i>Amara convexior</i>	13	2	1	10	0
<i>Amara ovata</i>	5	1	1	3	0
<i>Amara saphyrea</i>	31	2	7	22	0
<i>Asaphidion flavipes</i>	1	0	0	0	1
<i>Bembidion lampros</i>	15	0	2	9	4
<i>Carabus convexus</i>	1	1	0	0	0
<i>Notiophilus palustris</i>	7	2	4	0	1
<i>Notiophilus rufipes</i>	19	3	9	5	2
<i>Ophonus nitidulus</i>	1	0	0	1	0
Arachnida: Araneae					
<i>Anguliphantes angulipalpis</i>	1	1	0	0	0
<i>Cozyptila blackwalli</i>	8	2	2	4	0

Erdei specialista fajok	Teljes egyedszám	Természetes erdő	Széldöntésem lékek	Csoportos számlalóvágás	Tarvágás
<i>Dictyna uncinata</i>	1	0	0	0	1
<i>Diplocephalus picinus</i>	2	2	0	0	0
<i>Micrargus herbigradus</i>	1	0	0	1	0
<i>Microneta viaria</i>	2	2	0	0	0
<i>Pardosa alacris</i>	3	0	0	3	0
<i>Tapinocyba insecta</i>	2	0	1	1	0
<i>Tenuiphantes tenebricola</i>	1	0	0	0	1
<i>Trichoncus affinis</i>	1	0	1	0	0
Isopoda: Oniscidae					
<i>Protracheoniscus politus</i>	1	0	1	0	0
<i>Trachelipus ratzeburgii</i>	3	1	1	1	0
Σ	119	19	30	60	10

3. táblázat A gyűjtött fajok egyedszáma és ökológiai igényeik a három élőhelytípusban, Szegeden és környékén.

Fajok	Élőhelyi kötődés	Zavarásra való érzékenység	Nedvesséigény	Fényigény	Városon kívüli	Városszéli	Városi
<i>Agyneta rurestris</i>	nyílt élőhely	nem érzékeny	tágtúrású	tágtúrású	0	1	2
<i>Alopecosa pulverulenta</i>	nyílt élőhely	nem érzékeny	tágtúrású	tágtúrású	0	0	1
<i>Anyphaena accentuata</i>	erdei	közepesen érzékeny	tágtúrású	árnyékkedvelő	2	1	2
<i>Ceratinella brevipes</i>	generalista	közepesen érzékeny	tágtúrású	árnyékkedvelő	6	0	0
<i>Cheiracanthium mildei</i>	generalista	nem érzékeny	tágtúrású	tágtúrású	0	0	2
<i>Civizelotes pygmaeus</i>	nyílt élőhely	érzékeny	szárazságtűrő	fénykedvelő	0	0	1
<i>Clubiona lutescens</i>	generalista	nem érzékeny	tágtúrású	tágtúrású	0	1	1
<i>Diplocephalus picinus</i>	erdei	közepesen érzékeny	nedvességgkedvelő	árnyékkedvelő	28	75	64
<i>Diplostyla concolor</i>	erdei	nem érzékeny	nedvességgkedvelő	tágtúrású	173	141	253
<i>Drassyllus praeficus</i>	generalista	közepesen érzékeny	szárazságtűrő	tágtúrású	0	0	4
<i>Drassyllus pusillus</i>	nyílt élőhely	nem érzékeny	tágtúrású	fénykedvelő	9	3	29
<i>Enoplognatha ovata</i>	generalista	nem érzékeny	tágtúrású	tágtúrású	1	0	0
<i>Enoplognatha thoracica</i>	generalista	nem érzékeny	tágtúrású	tágtúrású	0	1	0
<i>Erigone dentipalpis</i>	generalista	nem érzékeny	nedvességgkedvelő	tágtúrású	0	0	1
<i>Euryopis flavomaculata</i>	generalista	közepesen érzékeny	tágtúrású	tágtúrású	0	1	0
<i>Gongylidium rufipes</i>	erdei	közepesen érzékeny	nedvességgkedvelő	tágtúrású	0	0	1
<i>Haplodrassus minor</i>	nyílt élőhely	érzékeny	tágtúrású	tágtúrású	0	0	1
<i>Liocranoeca striata</i>	generalista	érzékeny	nedvességgkedvelő	tágtúrású	379	124	25

Fajok	Élőhelyi kötődés	Zavarásra való érzékenység	Nedvességigény	Fényigény	Városon kívüli	Városszéli	Városi
<i>Neon reticulatus</i>	generalista	közepesen érzékeny	nedvességkedvelő	tágtűrésű	0	2	0
<i>Neriere clathrata</i>	generalista	közepesen érzékeny	nedvességkedvelő	tágtűrésű	1	2	0
<i>Ozyptila praticola</i>	generalista	közepesen érzékeny	nedvességkedvelő	tágtűrésű	814	388	532
<i>Palliduphantes insignis</i>	nyílt élőhely	nem érzékeny	szárazságtűrő	fénykedvelő	0	1	3
<i>Pardosa agrestis</i>	nyílt élőhely	nem érzékeny	szárazságtűrő	fénykedvelő	0	0	5
<i>Pardosa alacris</i>	erdei	közepesen érzékeny	szárazságtűrő	árnyékkedvelő	4	4	5
<i>Phrurolithus festivus</i>	generalista	közepesen érzékeny	tágtűrésű	tágtűrésű	5	27	16
<i>Piratula hygrophila</i>	nyílt élőhely	közepesen érzékeny	nedvességkedvelő	tágtűrésű	295	535	12
<i>Robertus arundineti</i>	nyílt élőhely	nem érzékeny	tágtűrésű	fénykedvelő	0	0	1
<i>Robertus lividus</i>	erdei	közepesen érzékeny	nedvességkedvelő	tágtűrésű	0	1	4
<i>Steatoda albomaculata</i>	nyílt élőhely	érzékeny	szárazságtűrő	fénykedvelő	1	0	0
<i>Steatoda triangulosa</i>	generalista	nem érzékeny	tágtűrésű	tágtűrésű	0	0	1
<i>Tenuiphantes flavipes</i>	generalista	közepesen érzékeny	tágtűrésű	tágtűrésű	0	1	0
<i>Tenuiphantes tenuis</i>	generalista	közepesen érzékeny	tágtűrésű	tágtűrésű	9	2	26
<i>Trachyzelotes pedestris</i>	nyílt élőhely	közepesen érzékeny	tágtűrésű	fénykedvelő	40	8	38
<i>Trochosa ruricola</i>	generalista	nem érzékeny	tágtűrésű	árnyékkedvelő	38	153	70
<i>Trochosa terricola</i>	generalista	nem érzékeny	tágtűrésű	árnyékkedvelő	0	1	0
<i>Walckenaeria alticeps</i>	erdei	érzékeny	nedvességkedvelő	árnyékkedvelő	1	3	0
<i>Walckenaeria nudipalpis</i>	erdei	közepesen érzékeny	nedvességkedvelő	tágtűrésű	6	0	0

Fajok	Élőhelyi kötődés	Zavarásra való érzékenység	Nedvesséigény	Fényigény	Városon kívüli	Városszéli	Városi
<i>Xysticus kochi</i>	nyílt élőhely	nem érzékeny	tágtúrású	fénykedvelő	0	0	3
<i>Zelotes aeneus</i>	nyílt élőhely	nem érzékeny	szárazságtűrő	fénykedvelő	0	0	2
<i>Zelotes apricorum</i>	generalista	közepesen érzékeny	tágtúrású	tágtúrású	2	3	6
<i>Zelotes electus</i>	nyílt élőhely	érzékeny	szárazságtűrő	fénykedvelő	0	0	3
<i>Zelotes erebeus</i>	generalista	érzékeny	tágtúrású	tágtúrású	0	0	1
<i>Zelotes latreillei</i>	generalista	nem érzékeny	tágtúrású	tágtúrású	0	0	1
Σ					1814	1479	1116

Liocranoeca striata (Kulczyński, 1882) – Familia: Liocranidae

Európában és Oroszországban (Európától Dél-Szibériáig) fordul elő. Nedves élőhelyeken (ligeterdők, mocsaras területek, tópartok) a leggyakoribb. Zavarásra közepesen érzékeny faj.

Ozyptila praticola (C. L. Koch, 1837) – Familia: Thomisidae

A faj ismert egész Európából és Közép-Ázsiából. Széleskörűen elterjedt. Meglehetősen gyakori talajon és detrituszban. Nem specifikus egyetlen környezeti tényezőre nézve sem. Zavarásra közepesen érzékeny.

Piratula hygrophila (Thorell, 1872) – Familia: Lycosidae

Európában és Oroszországban (Európától Dél-Szibériáig) fordul elő. Zavarásra közepesen érzékeny faj, ugyanakkor érzékeny a talajfelszín kiszáradására és a növényzet degradációjára. Higrofil faj, mely főleg a nedves, árnyékos és dús aljnövényzetű erdei környezethez kötődik.

Trachyzelotes pedestris (C. L. Koch, 1837) – Familia: Gnaphosidae

Gyakori, Nyugat-Európától Iránig elterjedt faj. Kifejezetten a meleg, nyitott és szárazabb mikroklímájú élőhelyeket kedveli. Alapvetően xerofil faj, így a városi park jellegű nyílt élőhelyeken nagy egyedszámban megtalálható. Közepesen érzékeny, ugyanakkor a talajszerkezet és a növényborítottság változásaira érzékenyen reagál.

Trochosa ruricola (De Geer, 1778) – Familia: Lycosidae

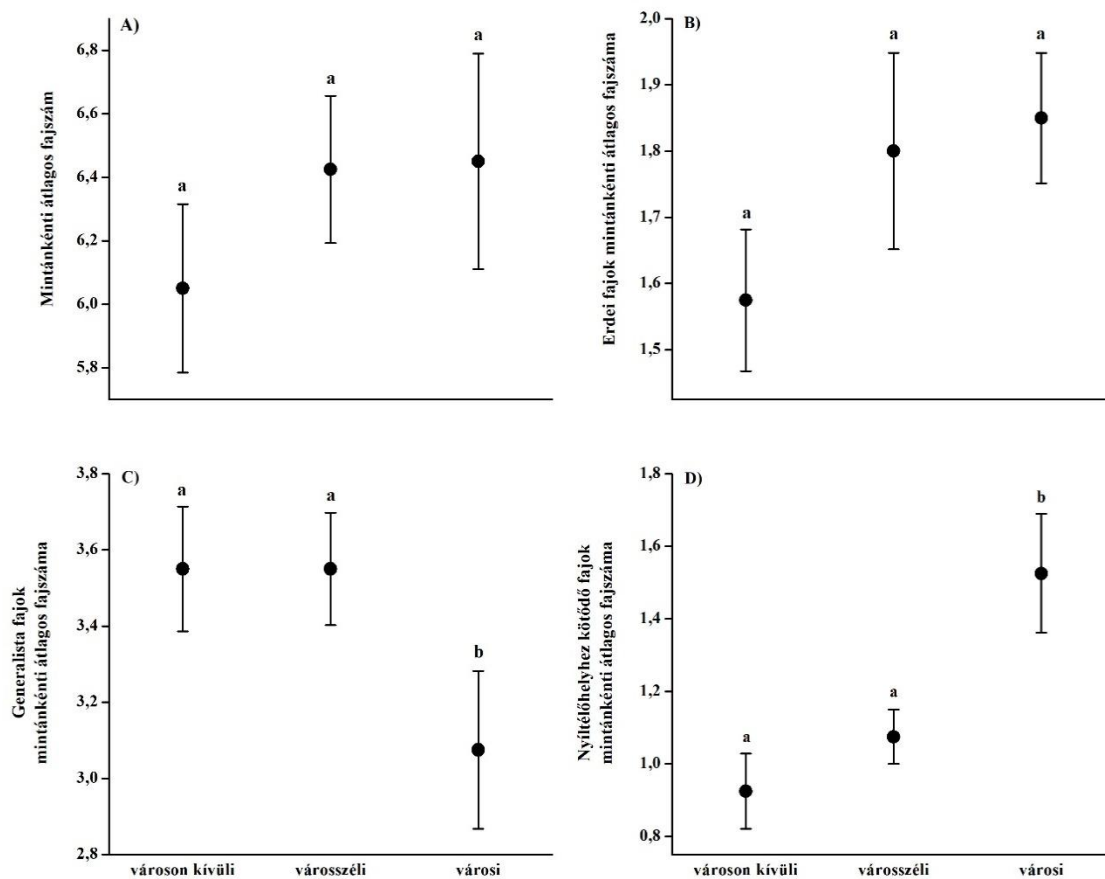
Palearktikus faj. Egész Európában, Ázsiában és Észak-Amerika egyes területein is megtalálható. Alapvetően mezofil faj, mely kedveli a mérsékelten nedves élőhelyeket. Ugyanakkor kifejezetten a nyílt, fátlan vagy ritkás vegetációjú területeket preferálja. Zavarásra nem érzékeny faj.

