



**Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae)
kirepülési jellemzői**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Farkas Anna

Témavezetők:
Dr. Dévai György
Dr. Nagy Sándor Alex

DEBRECENI EGYETEM
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2013

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Hidrobiológia programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2013.09.10.

Farkas Anna
jelölt

Tanúsítom, hogy Farkas Anna doktorjelölt 2007–2012 között a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Hidrobiológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2013.09.10.

Dr. Dévai György
témavezető

Tanúsítom, hogy Farkas Anna doktorjelölt 2007–2012 között a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Hidrobiológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2013. 09.10.

Dr. Nagy Sándor Alex
témavezető

Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) kirepülési jellemzői

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

Írta: Farkas Anna okleveles biológus/ökológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál doktori iskolája
(Hidrobiológia programja) keretében

Témavezetők:

Dr. Dévai György

Dr. Nagy Sándor Alex

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr.
tagok: Dr.
Dr.

A doktori szigorlat időpontja: 2013.

Az értekezés bírálói:

Dr.
Dr.
Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.
tagok: Dr.
Dr.
Dr.
Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 20... ..

Tartalomjegyzék

| | |
|---|-----------|
| 1. Bevezetés | 1 |
| 1.1. A folyami szitakötők jelentősége | 1 |
| 1.2. Célkitűzések | 2 |
| 2. Irodalmi áttekintés | 4 |
| 2.1. A szitakötők exuviumainak mennyiségi gyűjtése | 4 |
| 2.2. A magyarországi folyamiszitakötő-együttesek összetétele | 7 |
| 2.3. A szitakötők kirepülése | 7 |
| 2.4. A szitakötők kirepüléskori ivararánya | 10 |
| 2.5. A szitakötők lárváinak kirepülést megelőző viselkedése | 12 |
| 2.6. A szitakötők kirepüléskori mortalitása | 15 |
| 3. Anyag és módszer | 20 |
| 3.1. A vizsgált fajok | 20 |
| 3.2. A mintavételi helyek | 24 |
| 3.3. A mintavételi módszerek és az adatok gyűjtése | 30 |
| 3.4. Az adatok feldolgozása és elemzése | 32 |
| 3.4.1. <i>A folyamiszitakötő-együttesek összetétele</i> | 33 |
| 3.4.2. <i>A folyami szitakötők kirepülése</i> | 33 |
| 3.4.3. <i>A folyami szitakötők kirepüléskori ivararánya</i> | 34 |
| 3.4.4. <i>A folyami szitakötők lárváinak kirepülést megelőző viselkedése</i> | 36 |
| 3.4.5. <i>A folyami szitakötők kirepüléskori mortalitása</i> | 38 |
| 4. Eredmények | 40 |
| 4.1. A folyamiszitakötő-együttesek összetétele | 40 |
| 4.2. A folyami szitakötők kirepülése | 43 |
| 4.2.1. <i>A folyami szitakötők fenológiája és kirepülési mintázata</i> | 43 |
| 4.2.2. <i>A kirepülés aktuális kezdete</i> | 48 |
| 4.2.3. <i>A kirepülés ivarok szerinti időzítése</i> | 49 |
| 4.3. A folyami szitakötők kirepüléskori ivararánya | 49 |
| 4.3.1. <i>A teljes kirepüléskori ivararány</i> | 49 |
| 4.3.2. <i>A kirepüléskori ivararány és a vízhőmérséklet közötti összefüggés</i> | 51 |

| | |
|---|------------|
| 4.4. A folyami szitakötők lárváinak kirepülést megelőző viselkedése | 52 |
| 4.4.1. Az imágóvédelemhez szükséges idő hossza | 52 |
| 4.4.2. A vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolság | 52 |
| 4.4.3. A kirepülési aljzatválasztás | 60 |
| 4.5. A folyami szitakötők kirepüléskori mortalitása | 62 |
| 4.5.1. A teljes kirepüléskori mortalitás | 62 |
| 4.5.2. A kirepüléskori mortalitás sűrűségfüggése | 65 |
| 4.5.3. A mortalitási típusok | 65 |
| 4.5.4. A mortalitásért felelős tényezők | 66 |
| 5. Diskusszió | 69 |
| 5.1. A folyamiszitakötő-együttesek összetétele | 69 |
| 5.2. A folyami szitakötők kirepülése | 72 |
| 5.2.1. A folyami szitakötők fenológiája és kirepülési mintázata | 72 |
| 5.2.2. A kirepülés aktuális kezdete | 75 |
| 5.2.3. A kirepülés ivarok szerinti időzítése | 76 |
| 5.3. A folyami szitakötők kirepüléskori ivararánya | 77 |
| 5.3.1. A teljes kirepüléskori ivararány | 77 |
| 5.3.2. A kirepüléskori ivararány és a víz hőmérséklet közötti összefüggés | 78 |
| 5.4. A folyami szitakötők lárváinak kirepülést megelőző viselkedése | 81 |
| 5.4.1. Az imágóvédelemhez szükséges idő hossza | 81 |
| 5.4.2. A vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolság | 82 |
| 5.4.3. A kirepülési aljzatválasztás | 87 |
| 5.5. A folyami szitakötők kirepüléskori mortalitása | 89 |
| 5.5.1. A teljes kirepüléskori mortalitás | 89 |
| 5.5.2. A kirepüléskori mortalitás sűrűségfüggése | 90 |
| 5.5.3. A mortalitási típusok | 90 |
| 5.5.4. A mortalitásért felelős tényezők | 91 |
| 6. Összefoglalás | 101 |
| 7. Summary | 104 |

| | |
|--|------------|
| 8. Köszönetnyilvánítás | 107 |
| 9. Irodalomjegyzék | 108 |
| 9.1. Az értekezésben hivatkozott publikációk jegyzéke | 108 |
| 9.2. A jelölt tudományos tevékenységének jegyzéke | 117 |
| 9.2.1. <i>Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott impakt faktoros publikációk jegyzéke</i> | 117 |
| 9.2.2. <i>Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott referált publikációk jegyzéke</i> | 117 |
| 9.2.3. <i>Egyéb megjelent vagy közlésre elfogadott publikációk jegyzéke</i> | 118 |
| 9.2.4. <i>Az értekezés témakörében elhangzott előadások jegyzéke</i> | 119 |
| 9.2.5. <i>Egyéb előadások jegyzéke</i> | 119 |
| 9.2.6. <i>Az értekezés témakörében készült poszterelőadások jegyzéke</i> | 120 |
| 9.2.7. <i>Egyéb poszterelőadások jegyzéke</i> | 121 |
| 10. Függelék | 122 |



1. Bevezetés

1.1. A folyami szitakötők jelentősége

A folyami szitakötők a szitakötők rendjének, azon belül a nagyszitakötők alrendjének egy önálló családját alkotják (Anisoptera: Gomphidae). Hazánkban ennek a családnak négy képviselője fordul elő: a *Gomphus flavipes flavipes* (Charpentier, 1825), a *Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus, 1758), az *Onychogomphus forcipatus forcipatus* (Linnaeus, 1758) és az *Ophiogomphus cecilia* (Fourcroy, 1785). A folyami szitakötők lárvái áramlásokkedvelők, így főként kis- és nagyvízfolyásokban fordulnak elő, bár ritkán állóvizekből is előkerülnek (AMBRUS et al. 1997; DIJKSTRA 2006). Nagyobb vízfolyások esetében gyakran az Anisoptera alrend egyedüli képviselői, a szitakötők közül mellettük csupán néhány Zygoptera (kisszitakötő) faj fordul elő. Élőhelyeiken olykor igen jelentős lárvadenzitást érnek el (JAKAB 2006; JAKAB és DÉVAI 2008; MÜLLER 1995; SUHLING és MÜLLER 1996), ebből adódóan fontos szerepet töltenek be a vízi anyagforgalomban.

A múlt század második felében mind a négy hazai faj esetében Európa-szerte populációik visszaszorulásáról számoltak be, ami leginkább a vízminőség romlásával lehetett összefüggésben (ASKEW 2004; DIJKSTRA 2006; SUHLING és MÜLLER 1996). Állományaik fennmaradását elsősorban a vízszennyezés, illetve a medret vagy a parti sávot érintő beavatkozások veszélyeztették (CORBET és BROOKS 2008; SUHLING és MÜLLER 1996). Az 1990-es években kedvező változások álltak be a fajok elterjedésében, számos olyan helyen újra megtelepedtek állományaik, ahonnan korábban kipusztultnak tekintették őket (DIJKSTRA 2006; SUHLING és MÜLLER 1996). Ennek ellenére továbbra is sérülékenynek tekinthető a *G. flavipes* és az *O.cecilia*, mivel ennek a két fajnak a populációi Európa jelentős részén rendkívül szétszakadozottak (AMBRUS et al. 1997; ASKEW 2004; DIJKSTRA 2006;). Veszélyeztetettségükből adódóan mind a négy faj védett Magyarországon [100/2012. (IX. 28.) VM rendelet]. Emellett a *G. flavipes* és az *O. cecilia* megtalálható a Berni Egyezmény és az Európai Unió Élőhelyvédelmi Direktívájának fajlistáján, továbbá a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer által kiválasztott fajok között is szerepel (AMBRUS et al. 1997; KALKMAN et al. 2010). Miután hazánkban – leginkább folyóink mentén – kifejezetten népes populációk is előfordulnak (DÉVAI et al. 2010; DÉVAI és JAKAB 2008; JAKAB 2006),



túlélésük szempontjából nagy felelősség hárul ránk. Így minden, a hazai fajok biológiájára (pl. elterjedésére, populációméretére, viselkedésére, stb.) vonatkozó új információ kiemelt jelentőségű.

A rendelkezésre álló ismeretek a hazai fajok vonatkozásában rendkívül hiányosak és sok esetben ellentmondásosak (2.2–2.6. fejezetek). A felmerülő kérdések tisztázása érdekében mennyiségi exuviumgyűjtéssel – amely esetükben a legmegfelelőbb módszer, lásd 2.1. fejezet – vizsgáltuk a folyami szitakötők populációit magyarországi vízfolyások mentén. Munkánk során új adatokkal bővítettük a kérdéses fajok hazai előfordulására vonatkozó ismereteinket, különös tekintettel az eddig kevésbé vizsgált mennyiségi viszonyokra. Új eredményekkel járultunk hozzá a folyami szitakötők fenológiájával, kirepülési mintázatával, kirepüléskori ivararányával és mortalitásával, továbbá a lárvák kirepülést megelőző viselkedésével kapcsolatos ismeretanyaghoz.

1.2. Célkitűzések

Munkánk során a következő célkitűzések megvalósítására törekedtünk.

A folyamiszitakötő-együttesek összetétele

- A folyamiszitakötő-együttesek fajösszetételének és a fajok populációnagyságának felmérése és összehasonlítása a Tisza, a Szamos és a Duna eltérő adottságú szakaszain.
- A partvédelmet szolgáló kövezés hatásának megállapítása a folyami szitakötők mennyiségi viszonyaira.

A folyami szitakötők kirepülése

- A négy magyarországi folyamiszitakötő-faj fenológiai jellemzőinek leírása és összehasonlítása.
- Az egyes fajok kirepülési mintázatának jellemzése és az eltérő adottságú élőhelyek között mutatkozó különbségek megállapítása.
- A kirepülési időszakban a kirepülő egyedek száma és az aktuális vízhőmérséklet, illetve a vízállás közötti összefüggések keresése.
- A kirepülés kezdetéhez szükséges hőösszeg és a kirepülés kezdetekor mért vízhőmérséklet fajra jellemző értékeinek meghatározása.
- A kirepülés időzítésében a folyami szitakötők hímjei és nőstényei közötti esetleges különbségek vizsgálata.



Bevezetés

A folyami szitakötők kirepüléskori ivararánya

- A kirepüléskori ivararány megállapítása, továbbá az ivararányban mutatkozó egyenlőtlenség és variabilitás elemzése.
- Összefüggés keresése a kirepüléskori ivararány és a lárvális fejlődés alatti víz hőmérséklet között a gyakoribb *Gomphus*-fajok tiszai és szamosi populációiban.

A folyami szitakötők lárváinak kirepülést megelőző viselkedése

- Az imágóvédelemhez szükséges idő hosszának meghatározása a két *Gomphus*-faj esetében.
- Az egyes fajok lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolság megállapítása különböző folyószakaszokon és kisvízfolyásokon:
 - a megtett távolságban a fajok közötti és a fajon belüli különbségek feltárása,
 - annak megállapítása, hogy ez a távolság fajra jellemző-e, továbbá lokális tényezők (pl. víz hőmérséklet, vízállás és partmeredekség) befolyásolják-e.
- A lárvák kirepülési aljzatválasztásának vizsgálata különböző folyószakaszokon és kisvízfolyásokon:
 - annak megállapítása, hogy az egyes fajok előnyben részesítenek-e valamilyen aljzattípust,
 - annak feltárása, hogy a fajok között van-e különbség az aljzatválasztásban.

A folyami szitakötők kirepüléskori mortalitása

- A *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* kirepüléskori mortalitásának felmérése közép-tiszai és dunai folyószakaszokon.
- A mortalitás és az egyedsűrűség közötti összefüggés vizsgálata.
- A mortalitási típusok és a mortalitásért felelős tényezők felmérése, valamint a fajok, illetve helyek közötti különbségek vizsgálata.
- A halálozásért felelős tényezőkkel szemben mutatott védekező stratégiák megfigyelése.



2. Irodalmi áttekintés

2.1. A szitakötők exuviumainak mennyiségi gyűjtése

A szitakötők kutatása nemzetközi viszonylatban nagy múltra tekint vissza (az első, szitakötőkkel kapcsolatos megfigyelésekre vonatkozó írásos beszámoló 1602-re tehető! – cit. CORBET 1999), és mindeddig igen jelentős ismeretanyagot halmozott fel, amit jól jelez a szitakötők biológiáját tárgyaló számos összefoglaló munka (pl. ASKEW 2004; CORBET 1983, 1999; CORBET és BROOKS 2008; DIJKSTRA 2006; GERKEN és STERNBERG 1999; TILLYARD 1917). CORBET (1999) szerint kevés az olyan állatcsoport és még kevesebb az olyan rovarcsoport, amelynek az ökológiájáról és etológiájáról annyi ismerettel rendelkezünk, mint a szitakötők. Magyarországon a szitakötők kutatásának ugyancsak nagy hagyománya van, így nagyszámú faunisztikai adattal rendelkezünk (DÉVAI et al. 1994), ökológiai szempontú vizsgálatokra azonban jóval kevesebb példa van (JAKAB 2006; MÜLLER 2007; NAGY 2010; SZÁLLASSY 2005).

A nemzetközi szitakötő-kutatásban az egyik legelterjedtebb módszer az exuviumok mennyiségi gyűjtése (BAIRD és BURGIN 2013; BAKER et al. 1992; BENNETT és MILL 1993; BEUTLER 1986; CORBET 1957; CORBET 1959; CORBET és HOESS 1998; COTHRAN és THORP 1982; FALCK és JOHANSSON 2000; FERRERAS-ROMERO 1997; FERRERAS-ROMERO és CORBET 1999; FOSTER és SOLUK 2004; GRIBBIN és THOMPSON 1991; JOHNSON 1968; KORMONDY és GOWER 1965; MATHAVAN és PANDIAN 1977; REELS 2011; TROTTIER 1966; 1971; WEIHRAUCH 2003). Folyami szitakötők esetében is számos mennyiségi exuviumgyűjtésen alapuló felmérés történt (AOKI 1999; GEISSEN 2000; GIBBS et al. 2004; JAKOB és SUHLING 1999; SUHLING 1995; TESTARD 1975; VAN SCHAİK és GERAEDS 2009; WESTERMANN et al. 1995), és nem egy példa van hosszútávú vizsgálatokra (KERN 1999; LUTZ és MCMAHAN 1973; MÜLLER 1995; SCHÜTTE et al. 1998). Ezek közül is figyelemre méltó KERN (1999) munkája, aki 11 egymást követő évben számlálta a *G. vulgatissimus* exuviumait.

Az exuviumgyűjtés széles körű alkalmazását kétség kívül a közvetlen módszerekkel – a lárvák és imágók mennyiségi gyűjtésével – szemben mutatkozó számos előnye indokolja. Így például természetvédelmi szempontból ez az eljárás a leginkább javasolható, mivel sem az élőlények, sem élőhelyük épségét nem befolyásolja. Ebből



adódóan alkalmazása védett, ritka fajok esetében különösen indokolt. Emellett számos értékes információt szolgáltat a fajösszetételről és az egyedszámokról, túlmenően a kirepülés kezdetéről, dinamikájáról, a kirepüléskori ivararányról és mortalitásról, a lárvák kirepülést megelőző viselkedéséről (milyen típusú aljzatot választanak, mekkora távolságot tesznek meg a vízszegélytől) vagy akár a testméret kirepülési időszakon belüli változásáról. Mindezek az adatok az exuviumoknak egységi területen (vízfolyások esetében egységnyi partszakaszon) a teljes kirepülési időszakban történő rendszeres összegyűjtésén alapulnak.

Az exuviumok, különösen az Anisoptera fajok esetében, méretükből adódóan a terepen többnyire könnyen észrevehetőek, továbbá viszonylag egyszerű a faji és az ivari szintű azonosításuk is (szemben például a korai lárvastádiumokkal). Emellett az exuviumok kedvező időjárási feltételek esetén hosszú időn keresztül a helyükön maradnak (CORBET 1999), így azokat elegendő lehet néhány naponta összegyűjteni. A forrásmunkák alapján az exuviumszámban leginkább az erős szél és a nagyobb esőzések okoznak veszteséget. DUNN (1992 – cit. CORBET 1999) szerint azonban az üresen hagyott lárvabőröket akár a hangyák is elszállíthatják (feltehetőleg táplálék gyanánt!), bár ezt a mi megfigyeléseink nem támasztották alá (a hangyák ugyan az exuviumokat alaposan megvizsgálták, de a helyükről sosem mozdították el). Saját tapasztalataink szerint a folyami szitakötők exuviumai a kedvezőtlen időjárási feltételeknek jól ellenállnak. Így például ugyanazt az exuviumot 33 napon keresztül a helyén találtunk, majd ezután az áradás mosta el. A mi vizsgálati helyeinken az exuviumok leginkább vízszintemelkedéskor tűntek el (leszámítva a duzzasztott Közép-Tiszát, ahol a vízszint alig változott). Ezt mutatja például, hogy a dunai gyűjtések során különböző időpontokban, más-más helyeken megjelölt, majd nyomon követett összesen 25 exuviumból 17-et hosszabb-rövidebb idő elteltével a víz mosott el. Előbbiek alapján számottevő vízszintingadozással jellemezhető vízfolyásokon mindenképp gyakori, lehetőleg napi exuviumgyűjtések szükségesek.

Mivel a Zygoptera fajok exuviumai törekenyebbek, a kedvezőtlen időjárási viszonyoknak kevésbé ellenállóak, ráadásul kisebb méretük miatt nehezebben is észrevehetőek, a mennyiségi exuviumgyűjtés módszere leginkább Anisoptera fajok esetében javasolható (CORBET 1999; CORBET és HOESS 1998). Zygoptera fajoknál a gyűjtések hatékonyságát a partmenti növényzet irtásával vagy mesterséges kirepülési aljzatok kihelyezésével lehet segíteni (pl. BENNETT és MILL



1993; PURSE és THOMPSON 2003). Ezzel összhangban a hazai Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer is csupán nagyszitakötőknél szorgalmazza az exuviumok mennyiségi gyűjtését (AMBRUS et al. 1997).

Folyami szitakötők esetében további érvek is szólnak az exuvium-számlálás módszere mellett. Esetükben ugyanis az imágók a kirepülést követően a víztől messze eltávolodnak és rejtőzködő életmódjuk miatt a későbbiekben meglehetősen nehéz rájuk találni (CORBET és BROOKS 2008; DIJKSTRA 2006). Ezt saját tapasztalataink is jól mutatják, hiszen a Dunán, a Tiszán és a Szamoson exuviumgyűjtéssel összesen eltöltött 227 nap alatt a vízparton érett imágót egyetlen alkalommal sem láttunk (legfeljebb csak sérülten, elpusztultan találtunk). Ugyanakkor a kisebb vízfolyásokon (pl. Tapolca, Világos-patak, Zala) végzett terepmunka során járőröző hímeket és tojásrakó nőstényeket egyaránt sikerült megfigyelni. Rejtőzködő életmódjukból adódóan a folyami szitakötők esetében az imágók mennyiségi felmérésén alapuló vizsgálati módszerek (jelölés-visszafogás és egységi területen történő számlálás) jócskán alulbecsülik a valós populációméretet. A folyami szitakötők lárváinak kvantitatív gyűjtése a nagy vízmélység, az erős áramlás és a jelentősebb áradások miatt különösen nagyobb vízfolyások esetében jelent nehézséget. Mindezek alapján a folyami szitakötők egyedszámának pontosabb becslésére sokszor csak a kirepülés ad lehetőséget (SUHLING és MÜLLER 1996).

Az exuvium-számlálás legfőbb hátránya minden bizonnyal a módszer nagy munkai igényessége (BRIED et al. 2012; RAEBEL et al. 2010), hiszen hosszú időn (heteken vagy hónapokon) keresztül rendszeresen, akár naponta folytatott terepmunkát igényel (függetlenül például az időjárási és áradási viszonyoktól). Ezzel lehet összefüggésben, hogy hazai viszonylatban egészen 2000-ig nem találunk példát a teljes kirepülési időszakban kellő gyakorisággal végzett mennyiségi exuviumgyűjtésre. Magyarországon a módszer bevezetője JAKAB (2006) volt, aki a folyami szitakötők exuviumait a Tisza Tiszacsege és Tiszafüred közötti szakaszán négy egymást követő évben számlálta meg (2000–2003). Az elmúlt években gyarapodtak a mennyiségi exuviumgyűjtésen alapuló hazai vizsgálatok, bár ezek mindegyike a Tisza folyami szitakötőire vonatkozott (BERZI-NAGY 2009; HORVÁTH 2012; MÁTYUS 2006). Az utóbbi vizsgálatok eredményeit ugyanakkor részben fenntartásokkal kell kezelnünk, mivel a gyűjtések nem megfelelő gyakorisággal történtek (ami leginkább a Tisza szeszélyes vízjárása miatt jelent gondot) és több esetben késve is kezdődtek. Így annak ellenére,



hogy a mennyiségi exuviumgyűjtés módszere a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer javaslatai között is szerepel (AMBRUS et al. 1997), mindeddig meglehetősen kevés hazai vizsgálat történt.

2.2. A magyarországi folyamiszitakötő-együttesek összetétele

A magyarországi folyami szitakötők elterjedése jól ismert az intenzív faunisztikai felméréseknek köszönhetően (DÉVAI et al. 1994; JAKAB és DÉVAI 2008). Ennek ellenére hazánk területe ebből a szempontból még korántsem tekinthető feltártnak, amit jól mutatnak az újabb és újabb eredmények (pl. CZIROK et al. 2009; FICSÓR 2011; PETRI et al. 2012). Ugyanakkor adott folyószakaszon a mennyiségi viszonyokról a faunisztikai munkákban legfeljebb csak tájékoztató jellegű (pl. tömeges, szórványos, stb.) adatok találhatóak, míg a populációméretet és a relatív gyakoriságokat pontosan felmérő munkára csak elvétve találunk példát (JAKAB 2006; MÁTYUS 2006). Mindemellett a folyamiszitakötő-együttes összetétele egy folyószakaszon belül is változhat az élőhelyi sajátosságoknak megfelelően (MARTIN 2010; SUHLING 1995), amiről hazai viszonylatban szintén kevés információval rendelkezünk (DÉVAI et al. 2010; JAKAB 2006; MÁTYUS 2006).

2.3. A szitakötők kirepülése

A mérsékelt övi szitakötők lárvális fejlődésük és kirepülési mintázatuk alapján két csoportba, a tavaszi és a nyári típusú fajok csoportjába sorolhatók (CORBET 1954). A tavaszi típusú fajoknál az utolsó stádiumú diapauza szinkronizálja a lárvák fejlődését: a lassabban növekvő lárváknak lehetőségük van a többiekhez felzárkózni, így a kirepülést megelőző télen valamennyien az utolsó lárvastádiumban gyűlnek össze. Ebből adódóan a tavaszi típusú fajok szorosan szinkronizáltak és rendszerint rövid idő alatt kirepülnek. Tipikus példája ennek a csoportnak az *Anax imperator*, amelynél a populáció 50%-a mindössze három nap alatt kirepült (CORBET 1958). A tavaszi típusú fajoknál a szinkronizáció olyannyira szoros is lehet, hogy a teljes populáció egyetlen nap alatt kirepül, ahogyan ezt JOHNSON (1963) a *Gomphus vastus* esetében találta.

Szemben a tavaszi típusú fajokkal, a nyári típusú fajoknál a lárvák többsége korábbi stádiumokban tölti a telet, így fejlődésük kevésbé szinkronizáltak és tavasszal a kirepülést megelőzően még legalább egy vagy



több vedlésen kell keresztülmenniük. Ennek következtében kirepülésük a tavaszi fajoknál rendszerint később kezdődik, csekély mértékű szinkronizációt mutat és hosszabb ideig tart. Tipikus nyári típusú faj például az *Aeshna cyanea*, amelynél a populáció 50%-a meglehetősen hosszú idő, mintegy 25 nap alatt repült ki (CORBET 1958).

A hazai folyami szitakötők közül a *G. vulgatissimus* a tavaszi típusú fajok közé sorolható (KERN 1999; MÜLLER 1995; VAN SCHAİK és GERAEDS 2009; WESTERMANN et al. 1995), míg az *O. cecilia* és a *G. flavipes* a nyári típusú fajok közé tartozik (MÜLLER 1995; SUHLING és MÜLLER 1996). Az *O. forcipatus* kirepülési mintázatával kapcsolatos információk ellentmondásosak. Az eddigi egyetlen vizsgálatban MÁTYUS (2006) a Felső-Tiszában tavaszi típusúnak találta ezt a fajt. Ugyanakkor fenológiája, valamint az áttelelő és tavaszi lárvastádiumok alapján ez a faj nyári típusúnak tekinthető (FERRERAS-ROMERO és GARCÍA-ROJAS 1995; STERNBERG és BUCHWALD 2000). Ez utóbbit valószínűsítik a közelrokon taxonok (*Onychogomphus uncatius*, *O. forcipatus unguiculatus*) kirepülési mintázatai is (JAKOB és SUHLING, 1999; SUHLING és MÜLLER 1996; SCHÜTTE et al. 1998).

A nyári vagy tavaszi típusú kirepülést leginkább meghatározó tényező a fotoperiódus és a vízhőmérséklet (CORBET 1999; INGRAM és JENNER 1976; LUTZ 1968, 1974a, 1974b; NORLING 1976, 1984a, 1984b, 1984c), amelyek elsődlegesen szabályozzák a diapauzát és ezen keresztül a lárvális fejlődést. Emellett azonban a kirepülés mintázatát egyéb lokális tényezők is befolyásolhatják, így ugyanál a fajnál különbségek lehetnek vizsgálati évek vagy élőhelyek között (CORBET 1999; GRIBBIN és THOMPSON 1991; RICHTER et al. 2008). Így például a csoporthasadás („cohort-splitting”: amikor a lárvák kisebb csoportja a többségnél egy évvel korábban vagy később repül ki) nyáriként kirepülő kisebb csoportot eredményezhet egy tavaszi típusú faj kirepülésében (CORBET 1957; CORBET és HARVEY 1989), és fordítva, tavasziként kirepülő csoporthoz vezethet egy nyári típusú faj kirepülésében (FERRERAS-ROMERO 1997). GRIBBIN és THOMPSON (1991) markáns eltéréseket tapasztaltak a *Pyrrhosoma nymphula* kirepülésének hosszában és szinkronizáltságában két közeli és hasonló állóvíznél ugyanabban az évben, amit elsősorban a lárvadenzitásban és a táplálékellátottságban fennálló különbségeknek tulajdonítottak. Továbbá arra is van példa, hogy ugyanaz a faj bizonyos feltételek mellett tavasziként, míg más feltételek mellett nyáriként viselkedik, ahogyan azt SUHLING (1995) az *O. uncatius* esetében találta két szomszédos dél-franciaországi csatornánál



ugyanabban a vizsgálati évben. A nyári fajok közé sorolt *O. uncatius* egyik csatornánál tapasztalt tavaszi típusú kirepülését SUHLING (1995) az adott csatorna jelentős vízhőmérséklet-ingadozásával magyarázta. A kirepülést megelőző évben a magasabb nyári vízhőmérséklet következtében a lárvák gyorsabban fejlődtek, így a többségük őszre elérte az utolsó stádiumot. A következő év alacsonyabb tavaszi vízhőmérséklete pedig valószínűleg tovább szinkronizálta a fejlődésüket, mivel az egymást követő lárvastádiumoknál egyre nagyobb lehet az hőmérsékleti küszöb, ami a fejlődésüket gátolja (AOKI 1999; INGRAM 1976; LUTZ 1968). Ebből adódóan az alacsony vízhőmérséklet csak a fiatalabb lárvák növekedését indíthatja be, amelyek így felzárkózhatnak az idősebbekhez. A nyári típusú fajként elkönyvelt *O. uncatius* korai és szorosan szinkronizált kirepüléséért tehát a magasabb nyári és az alacsonyabb tavaszi vízhőmérséklet együttesen lehetett felelős. Hasonló jelenségről számolt be JAKAB (2006) a nyári fajként számon tartott *G. flavipes* közép-tiszai populációja esetében: a négy vizsgált időszakból kettőben a tavaszi típusú fajokra jellemző szorosan szinkronizált kirepülést talált. A kétféle típusú kirepülés ebben az esetben az évről-évre változó vízhőmérséklettel magyarázható. A kirepülést megelőző év magasabb tavaszi és nyári vízhőmérséklete a lárvák gyorsabb fejlődése révén már önmagában szinkronizálhatta a kirepülést, amit tovább fokozhatott a kirepülés évében jelentkező alacsonyabb téli és tavaszi vízhőmérséklet.

Előbbiek mellett a kirepülési időszak során a naponta kirepülő egyedek számát több tényező is befolyásolhatja, ami ugyancsak hozzájárulhat a kirepülés mintázatának évek és/vagy élőhelyek közötti különbözőségéhez. Így a vízhőmérséklet és a naponta kirepülő egyedek száma közötti pozitív összefüggésről számolt be TROTTIER (1971). Magasabb vízállásnál kisebb lehet a kirepülő egyedek száma (JAKAB 2006), csakúgy, mint erős szélben (JAKOB és SUHLING 1999), míg a magasabb léghőmérséklet kedvező hatású (GRIBBIN és THOMPSON 1990). BENNETT és MILL (1993) az időjárási viszonyoknak tulajdonították a *P. nymphula* kirepülési mintázatában tapasztalt évenkénti eltérést. CORBET (1952) ugyanennél a fajnál a kirepülési görbe három elkülönülő csúcsát ugyancsak a kedvezőtlen időjárási körülményekkel (pl. erős esőzések) magyarázta.

A kirepülés aktuális kezdete egy adott évben az addig eltelt időszak vízhőmérsékleti viszonyaival van összefüggésben (CORBET 1999; DINGEMANSE és KALKMAN 2008; KERN 1999). Egyrészt létezik egy,



fajonként különböző hőmérsékleti küszöb, amely alatt a kirepülés mindenképp későbbre halasztódik (CORBET 1957; KERN 1999; TROTTIER 1973; WILLEY 1974). Másrészt a kirepülés nem automatikusan egy hőmérsékleti küszöbnél kezdődik, hanem ehhez egy fajra jellemző hőösszeg elérése szükséges (MÜLLER 1995; RICHTER et al. 2008; SUHLING és MÜLLER 1996; TROTTIER 1971).

A kirepülés időzítése különbözhet a hímek és nőstények között is egy fajon belül. A forrásmunkák szerint legtöbbször egyik ivar sem előzi meg a kirepülésben a másikat (BENNETT és MILL 1993; CORBET 1952, 1999; FALCK és JOHANSSON 2000; FERRERAS-ROMERO és CORBET 1999; PURSE és THOMPSON 2003; TROTTIER 1966, 1971). Amennyiben azonban a hímek és a nőstények különböznek ebben a tekintetben, a protandria a gyakoribb (a hímek korábban történő kirepülése: BEUTLER 1986; CORBET 1999; GRIBBIN és THOMPSON 1991; LUTZ és McMAHAN 1973; WONG-MUÑOZ et al. 2011), de protogynia is előfordul (amikor a nőstények repülnek ki hamarabb: FERRERAS-ROMERO 1997; TESTARD 1975). Sőt, van példa arra is, hogy ugyanannál a fajnál ugyanazon élőhelyen – a vizsgálati évtől függően – mindhárom eset megfigyelhető volt (CORBET 1957). A folyami szitakötőkre szinte kivétel nélkül a protandria jellemző (AOKI 1999; JAKAB 2006; LUTZ és McMAHAN 1973; MÜLLER 1995; SUHLING és MÜLLER 1996; VAN SCHAİK és GERAEDS 2009; WESTERMANN et al. 1995). A protandria oka pedig valószínűleg abban kereshető, hogy a hímeknél a gyorsabban kirepülő, ezáltal hamarabb szaporodásra kész egyedek vannak előnyben, míg a nőstényeknél a hosszabb lárvális fejlődés tekinthető kedvezőbbnek, hiszen ez nagyobb testméretet és ezzel együtt nagyobb fekunditást eredményezhet (CORBET 1999).

2.4. A szitakötők kirepüléskori ivararánya

A szitakötők kirepüléskori ivararányának már hosszú ideje kitüntetett figyelmet szenteltek, így számos közlemény és több összefoglaló munka is készült ebben a témakörben. Az összefoglaló munkákban (CORBET 1983, 1999; CORBET és HOESS 1998; LAWTON 1972), az addig fellelhető adatokra alapozva, ugyanarra a végkövetkeztetésre jutottak, miszerint a szitakötők kirepüléskori ivararányában rendszerint egyenlőtlenség mutatkozik, és ez az egyenlőtlenség az Anisoptera alrenden belül csekély nősténytöbbletet, míg a Zygoptera alrenden belül csekély mértékű hímtöbbletet jelent.



Mindemellett az ivararány taxonok között vagy akár ugyanannál a fajnál is nagymértékben különbözhet (CORBET és HOESS 1998).

A szitakötőknel az ivar meghatározottsága csaknem minden esetben genetikai, mégpedig X0/XX típusú, ahol a hím a heterogametikus ivar (KIAUTA 1969). Ez a mechanizmus elsődlegesen mindenképp egyenlő ivararányhoz vezet. Ebből adódóan bármilyen, a kirepüléskori ivararányban tapasztalható eltérés vagy variabilitás a tojás és/vagy lárva stádium során alakul ki (CORBET és HOESS 1998). Mindeddig számos hipotézist közöltek az ivararányban megfigyelhető egyenlőtlenség magyarázatául (pl. BAKER et al. 1992; CORBET 1957; FUSELIER et al. 2007; GRIBBIN és THOMPSON 1991; JOHANSSON et al. 2005; LAWTON 1972; PURSE és THOMPSON 2003; WONG-MUÑOZ et al. 2011). Ismereteink szerint azonban mostanáig ezek közül egyiket sem sikerült egyértelműen bizonyítani. Ennélfogva az egyenlőtlen ivararány okai és biológiai jelentősége továbbra is kérdésesek (CORBET 1999).

A korábbi vizsgálatok többsége abból indult ki, hogy ugyanannál a fajnál a kirepüléskori ivararány következes eltolódást mutat valamelyik ivar javára (CROWLEY és JOHANSSON 2002; FALCK és JOHANSSON 2000; FUSELIER et al. 2007; JOHANSSON et al. 2005; WONG-MUÑOZ et al. 2011). Ugyanakkor számos faj esetében általánosan jellemző hímtöbblet vagy nősténytöbblet nem tapasztalható, hanem az ivararányban jelentős változatosság figyelhető meg vizsgálati évek vagy élőhelyek között (pl. BAIRD és BURGIN 2013; CORBET és HOESS 1998; MÜLLER 1995). Mindez arra utal, hogy a környezeti tényezők hatással lehetnek az ivararány alakulására, de ilyen összefüggéseket eddig még nem vizsgáltak (BAIRD és BURGIN 2013; CORBET és HOESS 1998).

A mérsékelt övben a lárvális fejlődés szabályozásában a fotoperiódus mellett a vízhőmérsékleté a fő szerep, ami a növekedés ütemére, a fejlődésmenetre és a voltinizmusra egyaránt hatással van (CORBET 1999). Adott szélességi körön ugyanannak a fotoperiódusnak kitéve, a lárvális fejlődésben mutatkozó eltérések elsősorban a vízhőmérséklet különbségeire vezethetők vissza (lásd MÜLLER et al. 2000). Miután az ivararány variabilitása legvalószínűbben a lárvális életszakasz során alakul ki (lásd fent), összefüggés lehetséges a lárvális fejlődés alatti vízhőmérséklet és a kirepüléskori ivararány között.



2.5. A szitakötők lárváinak kirepülést megelőző viselkedése

A szitakötők imágóvédelésük során szinte teljesen védtelenek, mind a különféle ragadozókkal, mind a kedvezőtlen fizikai tényezőkkel, mind pedig a partra kímászó társaikkal szemben, így a megfelelő hely és idő megválasztása túlélésük szempontjából alapvető fontosságú. Ennek ellenére viszonylag kevés közlemény tárgyalja részletesebben a szitakötők lárváinak kirepülést megelőző viselkedését (milyen aljzatot választanak, a partra mászva mekkora távolságot tesznek meg, mikor, milyen pozícióban történik az imágóvédelés; pl. MARTIN 2010; MATHAVAN és PANDIAN 1977; TROTTIER 1973; WEIHRAUCH 2003; WORTHEN 2010).

Az imágóvédeléshez szükséges idő általánosságban rövidebb a kisszitakötőknél (1–2 óra), mint a nagyszitakötőknél (2–4 óra), de ez fajon belül is nagymértékben változhat pl. az időjárási viszonyoktól függően (CORBET 1999; CORBET és BROOKS 2008). Ebből adódóan az imágóvédeléshez, valamint a szűzrepülés megkezdéséhez szükséges idő hossza egyaránt hatással lehet a lárvák által a vízszegélytől megtett távolságra és az aljzatválasztásra (pl. a hosszabb ideig imágóvédelő és emiatt a predációnak jobban kitett lárvák a vízszegélytől messzebb találhatnak biztonságos helyet). A vizsgált fajok esetében nagyon kevés információval rendelkezünk a vedléshez szükséges időtartamról. A szűzrepülés megkezdéséig eltelt idő hosszáról még kevesebb információval rendelkezünk, valószínűleg azért, mert ez esetenként sokkal tovább tart, mint maga az imágóvédelés. Kedvezőtlen körülmények között ugyanis a szitakötők a szűzrepülésüket jelentősen késleltethetik (BAIRD és BURGİN 2013; BENNETT és MILL 1993; KERN 1999; GRIBBIN és THOMPSON 1990; TROTTIER 1973; WILLEY 1974), és emiatt a korrekt mérése terepen nehezebben kivitelezhető (pl. egy-egy példány megfigyelésével akár egy-két napot is el kellene tölteni).

A szitakötők lárvái rendszerint a legelső alkalmas aljzaton imágóvá vedlenek, amire rátalálhatnak akár már a vízben vagy a parton, a vízszegély közvetlen közelében (CORBET 1983, 1999). Mindemellert néhány lárvá olykor kivételesen nagy távolságot tesz meg a vízszegélytől, ami csak az esetek egy részében magyarázható a megfelelő aljzatok hiányával. Így például az *A. imperator* lárvái alkalmanként a víztől 6 méterre, függőlegesen pedig 5 méteres magasságban vedlettek imágóvá (CORBET 1957). Hasonlóan messzire és magasra másztak a *Cordulegaster boltonii* lárvái (WEIHRAUCH 2003). Az előbbieknél jóval



nagyobb távolságokról számolt be JACOBS (1955), aki szerint a *Plathemis lydia* lárvái esetenként a vízszegélytől 45 méteres távolságot is megtettek. Több példa van arra is, hogy ugyanazon az élőhelyen a különböző Anisoptera fajok igencsak eltérő stratégiát követnek. MAIER és WILDERMUTH (1991) megfigyelései szerint kis kerti tavakban az *A. cyanea* és a *Sympetrum striolatum* lárvái szinte kivétel nélkül a víztükör fölött, a *Libellula depressa* egyedei pedig a parton vedlettek imágóvá, míg a *Libellula quadrimaculata* lárváinál mindkét eset előfordult. MATHAVAN és PANDIAN (1977) vizsgálata alapján egy trópusi tónál a legtöbb nagyszitakötőfaj lárvái a vízszegélytől sokszor meglehetősen nagy távolságot tettek meg (maximum 5–6 métert vízszintesen és 6,8–12,5 métert függőlegesen), ellenben a *Diplacodes trivialis* lárvái sosem másztak a víztől 1,7 méternél messzebb és 0,3 méternél magasabbra. Egy másik vizsgálat szerint ugyanannál az állóvíznél a *Tetragoneuria cynosura* lárvái a parton 0,1–1 méteres távolságot tettek meg, a *Gomphus exilis* egyedei viszont a vízszegélytől rendszerint csupán néhány centiméterre kapaszkodtak meg a vedléshez (LUTZ és MCMAHAN 1973). MARTIN (2010) két folyamiszitakötő-faj lárvái esetében tapasztalt különbséget a vízszegélytől történő eltávolodás mértékében: ugyanazon a vizsgálati helyen a *G. vastus* egyedei átlagosan 3,94 méteres, a *Stylurus spiniceps* egyedei viszont mindössze 0,33 méteres távolságot tettek meg. Arra is van néhány példa továbbá, hogy ugyanannál a fajnál más-más élőhelyeken olykor igen jelentősek a különbségek a lárvák által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolság tekintetében (GRIBBIN és THOMPSON 1991; MARTIN 2010).

A nagy távolság megtétele, az egyedek szétszóródása egyesek szerint a kirepülési aljzatért folyó versengést és az ebből adódó mortalitást hivatott csökkenteni, ami leginkább a nagy egyedszámban és szinkronizáltan kirepülő populációkban lehet meghatározó tényező (CORBET 1983; MATHAVAN és PANDIAN 1977). Az egyedek szétszóródása a predáció elkerülésével ugyancsak összefüggésben lehet, mivel emiatt a ragadozók kisebb eséllyel találnak rá a kirepülő szitakötőkre (CORBET 1983). A lárvák által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolságot emellett fizikai tényezők is befolyásolhatják. Az *Anax junius* esetében a vízszegélytől történő eltávolodás mértéke a vízhőmérséklettel, a léghőmérséklettel és a relatív páratartalommal egyaránt kapcsolatban volt (TROTIER 1973). MÜLLER (1995) megfigyelései szerint a folyami szitakötők lárvái nagyobb utat tesznek meg, ha a vízszint alacsony. Más megfigyelések szerint a



partmeredekséggel is kapcsolatban lehet, hogy a lárvák a vízszegélytől milyen messze másznak el (DÉVAI et al. 2010). MARTIN (2010) összesen 12 abiotikus tényező (víz- és léghőmérséklet, vízszintváltozás, áramlási sebesség, a partmenti kövezés sajátosságai, a kirepülési sávban az aljzat összetétele és hőmérséklete, a part meredeksége) hatását vizsgálta két folyami szitakötő (a *G. vastus* és a *S. spiniceps*) lárvái által megtett távolságra, és azt találta, hogy ezek mindegyike összefüggésben volt a megtett út hosszával. Ugyanakkor az egyes tényezők hatása nemcsak fajonként, hanem ugyanannál a fajnál gyakran vizsgálati helyenként is különbözött, ráadásul sok esetben a kapcsolat nagyon gyenge volt, így ezekből az eredményekből meglehetősen nehéz általános következtetéseket levonni.

MÜLLER (1995) vizsgálata alapján a folyami szitakötők (a *G. vulgatissimus*, az *O. cecilia* és a *G. flavipes*) lárvái a németországi Oderán a vízszegélytől rendszerint egy nagyjából 1,5 méteres sávon belül vedlettek imágóvá, és a fajok a megtett távolságban alig különböztek. Ezzel szemben JAKAB (2006) közép-tiszai megfigyelései szerint a *G. vulgatissimus* lárvái átlagosan messzebb másztak a parton, mint a *G. flavipes* egyedei. A legtávolabb kirepülő *G. vulgatissimus* a vízszegélytől közel 5 méterre volt, míg a *G. flavipes* lárvái 2 méternél nagyobb távolságot csak ritkán tettek meg.

A kirepülési aljzatválasztás tekintetében egyes fajoknál arról számoltak be, hogy lárvák egy adott típusú aljzatot feltűnően nagyobb arányban választottak a többinél. Így például a *C. boltonii* lárvák többsége a patakot kísérő fák törzsére és ágaira kapaszkodva vedlett imágóvá (WEIHRAUCH 2003). Egy dél-franciaországi csatornánál az *O. uncatius* lárvái köveket és zöld növényeket egyaránt választottak aljzatnak, ellenben az *Orthetrum coerulescens* lárvái kizárólag a növényzetre, és legfőképpen a *Juncus* szárára másztak fel a kirepüléshez (JAKOB és SUHLING 1999). Az *Epitheca spinosa* lárvái által választott aljzatok relatív gyakorisága szignifikánsan eltért a rendelkezésre álló aljzatok arányától, így ebben az esetben egyértelműen bizonyítható volt az aljzatpreferencia (WORTHEN 2010). Az aljzatválasztásban szerepet játszhat a ragadozók elkerülése (MILLER 1964), így a növényzet között kisebb lehet a predáció kockázata, ugyanakkor ebben az esetben megnőhet a fizikai okokra visszavezethető sérülések és halálozások aránya. Az *O. uncatius* esetében például nagyobb volt a mortalitás azoknál az egyedeknél, amelyek a sűrű növényzet között vedlettek imágóvá, mint amekkora azoknál az egyedeknél volt, amelyek ezt



csupasz kövekre kapaszkodva tették. Ezzel lehet összefüggésben, hogy a lárvák többsége a kirepüléshez köveket és nem a növényzetet választotta (JAKOB és SUHLING 1999). Amennyiben pedig vedléshez alkalmas aljzatok nem állnak rendelkezésre, a lárvák akár a vízbe is visszamászhatnak, ahogyan ezt MARTIN (2010) nagy kiterjedésű, homokos partokon a *G. vastus* és az *S. spiniceps* esetében megfigyelte.

A megfelelő aljzat kiválasztásában szerepet játszhat az imágóvedléskor felvett testhelyzet, ami alapján a szitakötőket két nagy csoportba sorolják (CORBET 1983, 1999). Az egyikbe tartoznak azok, amelyek teste a vedlés során a vízszintessel 0–90°-ot (pl. Gomphidae, egyes Zygoptera fajok) vagy 70–120°-ot (pl. Calopterygidae) zár be. A másik csoport tagjainak teste vedléskor 90–180°-os szögben áll, ide tartozik a fajok legnagyobb része. Az Anisoptera alrenden belül egyedül a Gomphidae család tagjai képesek a szárnyaikat vízszintes testhelyzetben kibontani (CORBET 1983). Ebből adódóan a folyami szitakötők esetében az imágóvédelemre mindenféle típusú aljzat alkalmas lehet (JAKOB és SUHLING 1999).

MÜLLER (1995) megfigyelései alapján az Oderán a folyami szitakötők (a *G. vulgatissimus*, az *O. cecilia* és a *G. flavipes*) kirepüléskori aljzatválasztásában faji preferencia nem mutatkozott. Ugyanakkor JAKAB (2006) szerint a Közép-Tiszán a *G. vulgatissimus* lárvái nagyobb arányban vedlettek imágóvá fák kérgén, mint más típusú aljzatokon, azonban statisztikai különbség az aljzatválasztásban nem volt kimutatható.

2.6. A szitakötők kirepüléskori mortalitása

A szitakötők kirepülése kifejezetten rövid időszak mind a lárvális, mind az imaginális életszakaszhoz képest, mégis a leginkább veszélyekkel teli, amelyben igen jelentős lehet a halálozási arány. Ez a fokozottan kockázatos periódus a víz elhagyásától a frissen vedlett imágó első röptéig tart, mialatt a szitakötő rendkívül sérülékeny és csaknem védetlen a ragadozókkal, fajtársakkal és a kedvezőtlen fizikai tényezőkkel szemben egyaránt. A partra mászó lárva ugyan még aktív védekezésre képes (CORBET 1952; SUHLING és MÜLLER 1996; saját megfigyelések), a szárazföldön viszont esetlen, s nehézkes mozgása miatt védekezése legtöbbször sikertelen. A lárva kedvezőtlen környezeti feltételek esetén akár a vedlést is késleltetheti, erre azonban csak korlátozott ideig, maximum 1–2 napig képes (CORBET 1957; MILLER



Irodalmi áttekintés

1964; TROTTIER 1973; WESTERMANN 2006; saját megfigyelések). Miután már rátalált a megfelelő kirepülési aljzatra és lárvális kutikulája felrepedt, mindaddig, míg imágólábai valamelyest meg nem keményednek, az állat helyváltoztató vagy védekező mozgásra képtelen és ebből adódóan teljesen védtelen. Ezután veszély esetén már ismét védekezni, menekülni kész, akár összecsomagolt szárnyakkal vagy szárnyai kibontása közben is. Gyenge kutikulája miatt azonban elég lehet egyetlen hangya harapása vagy néhány esőcsepp, hogy maradandó deformációkat szenvedjen, ami röpképtelenséghez, közvetve pedig mortalitáshoz vezethet (saját megfigyelések). A szitakötő így csupán a kutikula megkeményedésével, röpkésre készen állva, majd felszállva kerülheti el nagyobb eséllyel a veszélyeket.



1. kép. A *G. flavipes* imágóvédelése.

Az imágóvédelés folyamata (1. kép) viszonylag rövid, legtöbbször csak néhány órát vesz igénybe (CORBET és BROOKS 2008). Ha viszont ehhez hozzászámítjuk a lárváknak az aljzatkeresésre szánt idejét, valamint a röpképes imágóknak a tényleges röptükig (szüzrepülésig) eltöltött idejét, akkor ez a kockázatos időszak – különösen kedvezőtlen időjárási feltételek mellett – meglehetősen hosszú lehet (2.5. fejezet). Így



nem meglepő, hogy a kirepüléskor fellépő mortalitás jelentős, rendszerint 3–30% között alakul (CORBET 1999).

A kirepüléskori mortalitási esetek CORBET (1999) szerint három fő típusba sorolhatók: (1) tökéletlen vedlés, (2) a szárnyak tökéletlen kibontása és (3) predáció. A mortalitás okai ugyancsak három fő tényezőcsoportra vezethetők vissza: (1) fizikai tényezők, (2) ragadozók, (3) a kirepülési aljzatért folyó versengés következtében fellépő túlszűföldés (CORBET 1999). Mindezek közvetlenül és közvetve is jelentkezhetnek (CORBET 1999).

CORBET és BROOKS (2008) szerint a kirepüléskori mortalitás mindhárom halálozási okot tekintve rendszerint denzitásfüggő, amit a szinkronizált kirepülés még tovább súlyosbíthat. Ezzel szemben GRIBBIN és THOMPSON (1990) a *P. nymphula* esetében azt találta, hogy a mortalitás negatívan korrelált a naponta kirepülő egyedek számával, és ugyanez volt az összefüggés a predátorok által okozott halálozással. Mindemellett az időjárási viszonyoknak tulajdonítható halálozás mértéke független volt a denzitástól.

A mortalitás aránya és annak okozói a vizsgálati helyszíntől és a kirepülési stratégiától függően fajoként, illetve egy adott faj különböző állományai esetében is nagymértékben eltérőek lehetnek. Így a mortalitásért felelős tényezők közül a fizikai tényezőkkel (mint pl. alacsony léghőmérséklet) elsősorban az éjjel vedlő, míg a túlszűföldéssel a szinkronizáltan és tömegesen kirepülő fajoknál kell számolni (CORBET 1983; MATHAVAN és PANDIAN 1977). Ezzel szemben a nappal imágóvá váló szitakötők (pl. Gomphidae, Corduliidae, Libellulidae) esetében a kirepüléskori mortalitás leginkább ragadozóknak (pl. vízi és szárazföldi ízeltlábúak, kétéltűek, hüllők, halak, madarak) tudható be (CORBET 1983; SUHLING és MÜLLER 1996). A fajon belül mutatkozó eltérésekre jó példa a *P. nymphula* esete: két különböző vizsgálat egyikében 27,9%-os mortalitást találtak, amit elsősorban ragadozóknak tulajdonítottak, míg a másik felmérésben a halálozás mindössze 3–5,2% közötti volt, amiben leginkább a tökéletlen vedlés és szárnybontás játszott szerepet (BENNETT és MILL 1993; GRIBBIN és THOMPSON 1990).

A folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) kirepülése több szempontból is alapvetően különbözik más szitakötőkéitől. Az Anisoptera alrenden belül kizárólag a folyami szitakötők képesek a szokásos függőleges testhelyzet mellett vízszintes testhelyzetben is imágóvá vedleni (CORBET 1983). Valószínűleg ezzel magyarázható, hogy



esetükben – legyen szó akár tömeges, szorosan szinkronizált kirepülésről – a túlzásföldással, mint jelentős mortalitást okozó tényezővel nem kell számolni, hiszen a sokféle alkalmas aljzat miatt az állatok között nem lép fel versengés az aljzatválasztás során (JAKOB és SUHLING 1999). További különbség, hogy a folyami szitakötőkre szinte egyedülállóan gyors imágóvédelem jellemző (SUHLING és MÜLLER 1996). Ez részben abból adódik, hogy – szemben más szitakötőkkel – csak a lárvabőr megrepedésével térnek át a légköri levegő hasznosítására a tori légzőnyíláson keresztül (MILLER 1964), így ha nem szabadulnak ki időben a lárvabőrből, akkor oxigénhiány miatt elpusztulnak (JAKOB és SUHLING 1999). Bár gyorsaságuk a predáció szempontjából mindenképp jelent némi előnyt, a folyami szitakötők mortalitásáért mégis leginkább ragadozók felelősek, amelyek a kirepülő populációban igen tekintélyes (akár 25%-os) veszteség okozói lehetnek (MÜLLER 1995; SUHLING és MÜLLER 1996). A szitakötőket zsákmányoló ragadozók az adott élőhely sajátosságaitól, illetve a vizsgált faj stratégiájától függően igencsak sokfélék lehetnek. Így például az afrikai Viktória-tó partján az *Ictinogomphus ferox* mortalitásában fiatal nílusi krokodilok és békák játszottak szerepet (CORBET 1959; MILLER 1964), míg az európai fajok esetében a predáció főként madaraknak tudható be (SUHLING és MÜLLER 1996). Ugyanakkor utóbbiak közül az *O. uncatus* mortalitásáért kevésbé szokványos ragadozók, hangyák, laposférgek, vízpoloskák, pókok, halak és érett szitakötők voltak felelősek, madarak pedig egyáltalán nem. Ennek oka minden bizonnyal az adott faj kirepülési viselkedésében kereshető, mivel lárvái elsősorban vízből kiálló köveken, a vízfelszín közvetlen közelében vagy ritkábban a sűrű növényzet közt vedlenek imágóvá (JAKOB és SUHLING 1999).

A szitakötők kirepüléskori mortalitását az eddig tárgyalt természetes tényezők mellett esetenként antropogén eredetű tényezők növelhetik. A folyami szitakötők esetében például többen is megfigyelték (DÉVAI et al. 2010; EHMANN 1992; MARTIN 2010; REDER és VOGEL 2000; SCHORR 2000), hogy a hajóforgalomból eredő hullámverés deformációkat okoz az éppen vedlő egyedeknél. Az eseteírásokon kívül mindeddig egyetlen mennyiségi vizsgálat történt, mely szerint a Jagst folyónál (Németország) az *O. forcipatus* éppen kirepülő egyedeinek 9–18%-át károsította a hullámverés, deformáció, sérülés vagy közvetlen halál révén (SCHMIDT 1996 – cit. SCHORR 2000). Dacára az alkalmanként nagy mortalitási aránynak, a teljes kirepülő populációra vonatkozó felmérés nem történt.



Eddigi ismereteink szerint a két hazai *Gomphus*-faj kirepülési stratégiája markánsan különbözik, ami hatással lehet kirepüléskori mortalitásukra is. A *G. vulgatissimus* kirepülése korábban kezdődik, szorosan szinkronizált és rövid ideig tart (FARKAS et al. 2012). A lárvák a vízszegélytől messze, illetve nagyobb távolságtartományban választanak kirepülési aljzatot (FARKAS et al. 2011) és imágóvédelésük hosszabb időt (50–92 perc) vesz igénybe (SUHLING és MÜLLER 1996). A *G. flavipes* kirepülése nagyjából egy hónappal később kezdődik, csekély mértékű szinkronizációt mutat és időben elnyújtottabb (FARKAS et al. 2012). A lárvák a vízszegélyhez közel, kisebb távolságtartományban (FARKAS et al. 2011) és rövidebb idő alatt (15–59 perc) vedlenek imágóvá (SUHLING és MÜLLER 1996). Feltételezésünk szerint a *G. vulgatissimus* esetében a kevésbé kedvező, tavaszi időjárási körülmények és a hosszabb kirepülési idő együttesen a fizikai tényezőknek tulajdonítható fokozott mortalitást, míg a területileg elszórt kirepülés csekélyebb mértékű predációt eredményez. Ezzel szemben a *G. flavipes* esetében a kedvezőbb feltételek közötti gyors kirepülés miatt a fizikai tényezőkből adódóan kisebb mortalitás, a területileg nagyobb egyedsűrűségben történő vedlés miatt pedig a ragadozók (főként madarak) által okozott nagyobb halálozási arány várható. Azokra a forrásmunkákra alapozva továbbá, amelyek szerint a vizsgált fajok kirepüléskori mortalitásáért elsősorban madarak felelősek (MÜLLER 1995; SUHLING és MÜLLER 1996), a nagyobb predációs nyomásnak kitett *G. flavipes* esetében feltételezhető jelentősebb mértékű össz mortalitás.



3. Anyag és módszer

3.1. A vizsgált fajok

Gomphus flavipes flavipes (Charpentier, 1825) – Sárgás szitakötő



2. kép. A *G. flavipes* exuviuma.

Kelet-Palearktikus elterjedésű faj (2. kép). Európának főleg a keleti felére jellemző. Összefüggő elterjedési területe Németország, Csehország és Ausztria keleti feléig tart. Ettől nyugatra, szórványosan egészen Belgiumig és Nyugat-Franciaországig találhatók elszórt populációi. A múlt század második felében nyugat- és közép-európai állományai jelentősen visszaszorultak, de az utóbbi időben több, kipusztultnak hitt populációját (pl. Loire, Rajna, Elba) újra megtalálták (ASKEW 2004; DIJKSTRA 2006; SUHLING és MÜLLER 1996). Hazánkban a közepes- és a nagyfolyóink lassú áramlású, iszapos, illetve finom homokos üledékkel jellemezhető szakaszain mindenfelé megtalálható, egyes helyeken kifejezetten tömeges, míg állóvizekből csak szórványosan került elő (AMBRUS et al. 1997; JAKAB és DÉVAI 2008).



Gomphus vulgatissimus (Linnaeus, 1758) – Feketelábú szitakötő



3. kép. A *G. vulgatissimus* exuviuma.

A leggyakoribb európai *Gomphus*-faj (3. kép), a legészakibb és legdélibb területeket kivéve általánosan elterjedt. Európán kívül Ázsia palearktikus területein is megtalálható (ASKEW 2004; DIJKSTRA 2006). Az 1970-es és 1980-as években számos országból a faj visszaszorulásáról tudósítottak, sok helyen kipusztulás fenyegette, de jelenleg állományai Európa-szerte stabilak (SUHLING és MÜLLER 1996). Hazánkban a leggyakoribb folyami szitakötő. A lassú folyású, iszapos és finomszemű homokos aljzatú vízfolyások tipikus faja, patakokban, kis-, közepes- és nagyfolyókban egyaránt megtalálható, de kavicsbányatavakból, tiszta vizű állóvizekből is előkerült (JAKAB és DÉVAI 2008).



Onychogomphus forcipatus forcipatus (Linnaeus, 1758) –
Csermelyszitakötő



4. kép. Az *O. forcipatus* exuviuma.

Európa túlnyomó részén előfordul. Hiányzik a Brit-szigetektől, Dániától és Norvégiától (kivéve az ország délkeleti csücskét), nagyon ritka Hollandiában és Németország, ill. Lengyelország északi részén. A hazánkban is megtalálható alfaja (4. kép) az Észak-Mediterráneumtól Európa középső és északi sávjában fordul elő (ASKEW 2004; DIJKSTRA 2006; SUHLING és MÜLLER 1996). Európai populációi az 1980-as évekre sok helyen visszaszorultak, újabban viszont ismét elterjedőben vannak (SUHLING és MÜLLER 1996). Magyarországon szórványos előfordulásának tekinthető. Lárvai a kisebb-nagyobb vízfolyások gyorsabb áramlású, oxigénben dúsabb, nagyobb átlátszóságú, durvább üledékkel (kavics) jellemezhető szakaszait kedvelik (JAKAB és DÉVAI 2008).



Ophiogomphus cecilia (Fourcroy, 1785) – Erdei szitakötő



5. kép. Az *O. cecilia* exuviuma.

Európa középső, északi és keleti részein elterjedt faj (5. kép), amelynek nyugaton és délen csak szórványos populációi találhatók. Európán kívüli elterjedési területe elsősorban Szibériát foglalja magába. Számos európai populációja a kipusztulás szélére került, és a legerősebben veszélyeztetett fajok közé tartozik, ugyanakkor az utóbbi években sok helyen ismét stabil állományai alakultak ki (ASKEW 2004; DIJKSTRA 2006; SUHLING és MÜLLER 1996). Magyarországon szórványos előfordulásúnak tekinthető. Lárvai a gyors folyású, tiszta, durvább szemcseméretű aljzattal jellemezhető kisvízfolyások és folyók lakói (JAKAB és DÉVAI 2008).

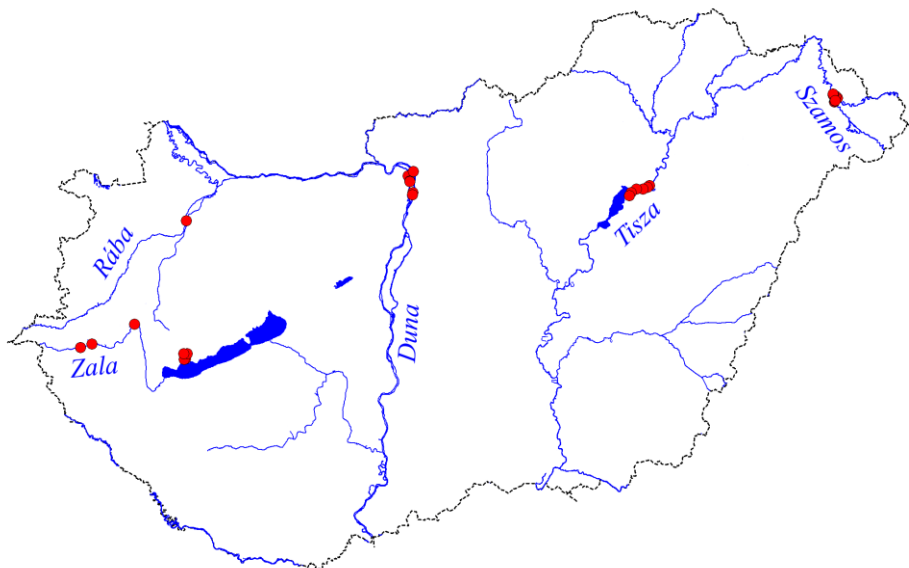


3.2. A mintavételi helyek

Munkánk során a folyami szitakötőket három magyarországi folyón, a Tiszán, a Szamoson és a Dunán tanulmányoztuk részletesen, valamint kiegészítő vizsgálatokat végeztünk dunántúli vízfolyásokon (1. ábra).

A részletes vizsgálatok során három vizsgálati évben összesen hat, hidrológiai és hidromorfológiai szempontból markánsan különböző (1. táblázat) folyószakaszon került sor az exuviumok teljes kirepülési időszakra kiterjedő, rendszeres, mennyiségi gyűjtésére:

- 2008-ban a Felső-Tisza jándi (687–689 folyamkilométer, jobb part) és vásárosnaményi (684–685 fkm, bal part), valamint a Szamos olcsvai (3–4 fkm, bal part) szakaszán,
- 2009-ben a Közép-Tisza Tiszacsege és Tiszafüred közötti (432,9–450 fkm, bal part) szakaszán,
- 2011-ben a Duna Tótfalu és Horány közötti (1665–1680 fkm, jobb part), valamint a Szentendrei-Duna Tahi és Leányfalu közötti (16–20 fkm, jobb part) szakaszán.



1. ábra. A folyami szitakötők vizsgálatának mintavételi helyei.



Anyag és módszer

A vizsgált folyószakaszokon az exuviumok gyűjtését egységesen 20 méter hosszú partszakaszokon végeztük. Az egy-egy folyószakaszon kijelölt 20 méteres partszakaszok számának főként a gyűjtések hosszútávú és rendszeres kivitelezhetősége szabott határt. Ennek megfelelően a Felső-Tiszán Jándnál és Vásárosnaménynál, valamint a Szamoson Olcsvánál három-három partszakaszon gyűjtöttük az exuviumokat. A Közép-Tiszán Tiszacsege és Tiszafüred között összesen hat partszakaszt jelöltünk ki. A Dunán Tótfalu és Horány között, továbbá a Szentendrei-Dunán Tahi és Leányfalu között pedig három-három partszakaszon végeztük a gyűjtéseket.

1. táblázat. A vizsgált folyószakaszok főbb jellemzői ($T_{\text{évi}}$ = évi, $T_{\text{január}}$ = januári, $T_{\text{július}}$ = júliusi átlaghőmérséklet).

| Folyószakasz | Meder-szélesség (m) | Vízhozam (m^3/s) | $T_{\text{évi}}$ ($^{\circ}\text{C}$) | $T_{\text{január}}$ ($^{\circ}\text{C}$) | $T_{\text{július}}$ ($^{\circ}\text{C}$) | Aljzat |
|---------------------------------------|---------------------|------------------------------------|---|--|--|---------------------|
| Felső-Tisza (Jánd) | ~117 | 248 | 10,0 | 0,8 | 20,3 | homokos |
| Felső-Tisza (Vásárosnamény) | ~121 | 390 | 10,5 | 0,9 | 21,3 | homokos |
| Szamos (Olcsva) | ~62 | 145 | 11,0 | 0,9 | 22,0 | homokos |
| Közép-Tisza (Tiszacsege – Tiszafüred) | ~175 | 574 | 12,0 | 1,2 | 23,3 | homokos |
| Duna (Tótfalu – Horány) | ~474 | 1705 | 11,0 | 1,9 | 19,5 | homokos/ sódéres |
| Szentendrei-Duna (Tahi – Leányfalu) | ~200 | 629 | 10,9 | 2,0 | 20,0 | homokos/ sódéres |

A 20 méteres partszakaszok kijelölésénél fontos szempont volt – elkerülendő a taposást és a növényzet irtását – hogy azok horgászoktól mentesek és ritkán látogatottak legyenek. Egy-egy vizsgált folyószakaszon a 20 méteres partszakaszok mind a partalakulat (laposabb/meredekebb), mind a vegetáció (ritkább/sűrűbb fás vegetáció, dúsabb/gyéresebb aljnövényzettel) szempontjából különböztek. További lényeges szempont volt, hogy lehetőleg szerepeljen közöttük módosított, kőszórásos partszakasz is. A vizsgált folyószakaszokon kijelölt partszakaszok (Függelék 1–3. ábra) röviden az alábbiak szerint jellemezhetők.



Felső-Tisza (Jánd)

JA1 (48°06'21.55" É, 22°22'11.33" K): Meredek partszakasz (dőlésszög átlagosan 29,71°). A partot közvetlenül a vízszegélytől kezdve, egészen a meredek rész tetejéig sűrűn álló fűzbokrok szegélyezték. A felső, ellaposodó részen elsősorban lágyszárúak és szeder nőttek, vékony fák csak elszórtan fordultak elő (Függelék 1. kép).

JA2 (48°06'25.70" É, 22°22'04.82" K): A part szintén meredek lefutású (dőlésszög átlagosan 34,71°). A vízszegély közvetlen közelében keskeny (1–2 m széles) sávban nem volt számottevő növényzet, itt kimosódott gyökerek voltak nagyobb mennyiségben. Magasabban a szeder többé-kevésbé sűrű állományai nőttek. Az ártéri erdő egészen a partig ért, így elszórtan vastagabb fák is előfordultak ezen a szakaszon (Függelék 2. kép).

JA3 (48°06'59.49" É, 22°21'15.57" K): A legmeredekebb (dőlésszög átlagosan 37,88°) jándi szakasz. A part kövezett volt. A kövek között kimosódott gyökerek voltak jellemzőek. A vízszegély közvetlen közelében található köves-gyökeres sávtól eltekintve a partot sűrű, vékony szálú fűzbokrok, majd ezek felett szintén sűrű növésű szedres övezte. A magasabb részen vékonyabb, fiatalabb fák képviselték a nagyobb fásszárúakat, alattuk sűrű aljnövényzettel (Függelék 3. kép).

Felső-Tisza (Vásárosnamény)

VN1 (48°07'20.17" É, 22°20'09.50" K): A part kőszórásos, meredek lefutású (dőlésszög átlagosan 29,26°), a növényzetre a nagyszámú, nem túl idős fűzfa jelenléte volt jellemző. Az erős árnyékoltóság miatt ezen a partszakaszon az aljnövényzet szinte teljesen hiányzott, helyette a talajt nagy mennyiségű kisodort uszadékfa borította (Függelék 4. kép).

VN2 (48°07'32.55" É, 22°20'16.84" K): A part nagyon meredek lefutású (dőlésszög átlagosan 39,33°). Alacsony vízállásnál a vízszegélyt egy csupasz sáv határolta, ahol legfeljebb a fák kimosódott gyökerei jelentek meg nagyobb mennyiségben. A partmenti növényzetet sűrű szederállomány alkotta, míg magasabban néhány elszórtan elhelyezkedő idős fa és kevés facsemete nőtt (Függelék 5. kép).

VN3 (48°07'35.55" É, 22°20'16.43" K): A part szintén meredek lefutású (dőlésszög átlagosan 34,85°). Jóval nyíltabb partszakasz, mint az előző kettő, a kijelölt szakaszon a fásszárú növényzetet csak két, a vízszegélytől távolabb elhelyezkedő idős fűzfa és néhány fűzbokor alkotta. Az aljnövényzetre a szeder nagyon sűrű állományai voltak



jellemzők. A vízszegélyt keskeny homokos sáv határolta, ahol a szeder kimosódott gyökerei jelentek meg nagy mennyiségben (Függelék 6. kép).

Szamos (Olcsva)

OL1 (48°05'14.85" É, 22°20'34.74" K): Meredek (dőlésszög átlagosan 32,15°), heterogén partszakasz, ahol a kőszórás mellett lágy, iszapos szakaszok is megtalálhatók voltak. Emellett a partvonal nem egyenes, hanem öblökkel tagolt volt. A vízszegély mentén alacsony vízállásnál keskeny (1–2 m széles), csupasz sáv jelent meg. E felett, gyakran a vízszegély közvetlen közelében a partot lágyszárúakból és fűszárúakból álló gazdag növényzet borította, amelyben a szeder volt domináns. A nagyobb fák magasabban, a víztől néhány méter távolságban nőttek (Függelék 7. kép).

OL2 (48°05'27.77" É, 22°20'52.49" K): Szintén meredek (dőlésszög átlagosan 37,61°) partszakasz, ahol a szeder már közvetlenül a vízszegélytől kezdve igen sűrűn nőtt. A szeder mellett a fiatal fűszárúak voltak még jelentősek. Magasabban, ahol a part már nem volt annyira meredek, a növényzet többé-kevésbé zárt ártéri erdőben folytatódott (Függelék 8. kép).

OL3 (48°05'33.83" É, 22°21'02.71" K): Rendkívül meredek (dőlésszög átlagosan 45,56°) partszakasz. Alacsony vízállásnál a vízszegélyt kimosódott gyökerek sűrű állományai határolták kb. 1 méter szélesen, amelyek fölött a szeder és facsemeték nőttek elszórtan. Az előző szakaszhoz hasonlóan a partot a magasabb, kevésbé meredek részekén ártéri erdő kísérte (Függelék 9. kép).

Közép-Tisza (Tiszacsege – Tiszafüred)

KT1 (47°41'25.08" É, 20°54'44.89" K): Lapos partszakasz (dőlésszög átlagosan 12,78°). A vízszegélyt nagyon keskeny csupasz sáv kísérte, amely felett lágyszárúak és szeder sűrű állományai nőttek. A szakasz két szélét fűbokrok határolták, amelyek a vizet is elérték. A fák vonala a partvontaltól mintegy 5 méterre kezdődött. A szakaszon jelentősebb mennyiségű kidőlt fa volt található (Függelék 10. kép).

KT2 (47°40'56.14" É, 20°53'49.83" K): Az egyik legmeredekebb (dőlésszög átlagosan 31,01°) közép-tiszai partszakasz. A part kövezett, de a köveknek csak nagyon kis része volt a vízfelszín felett. Közvetlenül a vízszegélynél, részben a vízben vékony, fiatal fák álltak, amelyek keskeny sávja fölött, a meredek részen gyér aljnövényzet (apró facsemeték, szeder), valamint a felszínre került, vékony gyökérzet volt



jellemző. A felső, ellaposodó részen nagyobb fák nőttek, itt a talajt sűrű avar borította (Függelék 11. kép).

KT3 (47°40'25.77" É, 20°51'46.61" K): Viszonylag meredek (dőlésszög átlagosan 23,04°) szakasz. Az erdő ezen a részen egészen a vízszegélyig ért, így a vizsgált szakasz nagy részén a kisebb-nagyobb fák, és az alattuk található avarréteg voltak meghatározók. Itt az aljnövényzet gyér volt, amely csak egy rövidebb szakaszon erősödött meg, ahol a fák borítása kisebb volt. Ezen a részen a szeder sűrű állományai nőttek (Függelék 12. kép).

KT4 (47°40'24.00" É, 20°48'42.84" K): A legmeredekebb (dőlésszög átlagosan 35,1°) közép-tiszai partszakasz. Az előző szakaszhoz hasonlóan a fák egészen a vízszegélytől nőttek, alattuk csak gyér aljnövényzet volt. A szakasz egy részén szintén nyitottabb volt az erdő, itt nagyon sűrű szederállományok alakultak ki. A felső, ellaposodó részen a fák alatt vastag avarréteg halmozódott fel (Függelék 13. kép).

KT5 (47°39'19.39" É, 20°46'21.36" K): A leglaposabb (dőlésszög átlagosan 8,57°) közép-tiszai partszakasz, csak az egyik vége volt némileg meredekebb. A partközeli lapos részen elsősorban lágyszárúak nőttek, a más szakaszokon tömeges szeder itt csak elszórtan fordult elő. Távolabb a vízszegélytől (a meredekebb részen közelebb) fák álltak, ezek lombkoronája a vízig is elért. A part a mederben is laposan folytatódott, így a víz hosszan sekély volt (Függelék 14. kép).

KT6 (47°38'26.23" É, 20°45'30.74" K): Meglehetősen meredek (dőlésszög átlagosan 31,06°) szakasz. Az erdő a vízszegélyig ért, így ezt a helyet vékonyabb-vastagabb fák és ritkás aljnövényzet jellemezte. A fák kimosódott gyökerei a vízbe értek. A felsőbb, ellaposodó részen a fák alatt vastag avarréteg halmozódott fel (Függelék 15. kép).

Duna, főág (Tótfalu – Horány)

FD1 (47°46'37.62" É, 19°07'07.07" K): A leglaposabb (dőlésszög átlagosan 5,37°) dunai partszakasz. Alacsony vízállásnál több mint 10 méter széles, növényzettől mentes, homokos-sóderes sáv jellemezte, amelyen helyenként és időnként uszadéksávok alakultak ki. Ezt kb. 4 méter szélességben sűrűn növekvő, közepes méretű fűzfák sávja követte, amelyek gyökérzete kimosódott és az egyik legnagyobb részarányú aljzattípust jelentette. A part ezután gyér aljnövényzetű, zárt lombosított ártéri erdőben folytatódott. A kirepülési időszak egy részében a fűzfásorig ért a víz, és a csupasz, lapos sáv teljesen eltűnt (Függelék 16. kép).



FD2 (47°40'05.85" É, 19°06'51.69" K): A legmeredekebb (dőlésszög átlagosan 9,43°) dunai szakasz. Az ártéri erdő és a folyó között vízállástól függően szélesebb vagy keskenyebb (maximum 6 m széles), növényzettől mentes sáv alakult ki, amelyet elsősorban apró szemcséjű, iszapos-homokos hordalék alkotott. Jellemző volt erre a sávra a padkás felépítés. Az erdő szélén bokrok és nagy, idős fák álltak, ezek ágai, valamint gyökérzete jelentős mértékben részeseedett az itt található aljzattípusokból. A lágyszárú növényzet borítása csekély volt. A szakasz egyik szélén álló bokor időnként a vízbe került (Függelék 17. kép).

FD3 (47°39'30.67" É, 19°06'46.69" K): Alapvetően lapos lefutású partszakasz (dőlésszög átlagosan 7,11°), amit azonban egy mintegy fél méter magas padka két részre osztott. A padka pereme mentén, attól felfelé idősebb fűzekből álló facsoportok nőttek, amelyek kimosódott gyökérzete beborította a peremet. Csekély mennyiségű lágyszárú növényzet csak a padka fölött volt jellemző. A padka és a folyó között homokos, növényzettől mentes, 9–10 m széles sáv alakult ki, amelyen időnként uszadék halmozódott fel. A szakaszt az egyik szélén kidőlt, de még élő, nagytermetű fa határolta, amely magas vízállásnál a vízbe került (Függelék 18. kép).

Szentendrei-Duna (Tahi – Leányfalu)

SZD1 (47°45'12.7" É, 19°04'47.9" K): A Szentendrei-Duna legmeredekebb (dőlésszög átlagosan 17,13°) és legheterogénebb szakasza: kövezés, vízbe nyúló, lapos hordalékpád, valamint meredek és mintegy 1 méter magas padka egyaránt megtalálható volt. A változatos növényzetet elsősorban lágyszárúak, kis facsemeték, és leginkább a padkán gyökérzet jellemezték, míg a nagy fákat csak két, idős és vastag fű képviselte. A hordalékpádon jelentős volt a kisodródott, vékony ágakból álló uszadék mennyisége is. Az alacsony vízállásnál felszínre kerülő, lapos sávot elsősorban iszapos-homokos, mély, lágy hordalék borította (Függelék 19. kép).

SZD2 (47°43'42.31" É, 19°05'34.25" K): Viszonylag lapos lefutású (dőlésszög átlagosan 10,29°), alacsony (legfeljebb 10 cm magas) padkákkal jellemezhető partszakasz. A lapos, iszapos-homokos és növényzettől mentes, vízállástól függően legfeljebb 7 méter széles sáv időnként víz alá került. Ezt a sávot a part felé először vékony gyökerekből, majd elsősorban lágyszárú növényekből álló sávok követték. A vastag fákat a szakasz két szélén álló, idős fűzfák képviselték (Függelék 20. kép).



SZD3 (47°43'34.17" É, 19°05'30.52" K): Az előző szakaszhoz hasonlóan viszonylag lapos (dőlésszög átlagosan 11,65°), alacsony (legfeljebb 10 cm magas) padkakkal jellemezhető partszakasz. A lapos, iszapos, növényzettől mentes sáv keskenyebb volt (2–4,5 m), mint az előző szakaszon, így a fűbokrokból álló növényzeti sáv itt volt a legközelebb a vízhez. A fűbokrok közötti nyílt részeken gyökér, kevés lágyszárú növény és uszadék borította a talajt. A szakasz egyik felén a fűbokrok mögötti terület nyílt volt, ahol sűrű lágyszárú állományok és fiatal fásszárúak nőttek, amelyek mennyisége a szakasz másik felén a fák árnyékolása miatt jelentősen lecsökkent. A bokrokon, bokrok mögött jelentős mennyiségű uszadék (vékony és vastag faágak, levelek) halmozódott fel. Magas vízállásnál a lapos partsáv teljesen, a fűbokrok pedig többé-kevésbé víz alá kerültek (Függelék 21. kép).

A tiszai, szamosi és dunai mennyiségi exuviumgyűjtéseket 2012-ben más vízfolyások mentén végzett vizsgálatokkal egészítettük ki (Függelék 1. táblázat és 22–29. kép). Ezek fő célja a lárvák kirepülést megelőző viselkedésének (vízszegélytől megtett távolság, aljzatválasztás) felderítése volt, a korábbiaktól eltérő adottságú élőhelyeken. Ennek megfelelően felkerestünk több, a vizsgált folyókhoz képest igen csekély vízszintingadozással jellemezhető kisvízfolyást (Lesence, Tapolca, Világos-patak, Viszlói-patak, Zala). Emellett a Rábán is végeztünk gyűjtéseket, ahol a vízszint ugyan gyakran változik, de a part meredeksége markánsan különbözik a tiszai, szamosi és dunai folyószakaszokétól.

3.3. A mintavételi módszerek és az adatok gyűjtése

A Tisza, a Szamos és a Duna vizsgált szakaszain kijelölt 20 méteres partszakaszokon a gyűjtéseket a folyami szitakötők teljes kirepülési időszakában rendszeresen végeztük. A szakaszok átvizsgálását még a kirepülés kezdetét megelőzően indítottuk, és egészen addig folytattuk, amíg hosszabb időn keresztül egyetlen exuvium sem került elő vagy csupán elszórtan repült ki egy-egy egyed. A gyűjtések gyakoriságát a vizsgált folyószakaszok vízjárási sajátosságai alapján választottuk meg. Így a gyakori és olykor igen jelentős (saját tapasztalataink alapján egyik napról a másikra akár többméteres) vízszintingadozással jellemezhető Felső-Tiszán és Szamoson a gyűjtéseket a kirepülési időszak nagyobb részében (2008. április 23. és július 05. között) napi rendszerességgel végeztük. A kirepülés végéhez közeledve (2008. július 6. és augusztus



13. között), amikor már kevesebb volt az exuvium és az vízszintváltozások is mérséklődtek, a mintavételi szakaszokat hetente kétszer kerestük fel. Az utóbbi időszakban, hogy minimalizáljuk az áradás miatti nagyobb veszteségeket, a gyűjtések időpontját a vízállás-előrejelzések alapján választottuk meg. Szemben a Felső-Tiszával és a Szamossal, a Közép-Tisza Tiszacsege és Tiszafüred közötti szakaszán a kiskörei mederduzzasztás (404 fkm) következtében a vízszint – leszámítva a nagyobb árvizeket – csaknem állandó. Ebből adódóan ezen a folyószakaszon elegendő volt a gyűjtéseket kisebb gyakorisággal végezni, mivel nem kellett gyakori vízszintemelkedéssel számolni, ami elmossa az exuviumokat. Ennek megfelelően és JAKAB (2006) munkájával megegyezően, a teljes kirepülési időszakban (2009. április 28. és augusztus 10. között) hetente kétszer (minden harmadik és negyedik napon) végeztük a gyűjtéseket. A Duna főágán és mellékágán a szeszélyes vízjárás miatt a mintavételi szakaszokat a teljes kirepülési időszakban (2011. április 23. és augusztus 15. között) napi rendszerességgel kerestük fel. A három év alatt összesen 227 napot (2008-ban 81, 2009-ben 31, 2011-ben pedig 115 napot) töltöttünk terepmunkával.

A dunántúli vízfolyásokat a kirepülési időszakban csupán alkalmasszerűen kerestük fel, amikor is adott hosszúságú partszakaszon gyűjtöttük az exuviumokat. A Rába esetében, hogy a vízszintváltozás ne okozzon hibát a lárvák által megtett távolság mérésében, a vizsgálatokat olyan időszakokban végeztük, amikor a vízszint hosszabb időn keresztül csaknem állandó volt.

A mintavételi szakaszokon a talajt és a növényzetet kétszer alaposan átvizsgálva szedtük össze az exuviumokat. Az átnézett sáv szélessége fajonként és folyószakaszonként változott (minimum 5–6, maximum 10–14 méteres sáv), mivel a lárvák által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolság fajok és vizsgálati helyek között is különbözött (lásd Eredmények).

A folyami szitakötők lárváinak kirepülést megelőző viselkedésének vizsgálatához minden egyes intakt exuvium esetében rögzítettük annak vízszegélytől mért vízszintes és függőleges távolságát, továbbá az imágóvédelemhez választott aljzat típusát. Néhány alkalommal (*G. vulgatissimus*: $n = 1$, *G. flavipes*: $n = 9$) lehetőségünk volt megmérni az imágóvédelemhez szükséges idő hosszát. Ezt csak azokban az esetekben végeztük el, amikor a lárvát még a bőr felrepedése előtt megtaláltuk, és a folyamatsort a szárnyak széttárásáig követni tudtuk.



A lárvák által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolság és a part meredeksége közötti kapcsolat felderítéséhez valamennyi mintavételi szakaszon (beleértve a folyókat és a kisvízfolyásokat is) sor került a partmeredekség felvételezésére. Ehhez egy saját készítésű, vízszintezővel felszerelt tolómérőt használtunk (Függelék 30. kép), amivel 45 centiméterenként tudtuk mérni a szintemelkedést. Mintavételi szakaszonként, a terepi akadályoktól függően, 2–4 mérési sávban rögzítettük a szintemelkedést.

A kirepüléskori mortalitás vizsgálatához az exuviumgyűjtéssel párhuzamosan összeszedtük a kirepülés során elpusztult vagy sérült állatokat, és amikor megállapítható volt, feljegyeztük a mortalitás okát is. Emellett az irodalmi gyakorlatnak megfelelően (CORBET és BROOKS 2008) a madarak okozta mortalitás felméréséhez összegyűjtöttük a madarak által hátrahagyott szitakötőszárnyakat. A szitakötőket leginkább zsákmányoló énekesmadarak ugyanis a frissen vedlett imágók szárnyait rendszerint szabályosan levásztják és hátrahagyják a kirepülés helyén (HARTUNG 1996; SUHLING és MÜLLER 1996; Függelék 31. kép).

Az exuviumokat és a szárnyakat jól szellőző papírdobozokba gyűjtöttük és azokban tároltuk a későbbi vizsgálatokig. A lárvákat és az imágókat 4%-os formaldehid-oldatban tartósítottuk.

A begyűjtött exuviumok, lárvák és imágók faji azonosítását és nemük megállapítását sztereomikroszkóp segítségével végeztük, ASKEW (2004), SUHLING és MÜLLER (1996), illetve GERKEN és STERNBERG (1999) kulcsai és leírásai alapján.

A vizsgált folyószakaszokra vonatkozó hosszútávú (20 éves, 1989–2009) víz hőmérséklet- és vízállás-adatsorokat részben a www.vizadat.hu internetes adatbázisból nyertük, részben pedig a Felső-Tisza-vidéki, a Közép-Tisza-vidéki, a Tiszántúli és a Közép-Duna-völgyi Vízügyi Igazgatóságok bocsátották rendelkezésünkre. Az adatsorok az illetékes vízügyi igazgatóságok által naponta végzett méréseken alapultak. Minden esetben a vizsgált folyószakaszhoz legközelebbi mérőállomás adataival dolgoztunk.

3.4. Az adatok feldolgozása és elemzése

Az alábbiakban a jobb követhetőség érdekében témakörönként soroljuk fel az adatfeldolgozáshoz és a statisztikai elemzésekhez használt módszereket. A statisztikai elemzéseket minden esetben a PAST szoftver (HAMMER et al. 2001) segítségével végeztük.



3.4.1. A folyamiszitakötő-együttesek összetétele

A kirepülő populáció méretének becslése a talált exuviumok, illetve a vedlés előtt vagy annak a kezdeti fázisában, még a lárvabőrben elpusztult egyedek számán alapult. A sérült vagy elpusztult imágókat nem számítottuk bele az összegyedszámba, mivel ezek üresen hagyott exuviumait nagy valószínűséggel összegyűjtöttük.

Az egyes folyószakaszok folyamiszitakötő-együtteseinek összetételét a 20 méteres partszakaszra vonatkoztatott átlagos egyedszámokkal, valamint a fajok relatív gyakoriságával jellemeztük.

Az *O. cecilia* a Dunán és a Szentendrei-Dunán, az *O. forcipatus* a Felső-Tisza vásárosnaményi szakaszán, a Szamoson, a Dunán és a Szentendrei-Dunán nagyon kis egyedszámban fordult elő (lásd Eredmények), ezért ezeknek az adatait a további elemzéseknél nem vettük figyelembe.

Adott folyószakaszon belül a 20 méteres partszakaszok közötti különbségek leírásához a legnagyobb és legkisebb egyedszámok arányát (azaz a legnagyobb egyedszámú szakaszon az egyedszám hányszorosa volt annak, mint amit a legkisebb egyedszámú szakaszon találtunk) használtuk. Ezt az arányt egyrészt a folyami szitakötők összegyedszáma, másrészt külön-külön az egyes fajok egyedszámai alapján állapítottuk meg.

A kövezett és a nem kövezett partszakaszokon talált egyedszámok közötti különbségek elemzéséhez először folyószakaszonként kiszámoltuk a nem kövezett szakaszokra vonatkozó átlagos egyedszámokat. Erre azért volt szükség, mert folyószakaszonként csak egy kőszórásos szakaszt vizsgáltunk. A két szakasztípuson talált egyedszámokat páros t-próbával hasonlítottuk össze, egyrészt a folyami szitakötők összegyedszáma, másrészt külön-külön az egyes fajok egyedszámai alapján.

3.4.2. A folyami szitakötők kirepülése

Az egyes fajok kirepülési mintázatát a kirepülés kezdete, hossza és a szinkronizáltságot kifejező EM₅₀-érték (az az idő, napokban kifejezve, ami alatt a populáció 50%-a kirepült) alapján jellemeztük.

Folyószakaszonként és fajonként a naponta kirepülő egyedek száma és az aktuális víz hőmérséklet, illetve vízállás közötti, továbbá a víz hőmérséklet és a vízállás közötti kapcsolatokat Spearman rangkorrelációval vizsgáltuk.



A kirepülés kezdetéhez szükséges hőmérsékleti jellemzők megállapításához saját eredményeink mellett JAKAB (2006) közép-tiszai, 2000–2004 közötti többéves vizsgálatának a kirepülés kezdetére vonatkozó adatait is felhasználtuk. Megállapítottuk a kirepülés kezdetének napján az aktuális vízhőmérsékletet (T_{akt}), valamint kiszámoltuk az erre a napra vonatkozó hőösszeget (T_{sum} : a január 1-től a kirepülés megkezdéséig eltelt időszak napi hőmérsékleti értékeinek összege). Ezeknek a hőmérsékleti jellemzőknek a fajon belüli variabilitását variációs koefficienssel (V) jellemeztük (MÜLLER 1995). A két *Gomphus*-faj T_{akt} - és T_{sum} -értékeit Mann–Whitney teszttel hasonlítottuk össze (ezeknél a fajoknál volt elegendő adat a statisztikai elemzéshez).

A protandriát a hímek és a nőtények EM_{50} -értékei (pl. AOKI 1999; KERN 1999) és MED-értékei („mean emergence day”: a kirepülés kezdete óta eltelt időnek a kirepülés napjain talált exuviumok számával súlyozott átlagértéke; pl. BAKER et al. 1992; GRIBBIN és THOMPSON 1991) közötti különbséggel fejeztük ki. A protandria meglétét a nemek EM_{50} -értékei ($EM_{50}^{\text{♂}}$ és $EM_{50}^{\text{♀}}$) és MED-értékei ($MED^{\text{♂}}$ és $MED^{\text{♀}}$) átlagának összehasonlításával vizsgáltuk a *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* esetében (ennél a két fajnál állt rendelkezésre elegendő adat). Mivel ezek a változók nem függetlenek egymástól, az elemzésekhez páros t-próbát használtunk.

3.4.3. A folyami szitakötők kirepüléskori ivararánya

A teljes kirepüléskori ivararány vizsgálatához folyószakaszonként (Felső-Tisza, Közép-Tisza, Szamos, Duna főág, Szentendrei-Duna) és fajonként χ^2 -próbával hasonlítottuk a folyami szitakötők kirepült hímjeinek és nőtényeinek számát az elméleti 1:1 arány esetén várható értékekhez. Variációs koefficienssekkel jellemeztük az ivararányban tapasztalt variabilitást (1) a folyami szitakötők összes adata alapján, (2) a mintaméret függvényében, (3) fajonként (a *G. flavipes* esetében a mintaméret függvényében is).

A kirepüléskori ivararány és a vízhőmérséklet közötti összefüggést a két *Gomphus*-faj tiszai és szamosi populációiban vizsgáltuk. Ehhez saját adataink mellett a Közép-Tiszán korábbi években végzett vizsgálatok ivararányadatait (JAKAB 2006) is felhasználtuk. Az elemzésekben a két *Gomphus*-faj ivararányára vonatkozó adatok így mindösszesen négy folyószakaszból származtak (Függelék 3. táblázat): a Felső-Tisza jándi és vásárosnaményi, valamint a Szamos olcsvai



szakaszáról ugyanabból az évből (2008), míg a Közép-Tisza Tiszacsege és Tiszafüred közötti szakaszáról négy különböző évből (2001–2003 és 2009). A gyűjtési módszer egyetlen kivételtől eltekintve messzemenően megfelelt azoknak a kritériumoknak, amelyek alapján az ivararányra vonatkozó adatokat megbízhatónak és összehasonlíthatónak tekinthetjük (lásd CORBET és HOESS 1998). Ez a kivétel az exuviumszám volt, amely néhány esetben nem érte el a minimálisan javasolt 99 exuviumot. Ezt a statisztikai elemzéseknél is figyelembe vettük.

Az ivararányt a hímek százalékos arányában ($\% \sigma$) fejeztük ki a teljes kirepülési időszakban gyűjtött összes exuvium számára vonatkoztatva. Továbbá megállapítottuk a hímek arányát a kirepülés következő periódusaira vonatkozóan: a kirepülés kezdetétől az EM₂₅ és EM₃₅ eléréséig ($\% \sigma \text{EM}_{0-25}$ illetve $\% \sigma \text{EM}_{0-35}$), valamint az EM₇₅ és EM₁₀₀, továbbá az EM₉₀ és EM₁₀₀ közötti időpontokban ($\% \sigma \text{EM}_{75-100}$ illetve $\% \sigma \text{EM}_{90-100}$). Az előbbieket a kirepülés elején, míg az utóbbiak a kirepülés végén jellemző ivararányt mutatják.

Az ivararány és a vízhőmérséklet közötti kapcsolat elemzéséhez a vízhőmérsékletnek a lárvális fejlődés két külön időszakára számított átlagértékét használtuk. A vizsgált folyószakaszokon – a 47-48. szélességi fok közötti középfolyókban – mindkét faj esetében két-hároméves fejlődési idő valószínűsíthető (BRAUNE et al. 2008; MÜLLER 1995; MÜLLER et al. 2000; SÖNDGERATH et al. 2012). Ebből kiindulva a lárvális fejlődés kirepülést megelőző két évét vettük figyelembe, ami a legvalószínűbben lefedi a lárvális életszakasz legnagyobb részét. Mindamellett azt a fotoperiódus és vízhőmérséklet által szabályozott időszakot, amikor a lárvák növekedése szünetel (diapauza), kihagytuk az elemzésből. Mivel a vizsgált fajokra vonatkozóan ennek az időszaknak a hosszát nem ismerjük pontosan, a rendelkezésre álló adatok (CORBET 1999; FLENNER et al. 2010; NORLING 1984c; PRITCHARD 1982) alapján egy viszonylag tág periódust vettünk figyelembe március 1. és szeptember 30. között. Az elemzésekhez kétféle hőmérsékleti változót használtunk. Egyrészt külön-külön kiszámítottuk a kirepülést megelőző két évben a napi vízhőmérséklet-adatok átlagértékét (T_{-2} : a kirepülést két évvel megelőző évben a március 1-től szeptember 30-ig terjedő időszakra vonatkozó napi vízhőmérséklet-adatok átlagértéke; T_{-1} : a kirepülést megelőző évben a március 1-től szeptember 30-ig terjedő időszakra vonatkozó napi vízhőmérséklet-adatok átlagértéke). Meghatároztuk továbbá az ugyanerre a két évre és ugyanerre a március 1. és szeptember



30. közötti időszakra vonatkozó aktuális (T_{-2} , T_{-1}) és a hosszútávú (T_{20}) átlaghőmérséklet közötti különbséget (ΔT_{-2} , ΔT_{-1}).

Az ivararány és a víz hőmérséklet közötti összefüggés vizsgálatához korrelációanalíziseket végeztünk. Ezekben a hímek százalékos aránya ($\% \text{♂}$, $\% \text{♂EM}_{0-25}$, $\% \text{♂EM}_{0-35}$, $\% \text{♂EM}_{75-100}$, $\% \text{♂EM}_{90-100}$) volt a függő változó, a hőmérsékleti változók (T_{-2} , T_{-1} , ΔT_{-2} , ΔT_{-1}) pedig a függetlenek. Az adatok normál eloszlásából adódóan (Jarque-Bera tesztek, $p > 0,05$ minden esetben) a korrelációanalízisekben Pearson korrelációt alkalmaztunk. Első körben a statisztikai tesztek csak a közép-tiszai adatokkal ($n = 4$) végeztük el, mivel ezen a folyószakaszon a nagyobb exuviumszámok miatt az ivararányra vonatkozó adatok megbízhatóbbnak tekinthetők. Emellett a csekély mintaszám miatt az összes adatot ($n = 7$) bevonva is elvégeztük az elemzéseket. Bár ebben az esetben néhány ivararányadat a javasolt 99-nél kisebb exuviumszámon alapult, ezek az eredmények hozzájárulhatnak a fő tendenciák felderítéséhez. Ez utóbbi elemzésekben a hőmérsékleti változók közül csak a hosszútávú átlagtól való eltérésre vonatkozókat (ΔT_{-2} és ΔT_{-1}) használtuk, hogy a vizsgált folyószakaszok közötti helyi hőmérséklet-különbségek hatását kizárjuk.

3.4.4. A folyami szitakötők lárváinak kirepülést megelőző viselkedése

A statisztikai elemzésekben a lárvák által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett teljes távolságot (vízszintes + függőleges távolság) használtuk. Az egyes fajok lárvái által megtett távolságokat a részletesen vizsgált folyókról (Duna, Szamos, Tisza) származó összes adat alapján Kruskal–Wallis teszttel hasonlítottuk össze. A fajok közötti különbségeket páronkénti post hoc Mann–Whitney tesztekkel elemeztük. Ugyanezeket a tesztek használtuk az egyes fajok lárvái által megtett távolságok egy adott folyószakaszon belüli összehasonlításához.

A két leggyakoribb faj, a *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* esetében azt is vizsgáltuk, hogy az azonos körülmények között (ugyanazon a napon és helyen) kirepülő egyedeik által megtett távolságok között van-e eltérés. Ehhez a különböző helyekről származó adatokat összesítve vettük figyelembe, mivel a két faj kirepülési időszaka között nagyon kicsi az átfedés. Az összehasonlításhoz páros t-próbát használtunk.

A mért távolságok fajon belüli, vízfolyásszakaszok közötti változékonyságát Kruskal–Wallis teszttel és páronkénti post hoc Mann–Whitney tesztekkel vizsgáltuk. Ezekbe az elemzésekbe a Rábáról és a kisvízfolyásokról származó adatokat is bevontuk. A lárvák által megtett



út hosszának fajon belüli különbségeit egy adott folyószakasz 20 méteres partszakaszai közöttén Kruskal–Wallis teszttel elemeztük, ebben az esetben azonban nem végeztünk páronkénti összehasonlítást.

Az egyes fajok lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett napi átlagos távolságok és a víz hőmérséklet, vízállás, valamint a kirepülés kezdetétől eltelt napok száma közötti, továbbá a víz hőmérséklet és a vízállás közötti összefüggések megállapításához Spearman rangkorrelációt használtunk. Az elemzésbe csak azokat a folyószakaszokat vontuk be, ahol naponta végzett gyűjtések történtek.

A partmeredekséget a lejtőszög fokban megadott értékével fejeztük ki. A folyami szitakötők lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolság és a partmeredekség közötti kapcsolatot fajonként Pearson korrelációval vizsgáltuk. Ezt megelőzően az alapadatokat $\log(x)$ függvénnel transzformáltuk. Az elemzésben a folyók 20 méteres partszakaszai külön-külön szerepeltek.