4.3. A statisztikai feldolgozás eredményei

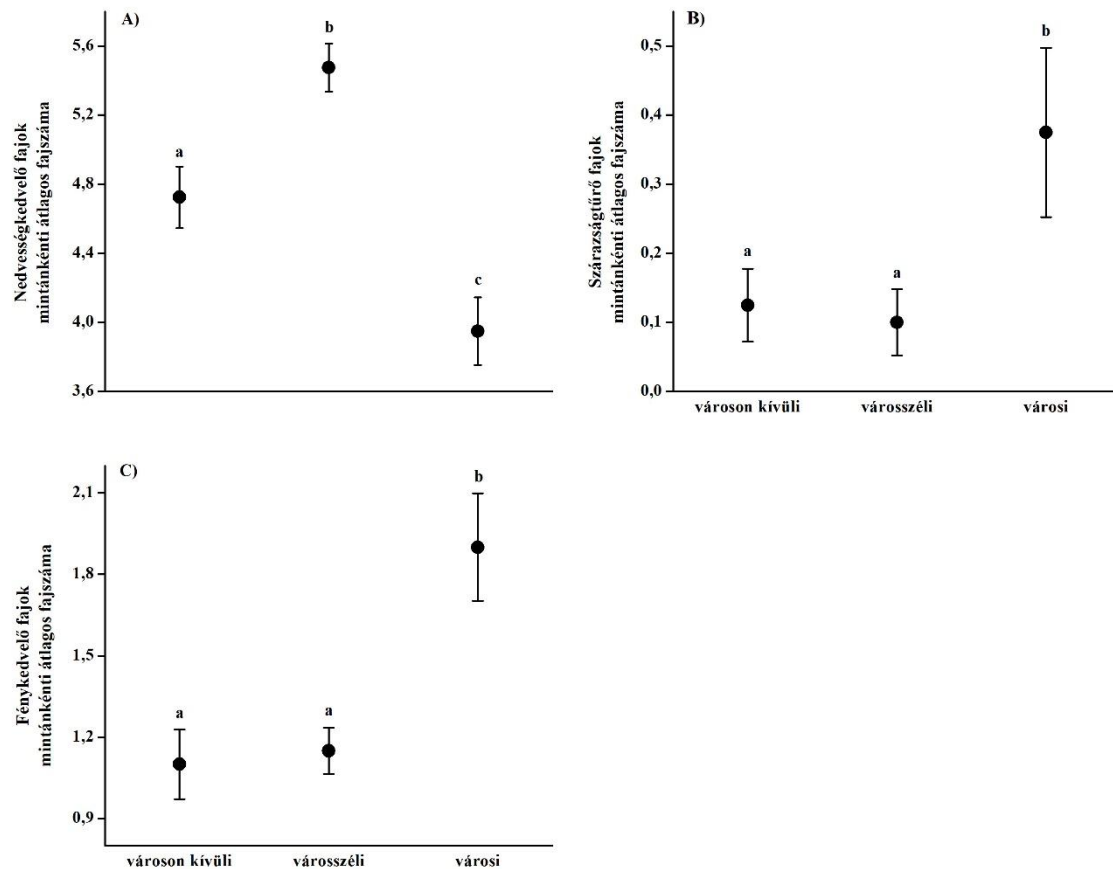
Az általánosított lineáris modell (GLM) eredménye azt mutatta, hogy a városon kívüli, városszéli és városi területek átlagos fajszámában nincs szignifikáns különbség ($\chi^2 = 1,34$; $df = 2,9$; $p = 0,512$; 2A ábra). Hasonlóképpen, nem találtunk szignifikáns különbséget az erdei fajok számában a három élőhelytípus között ($\chi^2 = 3,06$; $d.f. = 2,9$; $p = 0,216$; 2B. ábra). A generalista fajok száma azonban szignifikánsan nagyobb volt a városon kívüli és városszéli területeken a városihoz képest ($\chi^2 = 17,52$; $d.f. = 2,9$; $p < 0,001$; 2C ábra). Ezzel szemben a nyílt élőhelyhez kötődő fajok száma szignifikánsan kisebb volt a városon kívüli és városszéli területeken, mint a városban ($\chi^2 = 18,18$; $d.f. = 2,9$; $p < 0,001$; 2D ábra). A nedvességkedvelő fajok száma szignifikánsan a városon kívüli területeken volt a legnagyobb; de szignifikáns különbség figyelhető meg a városon kívüli és városi területek között is ($\chi^2 = 42,64$; $d.f. = 2,9$; $p < 0,001$; 3A ábra). Emellett szignifikánsan több szárazságtűrő és fénykedvelő fajt gyűjtöttünk a városi területekről, mint a városon kívüli és a városszéli területekről (szárazságtűrő fajok: $\chi^2 = 11,98$; $df = 2,9$; $p < 0,01$; 3B ábra, fénykedvelő fajok: $\chi^2 = 24,99$; $2,9$; $p < 0,001$ 3C). A zavarásra érzékeny fajok száma szignifikánsan nagyobb volt a városon kívüli és a városszéli területeken, mint a városi élőhelyen ($\chi^2 = 12,29$; $d.f. = 2,9$; $p < 0,01$; 4A ábra). Ezenkívül a városon kívüli és a városszéli területeken a hálószővő fajok száma szignifikánsan kisebb volt, mint a városi területeken ($\chi^2 = 8,30$; $d.f. = 2,9$; $p < 0,05$; 4B ábra).

Az ordinációs (MDS) elemzésből kiderült, hogy a városon kívüli és városszéli területeken a talajfelszíni pókegyüttesek elkülönültek a városi élőhelytől (5. ábra), és a négy városi mintavételi hely külön csoportot alkotott.

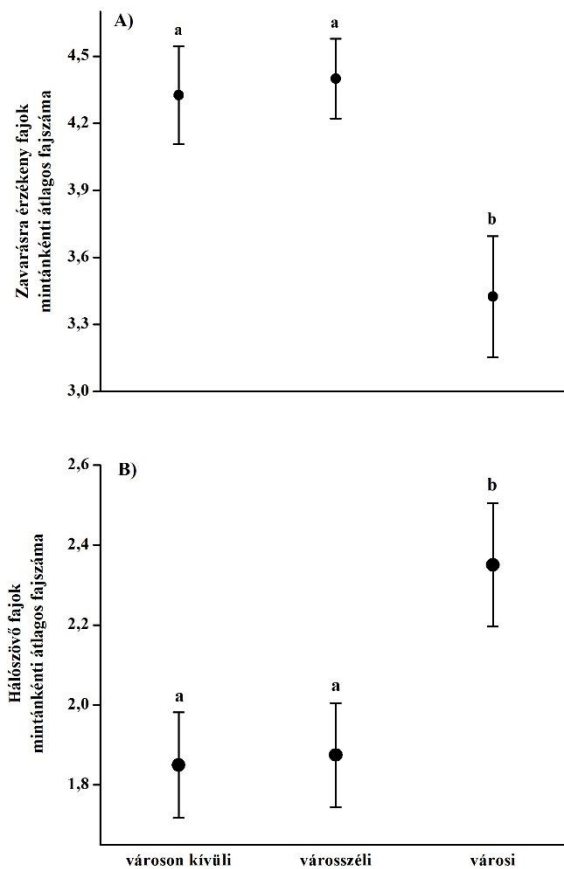
A gyűjtött pókokat indikátorértékük alapján négy csoportba soroltuk (3. táblázat): (1) fajok, amelyek egyik élőhelyet sem preferálták (pl. *Ozyptila praticola*, *Diplostyla concolor*, *Trochosa ruricola*, *Diplocephalus picinus*), (2) a városon kívüli és a városszéli élőhelyekhez kötődő fajok (*Piratula hygrophila*, *Liocranoeca striata*), (3) a városon kívüli élőhelyekre jellemző fajok (*Ceratinella brevipes*, *Walckenaeria nudipalpis*) és (4) a városi élőhelyeken előforduló fajok (*Tenuiphantes tenuis*, *Drassyllus praeficus*, *Pardosa agrestis*, *Zelotes apricorum*).



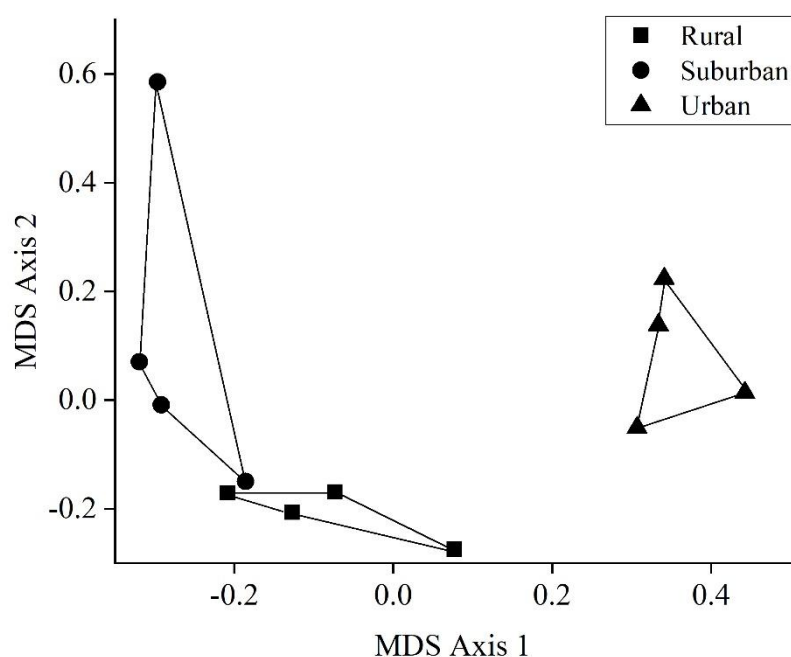
2. ábra. A teljes fajkészlet (A), az erdei (B), a generalista (C) és a nyílt élőhelyhez kötődő (D) pókok mintánkénti átlagos fajszáma ($\pm$ SE) a városon kívüli–városszéli–városi élőhelygradiens mentén. A különböző betűk a szignifikáns különbségeket jelzik ($p < 0,05$) az LSD teszt alapján.



3. ábra. A nedvességkedvelő (A), a szárasságtűrő (B) és a fénykedvelő (C) pókok mintánkénti átlagos fajszáma ($\pm$ SE) a városon kívüli–városszéli–városi élőhelygrádiens mentén. A különböző betűk a szignifikáns különbségeket jelzik ($p < 0,05$) az LSD teszt alapján.



4. ábra. A zavarásra érzékeny (A) és a hálószővő (B) pókok mintánkénti átlagos fajszáma ($\pm$ SE) a városon kívüli–városszéli–városi élőhelygrádiens mentén. A különböző betűk a szignifikáns különbségeket jelzik ($p < 0,05$) az LSD teszt alapján.



5. ábra. Többdimenziós skálázás (MDS) a talajfelszíni pókegyüttesek fajösszetételének Hellinger-távolsága alapján a vizsgált urbanizációs gradiens mentén.

4. táblázat. A gyűjtött fajok indikátor értékei a klaszterezés alapján az egyes csoportokban.