A leggyakoribb fajok, a *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* esetében vizsgáltuk, hogy a kirepülési időszakban jellemző vízszintingadozásnak van-e hatása a két faj lárvái által megtett távolságra. Ennek tisztázásához hosszútávú adatsorok alapján elemeztük, mekkora az átlagos napi vízszintemelkedés a két faj kirepülési időszakában (azért csak a vízszintemelkedést, mert a folyami szitakötőkre az imágóvédelem közbeni elsodródás jelent veszélyt). Kirepülési időszaknak a kirepülés kezdetére és végére vonatkozó saját és irodalmi (JAKAB 2006; KERN 1999; MÜLLER 1995; WESTERMANN et al. 1995) adatok közül a legkorábbi és legkésőbbi időpontok közötti periódust tekintettük, ami a *G. vulgatissimus* esetében április 26. és július 4., a *G. flavipes* esetében pedig május 24. és augusztus 14. közé esett. A két időszakra jellemző átlagos napi vízszintemelkedést Mann–Whitney teszttel hasonlítottuk össze. Az elemzéseket az általunk részletesen vizsgált folyók, valamint a németországi Odera esetében végeztük el. A két faj lárvái által a vízszegélytől megtett távolságot az utóbbi folyónál is tanulmányozták (MÜLLER 1995), így az itteni eredmények segíthetnek az eredményeink magyarázatában.

A szitakötők lárvái által a kirepüléshez választott aljzatokat az alábbi típusokba soroltuk: (1) avar, (2) exuvium, (3) gyökér (talajfelszínre került vékonyszálú gyökérzet), (4) kő, (5) mesterséges aljzat, (6) talaj, (7) termés, virágzat, (8) uszadék (partra kisodródott törmelék), (9) vastag fatörzs, (10) vékony faág, (11) zöld újulat, levél (beleértve a szederindákat és a lágyszárúak elszáradt részeit).



Vízfolyásszakaszonként és fajonként meghatároztuk az egyes aljzattípusokat választó egyedek számát. Az aljzatpreferencia megállapítására a legbiztosabb módszer a rendelkezésre álló aljzatok relatív gyakoriságának és a szitakötők lárvái által az imágóvédelethez választott aljzatok relatív gyakoriságának összehasonlítása (WORTHEN 2010). Esetünkben azonban a rendelkezésre álló aljzatok arányának megállapítása nem volt lehetséges, mivel azok a vízszint, a vegetáció fejlődése és a parton időnként felhalmozódó uszadék mennyiségének függvényében rendkívül dinamikusan változtak. Ezért az aljzatválasztás fajok közötti, valamint fajon belüli különbségeit, illetve hasonlóságát főkomponens-analízissel (PCA) vizsgáltuk. Ebben az elemzésben az összes vízfolyásról származó adatot felhasználtuk. Annak elkerülése érdekében, hogy a PCA ne az egyedszámok nagyságrendbeli különbségéből adódó eltéréseket mutassa, az egyedszámokat az analízis előtt a maximummal standardizáltuk. Fajonként végzett kétutas ANOVA-val elemeztük továbbá, hogy van-e különbség folyószakaszonként, valamint aljzattípusonként a szitakötők egyedszámában, illetve a kettőnek van-e egymásra hatása. Ebben az esetben csak azokról a folyókról (Felső- és Közép-Tisza, Szamos, Duna, Szentendrei-Duna) származó adatokat vettük figyelembe, amelyeken több szakaszt vizsgáltunk, és az analízist megelőzően az egyedszámokat $\log(x+1)$ függvénnyel transzformáltuk.

3.4.5. A folyami szitakötők kirepüléskori mortalitása

A kirepüléskori mortalitás vizsgálatára a nagyobb egyedszámokkal jellemezhető közép-tiszai, dunai és szentendrei-dunai folyószakaszokon került sor. A gyűjtéseket megfigyelésekkel egészítettük ki, hogy minél pontosabb adatokat kapjunk a fajok kirepüléskori mortalitásáról és minél több információhoz jussunk a halálozásért felelős tényezőkről, illetve az ezekkel szemben mutatott védekező stratégiákról.

A mortalitási eseteket és okokat a CORBET-féle kategóriák (1999) szerint csoportosítottuk (lásd Bevezetés). Az elpusztult egyedek mellett a sérült vagy deformálódott, röpképtelen példányokat is mortalitási eseteknek tekintettük, hiszen ezek sikeres reprodukcióra nem képesek, és minden bizonnyal rövid időn belül elpusztulnak. A mortalitási esetek szinte kivétel nélkül könnyen besorolhatók a három halálozási típusba, amelyeket a következőképpen értelmeztünk.



Anyag és módszer

1. *Tökéletlen vedlés:* azok az esetek, amelyek a lárva partra mászásától az imágó exuviumon történő megkapaszkodásáig és potroha kiszabadításáig tartó időszakban következtek be.
2. *Szárnyak tökéletlen kibontása:* azok az esetek, amelyek a szárnyak kibontásától a valamelyest megkeményedett kutikulájú imágó szüzrepüléséig terjedő időszakban történtek.
3. *Predáció:* az összes, ragadozó okozta mortalitási eset, a kirepülés bármely fázisában.

A mortalitásért felelős tényezők viszont nem mindig állapíthatók meg pontosan, így ezek csoportosításánál csak az egyértelmű eseteket vettük figyelembe.

A kirepüléskori mortalitás sűrűségfüggésének megállapításához Spearman rangkorrelációval vizsgáltuk, hogy milyen összefüggés van egyes gyűjtési időpontokban kirepült egyedek száma és az elpusztult egyedek száma, illetve aránya között.

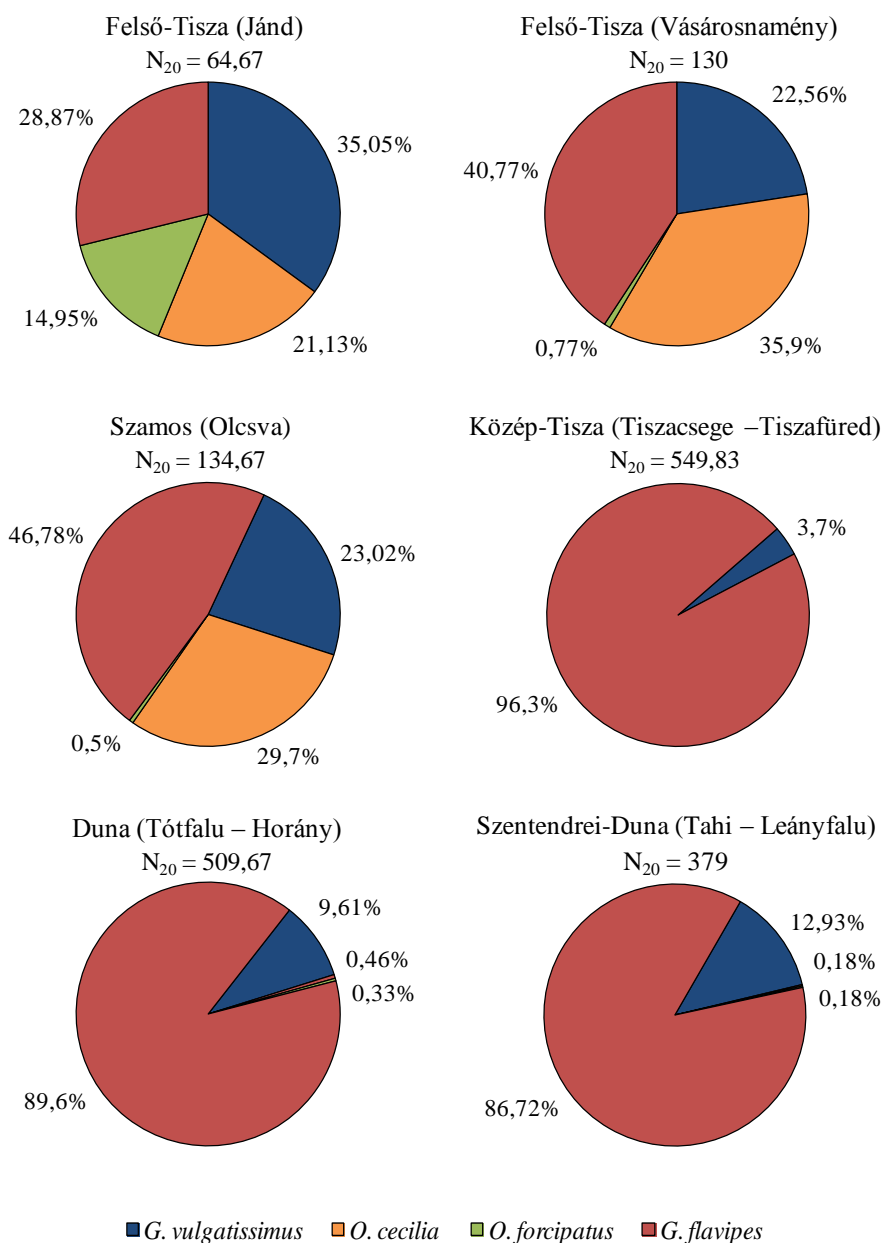


4. Eredmények

4.1. A folyamiszitakötő-együttesek összetétele

A három év alatt a hat vizsgált folyószakaszon (Felső- és Közép-Tisza, Szamos, Duna, Szentendrei-Duna) összesen 6953 folyami szitakötő repült ki, melyből a kirepülésük sorrendjében 665 *G. vulgatissimus*, 310 *O. cecilia*, 41 *O. forcipatus*, 5937 pedig *G. flavipes* volt.

A Tiszán a folyás irányában lefelé haladva a fajszám csökkent, az összegyedszám viszont jelentős mértékben nőtt, és fokozatosan a *G. flavipes* vált dominánssá. A Felső-Tisza jándi szakaszán mind a négy faj előkerült (2. ábra és Függelék 2. táblázat). A folyami szitakötők 20 méteres partszakaszra vonatkoztatott átlagos egyedszáma ezen a folyószakaszon bizonyult a legkisebbnek (64,67 egyed), ugyanakkor ebből a négy faj közel hasonló arányban részesült. A vásárosnaményi Felső-Tisza-szakaszon úgyszintén mind a négy fajt megtaláltuk. Az átlagos egyedszám itt viszont mintegy kétszer akkora volt, mind a jándi szakaszon, és a fajok relatív gyakoriságai között is különbségek adódtak. Ebben a tekintetben leginkább az *O. forcipatus* Vásárosnaménynál talált csekély aránya (0,77%) tűnt ki. A Szamos olcsvai szakasza a folyamiszitakötő-együttes fajösszetétele és a fajok mennyiségi viszonyai alapján egyaránt a vásárosnaményi folyószakasszal mutatott hasonlóságot. A Tiszacsege és Tiszafüred közötti mederduzzasztott Közép-Tisza-szakasz viszont a felső-tiszai és szamosi folyószakaszoktól markánsan különbözött: itt csupán a két *Gomphus*-faj exuviuma került elő, így fajszáma kisebb, 20 méteres partszakaszra vonatkoztatott átlagos egyedszáma viszont sokszorta nagyobb volt. Ezen a folyószakaszon a *G. flavipes* volt tömeges, a két faj között pedig igen tekintélyes (26-szoros!) populációméretbeli különbség mutatkozott. Ugyancsak a *G. flavipes* dominanciája jellemezte a Dunát és a Szentendrei-Dunát, bár ezeken a helyeken a *G. vulgatissimus* relatív gyakorisága nagyobbak adódott, ráadásul ugyan csekély számban, de az *O. cecilia* és az *O. forcipatus* is megtalálható volt. A 20 méteres partszakaszra vonatkoztatott átlagos egyedszám a Dunán nagyobb volt, mint a Szentendrei-Dunán, és megközelítette a Közép-Tiszán talált összegyedszámot.



2. ábra. A folyami szitakötők 20 méteres partszakaszra vonatkoztatott átlagos egyedszáma (N_{20}) és a fajok relatív gyakorisága a vizsgált folyószakaszokon.

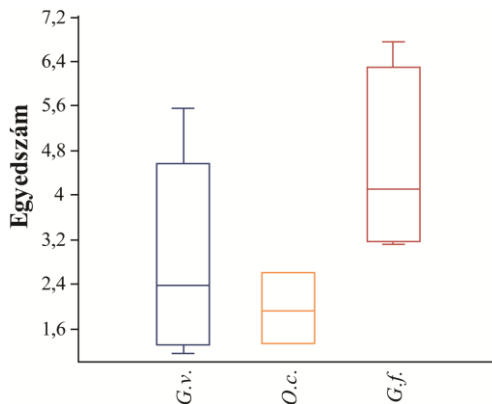


Eredmények

A Rábán három (*G. flavipes*, *G. vulgatissimus*, *O. cecilia*), a Zalán kettő (*G. vulgatissimus*, *O. forcipatus*) folyamiszitakötő-faj került elő, míg a Balaton-felvidéki kisvízfolyásokban csak a *G. vulgatissimus* fordult elő (2. táblázat).

2. táblázat. A folyami szitakötőkkel kapcsolatos kiegészítő vizsgálatok egyedszámokra vonatkozó eredményei ($N_{20} = 20$ méteres partszakaszra vonatkoztatott átlagos egyedszám).

| Víztér | Faj | N_{20} |
|---------------------------|---|--------------|
| Lesence (Szigliget) | <i>G. vulgatissimus</i> | 3,9 |
| Tapolca (Hegymagas) | <i>G. vulgatissimus</i> | 49,5 |
| Világos-patak (Nemesvita) | <i>G. vulgatissimus</i> | 77,7 |
| Viszlói-patak (Szigliget) | <i>G. vulgatissimus</i> | 15 |
| Zala, Budafa (Zalalövő) | <i>G. vulgatissimus</i> | 10,6 |
| Zala (Zalaszentgyörgy) | <i>G. vulgatissimus</i> <i>O. forcipatus</i> | 8,3 1 |
| Zala (Zalabér) | <i>G. vulgatissimus</i> <i>G. flavipes</i> | 18,3 7,3 |
| Rába (Árpás) | <i>G. vulgatissimus</i> <i>O. cecilia</i> | 41,6 16,9 |



3. ábra. A folyami szitakötőknel (*G.v.* = *G. vulgatissimus*, *O.c.* = *O. cecilia*, *G.f.* = *G. flavipes*) a 20 méteres partszakaszokon talált minimális és maximális egyedszámok közötti különbség.

A folyami szitakötők kirepült egyedeinek számában nemcsak a vizsgált folyószakaszok között, hanem olykor az ugyanazon a folyószakaszon kijelölt 20 méteres partszakaszok között is jelentős eltérések mutatkoztak (Függelék 4. ábra). Egy adott folyószakaszon a



legkisebb és legnagyobb összegyedszámmal jellemezhető partszakasz közötti egyedszámbeli különbség minimum 1,4-szeres (Felső-Tisza, Jánd), maximum 4,2-szeres volt (Szentendrei-Duna). A különbség a vizsgált folyószakaszokon a *G. vulgatissimus* esetében 1,1–5,5-szörös, az *O. cecilia* esetében 1,3–2,6-szörös, a *G. flavipes* esetében pedig 3,1–6,8-szörös volt. A minimum és maximum egyedszámok közötti legnagyobb átlagos különbség a *G. flavipes*, míg a legkisebb az *O. cecilia* esetében volt (3. ábra).

A páros t-próba alapján a mesterséges kőszórásos partszakaszokon a folyami szitakötők összegyedszáma szignifikánsan kisebb volt, mint a nem kövezett partszakaszokon ($t = -3,809$, $p = 0,0190$, $n = 5$). A fajonkénti elemzés viszont egyedül a *G. flavipes* esetében mutatott szignifikáns különbséget a kövezett és a nem kövezett partszakaszokon kirepült egyedek száma között ($t = -4,459$, $p = 0,0112$, $n = 5$).

4.2. A folyami szitakötők kirepülése

4.2.1. A folyami szitakötők fenológiája és kirepülési mintázata

A kirepülést valamennyi vizsgált folyószakaszon a *G. vulgatissimus* kezdte április vége és május közepe között (4. ábra és Függelék 5–6. ábra). Ezt a Felső-Tiszán és a Szamoson 17–22 napos késéssel követte az *O. cecilia*, amikor a *G. vulgatissimus* populációjának már több mint 90%-a mindhárom folyószakaszon rendre kirepült. A Felső-Tisza jándi szakaszán az *O. forcipatus* csupán egy nappal az *O. cecilia* után kezdte meg a kirepülést, így ennek a két fajnak a kirepülése jelentős átfedést mutatott. A kirepülési sort a *G. flavipes* zárta május vége és június eleje közötti kezdettel, amikor a Felső-Tiszán és a Szamoson a *G. vulgatissimus* kirepülése gyakorlatilag már befejeződött, az *O. cecilia* és az *O. forcipatus* (Jándnál) populációinak pedig a 45–55%-a kirepült. Azokon a folyószakaszokon, ahol csak a két *Gomphus*-faj fordult elő nagyobb egyedszámban, a *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* kirepülése szintén csaknem egymást váltotta. Így a *G. flavipes* kirepülésének kezdetekor a *G. vulgatissimus* populációjának a Közép-Tiszán több mint 80%-a, a Duna főágán és mellékágán pedig több mint 90%-a már kirepült.

A *G. vulgatissimus* kirepülése esetében a korai, tavaszi kezdet valamennyi vizsgált folyószakaszon szoros szinkronizációval is társult (4. ábra és Függelék 5–6. ábra). A szinkronizáció mértékét jól jelzi az EM_{50} -érték, ami 8 és 13 nap között alakult. A kirepülési időszak a



Eredmények

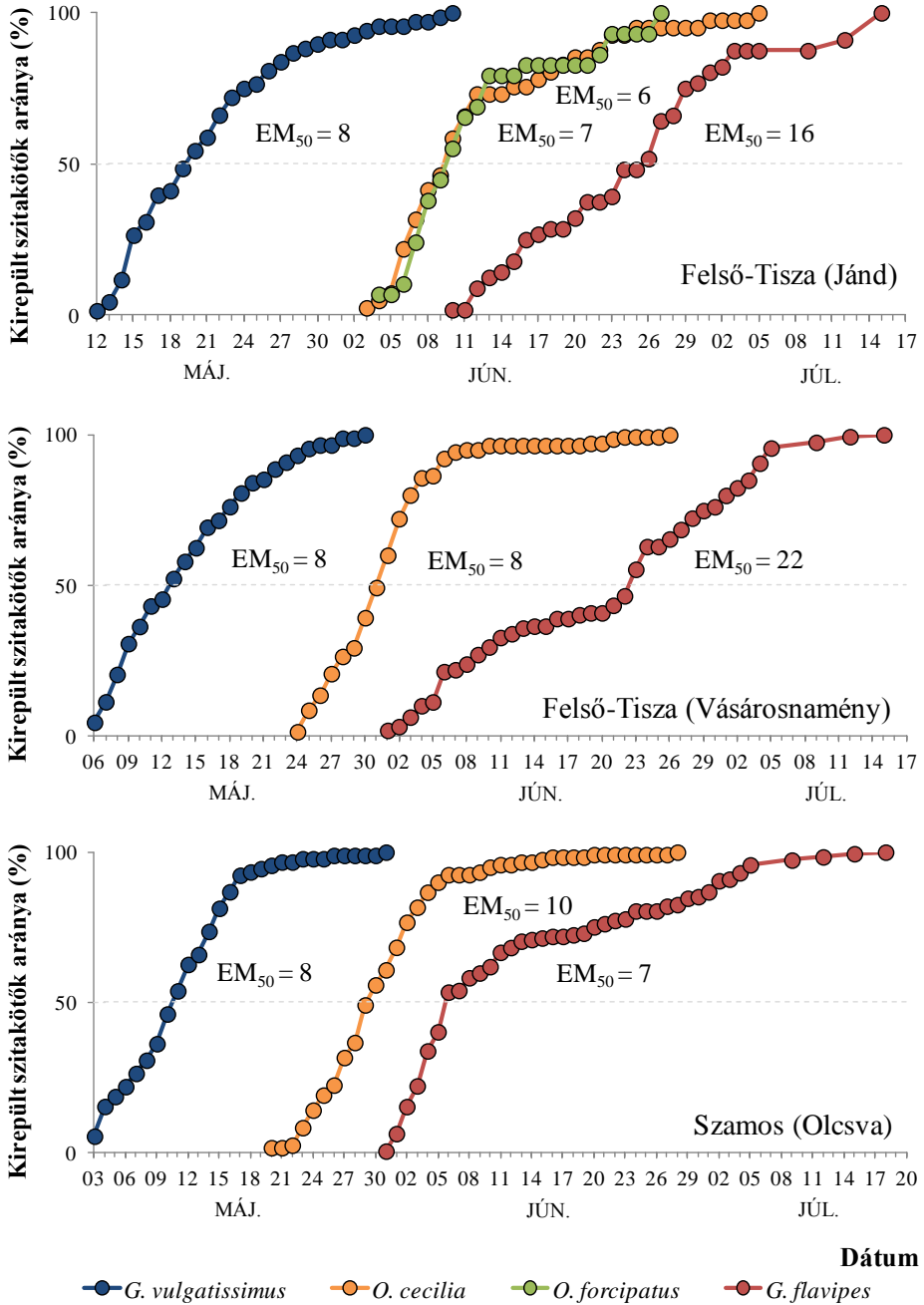
legtöbb vizsgálati helyen meglehetősen rövidnek bizonyult. Ez alól csak a mederduzzasztott Közép-Tisza-szakasz jelentett kivételt, ahol a *G. vulgatissimus* kirepülése időben jóval elnyújtottabb volt (70 vs. 25–37 nap). A *G. vulgatissimus* után következő *O. cecilia* kirepülése mindhárom folyószakaszon szoros szinkronizációt ($EM_{50} = 7-10$ nap) mutatott és rövid ideig tartott (34–40 nap). Hasonlóan szoros szinkronizáció jellemezte az *O. forcipatus* kirepülését Jándnál ($EM_{50} = 6$ nap), bár ennél a fajnál a kirepülési időszak valamivel rövidebb (24 nap) volt. Szemben az előbbi fajokkal, az utolsóként kirepülő *G. flavipes* esetében mind a szinkronizáció mértékében, mind pedig a kirepülési időszak hosszában markáns különbségek mutatkoztak a vizsgált folyószakaszok között. Az EM_{50} -érték meglehetősen tág tartományban változott: a szinkronizáció legszorosabb a Szamoson ($EM_{50} = 7$ nap), legcsekélyebb mértékű pedig a Közép-Tiszán ($EM_{50} = 36$ nap) volt. A kirepülési időszak a Közép-Tiszán, a Dunán és a Szentendrei-Dunán mintegy 1,5–2-szer hosszabb volt (73–78 vs. 36–49 nap), mint a Felső-Tiszán és a Szamoson.

A naponta kirepülő egyedek száma és a vízhőmérséklet között (3. táblázat) a *G. vulgatissimus* esetében minden folyószakaszon szignifikáns negatív összefüggést kaptunk. Az *O. cecilia* fajnál a kapcsolat mindhárom helyen ugyancsak negatív volt, de csak két esetben bizonyult szignifikánsnak. Az *O. forcipatus* esetében a kirepülő egyedek száma és a vízhőmérséklet között pozitív korreláció mutatkozott, ami viszont nem volt szignifikáns. A *G. flavipes* fajnál ez a kapcsolat minden helyen pozitív volt, ezek közül azonban csak három esetben kaptunk szignifikáns eredményt.

A naponta kirepülő egyedek száma és a vízállás között (3. táblázat) egyetlen szignifikáns pozitív összefüggés kivételével a *G. vulgatissimus* esetében mindig negatív volt a kapcsolat, ami az esetek többségében szignifikánsnak is bizonyult. Az *O. cecilia* esetében pozitív és negatív korreláció egyaránt előfordult, de ezek közül csak egy helyen kaptunk szignifikánsan pozitív összefüggést. Az *O. forcipatus* fajnál szignifikáns negatív kapcsolat mutatkozott. A *G. flavipes* esetében a kirepülő egyedek száma és a vízállás között a korreláció egy kivételével minden folyószakaszon negatív volt, ami viszont csak három helyen bizonyult szignifikánsnak.



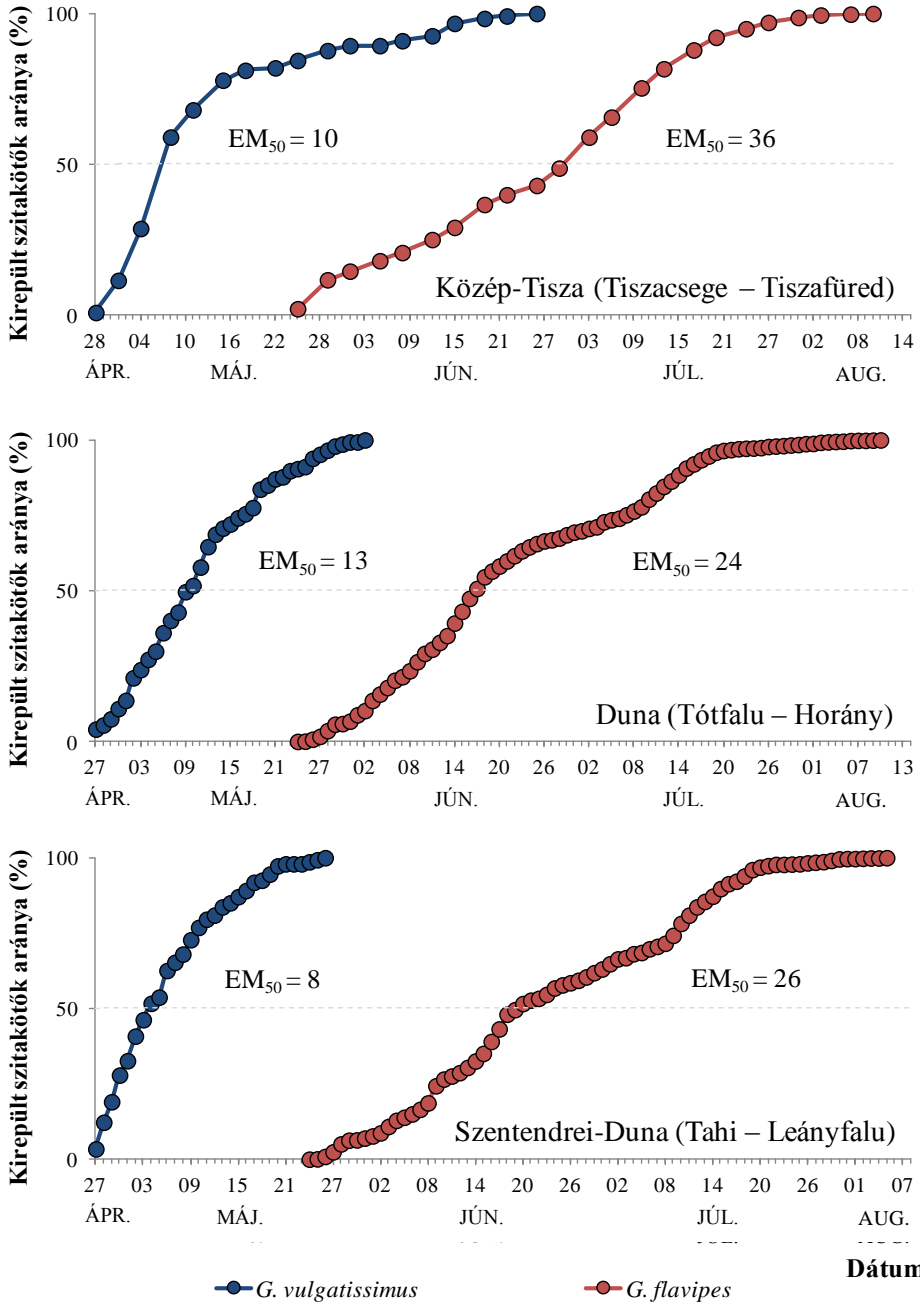
Eredmények



4. ábra. A folyami szitakötők kirepülési görbéi (EM₅₀ = az az idő napokban, ami alatt a populáció 50%-a kirepült).



Eredmények



4. ábra (folyt.). A folyami szitakötők kirepülési görbéi (EM_{50} = az az idő napokban, ami alatt a populáció 50%-a kirepült).



Eredmények

A *G. vulgatissimus* kirepülési időszakában a víz hőmérséklet és a vízállás közötti korreláció (3. táblázat) egyedül a Felső-Tisza jándi szakaszán volt negatív, ráadásul ez szignifikánsnak bizonyult. Ugyanakkor a pozitív kapcsolatok közül csak a Felső-Tisza vásárosnaményi szakaszán volt szignifikáns az eredmény. A másik három faj kirepülési időszakában a víz hőmérséklet és a vízállás között mindig negatív volt a kapcsolat, de nem minden esetben kaptunk szignifikáns összefüggést.

3. táblázat. A folyami szitakötők naponta kirepülő egyedeinek száma (N) és a víz hőmérséklet, valamint a vízállás, továbbá a víz hőmérséklet és a vízállás közötti korrelációk (Spearman rangkorreláció, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$; n = mintaszám).

| Folyószakasz/faj | N – Víz hőm. rs | N – Víz állás rs | Víz hőm. – Víz állás rs | n |
|-------------------------------------|--------------------|---------------------|----------------------------|----|
| Felső-Tisza (Jánd) | | | | |
| <i>G. vulgatissimus</i> | -0,5742*** | 0,5853*** | -0,5754*** | 30 |
| <i>O. cecilia</i> | -0,2481 | -0,2961 | -0,2233 | 33 |
| <i>O. forcipatus</i> | 0,3797 | -0,5685** | -0,1792 | 24 |
| <i>G. flavipes</i> | 0,0379 | 0,1133 | -0,2920 | 25 |
| Felső-Tisza (Vásárosnamény) | | | | |
| <i>G. vulgatissimus</i> | -0,7827*** | -0,4875* | 0,5775** | 25 |
| <i>O. cecilia</i> | -0,4162* | 0,3835* | -0,6386*** | 34 |
| <i>G. flavipes</i> | 0,3584* | -0,1086 | -0,1316 | 34 |
| Szamos (Olcsva) | | | | |
| <i>G. vulgatissimus</i> | -0,5913*** | -0,6988*** | 0,0943 | 29 |
| <i>O. cecilia</i> | -0,4397** | 0,2805 | -0,7027*** | 40 |
| <i>G. flavipes</i> | 0,0379 | -0,3759* | -0,2751 | 36 |
| Duna (Tótfalu – Horány) | | | | |
| <i>G. vulgatissimus</i> | -0,6526*** | -0,5174** | 0,3039 | 37 |
| <i>G. flavipes</i> | 0,5904*** | -0,5795*** | -0,7451*** | 78 |
| Szentendrei-Duna (Tahi – Leányfalu) | | | | |
| <i>G. vulgatissimus</i> | -0,7629*** | -0,0885 | 0,1325 | 30 |
| <i>G. flavipes</i> | 0,6746*** | -0,6528*** | -0,7623*** | 73 |



Eredmények

4. táblázat. A kirepülés kezdetéig számított hőösszegek (T_{sum}) és a kirepülés kezdetekor mért vízhőmérsékletek (T_{akt}).

| Faj | Folyószakasz | Időszak | T_{sum} | T_{akt} |
|-------------------------|-------------------------------------|----------------------|---------------------|-------------------|
| <i>G. vulgatissimus</i> | Felső-Tisza (Jánd) | 2008 | 651,6 | 13,0 |
| | Felső-Tisza (Vásárosnamény) | 2008 | 613,9 | 12,6 |
| | Szamos (Olcsva) | 2008 | 585,8 | 13,0 |
| | Közép-Tisza (Tiszacsege-Tiszafüred) | 2001 | 765,8 | 16,8 |
| | | 2002 | 691,9 | 15,0 |
| | | 2003 | 485,4 | 18,2 |
| | | 2004 | 569,9 | 16,7 |
| | 2009 | 552,3 | 15,4 | |
| | Duna (Tótfalu-Horány) | 2011 | 668,0 | 15,2 |
| Átlag ± S.D. | | 620,5 ± 83,8 | 15,1 ± 1,9 | |
| <i>O. cecilia</i> | Felső-Tisza (Jánd) | 2008 | 1011,8 | 19,6 |
| | Felső-Tisza (Vásárosnamény) | 2008 | 896,0 | 17,9 |
| | Szamos (Olcsva) | 2008 | 859,9 | 19,6 |
| | Átlag ± S.D. | | 922,6 ± 79,4 | 19,0 ± 1,0 |
| <i>O. forcipatus</i> | Felső-Tisza (Jánd) | 2008 | 1031,6 | 19,8 |
| <i>G. flavipes</i> | Felső-Tisza (Jánd) | 2008 | 1150,2 | 20,2 |
| | Felső-Tisza (Vásárosnamény) | 2008 | 1037,4 | 18,0 |
| | Szamos (Olcsva) | 2008 | 1054,9 | 20,0 |
| | Közép-Tisza (Tiszacsege-Tiszafüred) | 2000 | ≈ 1005,7 | ≈ 19,8 |
| | | 2001 | 1189,8 | 19,4 |
| | | 2002 | 1088,0 | 20,7 |
| | | 2003 | 827,5 | 21,0 |
| | 2004 | 1068,3 | 16,9 | |
| | 2009 | 1038,4 | 21,4 | |
| | Duna (Tótfalu-Horány) | 2011 | 1128,1 | 20,8 |
| Átlag ± S.D. | | 1058,8 ± 99,1 | 19,8 ± 1,4 | |

4.2.2. A kirepülés aktuális kezdete

Ugyanabban a vizsgálati évben a különböző folyószakaszokon a fajok kirepülésének kezdete az alábbiak szerint alakult. 2008-ban a Szamoson valamennyi faj néhány (1–4) nappal előbb kezdte meg a kirepülést, mint a vásárosnaményi Felső-Tisza-szakaszon. Ez utóbbihoz képest pedig minden faj kirepülése több (6–10) napos késéssel indult meg a jándi Felső-Tisza-szakaszon. 2011-ben a Duna és a Szentendrei-



Eredmények

Duna között a kirepülés kezdetében egyik *Gomphus*-fajnál sem volt különbség (4. ábra és Függelék 5–6. ábra).

Az *O. cecilia* és az *O. forcipatus* esetében kapott hasonló értékeket leszámítva a hőösszegek fajonként markánsan különböztek (4. táblázat). A *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* hőösszegértékei között erősen szignifikáns különbség adódott (Mann–Whitney teszt, $U = 0$, $p = 0,0003$). A kirepülés kezdetekor mért vízhőmérsékletek az *O. cecilia*, az *O. forcipatus* és a *G. flavipes* esetében hasonlóak voltak, és jelentősen különböztek a *G. vulgatissimus* fajnál tapasztalt értéktől. Ez az eltérés a két *Gomphus*-faj között ebben az esetben is erősen szignifikánsnak bizonyult (Mann–Whitney teszt, $U = 2$, $p = 0,0004$). Ugyanannál a fajnál a T_{sum} és a T_{akt} variabilitása számottevően nem különbözött (*G. vulgatissimus* – T_{sum} : $V = 13,5\%$, T_{akt} : $V = 12,9\%$; *O. cecilia* – T_{sum} : $V = 8,6\%$, T_{akt} : $V = 5,2\%$; *G. flavipes*: T_{sum} : $V = 9,4\%$, T_{akt} : $V = 7,1\%$).

4.2.3. A kirepülés ivarok szerinti időzítése

A hat vizsgált folyószakaszon a folyami szitakötők hímjeinek EM_{50} -értéke egy kivétellel minden esetben néhány (1–6) nappal kisebb volt, mint a nőstényeké (5. táblázat). A különbséget a páros t-próba is igazolta, ami mind a *G. vulgatissimus*, mind a *G. flavipes* esetében szignifikáns eltérést mutatott az $EM_{50}\text{♂}$ - és az $EM_{50}\text{♀}$ -értékek között (*G.v.*: $t = -2,825$, $p = 0,0369$, $n = 6$; *G.f.*: $t = -4,029$, $p = 0,0100$, $n = 6$). A hímek és a nőstények MED-értékei egy kivétellel ugyancsak hasonló, pár (0,5–4,3) napos különbséget jeleztek a két ivar kirepülése között, ezek az értékek alapján viszont néhány esetben a nőstények előzték meg a hímeket (5. táblázat). A páros t-próba eredményei szerint csak a *G. flavipes* esetében volt szignifikáns különbség a $MED\text{♂}$ - és a $MED\text{♀}$ -értékek között ($t = -2,741$, $p = 0,0407$, $n = 6$).

4.3. A folyami szitakötők kirepüléskori ivararánya

4.3.1. A teljes kirepüléskori ivararány

A folyami szitakötők kirepüléskori ivararánya a hat vizsgált folyószakaszon a χ^2 -próba eredményei alapján mindössze két esetben (a *G. vulgatissimus* Olcsvánál és a *G. flavipes* a Szentendrei-Dunán) különbözött szignifikánsan az elméleti 1:1 arány esetén várható értékektől (5. táblázat). Mindemelllett a folyami szitakötők kirepüléskori ivararánya összességében viszonylag nagy variabilitást mutatott [V



Eredmények

(variációs koefficiens) = 11,97% és 5. ábra]. A variabilitás viszont a nagyobb mintamérettel lényegesen csökkent (29–183 exuvium: $V = 13,12\%$; 969–3145 exuvium: $V = 3,55\%$).

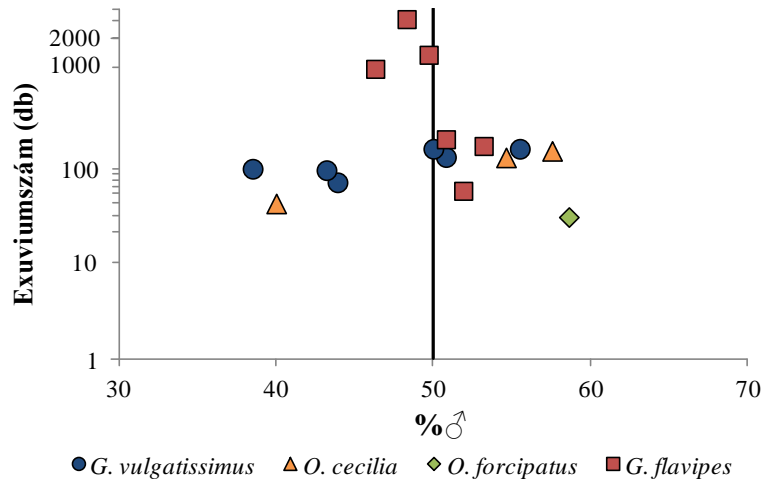
5. táblázat. A folyami szitakötők kirepüléskori ivararánya [%♂; * = χ^2 -próba alapján szignifikáns ($p < 0,05$) eltérés az 1:1 arány esetén várható értéktől], valamint a két ivar EM₅₀- és MED-értékei (N = ivarilag azonosítható exuviumok száma).

| Faj/folyószakasz | %♂ | N | EM ₅₀ ♂ | EM ₅₀ ♀ | MED♂ | MED♀ |
|-------------------------|-------|------|--------------------|--------------------|------|------|
| <i>G. vulgatissimus</i> | | | | | | |
| JA | 43,9 | 66 | 5 | 11 | 7,1 | 11,1 |
| VN | 43,2 | 88 | 8 | 8 | 9,1 | 9,1 |
| OL | 38,5* | 91 | 7 | 9 | 7,5 | 10,2 |
| TF | 50,8 | 120 | 9 | 10 | 14,5 | 14,8 |
| FD | 50,0 | 146 | 12 | 14 | 14,0 | 13,5 |
| SZD | 55,5 | 146 | 6 | 10 | 8,8 | 10,1 |
| <i>O. cecilia</i> | | | | | | |
| JA | 40,0 | 40 | 6 | 8 | 7,5 | 10,6 |
| VN | 57,6 | 139 | 7 | 9 | 7,8 | 10,6 |
| OL | 54,6 | 119 | 9 | 11 | 11,1 | 8,9 |
| <i>O. forcipatus</i> | | | | | | |
| JA | 58,6 | 29 | 6 | 7 | 8,2 | 9,8 |
| <i>G. flavipes</i> | | | | | | |
| JA | 51,9 | 54 | 15 | 17 | 14,5 | 16 |
| VN | 53,2 | 156 | 21 | 23 | 19,2 | 19,7 |
| OL | 50,8 | 183 | 6 | 7 | 12,8 | 12,4 |
| TF | 48,3 | 3145 | 35 | 38 | 32,6 | 36,9 |
| FD | 49,7 | 1352 | 22 | 25 | 26,6 | 29,5 |
| SZD | 46,3* | 969 | 24 | 30 | 27,9 | 31,8 |

Egyértelmű eltolódás az ivararányban valamelyik ivar javára egyik fajnál sem mutatkozott, így kisebb-nagyobb mértékű nősténytöbblet és hím-többlet egyaránt előfordult (5. táblázat és 5. ábra). Az ivararány variabilitása az *O. cecilia* és a *G. vulgatissimus* esetében jóval nagyobbak adódtak ($V = 18,56$ és $13,19\%$ az előbbi sorrendben), mint a *G. flavipes* fajnál ($V = 4,99\%$). Ugyanakkor utóbbinál a variabilitás nem csökkent a nagyobb mintaszámmal, hanem valamelyest nőtt (54–183 exuvium: $V = 2,31\%$; 969–3145 exuvium: $V = 3,55\%$).



Eredmények



5. ábra. A folyami szitakötők ivararánya a mintaméret (begyűjtött exuviumok számának) függvényében (logaritmikus skálán).

4.3.2. A kirepüléskori ivararány és a vízhőmérséklet közötti összefüggés

A *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* tiszai és szamosi populációiban a kirepüléskori ivararányban nem volt megfigyelhető egyértelmű eltolódás. Ugyanakkor az ivararány évenként és helyenként változatosságot mutatott: a *G. flavipes* esetében csekély nősténytöbbség és csekély hímtöbbség (48,0–53,2% hím), míg a *G. vulgatissimus* esetében valamivel nagyobb mértékű nősténytöbbség és csekély hímtöbbség (43,2–52,0% hím) között változott (Függelék 3. táblázat).

A T_{-1} szinte minden évben és minden vizsgált folyószakaszon valamivel nagyobbak adódtak, mint a T_{20} , így a különbség csupán egyetlen esetben volt negatív. Ehhez hasonlóan a T_{-2} is csak két alkalommal volt kisebb, mint a T_{20} . Emellett nyilvánvaló trend a ΔT_{-1} - és a ΔT_{-2} -értékekben nem volt megfigyelhető (Függelék 4. táblázat).

A vízhőmérsékleti változók közül a T_{-2} és a ΔT_{-2} nem korrelált a hímek arányával (%♂). Ugyanakkor a T_{-1} , illetve a ΔT_{-1} és a hímek aránya között szoros összefüggés mutatkozott (6. táblázat). Ez a kapcsolat a *G. flavipes* esetében pozitív, a *G. vulgatissimus* esetében viszont negatív volt. Ezen felül a *G. flavipes* esetében a ΔT_{-1} szoros pozitív összefüggésben volt a kirepülés végi hímaránnyal (%♂EM₇₅₋₁₀₀ és %♂EM₉₀₋₁₀₀), bár ez a kapcsolat csak az összes adatot bevonva bizonyult szignifikánsnak (6. táblázat).



Eredmények

6. táblázat. Az ivararány és a vízhőmérséklet közötti korrelációk. Az r értékek azokban az esetekben vannak feltüntetve, amelyekben szignifikáns összefüggést találtunk, kivéve két esetet, amelyekben erős, de nem szignifikáns korreláció volt [$*$ = $p < 0,05$, $**$ = $p < 0,01$, $^+$ = marginálisan szignifikáns eredmény ($0,05 < p < 0,06$); ns = nem szignifikáns eredmény; – = a korrelációt nem vizsgáltuk (lásd Anyag és módszer)].

$\% \text{♂}$ = a hímek aránya; $\% \text{♂EM}_{75-100}$ = a hímek aránya az EM_{75} és EM_{100} közötti időszakban; $\% \text{♂EM}_{90-100}$ = a hímek aránya az EM_{90} és EM_{100} közötti időszakban; T_{-1} = átlagos vízhőmérséklet a márc. 1. és szept. 30. közötti időszakban a kirepülést megelőző évben; ΔT_{-1} = a T_{-1} és a T_{20} (a 20 éves átlaghőmérséklet a márc. 1. és szept. 30. közötti időszakban) közötti különbség.

| Változók | <i>G. vulgatissimus</i> | | <i>G. flavipes</i> | |
|--|-------------------------|-------------|--------------------|-------------|
| | Közép-Tisza | Összes hely | Közép-Tisza | Összes hely |
| $\% \text{♂} - T_{-1}$ | -0,9460 ⁺ | – | 0,9574* | – |
| $\% \text{♂} - \Delta T_{-1}$ | -0,9464 ⁺ | -0,9268** | 0,9574* | 0,9086** |
| $\% \text{♂EM}_{75-100} - \Delta T_{-1}$ | ns | ns | ns (0,7162) | 0,8325* |
| $\% \text{♂EM}_{90-100} - \Delta T_{-1}$ | ns | ns | ns (0,8198) | 0,8161* |

4.4. A folyami szitakötők lárváinak kirepülést megelőző viselkedése

4.4.1. Az imágóvédelelhez szükséges idő hossza

Az imágóvédelelhez (a bőr felrepedésétől a röpképesség eléréséig) szükséges idő hossza a két *Gomphus*-fajnál eltérő volt, a *G. vulgatissimus* esetében 72 percig ($n = 1$), a *G. flavipes* egyedénél pedig átlagosan 53 percig (min. 41, max. 65 perc, $n = 9$) tartott. Ugyanakkor utóbbinál az imágó exuviumon történő megkapaszkodása a bőr felrepedésétől számítva átlagosan 15 percet vett igénybe, és ez ugyanennyi ideig tartott a *G. vulgatissimus* egyetlen megfigyelt egyedénél is.

4.4.2. A vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolság

A Tiszán, a Szamoson és a Dunán mért összes adat alapján mind az átlagos, mind a maximális teljes távolságot tekintve a vízszegélytől legmesszebb a *G. vulgatissimus* lárvái másztak el. Ezt követték a *G. flavipes*, majd az *O. cecilia* lárvái, a vízszegélyhez legközelebb pedig az *O. forcipatus* egyedei vedlettek imágóvá (7. táblázat és 6. ábra). Az egyes fajok lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett



Eredmények

távolság erősen szignifikánsan különbözött (Kruskal–Wallis teszt: $H = 539,1$, $p < 0,001$). A post hoc tesztek minden fajpár esetében szintén szignifikáns eredményeket adtak (Mann–Whitney tesztek, *O.c.* vs. *O.f.*: $p = 0,0016$, a többi párosítás esetében a $p < 0,001$). Az egyes fajok lárvái elsősorban a vízszintesen megtett út hosszában különböztek, míg függőlegesen sokkal inkább hasonló magasságba másztak fel (7. táblázat). A *G. vulgatissimus* egyedekinek csupán csekély hányada (4%) vedlett imágóvá közvetlenül a vízszegélynél vagy vízben álló aljzaton. Ezzel szemben az *O. cecilia*, az *O. forcipatus* és a *G. flavipes* esetében ez az arány jóval nagyobb volt (a fajok előbbi sorrendjében 16, 42 és 28%).

7. táblázat. A folyami szitakötők lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett átlagos (\pm S.D.) és maximális távolságok a Tiszán, a Szamoson és a Dunán mért összes adat alapján (N = egyedszám).

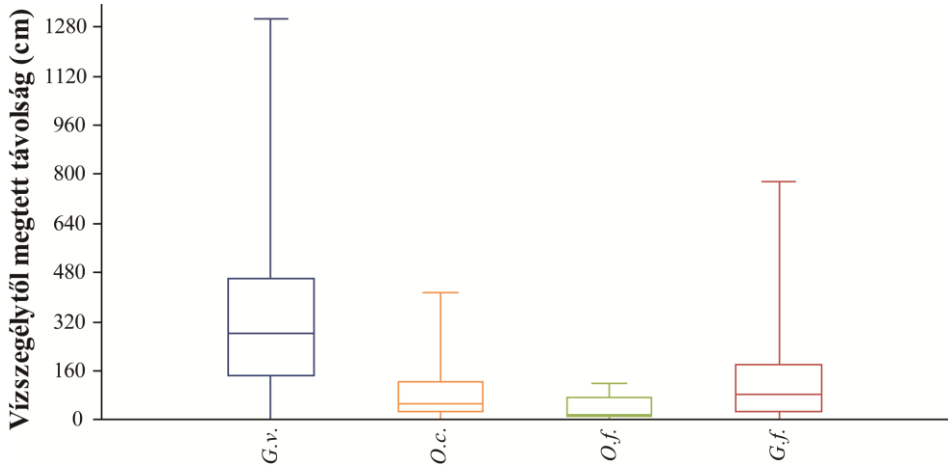
| Faj | Vízszegélytől megtett távolság (cm) | | | | | | N |
|-------------------------|-------------------------------------|------|-------------|------|---------------|------|------|
| | Vízszintes | | Függőleges | | Teljes | | |
| | Átlag | Max. | Átlag | Max. | Átlag | Max. | |
| <i>G. vulgatissimus</i> | 326 \pm 251 | 1300 | 11 \pm 22 | 140 | 337 \pm 245 | 1304 | 507 |
| <i>O. cecilia</i> | 77 \pm 85 | 400 | 8 \pm 14 | 100 | 85 \pm 84 | 415 | 219 |
| <i>O. forcipatus</i> | 26 \pm 36 | 100 | 9 \pm 11 | 35 | 35 \pm 36 | 115 | 19 |
| <i>G. flavipes</i> | 105 \pm 124 | 770 | 8 \pm 19 | 200 | 121 \pm 121 | 774 | 3574 |

Az egyes folyószakaszokon külön-külön értékelve a lárvák által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett teljes távolságokat, némileg más képet kapunk, mint az összes adat együttes elemzésénél. Minden vizsgált folyószakaszon – mind az átlagos, mind a maximális távolság tekintetében – a *G. vulgatissimus* lárvái tették meg a leghosszabb utat. A felső-tiszai és szamosi szakaszokon ezt az *O. cecilia*, majd a *G. flavipes* lárvái követték (az előzőekkel ellentétben). Ugyanakkor a dunai és közép-tiszai szakaszokon a *G. flavipes* lárvái által megtett távolság jelentősen nagyobb volt, mint amekkora az *O. cecilia* lárváinál az előbbi helyeken. A legkisebb távolság ebben az esetben is az *O. forcipatus* lárváira volt jellemző Jándnál (ez a faj csak itt fordult elő nagyobb egyedszámban) (7. ábra). Adott folyószakaszon belül az egyes fajok lárvái által megtett távolságok (Függelék 5. táblázat) mindenhol erősen szignifikánsan különböztek (8. táblázat). A páronkénti összehasonlításban a post hoc tesztek szintén erősen szignifikáns eredményeket adtak, kivéve a jándi szakaszon, ahol az *O. cecilia*, az *O. forcipatus* és a *G. flavipes* lárvái által megtett távolságok nem

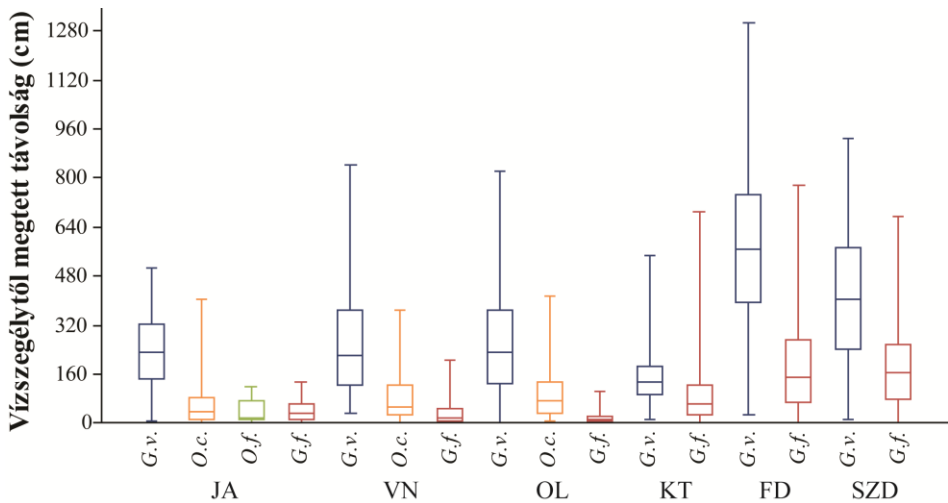


Eredmények

különböztek egymástól (8. táblázat). Minden vizsgált folyószakasz esetében megállapítható, hogy a lárvák vízszintesen sokkal nagyobb utat tettek meg, mint függőlegesen, így leginkább az előbbi tekintetében volt eltérés a fajok között.



6. ábra. A folyami szitakötők (*G.v.* = *G. vulgatissimus*, *O.c.* = *O. cecilia*, *O.f.* = *O. forcipatus*, *G.f.* = *G. flavipes*) lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolságok a Tiszán, a Szamoson és a Dunán mért összes adat alapján.



7. ábra. A folyami szitakötők (*G.v.* = *G. vulgatissimus*, *O.c.* = *O. cecilia*, *O.f.* = *O. forcipatus*, *G.f.* = *G. flavipes*) lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolságok az egyes folyószakaszokon (JA = Felső-Tisza Jándnál, VN = Felső-Tisza Vásárosnaménynál, OL = Szamos Olcsvánál, KT = Közép-Tisza Tiszacsege és Tiszafüred között, FD = Duna Tótfalu és Horány között, SZD = Szentendrei-Duna Tahí és Leányfalu között).



Eredmények

8. táblázat. A folyami szitakötők (*G.v.* = *G. vulgatissimus*, *O.c.* = *O. cecilia*, *O.f.* = *O. forcipatus*, *G.f.* = *G. flavipes*) lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolságok összehasonlítása (Kruskal–Wallis teszt, páronkénti összehasonlítás post hoc Mann–Whitney tesztekkel; ns = nem szignifikáns) az egyes folyószakaszokon (JA = Felső-Tisza Jándnál, VN = Felső-Tisza Vásárosnaménynál, OL = Szamos Olcsvánál, KT = Közép-Tisza Tiszacsege és Tiszafüred között, FD = Duna Tótfalu és Horány között, SZD = Szentendrei-Duna Tahi és Leányfalu között). A megtett távolságok átlagértékei a Függelék 5. táblázatban találhatóak.

| Folyó- szakasz | K-W teszt | | Post hoc tesztek | |
|-------------------|-----------|---------|---------------------------|---------|
| | H | p | Fajpár | p |
| JA | 61,84 | < 0,001 | <i>G.v.</i> – <i>O.c.</i> | < 0,001 |
| | | | <i>G.v.</i> – <i>O.f.</i> | < 0,001 |
| | | | <i>G.v.</i> – <i>G.f.</i> | < 0,001 |
| | | | <i>O.c.</i> – <i>O.f.</i> | ns |
| | | | <i>O.c.</i> – <i>G.f.</i> | ns |
| | | | <i>O.f.</i> – <i>G.f.</i> | ns |
| VN | 132,5 | < 0,001 | <i>G.v.</i> – <i>O.c.</i> | < 0,001 |
| | | | <i>G.v.</i> – <i>G.f.</i> | < 0,001 |
| | | | <i>O.c.</i> – <i>G.f.</i> | < 0,001 |
| OL | 176,6 | < 0,001 | <i>G.v.</i> – <i>O.c.</i> | < 0,001 |
| | | | <i>G.v.</i> – <i>G.f.</i> | < 0,001 |
| | | | <i>O.c.</i> – <i>G.f.</i> | < 0,001 |
| KT | 62,99 | < 0,001 | <i>G.v.</i> – <i>G.f.</i> | < 0,001 |
| FD | 171,6 | < 0,001 | <i>G.v.</i> – <i>G.f.</i> | < 0,001 |
| SZD | 113,1 | < 0,001 | <i>G.v.</i> – <i>G.f.</i> | < 0,001 |

A *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* azonos körülmények között kirepülő egyedei által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolság szignifikánsan különbözött (páros t-próba: $t = 3,245$, $p = 0,0078$, $n = 12$).

A *G. vulgatissimus* lárvái esetében mért távolságok (8. ábra és Függelék 5–6. táblázat) a Duna, a Tisza és a Szamos szakaszain voltak a legnagyobbak, míg a Rábán és a kisvízfolyásokon ennél jóval kisebbeknek bizonyultak. Ezek a távolságok szignifikánsan különböztek (Kruskal–Wallis teszt: $H = 597$, $p < 0,001$). A páronkénti összehasonlításban a post hoc tesztek többségükben szintén szignifikáns eltéréseket mutattak, a következő kivételekkel. A felső-tiszai és szamosi szakaszokon nem volt különbség a lárvák által megtett út hosszában, így



ezek egy csoportot alkottak (Felső-Tisza-vidéki csoport). A kisvízfolyásokon szintén nagyon hasonlóak voltak a mért távolságok, szignifikáns különbséget ($p < 0,05$) csak néhány esetben találtunk (Viszlói-patak vs. Tapolca, Világos-patak, Zala Budafánál, Zala Zalabéternél; Zala Zalaszentgyörgynél vs. Tapolca, Világos-patak, Zala Zalabéternél). A kisvízfolyások közötti összes páronkénti összehasonlítás számához képest a szignifikáns eltérések száma kicsi, és mindössze két helyet érintenek, így a kisvízfolyásokat egy csoportnak tekinthetjük. Összességében a *G. vulgatissimus* lárvái által megtett út hossza alapján a nagyvízfolyások (Duna, Szentendrei-Duna, Közép-Tisza, Felső-Tisza-vidéki csoport, Rába) egymástól is, és a kisvízfolyásoktól is erősen szignifikánsan különböztek ($p < 0,001$ minden esetben). A függőlegesen mért távolságok a Rábán és a kisvízfolyásokon többnyire nagyobbak voltak, mint a Tisza, a Szamos és a Duna vizsgált szakaszain (Függelék 5–6. táblázat).

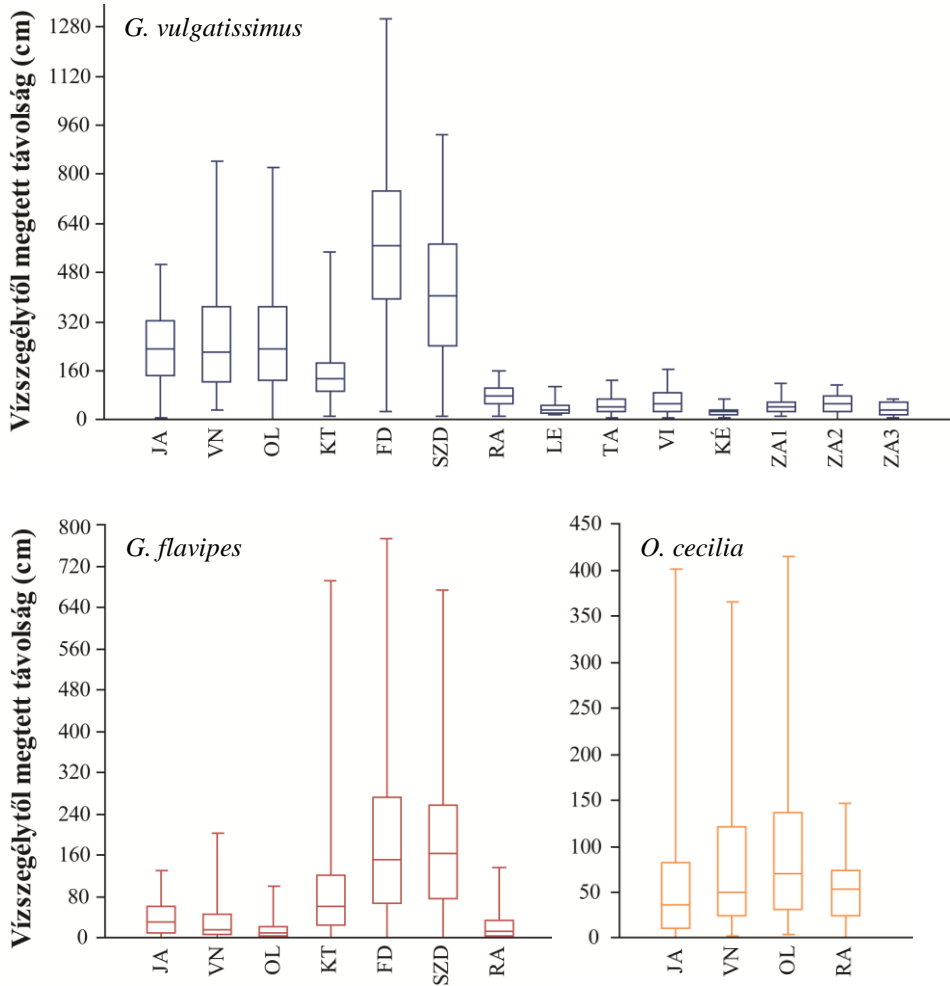
A *G. flavipes* lárvái által megtett távolságok (8. ábra és Függelék 5–6. táblázat) a Duna szakaszain adódtak a legnagyobbaknak, ennél kisebbek voltak a Tisza szakaszain és a Rábán, a legkisebbek pedig Szamoson voltak. Ezek a távolságok szignifikánsan különböztek (Kruskal–Wallis teszt: $H = 770,1$, $p < 0,001$). A páronkénti összehasonlításban a post hoc tesztek többségükben szintén szignifikáns különbségeket mutattak ($p < 0,05$). Csak az alábbi esetekben nem volt szignifikáns eltérés a lárvák által megtett út hosszában: Duna vs. Szentendrei-Duna, Felső-Tisza (Jánd) vs. Felső-Tisza (Vásárosnamény), Rába vs. Felső-Tisza (Vásárosnamény), Rába vs. Szamos.

Az *O. cecilia* lárvái által megtett távolságok (8. ábra és Függelék 5–6. táblázat) a Szamoson voltak a legnagyobbak, ezt követte a Felső-Tisza vásárosnaményi szakasza és a Rába, a legkisebb távolságokat pedig a Felső-Tisza jándi szakaszán mértük. A távolságok szignifikánsan különböztek (Kruskal–Wallis teszt: $H = 10,05$, $p = 0,0182$). A páronkénti összehasonlításban a post hoc tesztek az esetek felében mutattak szignifikáns ($p < 0,05$) eltéréseket: Felső-Tisza (Jánd) vs. Felső-Tisza (Vásárosnamény), Felső-Tisza (Jánd) vs. Szamos és Rába vs. Szamos.

Az egyes fajok lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolságok nemcsak vízfolyások között, hanem egy folyószakaszon belül a 20 méteres partszakaszok között is sok esetben szignifikánsan különböztek (9. táblázat és Függelék 7. táblázat).



Eredmények



8. ábra. Az egyes fajok lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolságok a különböző vízfolyásokon (JA = Felső-Tisza Jándnál, VN = Felső-Tisza Vásárosnaménynál, OL = Szamos Olcsvánál, KT = Közép-Tisza Tiszacsege és Tiszafüred között, FD = Duna Tótfalu és Horány között, SZD = Szentendrei-Duna Tahi és Leányfalu között, RA = Rába Árpásnál, LE = Lesence Szigligetnél, TA = Tapolca Hegymagasnál, VI = Világos-patak Nemesvitánál, KÉ = Viszlói-patak Szigligetnél, ZA1 = Zala Zalalövönél, ZA2 = Zala Zalaszentgyörgynél, ZA3 = Zala Zalabérnél).



Eredmények

9. táblázat. A folyami szitakötők (*G.v.* = *G. vulgatissimus*, *O.c.* = *O. cecilia*, *O.f.* = *O. forcipatus*, *G.f.* = *G. flavipes*) lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolságok összehasonlítása (Kruskal–Wallis teszt H-értékei) az egyes folyószakaszok 20 méteres partszakaszain (* = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$; JA = Felső-Tisza Jándnál, VN = Felső-Tisza Vásárosnaménynál, OL = Szamos Olesvánál, KT = Közép-Tisza Tiszacsege és Tiszafüred között, FD = Duna Tótfalu és Horány között, SZD = Szentendrei-Duna Tahi és Leányfalu között). A megtett távolságok átlagértékei a Függelék 7. táblázatban találhatóak.

| Faj | Folyószakasz | | | | | |
|-------------|--------------|--------|----------|----------|----------|----------|
| | JA | VN | OL | KT | FD | SZD |
| <i>G.v.</i> | 0,325 | 4,032 | 0,206 | 21,44*** | 25,72*** | 25,98*** |
| <i>O.c.</i> | 4,903 | 6,005* | 4,334 | – | – | – |
| <i>O.f.</i> | 2,587 | – | – | – | – | – |
| <i>G.f.</i> | 10,27** | 2,256 | 19,82*** | 59,33*** | 73,87*** | 139,3*** |

A lárvák által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett napi átlagos távolságok és a víz hőmérséklet között (10. táblázat) a *G. vulgatissimus* esetében pozitív és negatív összefüggéseket egyaránt kaptunk, de ezek közül csak egy helyen, a Felső-Tisza vásárosnaményi szakaszán volt szignifikánsan negatív a kapcsolat. A *G. flavipes* esetében ez az összefüggés mindig pozitív volt, de csak három helyen bizonyult szignifikánsnak. A másik két fajnál nem kaptunk szignifikáns eredményeket.

A lárvák által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett napi átlagos távolságok és a víz állás között (10. táblázat) a *G. vulgatissimus* esetében mindig negatív kapcsolatot kaptunk, és csak a Szamoson nem volt szignifikáns az eredmény. Egy nagyon gyenge pozitív korreláció kivételével a *G. flavipes* esetében is mindig negatív volt ez az összefüggés, de csak a Dunán és a Szentendrei-Dunán bizonyult szignifikánsnak. A másik két fajnál ebben az esetben sem kaptunk szignifikáns eredményeket.

A fenti esetek közül a víz hőmérséklet és a víz állás között a *G. vulgatissimus* kirepülési időszakában csak egy helyen, a Felső-Tisza vásárosnaményi szakaszán volt szignifikáns pozitív összefüggés. A *G. flavipes* kirepülési időszakában a két változó között minden esetben negatív volt a korreláció, de csak a dunai szakaszokon bizonyult erősen szignifikánsnak.

A lárvák által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett napi átlagos távolságok és a kirepülés kezdete óta eltelt napok száma között



Eredmények

(10. táblázat) a *G. vulgatissimus* esetében egy nagyon gyenge pozitív korreláció kivételével mindig negatív volt a kapcsolat, és ez három esetben szignifikánsnak is bizonyult. A *G. flavipes* esetében nagyon gyenge negatív és pozitív korrelációkat kaptunk, de egy esetben az összefüggés erősen szignifikánsan pozitív volt. A másik két fajnál ebben az esetben sem kaptunk szignifikáns eredményeket.

10. táblázat. A folyami szitakötők (*G.v.* = *G. vulgatissimus*, *O.c.* = *O. cecilia*, *O.f.* = *O. forcipatus*, *G.f.* = *G. flavipes*) lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett napi átlagos távolságok és a vízhőmérséklet, vízállás és a kirepülés kezdetétől eltelt napok száma közötti, valamint a vízhőmérséklet és a vízállás közötti összefüggések (Spearman rangkorreláció rs-értékei; * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, *** = $p < 0,001$; n = mintaszám).

| Folyó- szakasz/faj | Távolság – vízhőm. | Távolság – vízállás | Vízhőm. – vízállás | Távolság – eltelt napok | n |
|-------------------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|----------------------------|----|
| Felső-Tisza (Jánd) | | | | | |
| <i>G.v.</i> | 0,2034 | -0,4407* | -0,1955 | 0,0350 | 22 |
| <i>O.c.</i> | -0,1220 | -0,1357 | -0,3390 | -0,4536 | 15 |
| <i>O.f.</i> | 0,3460 | 0,1004 | 0,1597 | 0,5188 | 9 |
| <i>G.f.</i> | 0,5964* | 0,1376 | -0,3320 | 0,8171*** | 13 |
| Felső-Tisza (Vásárosnamény) | | | | | |
| <i>G.v.</i> | -0,7298*** | -0,7316*** | 0,5860** | -0,6983*** | 19 |
| <i>O.c.</i> | 0,0714 | -0,3686 | -0,8651*** | 0,0919 | 18 |
| <i>G.f.</i> | 0,1781 | -0,1373 | -0,0393 | 0,0450 | 25 |
| Szamos (Olcsva) | | | | | |
| <i>G.v.</i> | -0,3750 | -0,3238 | -0,0766 | -0,4500* | 22 |
| <i>O.c.</i> | -0,0105 | -0,2125 | -0,9292*** | -0,1561 | 19 |
| <i>G.f.</i> | 0,1423 | -0,2988 | -0,1423 | -0,0015 | 25 |
| Duna (Tótfalu – Horány) | | | | | |
| <i>G.v.</i> | -0,1642 | -0,6055*** | 0,1223 | -0,4493* | 29 |
| <i>G.f.</i> | 0,5441*** | -0,6891*** | -0,7556*** | -0,1690 | 71 |
| Szentendrei-Duna (Tahi – Leányfalu) | | | | | |
| <i>G.v.</i> | 0,0142 | -0,4669* | -0,0460 | -0,2592 | 25 |
| <i>G.f.</i> | 0,6751*** | -0,6836*** | -0,7553*** | -0,1241 | 66 |



Eredmények

A lárvák által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolságok és a part meredeksége között szignifikáns negatív összefüggés volt a *G. vulgatissimus* (Pearson korreláció: $r = -0,6404$, $p = 0,0013$, $n = 23$) és a *G. flavipes* (Pearson korreláció: $r = -0,7853$, $p < 0,001$, $n = 23$) esetében. Az előbbi fajnál a kapcsolat még erősebb volt, ha a kisvízfolyásokat is bevontuk az elemzésbe (Pearson korreláció: $r = -0,7145$, $p < 0,001$, $n = 27$). Az *O. cecilia* esetében viszont nem kaptunk ilyen összefüggést ($n = 10$).

A Tisza, a Szamos és a Duna vizsgált szakaszain a hosszútávú adatsorok alapján a *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* kirepülése idején a duzzasztott Közép-Tisza-szakasz kivételével minden helyen jelentős lehet a napi vízszintemelkedés (Függelék 7. ábra). A két faj kirepülési időszakában jellemző átlagos napi vízszintemelkedés egyik folyószakaszon sem különbözött szignifikánsan. A németországi Oderán a napi vízszintemelkedés jóval kisebb mértékűnek bizonyult, mint a Felső-Tiszán, a Szamoson és a Dunán. A két *Gomphus*-faj kirepülési időszakában jelentkező átlagos napi vízszintemelkedésben az Oderán sem volt kimutatható szignifikáns különbség.

4.4.3. A kirepülési aljzatválasztás

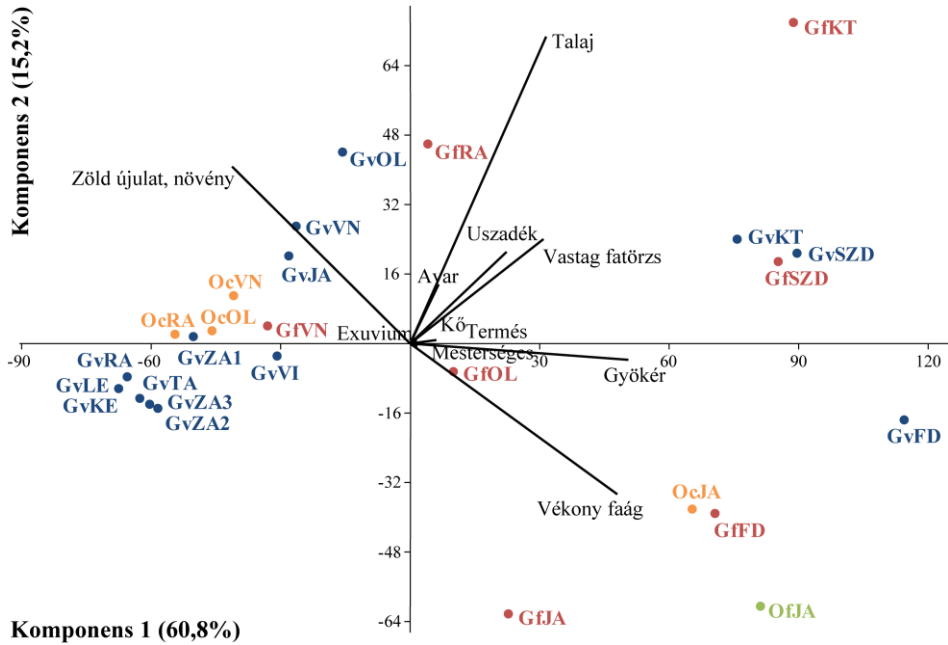
A PCA eredményei (9. ábra) alapján a folyami szitakötők lárváinak kirepülési aljzatválasztásában mind fajok között, mind fajon belül nagy változatosság mutatkozott (Függelék 8–10. ábra). A választott aljzattípusok arányában az ugyanazon a helyen kirepülő fajok között egyes esetekben jelentős eltérések adódtak (pl. a Felső-Tisza jándi szakasza, Szamos, Rába), míg máskor egy adott folyószakaszon a különböző fajok aljzatválasztása jó egyezést mutatott (pl. Felső-Tisza vásárosnaményi szakasza, Közép-Tisza, dunai szakaszok). Hasonlóan, ugyanaz a faj a különböző helyeken bizonyos esetekben teljesen eltérő arányban választotta az egyes aljzattípusokat, máskor pedig ebben nagy volt a hasonlóság a folyószakaszok között (pl. az *O. cecilia* aljzatválasztása hasonló volt a Felső-Tisza vásárosnaményi szakaszán, a Szamoson és a Rábán, de ezektől teljesen eltért a Felső-Tisza jándi szakaszán).

A kétutas ANOVA alapján a folyami szitakötők átlagos egyedszáma különbözött a folyószakaszok között, bár ez a különbség egyedül a *G. flavipes* esetében volt szignifikáns, míg a másik két fajnál csak marginálisan szignifikánsnak bizonyult. A kirepüléshez választott aljzatok között az egyedszámok szignifikánsan különböztek mindhárom



Eredmények

faj esetében. A hely \times aljzat interakciója viszont csak a két *Gomphus*-fajnál volt szignifikáns (11. táblázat).



9. ábra. A folyami szitakötők lárváinak aljzaválasztása alapján kapott ordináció főkomponens-analízissel [Gv = *G. vulgatissimus*, Oc = *O. cecilia*, Of = *O. forcipatus*, Gf = *G. flavipes*; JA = Felső-Tisza (Jánd), VN = Felső-Tisza (Vásárosnamény), OL = Szamos, KT = Közép-Tisza, FD = Duna, SZD = Szentendrei-Duna, RA = Rába, KE = Viszlói(Kétöles)-patak, LE = Lesence, TA = Tapolca, VI = Világos-patak, ZA1 = Zala (Zalalövő), ZA2 = Zala (Zalaszentgyörgy), ZA3 = Zala (Zalabér)].

11. táblázat. A folyami szitakötők (*G.v.* = *G. vulgatissimus*, *O.c.* = *O. cecilia*, *G.f.* = *G. flavipes*) átlagos egyedszámainak összehasonlítása folyószakaszok és kirepülési aljzattípusok között, valamint ezek interakciója (kétutas ANOVA).

| Faj | Hely | | | Aljzat | | | Hely \times Aljzat | | |
|-------------|-------|----|---------|--------|----|---------|----------------------|----|---------|
| | F | df | p | F | df | p | F | df | p |
| <i>G.v.</i> | 2,18 | 5 | 0,0583 | 13,61 | 10 | < 0,001 | 1,81 | 50 | 0,0029 |
| <i>O.c.</i> | 2,80 | 2 | 0,0708 | 6,90 | 7 | < 0,001 | 1,39 | 14 | 0,1940 |
| <i>G.f.</i> | 42,49 | 5 | < 0,001 | 35,51 | 10 | < 0,001 | 2,99 | 50 | < 0,001 |



4.5. A folyami szitakötők kirepüléskori mortalitása

4.5.1. A teljes kirepüléskori mortalitás

A Tiszacsege és Tiszafüred közötti Közép-Tisza-szakaszon a *G. vulgatissimus* esetében a 122 kirepült egyedből 4 állat pusztult el, így a kirepüléskori mortalitási arány meglehetősen csekély, mindössze 3,28% volt (12. táblázat). Ezzel szemben az ezen a folyószakaszon kirepült 3177 *G. flavipes* egyedből összesen 357 esetében volt sikertelen a kirepülés, ami igen jelentős, 11,24%-os halálozási aránynak felelt meg. A Duna főágán és mellékágán a 294 kirepült *G. vulgatissimus* egyedből 10 állat pusztult el, így a teljes kirepüléskori mortalitási arány csupán 3,4% volt. A Szentendrei-Dunán több elpusztult egyedet találtunk (6 egyed), mint a főágon (4 egyed). Mivel a két folyóág mentén azonos számú egyedet gyűjtöttünk, ez a különbség a halálozási arányban is megmutatkozott, mind az adott folyóágon kirepült egyedek számára vonatkoztatva (Szentendrei-Duna: 4,08%, főág: 2,72%), mind pedig a mindkét ágon összesen kirepült egyedek számára vonatkoztatva (Szentendrei-Duna: 2,04%, főág: 1,36%). A *G. flavipes* esetében a 2356 egyedből a kirepülés során összesen 150 állat pusztult el, ennek megfelelően a teljes kirepüléskori mortalitás nagyobb, 6,37%-os volt. Bár a két folyóág mentén közel azonos számú egyed pusztult el (főág: 74 egyed; Szentendrei-Duna: 76 egyed; a mindkét ágon kirepült összes egyed 3,14 és 3,23%-a), ennél a fajnál is nagyobb volt a mortalitás a Szentendrei-Dunán (az itt kirepült egyedek 7,71%-a), mint a főágon (az itt kirepült egyedek 5,04%).

A *G. vulgatissimus* kirepüléskori mortalitása a Közép-Tiszán és a Dunán hasonló mértékű volt. Ezzel szemben a *G. flavipes* Közép-Tiszán tapasztalt halálozási aránya jócskán felülmúlta azt, amit a Dunán találtunk (12. táblázat).

A Közép-Tiszán a kirepülési időszak során a halálozási arány a különböző gyűjtési időpontokban a *G. vulgatissimus* esetében 0 és 100% (ez utóbbi értéket a kirepülés első napján kaptuk, amikor az egyetlen egyed, amit találtunk, a lárvabőrben elpusztult), a *G. flavipes* esetében pedig 0 és 22% között változott. A Duna főágán és mellékágán a halálozás napról napra az előbbi fajnál 0 és 20%, míg az utóbbinál 0 és 50% között alakult.



Eredmények

12. táblázat. A *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* kirepülése során elpusztult egyedek száma (N) és százalékos aránya (%) a Közép-Tiszán és a Dunán.

| Mortalitási típusok/okok | Közép-Tisza | | | | Duna | | | |
|--------------------------------------|-------------------------|-------------|--------------------|--------------|-------------------------|-------------|--------------------|-------------|
| | <i>G. vulgatissimus</i> | | <i>G. flavipes</i> | | <i>G. vulgatissimus</i> | | <i>G. flavipes</i> | |
| | N | % | N | % | N | % | N | % |
| <i>Tökéletlen vedlés</i> | | | | | | | | |
| Fizikai: hullámverés | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 7 | 0,30 |
| Fizikai: egyéb | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0,04 |
| Ismeretlen | 3 | 2,46 | 7 | 0,22 | 2 | 0,68 | 9 | 0,38 |
| Összes | 3 | 2,46 | 7 | 0,22 | 2 | 0,68 | 17 | 0,72 |
| <i>Szárnyak tökéletlen kibontása</i> | | | | | | | | |
| Fizikai: hullámverés | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 44 | 1,87 |
| Fizikai: egyéb | 0 | 0 | 2 | 0,06 | 4 | 1,36 | 7 | 0,30 |
| Összes | 0 | 0 | 2 | 0,06 | 4 | 1,36 | 51 | 2,16 |
| <i>Predáció</i> | | | | | | | | |
| Énekesmadár | 0 | 0 | 339 | 10,67 | 3 | 1,02 | 57 | 2,42 |
| Tökés réce | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,08 |
| Madár összes | 0 | 0 | 339 | 10,67 | 3 | 1,02 | 59 | 2,50 |
| Hangya | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 15 | 0,64 |
| Darázs | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0,13 |
| Pók | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0,04 |
| Ízeltlábú összes | 0 | 0 | 0 | 0,00 | 0 | 0 | 19 | 0,81 |
| Ismeretlen | 1 | 0,82 | 9 | 0,28 | 1 | 0,34 | 3 | 0,13 |
| Predáció összes | 1 | 0,82 | 348 | 10,96 | 4 | 1,36 | 81 | 3,44 |
| <i>Ismeretlen mortalitás</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0,04 |
| Összes mortalitás | 4 | 3,28 | 357 | 11,24 | 10 | 3,40 | 150 | 6,37 |
| Összes kirepült egyed | 122 | | 3177 | | 294 | | 2356 | |

A halálozási arány mintavételi szakaszonként (20 méteres partszakaszonként) is különbözött (13. táblázat). A Közép-Tiszán a *G. vulgatissimus* esetében a KT1–KT4 szakaszokon a teljes kirepült populáció 0,82-0,82%-a pusztult el, míg a KT5 és KT6 szakaszokon nem tapasztaltunk mortalitást. Az adott partszakaszon kirepült szitakötők számához viszonyítva a legtöbb elpusztult állat a KT4 szakaszon került elő, az itt kirepült egyedek igen jelentős hányada (11,11%) nem érte meg



Eredmények

a szűzrepülést. A *G. flavipes* esetében a teljes kirepült populációhoz képest a legnagyobb mortalitási arány a KT4 szakaszon mutatkozott (3,81%), ahol az elpusztult állatoknak csaknem az 1/3-át találtuk. Az adott partszakaszon kirepült egyedek számához viszonyítva viszont a KT6 szakaszon nagyobb mortalitás adódott (17,59%). Mind az összegyedszámhoz mind pedig az adott szakaszon kirepült egyedek számához képest a *G. flavipes* esetében a legcsekélyebb mértékű mortalitást a KT1 szakaszon kaptuk (0,98 és 5,34%).

13. táblázat. Az egyes mintavételi szakaszokon megfigyelt mortalitások száma (N) és aránya (Szakasz: az adott szakaszon kirepült egyedek számához viszonyítva; Összes: a kirepült összegyedszámhoz viszonyítva) a Közép-Tiszán (KT1–KT6) és a Dunán (FD1–FD3 és SZD1–SZD3).

| Minta- vételi hely | <i>G. vulgatissimus</i> | | | <i>G. flavipes</i> | | |
|--------------------------|-------------------------|----------------|---------------|--------------------|----------------|---------------|
| | N | Szakasz (%) | Összes (%) | N | Szakasz (%) | Összes (%) |
| KT1 | 1 | 3,57 | 0,82 | 31 | 5,34 | 0,98 |
| KT2 | 1 | 2,00 | 0,82 | 46 | 11,39 | 1,45 |
| KT3 | 1 | 7,69 | 0,82 | 80 | 13,75 | 2,52 |
| KT4 | 1 | 11,11 | 0,82 | 121 | 16,46 | 3,81 |
| KT5 | 0 | 0,00 | 0,00 | 41 | 6,21 | 1,29 |
| KT6 | 0 | 0,00 | 0,00 | 38 | 17,59 | 1,20 |
| FD1 | 2 | 2,9 | 0,68 | 10 | 4,46 | 0,42 |
| FD2 | 1 | 2,04 | 0,34 | 40 | 5,67 | 1,7 |
| FD3 | 1 | 3,45 | 0,34 | 24 | 5,44 | 1,02 |
| SZD1 | 2 | 9,09 | 0,68 | 27 | 20,61 | 1,15 |
| SZD2 | 3 | 3 | 1,02 | 29 | 5,41 | 1,23 |
| SZD3 | 1 | 4 | 0,34 | 20 | 6,27 | 0,85 |

A Duna főágán és mellékágán annak ellenére, hogy a teljes kirepült populációhoz képest a *G. vulgatissimus* legtöbb egyede az SZD2 szakaszon pusztult el (1,02%, vagyis közel 1/3-a az elpusztult állatoknak), az ezen a szakaszon kirepült egyedeknek ez csupán 3%-át jelentette (13. táblázat). Az adott szakaszon kirepült egyedek számához viszonyítva a legnagyobb halálozási arány az SZD1 szakaszon (9,09%), míg a legkisebb az FD2 szakaszon (2,04%) mutatkozott. A *G. flavipes* esetében a teljes kirepült populációhoz viszonyítva a legtöbb egyed az



Eredmények

FD2 szakaszon pusztult el (1,7%, azaz közel 1/4-e az elpusztult állatoknak), az adott szakaszon kirepült egyedek számához viszonyítva azonban nem itt volt a legnagyobb mortalitás. Az egyes szakaszokon kirepült egyedek számát tekintve a legjelentősebb halálozás az SZD1 szakaszon (20,61%), a legcsekélyebb pedig az FD1 szakaszon (4,46%) mutatkozott.

4.5.2. A kirepüléskori mortalitás sűrűségfüggése

A Közép-Tiszán a *G. vulgatissimus* esetében a gyűjtésenként kirepült egyedek száma és a gyűjtésenként elpusztult egyedek száma, illetve aránya között nem volt kimutatható összefüggés ($n = 18$). A *G. flavipes* fajnál mindkét esetben szignifikáns kapcsolatot kaptunk, vagyis a kirepült egyedek számával nemcsak az elpusztult egyedek száma, hanem azok aránya is nőtt (Spearman rangkorreláció, egyedszám: $r_s = 0,8415$, $p < 0,001$; arány: $r_s = 0,5197$, $p = 0,0110$, $n = 23$). A Dunán a *G. vulgatissimus* esetében a naponta kirepült és elpusztult egyedek száma között gyenge szignifikáns korreláció mutatkozott ($r_s = 0,3513$, $p = 0,0330$, $n = 37$), a naponta kirepült egyedek száma és a naponta elpusztult egyedek aránya között viszont nem volt összefüggés. A *G. flavipes* fajnál a Dunán is mindkét esetben szignifikáns kapcsolatot találtunk, bár a kirepült egyedek száma és az elpusztult egyedek aránya közötti összefüggésre a korrelációs koefficiens értéke kicsinek bizonyult (egyedszám: $r_s = 0,5905$, $p < 0,001$; arány: $r_s = 0,2246$, $p = 0,0481$, $n = 78$).

4.5.3. A mortalitási típusok

A Közép-Tiszán a *G. vulgatissimus* teljes kirepüléskori mortalitásából a halálozási típusok közül a tökéletlen vedlés részesedése volt a legnagyobb 75%-kal, ami az összes kirepült egyed 2,46%-ának felelt meg (12. táblázat). A predáció aránya negyedakkora, 25% volt, így a teljes populációból mindössze 0,82%-os veszteséget jelentett. Tökéletlen szárnybontásból adódó mortalitásra a *G. vulgatissimus* esetében a Közép-Tiszán nem volt példa. A *G. flavipes* teljes kirepüléskori mortalitásában ezzel szemben a predáció részesedése volt a legnagyobb 97%-kal, ami összes kirepült egyed 10,96%-át jelentette. A predáció arányához viszonyítva a tökéletlen vedlés és tökéletlen szárnybontás típusok részesedése elhanyagolhatóan csekélynek bizonyult (2 és 1% az előbbi sorrendben), és csupán a teljes kirepült populáció



Eredmények

0,22, illetve 0,06%-ának a pusztulásához vezettek. A Dunán a *G. vulgatissimus* esetében a mortalitási típusok közül a predáció és a szárnyak tökéletlen kibontása a teljes mortalitásból azonos arányban, 40–40%-ban részesült, ami az összes kirepült egyed 1,36–1,36%-ának felelt meg (12. táblázat). A tökéletlen vedlés aránya feleakkorának, 20%-nak bizonyult, így a teljes populációra vonatkoztatva is kisebb mértékű veszteséget (0,68%) jelentett. A *G. flavipes* kirepüléskori mortalitásában ezzel szemben a predáció részesedése volt a legnagyobb 54%-kal, ennek a típusnak az aránya meghaladta a másik kettőét együttvéve, a kirepült egyedeknek pedig mintegy 3,44%-át érintette. A tökéletlen vedlés aránya viszonylag csekély, 11,33%-os volt, ami – akárcsak a *G. vulgatissimus* esetében – a teljes populációnak csak kis hányadát tette ki (0,72%). A tökéletlen szárnybontás aránya a *G. flavipes* esetében ugyancsak kisebbnek, 34%-nak bizonyult, ami viszont az összes kirepült egyedre vonatkoztatva számottevően nagyobb veszteségnek (2,16%) felelt meg, mint a másik fajnál.

4.5.4. A mortalitásért felelős tényezők

Hullámverés – A fizikai tényezők közül a vízi járművek keltette hullámok a Közép-Tiszán egyetlen állat pusztulásához sem járultak hozzá. Mesterséges hullámverés okozta mortalitásra a *G. vulgatissimus* esetében a Dunán sem volt példa. Ezzel szemben a *G. flavipes* teljes dunai kirepüléskori mortalitásának 34%-a mesterséges hullámverésnek volt tulajdonítható, ami az összes kirepült egyedre vonatkoztatva 2,16%-os veszteséget jelentett (12. táblázat). A hullámverés kisebb részben (5%) a vedlés ideje alatt, nagyobb részben (29%) pedig a szárnyak kibontása és száradása közben okozott – akár közvetve, akár közvetlenül – mortalitást.

Egyéb fizikai tényezők – A Közép-Tiszán egyéb fizikai tényezők által okozott haláleseteket csak a *G. flavipes* esetében figyeltünk meg, és ezek száma igen csekély volt (a teljes mortalitás 0,56%-a), azaz a teljes kirepülő populációnak csak 0,06%-át érintette (12. táblázat). A Dunán a *G. vulgatissimus* teljes kirepüléskori mortalitásának 40%-a, míg a *G. flavipes* esetében 5,33%-a volt a mesterséges hullámveréstől független, egyéb fizikai tényezőknek tulajdonítható. Az összes kirepült egyedre vonatkoztatva ezek sorrendben 1,36%-os és 0,34%-os halálozási arányt jelentettek.

Predáció: énekesmadarak – A kirepüléskori predáció legnagyobb hányada minden esetben énekesmadarakhoz volt köthető. Ez a *G.*



Eredmények

vulgatissimus esetében a Dunán 75%-a volt a teljes predációnak (a Közép-Tiszán nem volt ilyen haláleset). A *G. flavipes* esetében a Közép-Tiszán a teljes predáció 97,41%-át, a Dunán 70,37%-át jelentette. Az összes kirepült egyed számához viszonyítva a dunai *G. vulgatissimus* populáció 1,02%-a esett énekesmadarak zsákmányául, míg a *G. flavipes* esetében az énekesmadarak általi predáció a Közép-Tiszán a kirepülő egyedek 10,67%-át, a Dunán 2,42%-át érintette (12. táblázat). Megfigyeléseink szerint a vizsgált mintavételi helyeken elsősorban a feketeterítő (*Turdus merula*) és a barázdabillegető (*Motacilla alba*) zsákmányolt éppen vedlő vagy frissen kirepült szitakötőket. A *G. flavipes* esetében figyelemre méltó, hogy a Közép-Tiszán a nyitottabb élőhelyeken volt a legalacsonyabb a mortalitás (5,34% és 6,21%, szemben a többi szakaszon tapasztalt 11,39–17,59%-os halálozási aránnyal az adott szakaszon kirepült egyedek számához viszonyítva). A Dunán egy szakaszon (SZD1) tapasztaltunk a többitől markánsan eltérő halálozási arány (az adott szakaszon kirepült egyedek 13,74%-a, szemben a többi szakaszon tapasztalt 1,13–2,82%-os mortalitással).

Predáció: tőkés récék – Egyedül a *G. flavipes* esetében, csak a Dunán és mindössze két alkalommal figyeltünk meg tőkés réce (*Anas platyrhynchos*) által okozott predációt, ami így a teljes predációból 2,5%-kal részesült, és a kirepült egyedekre vonatkoztatva csupán 0,08%-os veszteséget jelentett (12. táblázat). A zsákmány mindkét esetben áradás idején, vízben álló faágon vedlő, közel röpképes imágó volt.

Predáció: hangyák – A *G. vulgatissimus* egyedeinél hangyáknak tulajdonítható mortalitást nem figyeltünk meg. A *G. flavipes* esetében a Dunán elsősorban a tölgyfahangyák (*Liometopum microcephalum*) számottevő veszteségért (a predáció 18,52%-a) feleltek, bár a teljes populációnak ez is csupán a 0,64%-át jelentette (12. táblázat). Ráadásul a hangyák általi mortalitás gyakorlatilag egyetlen helyre korlátozódott: az FD2 szakaszon az ott kirepült egyedek 1,99%-a esett hangyatámadás áldozatául (az összes többi szakaszon mindössze egy esetben figyeltünk meg hangyákhoz köthető halálozást).

Predáció: darazsak – Darazsak (*Vespidae*) által okozott mortalitást csak a Dunán és mindössze három alkalommal figyeltünk meg. Az áldozat minden esetben a *G. flavipes* frissen vedlett imágója, míg a támadó egy (vagy több – a terepen faji szinten nem pontosan azonosított) kisebb termetű darazsfaj képviselője volt. Így a *G. flavipes* esetében a predációból a darazsak 3,70%-ban részesültek, a teljes kirepült



Eredmények

populációra vonatkoztatva pedig csupán 0,13%-os mortalitásért feleltek (12. táblázat).

Predáció: pókok – Vizsgálataink során egyetlen eset (a predáció 1,23%-a, ami a teljes populáció 0,04%-a, lásd 12. táblázat) volt köthető pókokhoz: a *G. flavipes* egy frissen kirepült, elpusztult imágóját egy *Larinioides* keresztespókfaj hálójába gabalyodva találtuk a Szentendrei-Duna partján.



5. Diszkusszió

5.1. A folyamiszitakötő-együttesek összetétele

Munkánk során új adatokkal bővítettük ismereteinket a folyami szitakötők hazai elterjedéséről és mennyiségi viszonyairól.

Különösen értékesek azok az eredmények, amelyek a négy faj együttes előfordulását bizonyítják. Erre hazánkban kevés példa van, ezért az ilyen élőhelyek megóvása kiemelten fontos (DÉVAI et al. 2010; JAKAB és DÉVAI 2008). A négy folyami szitakötő együttes előfordulása eddig a Hernád, a Dráva, a Maros, a Rába, a Sajó, a Szamos és a Tisza bizonyos szakaszairól volt ismert (JAKAB és DÉVAI 2008). Saját eredményeink szerint ide sorolhatók a Duna és a Szentendrei-Duna vizsgált szakaszai is. A Duna vizsgált szakaszáról az eddig publikált adatok csupán a két *Gomphus*-faj előfordulását jelezték, míg a Szentendrei-Dunából egyik faj sem volt ismert (JAKAB és DÉVAI 2008). Az viszont kérdéses, hogy az *O. forcipatus* és az *O. cecilia* esetében csak az Ipolyból lesodródott egyedekről van-e szó, mint ahogy az az *O. cecilia* egyetlen korábbi dunai előfordulásából (AMBRUS et al. 1998) feltételezhető. Az egyedek száma és előfordulása alapján legalább az *O. cecilia* esetében valószínű, hogy kisméretű, de életképes populációja él ezeken a folyószakaszokon. A Tisza vonatkozásában a négy faj együttes előfordulása Dombrádig bizonyított (DÉVAI et al. 2010), ezt saját eredményeink is alátámasztják. A Szamoson a négy faj együttes előfordulását eddig Tunyogmatolcsig jelezték (JAKAB és DÉVAI 2008). Eredményeink az együttes előfordulás határát kibővítették, mivel az *O. forcipatus* is előkerült az olcsvai szakaszon. A kis egyedszám ugyanakkor azt is jelentheti, hogy ezek csak lesodródott példányok voltak, hasonlóan a Tiszában Tuzsérnál talált egyedekhez (DÉVAI et al. 2010).

Habár a folyami szitakötőkre vonatkozó hazai előfordulási adatok elsősorban a fajok jelenlétére/hiányára koncentrálnak, a rendelkezésre álló adatok alapján kijelenthető, hogy a négy faj populációmérete, eltérő ökológiai igényeikből adódóan, különböző az egyes vízfolyásokban (JAKAB és DÉVAI 2008). A *G. flavipes* nagyobb vízfolyások mentén a legtömegesebb (Duna, Dráva, Körös, Mosoni-Duna, Rába, Tisza). A *G. vulgatissimus* ugyanezekben az élőhelyeken rendszerint számottevően kisebb denzitással fordul elő, ugyanakkor – saját eredményeink tanúsága szerint is – kisvízfolyásokban igen jelentős számban lehet jelen. Az *O. cecilia* meglehetősen kevés helyen fordul elő nagyobb számban, ezek



között kis- és nagyvízfolyások is szerepelnek (Dráva, Gyöngyös-patak Kőszegnél, Rába, Tisza felső szakasza). Az *O. forcipatus* legfontosabb hazai élőhelyei a Tisza felső szakasza és a Kerka, de számos más vízfolyásban is megtalálható.

A tiszai folyószakaszok között a folyamiszitakötő-együttesek fajösszetételében és a fajok mennyiségi viszonyaiban általunk tapasztalt különbségek megfelelnek az eddigi ismereteknek (vö. DÉVAI et al. 2010; JAKAB 2006).

Kiemelendő azonban, hogy az általunk tapasztaltnál hasonló, néhány folyamkilométeren belül történő (a Felső-Tiszának a Szamos torkolata feletti és alatti szakasza közötti) és nagymértékű változásokat eddig még nem dokumentáltak. Mindez jól magyarázható azzal, hogy a Szamos beömlése jelentősen módosítja az élőhelyi feltételeket, amit az is alátámaszt, hogy a Felső-Tiszának a Szamos torkolata alatti szakasza és a Szamos a folyamiszitakötő-együttesek fajkészletében és mennyiségi összetételében nagyon hasonlóknak bizonyult. Emellett eredményeink arra is rámutatnak, hogy a kis térléptékű eltérések nem csak egy másik vízfolyás hatására következhetnek be. A Felső-Tiszán, bár a mi jándi szakaszunk és MÁTYUS (2006) vizsgált szakasza Kisarnál és Tivadarnál igen közel találhatók egymáshoz, az eredmények között számottevő különbségek vannak. Az átlagos egyedszám valamivel nagyobb Jándnál (64,67 vs. 57 egyed/20 m). A Kisar és Tivadar közötti szakaszon az *O. forcipatus* a domináns 49% relatív gyakorisággal, míg Jándnál ebbe a fajba csak az egyedek 14,95%-a tartozik. Értelemszerűen a másik három faj relatív gyakorisága kisebb Kisar és Tivadar között, mint Jándnál. Ez legszembeütőbb a *G. flavipes* esetében (Jánd: 28,87%, Kisar–Tivadar: 12%), de jelentős a másik két fajnál is (*G. vulgatissimus*: 35,05% vs. 26%, *O. cecilia*: 21,13% vs. 13%).

A Rábán, a Zalán és a Balaton-felvidéki kisvízfolyásokon csak esetenkénti felmérések történtek, ezért az egyedszámok nem hasonlíthatók össze a részletesen vizsgált folyókon tapasztalt egyedszámokkal. Ugyanakkor érdekességként megemlíthető, hogy az egyszeri felmérés ellenére a *G. vulgatissimus* 20 méterre vonatkoztatott egyedszáma megközelítette (Tapolca), vagy meghaladta (Világos-patak) a folyókon tapasztalt legnagyobb egyedszámot.

A folyamiszitakötő-együttesek közötti eltérések legvalószínűbb oka az élőhelyek sajátosságaiban meglévő különbség, de nem zárható ki, hogy az időbeli variabilitás is szerepet játszott. A kirepülő populáció mérete évről-évre számottevően változhat (AOKI 1999; JAKAB 2006;



KERN 1999; LUTZ és MCMAHAN 1973; MÜLLER 1995; SCHÜTTE et al. 1998), ezért a nem azonos évben végzett exuviumgyűjtések eredményeit csak fenntartásokkal vethetjük össze. Mindazonáltal valószínű, hogy a különböző évekből és helyekről származó adatok alapján is lehet következtetni a populációk mérete közötti különbségekre. Erre utal, hogy a Közép-Tisza mederduzzasztott szakaszán az exuviumszámok minden vizsgálati évben sokszorosai voltak a Felső-Tiszán és Szamoson találtaknak, így minden bizonnyal 2008-ban is hasonló volt az egyedszámbeli különbség. Úgyszintén igen jelentős egyedszámbeli eltérés mutatkozott a 2008-ban vizsgált felső-tiszai, szamosi és a 2011-ben vizsgált dunai szakaszok között, ami nagy valószínűséggel állandó populációméretbeli különbségre utal.

A mennyiségi viszonyokban az egy adott folyószakaszon belüli eltérések (a minimális és maximális egyedszámok közötti különbségek nagy variabilitása) jól magyarázhatók az élőhelyek heterogenitásával, pl. az üledék szemcseösszetételében, a detritusz mennyiségében, a víz áramlási sebességben és a mederalakulatban fennálló különbségekkel (BURCHER és SMOCK 2002; FERRERAS-ROMERO és GARCÍA-ROJAS 1995; GIBBS et al. 2004; HUGGINS és DUBOIS 1982; LEIPELT és SUHLING 2001; MARTIN 2010; MÜLLER 1995; SCHRIDDE és SUHLING 1994; SUHLING 1994, 1996, 1999). A természetes abiotikus tényezők mellett jelentős lehet az antropogén eredetű tényezők, például a kövezés hatása is (MARTIN 2010).