Egyedszámok/minták a területeken				
Élőhely/Fajok	IndVal	Városon kívüli	Városszéli	Városi
<u>Összes élőhely</u>				
<i>Ozyptila praticola</i>	95.83 ns	814/40	388/39	532/36
<i>Diplostyla concolor</i>	92.50 ns	173/36	141/35	253/40
<i>Trochosa ruricola</i>	67.50 ns	38/17	153/36	70/28
<i>Diplocephalus picinus</i>	54.17 ns	28/15	75/27	64/23
<i>Trachyzelotes pedestris</i>	34.17 ns	40/19	8/7	38/15
<i>Phrurolithus festivus</i>	25.00 ns	5/5	27/14	16/11
<i>Pardosa alacris</i>	9.17 ns	4/4	4/3	5/4

Élőhely/Fajok	IndVal	Városon kívüli	Városszéli	Városi
<u>Városon kívüli és</u>				
<u>városszéli élőhelyek</u>				
<i>Piratula hygrophila</i>	92.33 *	295/36	535/40	12/9
<i>Liocranoeca striata</i>	83.00 *	379/38	124/35	25/17
<u>Városi élőhely</u>				
<i>Ceratinella brevipes</i>	12.50 *	6/5	0/0	0/0
<i>Walckenaeria nudipalpis</i>	12.50 *	6/5	0/0	0/0
<i>Tenuiphantes tenuis</i>	35.08 *	9/7	2/2	26/17
<i>Drassyllus pusillus</i>	33.14 *	9/7	3/2	29/16
<i>Pardosa agrestis</i>	12.50 *	0/0	0/0	5/5
<i>Zelotes apricorum</i>	10.59 *	2/2	3/2	6/6

A táblázat csak az 5-nél nagyobb egyedszámban előkerült fajokat tartalmazza. A mintaterületek oszlopaiban az első szám az előkerült példányszámot, a második pedig azt a mintaszámot jelenti, amennyiből az adott faj előkerült. Az IndVal oszlop az adott faj maximális indikátor értékét mutatja. (ns: nem szignifikáns; * $p < 0,05$)

5. Diskusszió

5.1. Az erdőkezelés hatása a debreceni Nagyerdő területén

Vizsgálatunkban az erdőkezelési módok eltérően befolyásolták a talajfelszíni ízeltlábúak közösségeit. A csoportos szálalóvágással kialakított lékekben magasabb fajgazdagságot tapasztaltunk, míg a tarvágásos területeken volt a legalacsonyabb az erdei specialista fajok száma. A kapott eredményeink alapján a kisebb léptékű, csoportos szálalóvágás kedvezőbb feltételeket biztosíthat az erdei fajok fennmaradásához, mint a tarvágás.

Eredményeinkhez hasonlóan Siira-Pietikäinen és Haimi (2009) is kimutatta, hogy a csoportos szálaló vágás pozitívan hat a talajlakó ízeltlábúak diverzitására. A csoportos szálalás során megnyitott lékek nagyobb fajgazdagsága az erdei specialista fajok fakitermelés utáni túlélésének tulajdonítható. Úgy tűnik, hogy a csoportos szálaló vágással keletkezett lékekben az élőhelyszerkezet és a mikroklimatikus viszonyok kedvezőek lehetnek az erdei fajok számára, hozzájárulva ezekben a lékekben a megnövekedett fajgazdagsághoz (Magura és mtsai 2015), továbbá az erdei fajok megőrzése mellett a szegélyfajok és a részleges árnyékolást kedvelő fajok betelepülése is növeli a fajszámot és a diverzitást (Samu és mtsai 2023).

Vizsgálatunk azt is kimutatta, hogy a tarvágásos területeken volt a legkisebb az erdei fajok száma, alátámasztva azt a hipotézisünket, hogy a tarvágás nem biztosított megfelelő élőhelyi feltételeket az erdei fajok számára (Magura és mtsai 2015). A terület erdészeti előkészítése során a fatörzseket, gyökereket, növényeket és egyéb szerves komponenseket eltávolították; így a napsugárzás melegítő hatása jelentősen megnőtt a nyílt talajfelszínen (Huber és mtsai 2007). A közvetlenebb napsugárzás megemelkedett talajhőmérsékletet, csekélyebb talajnedvességszintet és relatív páratartalmat eredményezett. Ezenkívül a talajművelés csökkenti az avar, az elhalt faanyag és más szerves anyagok mennyiségét, amelyek sok ízeltlábúnak menedéket és táplálékforrást nyújthatnak (Nagy és mtsai 2015). A megváltozott abiotikus viszonyok az erdei fajok számára kedvezőtlenek, mivel speciális mikroklimatikus tényezőktől és táplálékforrásoktól függenek (Magura és mtsai 2015; Nagy és mtsai 2015). Az élőhelyi tulajdonságok és a környezeti feltételek a széldöntéses lékekben és a csoportos szálaló vágással keletkezett lékekben nem változtak jelentősen a természetes erdőhöz képest; így megfelelő körülményeket biztosítanak az erdei fajok számára (Magura és mtsai 2015).

A csoportos szálaló vágás (mint természetközeli erdőkezelés) egy olyan módszer, ami a természetes erdőkben lejátszódó folyamatokat (pl. egy-egy idős fa kidőlése, széldöntés) hivatott utánozni. A fakitermelés során nem egybefüggő nagy területet vágnak le, hanem csak kisebb foltokban, úgynevezett lékekben termelik ki a fákat. A lékekben a fényre váró fiatal csemeték csoportosan kezdenek növekedni, miközben a lék szélén álló idős fák magról folyamatosan utánpótlást biztosítanak. A módszer hatékonyságát több vizsgálat is alátámasztja (Raymond és mtsai 2018; Shabaga és mtsai 2019; Kovács és mtsai 2020; Raymond és mtsai 2018) kimutatták, hogy a kis csoportos lékvágás elősegítette egyes fafajok regenerációját, miközben a kezelés nem csökkentette a légyszárú növényzet diverzitását, és a mérsékelt intenzitású kezelés bizonyult a regeneráció és a diverzitás szempontjából legkedvezőbbnek. Mivel a környező erdőállomány zárt, a terület mikroklímája (páratartalom, hőmérséklet) stabilabb marad. Hasonlóan, Shabaga és mtsai (2019) tízéves vizsgálatuk során azt találták, hogy a csoportos lékek jelentősen növelték a sárga nyír regenerációját, amelyet többek között a megfelelő fényviszonyok, a talajbolygatás mérsékelt mértéke és a magtermő fák közelsége segített. Ezzel a kezelési módszerrel fenntarthatók a természetes bolygatások után visszamaradó erdei struktúrák és mikroélethelyek. Az erdei avar, a talajszerkezet és a holtfa jórészt érintetlen marad. A mikroklimatikus viszonyok szempontjából Kovács és mtsai (2020) magyarországi tölgyesben végzett négyéves kísérlete azt mutatta, hogy a különböző erdőkezelési módok eltérően módosították az erdőállomány mikroklimatikus pufferekapacitását, hangsúlyozva a lombkorona szerepét az erdei mikroklíma fenntartásában. Ezért a zárt erdőhöz és a magas páratartalomhoz kötődő nedvességkedvelő fajok képesek túlélni a területen, miközben a kis lékekben a mérsékelt fénykedvelő fajok is megjelenhetnek, növelve a teljes biodiverzitást (Elek és mtsai 2018; Samu és mtsai 2023).

Ezzel szemben a tarvágás (mint intenzív, vágásos erdőgazdálkodás) esetében, az adott területről (akár több hektár) az összes fát egyszerre termelik ki. Ez a nagymértékű antropogén zavarás a lombkorona teljes megnyílásával hirtelen és nagy mennyiségű fénybőséget eredményez a talajfelszínen. A megújulást általában mesterséges erdősítéssel (ültetéssel) oldják meg, ami sokszor egykorú, egyfajú, homogén állományokat eredményez. A lombkorona teljes eltűnésével a mikroklíma jelentősen megváltozik. A napsugárzás és a szél közvetlenül éri a felszínt, ami a talaj és az avar extrém felmelegedéséhez és kiszáradásához vezet. A tarvágás drasztikusan és azonnal felszámolja az erdei specialisták életterét. A tarvágás mikroklímára gyakorolt erőteljes hatását Kovács és mtsai (2020) magyarországi tölgyesben végzett négyéves kísérlete is igazolta: a tarvágásokban a beérkező sugárzás és a hőterhelés jelentősen megnőtt, miközben a levegő és a talaj hőmérsékletének átlaga és változékonysága is emelkedett, a levegő

pedig szárazabbá vált. Hasonló eredményeket kaptak Sağlam és Gökbülak (2024), akik szerint a tarvágás a talaj átlaghőmérsékletét 2,1 °C-kal növelte, a napi maximum- és minimumhőmérséklet közötti különbséget pedig 8,8 °C-kal emelte, miközben a talajnedvesség és a talaj szervesanyag-tartalma csökkent. A mikroklimatikus változások a talajfelszíni pókegyüttesekre is kiterjedhetnek: Ménival és mtsai (2025) mediterrán tölgyesben azt találták, hogy a tarvágás magasabb hőmérséklettel, szárazabb talajjal és a pufferkapacitás csökkenésével járt, miközben már a 25%-os állományritkítás is jelentősen csökkentette a pókok egyedszámát és fajgazdagságát. A nedvesség- és árnyékkedvelő erdei specialista fajok egyedszáma és fajgazdagsága jelentősen lecsökkent, míg helyüket a nyílt területeket és a magas hőmérsékletet kedvelő szárazság- és zavarástűrő fajok veszik át (Hamřík és mtsai 2024; Plath és mtsai 2025). A bemutatott gazdálkodási módszerek és eredmények egyértelműen igazolják, hogy az emberi beavatkozások vizsgálatakor – a természetes szélöntések okozta lékektől eltekintve – a csoportos szálalóvágás természetvédelmi szempontból lényegesen kedvezőbb hatást gyakorol a biodiverzitásra, mint a tarvágás (Samu és mtsai 2023). Az erdészeti és ökológiai vizsgálatok igazolják, hogy míg a tarvágás megváltoztatja a mikroklimatikus tényezőket és lerontja az erdei specialista közösségek életfeltételeit, addig a lékek kialakítása elősegíti a talajfelszíni nedvességtartalom kedvező alakulását és az erdei karaktert, optimális életteret biztosítva a strukturális változásokra érzékeny ízeltlábúak számára (Fedrowitz és mtsai 2014; Kovács és mtsai 2020; Samu és mtsai 2021).

5.2. Az urbanizáció hatása ártéri erdőfoltokban Szegeden és környékén

A kutatás során kilenc különböző hipotézist teszteltünk. Hipotéziseink közül négy igazolódott (mátrix-faj hipotézis, szárazságtűrő fajok hipotézise, fénykedvelő fajok hipotézise és zavarásra érzékeny fajok hipotézise), míg öt hipotézisünk nem igazolódott (növekvő zavarási hipotézis, élőhely specialista fajok hipotézise, opportunist fajok hipotézise, nedvességkedvelő fajok hipotézise és hálózövő fajok hipotézise).

A növekvő zavarási hipotézist nem sikerült alátámasztani, mivel a három élőhelytípus között nem volt szignifikáns különbség a talajfelszíni pókok csapdánkénti átlagos fajszámban. Eredményünk ugyanakkor jól illeszkedik ahhoz a szélesebb körű megállapításhoz, hogy az urbanizáció hatása az ízeltlábú-közösségekre taxononként és a helyi környezeti feltételektől függően eltérő lehet (Fenoglio és mtsai 2020). Ugyanakkor hazai vizsgálatok (Magura és mtsai

2010b; Horváth és mtsai 2012) kimutatták, hogy a teljes fajszám a városi élőhelyeken volt a legnagyobb. Ennek a különbségnek az egyik lehetséges magyarázata, hogy az urbanizáció a városi területeken nyíltabb élőhelyfoltokat eredményez, mint a városszéli és városon kívüli területeken. Emiatt ezeken a városi területeken a környező területekről nyílt élőhelyhez kötődő fajok telepedhettek meg, ami jelentősen megnövelte a fajszámot. Emellett a városi erdőfoltokat szegélyhatás is jellemezheti, amelyek jelentősen befolyásolhatják a faji mintázatot (Lövei és mtsai 2006). Más, eltérő mértékben zavart erdőkben a pókokkal végzett vizsgálatok arra a megállapításra jutottak, hogy a teljes fajszám nem különbözött szignifikánsan a vizsgált területek között, de a fajösszetétel a zavarási gradiens mentén megváltozott (Chen és Tso 2004; Hsieh és mtsai 2004; Ulrich és mtsai 2010). Korábbi magyarországi (Debrecen) ízeltlábúakon (futóbogarak: Magura és mtsai 2004 és szárazföldi ászkarákok: Hornung és mtsai 2007) végzett vizsgálatok eltérő eredményeket mutattak. A szárazföldi ászkarákok esetében az urbanizációs gradiens mentén nem volt szignifikáns különbség a teljes fajszámban (Hornung és mtsai 2007), míg Magura és mtsai (2004) arról számoltak be, hogy a városszéli és városi élőhelyeken a futóbogarak teljes fajszáma szignifikánsan nagyobb volt, mint a városon kívüli élőhelyeken. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a különböző ízeltlábúak eltérően reagálhatnak az urbanizáció hatásaira, még egyazon vizsgált területen belül is. Összességében ezek az eredmények alátámasztják a fajok urbanizációra adott válaszainak összetettségét és hangsúlyozzák annak fontosságát, hogy több taxont és élőhelytípust is figyelembe vegyenek az urbanizáció biológiai sokféleségre gyakorolt hatásának tanulmányozásakor.

Eredményeink nem támasztották alá az élőhely-specialista faj hipotézist sem, mivel az urbanizációs gradiens mentén nem volt szignifikáns különbség az erdei pókok fajszámában. Eredményünk eltér azoktól a vizsgálatoktól, amelyek az urbanizáció erdei specialista pókokra gyakorolt negatív hatását mutatták ki (Magura és mtsai 2010b; Tajthi és mtsai 2017; Lövei és mtsai 2018). A legtöbb erdei faj az árnyékos és páradúsabb környezetet részesíti előnyben (Horváth és mtsai 2012). Vizsgálatunkban az árnyékos élőhelyek vonatkozásában az erdei fajok 60%-a mutatott széles körű toleranciát. A városi élőhelyeken a Tisza közelsége megnövekedett relatív páratartalomhoz vezetett. Ezek a tényezők hozzájárulhattak az erdei fajok számának megfigyelt csökkenéséhez a városon kívüli területekről a városi területek felé.

Az opportunistá faj hipotézist szintén nem sikerült alátámasztani, mivel a generalista fajok túlnyomó részét a városon kívüli és a városszéli mintavételi területekről sikerült begyűjteni. Ez az eredmény összhangban áll a magyarországi (Magura és mtsai 2010b) és a dániai (Lövei és mtsai 2018) vizsgálatok eredményeivel. Utóbbi tanulmányban szintén a városon kívüli mintavételi helyen fordult elő a legtöbb generalista pókfaj. Ezen vizsgálatok közül egyben

(Magura és mtsai 2010b) nem tapasztaltak szignifikáns különbséget az egyes élőhelytípusok között, hasonlóan a magyarországi futóbogarakon végzett vizsgálatokhoz (Magura és mtsai 2008b). Azonban egy dán tanulmány szerint (Lövei és mtsai 2018) a városon kívüli mintavételi helyen fordult elő a legtöbb generalista pókfaj. Horváth és mtsai (2012) alátámasztották ezt a hipotézist. Mivel a generalista fajok közel fele érzékeny a zavarásra, egyharmada pedig kifejezetten a magasabb páratartalmat kedveli, ezek a fajok inkább a nedvesebb és kevésbé zavart városon kívüli élőhelyet részesítették előnyben.

Eredményeink alátámasztották a mátrix faj hipotézist, amely megegyezik a korábbi magyarországi területeken végzett kutatásokkal (Magura és mtsai 2010b; Horváth és mtsai 2012). Más európai országban végzett vizsgálatoknál azonban nem találtak különbséget a nyílt élőhelyhez kötődő fajok számában az urbanizációs gradiens mentén (Dánia: Lövei és mtsai 2018). A városi parkok jelentősen eltértek a városszéli és városon kívüli élőhelyektől, mivel ezek a fragmentált területek nyíltabbak és ezáltal melegebbek. Ezen túlmenően a környező élőhelyekről számos nyílt élőhelyhez kötődő faj vándorolt be a városi területekre. Az erősen bolygatott városi élőhelyeken tapasztalható volt egy jelentősen magasabb levegő- és talajhőmérséklet, így különböző mikroélőhelyek jöttek létre, amelyek a nyílt élőhelyhez kötődő fajoknak megfelelő életkörülményeket biztosítottak. Az összegyűjtött nyílt élőhelyhez kötődő fajok hozzávetőleg 75%-a fénykedvelő, tehát a nyitottabb, világosabb és melegebb városi élőhelyeket kedvelik. Matveinen és Koivula (2008) megfigyelése alapján egy finnországi boreális erdőben a tarvágás és a cserjeirtás (gallyazás) növelte a nyílt élőhelyekhez kötődő pókfajok egyedszámát. Hasonlóképpen, az erdőfragmentumok jelentősen nyíltabbak voltak a városon kívül ezeknek a kezeléseknak köszönhetően.

Vizsgálataink nem támasztották alá a nedvességkedvelő fajok hipotézisét, mivel ezek a pókok a legnagyobb fajszámban a városszéli területeken voltak megtalálhatók. A városszéli élőhelyen jobban záródott a lombkorona, mint a városon kívüli élőhelyen, ami magasabb relatív páratartalmat eredményezett. Ez a magasabb páratartalom hozzájárult ahhoz, hogy a városszéli élőhelyeken több nedvességkedvelő faj jelenjen meg, mint a városon kívüli és városi élőhelyeken. Huber és mtsai (2007) tanulmányukban igazolták, hogy a tarvágással, amellyel ritkítják a lombkoronát, a páratartalom jelentős csökkenése miatt csökkenni fog a nedvességkedvelő fajok faj- és egyedszáma. Jakus (1998) kéreglakó bogarakat tanulmányozva arra a következtetésre jutott, hogy a nedvességkedvelő fajok csak a fatörzs árnyékos részein voltak megtalálhatóak. Hasonlóképpen Da Silva és mtsai (2011) is kimutatták, hogy az elegyes és ligetes faállományokban nagyobb volt a nedvességkedvelő bogarak aránya, mint a szárazabb tölgyesekben.

Eredményeink alátámasztották a szárazságtűrő fajok hipotézisét, mivel a városi élőhelyen a szárazságtűrő fajok száma szignifikánsan nagyobb volt, mint a másik két élőhelytípusban. A városi mintavételi területek nyíltabbak voltak, mint a városszéli és a városon kívüli területek, ami a város központi részén magas talajfelszíni-és levegőhőmérsékletet eredményezett. Ez a magas hőmérséklet is jelzi, hogy a szárazságtűrő fajok milyen nagymértékben vannak elterjedve a városi élőhelyeken. Magura és mtsai (2013) kimutatták, hogy a városi erdős területeken volt a legnagyobb a termofil hollyvák fajszáma. Hoffmann és Andersen (2003) megállapították, hogy a meleget kedvelő hangyafajok legnagyobb számban a nyílt élőhelyeken fordulnak elő, ahol a legmagasabb a hőmérséklet. Ezenkívül Menke és mtsai (2011) arra jutottak, hogy az őshonos hangyafajok, amelyek a melegebb és szárazabb élőhelyet kedvelik, a nyílt élőhelyeken fordultak elő a legnagyobb számban.

A fénykedvelő fajok száma szignifikánsan nagyobb volt a városi területeken, mint a városszéli és városon kívüli területeken, ami igazolja a fénykedvelő fajok hipotézisét. Az urbanizáció nyíltabb mintavételi területeket eredményezett, ezáltal több fény jut le a talajfelszínre a városszéli és városon kívüli élőhelyek talajfelszínéhez képest. Ez a megnövekedett fényellátottság a városi élőhelyeken optimális életkörülményeket biztosít a fénykedvelő fajok számára, lehetővé téve számukra állandó populációk kialakítását. Lütolf és mtsai (2009) a nappali lepkék vizsgálata során megállapították, hogy a száraz gyepekben élő fajok a nyíltabb erdőfoltokat részesítették előnyben, és a lombkorona záródásának növekedésével abundanciájuk is csökkent.

Eredményeink alátámasztották a zavarásra érzékeny fajok hipotézisét, mivel a városi élőhelyen volt a legkisebb a zavarásra érzékeny fajok száma. A legtöbb pókfaj mérsékelten vagy erősen érzékeny mind a környezeti, mind az emberi zavarásokra, ezt bizonyítja egyedszámuk jelentős csökkenése, vagy akár teljes eltűnése az erősen zavart területekről (Miyashita és mtsai 1998; Horváth és mtsai 2001, 2009; Tajthi és mtsai 2017). A városszéli területen, ahol a csekély intenzitású erdőgazdálkodás alacsony összbolygatást jelez, nem tapasztaltunk szignifikáns különbséget a zavarásra érzékeny fajok számában a városon kívüli területekhez képest. A városi élőhely intenzív erdőgazdálkodásnak van kitéve, ami egy parkszerű környezetet eredményez, ahol a mikroélőhelyek jelentősen átalakultak a természetes ártéri erdőkhöz képest. A városi élőhely erős zavarása a zavarásra érzékeny fajok fajszámaának csökkenéséhez vezetett. Ez rávilágít a zavarásra érzékeny pókfajok jelentőségére, mint az urbanizáció okozta változások indikátoraira. Hogsden és Hutchinson (2004) tanulmánya, amely az emberi tevékenység által létrehozott zavarási gradiens mentén vizsgálta a lepkéközségeket, megállapította, hogy a zavarásra érzékeny fajok legnagyobb számban a háborítatlan élőhelyeken fordulnak elő.

A hálószővő fajok hipotézisével ellentétben eredményeink azt mutatták, hogy a hálószővő fajok fajszáma a városi élőhelyen volt a legnagyobb. Érdekes módon a hálószővő fajokból begyűjtött egyedek többsége hím volt, melyek nem készítenek hálót, hanem a talaj felszínén élnek. Valószínűleg az intenzív erdőgazdálkodás miatt ezek a hímek könnyebben mozognak nyílt terepen, így a városi területek kedvezőbb életkörülményeket biztosítanak számukra a városszéli és városon kívüli területekhez képest. Ezzel szemben Miyashita és mtsai (1998) szerint a hálószővő pókok a legmagasabb fajszámban a városon kívüli területeken képviseltették magukat, ahol megfelelő mennyiségű és méretű zsákmányállathoz jutottak, míg a városi területeken a nagyobb zsákmány jelenléte és az erős zavarás a hálószővő fajok fajszámaának a csökkenését eredményezte.

Az MDS-ordináció kimutatta, hogy a városi élőhely erősen különbözött a többtől, ami az urbanizáció hatásaira hívja fel a figyelmet a pókegyüttesek esetében. A városon kívüli és városszéli élőhelyek nagy hasonlóságot mutattak a pókok esetében. A nedvességkedvelő és a zavarásra érzékeny fajok nagyobb számban fordultak elő a háborítatlan városon kívüli és közepesen zavart városszéli területeken, míg a nyílt élőhelyhez kötődő, fénykedvelő és szárazságtűrő fajok elsősorban a zavart városi élőhelyeket részesítették előnyben. Eredményeinkhez hasonlóan Tajthi és mtsai (2017) magyarországi ártéri erdőkben azt találták, hogy a városon kívüli és városszéli pókegyüttesek elkülönültek a városi élőhelyek együtteseitől, miközben a higrofil és a zavarásra érzékeny fajok fajgazdagsága a városi élőhelyeken volt a legalacsonyabb. Hasonló mintázatot figyeltek meg Lövei és mtsai (2019) dániai erdőfoltokban is, ahol az urbanizációs gradiens mentén csökkent az erdei specialista és a higrofil fajok száma, ami arra utal, hogy az urbanizáció elsősorban az erdei, nedvesebb mikroélőhelyekhez kötődő fajokra hat kedvezőtlenül. Ennek egyik lehetséges magyarázata, hogy a városi erdőfoltokban a lombkorona záródásának csökkenése, az aszfaltozott felületek és az emberi zavarás együttesen melegebb és szárazabb mikroklimatikus feltételeket alakítanak ki, miközben a környező városi területről a nyílt élőhelyekhez kötődő fajok könnyebben bejuthatnak az erdőfoltokba; így az együttesek fajösszetétele jelentősen átalakulhat anélkül, hogy valamennyi élőhelytípusban szükségszerűen azonos mértékű fajszámcsökkenés következne be (Melliger és mtsai 2018). A városi területeken eltéréseket tapasztaltunk a lombkorona-záródásban: az úthálózat és az erdőgazdálkodás következtében a lécekben magas, közepes és teljesen nyitott lombkoronaszintek váltakoztak. Ez változatos horizontális és vertikális erdőszerkezetet eredményezett, ugyanakkor a nagyobb szerkezeti heterogenitás ellenére a városi erdőfoltok nem biztosítottak megfelelő életkörülményeket a nedvességkedvelő és zavarásra érzékeny pókfajok számára. A pókegyüttesek városi élőhelyeken tapasztalt alacsonyabb fajgazdagsága

is azt támasztja alá, hogy az antropogén zavarások jelenléte lecsökkenti a kedvező mikroélőhelyek számát.