Vizsgálatainkban először bizonyítottuk, hogy a *G. flavipes* mennyiségi viszonyainak alakulásában meghatározó kedvezőtlen tényező a kövezés jelenléte, bár korábbi megfigyelések már utaltak erre (DÉVAI et al. 2010). Ugyanakkor eltérő igényeik miatt az élőhelyen jellemző abiotikus tényezők, így a kövezés is a fajokat különbözőképpen érinthetik (FERRERAS-ROMERO és GARCÍA-ROJAS 1995; GIBBS et al. 2004; HUGGINS és DUBOIS 1982; LEIPELT és SUHLING 2001; MARTIN 2010; SCHRIDDE és SUHLING 1994). Ezt saját vizsgálataink is jól mutatják, hiszen a másik három faj szempontjából a mesterséges kőszórásos partszakaszok nem tekinthetők kevésbé kedvezőnek, sőt, a *G. vulgatissimus* több esetben ezeken a helyeken fordult elő a legnagyobb egyedszámban. Ugyanakkor egy, az Egyesült Államokban végzett vizsgálat szerint a folyami szitakötők denzitását a part menti kövezés jelenléte nem, viszont a kövezett sáv szélessége és a kövek mérete – fajonként eltérően – befolyásolta (MARTIN 2010). Arra vonatkozóan is megoszlanak a vélemények, hogy a kövezés negatív hatása hogyan



érvényesül (DÉVAI et al. 2010; MARTIN 2010), hiszen közvetlen és közvetett (pl. hatással lehet a mederalakulatra, a ragadozó halak előfordulására, az imágóvédelem szempontjából lényeges partmenti növényzet kialakulására, továbbá az elsodródás nagyobb esélye miatt a kirepüléskori mortalitásra) szerepe egyaránt lehet. A kövezés és az egyedszám közötti negatív kapcsolat bizonyos fajok esetében egyértelmű. Ugyanakkor a rendelkezésünkre álló kevés adat miatt nem dönthető el, hogy van-e a kövezésnek kedvező hatása, vagy más tényezők miatt volt egyes esetekben nagyobb a kövezéssel szemben amúgy közömbös fajok egyedszáma.

5.2. A folyami szitakötők kirepülése

5.2.1. A folyami szitakötők fenológiája és kirepülési mintázata

Vizsgálataink során újabb (tiszai, szamosi és dunai) adatokkal támasztottuk alá az eddigi, csak tiszai állományok felméréséből származó (JAKAB 2006; MÁTYUS 2006) ismereteket a hazai folyami szitakötők fenológiájára vonatkozóan. Így elmondható, hogy a fajok kirepülési sorrendjének és a kirepülési időszakok elkülönülésének sajátosságai nem csak a Tiszán jellemzőek, hanem nagy valószínűséggel általános érvényűek a Kárpát-medence nagy folyóiban.

A vizsgált fajok kirepülése közötti időbeli elkülönülés feltehetőleg a hasonló ökológiai sajátosságokkal jellemezhető fajok populációinak együttélését hivatott elősegíteni, az interspecifikus kompetíció csökkentése révén (BENKE és BENKE 1975; FERRERAS-ROMERO és GARCÍA-ROJAS 1995; INGRAM 1976). Mivel a fő kirepülési időszak időzítése fajonként különbözik, életciklusuk további fontos eseményei (érés, reprodukció, tojásrakás) is többnyire időben elkülönülten mennek végbe, ami nagymértékben csökkentheti a közelrokon fajok közötti kompetíciót. Ennek látszólag ellentmond, hogy az *O. cecilia* és az *O. forcipatus* kirepülése jelentős átfedést mutatott. Abból kiindulva, hogy a négy faj közül ez a kettő különbözik leginkább testméretben (DIJKSTRA 2006 és saját, nem publikált adatok alapján), elképzelhető, hogy esetükben a táplálékforrások felosztása járul hozzá – az interspecifikus kompetíciót mérsékelve – populációik együttéléséhez, és így nincs szükség időbeli elkülönülésre (CARCHINI és NICOLAI 1984; JOHNSON és CROWLEY 1980). Hasonlóképpen GIBBS és munkatársai (2004) hat *Ophiogomphus*-faj együttélő populációi között csupán csekély mértékű időbeli elkülönülést tapasztaltak, ami jól mutatja, hogy a hasonló fajok



populációinak koegzisztenciája nélkül is lehetséges, például térbeli elkülönülés vagy forrásfelosztás révén (CARCHINI and NICOLAI 1984).

Az egyes fajok kirepülési mintázatával kapcsolatos eredményeink részben alátámasztják az eddigi ismereteket, részben viszont ellentmondanak azoknak. A szakirodalomban (KERN 1999; MÜLLER 1995; VAN SCHAİK és GERAEDS 2009; WESTERMANN et al. 1995) tavaszi típusú fajként számon tartott *G. vulgatissimus* szorosan szinkronizált kirepülése alapján minden vizsgált folyószakaszon tavaszi típusú fajként viselkedett, bár a Közép-Tiszán a kirepülési időszak feltűnően hosszabb (70 nap) volt annál, mint amit a többi helyen találtunk. Ez utóbbi nagy hasonlóságot mutat az ugyanerre a folyószakaszra vonatkozó korábbi eredményekkel (JAKAB 2006), ugyanakkor ilyen hosszú kirepülési időszakra ennél a fajnál mindeddig nem volt példa (KERN 1999; MÜLLER 1995; VAN SCHAİK és GERAEDS 2009; WESTERMANN et al. 1995). A nyári típusú fajok közé sorolt *O. cecilia* (SUHLING és MÜLLER 1996) esetünkben inkább a tavaszi típusú fajok sajátosságait mutatta. Ugyanennek a fajnak a kirepülése az Oderán (MÜLLER 1995) a szinkronizáció mértékében és a kirepülési időszak hosszában is évről-évre nagy változatosságot mutatott (1989–1994: $EM_{50} = 12-20$, $EM_{100} = 20-50$), ami tovább nehezíti ennek a fajnak az egyértelmű besorolását. Az *O. forcipatus* esetünkben ugyancsak tavaszi típusú fajként viselkedett, megerősítve MÁTYUS (2006) eredményeit. Ugyan mindkét vizsgálat a Felső-Tiszán történt, de két eltérő időpontban, így ezek az eredmények azt valószínűsítik, hogy ez a faj valóban tavaszi típusú. A nyári típusú fajok közé sorolt *G. flavipes* (MÜLLER 1995) esetében a vizsgált folyószakaszokon tipikus nyári és tipikus tavaszi típusú kirepülésre, valamint a kettő közötti átmenetre egyaránt volt példa. A korábbi közép-tiszai vizsgálatok eredményei (JAKAB 2006) szerint a *G. flavipes* esetében a szinkronizáció mértéke évről-évre ugyancsak jelentősen változott, míg a kirepülési időszak hossza sokkal inkább hasonlóan alakult (2001–2003: $EM_{50} = 7-28$, $EM_{100} = 69-78$). Ugyanakkor MÜLLER (1995) a *G. flavipes* esetében az Oderán nemcsak a kirepülés szinkronizáltságában, hanem annak hosszában is jelentős évek közötti különbségekről számolt be (1989–1994: $EM_{50} = 12-36$, $EM_{100} = 41-81$).

Saját eredményeink és az irodalmi adatok is azt mutatják, hogy a kétféle típusú kirepülési mintázat nem minden esetben különíthető el egyértelműen, ráadásul ugyanaz a faj bizonyos feltételek mellett tipikus tavaszi típusú, míg más feltételek mellett tipikus nyári típusú fajként is viselkedhet. A kirepülés szinkronizáltságát és hosszát számos lokális



tényező befolyásolhatja. Így például egy tipikus nyári típusú faj (*G. flavipes*) tavaszi típusúként viselkedhet az átlagostól eltérő vízhőmérsékleti viszonyok között (JAKAB 2006). Hasonlóképp lehet kivételes a nyári fajok közé sorolt *G. flavipes*, *O. cecilia* és *O. forcipatus* Felső-Tiszán és Szamoson talált többnyire szorosan szinkronizált és rövid kirepülése (MÁTYUS 2006; saját eredmények), de az sem zárható ki, hogy az adott folyószakaszok hőmérsékleti viszonyai között ez a kirepülési mintázat tekinthető általánosnak. Ezekben a folyószakaszokon ősszel és tavasszal alacsonyabb vízhőmérséklet jellemző, mint a Közép-Tiszán és a Dunán. Ebből adódóan egyrészt rövidebb a lárvák növekedésére alkalmas időszak, ami alatt adott generáción belül a lárvák között kisebb méretbeli különbségek alakulhatnak ki, mint egy hosszabb periódus során. Másrészt az alacsonyabb tavaszi vízhőmérséklet önmagában is szinkronizálhatja a lárvák fejlődését és ezáltal a kirepülést (lásd 2.3. fejezet).

Eddigi ismereteink alapján első alkalommal vizsgáltuk a naponta kirepülő egyedek száma és az aktuális vízhőmérséklet, valamint az aktuális vízállás közötti összefüggést folyami szitakötőknél. A *G. flavipes* és az *O. forcipatus* esetében a vízhőmérséklet és az egyedszámok közötti összefüggés a vártnak megfelelően pozitív volt, hasonlóan ahhoz, amit TROTTIER (1971) talált az *Anax junius* (Aeshnidae) kirepülése során. Ennek ellentmondani látszik, hogy a *G. vulgatissimus* és az *O. cecilia* esetében ez az összefüggés negatív volt. Ez azonban nem a valós képet mutatja, a következők miatt. A két faj kirepülési időszakában a vízhőmérséklet folyamatosan növekedett (Függelék 6. ábra). Emiatt a kirepülés elején, amikor nagyobb volt a szitakötők száma, alacsony volt a hőmérséklet. Ugyanakkor a kirepülés végén, amikor a kirepülő szitakötők száma már lecsökkent, magasabb vízhőmérséklet volt jellemző. Így a negatív korreláció nem valódi kapcsolatot jelez, hanem két, ebben az esetben egymástól független, de egy időben zajló eseményre (a vízhőmérséklet növekedése, a szitakötők számának csökkenése) utal. Más a helyzet a *G. flavipes* esetében, amelynek a kirepülési időszakában a vízhőmérséklet már nem változik tendenciózusan, hanem az aktuális viszonyoknak megfelelően ingadozik (Függelék 6. ábra). Emiatt az ennél a fajnál tapasztalt korreláció már a valós helyzetet tükrözi.

A több folyószakaszon végzett vizsgálataink alapján a vízállás és az egyedszámok között talált összefüggések egyértelműen alátámasztják JAKAB (2006) közép-tiszai megfigyeléseit, miszerint a magasabb vízállás



esetén csökken a naponta kirepülő egyedek száma. Ez alól csak néhány eset volt kivétel, amelyek egyrészt a kis egyedszámra és rövid kirepülési időszakra (pl. a Felső-Tisza jándi szakaszán) vezethetők vissza, másrészt a jelentősebb vízszintingadozás hiányával (Függelék 5. ábra) magyarázhatók (pl. a *G. vulgatissimus* esetében a Szentendrei-Dunán).

Megjegyzendő azonban, hogy a *G. flavipes* esetében (ennél a fajnál mind a vízhőmérséklettel, mind a vízállással való korreláció értelmezhető) minden olyan esetben, amikor szignifikáns kapcsolat volt az egyedszám és a vízhőmérséklet, valamint a vízállás között, szignifikáns kapcsolat volt a vízhőmérséklet és a vízállás között is. Emiatt nem választható szét a két tényező hatása, azaz nem egyértelmű, hogy melyik, vagy esetleg mindkettő van hatással a kirepülő egyedek számára. Voltak ugyan olyan esetek, amikor csak az egyik, vagy a másik tényező és az egyedszám között volt szignifikáns a kapcsolat, de ezekben az esetekben a korrelációs koefficiens értéke kicsi volt, így ez alapján sem lehet egyértelműen eldönteni a kérdést.

A fentiek alapján a kirepülés időszakában jellemző lokális tényezők hatása a naponta kirepülő egyedek számára egyben azt is jelenti, hogy ezek a tényezők befolyásolhatják a kirepülés mintázatát és a szinkronizáltság mértékét is (BENNETT és MILL 1993; CORBET 1952; TROTTIER 1971). Ez hozzájárulhat ahhoz, hogy ugyanannak a fajnak a különböző populációi között eltérések lehetnek a kirepülési mintázatban (pl. a *G. flavipes* esetében a Felső-Tiszán és a Szamoson).

5.2.2. A kirepülés aktuális kezdete

Az *O. forcipatus* esetében a kirepülés megkezdéséhez szükséges hőösszeget és vízhőmérsékletet első alkalommal állapítottuk meg. A másik három faj esetében eredményeink kiegészítik és alátámasztják az eddigi, korlátozott számú ismeretet: a *G. flavipes* és az *O. cecilia* esetében ezeket a jellemzőket eddig csak az Oderán vizsgálták (MÜLLER 1995), és a *G. vulgatissimus* esetében is csak kevés információ állt rendelkezésre (MÜLLER 1995; RICHTER et al. 2008).

Vizsgálatunkban a kirepülés kezdetéig számított hőösszeg és a kirepülés kezdetekor mért aktuális vízhőmérséklet hasonló variabilitása arra utal, hogy ez a két tényező együttesen határozza meg a kirepülés kezdetét. A hőösszeg és az aktuális vízhőmérséklet együttes hatását a folyami szitakötők kirepülésének kezdetére eddig csak MÜLLER (1995) vizsgálta. Ő azonban – az aktuális vízhőmérséklet jóval nagyobb variabilitása alapján – azt állapította meg, hogy a hőösszegnek nagyobb a



szerepe, ami ellentmond a mi eredményeinknek. Így ennek a kérdésnek a megválaszolásához további vizsgálatok, adatok szükségesek.

Ugyan eredményeink alapján a kirepülés elkezdéséhez szükséges hőösszeg egy fajra jellemző, viszonylag szűk tartományban mozog, a *G. flavipes* esetében kivételesen kis értéket kaptunk 2003-ban Tiszafüreden, amit a következőképpen magyarázhatunk. Ugyanebben az évben volt ennek a fajnak a legszorosabban szinkronizált kirepülése, amit részben az előző évi magasabb nyári vízhőmérsékletnek tulajdonítottak (JAKAB 2006). A magasabb hőmérséklet felgyorsította és szinkronizálta a lárvák fejlődését. Ez azonban arra utal, hogy a kirepülés kezdetét nem csak az aktuális évben elért hőösszeg határozza meg, hanem ebben szerepe van a lárvális fejlődés teljes időszakára jellemző hőösszegnek is (MÜLLER 1995). Így a kirepülés évében számolt hőösszeget az előző évek szélsőséges hőmérsékleti viszonyai jelentősen befolyásolhatják. Mindezek alapján az eddigi gyakorlat, miszerint a kirepülés kezdetét csak az aktuális évben számolt hőösszeggel hozták összefüggésbe (pl. RICHTER et al. 2008), nem elegendő, és a pontos kapcsolat felderítéséhez a lárvális fejlődés teljes időszakára vonatkozó hőösszeget érdemes figyelembe venni.

Annak megfelelően, hogy a kirepülés megkezdéséhez egy bizonyos hőösszeg elérése szükséges, ugyanannak a fajnak a kirepülése eltérő hőmérsékleti viszonyokkal jellemezhető helyeken és/vagy években jelentős különbségekkel kezdődhet (AOKI 1999; KERN 1999; LUTZ és MCMAHAN 1973; MÜLLER 1995). Esetünkben is a legmelegebb Szamoson kezdődött először a kirepülés, majd ezt követte hőmérsékleti sorrendnek megfelelően a Felső-Tisza vásárosnaményi, majd jándi szakasza. Ugyanakkor a nagyon hasonló vízhőmérsékletű Duna és Szentendrei-Duna között nem volt ilyen különbség. Ezek az összefüggések arra is rávilágítanak, hogy a globális felmelegedés hatására jelentősen előbbre tolódhat a kirepülés kezdete (pl. DINGEMANSE és KALKMAN 2008; HASSALL et al. 2007; RICHTER et al. 2008).

5.2.3. A kirepülés ivarok szerinti időzítése

A folyami szitakötőknél jellemzőnek tartott protandriát (AOKI 1999; LUTZ és MCMAHAN 1973; SUHLING és MÜLLER 1996; WESTERMANN et al. 1995) saját eredményeink is alátámasztják. A két ivar EM₅₀-értékei közötti különbségek hasonlóak voltak azokhoz, amiket MÜLLER (1995) talált ugyanezeknél a fajoknál. Ugyanakkor voltak olyan



esetek, hasonlóan más vizsgálatokhoz (KERN 1999; MÜLLER 1995), amikor a protandria nem, vagy csak alig volt kimutatható. Ennek oka lehet, hogy a protandria valós mértékét egy esetleges csoporthasadás jócskán elfedheti, mivel ilyenkor más tojásrakásból származó hímek jelenhetnek meg a kirepülés végén vagy nőstények a kirepülés elején (lásd 5.3.2. alfejezet), és emiatt a hímek és nőstények EM_{50} -értékei közötti különbség kisebb lesz.

5.3. A folyami szitakötők kirepüléskori ivararánya

5.3.1. A teljes kirepüléskori ivararány

CORBET és HOESS (1998) a szitakötők kirepüléskori ivararányát tárgyaló összefoglaló munkájukban arra a megállapításra jutottak, hogy (leszámítva a Corduliidae, Libellulidae családokat és feltehetőleg a *G. vulgatissimus* fajt) az ivararány variabilitása kisebb azokban a gyűjtésekben, amelyek több mint 299 exuviumon alapulnak, azokhoz képest, amelyek ennél kevesebb exuviumra vonatkoznak. Hasonlót tapasztaltunk vizsgálatunkban is, amikor az adatainkat család szinten vettük figyelembe. Faji szinten csak a *G. flavipes* esetében volt lehetséges ez az értékelés, mert a többi fajnál minden helyen 299-nél kisebb volt a begyűjtött exuviumok száma. A *G. flavipes* esetében azonban a fentiek ellenkezőjét tapasztaltuk, miszerint a nagyobb mintákban némileg nagyobb volt az ivararány variabilitása.

A vizsgált fajoknál esetünkben talált változékonny ivararányok jól egyeznek néhány hosszútávú vizsgálat eredményeivel, amelyekben évről-évre jelentős variabilitást tapasztaltak, valamelyik ivar tartósabb számbeli fölényét viszont nem. KERN (1999) a *G. vulgatissimus* esetében 42,5–52,9% hímarányokat talált az Allerbeeke csatornánál (Németország), míg MÜLLER (1995) ugyanennél a fajnál 30,7–72,4%, az *O. cecilia* esetében 42–55,7%, a *G. flavipes* esetében pedig 40,1–51,0% hímarányokról számolt be az Oderán. Ugyanakkor két rövidtávú vizsgálatban a *G. vulgatissimus* esetében sokkal inkább hasonló hímarányokat közöltek. Így BEUTLER (1986) a Spree folyón (Németország) 41,8 és 46,1% hímarányokat talált, WESTERMANN és munkatársai (1995) pedig a hímek 50,0 és 50,2%-os részesedését tapasztalták két különböző vizsgálati helyen a Felső-Rajna mentén (Németország).

A mi vizsgálatunkban jellemző tendencia, miszerint az ivararányban a *G. vulgatissimus* esetében nagyobb, míg a *G. flavipes*



esetében kisebb a variabilitás, hasonló ahhoz, amit MÜLLER (1995) talált az Oderán. Ugyanakkor az *O. cecilia* ivararányában a Felső-Tiszán és a Szamoson nagyobb variabilitás mutatkozott, mint az Oderán, habár ez abból is adódhat, hogy ott nagyobb volt a mintaszám (MÜLLER 1995).

5.3.2. A kirepüléskori ivararány és a vízhőmérséklet közötti összefüggés

Ismereteink szerint első alkalommal vizsgáltuk a kirepüléskori ivararány és a lárvális fejlődés alatti vízhőmérséklet közötti kapcsolatot. Eredményeink – bár viszonylag kis mintaszámon alapulnak – azt mutatják, hogy összefüggés van a kirepüléskori ivararány és a kirepülést megelőző év vízhőmérséklete között. Mindazonáltal továbbra is kérdéses, hogy a vízhőmérséklet hogyan hat az ivararányra.

Természetes körülmények között valószínűtlen a vízhőmérséklet olyan mértékű változása, ami a szitakötők lárváinak (ivaronként különböző mértékű) közvetlen pusztulásához vezet. Így a lárvális fejlődés során a vízhőmérsékletnek a kirepüléskori ivararány alakulásában csupán közvetett szerepe lehet. A szitakötők lárvái esetében lehetséges az ivar-specifikus válasz a vízhőmérséklet-ingadozásra (DE BLOCK és STOKS 2003). Ezt a jelenséget munkánk során nem vizsgáltuk, de feltételezhető, hogy a két közelrokon és hasonló ökológiai sajátosságokkal jellemezhető (azonos mikrohabitat, hasonló viselkedés és táplálkozás; lásd MÜLLER 1995) *Gomphus*-faj hasonló ivar-specifikus választ mutat a hőmérséklet változásaira. A két fajnál azonban ellentétes irányú összefüggést kaptunk a vízhőmérséklet és az ivararány között (negatívát a *G. vulgatissimus* és pozitívát a *G. flavipes* esetében). Ezért valószínű, hogy ez a korreláció más fejlődési sajátosságoknak tulajdonítható. Az általunk felvázolt lehetséges magyarázat szerint az ellentétes irányú kapcsolat a két faj voltinizmusában és így a csoporthasadásukban fennálló különbségre, valamint a hím lárvák gyorsabb fejlődésére vezethető vissza. Bár ez a magyarázat nagymértékben teoretikus, eredményeink alátámasztják, az alábbiak figyelembe vételével.

CORBET (1957) szerint a csoporthasadásnak [az azonos tojásrakásból származó lárvák kisebb csoportja a többségnél egy évvel hamarabb (CORBET 1957) vagy később (NORLING 1984a) fejezi be a lárvális fejlődést] hatása lehet a kirepüléskori ivararányra, például az *A. imperator* esetében a kirepülési időszak végén jelentkező, egyéves fejlődésű kisebb csoport nősténytúlsúlya révén befolyásolta az ivararányt. A csoporthasadás meglehetősen gyakori jelenség a folyami



szitakötők körében (pl. AOKI 1999; FERRERAS-ROMERO et al. 1999), akárcsak a vizsgált fajoknál (MÜLLER 1995). A szitakötőknél a csoporthasadás lehetséges okai között elsősorban a vízhőmérsékletről és a táplálékért folyó intraspecifus kompetícióról tesznek említést (BANKS és THOMPSON 1987; CORBET 1957; NORLING 1984b). A folyami szitakötők táplálékszervezetei, főként az árvaszúnyogok (Chironomidae) tudomásunk szerint legalább a Tisza esetében bőséges mennyiségben állnak rendelkezésre (MÓRA et al. 2008). Így valószínűbb, hogy a mi vizsgálatunkban a csoporthasadás a vízhőmérsékletnek tulajdonítható, annak mértéke (a kisebb lárvacsoport mérete) pedig az aktuális vízhőmérséklet függvényében évről-évre változik.

A csoporthasadásból származó kisebb lárvacsoportban az egyenlőtlen ivararány a hím lárvák gyorsabb fejlődésére lehet visszavezethető. Ennek következtében a csoporthasadás során kialakuló, a többségnél egy évvel korábban kirepülő kisebb csoportban a hímek, míg a többségnél egy évvel később kirepülő kisebb csoportban a nőstények lesznek túlsúlyban. A hímek gyorsabb fejlődését több fajnál kimutatták laboratóriumi kísérletekben (BAKER et al. 1992; FUSELIER et al. 2007; MIKOLAJEWSKI et al. 2005). Ugyancsak ezt jelezheti a folyami szitakötőkre jellemző és vizsgálatunkban is bizonyított protandria.

A szitakötők voltinizmusa (az egy év alatt imágóvá fejlődő generációk száma) meglehetősen rugalmas és a mérséklet övben egyaránt függ a fotoperiódustól és a vízhőmérséklettől (BRAUNE et al. 2008; CORBET et al. 2006). A vizsgált folyószakaszokon mindkét fajnál két–hároméves fejlődés valószínűsíthető (MÜLLER 1995; MÜLLER et al. 2000; SÖNDGERATH et al. 2012). Ugyanakkor a *G. vulgatissimus* esetében különböző típusú élőhelyeken a fejlődés időtartama nagy változatosságot mutat, így európai populációkban egy- és négyéves életciklus is előfordul (MÜLLER 1995; SÖNDGERATH et al. 2012). Ezzel szemben a *G. flavipes* fejlődésmenetére vonatkozóan jóval kevesebb adat áll rendelkezésre (MÜLLER 1995).

A *G. vulgatissimus* lárvái melegebb, sekélyebb folyókban akár két év alatt befejezhetik a fejlődést (MÜLLER et al. 2000; SÖNDGERATH et al. 2012). Hasonlóképpen, a faj populációdinamikájának szélességi grádiens mentén történő modellezése alapján kétéves életciklus valószínűsíthető egészen az 50. szélességi fokig (BRAUNE et al. 2008). A Tisza és a Szamos megfelelnek az előbbi kritériumoknak, ezért kétéves fejlődésű nagyobb csoport és hároméves fejlődésű kisebb csoport feltételezhető ennél a fajnál (Függelék 11. ábra). Ebben az esetben a kirepüléskori



ivararány és az azt megelőző év vízhőmérséklete (T_{-1} , ΔT_{-1}) között talált statisztikai korreláció a következőképpen magyarázható. Melegebb vízhőmérséklettel jellemezhető évet (t_{-1}) követően a lárvák gyorsabb fejlődése miatt a *G. vulgatissimus* kevesebb egyede halasztja egy évvel későbbre a kirepülést (t_1). A hároméves fejlődésű csoport tehát relatíve kisebb, és ebből adódóan az adott generációból több nőstény repül ki a második évben (t_0). Így t_0 évben csökken a kirepülő hímek aránya, ami negatív korrelációt eredményez az ivararány és a vízhőmérséklet között. Ezzel szemben hidegebb vízhőmérséklettel jellemezhető évet (t_{-1}) követően a lassabb lárvális fejlődés következtében több egyed repül ki a többségnél egy évvel később (t_1). A hímek gyorsabb fejlődése miatt viszont relatíve kevesebb hím halasztja el a kirepülést a harmadik évre. Ez azt jelenti, hogy a hímek nagyobb aránya repül ki t_0 évben, ami alátámasztja az ivararány és a vízhőmérséklet közötti negatív kapcsolatot. Az előbbi folyamatsor alapján a kirepülési időszak végén mutatkozó hímarány ($\% \text{♂EM}_{75-100}$ és $\% \text{♂EM}_{90-100}$) és a vízhőmérséklet között is összefüggés várható, amit viszont a korrelációs elemzések nem igazoltak. Ennek egyik oka a *G. vulgatissimus* csekély egyedszáma lehet. Ugyanakkor az is elképzelhető, hogy az itt bemutatottnál összetettebb csoporthasadással kell számolni (ugyanabban az időszakban akár kettőnél több generáció tagjai is kirepülhetnek együtt), ahogyan azt MÜLLER (1995) ennek a fajnak az Odera menti populációja esetében feltételezte.

Amennyiben a *G. flavipes* esetében hasonló fejlődést veszünk alapul, az ivararány és a vízhőmérséklet közötti pozitív korreláció nem magyarázható az előbbi módon, ami arra utal, hogy a két faj életciklusa különböző. Hároméves fejlődésű nagyobb és kétéves fejlődésű kisebb csoportot feltételezve (Függelék 11. ábra) a kapott eredmények viszont könnyen értelmezhetők. Melegebb vízhőmérséklettel jellemezhető évet (t_{-1}) követően a gyorsabb lárvális fejlődés következtében a *G. flavipes* több egyede repül ki a többségnél egy évvel korábban (t_0). A kétéves fejlődésű csoport így relatíve nagyobb. Ez a hímek gyorsabb fejlődése miatt azt jelenti, hogy egy adott generációból relatíve több hím repül ki a második évben (t_0), míg relatíve több nőstény halasztja a kirepülést a harmadik évre (t_1). Ebből adódóan a kirepülő hímek nagyobb aránya jelenik meg t_0 évben, ami a vízhőmérséklet és az ivararány között pozitív korrelációhoz vezet. Hidegebb vízhőmérséklettel jellemezhető évet (t_{-1}) követően a lassabb lárvális fejlődés azt eredményezi, hogy kevesebb egyed repül ki a többséghez képest egy évvel korábban (t_0).



Következésképpen a kétéves fejlődésű csoport kisebb, ami azt jelenti, hogy egy adott generációból több hím repül ki a harmadik évben (t_1). Így t_0 évben csökken a kirepülő hímek aránya, alátámasztva a vízhőmérséklet és az ivararány közötti pozitív összefüggést. Miután a kétéves csoport a rövidebb fejlődési idő miatt nagy valószínűséggel a kirepülési időszak végén jelenik meg, a kirepülés végén jellemző hímarány és a vízhőmérséklet között is összefüggés várható, amit az eredményeink valóban igazoltak (a vízhőmérséklet és a $\% \text{♂EM}_{75-100}$, illetve a $\% \text{♂EM}_{90-100}$ közötti pozitív korreláció).

Az előbbi magyarázatban a t_2 év a tojásrakás évének felel meg (Függelék 11. ábra) mindkét fajnál. Ebben az évben a lárvák növekedése egy meglehetősen rövid időszakra korlátozódik. Így ennek az évnek a vízhőmérséklete feltehetőleg kisebb hatással van a lárvális fejlődésre, mint az ezt követő évé, amikor is a fejlődésre jóval hosszabb idő áll rendelkezésre. Ez lehet a magyarázat arra, hogy sem a T_{-2} sem a ΔT_{-2} (a vízhőmérséklet a tojásrakás évében) nem korrelált az ivararányal.

Összegezve az előbbieket, a vízhőmérséklet hatása a kirepüléskori ivararányra a csoporthasadáson keresztül közvetített: a lárvák vízhőmérséklettől függő méretű kisebb csoportja, amely a hímek gyorsabb fejlődése miatt nem egyenlő arányban tartalmaz hímeket és nőstényeket, befolyásolja a kirepüléskori ivararányt. Fontos megjegyezni, hogy a hímek nagyobb aránya ezekben az esetekben nem feltétlenül haladja meg az 50%-ot, csupán a megelőző, illetve a következő évekhez képest jelent növekedést. Végső soron megállapítható, hogy a vízhőmérséklet évről-évre történő ingadozása ilyenformán nem eredményez hosszútávú, következetes eltolódást az ivararányban, de magyarázhatja az évek közötti variabilitást.

Az ivararányal kapcsolatos eddigi vizsgálatok azt mutatják, hogy a kirepüléskori ivararányt alakító mechanizmusok sokrétűek lehetnek (lásd 2.4. fejezet). Mindazonáltal, eredményeink alapján célravezető lehet a jövőbeni elemzésekbe bevonni a vízhőmérsékletet, a voltinizmust és a csoporthasadást, mint az ivararány variabilitásáért felelős lehetséges tényezőket.

5.4. A folyami szitakötők lárváinak kirepülést megelőző viselkedése

5.4.1. Az imágóvédelemhez szükséges idő hossza

A *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* imágóvédelméhez szükséges időt eddig kevesen mérték. SUHLING és MÜLLER (1996) összegzése



alapján ez a *G. vulgatissimus* esetében 50–92, a *G. flavipes* esetében pedig 15–59 percet vesz igénybe. Az irodalmi adatok és a saját eredményeink alapján kijelenthető, hogy a *G. vulgatissimus* imágóvédelése hosszabb idő alatt megy végbe, de megjegyzendő, hogy ez az időtartam jelentősen függ az aktuális időjárási viszonyoktól (CORBET 1999; CORBET és BROOKS 2008).

A szűzrepülés megkezdéséig eltelt időt nem volt lehetőségünk megállapítani. Ugyanakkor a fajok közötti különbségre következtetni lehet abból, hogy a kirepülés helyén mennyire kiszíneződött imágókat találunk: annál a fajnál, amelyik nem sokkal az imágóvédelés után megkezdte a szűzrepülést, legfeljebb csak nem kiszínesedett egyedek figyelhetők meg. Az előbbieket alapján jól jelzi a szűzrepülésig eltelt időben a két faj közötti különbséget, hogy a *G. vulgatissimus* esetében nagy számban találtunk olyan imágókat, amelyek ugyan már kiszínesedtek, de a kirepülés helyén maradtak, és zavarásra sem repültek fel. Ezzel szemben ilyen egyedeket a másik fajnál csak ritkán (főként kedvezőtlen időjárási viszonyok között) figyeltünk meg, a *G. flavipes* imágói ugyanis rendszerint még mielőtt valamelyest kiszínesedtek volna, rögtön azután hogy testük kellően megkeményedett, elkezdték a szűzrepülést.

5.4.2. A vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolság

Eredményeink alapján megállapítható, hogy a folyami szitakötők lárvái által a vízszegélytől az imágóvédelés helyéig megtett távolság faji sajátosságokból ered, amit a lokális tényezők jelentősen befolyásolnak.

Vizsgálatunk során a megtett átlagos távolságokban a fajok közötti sorrend állandónak bizonyult: minden folyószakaszon a *G. vulgatissimus* tette meg a legnagyobb távolságot, ezt követte (ahol előfordult) az *O. cecilia*, majd a *G. flavipes*, végül az *O. forcipatus*. Ez a sorrend lehet evolúciós léptékű adaptáció eredménye, azaz a fajok genetikailag meghatározott jellemzőiből adódik, de lehetséges az is, hogy a különböző kirepülési időszakokban a környezeti tényezők közötti különbségekre adott válaszokra vezethető vissza. Ha a sorrend a fajok genetikailag meghatározott jellemzőiből adódik, akkor azonos körülmények között is fennáll, amit eredményeink is bizonyítanak: a *G. vulgatissimus* lárvái által megtett távolság azonos helyen és időben következetesen nagyobb volt, mint a *G. flavipes* esetében. Ugyanerre utal, ha a kirepülés kezdete óta eltelt napok száma és a megtett távolság között nincs korreláció (azaz a távolság független a tendenciózusan változó környezettől). Ez igaz



három faj (*O. cecilia*, *O. forcipatus*, *G. flavipes*) esetében. A *G. vulgatissimus* esetében tapasztalt negatív korrelációk azonban látszólag ellentmondanak ennek. Ugyanakkor az eltelt napok számával minden ilyen esetben együtt nőtt a vízszint is (Függelék 5. ábra), ami indokolja, hogy a mért távolságok kisebbek lettek. Tekintve, hogy ezek a távolságok ezekben az esetekben is nagyobbak voltak, mint a többi faj lárvái által megtett távolság, a fenti megállapítás a *G. vulgatissimus* esetében is igaznak bizonyult.

A vizsgált fajok lárvái által megtett távolságok közötti különbséget mindeddig csak egyetlen esetben vizsgálták az Oderán (MÜLLER 1995). Az általunk tapasztaltakkal ellentétben ott alig volt különbség a fajok között a lárvák által megtett út hosszában, ráadásul a megtett távolságok alapján felállítható sorrend is más volt. Ezeket az eredményeket MÜLLER (1995) a kirepülési időszakokban tapasztalt különböző vízállásokkal magyarázta. Hangsúlyoznunk kell azonban, hogy az Odera esetében a fenti megállapítások csak egyetlen helyen és egyetlen évben végzett vizsgálaton alapulnak. Így elképzelhető, hogy ezek az eredmények csak egy kivételes állapotot rögzítenek, nem pedig az általánosan jellemző viszonyokat írják le.

Saját eredményeink kizárják, hogy a fajok között általunk talált sorrendet a kirepülési időszakokra jellemző környezeti tényezők eltérései okozzák: ezekben nem adódtak számottevő különbségek, amit a *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* példáján mutatunk be. Az imágóvédelemhez rendelkezésre álló aljzatok minősége és mennyisége elsősorban a lágyszárú növényzet fejlődése miatt némileg változott a kirepülési időszakok között, de ez egyik partszakaszon sem volt jelentős: a lágyszárú növényzet vagy nem volt jellemző (pl. dunai szakaszok) vagy már a *G. vulgatissimus* kirepülése idejére jórészt kifejlődött (pl. Közép-Tisza), csakúgy, mint a Felső-Tiszán és a Szamoson domináns szeder. Mindemmellett a faágak, gyökerek, avar és helyenként az uszadék rendelkezésre álltak mindkét faj kirepülésének teljes időszakában. A vizsgált folyókon a napi vízszintemelkedés mértéke jelentős lehet (kivéve a Közép-Tiszán), de nem különbözik a két faj kirepülési időszakában. Másrészt, a Közép-Tiszán, ahol a vízállás a duzzasztás miatt közel állandó, a *G. vulgatissimus* lárvái a *G. flavipes* lárváinál messzebb másztak el a vízszegélytől, ugyanúgy, mint a többi folyószakaszon. A víz hőmérséklet ugyan különbözik a két kirepülési időszakban, azonban eredményeink szerint nincs összefüggés a víz hőmérséklet és a lárvák által megtett út hossza között.



Vizsgálatunkban ugyanannak a fajnak a lárvái a különböző folyókon jelentősen eltérő távolságokat tettek meg. A *G. vulgatissimus* esetében hasonló jelenség figyelhető meg más európai folyókon is, ahol 15–250 cm közötti távolságokról számolnak be (GEISSEN 2000; MÜLLER 1995; WESTERMANN et al. 1995). A *G. flavipes* és az *O. cecilia* lárvái által megtett távolságokat csak egyetlen helyen vizsgálták (MÜLLER 1995), így ebben a tekintetben eredményeink hiánypótlónak tekinthetők.

A fentiek alapján kijelenthető, hogy az adott helyen adott fajra jellemző távolságot a lokális tényezők (pl. vízhőmérséklet, vízállás, partmeredekség) nagymértékben befolyásolják (vö. CORBET 1999).

A vizsgált fajok esetében első alkalommal elemeztük a lárvák által a kirepülés helyéig megtett távolság és a vízhőmérséklet közötti kapcsolatot. Az eddigi ismereteink alapján a folyami szitakötők lárvái által megtett út hossza és a vízhőmérséklet közötti kapcsolat egyaránt lehet pozitív és negatív, és fajok között, valamint fajon belül helyenként is eltérő lehet (MARTIN 2010). Eredményeink igazolták a fajok közötti különbségeket (pl. nincs korreláció az *O. cecilia*, változó a *G. vulgatissimus*, pozitív a *G. flavipes* esetében). Szintén volt példa a fajon belüli eltérő korrelációra (*G. vulgatissimus*) is. A jelenséget jelenlegi ismereteink alapján nem tudjuk magyarázni (MARTIN 2010; TROTTIER 1973). Mindemellett a nem egyértelmű, olykor egymásnak ellentmondó korrelációk arra utalnak, hogy a hőmérséklet és a lárvák által megtett távolság közötti összefüggést, ha valóban létezik is, más hatások elfedhetik (lásd lentebb).

Habár a vizsgált fajok esetében a megtett távolság és a vízállás közötti összefüggéssel kapcsolatban már történtek megfigyelések (MÜLLER 1995), ennek részletes elemzését első alkalommal végeztük el. Az általunk talált negatív (bár nem minden esetben szignifikáns) összefüggés könnyen magyarázható azzal, hogy magas vízállás esetén az imágóvédelemre alkalmas aljzatok közelebb kerülnek a vízszegélyhez, ezért a lárváknak kisebb távolságot kell megtenniük ahhoz, hogy ezekhez eljussanak. Ezt támasztja alá, hogy a korreláció a dunai szakaszokon, ahol alacsony vízállásnál a vízszegélyt és a kirepülési aljzatokat egy széles, lapos, többnyire csupasz (a kirepülésre kevésbé alkalmas) sáv választja el egymástól, mindkét faj esetében erősen szignifikáns volt. Hasonló jelenséget figyelt meg MÜLLER (1995) az Oderán végzett vizsgálataiban során, ahol a folyami szitakötők lárvái által megtett út hossza megnőtt, amikor a vízállás alacsony volt és a parton széles csupasz sáv alakult ki.



A lárvák által megtett távolság és a vízhőmérséklet, valamint a vízállás közötti korrelációk értelmezését megnehezíti, hogy minden olyan esetben, amikor szignifikáns kapcsolat volt a távolság és a vízhőmérséklet között, szignifikáns kapcsolat volt a vízhőmérséklet és a vízállás között is. Ez alapján a két tényező hatása nehezen választható szét. Azonban az eredmények azt sugallják, hogy a vízállás van tényleges kapcsolatban a távolsággal (több szignifikáns korreláció), és a vízhőmérséklettel kapott korreláció csak a vízállás és a hőmérséklet közötti összefüggésből adódik.

Eredményeink alapján a partmeredekség jelentős hatással van a lárvák által megtett út hosszára, ennek ellenére nagyon kevés publikációban található erre vonatkozó információ: DÉVAI és munkatársai (2010) lejtősebb partoldalon nagyobb számú exuviumot találtak a vízszegélytől távolabb, mint laposabb partszakaszokon; MARTIN (2010) pedig ugyanannál a fajnál különböző helyeken pozitív és negatív összefüggéseket is talált. Az ezeknek legalább részben ellentmondó eredményeink, miszerint a partmeredekség és a távolság között negatív a kapcsolat, többféle módon magyarázhatók. Habár a folyami szitakötők képesek vízszintesen is imágóvá vedleni (CORBET 1983), a legalább részben függőleges testhelyzetet jobban preferálják (JAKAB 2006; MILLER 1964; SUHLING és MÜLLER 1996; saját megfigyelések). Egy meredek partfal ehhez önmagában is megfelelő aljzatot jelent, már akár a vízszegély közvetlen közelében is. Ugyanakkor egy laposabb parton rendszerint egy széles, többnyire csupasz, a kirepülésre kevésbé alkalmas sáv megléte jellemző, amin a lárvák szinte minden esetben átkelnek (MILLER 1964; MÜLLER 1995), hogy elérjék a vedlésre megfelelő testhelyzet felvételére alkalmas aljzatokat. Mindemellett a meredekebb parton kisebb távolság megtétele is elegendő ahhoz, hogy számos, a sikeres vedlést veszélyeztető tényezőt (pl. ragadozók, áradás) elkerüljenek (lásd lentebb).

A szárazföldön megtett hosszabb út látszólag előnytelen a lárvák számára, mivel így hosszabb időn keresztül vannak kitéve olyan veszélyeztető tényezőknek, mint, például a ragadozók vagy a kedvezőtlen időjárási viszonyok (KERN 1999). Mégis sok esetben azt tapasztaltuk, hogy a *G. vulgatissimus* lárvái feltűnően nagy távolságokat tesznek meg az imágóvédelem helyéig.

Vizsgálatunkban nem tudtuk igazolni azt a feltevést, hogy a szinkronizáltan és tömegesen kirepülő fajok esetében a nagy távolság megtétele kapcsolatban van a kirepülési aljzatért folytatott versengéssel



(CORBET 1983; MATHAVAN és PANDIAN 1977). Esetünkben ugyanis az intraspecifikus kompetíció szerepe kizárható, mivel a *G. vulgatissimus* ugyan szinkronizáltan, de kis egyedszámban repült ki. Szintén nem valószínű az interspecifikus kompetíció hatása, tekintve, hogy más fajok kirepülési időszakaival a *G. vulgatissimus* kirepülése legfeljebb csak kismértékű átfedéseket mutatott.

Eredményeink arra utalnak, hogy a nagy távolság megtétele az éppen vedlő egyedek hirtelen vízszintemelkedés miatti elsodródását segít elkerülni. Ehhez hasonló következtetésre jelenlegi ismereteink szerint eddig csak WORTHEN (2010) jutott, aki a gyakori és jelentős áradások hatásának tulajdonította az *Epitheca spinosa* lárvái által megtett nagy távolságokat.

Az általunk vizsgált folyókon a vízszintemelkedés mértéke hasonló a *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* kirepülési időszakában, ugyanakkor az imágóvédelemhez és a szűzrepülés megkezdéséhez szükséges idő a *G. vulgatissimus* esetében számottevően hosszabb, mint a *G. flavipes* fajnál (SUHLING és MÜLLER 1996; saját adatok). Emiatt a *G. vulgatissimus* hosszabb ideig van kitéve az elsodródás veszélyének, amit nagyobb távolság megtételével tud elkerülni, míg a gyorsabban kirepülő *G. flavipes* esetében nincs szükség ekkora távolságra. Szintén a megtett távolság és a vízszintemelkedés közötti kapcsolatra utal, hogy a meredekebb parttal jellemezhető folyószakaszokon ez a távolság kisebb (egy meredek parton a lárvák kisebb távolságon belül eléri a biztonságos magasságot, míg egy lapos parton már egy kisebb vízszintemelkedés is nagy területeket önthet el, emiatt nagyobb út megtétele szükséges). A fentieket támasztja alá az is, hogy a nagy vízszintingadozással jellemezhető folyókon a legnagyobb a *G. vulgatissimus* lárvái által megtett távolság, míg a kisvízfolyásokban, ahol számottevő vízszintemelkedés nem jellemző, ennek a fajnak a lárvái gyakran közvetlenül a vízszegélynél vagy a vízben álló aljzaton vedlenek. Jól illik ebbe a sorba az Odera, ahol a jellemző vízszintingadozás mértéke jóval kisebb, mint a hazai folyókon, és a *G. vulgatissimus* lárvái által megtett átlagos távolság a hazai folyók és a kisvízfolyások értékei között van (MÜLLER 1995).

Eredményeink azt is igazolták (lásd 5.5. fejezet), hogy a nagy távolság megtétele és így az egyedek nagyobb területen történő szétszóródása csökkentheti a predációból adódó mortalitás mértékét (CORBET 1983), ami különösen fontos az olyan fajok (pl. *G.*



vulgatissimus) esetében, amelyeknél az imágóvédelethez és a szüzrepülés megkezdéséhez hosszabb idő szükséges.

5.4.3. A kirepülési aljzatválasztás

Eredményeink alapján a folyami szitakötők bármilyen természetes (pl. gyökér, faág, fatörzs, avar, zöld növény, apró kavics, nagy kő, más exuvium, kagylóhéj) vagy mesterséges (pl. betondarab, nejlonzacskó, drótkerítés, televízióalkatrész, strandpapucs) aljzatot választhatnak az imágóvédelethez. Ezek közös sajátossága, hogy alkalmasak a stabil megkapaszkodásra. Maga a talaj is általában ide sorolható, különösen, ha egyenetlen. Ugyanakkor megfigyeléseink szerint a laza, homokos, a kapaszkodásra nem alkalmas aljzatot a lárvák – egy-két kivételtől eltekintve – elkerülik. Másik jellegzetessége a kirepülési aljzatoknak, hogy általában lehetővé teszik a vízszintestől eltérő testhelyzetben való vedlést. A folyami szitakötők lárvái ugyan képesek vízszintes testhelyzetben is vedleni, de előnyben részesítik, ha legalább a fejük magasabban van a testüknél (MILLER 1964; SUHLING és MÜLLER 1996). Ezért a közel vízszintes helyeket, mint például a csupasz, lapos talaj, függetlenül attól, hogy kapaszkodásra alkalmasak vagy sem, elkerülik. Ugyanakkor olyan exuviumokat is találtunk, amelyeknek a testhelyzete közel vízszintes volt, de a feji rész helyezkedett el lejjebb. Néhány alkalommal pedig egyéb nem szokványos testhelyzeteket is megfigyeltünk, például találtunk függőlegesen fejjel lefelé és vízszintesen a háti oldalával lefelé kapaszkodó exuviumokat. A folyami vagy más szitakötőknél nem ismeretlen ez a jelenség (CORBET 1999; JAKAB 2006), de az okait egyelőre nem ismerjük.

Eredményeink alapján sem fajon belül, sem a fajok között nem találtunk felismerhető mintázatot az aljzatválasztásban. Igazoltuk továbbá, hogy az aljzatválasztás jelentős mértékben függ attól, hogy melyik folyószakaszon történik. Egy-egy faj esetében az aljzattípusok eltérő aránya a különböző helyeken jól magyarázható azokkal az eltérésekkel, amelyek a folyószakaszok között a lehetséges aljzatok gyakoriságában mutatkoznak. A hasonló aljzatválasztás pedig azokban az esetekben nyilvánvaló, amikor a rendelkezésre álló aljzatok típusa és aránya is hasonló, mint például a kisvízfolyásoknál, amelyek mindegyikén a lágyszárú növényzet túlsúlya jellemző. Ez arra utal, hogy a választott aljzatok aránya pusztán azzal függ össze, hogy adott helyen milyen aljzatok és egymáshoz képest milyen arányban vannak jelen. Hasonló eredményre jutott GEISSEN (2000), aki a Közép-Rajna



túlnyomórészt köves-kavicsos partszakaszain ezeknek a fajoknak az exuviumait elsősorban kavicsokon és köveken találta. MÜLLER (1995) az Oderán végzett megfigyelései alapján szintén arról számolt be, hogy a folyami szitakötők a kirepülési aljzatválasztás tekintetében nem mutattak preferenciát.

A fenti eredmények jól magyarázzák azokat az eseteket is, amikor egy adott folyószakaszon belül a különböző fajok lárvái hasonló arányban választották az egyes aljzattípusokat. Vannak azonban olyan esetek is, amikor ugyanazon a folyószakaszon a fajok között jelentős különbségek adódnak az aljzatválasztásban. Ezek az eltérések azokkal a különbségekkel magyarázhatók, amelyek az egyes fajok lárvái által megtett távolságtartományon belül a rendelkezésre álló aljzatok arányában mutatkoznak, mivel ezek a vízszegélytől mért különböző távolságokban jelentősen eltérhetnek. Az előbbieket alapján például Jándnál abban a távolságtartományban, amit a *G. vulgatissimus* lárvái tettek meg, a zöld újulát, levél volt a leggyakoribb aljzat, és ennek megfelelően a választott aljzatok között is ez a típus dominált. Ezzel szemben a másik három faj lárváira jellemző távolságtartományban már más aljzattípusok (vékony, ill. vastag fa és gyökér) voltak jellemzőek, és így az általuk választott aljzatok között is ezek voltak nagyobb arányban.