5.3. Az alkalmazott vizsgálatok korlátai

A kutatás során elért eredmények értelmezésekor figyelembe kell venni a vizsgálati elrendezésből és a módszertanból adódó korlátokat:

- **Egyetlen vegetációs időszak adatai:** Mind a debreceni erdőgazdálkodási, mind a szegedi urbanizációs mintavétel egyetlen vegetációs időszakra terjedt ki. Az egyéves adatsorok nem teszik lehetővé a többéves klimatikus ingadozások (pl. szélsőségesen aszályos vagy csapadékos évek) pókegyüttesekre gyakorolt hatásának elkülönítését, sem pedig a zavarásokat követő szukcessziós folyamatok hosszú távú nyomon követését.
- **Élőhelyi háttérváltozók és mikroklimatikus tényezők:** A szegedi urbanizációs gradiens esetében a mintavételi helyek a Tisza-ártérhez csatlakoztak. A folyó közelsége és az ártéri mikrokörnyezet magas relatív páratartalma (pufferhatása) elfedhette a városi területekre egyébként jellemző mikroklimatikus kiszáradást, ami részben magyarázhatja, hogy az erdei specialista fajok száma miért nem mutatott szignifikáns csökkenést a városi szegmensben.
- **Mintavételi módszerek specifikumai:** Debrecenben az avarrostálást, míg Szegeden a talajcsapdázást alkalmaztuk. Az avarrostálás pillanatfelvételt ad az avarszint sűrűbb, lassabban mozgó makrofaunájáról, míg a talajcsapdázás elsősorban a talajfelszínen aktívan mozgó fajokat és egyedeket (pl. kereső hímeket) szelektálja. A két eltérő mintavételi technika miatt az eredmények közvetlen összehasonlíthatósága a két mintaterület között korlátozott.

5.4. Gyakorlati hasznosíthatóság és jövőbeli kutatások

Erdőgazdálkodási és természetvédelmi ajánlások:

- **Folyamatos erdőborítást biztosító gazdálkodás:** Eredményeink igazolják, hogy a hagyományos tarvágás drasztikus fajszám csökkenést okoz az erdei specialista ízeltlábú fajok esetében. A természetvédelmi szempontból értékes erdei pók- és futóbogár-

együttesek megőrzése érdekében a vágásos erdőművelés helyett a folyamatos erdőborítást biztosító csoportos szálalóvágás alkalmazása javasolt, amely a természetes széldöntések dinamikáját utánozva tartja fenn az erdei karaktert.

- **Városi erdőfoltok kíméletes kezelése:** A városi parkokban és erdőfoltokban el kell kerülni az intenzív cserjeirtást, a lombkorona túlzott megnyitását és a holtfa teljes eltávolítását. A strukturált aljnövényzet és a vastagabb avarréteg megőrzése elengedhetetlen a zavarásra érzékeny és nedvességkedvelő fajok túléléséhez.

Jövőbeli kutatások:

- **Hosszú távú monitoring:** Szükséges a vizsgálatok kiterjesztése több egymást követő évre, hogy felmérhetők legyenek a szukcessziós válaszreakciók és az időjárási szélsőségek hatásai.
- **Funkcionális jellegalapú megközelítés:** A fajszám és abundancia vizsgálatán túl célszerű a funkcionális tulajdonságok (pl. testméret, terjedési képesség, zsákmányszerzési stratégia, trofikus helyzet) mélyebb analízise.
- **Klíma- és mikroklíma-szimulációs kísérletek:** A mikroklimatikus adatok folyamatos hőtérképezése a lombkorona-megnyitások és az urbanizáció által okozott hősziget-hatás szimulálására.

6. Új tudományos eredmények

A természetközeli erdőkezelés (csoportos szálalóvágás) ökológiai előnyei:

Elsőként mutattuk ki a debreceni Nagyerdő keménylombos állományaiban, hogy a kis kiterjedésű csoportos szálalóvágással létrejött lécek (0,05 ha) nemcsak hogy megőrzik a 135 éves kezeletlen kontroll erdőkre jellemző erdei specialista talajlakó ízeltlábú faunát (pókok, futóbogarak, szárazföldi ászkarákok), hanem a teljes fajsza szám szignifikáns növekedését eredményezik. Ezzel szemben a tarvágásos gazdálkodás a mikroklimatikus puffer és az avarstruktúra összeomlása miatt súlyos fajvesztést és strukturális homogenizációt okoz.

Funkcionális közösségátrendeződés az urbanizációs gradiens mentén:

A szegedi Tisza-ártérben végzett vizsgálataink rávilágítottak arra, hogy az urbanizáció nem feltétlenül jár a teljes pók-fajgazdagság csökkenésével, hanem egy éles közösség szerkezeti szétválást és funkcionális fajcserét idéz elő. A folyó párapufferelő hatása révén az erdei fajok képesek fennmaradni a városi erdőfoltokban, azonban a zavarásra érzékeny és higrofil fajok helyét a környező városi mátrixból behatoló nyílt élőhelyhez kötődő, xerofil (szárazságtűrő) és fotofil (fénykedvelő) fajok veszik át.

Indikátorfajok azonosítása:

A karakterfaj-analízis (IndVal) segítségével megbízható karakterfajokat azonosítottunk: a *Piratula hygrophila* és a *Liocranoeca striata* a háborítatlan, zárt lombosított, nedves ártéri élőhelyekre jellemző, míg a *Tenuiphantes tenuis*, *Drassyllus pusillus*, *Pardosa agrestis* és *Zelotes apricorum* fajok a degradált, urbanizált és megnyílt erdei élőhelyek egyértelmű karakterfajai.

7. Összefoglalás

Eredményeink azt mutatták, hogy a csoportos szálaló vágás növelte a talajfelszíni ízeltlábúak diverzitását. Igazolódott, hogy a csoportos szálalóvágás a tarvágáshoz képest nem bír olyan jelentős negatív hatással a környező élőhelyekre és a természetes folyamatokra (Kuuluvainen és mtsai 2012). A csoportos szálaló vágás során kisebb facsoportokat vágnak ki és távolítanak el, így változatos korú faállományt alakítanak ki. Ezzel szemben a tarvágás egy nagy kiterjedésű, nyílt területet hoz létre, ezért a kisméretű lécek (szálaló vágás) megfelelő élőhelyet biztosíthatnak az erdei fajok számára (Magura és mtsai 2015). Vizsgálatunk kimutatta, hogy az erdei fajok érzékenyen reagáltak a már hagyományos tarvágással kialakított területekre. Emiatt a többi tanulmányhoz hasonlóan a hagyományos tarvágás helyett inkább a csoportos szálalásos fakitermelést javasoljuk az erdőgazdálkodás során (Martin 1977; Magura és mtsai 2001). Ennek érdekében elengedhetetlen jobban megérteni, hogy az erdőgazdálkodás hogyan hat közvetlenül, de közvetve is az élőhelyi feltételek változásain keresztül az ott élő ízeltlábú közösségekre (Penone és mtsai 2019).

Az urbanizációs vizsgálat során az eredmények azt mutatták, hogy a három élőhelytípus (városon kívüli-városszéli-városi) között sem a teljes fajszámában, sem az erdei fajok fajszámában nem volt szignifikáns különbség. Ennek eredményeként nem támasztottuk alá a növekvő zavarási és az élőhely specialista fajok hipotéziseit. Hasonlóképpen, az opportunisták és a hálószővő fajok hipotézisét sem sikerült igazolni. Továbbá a generalista fajok a városon kívüli és városszéli mintavételi területeken voltak a legelterjedtebbek, míg a legtöbb hálószővő fajt a városi területeken találtuk. Másrészt eredményeink megerősítették a mátrix faj hipotézist, ami azt jelzi, hogy a városi területek elegendő nyílt élőhelyet biztosítanak a nyílt élőhelyhez kötődő fajok számára az állandó populációk megtelepedéséhez. Ezen túlmenően eredményeinkkel számos más hipotézist is alátámasztottunk: a nedvességkedvelő fajok, a szárazságtűrő fajok, a fénykedvelő fajok és a zavarásra érzékeny fajok hipotézisei mind teljesültek. A nedvességkedvelő fajok nagyobb számban fordultak elő a városszéli és városon kívüli területeken, ahol magasabb a relatív páratartalom, mint a városi területeken. A fénykedvelő és szárazságtűrő fajok leginkább a melegebb és szárazabb, nagyobb nyílt élőhelyeket biztosító városi területeken voltak elterjedve. A zavarásra érzékeny fajok szignifikánsan nagyobb számban fordultak elő a városon kívüli és városszéli élőhelyeken, mint a városban. Összefoglalva, kutatásunk rávilágít a talajfelszíni pókegyüttesek összetett válaszreakcióira a városon kívüli, városszéli és városi élőhelygradiens mentén. Eredményeink

kiemelik a fajspecifikus tulajdonságok és az ökológiai igények fontosságát, ami elengedhetetlen az urbanizáció biodiverzitásra gyakorolt hatásainak átfogó megértéséhez.

8. Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretném köszönetemet kifejezni témavezetőmnek, Dr. Horváth Rolandnak támogatásáért, tanácsaiért és bizalmáért, ami nem csak lehetővé tette a jelen értekezésben bemutatott tudományos eredmények létrejöttét, de megalapozta a hazai pókfauna területén szerzett tapasztalataimat és érdeklődésemet is. A PhD tanulmányaim során megszerzett tudás és kutatói gondolkodásmód jelenleg és reményeim szerint a jövőben is hozzájárul majd a terepi és a laboratóriumi kutatás bármely területén folytatott munkám eredményességéhez.

Hasonló köszönettel tartozom a DE-TTK Ökológiai Tanszék valamennyi dolgozójának – az általuk biztosított szakmai segítség és támogató közösség az itt bemutatott munka nélkülözhetetlen eleme volt. Munkatársaim közül külön szeretném kiemelni Dr. Mizser Szabolcsot, akinek mind széleskörű módszertani ismeretei, mind emberi támogatása rendkívül meghatározó volt munkám során.

Ugyancsak szeretném megköszönni Prof. Dr. Tóthmérés Béla támogatását, aki ötleteivel és tapasztalatával jelentősen növelte az értekezés alapját képező tudományos közlemények szakmai színvonalát.

Végezetül szeretnék köszönetet mondani családomnak és barátaimnak az elmúlt években nyújtott támogatásukért és biztatásukért, ami nemkülönben pótolhatatlan része volt tanulmányaim sikerességének.

9. Irodalomjegyzék

- Alaruikka, D.M., Kotze, D.J., Matveinen, K., Niemelä, J. (2002) Carabid and spider assemblages along an urban to rural gradient in Southern Finland. *Journal of Insect Conservation*, 6: 195–206. <https://doi.org/10.1023/A:1024432830064>
- Allen, C.D., Breshears, D.D., McDowell, N.G. (2015) On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6: art129. <https://doi.org/10.1890/ES15-00203.1>.
- Angel, S., Parent, J., Civco, D.L., Blei, A., Potere, D. (2011) The dimensions of global urban expansion: Estimates and projections for all countries, 2000–2050. *Progress in Planning*, 75: 53–107. <https://doi.org/10.1016/j.progress.2011.04.001>
- Arpin, P., Ponge, J., Faille, A., Blandin, P. (1998) Diversity and dynamics of eco-units in the biological reserves of the Fontainebleau forest (France): contribution of soil biology to a functional approach. *European Journal of Soil Biology*, 34: 167–177.
- Bengtsson, J., Nilsson, S.G., Franc, A. & Menozzi, P. (2000) Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*, 132: 39–50. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00378-9](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00378-9)
- Borhidi, A., Kevey, B., Lendvai, G. (2012) Plant communities of Hungary. *Akadémiai Kiadó*, Budapest, p. 544.
- Braaker, S., Obrist, M. K., Ghazoul, J., Moretti, M. (2017) Habitat connectivity and local conditions shape taxonomic and functional diversity of arthropods on green roofs. *Journal of Animal Ecology*, 86: 521–531. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12648>
- Brodribb, T.J., Powers, J., Cochard, H., Choat, B. (2020) Hanging by a thread? Forests and drought. *Science*, 368: 261–266. <https://doi.org/10.1126/science.aat7631>
- Buchar, J., Ruzicka, V. (2002) Catalogue of spiders of the Czech Republic. *Peres Publishers*, Praha.
- Buchholz, S. (2016) Natural peat bog remnants promote distinct spider assemblages and habitat specific traits. *Ecological Indicators*, 60: 774–780. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.08.025>
- Camarero, J. J., Colangelo, M., Gazol, A., Pizarro, M., Valeriano, C. és Igual, J. M. (2021) Effects of Windthrows on Forest Cover, Tree Growth and Soil Characteristics in Drought-Prone Pine Plantations. *Forests*, 12(7), 817. doi: 10.3390/f12070817.