Az értékelést azonban több tényező nehezíti. Adott folyószakaszon belül a 20 méteres partszakaszok is különbözhetnek a rendelkezésre álló aljzatok szempontjából, és ezeken az egyes fajok egyedszámai is eltérőek lehetnek. Így például Jándnál az *O. cecilia* és az *O. forcipatus* nagyobb számban repült ki azon a partszakaszon, ahol a vízhez közel kimosódott gyökerek voltak jellemzőek, ezzel szemben a *G. flavipes* ezen a partszakaszon rendkívül kis egyedszámban fordult elő, és emiatt nála a gyökér aljzattípus aránya kisebbnek adódott. Az imágóvédelemhez választható aljzatok aránya emellett ugyanazon a folyószakaszon a vegetáció fejlődésével és a vízszint ingadozásával időben is változik, ami ugyancsak hozzájárulhat a fajok között tapasztalható különbségekhez. Például a Duna főágán a *G. flavipes* kirepülési időszakában a magas vízállás miatt a fák gyakran a vízben álltak, míg a többi aljzat nagyrészt a víz alá került, így ennek a fajnak a lárvái nagyobb arányban választották a vastag fatörzseket az imágóvédelemhez, mint a *G. vulgatissimus* lárvái, amelyeknek az alacsony vízállás miatt más aljzatok is nagy mennyiségben a rendelkezésükre álltak.

Az fent leírtakat az *O. cecilia* esetében a kis mintaszám miatt csak részben tudtuk statisztikailag igazolni (a kétutas ANOVA eredménye



sem a helyek, sem a helyek és aljzatok interakciója esetében nem volt szignifikáns). Ez azonban jól magyarázható azzal, hogy a három folyószakasz (ahol ez a faj nagyobb egyedszámban volt jelen) közül kettő, a Szamos és a Felső-Tisza vásárosnaményi szakasza a rendelkezésre álló aljzattípusok összetételében rendkívül hasonló volt egymáshoz. Emiatt a helyek többségén az aljzatokat szinte egyforma arányban választották a lárvák, ami alapján arra gondolhatunk, hogy az aljzatválasztás nem függött a folyószakasztól. Ugyanakkor ennek ellentmond az, hogy azon a szakaszon, amely az aljzattípusokat tekintve eltérő volt, a lárvák teljesen más arányban választották ezeket. Mindezek alapján kijelenthető, hogy ennél a fajnál sem független az aljzatválasztás a folyószakasztól.

Összegezve megállapítható, hogy a vizsgált fajok lárvái nem részesítik előnyben egyik típusú aljzatot sem. A választott aljzatok aránya a partszakaszon rendelkezésre álló aljzatok arányával mutat kapcsolatot, azon a távolságtartományon belül, amit az adott faj lárvái a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtesznek. Eredményeink szerint tehát az imágóvédelem szempontjából nem az aljzat milyensége a meghatározó, hanem annak megfelelő távolsága a vízszegélytől.

5.5. A folyami szitakötők kirepüléskori mortalitása

5.5.1. A teljes kirepüléskori mortalitás

A vizsgált fajok teljes kirepüléskori mortalitásáról csak kevés ismeretünk van (KERN 1999; MÜLLER 1995), így eredményeink újabb információkkal járulnak hozzá a folyami szitakötők mortalitási jellemzőinek megismeréséhez. A két *Gomphus*-fajnál tapasztalt teljes kirepüléskori mortalitási arányok, leszámítva a *G. flavipes* esetében a Közép-Tiszán kapott értéket, viszonylag csekélynek tekinthetők más fajokon végzett felmérések eredményeivel összehasonlítva (CORBET 1999). A vizsgált fajokra vonatkozóan a *G. vulgatissimus* esetében kisebbek az esetünkben kapott arányok, míg a *G. flavipes* esetében a dunai arány átlagosnak, a közép-tiszai pedig az átlagosnál nagyobbak mondható (MÜLLER 1995). Ugyanakkor például a *G. vulgatissimus* allerbeeke-i populációjában KERN (1999) mindössze 0,4–1,6% közötti veszteségekről számolt be bizonyos években. Meg kell jegyeznünk azonban, hogy a halálozási arány fajon belül vizsgálati évenként is nagymértékben különbözhet, mind a *G. flavipes*, mind a *G. vulgatissimus*



esetében (MÜLLER 1995), így a mortalitás más években akár nagyobb vagy kisebb is lehet, mint amit 2009-ben és 2011-ben találtunk.

Az egy folyószakaszon belüli 20 méteres partszakaszokon a mortalításban tapasztalt eltérések elsősorban a predátorok jelenlétével magyarázhatók. Így például a Dunán jelentősebb volt a mortalitás azon a partszakaszon, ahol barázdabillegetők fordultak elő. Hasonlóképpen a Közép-Tiszán a feketeterigók számára kedvezőbb élőhelyeken volt magasabb a halálozási arány (vö. 5.5.4. fejezet).

5.5.2. A kirepüléskori mortalitás sűrűségfüggése

Vizsgálatunkban kimutattuk, hogy a *G. flavipes* esetében a kirepüléskori mortalitás denzitásfüggő (nagyobb egyedsűrűség esetén nagyobb a mortalitás, vö. CORBET és BROOKS 2008). Az összegyedszám és az elpusztult egyedek száma közötti korreláció önmagában csak annyit jelent, hogy több kirepülő egyedből véletlenszerűen is több pusztulhat el, de az elpusztult egyedek összegyedszámhoz viszonyított arányával kapott pozitív összefüggés egyértelműen bizonyítja a fenti megállapítást. A nagy egyedsűrűségű populációkban esetünkben elsősorban a predáció volt jelentős, de ehhez esetenként más tényezők (pl. hullámverés) is hozzájárultak (lásd 5.5.4. fejezet).

Ezzel szemben a *G. vulgatissimus* esetében nem találtunk a fentihez hasonló összefüggést, ami utalhat a fajok közötti különbségekre (GRIBBIN és THOMPSON 1990). Ugyanakkor ennél a fajnál az elpusztult egyedek száma igen kicsi volt, és ez is oka lehet annak, hogy az összefüggések nehezebben értelmezhetők.

5.5.3. A mortalitási típusok

Eredményeink megerősítették az eddigi ismereteket (lásd 2.6. fejezet), miszerint a mortalitási típusok aránya között jelentős (esetenként akár egy nagyságrendbeli) eltérés lehet egy adott faj különböző populációiban. Mindemellett a vizsgált fajok tekintetében eddig csak a *G. vulgatissimus* esetében ismertünk erre vonatkozó adatokat (KERN 1999; MÜLLER 1995), így eredményeink ebből a szempontból hiánypótlónak tekinthetők. Az előbbiekkal szemben eredményeink ellentmondanak annak, hogy a közelrokon folyamiszitakötő-fajokra adott helyen jellemző mortalitási típusok hasonlóak (MÜLLER 1995). Az általunk tapasztalt különbségek részben lokális tényezőkre, részben a fajok eltérő kirepülési stratégiájára vezethetők vissza (lásd 5.5.4. fejezet).



5.5.4. A mortalitásért felelős tényezők

A tökéletlen vedlés típusába sorolható eseteknél a mortalitás oka sokszor kétséges. Különösen igaz ez az elpusztultan talált lárvákra, hiszen ezeknél külső és belső tényezők egyaránt számításba jöhetnek (JAKOB és SUHLING 1999). Ezek azonban külső jelek hiányában nem különíthetők el, így a pontos okok a kirepülésnek ebben a fázisában rendszerint nem állapíthatók meg. A szárnyak tökéletlen kibontása és a predáció esetében viszont legtöbbször biztosan azonosítható tényezők állnak a mortalitás hátterében. Ezek között esetünkben a fizikai tényezők és a ragadozók szerepeltek, míg a kirepülési aljzatért fellépő versengés miatti túlszűföldésre nem volt példa.

Hullámverés – A Dunán és a Tiszán a természetes hullámozgás igen kismértékű, de a különböző vízi járművek által keltett hullámok számottevő méretűek lehetnek. Mivel a Közép-Tisza vizsgált szakaszán a vízforgalmat csak lassú, kisméretű csónakok jelentik, itt nem volt példa a hullámozgás okozta mortalitásra.

Megfigyeléseink szerint a hullámozgás gyakran a vedlésre készülő lárvákat zavarja meg, ami nem jár súlyosabb következményekkel. Amennyiben a lárva érzékeli a víz veszélyes közelségét (pl. elborítják a hullámok), rendszerint tovább mászik a parton és új aljzatot választ. Ha pedig a hullámozgás a kirepülési aljzatról mossa le és visszasodorja a vízbe, ahogy ezt nem egyszer megfigyeltük, akkor később gond nélkül újra partra mászik. Ha viszont a kutikulája már felrepedt, mindaddig, amíg megkapaszkodik az exuviumon (saját megfigyeléseink alapján a *G. flavipes* esetében átlagosan 15 perc, $n = 8$), az állat helyváltoztatásra, védekezésre képtelen és felettébb sérülékeny. Miközben a torát és a fejét igyekszik kiszabadítani, a hullámok az állatot eláztatva hiúsítják meg a továbbvedlést, ami így gyors pusztulásához vezet. Később, mikor már csak a potroha révén rögzül a bőrhöz vagy a szárnyait bontja és szárítja, a hullámverés rendszerint súlyos szárnydeformációt eredményez (Függelék 32–33. kép), amihez esetenként potrohsérülés is társul, és csak ritkán jár közvetlen, fulladásos halállal (az összes 51 hullámvert imágóból mindössze hatot találtunk elpusztulva). Vagyis az esetek legnagyobb részében a hullámozgás hatása közvetett: az okozott röpképtelenség miatt egyrészt nagymértékben megnöveli a predáció valószínűségét (ráadásul a sérült állatok hasznavehetetlen szárnyaikat próbálgatva jobban fel is kelthetik a ragadozók figyelmét), másrészt – ragadozók hiányában – éhezésemből, kimerültségből adódóan vezet mortalitáshoz.



REDER és VOGEL (2000) megfigyelései szerint a vedlés ideje alatt fellépő hullámverés nem feltétlenül jár maradandó deformációkkal. Esetükben egy vízbesodort és onnan kimentett *G. flavipes* egyed sikeresen és sértetlenül kibontotta szárnyait, majd megszáritkozva elrepült. Ugyanezt tapasztaltuk magunk is, ugyancsak egy vízből kimentett példánynál. Mindkét állat még a szárnyak kibontása előtt állt (már csak potrohvége volt bent az exuviumban), mikor a hullámok elborították, ami mindenképp feltétele volt a deformációk elkerülésének. Emellett a komolyabb mechanikai behatások hiánya óvhatta meg az állatok épségét [REDER és VOGEL (2000) leírása alapján a szitakötő a besodródást követően a vízfelszínen lebegett, míg esetünkben azonnal kimentettük a példányt]. További három megfigyelt esetben ugyanis, amikor a hullámzás az állatot a vedlésnek ugyanebben a szakaszában érte, majd újra meg újra a parthoz verte, az összezsomagolt, látszólag ép szárnyak a kibontásuk után összegyűrődött és csavarodott képletek lettek. A sikeres imágóvédelemhez minden bizonnyal a kimentés is nagyban hozzájárult, hiszen nem valószínű, hogy a testfelépítésében repülő életmódú imágó önjelétől időben kijutott volna a partra.

Tapasztalataink szerint a megkapaszkodást követően az imágók ugyan mutatnak némi védekező viselkedést a hullámzással szemben (pl. igyekeznek a víztől távolabb mászni, vagy repülésre készülve szárnyaikat rezegetik, mikor a víz a testüket éri), ezt meglepően esetlenül és legtöbbször sikertelenül teszik. Amikor például egy szárnyait szárító imágót sodortak a hullámok a vízbe, az képtelen volt az alig 1 cm mély vízben a csupán 10–15 cm távolságra lévő partra kimászni. Mikor pedig újabb hullámok érkeztek és kivetették a partra, az elázott állat az oldalán feküdt, és nem tudott újból megkapaszkodni.

A szárnyak megkeményedése némi védelmet jelent a hullámveréssel szemben. Így, amennyiben a szárnyak tartósan nem áznak el, hosszas szárítkozás után az állat nekivághat a szűzrepülésnek (mindösszesen két ilyen esetet figyeltünk meg). Ugyanakkor sok esetben találtunk közel röpképes állatot is összetapadt szárnyakkal, amelyekhez olykor homokszemcsék is tapadtak, ami a deformációkhoz hasonlóan ugyancsak röpképtelenséget okozott.

Az előbbieket alapján nyilvánvaló, hogy a hullámverés zónájában a sikeres kirepülés leginkább a megfelelő időzítésen és helyválasztáson múlik, ezek hiányában pedig nagyon kicsi a valószínűsége a sértetlen, röpképes imágóvá vedlésnek. Az alkalmas idő azonban nem kiszámítható. Következésképpen, ha az állat hullámzásnak kitett helyen



választ kirepülési aljzatot, a bőr megrepedésétől a szűzrepülésig terjedő időintervallumban – ami a *G. flavipes* esetében kedvező feltételek mellett átlagosan 53 percet jelent – a vizsgált helyeken mindenképpen nagy a kockázata annak, hogy közben a part mentén hullámkeltő jármű halad el. Jól jelzi például a Dunán jellemző hajóforgalmat, hogy több alkalommal ugyanannak a szitakötőnek a pusztulásához két különböző jármű keltette hullámozás is hozzájárult. Sőt, olyan eset is előfordult, amikor egyetlen egyed a vedlése során háromszor szenvedett el hullámverést. Ráadásul kedvezőtlen feltételek mellett (pl. alacsony hőmérséklet, szél, eső) a frissen vedlett imágók a szűzrepülést (akár másnapra) elhalasztva a kirepülés helyén maradnak (BENNETT és MILL 1993; GRIBBIN és THOMPSON 1990; KERN 1999; WILLEY 1974, ill. saját megfigyelés), ami tovább növeli a hullámozástól elszenvedett sérülés valószínűségét. A Duna főágán a hullámverésért mindenekelőtt teher- és személyszállító járművek felelősek (uszályok, személyhajók, szárnyashajók), míg a Szentendrei-Dunán a hullámozás a vízisportokhoz használt eszközöktől és járművektől ered (motorcsónak, vízisi, jetski).

A *G. vulgatissimus* és *G. flavipes* közötti szembetűnő különbség az antropogén eredetű hullámverés okozta mortalitásban (az összegyedszám tekintetében 0% vs. 2,16%) kétség kívül eltérő kirepülési stratégiájukból következik, mivel a hajóforgalom és a vízisport-aktivitás mindkét faj kirepülése idején közel azonos volt. A két faj lárvái által a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtett távolság szignifikánsan különbözött: a *G. flavipes* lárvái a vízszegélyhez közel, míg a *G. vulgatissimus* egyedei a víztől nagyobb távolságra kerestek kirepülési aljzatot (5.4.2. fejezet). Ha csak a hullámverés zónáját vesszük figyelembe (a vízszegélytől vízszintesen max. 100 cm-en, függőlegesen pedig max. 30 cm-en belüli part menti sáv), kiderül, hogy a *G. flavipes* egyedeknek 31,04%-a, a *G. vulgatissimus* egyedeknek viszont csupán 1,42%-a repült ki a hullámoknak kitett helyen, ami jól magyarázza a két faj hullámozás okozta mortalitásában kapott különbséget. Ugyanakkor *G. flavipes* esetében az előbbi érték alapján a ténylegesen tapasztalt, hullámverésből adódó 2,16%-os mortalitásnál nagyobb arányt várhatnánk, akárcsak SCHMIDT (1996 – cit. SCHORR 2000) vizsgálatában, aki 9–18% közötti halálozást talált. A mortalitásnak azonban nem mindig maradnak hátra nyomai, ami különösen igaz lehet a hullámverés esetében, hiszen a vízbe sodort állatok elsüllyedhetnek, vagy a parton lévő sérült példányok rövid időn belül ragadozók zsákmányául eshetnek. Az esetünkben kapott arány tehát a minimális halálozást mutatja, aminél a valós érték minden valószínűség



szerint jóval nagyobb. Így kijelenthető, hogy a természetes okokra visszavezethető kirepüléskori mortalitáshoz esetenként számottevő mértékben antropogén eredetű halálozás adódhat hozzá.

Egyéb fizikai tényezők – A természetes eredetű fizikai tényezők közül a szitakötők kirepüléskori mortalitásában főként időjárási tényezők játszanak szerepet. A vedlés korai szakaszában az alacsony és a túl magas hőmérséklet egyaránt kedvezőtlen: előbbi a vedlést meggátolva vagy időtartamát meghosszabbítva (CORBET 1957), utóbbi az állat gyors kiszáradása révén hat (JAKOB és SUHLING 1999; SUHLING és MÜLLER 1996). A kirepülés későbbi fázisában a mortalitást elsősorban a szélből és az esőzésből adódó – rendszerint a leginkább sérülékeny szárnyakat érintő – sérülések és deformációk okozzák. A forrásmunkákban a szélnek tulajdonítanak nagyobb szerepet (JAKOB és SUHLING 1999), mivel a vedlő szitakötők a csendes esőt könnyen átvészelik (BENNETT és MILL 1993), és a kiadós esőzés is csak a szárnyak megkeményedése előtt jelent veszélyt (CORBET 1983; WESTERMANN 2006, ill. saját megfigyelések). Mindazonáltal a szárnyak deformálódásához elegendő lehet néhány rossz irányból és rosszkor érkező esőcsepp is, ahogy ezt egy, a szárnyait éppen bontani készülő állatnál megfigyeltük.

A zord időjárási tényezőkkel szembeni legjobb stratégiának a kirepülés késleltetése tűnik, kivárva a vedlés szempontjából kedvezőbb feltételeket. Így például a naponta kirepülő egyedek száma bizonyos időjárási változókkal (pl. napi átlaghőmérséklet) pozitív, míg másokkal (pl. átlagos szélesebesség) negatív kapcsolatban lehet (GRIBBIN és THOMPSON 1990; JAKOB és SUHLING 1999). Máskor elegendő a kirepülést az adott napon megfelelően időzíteni: hideg időben a legmelegebb délutáni órákra halasztani vagy például zápor, zivatar közeledése esetén kivárni annak elvonulását. Így hűvös időben tapasztalataink szerint – összhangban mások megfigyeléseivel (TREACHER 1996; TROTTIER 1973; WESTERMANN 2006) – a lárvák a megszokott, reggeli időpont helyett jelentős késéssel másznak ki a partra, majd ott hosszasan, akár órákon keresztül várakoznak, miközben időnként aljzatot változtatnak, és csak kora délután kezdenek vedleni. Egy-egy zápor, zivatar előtt ugyancsak megfigyelhető volt a vedlés késleltetése: a lárva az esőzést vagy a parton vészeltte át, vagy visszamászott a vízbe.

Elképzelhető, hogy ezeknek a jól működő védekező viselkedéseknek tudható be, hogy mindkét vizsgált fajnál – az irodalmi adatokhoz (KERN 1999; MÜLLER 1995) hasonlóan – meglehetősen kicsi a



fizikai tényezőknek tulajdonítható mortalitási arány. Megjegyzendő azonban, hogy az elpusztultan talált lárvák esetében a mortalitás oka legtöbbször nem állapítható meg egyértelműen, ezért az általunk ismeretlen eredetűnek tekintett halálozási esetek egy részét is okozhatták egyéb fizikai tényezők. Így eredményeink ebben az esetben is nagy valószínűséggel alulbecsültek.

Mindazonáltal a két faj közötti eltérés a Dunán (négyeszeres különbség a *G. vulgatissimus* javára) igen markáns, ami a *G. vulgatissimus* kirepülési időszakára (április 27-től június 02-ig) jellemző, kevésbé kedvező időjárási feltételekkel is magyarázható (a Közép-Tiszán hasonló összevetést az esetek kis száma miatt nem lehet tenni). Ezen felül a kedvezőtlen időjárás a vedlést, illetve a szűzrepülést késleltetve, az állatokat egyéb mortalitási tényezőknek is hosszabban teszik ki (pl. predáció, hullámverés), és ezáltal növelhetik a halálozás valószínűségét (BENNETT és MILL 1993; GRIBBIN és THOMPSON 1990; KERN 1999). Ennek alapján a *G. vulgatissimus* esetében nagyobb predációs arány lenne várható (vizsgálatunkban más halálozási ok nem volt jelentős ennél a fajnál), amit viszont saját adataink nem támasztottak alá. Így a *G. vulgatissimus* kirepülési időszakára inkább jellemző kedvezőtlenebb (tavaszi) időjárási körülményeknek a mortalitás alakulásában számottevő közvetett szerep nem tulajdonítható.

Predáció: énekesmadarak – Viszonylag sok madárfajról bizonyosodott be, hogy szitakötőkre (pl. KENNEDY 1950), vagy szűkebben folyami szitakötőkre (MÜLLER 1995) vadásznak, de ezek többsége csak alkalmi predátornak tekinthető. A billegetők ezzel szemben sokszor célzottan keresik az éppen vedlő szitakötőket (SUHLING és MÜLLER 1996), míg egyes rigófajok fészkelésük során előnyben részesítik azokat a területeket, ahol nagyobb a szitakötők denzitása (ORIANIS és WITTENBERGER 1991). Saját eredményeink is azt támasztják alá, hogy a folyami szitakötők legfontosabb predátorai a rigók és a billegetők, amelyek közül a vizsgált folyószakaszokon a feketerigó és a barázdabillegető a leggyakoribb. A Közép-Tiszán a rigók által okozott mortalitás volt meghatározó, tekintve, hogy ezek az élőhelytípusok (szinte teljesen a vízszegélyig érő, zárt, gazdag aljnövényzetű ártéri erdők) kevésbé megfelelőek a barázdabillegetők számára. A Dunán ezzel szemben azon a mintavételi szakaszon volt kiugróan magas az énekesmadarakhoz köthető predáció, ahol leginkább barázdabillegetők keresgéltek táplálék után, nem pedig feketerigók. Ez összhangban áll azokkal a megfigyelésekkel (MÜLLER 1995; SØMME 1933), amelyek



szerint a barázdabillegetők táplálékának fontos részét képezik a folyami szitakötők.

A szitakötők kirepüléskori mortalitásával kapcsolatos közleményekben a szárnyszámlálást az énekesmadarak okozta mortalitás felmérésére alkalmas módszerként említik ugyan (CORBET és BROOKS 2008), az eredmények kétség kívül alulbecsülik a valós mortalitást. Néhány alkalommal ugyanis megfigyeltük, amint a feketeterítő a vedlés kezdeti szakaszában lévő szitakötőt zsákmányolt: a lábait szárító állatot csőrével kihúzta a bőrből, és csak az exuviumot hagyta hátra. Hasonlót figyelt meg MÜLLER (1995) a billegetők esetében. Ilyen esetekben nyilvánvalóan nem maradnak vissza mortalításra utaló nyomokként szárnyak. A fiatal imágók frissen csillogó szárnya azonban minden valószínűség szerint jobban felkelti a madarak figyelmét, és ebből adódóan azokat feltehetőleg jóval nagyobb arányban is zsákmányolják, mint a kevésbé észrevehető, vedlés elején járó példányokat és a lárvákat. Például az Oderán a zsákmányolt egyedeknek csupán 5%-a nem bontotta még ki a szárnyát (MÜLLER 1995). Ezenfelül a becslés pontatlanságához a súlyosan deformálódott szárnyú (pl. hullámverést elszenvedett) példányok elfogyasztása ugyancsak hozzájárulhat, bár ez nem tekinthető kizárólag az énekesmadarak általi predációnak.

A két faj közötti nagy különbség az énekesmadarakhoz köthető mortalitási arányban eltérő kirepüléskori viselkedésükkel és egyedszámukkal indokolható. A viszonylag szűk vízszegély menti sávban és hatalmas számbeli fölényben (nyolcszoros és 26-szoros egyedszámbeli különbség!) kirepülő *G. flavipes* egyedei nagyobb egyedsűrűségük révén kétség kívül jobban felhívják magukra a figyelmet, mint a szorosabban szinkronizáltak, de jóval szélesebb sávban és csekélyebb egyedszámban, így területileg sokkal inkább elszórtan vedlő *G. vulgatissimus* egyedei. MÜLLER (1995) – szemben a mi vizsgálati eredményeinkkel – nem talált tendenciózus különbséget a két faj között a madaraknak tulajdonítható predáció tekintetében, viszont az Oderán sem az egyedszámban, sem vízszegélytől megtett távolságban nem mutatkozott az esetünkben tapasztaltakhoz hasonló eltérés. Az énekesmadarak okozta mortalitás ugyanazon a helyen évről-évre jelentős mértékben változhat, ami a változó környezeti feltételekkel függhet össze, mint például a vízállás (MÜLLER 1995) vagy az időjárás (CORBET és BROOKS 2008). Emellett a vizsgálati helyszíntől is nagymértékben függ az énekesmadaraknak – akárcsak az egyéb ragadozóknak – tulajdonítható mortalitás (BENNETT és MILL 1993; CORBET és BROOKS



2008; GRIBBIN és THOMPSON 1990). Ez a vizsgált folyószakaszokon hasonló kirepülési sajátosságokat mutató *G. flavipes* esetében is megfigyelhető volt, mivel az énekesmadarak által okozott mortalitás a Közép-Tiszán több mint négyszer akkora volt, mint a Dunán.

Predáció: tőkés récék (Anas platyrhynchos) – Ismereteink szerint elsőként figyeltünk meg tőkés récék által okozott mortalitást a folyami szitakötőknél (vö. MÜLLER 1995). Mivel a récék nem hagynak hátra a predációra utaló nyomokat (mindkét esetben egyetlen gyors mozdulattal lekapták az imágót és az exuviumot is a faágról), a megfigyeltnél valószínűleg jelentősebb szerepet játszanak a kirepüléskori mortalitásban. Mindazonáltal esetünkben mégis inkább ritkább, alkalmi predátoroknak tekinthetők, mivel tapasztalataink szerint elsősorban a vízben álló növényzet között keresték táplálékukat. Áradások idején azonban a récecsaládok nemcsak az elárasztott fák és bokrok között kutattak rendszeresen táplálék után, hanem a partra kisodort uszadéksávban is, azt csőrükkel szisztematikusan áttúrva. Ilyenkor nagy eséllyel bukkannak rá a parton vedlő szitakötőkre is. Megfigyeléseink alapján tehát a tőkés récék okozta mortalitás leginkább magas vízállás esetén lehet jelentős, ilyen időszak viszont a korábbi évekhez képest szokatlanul ritkán fordult elő a 2011-es kirepülési időszakban a Dunán. Az előbbiekből alapján az is kijelenthető, hogy a récék mindenekelőtt a *G. flavipes* vízszegélyhez közel vagy gyakran vízben álló aljzaton vedlő egyedeire jelentenek veszélyt, míg a víztől messzire eltávolodó és vízben álló aljzatot szinte sosem választó *G. vulgatissimus* egyedei alig vannak kitéve a récék általi mortalitásnak.

Saját eredményeink összhangban állnak más vizsgálatokéval, melyek szerint a tőkés récék csupán alkalmi predátorai a kirepülő szitakötőknek. Tőkés récéknél végzett gyomortartalom-elemzések során KENNEDY (1950) az összesen megvizsgált 2010 példányból csupán 127-nél talált szitakötő-maradványokat, ráadásul ezeknek is csak kisebb része származott imágóktól.

Predáció: hangyák – Eredményeink alapján a hangyák okozta mortalitás, bár lokálisan fordul elő, esetenként jelentős lehet. Tapasztalataink alapján a hangyák a kirepülési aljzatot keresgélő lárvákat, az éppen vedlő egyedeket és a közel röpképes imágókat egyaránt megtámadhatják. Érdekes azonban, hogy míg a hangyák a lárvákat több alkalommal csak megvizsgálták, majd sértetlenül hátrahagyták (talán mert nehezebben elejthető zsákmányt jelentenek), az utóbbiakat kivétel nélkül minden esetben prédának tekintették.



Amennyiben a kiszemelt zsákmány egy szitakötőlárva, az potroha csapdosásával és meneküléssel próbál szabadulni az elsőként támadó néhány hangyától. Akadálymentes terepen a lárva meglehetősen gyors menekülésre képes, vagy akár a vízbe is visszamászhat, ami a legbiztosabb megoldás arra, hogy a hangyák meghátráljanak (ennek ellenére csupán egy alkalommal figyeltük meg, hogy a lárva visszamászott a vízbe, máskor a parton próbált megszabadulni a hangyáktól). A lárva azonban a parton gyakran ütközik nehezen áthidalható tereptárgyakba, ami hátráltatja a menekülését. Megfigyeléseink szerint minél hosszabb ideig tart a menekülés, annál nagyobb eséllyel csatlakoznak újabb hangyák a társaikhoz, míg a szitakötőlárva már képtelen ellenállni a támadásnak (Függelék 34. kép). A lárvák kemény kutikulája ugyan hosszan ellenáll a harapásoknak, és az állat sokáig (akár 20 percig) szinte sértetlen marad, idővel a hangyák a kutikulát megbontva hozzáférnek a lágyabb részekhez. Egy ilyen támadásból az imágók jóval kisebb eséllyel szabadulhatnak (Függelék 35. kép), mint a lárvák. Friss kutikulájuk ugyanis annyira gyenge, hogy dacára a sokszoros méretbeli fölénynek, az imágót akár 1–2 hangya is leterítheti néhány jól irányzott harapással. Különösen sérülékeny a szitakötő szárnya, ami a harapásra hemolimfát veszelve könnyen összegyűrődik, vagy például egyetlen hangya a szitakötő lábát elkapva, a préda elmenekülését hiúsíthatja meg. Az olyan esetek pedig, amikor a táplálékot kereső hangyák a lárvabőről éppen kibújó, védekezni képtelen zsákmányra leltek, kivétel nélkül a szitakötő gyors pusztulásához vezettek.

Más odonotológiai vizsgálatokban az esetünkben tapasztalt (0,64%-os) arányhoz hasonló és annál nagyobb hangyák általi halálozásra egyaránt van példa: UBUKATA (1981) 0,4%-os, míg GRIBBIN és THOMPSON (1990) 2,3%-os hangyákhoz köthető mortalitást figyelt meg a teljes kirepülő populációra vonatkoztatva. A folyami szitakötők esetében a hangyák az eddigi megfigyelések során a predációból származó halálozások 5–45%-áért voltak felelősek (SUHLING és MÜLLER 1996).

Predáció: darazsak (Vespidae) – A forrásmunkák szerint a darazsak, elsősorban a *Vespa* és a *Vespula* génusz tagjai gyakran támadnak meg frissen kirepülő és érett szitakötőket. Bár vizsgálatunkban a darazsak csak a szitakötők alkalmi predátorai voltak, és a leírások is általában egy-egy megfigyelésről szólnak, bizonyos esetekben a darazsak okozta mortalitás a kirepülő szitakötő-populáció jelentős részét érintheti (vö. DIJKSTRA et al. 2001).



Megfigyelések szerint a darazsak saját termetüknél jóval nagyobb szitakötőket is zsákmányul ejtenek, például a *Vespula vulgaris* a nála kb. ötször nagyobb *A. cyanea*-t (DIJKSTRA et al. 2001). Hasonlót figyeltünk meg mi is, amikor egy kistermetű darázs támadását egy nála mintegy négyszer nagyobb *G. flavipes* ellen már a kezdetétől nyomon követtük (Függelék 36. kép). Ebben az esetben a frissen vedlett imágó, sikeres szárnybontást követően, az első röptére készült, amikor a támadás érte. A darázs a kiszemelt szitakötő fejénél kapaszkodott meg, mire az védekezésésként intenzív szárnymozgatásba kezdett. A rezegtetésre a darázs néhányszor visszahátrált, de mindig újabb és újabb rohamot indított. A kitartó védekezés haszталannak bizonyult, a támadásra a szitakötő idővel látszólag bénultan elterült [más esetekhez (DIJKSTRA et al. 2001) hasonlóan itt is kérdéses volt, hogy a darázs a szitakötőt a fullánkjaival valóban megbénította, avagy csak a szájszervével sebesítette meg]. Ekkor a darázs a szitakötő teljes potrohát precízen leválasztotta a torról, majd ebből lehasított egy jókora darabot, amit ezután elszállított, minden bizonnyal a közelben lévő fészekhez. Nem sokkal azután, hogy a darázs elrepült a potroh egy darabjával, a megcsonkított és mindaddig mozdulatlan szitakötő megkapaszkodott és rövid szárnyrezegtetésbe kezdett. Néhány perc elteltével azonban a darázs visszatért, s a prédát ismét a fejénél támadta. A szitakötő ugyan újra védekezni próbált, de a darázs másodszor is leterítette. Ez alkalommal a torról választott le egy nagyobb darabot, amit megint elszállított. A szitakötő ezután már nem mozdult, a darázs pedig újra és újra visszatért, míg a zsákmányt több részletben el nem hordta.

Predáció: pókok – Bár a pókok egyes esetekben tekintélyes mértékű mortalitást okoznak (a teljes kirepülő populáció 0,9–12,5%-át), és olykor a legfőbb predátorai a szitakötőknek, ez elsősorban állóvizeknél jellemző (BENNETT és MILL 1993; GRIBBIN és THOMPSON 1990; MATHAVAN és PANDIAN 1977). Folyami szitakötőknél legfeljebb alkalmi predátoroknak tekinthetők (SUHLING és MÜLLER 1996), s ezt saját megfigyeléseink is alátámasztják (Függelék 37. kép). A folyami szitakötők esetében ugyanis egyedül KERN (1999) talált jelentősebb (az összmortalitásból 20,5%) pókok általi halálozási arányt az Allerbeeke csatornánál, és ő is csupán egyetlen évben, amikor a *G. vulgatissimus* frissen kirepült imágói a hideg idő és a tartós esőzések miatt a szűzrepülést elhalasztva a sűrű növényzet között hosszabban időztek, s így a talajlakó pókok nagyobb eséllyel találtak rájuk.



Összegezve az ismereteinket, a *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* kirepüléskori mortalitása előzetes feltevéseinknek megfelelően alakult. Eredményeink azt mutatják, hogy az eltérő kirepülési stratégiájú fajoknál mind a halálozási arány, mind a mortalitásért felelős tényezők jelentősen különböznek: a nagyobb egyedszámú, a vízszegélyhez közeli, szűk sávban kirepülő egyedekből álló populációkban (*G. flavipes*) nagyobb a halálozások aránya, mint a kis egyedszámú és a vízszegélytől távolabb, szélesebb sávban és így területileg elszórtan vedlő egyedekből álló populációkban (*G. vulgatissimus*). Ez egyrészt abból adódik, hogy a nagyobb sűrűségben kirepülő populációnál nagyobb a predációs nyomás, másrészt a vízszegélyhez közel vedlő egyedek jobban ki vannak téve a hullámverésből adódó mortalitásnak. Azt, hogy a fajok között a mortalitásban fennálló különbségek az eltérő kirepülési stratégiával függenek össze, megerősíti az az eredmény, hogy a mortalitás denzitásfüggését csak területileg nagyobb egyedszámban kirepülő *G. flavipes* esetében tapasztaltuk.

Az antropogén eredetű hullámverés a Dunán a *G. flavipes* összes halálozásának mintegy egyharmadáért volt felelős. Bár esetünkben a teljes populációhoz képest ez csupán mintegy 2%-os mortalitást jelentett, a valós érték ennél minden bizonnyal nagyobb, és előrevetíti annak lehetőségét is, hogy a hajóforgalom növekedésével megnő ez az arány is. Különösen kiemelt jelentőségű lehet ez a probléma a ritka, védett fajok esetében, mint a folyami szitakötők. Ráadásul nem csak a gyakoribbnak tekinthető *G. flavipes* esetében van így, hanem érinti a vízszegélyhez szintén közel kirepülő *O. cecilia* és *O. forcipatus* hazai viszonylatban még értékesebb és sérülékenyebb populációit is. Esetünkben ugyan a *G. vulgatissimus* nem tekinthető a hullámverés szempontjából veszélyeztetettnek, más európai folyókon, ahol a kirepülésük a vízszegélyhez közel történik (MÜLLER 1995; WESTERMANN et al. 1995), ennek a fajnak a populációiban is okozhat veszteséget a hajók által keltett hullámverés.



6. Összefoglalás

Munkánk során a folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) kirepülési jellemzőit tanulmányoztuk részletesen több magyarországi folyó mentén, az exuviumok mennyiségi gyűjtésén alapuló vizsgálati módszerrel. Célkitűzéseink között szerepelt feltárni a folyamiszitakötő-együttes fajösszetételét, a fajok mennyiségi viszonyait, fenológiáját, kirepülési mintázatát, kirepüléskori ivararányát és mortalitását, valamint a lárvák kirepülést megelőző viselkedését eltérő adottságú élőhelyeken.

A folyami szitakötők exuviumainak teljes kirepülési időszakra kiterjedő, rendszeres, mennyiségi gyűjtését három vizsgálati évben (2008, 2009 és 2011) három magyarországi folyó (Tisza, Szamos és Duna) összesen hat különböző szakaszán végeztük el. Ezekben a folyószakaszokon az exuviumokat egységesen 20 méteres partszakaszokon szedtük össze. A lárvák kirepülést megelőző viselkedésének a vizsgálatához minden egyes intakt exuvium esetében rögzítettük annak vízszegélytől mért távolságát, valamint az imágóvédelemhez választott aljzat típusát. Az előbbi sajátosságokat alkalmi gyűjtések során a Rábán és több kisvízfolyáson is felmértük. A kirepüléskori mortalitás vizsgálatához összegyűjtöttük az elpusztult, sérült állatokat és a madarak által hátrahagyott szitakötőszárnyakat, továbbá feljegyeztük a mortalitás okát.

Munkánk során új adatokkal bővítettük ismereteinket a folyami szitakötők hazai elterjedéséről és mennyiségi viszonyairól. Bizonyítottuk a négy folyamiszitakötő-faj együttes előfordulását Dunában és a Szentendrei-Dunában, és elsőként szolgáltatunk adatokat az itteni együttesek mennyiségi összetételéről. A folyamiszitakötő-együttes összetétele markánsan különbözött a vizsgált Tisza-szakaszokon, míg a Szamos torkolata alatti Tisza-szakasz és a szamosi szakasz egymáshoz nagyon hasonló volt. A Duna vizsgált szakaszai a mennyiségi viszonyok alapján a duzzasztott Közép-Tiszával mutattak hasonlóságot, fajösszetételük tekintetében viszont ettől különböztek. Eredményeinkkel először bizonyítottuk, hogy a *G. flavipes* mennyiségi viszonyainak alakulásában meghatározó kedvezőtlen tényező a kövezés jelenléte.

Vizsgálataink során újabb adatokkal támasztottuk alá az eddigi ismereteket a hazai folyami szitakötők fenológiájára vonatkozóan. Eredményeink alapján megállapítható, hogy a fajok kirepülési sorrendjének és a kirepülési időszakok elkülönülésének sajátosságai nagy valószínűséggel általános érvényűek a Kárpát-medence nagy folyóiban.



Összefoglalás

Eredményeink alátámasztják, hogy a tavaszi és nyári típusú kirepülési mintázat nem minden esetben különíthető el egyértelműen, ráadásul ugyanaz a faj bizonyos feltételek mellett tipikus tavaszi típusú, míg más feltételek mellett tipikus nyári típusú fajként is viselkedhet. Eddigi ismereteink alapján első alkalommal vizsgáltuk a naponta kirepülő egyedek száma és az aktuális víz hőmérséklet, valamint az aktuális víz állás közötti összefüggést folyami szitakötőknél. A hőmérséklettel pozitív, a víz állással negatív korrelációt találtunk, ugyanakkor a két tényező hatása nem választható szét egyértelműen. Eredményeink alapján a kirepülés kezdetéig számított hőösszeg és a kirepülés kezdetekor mért aktuális víz hőmérséklet együttesen határozza meg a kirepülés kezdetét, valamint ebben szerepe lehet a lárvális fejlődés teljes időszakára jellemző hőösszegnek is. A folyami szitakötőkre jellemzőnek tartott protandriát saját eredményeink valamennyi vizsgált faj esetében megerősítik.

A kirepüléskori ivararányban következetes eltolódást valamelyik ivar javára nem tapasztaltunk, hanem évek és élőhelyek közötti variabilitás mutatkozott. A két *Gomphus*-faj esetében a kirepüléskori ivararány a kirepülést megelőző év víz hőmérsékletével volt összefüggésben. A víz hőmérséklet hatása a kirepüléskori ivararányra valószínűleg a csoporthasadáson keresztül közvetített: a lárvák víz hőmérséklettől függő méretű kisebb csoportja, amely a hímek gyorsabb fejlődése miatt nem egyenlő arányban tartalmaz hímeket és nőstényeket, befolyásolja a kirepüléskori ivararányt.

Megállapítottuk, hogy a folyami szitakötők lárvái által a vízszegélytől az imágóvédelem helyéig megtett távolság faji sajátosságokból ered, amit a lokális tényezők (pl. partmeredekség, víz állás) jelentősen befolyásolnak. Eredményeink arra utalnak, hogy a *G. vulgatissimus* esetében (amelynél a kirepüléshez hosszú idő szükséges) a nagy távolság megtétele az éppen vedlő egyedek hirtelen vízszintemelkedés miatti elsodródását segít elkerülni, továbbá az egyedek nagyobb területen történő szétszóródása csökkentheti a predációból adódó mortalitás mértékét. Eredményeink alapján a vizsgált fajok lárvái nem részesítik előnyben egyik típusú aljzatot sem. A választott aljzatok aránya a partszakaszon rendelkezésre álló aljzatok arányával mutatott kapcsolatot, azon a távolságtartományon belül, amit az adott faj lárvái a vízszegélytől a kirepülés helyéig megtesznek. Így tehát az imágóvédelem szempontjából nem az aljzat milyensége a meghatározó, hanem annak megfelelő távolsága a vízszegélytől.



Összefoglalás

A két *Gomphus*-faj kirepüléskori mortalitásában markáns különbséget tapasztaltunk, akárcsak a halálozásért felelős tényezőkben. Ez a különbég a kirepülés stratégiájával és a populációmérettel lehet összefüggésben: a nagyobb egyedszámú, a vízszegélyhez közeli, szűk sávban kirepülő egyedekből álló populációkban (*G. flavipes*) nagyobb a halálozások aránya, mint a kis egyedszámú és a vízszegélytől távolabb, szélesebb sávban és így területileg elszórtan vedlő egyedekből álló populációkban (*G. vulgatissimus*). Ez egyrészt abból adódik, hogy a nagyobb sűrűségben kirepülő populációnál nagyobb a predációs nyomás, másrészt a vízszegélyhez közel vedlő egyedek jobban ki vannak téve a hullámverésből adódó mortalitásnak. Ez utóbbi természetvédelmi szempontból is figyelmet érdemlő tényező.



7. Summary

Emergence characteristics of riverine dragonflies (Odonata: Gomphidae) were studied in details on the basis of the systematic collections of exuviae along Hungarian rivers. Our aims were to find out the species composition, abundance, phenology, emergence pattern, sex ratio at emergence, mortality during emergence as well as larval emergence behaviour of the riverine dragonflies at different sites.

Systematic collections of exuviae were carried out during the whole emergence period in three years (2008, 2009 and 2011) at six different sites along the rivers Tisza, Szamos and Danube. At each sampling site exuviae were collected on standardised areas, 20 meter long stretches of the riverbanks. To study emergence behaviour, in the case of all exuviae found in situ, the distance travelled by the larvae from the water line to the emergence site and the type of the selected emergence support were recorded. Emergence behaviour was occasionally studied along the river Rába and several small watercourses too. To quantify the rates and the causes of mortality, dead and damaged specimens as well as dragonfly wings left behind by birds were collected and the causes of mortality were noted.

In our study new data were given on the distribution and abundance of species. In the case of the Danube branches along the Szentendrei-sziget the co-occurrence of the four Hungarian gomphid species as well as data on the size of their populations were reported for the first time. Remarkable differences were found in species composition and abundances of gomphids between sites along the river Tisza, while the Tisza site upstream the mouth of the river Szamos and the Szamos site were similar. The Danube sites and the dammed Middle-Tisza site were similar in abundances but differed in species number. In this study we gave the first evidence of the negative influence of paving on the abundance of *G. flavipes*.

The knowledge on the phenology of the studied species was supported by our new results. The described seasonal placement and separation of emergence periods of the studied species are most likely to be general in the rivers of the Carpathian basin. Our results support that the classification of species into 'spring' or 'summer' species based on the emergence pattern is not unambiguous in every case. Moreover, emergence pattern of a given species can be of either 'spring' or 'summer' type under different conditions. Up to date it was the first



Summary

attempt to study the relationships between the daily numbers emerging and the actual water temperature and the actual water level in riverine dragonflies. In the former case positive, while in the latter case negative correlation was found. However, the influence of the two factors could not be clearly distinguished. Based on our results the temperature sums and the actual water temperatures jointly determine the onset of emergence, but it may also be influenced by the temperature sum during the whole period of larval development. In all studied species the protandry, which is thought to be typical of riverine dragonflies, was confirmed by our results.

The sex ratio at emergence showed no consistent bias toward one sex, but varied between sites and years. In the two *Gomphus* species the sex ratio at emergence was correlated with the water temperature in the year preceding emergence. We concluded that the effect of water temperature can be mediated through cohort-splitting; temperature-dependent development of minor cohorts, including unequal proportions of males and females due to the faster development of male larvae, affects the sex ratio at emergence.

The distance travelled by the larvae from the water line to the emergence site proved to be typical of the species, but was influenced by local factors (e.g. water level, slope of the riverbank). Long distance climbed by *G. vulgatissimus* larvae (in which it takes a long time to complete the emergence) may reduce the risk of being washed away by rapid floods during emerging. Furthermore, the scattering of the specimens in a larger area may also decrease the risk of predation.

In this study the gomphid larvae were not found to choose a given type of support in higher ratio than the other ones. Support-selection for emergence was dependent on the ratio of available structures within the distance the larvae crawled from the water line to the emergence site. Thus, not the type but the appropriate distance from the water line of the substrate is substantial for emergence.

The mortality rate remarkably differed between the two *Gomphus* species, such as the factors contributing to mortality. The difference may be in association with the population size and the emergence strategy: mortality rate is higher in populations of individuals emerging in larger numbers close to the water line in a rather narrow stretch (*G. flavipes*), while mortality rate is lower in populations of individuals emerging in small numbers far from the water line and being scattered in a larger area (*G. vulgatissimus*). Higher mortality in dense populations is mainly



Summary

attributed to higher predation pressure; on the other hand individuals emerging close to the water line suffer higher mortality caused by artificial waves. The latter should be considered as an important factor in point of view of nature protection.



8. Köszönetnyilvánítás

Tisztelettel köszönöm témavezetőimnek, Dr. Dévai Györgynek és Dr. Nagy Sándor Alexnek, hogy bizalmukat kiérdemelve részt vehettem a doktori képzésben. Külön köszönettel tartozom Dr. Dévai Györgynek, aki kutatómunkámat mindvégig figyelemmel kísérte, és hasznos tanácsaival, értékes tapasztalataival segítette.

Köszönet illeti Dr. Jakab Tibort, akitől a legtöbbet tanultam a folyami szitakötőkről, megosztotta velem tapasztalatait, ismereteit, és szakmai kérdésekben mindig a segítségemre volt. A legnagyobb hálával Dr. Móra Arnoldnak és Hajdu Kálmánnak tartozom, akik önzetlenül és önfeláldozóan támogatták szakmai törekvéseimet, nélkülözhetetlen segítséget nyújtottak a terepmunkában, és akik nélkül ez a disszertáció sosem készült volna el.

Köszönet illeti a Hidrobiológiai Tanszék minden munkatársát, hogy valamennyien a segítségemre voltak, ha problémám adódott. Külön köszönöm Kalmár Attilának, Gyulavári Hajnalkának és Polyák Lászlónak az önzetlen, baráti és szakmai támogatásukat.

Köszönettel tartozom a Felső-Tisza-vidéki Vízügyi Igazgatóságnak a felső-tiszai és szamosi vizsgálatok lehetőségeinek biztosításáért, személy szerint pedig Bodnár Gáspár igazgatónak, Uray Károly szakaszmérnöknek és a Tóth családnak. Köszönöm a Felső-Tisza-vidéki, a Közép-Tisza-vidéki, a Tiszántúli és a Közép-Duna-völgyi Vízügyi Igazgatóságnak, hogy a szükséges hidrológiai információkat a rendelkezésemre bocsátották, valamint Tolnai Ritának és Csépes Eduárdnak az adatok megszerzésében nyújtott közreműködését.

Hálásan köszönöm Lindner Andrásnak a hasznos segítségét a német nyelvű szakcikk fordításában. Végül köszönöm egész családomnak – szüleimnek, nagyszüleimnek, testvéreimnek –, hogy tanulmányaimat és kutatómunkámat mindvégig feltétel nélkül támogatták és segítették.

Vizsgálataimat anyagilag a DE TEK TTK Hidrobiológiai Tanszéke és a Magyar Vidékért Alapítvány támogatta. A disszertáció elkészítését a TÁMOP-4.2.2/B-10/1-2010-0024 számú projekt támogatta. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósult meg.



9. Irodalomjegyzék

9.1. Az értekezésben hivatkozott publikációk jegyzéke

- AMBRUS, A. – BÁNKUTI, K. – CSÁNYI, B. – JUHÁSZ, P. – KOVÁCS, T. (1998): Larval data to the Odonata fauna of Hungary. – *Odonata stadium larvale* 2: 41–52.
- AMBRUS, A. – BÁNKUTI, K. – KOVÁCS, T. (1997): A szitakötők populációszintű monitorozása. In: FORRÓ, L. (szerk.): Rákok, szitakötők és egyenesszárnyúak. Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer V. – Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, pp. 35–49.
- AOKI, T. (1999): Larval development, emergence and seasonal regulation in *Asiagomphus pryeri* (Selys) (Odonata: Gomphidae). – *Hydrobiologia* 394: 179–192.
- ASKEW, R.R. (2004): The dragonflies of Europe. Second edition. – Harley Books, Colchester, 308 pp.
- BAIRD, I.R.C. – BURGIN, S. (2013): An emergence study of *Petalura gigantea* (Odonata: Petaluridae). – *International Journal of Odonatology*, DOI: 10.1080/13887890.2013.798580
- BAKER, R.L. – FORBES, M.R.L. – PROCTOR, H.C. (1992): Sexual differences in development and behaviour of larval *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). – *Canadian Journal of Zoology* 70: 1161–1165.
- BANKS, M.J. – THOMPSON, D.J. (1987): Regulation of damselfly populations: the effects of larval density on larval survival, development rate and size in the field. – *Freshwater Biology* 17: 357–365.
- BENKE, A.C. – BENKE, S.S. (1975): Comparative dynamics and life histories of coexisting dragonfly populations. – *Ecology* 56: 302–317.
- BENNETT, S. – MILL, P.J. (1993): Larval development and emergence in *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). – *Odonatologica* 22: 133–145.
- BERZI-NAGY, L. (2009): A sárgás szitakötő (*Gomphus flavipes*; Odonata: Gomphidae) vizsgálata a Tisza szolnoki szakaszán. – Szakdolgozat, kézirat, Debreceni Egyetem Hidrobiológiai Tanszék, Debrecen, 30 pp.
- BEUTLER, H. (1986): Zur Schlupfrate und zum Geschlechterverhältnis einheimischer Großlibellen (Anisoptera) (Odonata). – *Entomologische Abhandlungen* 49/10: 201–209.
- BRAUNE, E. – RICHTER, O. – SÖNDGERATH, D. – SUHLING, F. (2008): Voltinism flexibility of a riverine dragonfly along thermal gradients. – *Global Change Biology* 14: 470–482.
- BRIED, J.T. – D'AMICO, F. – SAMWAYS, M.J. (2012): A critique of the dragonfly delusion hypothesis: why sampling exuviae does not avoid bias. – *Insect Conservation and Diversity* 5: 398–402.



- BURCHER, C.L. – SMOCK L.A. (2002): Habitat distribution, dietary composition and life history characteristics of odonate nymphs in a blackwater coastal plain stream. – *American Midland Naturalist* 148: 75–89.
- CARCHINI, G. – NICOLAI, P. (1984): Food and time resource partitioning in two coexisting *Lestes* species (Zygoptera: Lestidae). – *Odonatologica* 13: 461–466.
- CORBET, P.S. (1952): An adult population study of *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Odonata: Coenagrionidae). – *Journal of Animal Ecology* 21: 206–222.
- CORBET, P.S. (1954): Seasonal regulation in British dragonflies. – *Nature* 174: 655.
- CORBET, P.S. (1957): The life-history of the emperor dragonfly *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). – *Journal of Animal Ecology* 26: 1–69.
- CORBET, P.S. (1958): Temperature in relation to seasonal development of British dragonflies (Odonata). – *Proceedings Tenth International Congress of Entomology* 2: 755–757.
- CORBET, P.S. (1959): Notes on the insect food of the Nile Crocodile in Uganda. – *Proceeding of the Royal Entomological Society London* 34: 17–22.
- CORBET, P.S. (1983): A biology of dragonflies. Facsimile reprint. – E.W. Classey Ltd., Faringdon, XVI + 247 pp., VI Plates.
- CORBET, P.S. (1999): Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. – Harley Books, Colchester, 829 pp.
- CORBET, P.S. – BROOKS, S.J. (2008): Dragonflies. – HarperCollins Publishers, London, 454 pp.
- CORBET, P.S. – HARVEY, I.F. (1989): Seasonal regulation in *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). 1. Seasonal development in Nature. – *Odonatologica* 18: 133–145.
- CORBET, P.S. – HOESS, R. (1998): Sex ratio of Odonata at emergence. – *International Journal of Odonatology* 1: 99–118.
- CORBET, P.S. – SUHLING, F. – SOENDGERATH, D. (2006): Voltinism of Odonata: a review. – *International Journal of Odonatology* 9: 1–44.
- CORBET, S.A. (1959): The larval development and emergence of *Aeshna cyanea* (Müll.) (Odon., Aeshnidae). – *Entomologist's Monthly Magazine* 95: 241–245.
- COTHRAN, M.L. – THORP, J.H. (1982): Emergence patterns and size variation of Odonata in a thermal reservoir. – *Freshwater Invertebrate Biology* 1: 30–39.
- CROWLEY, P.H. – JOHANSSON, F. (2002): Sexual dimorphism in Odonata: age, size, and sex ratio. – *Oikos* 96: 364–378.
- CZIROK, A. – HORVAI, V. – GYULAVÁRI, H.A. (2009): A makrogerinctelen fauna változása a Völgységi-patak hossz-szelvényében egyes biotikus indexek alapján. – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 20: 27–39.



- DE BLOCK, M. – STOKS, R. (2003): Adaptive sex-specific life history plasticity to temperature and photoperiod in a damselfly. – *Journal of Evolutionary Biology* 16: 986–995.
- DÉVAI, GY. – MÁTYUS, B.I. – MISKOLCZI, M. – JAKAB, T. (2010): Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) előfordulási sajátosságai a Tiszában exuviumvizsgálatok alapján. In: LÓKI, J. (szerk.): Interdiszciplinaritás a természet- és társadalomtudományokban. Tiszteletkötet Szabó József geográfus professzor 70. születésnapjára. – Debreceni Egyetem Természetföldrajzi és Geoinformatikai Tanszéke, Debrecen, p. 61–70.
- DÉVAI, GY. – MISKOLCZI, M. – PÁLOSI, G. – DÉVAI, I. – HARANGI, J. (1994): A magyarországi szitakötő-imágók (Insecta: Odonata) 1982-ig közölt előfordulási adatainak bemutatása UTM hálótérképeken. – *Studia odonatologica hungarica* 2: 5–100.
- DIJKSTRA, K.-D.B. (szerk.) (2006): Field guide to the dragonflies of Britain and Europe. – British Wildlife Publishing, Gillingham, 320 pp.
- DIJKSTRA, K.-D.B. – CORDERO RIVERA, A. – ANDRÉS, J.A. (2001): Repeated predation of Odonata by the hornet *Vespa crabro* (Hymenoptera: Vespidae). – *International Journal of Odonatology* 4: 17–21.
- DINGEMANSE, N.J. – KALKMAN, V.J. (2008): Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands. – *Ecological Entomology* 33: 394–402.
- EHMANN, H. (1992): Wiederentdeckung von *Stylurus flavipes* (Charpentier) in Österreich (Anisoptera: Gomphidae). – *Libellula* 11: 77–80.
- FALCK, J. – JOHANSSON, F. (2000): Patterns in size, sex ratio and time at emergence in a south Swedish population of *Sympetrum sanguineum* (Odonata). – *Aquatic Insects* 22: 311–317.
- FARKAS, A. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2011): A folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) lárváinak kirepülést megelőző viselkedése a Tisza vízrendszerén exuviumfelmérések alapján. – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 26: 53–66.
- FARKAS, A. – JAKAB, T. – TÓTH, A. – KALMÁR, A.F. – DÉVAI, GY. (2012): Emergence patterns of riverine dragonflies (Odonata: Gomphidae) in Hungary: variations between habitats and years. – *Aquatic Insects* DOI: 10.1080/01650424.2012.643030
- FERRERAS-ROMERO, M. (1997): The life history of *Boyeria irene* (Fonscolombe, 1838) (Odonata: Aeshnidae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). – *Hydrobiologia* 345: 109–116.
- FERRERAS-ROMERO, M. – CORBET, P.S. (1999): The life cycle of *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) (Odonata: Cordulegasteridae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). – *Hydrobiologia* 405: 39–48.
- FERRERAS-ROMERO, M. – GARCÍA-ROJAS, A.M. (1995): Life-history patterns and spatial separation exhibited by the odonates from a Mediterranean inland catchment in southern Spain. – *Vie et Milieu* 45: 157–166.



- FERRERAS-ROMERO, M. – ATIENZAR, M.D. – CORBET, P.S. (1999): The life cycle of *Onychogomphus uncatatus* (Charpentier, 1840) (Odonata: Gomphidae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain): an example of protracted larval development in the Mediterranean basin – *Archiv für Hydrobiologie* 144: 215–228.
- FICSÓR, M. (2011): Adatok a folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) északkelet-magyarországi előfordulásához lárvavizsgálatok alapján. – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 26: 67–74.
- FLENNER, I. – RICHTER, O. – SUHLING, F. (2010): Rising temperature and development in dragonfly populations at different latitudes. – *Freshwater Biology* 55: 397–410.
- FOSTER, S.E. – SOLUK, D.A. (2004): Evaluating exuvia collection as a management tool for the federally endangered Hine's emerald dragonfly, *Somatochlora hineana* Williamson (Odonata: Cordulidae). – *Biological Conservation* 118: 15–20.
- FUSELIER, L. – DECKER, P. – LUNSKI, J. – MASTEL, T. – SKOLNESS, S. (2007): Sex differences and size at emergence are not linked to biased sex ratios in the Common Green Darner, *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae). – *Journal of Freshwater Ecology* 22: 107–117.
- GEISSEN, H.-P. (2000): Gomphidae vom südlichen Mittelrhein (Odonata). – *Libellula* 19: 157–174.
- GERKEN, B. – STERNBERG, K. (1999): Die Exuvien Europäischer Libellen (Insecta, Odonata). – *Arnika & Eisvogel, Höxter & Jena*, VI + 354 pp.
- GIBBS, K.E. – BRADEEN, B. – BOLAND, D. (2004): Spatial and temporal segregation among six species of coexisting *Ophiogomphus* (Odonata: Gomphidae) in the Aroostook River, Maine. – *Northeastern Naturalist* 11: 295–312.
- GRIBBIN, S.D. – THOMPSON, D.J. (1990): A quantitative study of mortality at emergence in the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). – *Freshwater Biology* 24: 295–302.
- GRIBBIN, S.D. – THOMPSON, D.J. (1991): Emergence of the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae) from two adjacent ponds in northern England. – *Hydrobiologia* 209: 123–131.
- HAMMER, Ø. – HARPER, D.A.T. – RYAN, P.D. (2001): PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. – *Palaeontologia Electronica* 4/1: 1–9 pp. (http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- HARTUNG, H. (1996): *Gomphus (Stylurus) flavipes* als Opfer von Vögeln nach dem Schlupf an der Oder (Anisoptera: Gomphidae). – *Libellula* 15: 211–212.
- HASSALL, C. – THOMPSON, D.J. – FRENCH, G.C. – HARVEY, I.F. (2007): Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. – *Global Change Biology* 13: 933–941.



- HORVÁTH, G. (2012): Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) populációinak exuviumokon alapuló felmérése a Tisza szegedi szakaszán. – OTDK dolgozat, kézirat, Szegedi Tudományegyetem, Szeged, 63 pp.
- HUGGINS, D.G. – DUBOIS, M.B. (1982): Factors affecting microdistribution of two species of burrowing dragonfly larvae, with notes on their biology (Anisoptera: Gomphidae). – *Odonatologica* 1: 1–14.
- INGRAM, B.R. (1976): Life histories of three species of *Leptidae* in North Carolina, United States (Zygoptera). – *Odonatologica* 5: 231–244.
- INGRAM, B.R. – JENNER, C.E. (1976): Influence of photoperiod and temperature on developmental time and number of molts in nymphs of two species of Odonata. – *Canadian Journal of Zoology* 54: 2033–2045.
- JACOBS, M.E. (1955): Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. – *Ecology* 36: 566–586.
- JAKAB, T. (2006): A Tisza-tó és a Közép-Tisza szitakötő-fajegyütteseinek (Insecta: Odonata) összehasonlító elemzése. Doktori (PhD) értekezés. – Debreceni Egyetem Kossuth Egyetemi Kiadója, Debrecen, 131 pp.
- JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2008): A folyami szitakötők előfordulása Magyarországon a lárva- és exuviumadatok alapján. – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 18: 53–65.
- JAKOB, C. – SUHLING, F. (1999): Risky times? Mortality during emergence in two species of dragonflies (Odonata: Gomphidae, Libellulidae). – *Aquatic Insects* 21: 1–10.
- JOHANSSON, F. – CROWLEY, P.H. – BRODIN, T. (2005): Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). – *Biological Journal of the Linnean Society* 86: 507–513.
- JOHNSON, C. (1963): A note on synchronized emergence in *Gomphus vastus* Walsh (Odonata: Gomphidae). – *Canadian Entomologist* 95: 69.
- JOHNSON, C. (1968): Seasonal ecology of the dragonfly *Oplonaeschna armata* Hagen (Odonata: Aeshnidae). – *American Midland Naturalist* 80: 449–457.
- JOHNSON, D.M. – CROWLEY, P.H. (1980): Habitat and seasonal segregation among coexisting odonate larvae. – *Odonatologica* 9: 297–308.
- KALKMAN, V.J. – BOUDOT, J.-P. – BERNARD, R. – CONZE, K.-J. – DE KNIJF, G. – DYATLOVA, E. – FERREIRA, S. – JOVIĆ, M. – OTT, J. – RISERVATO, E. – SAHLÉN, G. (2010): European Red List of Dragonflies. – Publications Office of the European Union, Luxembourg, VIII + 28 pp.
- KENNEDY, H. (1950): The relation of American dragonfly-eating birds to their prey. – *Ecological Monographs* 20: 103–142.
- KERN, D. (1999): Langzeituntersuchungen zur Populationsentwicklung und zum Lebenszyklus von *Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus) an einem nordwestdeutschen Fließgewässer (Anisoptera: Gomphidae). – *Libellula* 18: 107–132.
- KIAUTA, B. (1969): Sex chromosomes and sex determining mechanisms in Odonata, with a review of the cytological conditions in the family



- Gomphidae, and references to the karyotypic evolution of the order. – *Genetica* 40: 127–157.
- KORMONDY, E.J. – GOWER, J.L. (1965): Life history variations in an association of Odonata. – *Ecology* 46: 882–886.
- LAWTON, J.H. (1972): Sex ratios in Odonata larvae, with particular reference to the Zygoptera. – *Odonatologica* 1: 209–219.
- LEIPELT, K.G. – SUHLING, F. (2001): Habitat selection of larval *Gomphus graslinii* and *Oxygastra curtisii* (Odonata: Gomphidae, Corduliidae). – *International Journal of Odonatology* 4: 23–34.
- LUTZ, P.E. (1968): Effects of temperature and photoperiod on larval development in *Lestes eurinus* (Odonata: Lestidae). – *Ecology* 49: 637–644.
- LUTZ, P.E. (1974a): Effects of temperature and photoperiod on larval development in *Tetragoneuria cynosura* (Odonata: Libellulidae). – *Ecology* 55: 370–377.
- LUTZ, P.E. (1974b): Environmental factors controlling duration of larval instars in *Tetragoneuria cynosura* (Odonata). – *Ecology* 55: 630–637.
- LUTZ, P.E. – MCMAHAN, E.A. (1973): Five-year patterns of emergence in *Tetragoneuria cynosura* and *Gomphus exilis* (Odonata). – *Annals of the Entomological Society of America* 66: 1343–1348.
- MAIER, M. – WILDERMUTH, H. (1991): Ökologische Beobachtungen zur Emergenz einiger Anisopteren an Kleingewässern. – *Libellula* 10: 89–104.
- MARTIN, K.H. (2010): The transition zone: impact of riverbanks on emergent dragonfly nymphs. Implications for riverbank restoration and management. – Doktori (PhD) értekezés, kézirat, Antioch University New England, Keene, New England, 104 pp.
- MATHAVAN, S. – PANDIAN, T.J. (1977): Patterns of emergence, import of egg energy and energy export via emerging dragonfly populations in a tropical pond. – *Hydrobiologia* 54: 257–272.
- MÁTYUS, B.I. (2006): Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) populációinak felmérése a Felső-Tiszában. – Diplomamunka, kézirat, Debreceni Egyetem Hidrobiológiai Tanszék, Debrecen, 45 pp.
- MIKOLAJEWSKI, D.J. – BRODIN, T. – JOHANSSON, F. – JOOP, G. (2005): Phenotypic plasticity in gender specific life-history: effect of food availability and predation. – *Oikos* 110: 91–100.
- MILLER, P.L. (1964): Notes on *Ictinogomphus ferox* Rambur (Odonata, Gomphidae). – *Entomologist* 97: 52–66.
- MÓRA, A. – CSÉPES, E. – TÓTH, M. – DÉVAI, GY. (2008): Spatio-temporal variations of macroinvertebrate community in the Tisza River (NE Hungary). – *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 54: 181–190.
- MÜLLER, O. (1995): Ökologische Untersuchungen an Gomphiden (Odonata: Gomphidae) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Larvenstadien.



- Dissertation, Humboldt-Universität, Berlin. – Cuvillier Verlag, Göttingen, VIII + 234 pp.
- MÜLLER, O. – SCHÜTTE, C. – ARTMEYER, C. – BURBACH, K. – GRAND, D. – KERN, D. – LEIPELT, K.G. – MARTENS, A. – PETZOLD, F. – SUHLING, F. – WEIHRACH, F. – WERZINGER, J. – WERZINGER, S. (2000): Entwicklungsdauer von *Gomphus vulgatissimus*: Einfluss von Gewässertyp und Klima (Odonata: Gomphidae). – *Libellula* 19: 175–198.
- MÜLLER, Z. (2007): Szitakötő-fajegyüttesek tér- és időbeli változásainak szünbiológiai elemzése. Doktori (PhD) értekezés. – Debreceni Egyetem Kossuth Egyetemi Kiadója, Debrecen, 128 pp.
- NAGY, H.B. (2010): a mocsári szitakötő (*Libellula fulva* Müller, 1764) populációdinamikája a Bihari-sík kisvízfolyásaiban. – Doktori (PhD) értekezés, kézirat, Debreceni Egyetem Hidrobiológiai Tanszék, Debrecen, 113 pp.
- NORLING, U. (1976): Seasonal regulation in *Leucorrhinia dubia* (Vander Linden) (Anisoptera: Libellulidae). – *Odonatologica* 5: 245–263.
- NORLING, U. (1984a): Life history patterns in the northern expansion of dragonflies. – *Advances in Odonatology* 2: 127–156.
- NORLING, U. (1984b): The life cycle and larval photoperiodic responses of *Coenagrion hastulatum* (Charpentier) in two climatically different areas (Zygoptera: Coenagrionidae). – *Odonatologica* 13: 429–449.
- NORLING, U. (1984c): Photoperiodic control of larval development in *Leucorrhinia dubia* (Vander Linden): A comparison between populations from Northern and Southern Sweden (Anisoptera: Libellulidae). – *Odonatologica* 13: 529–550.
- ORIAN, G.H. – WITTENBERG, J.F. (1991): Spatial and temporal scales in habitat selection. – *The American Naturalist* 137: 29–49.
- PETRI, A. – P. HOLLÓ, I. – NAGY-LÁSZLÓ, ZS. – DEÁK, CS. (2012): Dél-alföldi szikes jelleggel összefüggésbe hozható állóvizek makroszkopikus vízi gerinctelen faunájának összehasonlítása. – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 28: 141–165.
- PRITCHARD, G. (1982): Life-history strategies in dragonflies and the colonization of North America by the genus *Argia* (Odonata: Coenagrionidae). – *Advances in Odonatology* 1: 227–241.
- PURSE, B.V. – THOMPSON, D.J. (2003): Emergence of the damselflies, *Coenagrion mercuriale* and *Ceriagrion tenellum* (Odonata: Coenagrionidae), at their northern range margins, in Britain. – *European Journal of Entomology* 100: 93–99.
- RAEBEL, E.M. – MERCKX, T. – RIORDAN, P. – MACDONALD, D.W. – THOMPSON, D.J. (2010): The dragonfly delusion: why it is essential to sample exuviae to avoid biased surveys. – *Journal of Insect Conservation* 14: 523–533.



- REDER, G. – VOGEL, W. (2000): Wellenschlag als limitierender Faktor bei der Emergenz von Libellen? Beobachtungen beim Schlupf von *Gomphus flavipes* (Charpentier) (Anisoptera: Gomphidae). – Fauna Flora Rheinland-Pfalz 9: 681–685.
- REELS, G.T. (2011): Emergence patterns and adult flight season of Anisoptera at a managed wetland site in Hong Kong, southern China. – International Journal of Odonatology 14: 33–48.
- RICHTER, O. – SUHLING, F. – MÜLLER, O. – KERN, D. (2008): A model for predicting the emergence of dragonflies in a changing climate. – Freshwater Biology 53: 1868–1880.
- SCHORR, M. (2000): Störungsökologische Wirkungen von Bootsportaktivitäten auf Fließgewässer-Libellen - dargestellt am Beispiel der Wieslauer (Pfälzerwald, Rheinland-Pfalz). – Fauna Flora Rheinland-Pfalz 9: 663–679.
- SCHRIDDE, P. – SUHLING, F. (1994): Larval dragonfly communities in different habitats of a mediterranean running water system. – Advances in Odonatology 6: 89–100.
- SCHÜTTE, C. – SCHRIDDE, P. – SUHLING, F. (1998): Life history patterns of *Onychogomphus uncatatus* (Charpentier) (Anisoptera: Gomphidae). – Odonatologica 27: 71–86.
- SØMME, S. (1933): Birds as enemies of dragonflies (Odon.). – Norsk Entomologisk Tidsskrift 3: 223–224.
- SÖNDGERATH, D. – RUMMLAND, J. – SUHLING, F. (2012): Large spatial scale effects of rising temperatures: modelling a dragonfly's life cycle and range throughout Europe. – Insect Conservation and Diversity DOI: 10.1111/j.1752-4598.2011.00182.x
- STERNBERG, K. – BUCHWALD, R. (szerk.) (2000): Die Libellen Baden-Württembergs. Band 2: Großlibellen (Anisoptera), Literatur. – Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart, 712 pp.
- SUHLING, F. (1994): Spatial distribution of the larvae of *Gomphus pulchellus* Sélys (Anisoptera: Gomphidae). – Advances in Odonatology 6: 101–111.
- SUHLING, F. (1995): Temporal patterns of emergence of the riverine dragonfly *Onychogomphus uncatatus* (Odonata: Gomphidae). – Hydrobiologia 302: 113–118.
- SUHLING, F. (1996): Interspecific competition and habitat selection by the riverine dragonfly *Onychogomphus uncatatus*. – Freshwater biology 35: 209–217.
- SUHLING, F. (1999): Effects of fish on the microdistribution of different larval size groups of *Onychogomphus uncatatus* (Odonata: Gomphidae). – Archiv für Hydrobiologie 144: 229–244.
- SUHLING, F. (2001): Intraguild predation, activity patterns, growth and longitudinal distribution in running water odonate larvae. – Archiv für Hydrobiologie 151: 1–15.



- SUHLING, F. – MÜLLER, O. (1996): Die Flußjungfern Europas - Gomphidae. In: Die Neue Brehm-Bücherei 628. – Westarp Wissenschaften & Spektrum Akademischer Verlag, Magdeburg & Heidelberg – Berlin – Oxford, 237 pp.
- SZÁLLASSY, N. (2005): Fluktuáló aszimmetria, territorialitás, párzási siker és túlélés a mocsári szitakötőnél (*Libellula fulva*, Müller 1764). Doktori (PhD) értekezés tézisei. – Kézirat, Debreceni Egyetem Természettudományi Kar, Debrecen, 27 pp.
- TESTARD, P. (1975): Note sur l'émergence, le sex-ratio et l'activité des adultes de *Mesogomphus genei* Selys, dans le sud de l'Espagne (Anisoptera: Gomphidae). – Odonatologica 4: 11–26.
- TILLYARD, R.J. (1917): The biology of dragonflies (Odonata or Paraneuroptera). – University Press, Cambridge, XII + 396 pp.
- TREACHER, P. (1996): Mortality of emerging *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) at a garden pond. – Journal of the British Dragonfly Society 12: 61–62.
- TROTTIER, R. (1966): The emergence and sex ratio of *Anax junius* Drury (Odonata: Aeshnidae) in Canada. – Canadian Entomologist 98: 794–798.
- TROTTIER, R. (1971): Effect of temperature on the life-cycle of *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae) in Canada. – Canadian Entomologist 103: 1671–1683.
- TROTTIER, R. (1973): Influence of temperature and humidity on the emergence behaviour of *Anax junius* (Odonata: Aeshnidae). – Canadian Entomologist 105: 975–984.
- UBUKATA, H. (1981): Survivorship curve and annual fluctuation in the size of emerging population of *Cordulia aenea amurensis* Selys (Odonata: Corduliidae). – Japanese Journal of Ecology 31: 335–346.
- VAN SCHAİK, V.A. – GERAEDS, R.P.G. (2009): Driejaring onderzoek naar de uitsluiperperiode van de Beekrombout langs de Roer. – Natuurhistorisch Maandblad 98/3: 153–158.
- WEIHRAUCH, F. (2003): Emergenzstudien an *Cordulegaster* b. *boltonii* von einem niederbayerischen Waldbach (Odonata: Cordulegasteridae). – Libellula Supplement 4: 3–18.
- WESTERMANN, K. (2006): Strategien frisch geschlüpfter *Lestes viridis* zur Vermeidung von Regenschäden (Odonata: Lestidae). – Libellula 25: 47–60.
- WESTERMANN, K. – WESTERMANN, S. – HEITZ, A. – HEITZ, S. (1995): Schlüpfperiode, Schlüpfhabitat und Geschlechterverhältnis der Gemeinen Keiljungfer (*Gomphus vulgatissimus*) am südlichen Oberrhein. – Naturschutz am südlicher Oberrhein 1: 41–54.
- WILLEY, R. (1974): Emergence patterns of the subalpine dragonfly *Somatochlora semicircularis* (Odonata: Corduliidae). – Psyche 81:121–133.
- WONG-MUÑOZ, J. – CÓRDOBA-AGUILAR, A. – CUEVA DEL CASTILLO, R. – SERRANO-MENESES, M.A. – PAYNE, J. (2011): Seasonal changes in body size, sexual size dimorphism and sex ratio in relation to mating system in an adult odonate community. – Evolutionary Ecology 25: 59–75.



WORTHEN, W.B. (2010): Emergence-site selection by the dragonfly *Epiptera spinosa* (Hagen). – Southeastern Naturalist 9: 251–258.

9.2. A jelölt tudományos tevékenységének jegyzéke

9.2.1. Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott impakt faktoros publikációk jegyzéke

FARKAS, A. – JAKAB, T. – MÜLLER, O. – MÓRA, A. – LAJTER, I. – DÉVAI, GY. (2013): Sex ratio in Gomphidae (Odonata) at emergence: is there a relationship with water temperature? – International Journal of Odonatology, DOI: 10.1080/13887890.2013.825937 (IF: 0,426 2012)

FARKAS, A. – JAKAB, T. – TÓTH, A. – KALMÁR, A.F. – DÉVAI, GY. (2012): Emergence patterns of riverine dragonflies (Odonata: Gomphidae) in Hungary: variations between habitats and years. – Aquatic Insects 34, Supplementum 1: 77–89. (IF: 0,358)

9.2.2. Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott referált publikációk jegyzéke

FARKAS, A. – MÓRA, A. – DÉVAI, GY. (2013): Adatok a Duna szitakötő-faunájához (Odonata) a Szentendrei-szigetet közrefogó fő- és mellékágnál végzett felmérések alapján. – Studia odonatologica hungarica (közlésre elfogadva)

FARKAS, A. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2012): Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) populációinak exuviumokon alapuló felmérése a Tisza jándi szakaszán. – Hidrológiai Közöny 92/5–6: 18–21.

FARKAS, A. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2012): Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) kirepülési sajátosságai a Tiszacsege és Tiszafüred közötti Tisza-szakaszon. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 27: 39–50.

FARKAS, A. – MÓRA, A. – DÉVAI, GY. (2012): A *Gomphus flavipes* és a *G. vulgatissimus* (Odonata: Gomphidae) kirepüléskori mortalitása a Dunán. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 28: 65–82.

FARKAS, A. – JAKAB, T. (2011): Adatok a Borsodi-Tisza-hullámtér szitakötő-faunájához (Odonata). – Studia odonatologica hungarica 13: 89–96.

FARKAS, A. – JAKAB, T. (2011): Adatok a Felső-Tisza-vidék szitakötő-faunájához (Odonata). – Studia odonatologica hungarica 12: 65–75.

FARKAS, A. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2011): A folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) lárváinak kirepülést megelőző viselkedése a Tisza vízrendszerén exuviumfelmérések alapján. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 26: 53–66.



- FARKAS, A. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2009): Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) populációinak exuviumokon alapuló felmérése a Tisza vásárosnaményi szakaszán. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 20: 65–78.
- FARKAS, A. – JAKAB, T. – SCHNITCHEN, CS. – DÉVAI, GY. (2009): Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) populációinak exuviumokon alapuló felmérése a Szamos olcsvai szakaszán. – Hidrológiai Közlöny 89/6: 101–104.
- 9.2.3. Egyéb megjelent vagy közlésre elfogadott publikációk jegyzéke
- FARKAS, A. – POLYÁK, L. – MÓRA, A. – LENGYEL, SZ. (2013): A Sajó szitakötő-faunája (Odonata). – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 31: 27–39.
- MÓRA, A. – POLYÁK, L. – FARKAS, A. (2013): Contribution to the Chironomidae (Diptera) fauna of the Sajó/Slaná River, Hungary and Slovakia. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 31: 69–81.
- POLYÁK, L. – COZMA, N.J. – FARKAS, A. – KUNDRÁT, J.T. – MÓRA, A. – LENGYEL, SZ. (2013): Újabb lárvaadatok a Sajó tegzesfaunájához (Trichoptera). – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 31: 83–94.
- DÉVAI, GY. – FAZEKAS, A. – FARKAS, A. – GRIGORSZKY, I. – NAGY, S.A. (2012): Javaslat egy hidroökológiai metaadatbázis létesítésére a Trans-Tisa Network program keretében. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 27: 27–38.
- MÓRA, A. – FARKAS, A. (2012): The Chironomidae (Diptera) fauna of the Szentendrei-Duna, Hungary. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 28: 129–140.
- MÁRI, A. – FARKAS, A. – MISKOLCZI, M. – JAKAB, T. – SCHNITCHEN, CS. – DÉVAI, GY. (2008): Testtömeg- és testméretadatok elemzése a mocsári szitakötőknél (*Libellula fulva* Müller, 1764; Odonata: Libellulidae). – Hidrológiai Közlöny 88/6: 130–132.
- PRILL, É. – FARKAS, A. – JAKAB, T. – NAGY, S.A. – DÉVAI, GY. (2008): Kalorimetriás vizsgálatok eredményeinek elemzése szitakötőknél (Odonata). – Hidrológiai Közlöny 88/6: 158–161.
- FARKAS, A. – PRILL, É. – JAKAB, T. – MISKOLCZI, M. – GRIGORSZKY, I. – DÉVAI, GY. (2007): Szitakötők (Odonata) testtömeg- és testméretadatainak elemzése. – Hidrológiai Közlöny 87/6: 31–34.
- KOVÁCS, B. – TAKÁCS, P. – FARKAS, A. – DÉVAI, GY. (2004): A bodorka (*Rutilus rutilus* Linnaeus 1758) populációinak növekedése a Keleti-főcsatorna eltérő vízhozamú szakaszain. – Hidrológiai Közlöny 84: 62–64.



TAKÁCS, P. – KOVÁCS, B. – FARKAS, A. – DÉVAI, GY. (2003): A csuka (*Esox lucius* L.) populációk növekedésvizsgálata különböző környezeti adottságú halastavakban és természetes vizekben. – Halászatfejlesztés 28: 33–39.

9.2.4. Az értekezés témakörében elhangzott előadások jegyzéke

FARKAS, A. – MÓRA, A. – DÉVAI, GY. (2012): A *Gomphus flavipes* és a *G. vulgatissimus* (Odonata: Gomphidae) kirepüléskori mortalitása a Dunán. – IX. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2012. április 12–14., Gyula

FARKAS, A. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2010): Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) populációinak exuviumokon alapuló felmérése a Tisza vásárosnaményi szakaszán. – Tiszafüredi Hidrobiológus Fórum, 2010. november 12., Tiszafüred

FARKAS, A. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2009): Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) populációinak exuviumokon alapuló felmérése a Tisza vásárosnaményi szakaszán. – VI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2009. április 16–18., Villány

FARKAS, A. – PRILL, É. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2009): Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) anyagforgalmi szerepe a Felső-Tiszán és a Szamoson. – 8. Magyar Ökológus Kongresszus, 2009. augusztus 26–28., Szeged

JAKAB, T. – FARKAS, A. – MÁTYUS, B. – DÉVAI, GY. (2009): A folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) kirepülési sajátosságainak összehasonlító elemzése. – 8. Magyar Ökológus Kongresszus, 2009. augusztus 26–28., Szeged

9.2.5. Egyéb előadások jegyzéke

MÓRA, A. – FARKAS, A. – POLYÁK, L. (2013): A Sajó árvaszúnyog-együttese (Diptera: Chironomidae). – X. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2013. április 11–13., Szalafő

POLYÁK, L. – COZMA, N.J. – FARKAS, A. – KUNDRÁT, J.T. – MÓRA, A. – PAPP, L. – MIHALICZKU, E. – GÉM, P. – KOVÁCS, B. – LENGYEL, SZ. (2013): A Sajó tegzes (Trichoptera) közösségeinek szerkezetét meghatározó környezeti tényezők vizsgálata. – X. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2013. április 11–13., Szalafő

MÓRA, A. – FARKAS, A. (2012): A Szentendrei-Duna-ág árvaszúnyog-faunája. – IX. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2012. április 12–14., Gyula

FARKAS, A. – MÁRI, A. – PRILL, É. – MISKOLCZI, M. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2008): Testtömeg-, testméret- és energiatartalom-adatok elemzése folyami szitakötőknél (Odonata: Gomphidae). – V. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2008. április 10–12., Nyíregyháza



- PRILL, É. – FARKAS, A. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2008): Vergleichende Analyse kalorimetrischer Untersuchungsergebnisse bei Libellen. – 27. Jahrestagung der deutschsprachigen Odonatologen, 2008. März 07–09., Potsdam, Germany
- PRILL, É. – FARKAS, A. – MÁRI, A. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2008): Anyagforgalmi vizsgálatok alapozása nagyszitakötőknél (Odonata: Anisoptera). – V. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2008. április 10–12., Nyíregyháza
- PRILL, É. – FARKAS, A. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2007): Kalorimetriás vizsgálatok elemzése szitakötőknél (Odonata). – XLIX. Hidrobiológus Napok: „A Balaton és vízrendszere – a Balaton-kutatás története” és „A Duna-kutatás története”, 2007. október 3–5., Tihany
- TAKÁCS, P. – KOVÁCS, B. – FARKAS, A. – DÉVAI, GY. (2003): A csuka (*Esox lucius* L.) populációk növekedésének vizsgálata különböző környezeti adottságú halastavakban és természetes vizekben. – XXVII. Halászati Tudományos Tanácskozás, 2003. május 7–8., Szarvas

9.2.6. Az értekezés témakörében készült poszterelőadások jegyzéke

- FARKAS, A. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2011): Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) populációinak exuviumokon alapuló felmérése a Tisza jándi szakaszán. – LIII. Hidrobiológus Napok: „A hidrobiológia szerepe a vízstratégiákban”, 2011. október 5–7., Tihany
- FARKAS, A. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2011): A folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) lárváinak kirepülést megelőző viselkedése a Tisza vízrendszerén exuviumfelmérések alapján. – VIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2011. április 14–16., Jósvafő
- FARKAS, A. – JAKAB, T. – TÓTH, A. – DÉVAI, GY. (2010): Variation in emergence dynamics of riverine dragonflies (Odonata: Gomphidae) on the river-system Tisza (Hungary) – 9th European Congress of Entomology, 22–27 August 2010, Budapest, Hungary
- FARKAS, A. – KALMÁR, A.F. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2010): Comparative analysis on emergence characteristics of riverine dragonflies (Odonata: Gomphidae) on three different reaches of the River Tisza. – 29. Jahrestagung der deutschsprachigen Odonatologen, 2010. März 19–21., Rothenburg ob der Tauber, Germany
- FARKAS, A. (2008): Folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) populációinak exuviumokon alapuló felmérése a Szamos olcsvai szakaszán. – L. Hidrobiológus Napok: „A hazai hidrobiológia 50 éve”, 2008. október 1–3., Tihany

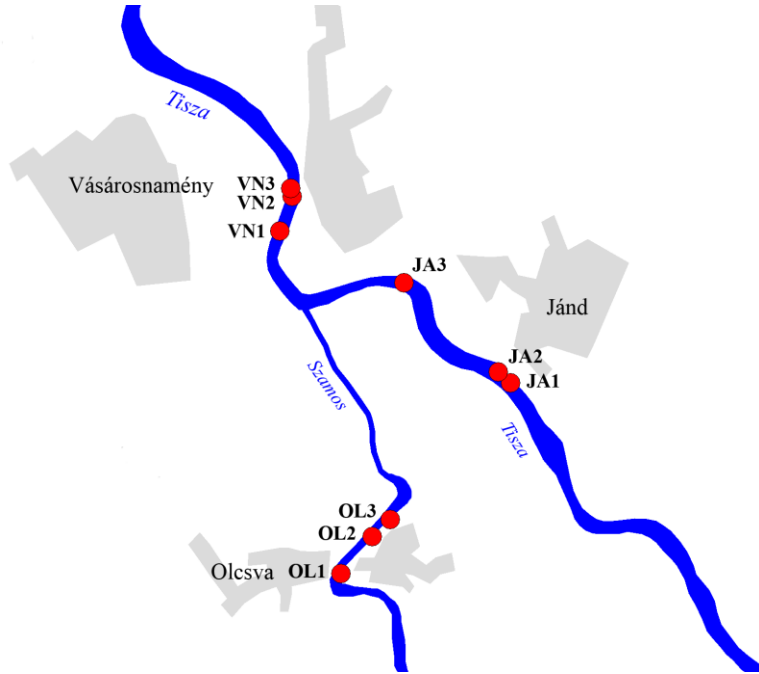


9.2.7. Egyéb poszterelőadások jegyzéke

- FARKAS, A. – POLYÁK, L. – MÓRA, A. – LENGYEL, SZ. (2013): A Sajó szitakötőfaunája (Odonata). – X. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2013. április 11–13., Szalafő
- KOZMA, ZS. – FARKAS, A. – JAKAB, T. – BERZI-NAGY, L. – MISKOLCZI, M. – SZABÓ, L.J. – DÉVAI, GY. (2011): A Szamos folyami szitakötőinek (Odonata: Gomphidae) morfológiai elemzése exuviumok alapján. – VIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2011. április 14–16., Jósvalfő
- MÁRI, A. – FARKAS, A. – MISKOLCZI, M. – DÉVAI, GY. (2009): A *Gomphus flavipes* és *G. vulgatissimus* (Odonata: Gomphidae) szárnyainak összehasonlító bélyeganalízise. – VI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2009. április 16–18., Villány
- FARKAS, A. – MÁRI, A. – PRILL, É. – MISKOLCZI, M. – JAKAB, T. – DÉVAI, GY. (2008): Analysis of body mass, body size and energy content data on Gomphidae. – 27. Jahrestagung der deutschsprachigen Odonatologen, 2008. März 07–09., Potsdam, Germany
- MÁRI, A. – FARKAS, A. (2007): Testtömeg- és testméretadatok elemzése a mocsári szitakötőnél (*Libellula fulva* Müller, 1764; Odonata: Libellulidae). – XLIX. Hidrobiológus Napok: „A Balaton és vízrendszere – a Balaton-kutatás története” és „A Duna-kutatás története”, 2007. október 3–5., Tihany
- FARKAS, A. – PRILL, É. (2006): A testméret és a testtömeg közötti összefüggés elemzése szitakötőknél (Odonata). – XLVIII. Hidrobiológus Napok: „Európai elvárások és a hazai hidrobiológia”, 2006. október 4–6., Tihany
- KOVÁCS, B. – TAKÁCS, P. – FARKAS, A. – DÉVAI, GY. (2003): A bodorka (*Rutilus rutilus* Linnaeus, 1758) néhány populációbiológiai paraméterének vizsgálata a Keleti-főcsatorna eltérő vízhozamú szakaszain. – XLV. Hidrobiológus Napok: “Vizeink hosszú idejű változásai”, 2003. október 1–3., Tihany



10. Függelék



1. ábra. A Felső-Tiszán és a Szamoson kijelölt 20 méteres partszakaszok elhelyezkedése.



2. ábra. A Közép-Tiszán kijelölt 20 méteres partszakaszok elhelyezkedése.



3. ábra. A Dunán és a Szentendrei-Dunán kijelölt 20 méteres partszakaszok elhelyezkedése.



1. kép. JA1-es partszakasz a Felső-Tisznán Jándnál.



2. kép. JA2-es partszakasz a Felső-Tiszán Jándnál.



3. kép. JA3-as partszakasz a Felső-Tiszán Jándnál.



4. kép. VN1-es partszakasz a Felső-Tiszán Vásárosnaménynál.



5. kép. VN2-es partszakasz a Felső-Tiszán Vásárosnaménynál.



Függelék



6. kép. VN3-as partszakasz a Felső-Tiszán Vásárosnaménynál.



7. kép. OL1-es partszakasz a Szamoson Olcsvánál.



8. kép. OL2-es partszakasz a Szamoson Olcsvánál.



9. kép. OL3-as partszakasz a Szamoson Olcsvánál.



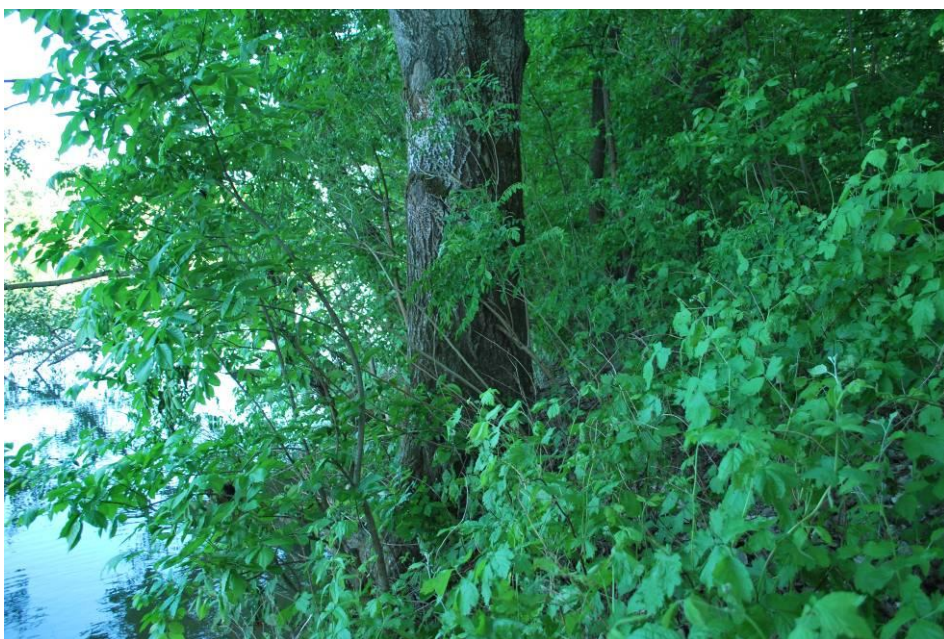
10. kép. KT1-es partszakasz a Közép-Tiszán Tiszacsegénél.



11. kép. KT2-es partszakasz a Közép-Tiszán Tiszacsegénél.



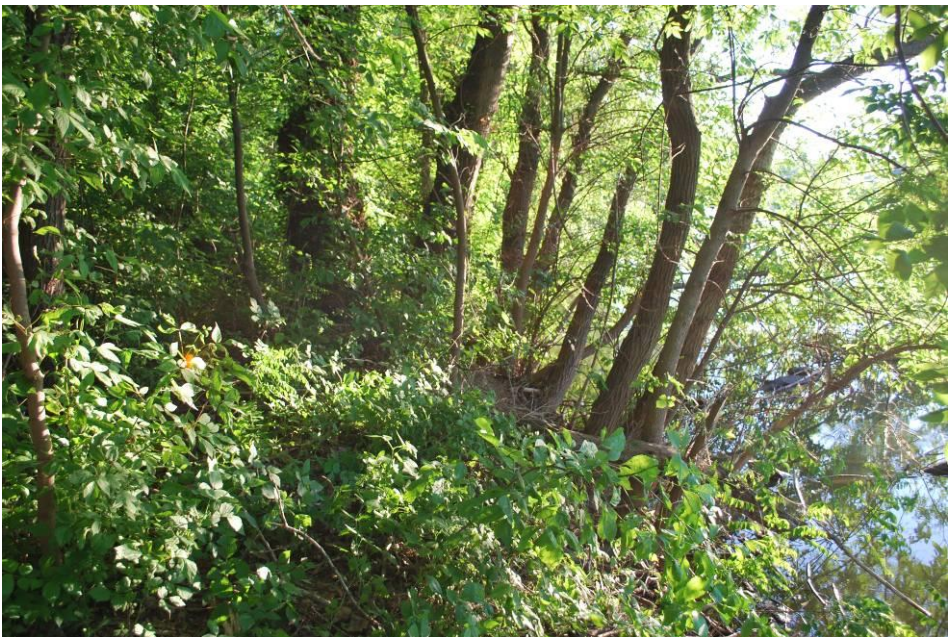
12. kép. KT3-as partszakasz a Közép-Tiszán Maráznál (Egyek).



13. kép. KT4-es partszakasz a Közép-Tiszán Tiszafürednél.



14. kép. KT5-ös partszakasz a Közép-Tiszán Tiszafürednél.



15. kép. KT6-os partszakasz a Közép-Tiszán Tiszafürednél.



Függelék



16. kép. FD1-es partszakasz a Dunán Tótfalunál (Tahitótfalu).



17. kép. FD2-es partszakasz a Dunán Horánynál (Szigetmonostor).



18. kép. FD3-as partszakasz a Dunán Horánynál (Szigetmonostor).



19. kép. SZD1-es partszakasz a Szentendrei-Dunán Tahinál (Tahitótfalu).



Függelék



20. kép. SZD2-es partszakasz a Szentendrei-Dunán Leányfalunál.



21. kép. SZD3-as partszakasz a Szentendrei-Dunán Leányfalunál.



1. táblázat. A Rába és a vizsgált kisvízfolyások főbb jellemzői.

| Víztér | Geokoord. | Gyűjtés időpontja | Szakasz hossza (m) | Meder-szélesség (m) | Víz-mélység (cm) | Aljzat |
|--|--------------------------------|---|--------------------|----------------------|------------------|--|
| Rába (Árpás) jobb part | É47°30'45.97" K17°24'02.77" | 2012.05.05. 2012.05.11. 2012.05.31. | 71 | 3,6,1 (34,9–37,5) | n.a. | sóderes |
| Lesence (Szigliget) jobb és bal part | É46°48'13.53" K17°24'14.27" | 2012.05.04. | 62 | 3,6 (3,4–3,9) | 59 (27–90) | a szakasz 2/3-a betonteknő, 1/3-án mély, lágy üledék |
| Tapolca (Hegymagas) jobb és bal part | É46°49'57.00" K17°25'37.18" | 2012.05.04. | 40 | 3,3 (3,1–3,8) | 56 (43–68) | homokos és sóderes, elszórtan nagyobb kövekkel |
| Világos-patak (Nemesvita) jobb és bal part | É46°49'58.88" K17°24'07.13" | 2012.05.03. | 44 | 4,1 (3,6–4,6) | 54 (48–60) | bal part mentén sóderes, jobb part mentén mély, lágy üledék |
| Vizslói-patak (Szigliget) jobb és bal part | É46°48'17.46" K17°24'54.01" | 2012.05.04. | 20 | 4,4 (3,4–6,4) | 59 (40–91) | mély, lágy üledék, egy rövid szakaszon kemény aljzat |
| Zala, Budafa (Zalalövő) jobb és bal part | É46°50'59.88" K16°37'37.02" | 2012.05.06. 2012.06.07. | 87 | 5,4 (4,7–6,6) | 63 (33–96) | sóderes, néhol nagyobb kövekkel |
| Zala (Zalaszentgyörgy) jobb és bal part | É46°52'10.42" K16°42'43.57" | 2012.05.06. 2012.06.07. | 60 | 8,2 (7,7–9,1) | 46 (15–120) | sóderes, köves, a mélyebb részekben üledékfelhalmozódás |
| Zala (Zalabér) jobb és bal part | É46°58'41.38" K17°01'34.14" | 2012.05.06. | 80 | 8,5 (7,7–9,2) | 79 (77–82) | sóderes és köves, rajta sekély, finom szemcsésű üledék; a mederben nagy kiterjedésű vízitők állományok |



Függelék



22. kép. A Rába Árpásnál.



23. kép. A Viszlói-patak (Kétöles-patak) Szigligetnél.



24. kép. A Tapolca Hegymagasnál.



25. kép. A Világos-patak Nemesvitánál.



Függelék



26. kép. A Lesence Szigletnél.



27. kép. A Zala Budafánál (Zalalövő).



Függelék



28. kép. A Zala Zalaszentgyörgynél.



29. kép. A Zala Zalabérnél.



30. kép. A partmeredekség felvételéhez használt eszköz.



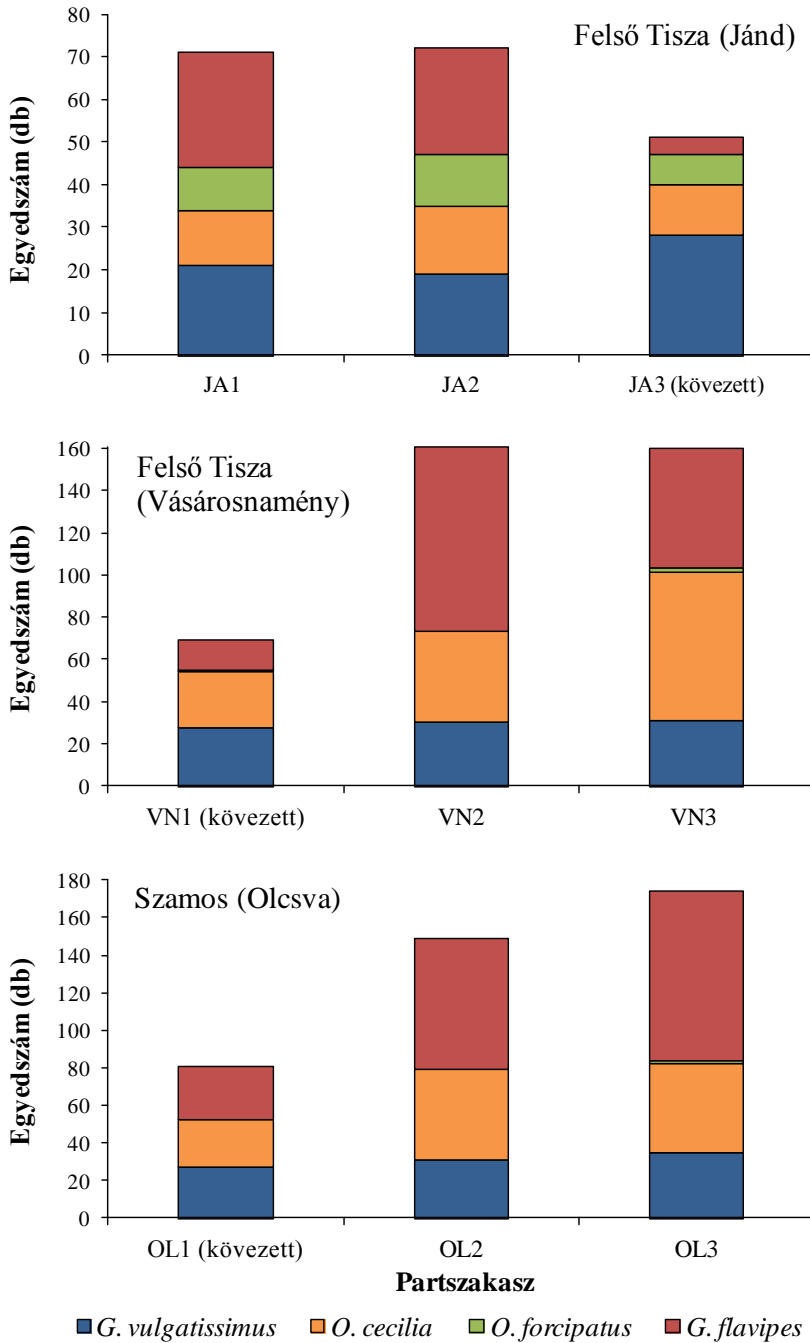
31. kép. Madár által hátrahagyott szitakötőszármagok.