- Chang, C.C., Halpern, C.B., Antos, J.A. (2019) Testing conceptual models of early plant succession across a disturbance gradient. *Journal of Ecology*, 107: 517–530. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13120>.
- Chen, K.C., Tso, I.M. (2004) Spider diversity on Orchid Island, Taiwan: a comparison between habitats receiving different degrees of human disturbance. *Zoological Studies*, 43: 598–611.
- Cobb, T.P., Morissette, J.L., Jacobs, J.M., Koivula, M.J., Spence, J.R., Langor, D.W. (2011) Effects of postfire salvage logging on deadwood-associated beetles. *Conservation Biology*, 25: 94–104. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01566.x>
- Cours, J., Bouget, C., Barsoum, N., Horák, J., Souchu E. Le, Leverkus, A.B., Pincebourde, S., Thorn S., Sallé, A. (2023) Surviving in Changing Forest: Abiotic disturbance legacy effects on arthropod communities of temperate forests. *Forest Entomology*, 9:189–218. <https://doi.org/10.1007/s40725-023-00187-0>
- Da Silva, P.M., Aguiar, C.A.S., de Faria e Silva, I., Serrano, A.R.M. (2011) Orchard and riparian habitats enhance ground dwelling beetle diversity in Mediterranean agroforestry systems. *Biodiversity and Conservation*, 20: 861–872. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9987-6>
- Dufréne, M., Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 346–366 [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2)
- Dupuy, J., Fargeon, H., Martin-StPaul, N., Pimont, F., Ruffault, J., Guijarro, M., Hernando, C., Madrigal, J., Fernandes, P. (2020) Climate change impact on future wildfire danger and activity in southern Europe: a review. *Annals of Forest Science*, 77: 1–24. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-00933-5>.
- Elek, Z., Lövei, G.L. (2007) Patterns in ground beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages along an urbanisation gradient in Denmark. *Acta Oecologica*, 32: 104–111. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2007.03.008>
- Elek, Z., Kovács, B., Aszalós, R., Boros, G., Samu, F., Tinya, F., Ódor, P. (2018) Taxon-specific responses to different forestry treatments in a temperate forest. *Scientific Reports*, 8, 16990. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35159-z>
- Entling, W., Schmidt, M.H., Bacher, S., Brandl, R., Nentwig, W. (2007) Niche properties of central European spiders: shading, moisture and the evolution of the habitat niche. *Global Ecology and Biogeography*, 16: 440–448. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00305.x>

- Eötvös, C.B., Lövei, G.L., Magura, T. (2020) Predation pressure on sentinel insect prey along a riverside urbanization gradient in Hungary. *Insects*, 11: 97. <https://doi.org/10.3390/insects11020097>
- Farkas, S., Vilisics, F. (2013) Magyarország szárazföldi ászkarák faunájának határozója (Isopoda: Oniscidea). [A Key to the Terrestrial Isopods of Hungary]. *Natura Somogyiensis*, 23: 89–124.
- Fedrowitz, K., Koricheva, J., Baker, S.C., Lindenmayer, D.B., Palik, B., Rosenvald, R., Beese, W., Franklin, J.F., Kouki, J., Macdonald, E., Messier, C., Sverdrup-Thygeson, A., Gustafsson, L. (2014), REVIEW: Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 51: 1669–1679. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12289>
- Felson, A.J., Ellison, A.M. (2021) Designing (for) urban food webs. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9: 582041. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.582041>
- Fenoglio, M. S., Rossetti, M. R. és Videla, M. (2020) Negative effects of urbanization on terrestrial arthropod communities: A meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 1412–1429. <https://doi.org/10.1111/geb.13107>.
- Finch, O.D. (2005) Evaluation of mature conifer plantations as secondary habitat for epigeic forest arthropods (*Coleoptera: Carabidae; Araneae*). *Forest Ecology and Management*, 204: 21–34.
- Forzieri, G., Girardello, M., Ceccherini, G., Spinoni, J., Feyen, L., Hartmann, H., Beck, P.S.A., Camps-Valls, G., Chirici, G., Mauri, A., Cescatti, A. (2021) Emergent vulnerability to climate-driven disturbances in European forests. *Nature Communications*, 12: 1081. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-21399-7>
- Franklin, J.F., Lindenmayer, D., MacMahon, J.A., McKee, A., Magnuson, J., Perry, D.A., Waide, R., Foster, D. (2000) Threads of continuity. *Conservation in Practice*, 1: 8–17. <https://doi.org/10.1111/j.1526-4629.2000.tb00155.x>
- Gaublomme, E., Hendrickx, F., Dhuyvetter, H., Desender, K. (2008) The effects of forest patch size and matrix type on changes in carabid beetle assemblages in an urbanized landscape. *Biological Conservation*, 141: 2585–2596. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.07.022>
- Girardin, M.P., Hogg, E.H., Bernier, P.Y., Kurz, W.A., Guo, X.J., Cyr, G. (2015) Negative impacts of high temperatures on growth of black spruce forests intensify with the anticipated climate warming. *Global Change Biology*, 22: 627–643. <https://doi.org/10.1111/gcb.13072>

- Gray, J.S. (1989) Effects of environmental stress on species rich assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37: 19–32. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb02003.x>
- Hamřík, T., Košulič, O. (2021) Impact of small-scale conservation management methods on spider assemblages in xeric grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 307: 107225. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2020.107225>
- Hamřík, T., Košulič, O., Gallé, R., Gallé-Szpisjak, N., Hédli, R. (2023) Opening the canopy to restore spider biodiversity in protected oakwoods. *Forest Ecology and Management*, 541: 121064. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121064>
- Hamřík, T., Košulič, O., Gallé, R. (2024) Ecologically sustainable retention forestry supports spider biodiversity in the Lower Morava UNESCO Biosphere Reserve. *Insect Conservation and Diversity*, 17: 1001–1015. <https://doi.org/10.1111/icad.12765>
- Heimer, S., Nentwig, W. (1991) Spinnen Mitteleuropas. Paul Parey Verlag, Berlin and Hamburg, p 543
- Hernández-Téllez, I., Martínez-Miranzo, B., Gil-Tapetado, D., Lopes, F., Esperón, F., Cabrero-Sanudo, F.J., Aguirre, J.I. (2023) Disease prevalence in an urban raptor related to pest species: The case of Eurasian Scops Owl *Otus scops* infection by *Gongylonema* sp. *Ibis International Journal of Avian Science* 166: 294–301. <https://doi.org/10.1111/ibi.13245>
- Hlásny, T., König, L., Krokene, P., Lindner, M., Montagné-Huck, C., Müller, J., Qin, H., Raffa, K.F., Schelhaas, M-J., Svodoba, M., Viiri, H., Seidl, R. (2021) Bark beetle outbreaks in Europe: state of knowledge and ways forward for management. *Current Forestry Reports*, 7: 138–165. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00142-x>
- Hoffmann, B.D., Andersen, A.N. (2003) Responses of ants to disturbance in Australia, with particular reference to functional groups. *Austral Ecology*, 28: 444–464. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2003.01301.x>
- Hogsden, K.L., Hutchinson, T.C. (2004) Butterfly assemblages along a human disturbance gradient in Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 739–748. <https://doi.org/10.1139/z04-048>
- Hornung, E., Tóthmérész, B., Magura, T., Vilisics, F. (2007) Changes of isopod assemblages along an urban–suburban–rural gradient in Hungary. *European Journal of Soil Biology*, 43: 158–165. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2007.01.001>

- Horváth, R., Magura, T., Szinetár, Cs. (2001) Effects of immission load on spiders living on black pine. *Biodiversity and Conservation*, 10: 1531–1542. <https://doi.org/10.1023/A:1011819427941>
- Horváth, R., Magura, T., Szinetár, Cs., Tóthmérész, B. (2009) Spiders are not less diverse in small and isolated grasslands, but less diverse in overgrazed grasslands; a field study (East Hungary, Nyirseg). *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 130: 16–22. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.11.011>
- Horváth, R., Magura, T., Tóthmérész, B. (2012) Ignoring ecological demands masks the real effect of urbanization: a case study of ground-dwelling spiders along a rural-urban gradient in a lowland forest in Hungary. *Ecological Research*, 27: 1069–1077. <https://doi.org/10.1007/s11284-012-0988-7>
- Horváth, R., Elek, Z., Lövei, G.L. (2014) Compositional changes in spider (Araneae) assemblages along an urbanization gradient near a Danish town. *Bulletin of Insectology*, 67: 255–264.
- Hou, Y., Li, J., Li, G. és Qi, W. (2023) Negative effects of urbanization on plants: A global meta-analysis. *Ecology and Evolution*, 13, e9894. <https://doi.org/10.1002/ece3.9894>.
- Hsieh, Y.L., Lin, Y.S., Tso, I.M. (2003) Ground spider diversity in the Kenting uplifted coral reef forest, Taiwan: a comparison between habitats receiving various disturbances. *Biodiversity and Conservation*, 12: 2173–2194. <https://doi.org/10.1023/A:1024591311548>
- Huber, C., Schulze, C., Baumgarten, M. (2007) The effect of forest- and small scale clear-cutting on ground dwelling spider communities in a Norway spruce forest in southern Germany. *Biodiversity and Conservation*, 16: 3653–3680. <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9004-2>
- Hůrka, K. (1996) Carabidae of the Czech and Slovak Republics. Kabourek, Zlin, p 565
- Ishitani, M., Kotze, D.J., Niemelä, J. (2003) Changes in carabid beetle assemblages across an urban-rural gradient in Japan. *Ecography*, 26: 481–489. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03436.x>
- Jakus, R. (1998) Patch level variation of bark beetle attack (Col., Scolytidae) on snapped and uprooted trees in Norway spruce primeval natural forest in endemic condition: proportions of colonized surface and variability of ecological conditions. *Journal of Applied Entomology*, 122: 543–546. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1998.tb01521.x>

- Langellotto, G.A., Denno, R.F. (2004) Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. *Oecologia*, 139: 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1497-3>
- Kopáček, J., Bače, R., Hejzlar, J., Kana, J., Kucera, T., Matejka, K., Porcal, P., Turek, J. (2020) Changes in microclimate and hydrology in an unmanaged mountain forest catchment after insect-induced tree dieback. *Science of the Total Environment*, 720: 137518. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137518>
- Kovács, B., Tinya, F., Németh, C., Ódor, P. (2020) Unfolding the effects of different forestry treatments on microclimate in oak forests: results of a 4-yr experiment. *Ecological Applications*, 30(2): e02043. <https://doi.org/10.1002/eap.2043>
- Krawchuk, M.A., Meigs, G.W., Cartwright, J.M., Coop, J.D., Davis, R., Holz, A., Kolden, C., Meddens, A.J.H. (2020) Disturbance refugia within mosaics of forest fire, drought, and insect outbreaks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 18: 235–244. <https://doi.org/10.1002/fee.2190>
- Kuuluvainen, T., Tahvonen, O., Aakala, T. (2012) Even-aged and uneven-aged forest management in boreal Fennoscandia: a review. *Ambio*, 41: 720–737 <http://dx.doi.org/10.1007/s13280-012-0289-y>
- Legendre, P., Legendre, L. (2012) Numerical Ecology, 3rd ed. Elsevier Science, Amsterdam. ISBN: 978-0-444-53868-0
- Lewthwaite, J.M.M., Baiotto, T.M., Brown, B.V., Cheing, Y.Y., Baker, A.J., Lehen, C., McGlynn, T.P., Shirey, V., Gonzalez, L., Hartop, E., Kerr, P.H., Wood, E., Guzman, L.M. (2024) Drivers of arthropod biodiversity in an urban ecosystem. Urban biodiversity, *Scientific Reports*, 14: 390, <https://doi.org/10.1038/s41598-023-50675-3>
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia- Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M.J., Marchetti, M. (2010) Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259: 698–709. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.023>
- Lovas, M. (1991): Debrecen: Nagyerdő. *Kartográfiai Vállalat*, Budapest.
- Lövei, G.L., Magura, T., Tóthmérész, B., Ködöböcz, V. (2006) The influence of matrix and edges on species richness patterns of ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in habitat islands. *Global Ecology and Biogeography*, 15: 283–289. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2005.00221.x>

- Lövei, G.L., Horváth, R., Elek, Y., Magura, T. (2018) Diversity and assemblage filtering in ground-dwelling spiders (Araneae) along an urbanisation gradient in Denmark. *Urban Ecosystems*, 22: 345–353. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0819-x>
- Lütolf, M., Bolliger, J., Kienast, F., Guisan, A. (2009) Scenario-based assessment of future land use change on butterfly species distributions. *Biodiversity and Conservation*, 18: 1329–1347. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9541-y>
- Magura, T., Ködöböcz, V., Bokor, Z. (2001) Effects of Forestry Practices on Carabids (Coleoptera: Carabidae) – Implication for Nature Management. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 36(1–2): 179–188. <http://dx.doi.org/10.1556/APhyt.36.2001.1-2.21>
- Magura, T., Tóthmérész, B., Molnár, T. (2004) Changes in carabid beetle assemblages along an urbanisation gradient in the city of Debrecen, Hungary. *Landscape Ecology*, 19: 747–759. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-1128-4>
- Magura, T., Hornung, E., Tóthmérész, B. (2008a) Abundance patterns of terrestrial isopods along an urbanisation gradient. *Community Ecology*, 9: 115–120. <https://doi.org/10.1556/comec.9.2008.1.13>
- Magura, T., Lövei, G.L., Tóthmérész, B. (2008b) Time-consistent rearrangement of carabid beetle assemblages by an urbanisation gradient in Hungary. *Acta Oecologica*, 34: 233–243. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2008.05.010>
- Magura, T., Tóthmérész, B., Molnár, T. (2008c) A species-level comparison of occurrence patterns in carabids along an urbanisation gradient. *Landscape and Urban Planning*, 86: 134–140. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2008.01.005>
- Magura, T., Tóthmérész, B., Hornung, E., Horváth, R. (2008d) Urbanisation and ground-dwelling invertebrates. In: Wagner L.N. (ed.) *Urbanization 21st century issues and challenges*. Nova Science, New York, pp. 213–225. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2008.01.005>
- Magura, T., Lövei, G.L., Tóthmérész, B. (2010a) Does urbanization decrease diversity in ground beetle (Carabidae) assemblages? *Global Ecology and Biogeography*, 19: 16–26. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00499.x>
- Magura, T., Horváth, R., Tóthmérész, B. (2010b) Effects of urbanization on ground-dwelling spiders in forest patches, in Hungary. *Landscape Ecology*, 25: 621–629. <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9445-6>

- Magura, T., Nagy, D., Tóthmérész, B. (2013) Rove beetles respond heterogeneously to urbanization. *Journal of Insect Conservation*, 17: 715–724. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9555-y>
- Magura, T., Bogyó, D., Mizser, Sz., Nagy, D.D., Tóthmérész, B. (2015) Recovery of ground-dwelling assemblages during reforestation with native oak depends on the mobility and feeding habits of the species. *Forest Ecology and Management*, 339: 117–126. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.12.015>
- Malmström, A. (2012) Life-history traits predict recovery patterns in Collembola species after fire: a 10 year study. *Applied Soil Ecology*, 56: 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2012.02.007>
- Marc, P., Canard, A., & Ysnel, F. (1999) Spiders (Araneae) useful for pest limitation and bioindication. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74(1-3), 229–273. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00038-9](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00038-9)
- Martin, J.E.H. (1977) Collecting, preparing, and preserving in- sects, mites, and spiders. Part 1. The Insects and arachnids of Canada. Department of Agriculture Publication, Ottawa Hull, Que, p 182
- Matveinen, K., Koivula, M. (2008) Effects of alternative harvesting methods on boreal forest spider assemblages. *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 782–794. <https://doi.org/10.1139/X07-200>
- McDonald, R.I., Kareiva, P., Forman, R.T. (2008) The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 141: 1695–1703. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.025>
- McDonald, R.I., Mansur, A.V., Ascensão, F. és mtsai (2020) Research gaps in knowledge of the impact of urban growth on biodiversity. *Nature Sustainable* 3, 16–24. <https://doi.org/10.1038/s41893-019-0436-6>
- McDowell, N.G., Allen, C.D., Anderson-Teixeira, K. és mtsai (2020) Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science*, 368: eaaz9463. <https://doi.org/10.1126/science.aaz9463>
- Mcgeoch, M.A., Chown, S.L., Kalwij, J.M. (2006), A Global Indicator for Biological Invasion. *Conservation Biology*, 20: 1635-1646. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00579.x>
- McKinney, M.L. (2002) Urbanization, biodiversity, and conservation. *BioScience*, 52: 883–890. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2002\)052\[0883:UBAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2002)052[0883:UBAC]2.0.CO;2)

- McKinney, M.L. (2006) Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological Conservation*, 127: 247–260. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.09.005>
- Melliger, R.L., Braschler, B., Rusterholz, H.P., Baur, B. (2018) Diverse effects of degree of urbanisation and forest size on species richness and functional diversity of plants, and ground surface-active ants and spiders. *PLoS One*, 19;13(6):e0199245. doi: 10.1371/journal.pone.0199245.
- Ménival, C., Santonja, M., Mazzia, C., Spataro, V., Brousset, L., Pavon, D., Dupouyet, S., Le Bagousse-Pinguet, Y., Gros, R. (2025) Ground-Dwelling Spider Community Responses to Forest Management in a Mediterranean Oak Forest. *Ecology and Evolution*, 15(7):e71670. doi: 10.1002/ece3.71670.
- Menke, S.B., Guénard, B., Sexton, J.O., Weiser, M.D., Dunn, R.R., Silverman, J. (2011) Urban areas may serve as habitat and corridors for dry-adapted, heat tolerant species; an example from ants. *Urban Ecosystems*, 14: 135–163. <https://doi.org/10.1007/s11252-010-0150-7>
- Michalko, R., Hamřík, T., Košulič, O., Songsangchote, C., Trisurat, Y., Birkhofer, K. (2023) Effects of land use and climate on web-building spiders and their prey in dry dipterocarp forests. *Forest Ecology and Management*, 546: 121366. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.1213>
- Michalko, R., Košulič, O., Wongprom, P., Songsangchote, C., Saksongmuang, V., Trisurat, Y. (2021) Reforestations of tropical forests alter interactions between webbuilding spiders and their prey. *Ecosystems*, 24: 1962–1975. <https://doi.org/10.1007/s10021-021-00627-7>
- Miyashita, T., Shinkai, A., Chida, T. (1998) The effects of forest fragmentation on web spider communities in urban areas. *Biological Conservation*, 86: 357–364. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(98\)00025-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(98)00025-1)
- Morris, J.L., Cottrell, S., Fettig, C.J., Hansen, W.D., Sherriff, R.L., Carter, V.A., Clear, J.L., Clement, J., DeRose, R.J., Hicke, J.A., Higuera, P.E., Mattor, K.M., Seddon, A.W.R., Seppä, H.T., Stednick, J.D., Seybold, S.J. (2016) Managing bark beetle impacts on ecosystems and society: priority questions to motivate future research. *Journal of Applied Ecology*, 54: 750–760. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12782>
- Muys, B., Angelstam, P., Bauhus, J., Bouriaud, L., Jactel, H., Kraigher, H., Müller, J., Pettorelli, N., Pötzelsberger, E., Primmer, E., Svoboda, M., (2022) Forest biodiversity in Europe. *European Forest Institute*, 13: 1–80.

- Müller, J., Noss, R.F., Thorn, S., Bässler, C., Leverkus, A.B., Lindenmayer, D. (2019) Increasing disturbance demands new policies to conserve intact forest. *Conservation Letters*, 12(1): e124. <https://doi.org/10.1111/conl.12449>
- Nagy, D. D., Magura, T., Debnár, Z., Horváth, R., Tóthmérész, B. (2015) Shift of rove beetle assemblages in reforestations: Does nativity matter? *Journal of Insect Conservation*, 19: 1075–1087. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9823-0>
- Narango, D. L., Tallamy, D. W. & Marra, P. P. (2018) Nonnative plants reduce population growth of an insectivorous bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115: 11549–11554. <https://doi.org/10.1073/pnas.1809259115>
- Nentwig, W., Blick, T., Bosmans, R., Gloor, D., Hänggi, A., Kropf, C. (2024) Spiders of Europe. Version January 2024. <https://doi.org/10.24436/1>. Available at <http://www.araneae.nmbe.ch>. (Accessed on 11.01.2024)
- Newbound, M., McCarthy, M. A., Lebel, T. (2010) Fungi and the urban environment: A review. *Landscape and Urban Planning*, 96: 138–145. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.04.005>
- Niemelä, J. (1999) Ecology and urban planning. *Biodiversity and Conservation*, 8: 119–131. <https://doi.org/10.1023/A:1008817325994>
- Niemelä, J., Kotze, J., Ashworth, A., Brandmayr, P., Desender, K., New, T., Penev, L., Samways, M., Spence, J. (2000) The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: a global network. *Journal of Insect Conservation*, 4: 3–9. <https://doi.org/10.1023/A:1009655127440>
- Niemelä, J., Kotze, J.D., Venn, S., Penev, L., Stoyanov, I., Spence, J., Hartley, D., Montes, de Oca, E. (2002) Carabid beetle assemblages (Coleoptera, Carabidae) across urban-rural gradients: an international comparison. *Landscape Ecology*, 17: 387–401. <https://doi.org/10.1023/A:1021270121630>
- O'Hara, R.B., Kotze, D.J. (2010) Do not log-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution*, 1: 118–122. <https://doi.org/10.1038/npre.2010.4136.1>
- Ossola, A., Hahs, A.K., Nash, M.A., Livesley, S.J. (2016) Habitat complexity enhances comminution and decomposition processes in urban ecosystems. *Ecosystems* 19, 927–941. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-9976-z>
- Oxbrough, A., French, V., Irwin, S., Kelly, T. C., Smiddy, P., O'Halloran, J. (2012) Can mixed species stands enhance arthropod diversity in plantation forests? *Forest Ecology and Management*, 270: 11–18. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.006>
- Paillet, Y., Berges, L., Hjalten, J., Odor, P., Avon, C., Bernhardt-Romermann, M., Bijlsma, R-J.,

- De Bruyn, L., Fuhr, M., Grandin, U., Kanka, R., Lundin, L., Luque, S., Magura, T., Matesanz, S., Mészáros, I., Sebastia, M-T., Schmidt, W., Standovár, T., Tóthmérész, B., Uotila, A., Valladares, F., Vellak, K., Virtanen, R. (2010) Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: metaanalysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24: 101–112. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2009.01399.x>
- Pajunen, T., Haila, Y., Halme, E., Niemelä, J., Puntilla, P. (1995) Ground-dwelling spiders (Arachnida, Araneae) in fragmented old forests and surrounding managed forests in southern Finland. *Ecography*, 18: 62–72.
- Papp, D., Mizser, Sz., Nagy, L., Vidic, A., Simon, E., Tóthmérész, B. (2020) Changes in morphometric traits of ground beetles along urbanization gradients. *Journal of Insect Science*, 20: 5. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iez127>
- Pearce, S., & Venier, L. A. (2006) The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest managements: A review *Ecological Indicators*, 6(4), 780–793.
- Penone, C., Allan, E., Soliveres, S., Felipe-Lucia, M.R., Gossner, M.M., Seibold, S., Simons, N.K., Schall, P., van der Plas, F., Manning, P., Manzanedo, R.D., Boch, S., Prati, D., Ammer, C., Bauhus, J., Buscot, F., Ehbrecht, M., Goldmann, K., Jung, K., Müller, J., Müller, J.C., Pena, R., Polle, A., Renner, S.C., Ruess, L., Schöning, I., Schruppf, M., Solly, E.F., Tschapka, M., Weisser, W.W., Wubet, T., Fischer, M. (2019) Specialisation and diversity of multiple trophic groups are promoted by different forest features. *Ecology Letters*, 22: 170–180. <https://doi.org/10.1111/ele.13182>
- Piano, E., Souffreau, C., Merckx, T., Baardsen, L.F., Backeljau, T., Bonte D., Brans, K.I., Cours, M., Dahirel, M., Debortoli, N., Decaestecker, E., De Wolf, K., Engelen, J.M.T., Fontaneto, D., Andros T. Gianuca, A.T., Govaert, L., Hanashiro, F.T.T., Higuti, J., Lens, L., Martens, K., Matheve, H., Matthysen, E., Pinseel, E., Sablon, R., Schön, I., Stoks, R., Van Doninck, K., Van Dyck, H., Vanormelingen, P., Van Wichelen, J., Vyverman, W., De Meester, L., Hendrickx, F. (2019) Urbanization drives cross-taxon declines in abundance and diversity at multiple spatial scales. *Global Change Biology*, 26: 1196–1211. <https://doi.org/10.1111/gcb.14934>
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., Grove, J.M. (2001) Urban ecological systems: linking terrestrial ecological, physical, and socioeconomic components of metropolitan areas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 127–157. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114012>

- Pinzon, J., Spence, J.R., Langor, D.W. (2012) Responses of ground-dwelling spiders (*Araneae*) to variable retention harvesting practices in the boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 266: 42–53. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.045>
- Plath, E., Böhme, W., Fisher, D., Griebel, L., Jochims, K., Schreek, K., Thiem, C., Fisher, K. (2025) Spider diversity in a disturbed forest landscape highlights the importance of management heterogeneity. *Insect Conservation and Diversity*, 18: 400–416. <https://doi.org/10.1111/icad.12815>
- Pontauiller, J.Y., Faille, A., Lemee, G. (1997) Storms drive successional dynamics in natural forests: a case study in Fontainebleau forest (France). *Forest Ecology Management*, 98: 1–15. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00073-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00073-X)
- Potgieter, L. J. és mtsai (2024) Cities Shape the Diversity and Spread of Nonnative Species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 55, 157–180. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102722-012749>.
- Pulsford, S.A., Lindenmayer, D.B., Driscoll, D.A. (2016) A succession of theories: purging redundancy from disturbance theory. *Biological Reviews*, 91: 148–167. <https://doi.org/10.1111/brv.12163>
- Raymond, P., Royo, A.A., Prévost, M., Dumais, D. (2018) Assessing the single-tree and small group selection cutting system as intermediate disturbance to promote regeneration and diversity in temperate mixedwood stands. *Forest Ecology and Management*, 430, 21–32. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.07.054>.
- Reaka-Kudla, M.L., Wilson, D.E., Wilson, E.O. Biodiversity II: Understanding and Protecting Our Biological Resources. Washington: A Joseph Henry Press Book; 1997.
- Roberts, M. J. (1995) Spiders of Britain and Northern Europe. Harper Colins Publishers, London, p 232
- Sadler, J.P., Small, E.C., Fiszpan, H., Telfer, M.G., Niemelä, J. (2006) Investigating environmental variation and landscape characteristics of an urban-rural gradient using woodland carabid assemblages. *Journal of Biogeography*, 33: 1126–1138. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01476.x>
- Sağlam, R., Gökbülak, F. (2024) Effect of frequent clearcutting on some soil properties, temperatures, and herbaceous vegetation and the potential of their recovery in a short time. *Environmental Monitoring and Assessment* 196(9):853. doi: 10.1007/s10661-024-13044-9. PMID: 39191962.
- Sallé, A., Cours, J., Le Souchu, E., Lopez-Vaamonde, C., Pincebourde, S., Bouget, C. (2021) Climate change alters temperate forest canopies and indirectly reshapes arthropod

- communities. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4: 120. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2021.710854>
- Samaniego, L., Thober, S., Kumar, R., Wanders, N., Rakovec, O., Pan, M., Zink, M., Sheffield, J., Wood, E.F., Marx, A. (2018) Anthropogenic warming exacerbates European soil moisture droughts. *Nature Climate Change*, 8: 421. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0138-5>.
- Samu, F., & Szinetár, Cs. (2002). A pókok szerepe az agrár-ökoszisztémákban. *Növényvédelem*, 38(7), 325–337.
- Samu, F., Elek, Z., Kovács, B., Fülöp, D., Botos, E., Schmera, D. és mtsai (2021) Resilience of spider communities affected by a range of silvicultural treatments in a temperate deciduous forest stand. *Scientific Reports*, 11: 20520. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-99884-8>
- Samu, F., Elek, Z., Ruzickova, J., Botos, E., Kovács, B., Ódor, P. (2023) Can gap-cutting help to preserve forest spider communities? *Diversity*, 15: 240. <https://doi.org/10.3390/d15020240>
- Savard, J-P., Clergeau, P., Mennechez, G. (2000) Biodiversity concept and urban ecosystems. *Landscape and Urban Planning*, 48: 131–142. [https://doi.org/10.1016/S0169-2046\(00\)00037-2](https://doi.org/10.1016/S0169-2046(00)00037-2)
- Seibold, S., Brandl, R., Buse, J., Hothorn, T., Schmidl, J., Thorn, S., Müller, J. (2015), Association of extinction risk of saproxylic beetles with ecological degradation of forests in Europe. *Conservation Biology*, 29: 382–390. <https://doi.org/10.1111/cobi.12427>
- Seidl, R., Schelhaas, M-J., Rammer, W., Verkerk, P.J. (2014) Increasing forest disturbances in Europe and their impact on carbon storage. *Nature Climate Change*, 4: 806–810. <https://doi.org/10.1038/nclimate2318>
- Seidl, R., Spies, T.A., Peterson, D.L., Stephens, S.L., Hicke, J.A. (2016) REVIEW: searching for resilience: addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*, 53: 120–129. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12511>
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M. és mtsai (2017) Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7: 395–402. <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>
- Senf, C., Pflugmacher, D., Zhiqiang, Y., Sebal, J., Knorn, J., Neumann, M., Hostert, P., Seidl, R. (2018) Canopy mortality has doubled in Europe’s temperate forests over the last three

- decades. *Nature Communications*, 9: 4978. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07539-6>
- Senf, C., Seidl, R. (2018) Persistent impacts of the 2018 drought on forest disturbance regimes in Europe. *Biogeosciences*, 18: 5223–5230. <https://doi.org/10.5194/bg-18-5223-2021>
- Seto, K.C., Güneralp, B., Hutya, L.R. (2012) Global forecasts of urban expansion to 2030 and direct impacts on biodiversity and carbon pools. *PNAS*, 109: 16083–16088. <https://doi.org/10.1073/pnas.121165810>
- Shabaga, J.A., Jones, T.A., Elliott, K.A. (2019) Group-selection silviculture conditionally enhances recruitment of yellow birch in a shade-tolerant hardwood forest. *Forest Ecology and Management*, 444, 244–255. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.04.029>
- Siira-Pietikainen, A., Haimi, J. (2009) Changes in soil fauna 10 years after forest harvestings: comparison between clear felling and green-tree retention methods. *Forest Ecology and Management*, 258: 332–338. <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2009.04.024>
- Sousa, W.P. (1984): The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 353–391.
- Spinoni, J., Vogt, J.V., Naumann, G., Barbosa, P., Dosio, A. (2018) Will drought events become more frequent and severe in Europe? *International Journal of Climatology*, 38: 1718–1736. <https://doi.org/10.1002/joc.5291>
- Staab, M., Gossner, M.M., Simons, N.K., Achury, R., Ambarli, D., Bae, S., Schall, P., Weisser, W.W., Blüthgen, N. (2023) Insect decline in forests depends on species' traits and may be mitigated by management. *Community Biology*, 6: 338. <https://doi.org/10.1038/s42003-023-04690-9>
- StatSoft, Inc. (2010). Correspondence Analysis, from Electronic Statistics Textbook. Retrieved 04/01/2010. Available at <http://www.statsoft.com/textbook/>
- Szabó, B., Korányi, D., Gallé, R., Lövei, G. L., Bakonyi, G. és Batáry, P. (2023) Urbanization decreases species richness, and increases abundance in dry climates whereas decreases in wet climates: A global meta-analysis. *Science of the Total Environment*, 859, 160145. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160145>
- Swanson, M.E., Franklin, J.F., Beschta, R.L. és mtsai (2011) The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9: 117–25. <https://doi.org/10.1890/090157>
- Tajthi, B., Horváth, R., Mizser, Sz., Nagy, D.D., Tóthmérész, B. (2017) Spider assemblages in floodplain forests along an urbanization gradient. *Community Ecology*, 18: 311–318. <https://doi.org/10.1556/168.2017.18.3.10>

- Thompson, K., Austin, K.C., Smith, R.M., Warren, P.H., Angoldm P.G., Gaston, K.J. (2003) Urban domestic gardens (I): putting small-scale plant diversity in context. *Journal of Vegetation Science*, 14: 71–78. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02129.x>
- Thom, D., Seidl, R. (2016) Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. *Biological Reviews*, 91: 760–781. <https://doi.org/10.1111/brv.12193>
- Thom, D., Sommerfeld, A., Sebal, J., Hagge, J., Müller, J., Seidl, R. (2020) Effects of disturbance patterns and deadwood on the microclimate in European beech forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 291: 108066. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2020.108066>
- Thorn, S., Bässler, C., Bernhardt-Römermann, M., Cadotte, M., Heibl, C., Schäfer, H., Seibold, S., Müller, J. (2016) Changes in the dominant assembly mechanism drive species loss caused by declining resources. *Ecology Letters*, 19: 163–170. <https://doi.org/10.1111/ele.12548>
- Thorn, S., Bässler, C., Brandl, R., Burton, P.J., Cahall, R., Campbell, J.L., Castro, J., Choi, C.Y., Cobb, T., Donato, D.C., Durska, E. (2018) Impacts of salvage logging on biodiversity: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 55: 279–289. <https://doi.org/10.1890/090157>
- Thorn, S., Müller, J., Leverkus, A.B. (2019) Preventing European forest diebacks. *Science*, 365: 1388–1388. <https://doi.org/10.1126/science.aaz3476>.
- Tóthmérész, B., Máthé, I., Balázs, E., Magura, T. (2011) Responses of carabid beetles to urbanization in Transylvania (Romania). *Landscape and Urban Planning*, 101: 330–337. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.02.03>
- Tresch, S., Frey, D., Le Bayon, R-C., Zanetta, A., Rasche, F., Fliessbach, A., Moretti, M. (2019) Litter decomposition driven by soil fauna, plant diversity and soil management in urban gardens. *Sci. Total Environ.* 658, 1614–1629. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.235>
- Uhl, B., Schall, P. és Bässler, C. (2024) Achieving structural heterogeneity and high multi-taxon biodiversity in managed forest ecosystems: a European review. *Biodiversity and Conservation* 34, 3327–3358. <https://doi.org/10.1007/s10531-024-02878-x>
- Ulrich, W., Zalewski, M., Hajdamowicz, I., Stanska, M., Ciurzycki, W., Tykarski, P. (2010) Tourism disassembles patterns of co-occurrence and weakens responses to environmental conditions of spider communities on small lake islands. *Community Ecology*, 11: 5–12. <https://doi.org/10.1556/ComEc.11.2010.1.2>

- Vilisics, F., Elek, Z., Lövei, G.L. (2007) Composition of terrestrial isopod assemblages along an urbanisation gradient in Denmark. *Pedobiologia*, 51: 45–53. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2006.12.004>
- Viljur, M-L., Abella, S.R., Adámek, M. és mtsai (2022) The effect of natural disturbances on forest biodiversity: an ecological synthesis. *Biological Reviews*, 97: 1930–1947. <https://doi.org/10.1111/brv.12876>
- Wade, T.G., Riitters, K.H., Wickham, J.D., Jones, K.B. (2003) Distribution and causes of global forest fragmentation. *Ecology and Society, Resilience Alliance*, 7: 2–7. <https://doi.org/10.5751/es-00530-070207>
- Wania, A., Kühn, I., Klotz, S. (2006) Plant richness patterns in agricultural and urban landscapes in Central Germany – spatial gradients of species richness. *Landscape and Urban Planning*, 75: 97–110. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2004.12.006>
- Willett, T.R. (2001) Spiders and other arthropods as indicators in old-growth versus logged redwood stands. *Restoration Ecology*, 9: 410–420. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2001.94010.x>
- White, S.P., Pickett, S.T. (1985) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. New York, USA: Academic Press. <https://doi.org/10.1016/C2009-0-02952-3>
- Zuñiga-Palacios, J., Zuria, I., Moreno, C.E. (2026). Global Patterns and Drivers of Urban Biotic Homogenization: A Meta-Analysis. *Global Ecology and Biogeography*. <https://doi.org/10.1111/geb.70219>.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M. (2009) Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. *Springer*, New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>