Függelék

2. táblázat. A folyami szitakötők kirepült egyedeinek száma ($N_{\text{össz}}$ = összes kirepült egyed száma, N_{20} = 20 méteres partszakaszra vonatkoztatott átlagos egyedszám) és relatív gyakorisága (rel. gyak.) a vizsgált folyószakaszokon.

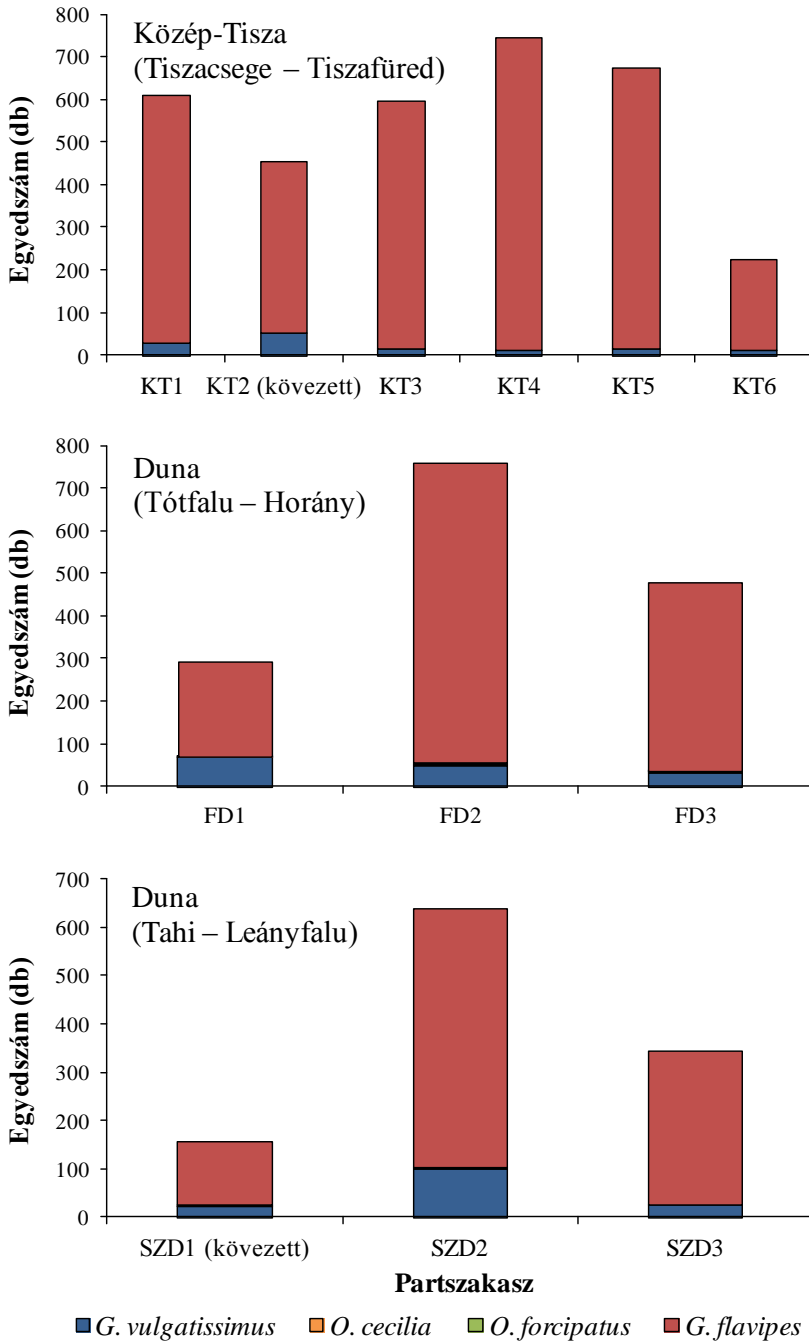
| Folyószakasz/Faj | $N_{\text{össz}}$ | N_{20} | Rel. gyak. (%) |
|---------------------------------------|-------------------|---------------|-------------------|
| Felső-Tisza (Jánd) | | | |
| <i>G. vulgatissimus</i> | 68 | 22,67 | 35,05 |
| <i>O. cecilia</i> | 41 | 13,67 | 21,13 |
| <i>O. forcipatus</i> | 29 | 9,67 | 14,95 |
| <i>G. flavipes</i> | 56 | 18,67 | 28,87 |
| Összes | 194 | 64,67 | |
| Felső-Tisza (Vásárosnamény) | | | |
| <i>G. vulgatissimus</i> | 88 | 29,33 | 22,56 |
| <i>O. cecilia</i> | 140 | 46,67 | 35,90 |
| <i>O. forcipatus</i> | 3 | 1,00 | 0,77 |
| <i>G. flavipes</i> | 159 | 53,00 | 40,77 |
| Összes | 390 | 130,00 | |
| Szamos (Olcsva) | | | |
| <i>G. vulgatissimus</i> | 93 | 31,00 | 23,02 |
| <i>O. cecilia</i> | 120 | 40,00 | 29,70 |
| <i>O. forcipatus</i> | 2 | 0,67 | 0,50 |
| <i>G. flavipes</i> | 189 | 63,00 | 46,78 |
| Összes | 404 | 134,67 | |
| Közép-Tisza (Tiszacsege – Tiszafüred) | | | |
| <i>G. vulgatissimus</i> | 122 | 20,33 | 3,70 |
| <i>G. flavipes</i> | 3177 | 529,50 | 96,30 |
| Összes | 3299 | 549,83 | |
| Duna (Tótfalu – Horány) | | | |
| <i>G. vulgatissimus</i> | 147 | 49,00 | 9,61 |
| <i>O. cecilia</i> | 7 | 2,33 | 0,46 |
| <i>O. forcipatus</i> | 5 | 1,67 | 0,33 |
| <i>G. flavipes</i> | 1370 | 456,67 | 89,60 |
| Összes | 1529 | 509,67 | |
| Szentendrei-Duna (Tahi – Leányfalu) | | | |
| <i>G. vulgatissimus</i> | 147 | 49,00 | 12,93 |
| <i>O. cecilia</i> | 2 | 0,67 | 0,18 |
| <i>O. forcipatus</i> | 2 | 0,67 | 0,18 |
| <i>G. flavipes</i> | 986 | 328,67 | 86,72 |
| Összes | 1137 | 379,00 | |



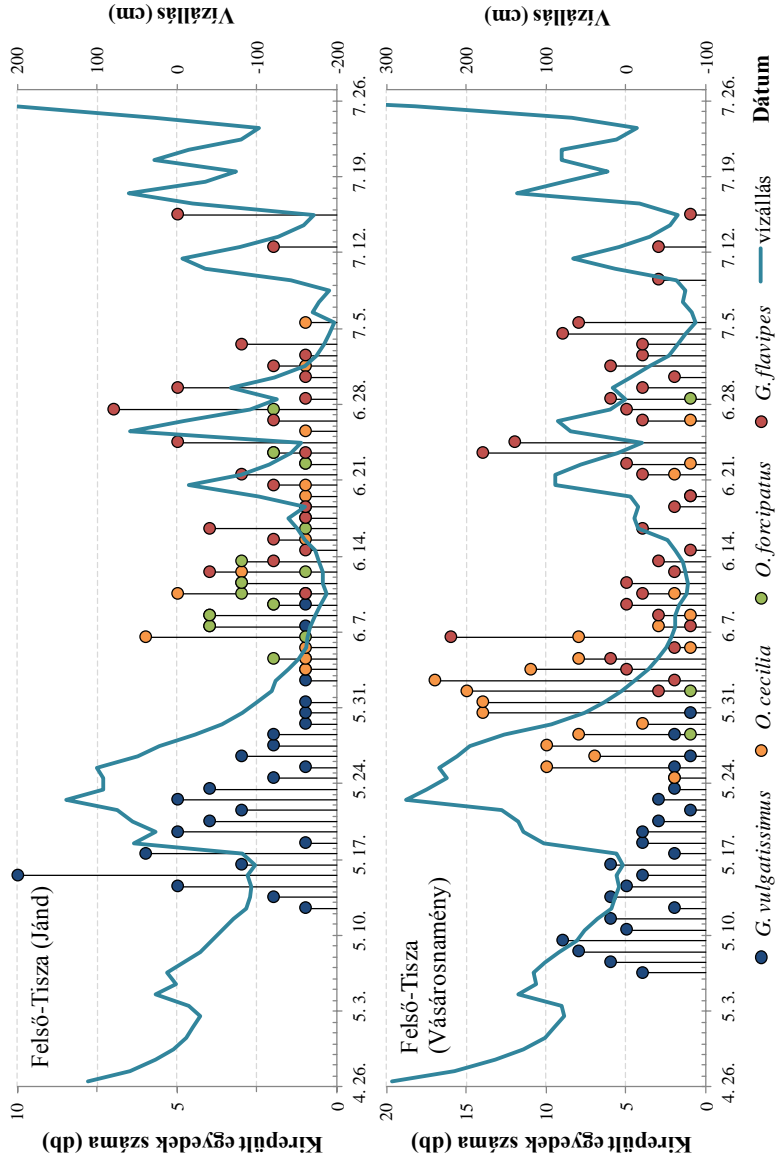
4. ábra. A folyami szitakötők 20 méteres partszakaszonként talált egyedszámai a vizsgált folyószakaszokon.



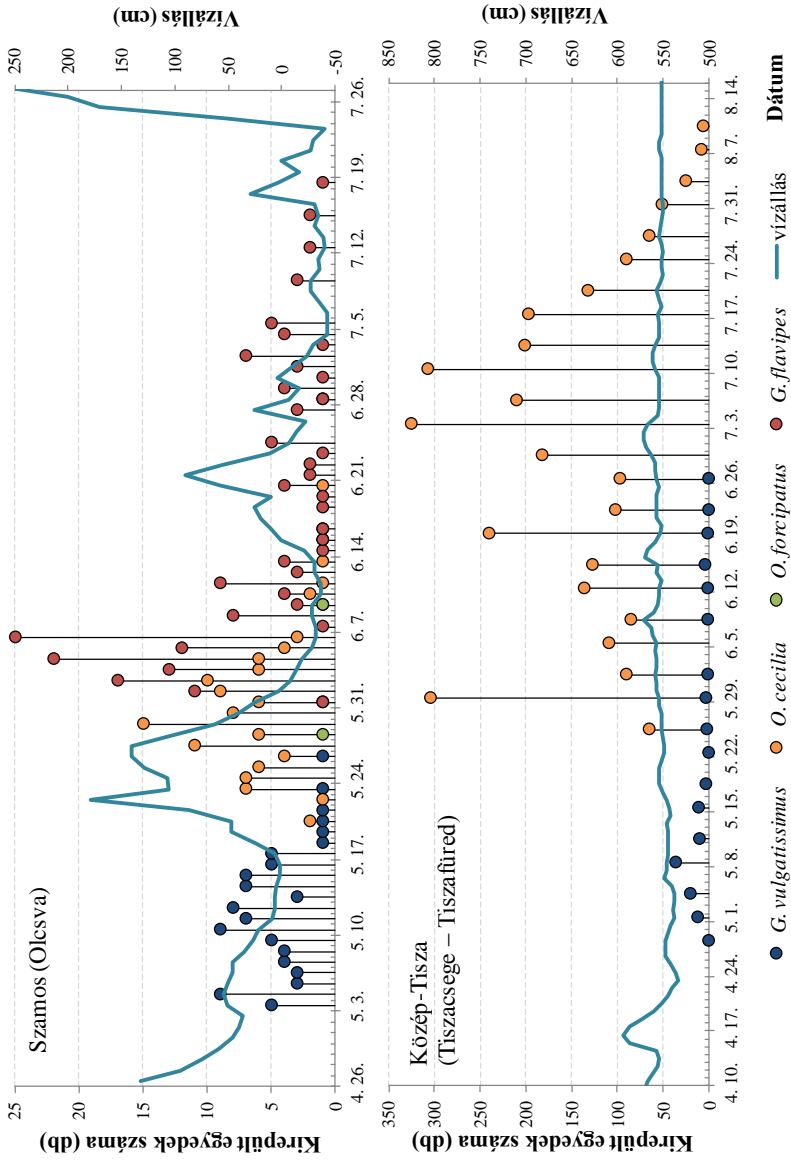
Függelék



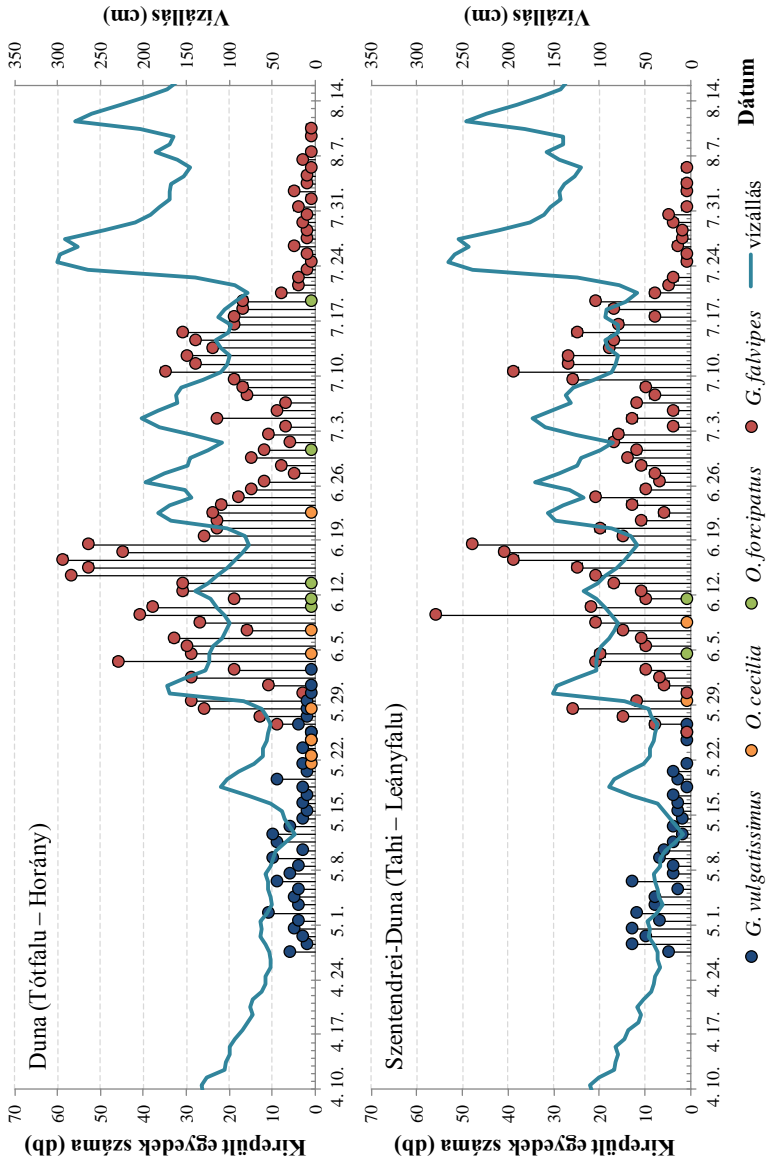
4. ábra (folyt.). A folyami szitakötők 20 méteres partszakaszonként talált egyedszámai a vizsgált folyószakaszokon.



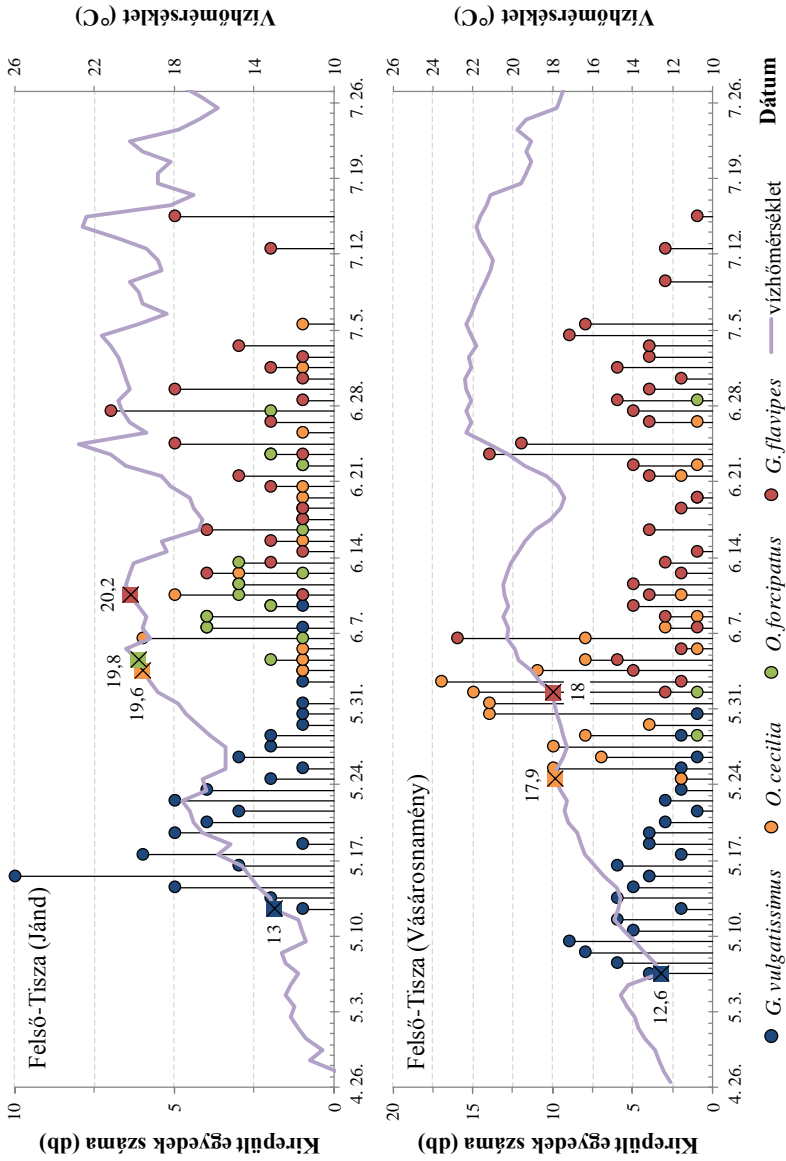
5. ábra. A folyami szitakötők kirepülési mintázata és a vízállás változása.



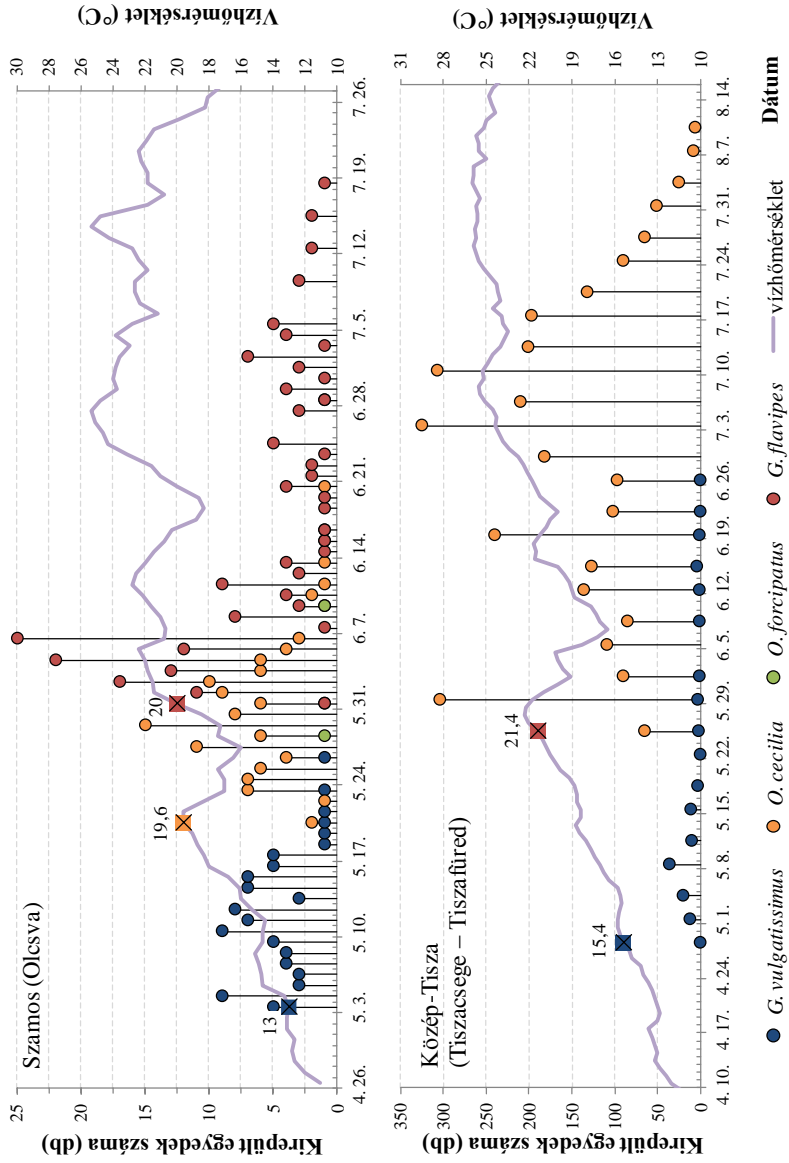
5. ábra (folyt.). A folyami szitakötők kirepülési mintázata és a vízállás változása.



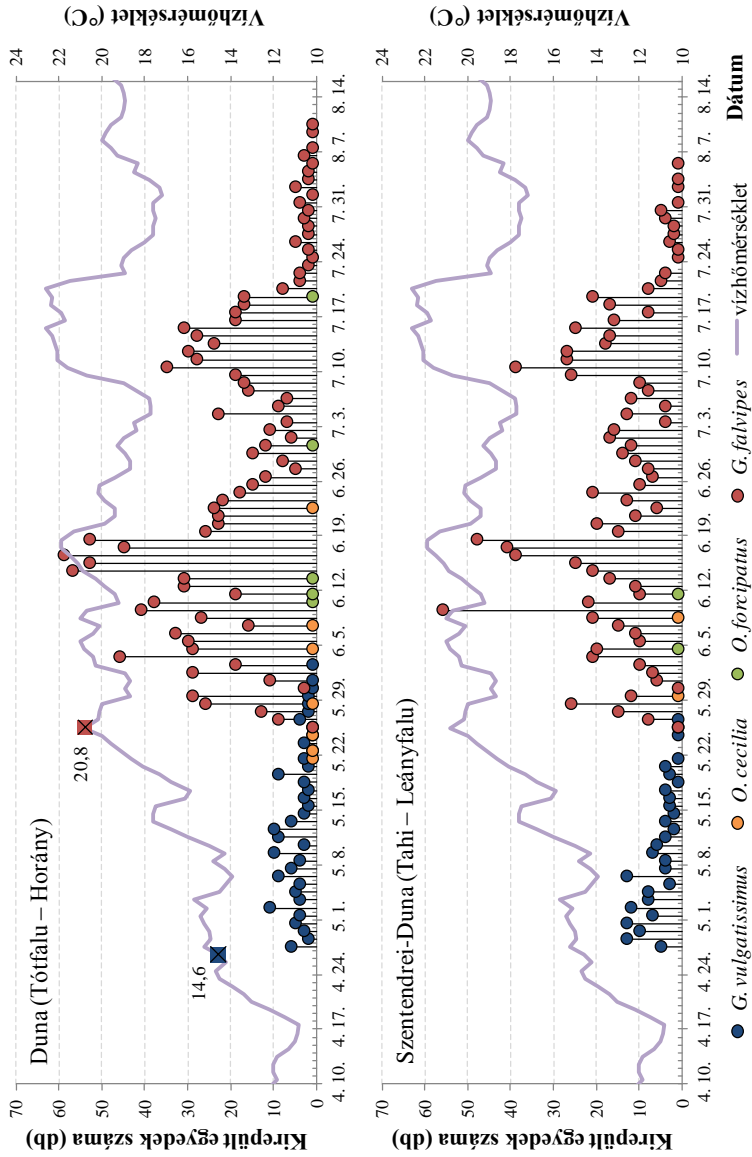
5. ábra (folyt.). A folyami szitakötők kirepülési mintázata és a vízállás változása.



6. ábra. A folyami szitakötők kirepülési mintázata és a víz hőmérséklet változása (fajonként külön megjelölve a kirepülés első napján mért hőmérséklet).



6. ábra (folyt.). A folyami szitakötők kirepülési mintázata és a vízhőmérséklet változása (fajonként külön megjelölve a kirepülés első napján mért hőmérséklet).



6. ábra (folyt.). A folyami szitakötők kirepülési mintázata és a víz hőmérséklet változása (fajonként külön megjelölve a kirepülés első napján mért hőmérséklet).



3. táblázat. A *G. vulgatissimus* és a *G. flavipes* kirepüléskori ivararánya a tiszai (JA = Felső-Tisza Jándnál, VN = Felső-Tisza Vásárosnaménynál, KT = Közép-Tisza Tiszacsege és Tiszafüred között) és szamosi (OL = Szamos Olcsvánál) folyószakaszokon (%♂ = hímek aránya; N = ivarilag azonosítható exuviumok száma; %♂EM₀₋₂₅ = a hímek aránya a kirepülés kezdetétől az EM₂₅ eléréséig; %♂EM₀₋₃₅ = a hímek aránya a kirepülés kezdetétől az EM₃₅ eléréséig; %♂EM₇₅₋₁₀₀ = a hímek aránya az EM₇₅ és EM₁₀₀ közötti időpontokban; %♂EM₉₀₋₁₀₀ = a hímek aránya EM₉₀ és EM₁₀₀ közötti időpontokban).

| Faj/ Folyó- szakasz | Időszak | N | %♂ | %♂ EM ₀₋₂₅ | %♂ EM ₀₋₃₅ | %♂ EM ₇₅₋₁₀₀ | %♂ EM ₉₀₋₁₀₀ |
|---------------------------|---------|------|------|--------------------------|--------------------------|----------------------------|----------------------------|
| <i>G. flavipes</i> | | | | | | | |
| KT | 2001 | 1888 | 49,2 | 56,23 | 54,52 | 44,61 | 46,15 |
| | 2002 | 3105 | 48,0 | 54,37 | 51,70 | 44,49 | 37,76 |
| | 2003 | 4883 | 51,2 | 57,39 | 57,38 | 44,92 | 44,71 |
| | 2009 | 3145 | 48,3 | 57,02 | 54,57 | 41,76 | 39,33 |
| JA | 2008 | 54 | 51,9 | 57,14 | 51,36 | 46,15 | 64,29 |
| VN | 2008 | 156 | 53,2 | 63,02 | 61,89 | 52,83 | 59,75 |
| OL | 2008 | 183 | 50,8 | 57,14 | 57,18 | 50,00 | 58,44 |
| <i>G. vulgatissimus</i> | | | | | | | |
| KT | 2001 | 250 | 48,8 | 62,71 | 62,83 | 36,07 | 28,25 |
| | 2002 | 298 | 52,0 | 62,55 | 60,80 | 43,57 | 42,40 |
| | 2003 | 209 | 44,0 | 48,77 | 47,75 | 38,16 | 33,30 |
| | 2009 | 120 | 50,8 | 59,72 | 58,44 | 39,69 | 40,71 |
| JA | 2008 | 66 | 43,9 | 78,24 | 62,75 | 12,50 | 13,79 |
| VN | 2008 | 88 | 43,2 | 40,40 | 42,34 | 37,50 | 61,36 |
| OL | 2008 | 91 | 38,5 | 65,16 | 54,36 | 16,75 | 11,52 |



4. táblázat. A vizsgált folyószakaszok és évek hőmérsékleti jellemzői (T_{20} = a március 1-től szeptember 30-ig terjedő időszakra vonatkozó napi vízhőmérséklet-adatok 20-éves átlaga, T_{-1} = a kirepülést megelőző évben a március 1-től szeptember 30-ig terjedő időszakra vonatkozó napi vízhőmérséklet-adatok átlagértéke, ΔT_{-1} = a T_{-1} és a T_{20} közötti különbség, T_{-2} = a kirepülést két évvel megelőző évben a március 1-től szeptember 30-ig terjedő időszakra vonatkozó napi vízhőmérséklet-adatok átlagértéke, ΔT_{-2} = a T_{-2} és a T_{20} közötti különbség; JA = Felső-Tisza Jándnál, VN = Felső-Tisza Vásárosnaménynál, OL = Szamos Olcsvánál, KT = Közép-Tisza Tiszacsege és Tiszafüred között).

| Folyó- szakasz | Időszak | T_{20} | T_{-1} | ΔT_{-1} | T_{-2} | ΔT_{-2} |
|-------------------|---------|----------|----------|-----------------|----------|-----------------|
| JA | 2008 | 14,3 | 15,6 | 1,3 | 14,0 | -0,3 |
| VN | 2008 | 15,0 | 16,9 | 1,9 | 15,8 | 0,8 |
| OL | 2008 | 15,9 | 17,7 | 1,8 | 15,5 | -0,4 |
| KT | 2001 | | 17,7 | 0,8 | 17,1 | 0,2 |
| | 2002 | 16,9 | 17,0 | 0,1 | 17,7 | 0,8 |
| | 2003 | | 18,3 | 1,4 | 17,0 | 0,1 |
| | 2009 | | 16,8 | -0,1 | 18,5 | 1,6 |



5. táblázat. A folyami szitakötők lárvái által megtett átlagos (\pm S.D.) és maximális távolságok az egyes folyószakaszokon (N = egyedszám).

| Folyószakasz | Faj | Vízszintes | | Függőleges | | Teljes | | N |
|--|-------------------------|---------------|------|-------------|------|---------------|------|------|
| | | Átlag | Max. | Átlag | Max. | Átlag | Max. | |
| Felső-Tisza (Jánd) | <i>G. vulgatissimus</i> | 209 \pm 117 | 500 | 19 \pm 26 | 120 | 228 \pm 117 | 502 | 53 |
| | <i>O. cecilia</i> | 60 \pm 97 | 400 | 9 \pm 19 | 100 | 69 \pm 100 | 401 | 29 |
| | <i>O. forcipatus</i> | 26 \pm 36 | 100 | 9 \pm 11 | 35 | 35 \pm 36 | 115 | 19 |
| | <i>G. flavipes</i> | 32 \pm 41 | 120 | 9 \pm 10 | 35 | 41 \pm 39 | 130 | 29 |
| Felső-Tisza (Vásárosnamény) | <i>G. vulgatissimus</i> | 251 \pm 177 | 700 | 16 \pm 26 | 140 | 267 \pm 180 | 840 | 66 |
| | <i>O. cecilia</i> | 75 \pm 82 | 350 | 8 \pm 15 | 100 | 83 \pm 81 | 365 | 99 |
| | <i>G. flavipes</i> | 24 \pm 32 | 200 | 4 \pm 8 | 20 | 28 \pm 32 | 203 | 97 |
| | <i>G. vulgatissimus</i> | 252 \pm 159 | 800 | 9 \pm 16 | 80 | 261 \pm 163 | 820 | 81 |
| Szamos (Olcsva) | <i>O. cecilia</i> | 84 \pm 83 | 400 | 8 \pm 11 | 60 | 92 \pm 83 | 415 | 91 |
| | <i>G. flavipes</i> | 14 \pm 19 | 100 | 2 \pm 5 | 30 | 16 \pm 19 | 100 | 117 |
| | <i>G. vulgatissimus</i> | 139 \pm 129 | 530 | 23 \pm 33 | 130 | 162 \pm 118 | 545 | 95 |
| | <i>G. flavipes</i> | 62 \pm 80 | 490 | 11 \pm 21 | 190 | 73 \pm 76 | 490 | 1865 |
| Közép-Tisza (Tiszacsé- ge – Tiszafüred) | <i>G. vulgatissimus</i> | 581 \pm 282 | 1300 | 2 \pm 5 | 40 | 583 \pm 281 | 1304 | 101 |
| | <i>G. flavipes</i> | 177 \pm 156 | 770 | 7 \pm 20 | 200 | 184 \pm 151 | 774 | 859 |
| | <i>G. vulgatissimus</i> | 409 \pm 219 | 925 | 2 \pm 5 | 30 | 411 \pm 219 | 925 | 111 |
| | <i>G. flavipes</i> | 172 \pm 126 | 610 | 4 \pm 8 | 62 | 176 \pm 124 | 672 | 607 |



6. táblázat. A folyami szitakötők lárvai által megtett átlagos (\pm S.D.) és maximális távolságok (cm) az egyes vízfolyásszakaszokon (N = egyedszám).

| Vízter | Faj | Vízszegélytől megtett távolság | | | | | | |
|---------------------------|--------------------------|--------------------------------|------|-------------|------|-------------|------|-----|
| | | Vízszintes | | Függőleges | | Teljes | | |
| | | Átlag | Max. | Átlag | Max. | Átlag | Max. | N |
| Rába (Árpás) | <i>G. vulgaticissima</i> | 8 \pm 17 | 72 | 70 \pm 35 | 157 | 78 \pm 33 | 157 | 108 |
| | <i>O. cecilia</i> | 5 \pm 25 | 146 | 50 \pm 34 | 129 | 55 \pm 39 | 146 | 61 |
| | <i>G. flavipes</i> | 3 \pm 16 | 103 | 18 \pm 19 | 73 | 21 \pm 26 | 137 | 49 |
| Lesence (Szigliget) | <i>G. vulgaticissima</i> | 12,3 \pm 32 | 101 | 26 \pm 14 | 55 | 39 \pm 28 | 108 | 10 |
| Tapolca (Hegymagas) | <i>G. vulgaticissima</i> | 27 \pm 26 | 118 | 22 \pm 15 | 74 | 49 \pm 30 | 127 | 82 |
| Világos-patak (Nemesvita) | <i>G. vulgaticissima</i> | 46 \pm 40 | 165 | 15 \pm 28 | 134 | 61 \pm 41 | 165 | 108 |
| Viszlói-patak (Szigliget) | <i>G. vulgaticissima</i> | 3 \pm 6 | 16 | 23 \pm 13 | 52 | 26 \pm 17 | 68 | 13 |
| Zala, Budafa (Zalalövő) | <i>G. vulgaticissima</i> | 0 | 0 | 48 \pm 30 | 117 | 48 \pm 30 | 117 | 36 |
| Zala (Zalabér) | <i>G. vulgaticissima</i> | 0 | 0 | 52 \pm 30 | 112 | 52 \pm 30 | 112 | 49 |
| Zala (Zalaszentgyörgy) | <i>G. vulgaticissima</i> | 0 | 0 | 34 \pm 20 | 66 | 34 \pm 20 | 66 | 20 |



Függelék

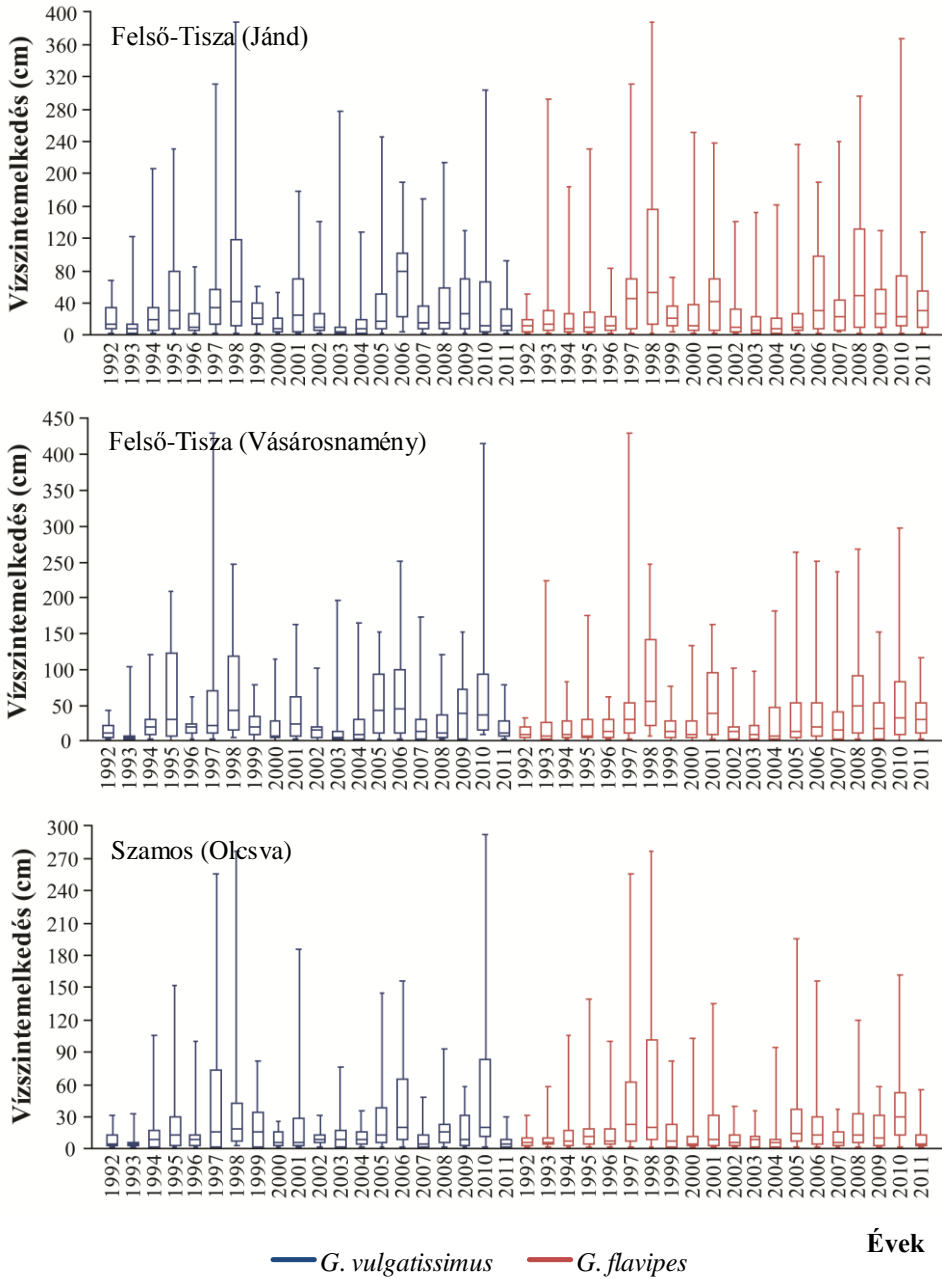
7. táblázat. A folyami szitakötők lárvái által megtett átlagos (\pm S.D.) és maximális távolságok a 20 méteres partszakaszokon (*G.v.* = *G. vulgatissimus*, *O.c.* = *O. cecilia*, *O.f.* = *O. forcipatus*, *G.f.* = *G. flavipes*; JA = Felső-Tisza Jándnál, VN = Felső-Tisza Vásárosnaménynál, OL = Szamos Olcsvánál, KT = Közép-Tisza Tiszacsege és Tiszafüred között, FD = Duna Tótfalu és Horány között, SZD = Szentendrei-Duna Tahí és Leányfalu között; N = egyedszám).

| Faj | Szakasz | Vízszegélytől megtett távolság (cm) | | | | | | N |
|-------------|---------|-------------------------------------|------|-------------|------|---------------|------|----|
| | | Vízszintes | | Függőleges | | Teljes | | |
| | | Átlag | Max. | Átlag | Max. | Átlag | Max. | |
| <i>G.v.</i> | JA1 | 208 \pm 109 | 500 | 25 \pm 37 | 120 | 233 \pm 115 | 502 | 16 |
| | JA2 | 226 \pm 124 | 400 | 12 \pm 21 | 80 | 238 \pm 124 | 400 | 14 |
| | JA3 | 199 \pm 122 | 400 | 18 \pm 17 | 80 | 218 \pm 118 | 415 | 23 |
| <i>O.c.</i> | JA1 | 23 \pm 29 | 80 | 6 \pm 6 | 15 | 28 \pm 28 | 82 | 8 |
| | JA2 | 114 \pm 131 | 400 | 11 \pm 29 | 100 | 125 \pm 134 | 401 | 12 |
| | JA3 | 22 \pm 38 | 100 | 8 \pm 6 | 20 | 31 \pm 36 | 100 | 9 |
| <i>O.f.</i> | JA1 | 7 \pm 16 | 40 | 7 \pm 6 | 15 | 14 \pm 14 | 41 | 6 |
| | JA2 | 36 \pm 39 | 100 | 11 \pm 15 | 35 | 47 \pm 36 | 102 | 9 |
| | JA3 | 33 \pm 47 | 100 | 6 \pm 8 | 15 | 39 \pm 52 | 115 | 4 |
| <i>G.f.</i> | JA1 | 0 | 0 | 12 \pm 12 | 30 | 12 \pm 12 | 30 | 10 |
| | JA2 | 52 \pm 40 | 120 | 6 \pm 9 | 35 | 58 \pm 40 | 130 | 18 |
| | JA3 | 0 | 0 | 20 | 20 | 20 | 20 | 1 |
| <i>G.v.</i> | VN1 | 172 \pm 114 | 410 | 30 \pm 30 | 120 | 202 \pm 108 | 445 | 19 |
| | VN2 | 330 \pm 227 | 700 | 15 \pm 29 | 140 | 344 \pm 238 | 840 | 24 |
| | VN3 | 233 \pm 126 | 530 | 6 \pm 8 | 30 | 239 \pm 125 | 535 | 23 |
| <i>O.c.</i> | VN1 | 81 \pm 109 | 350 | 15 \pm 22 | 100 | 96 \pm 106 | 365 | 22 |
| | VN2 | 107 \pm 90 | 330 | 8 \pm 17 | 80 | 115 \pm 89 | 338 | 24 |
| | VN3 | 57 \pm 61 | 330 | 6 \pm 6 | 30 | 63 \pm 59 | 333 | 53 |
| <i>G.f.</i> | VN1 | 5 \pm 10 | 25 | 6 \pm 6 | 15 | 11 \pm 8 | 25 | 7 |
| | VN2 | 27 \pm 35 | 200 | 4 \pm 6 | 20 | 31 \pm 36 | 203 | 53 |
| | VN3 | 23 \pm 30 | 100 | 3 \pm 4 | 15 | 27 \pm 30 | 100 | 37 |
| <i>G.v.</i> | OL1 | 245 \pm 122 | 400 | 8 \pm 9 | 35 | 252 \pm 121 | 402 | 21 |
| | OL2 | 241 \pm 187 | 800 | 17 \pm 25 | 80 | 258 \pm 199 | 820 | 25 |
| | OL3 | 263 \pm 161 | 700 | 5 \pm 7 | 35 | 268 \pm 160 | 702 | 35 |
| <i>O.c.</i> | OL1 | 112 \pm 97 | 300 | 7 \pm 10 | 30 | 119 \pm 93 | 300 | 16 |
| | OL2 | 63 \pm 69 | 240 | 9 \pm 11 | 60 | 72 \pm 68 | 255 | 38 |
| | OL3 | 95 \pm 87 | 400 | 7 \pm 11 | 50 | 101 \pm 89 | 415 | 37 |

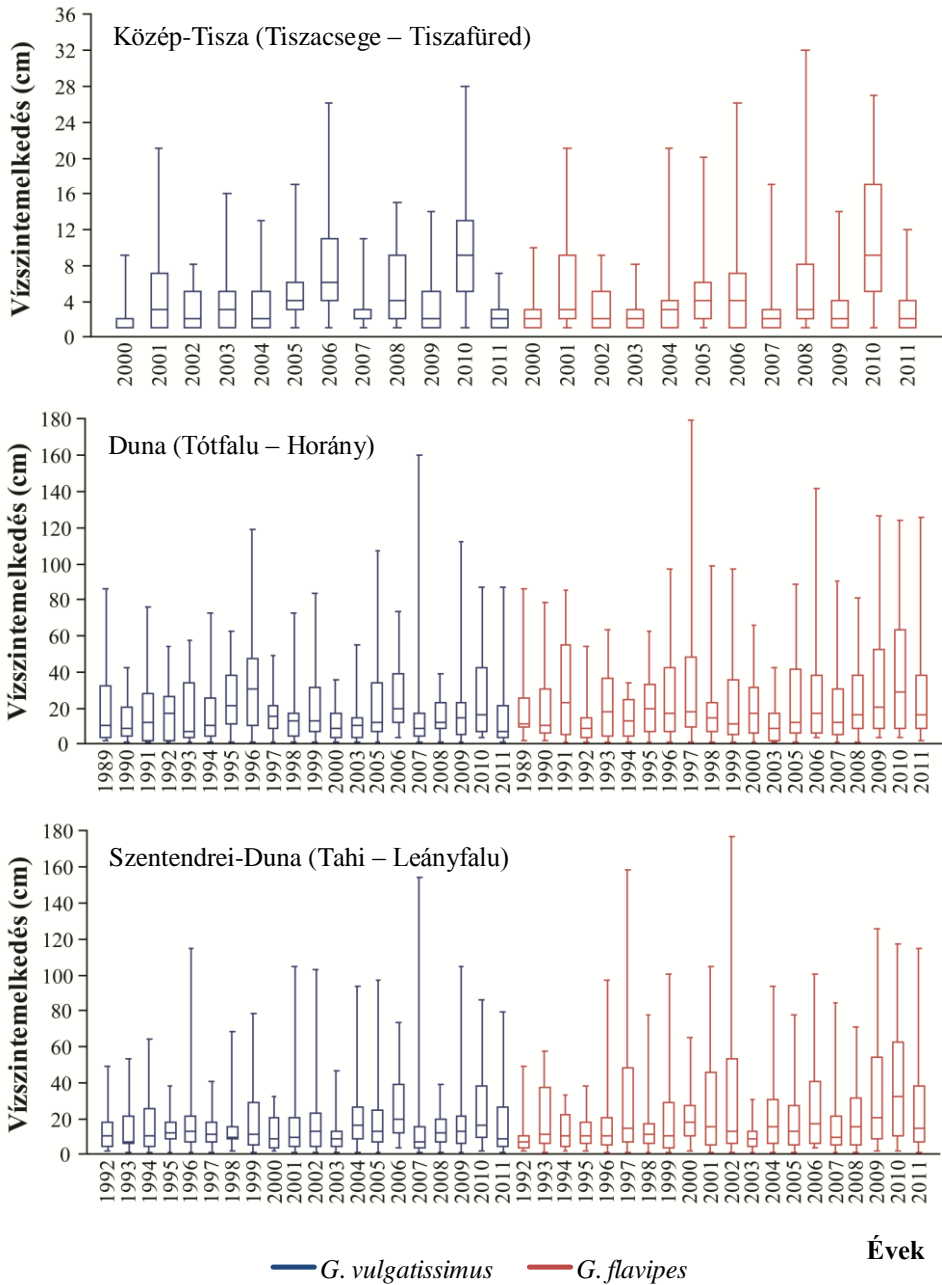


7. táblázat (folyt.). A folyami szitakötők lárvái által megtett átlagos (\pm S.D.) és maximális távolságok a 20 méteres partszakaszokon.

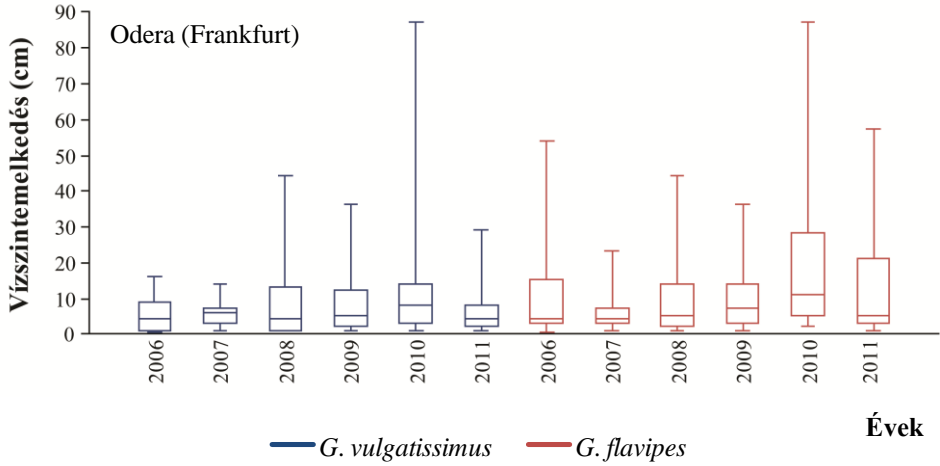
| Faj | Szakasz | Vízszegélytől megtett távolság (cm) | | | | | | N |
|-------------|---------|-------------------------------------|------|-------------|------|---------------|------|-----|
| | | Vízszintes | | Függőleges | | Teljes | | |
| | | Átlag | Max. | Átlag | Max. | Átlag | Max. | |
| <i>G.f.</i> | OL1 | 29 \pm 25 | 100 | 3 \pm 5 | 15 | 32 \pm 23 | 100 | 15 |
| | OL2 | 6 \pm 11 | 50 | 4 \pm 6 | 30 | 10 \pm 11 | 50 | 48 |
| | OL3 | 16 \pm 21 | 100 | 1 \pm 2 | 15 | 17 \pm 20 | 100 | 54 |
| <i>G.v.</i> | KT1 | 289 \pm 169 | 530 | 12 \pm 13 | 42 | 301 \pm 166 | 545 | 16 |
| | KT2 | 105 \pm 83 | 400 | 28 \pm 39 | 130 | 133 \pm 66 | 400 | 43 |
| | KT3 | 160 \pm 99 | 386 | 11 \pm 22 | 80 | 169 \pm 88 | 370 | 13 |
| | KT4 | 52 \pm 73 | 180 | 25 \pm 27 | 70 | 77 \pm 69 | 189 | 6 |
| | KT5 | 119 \pm 152 | 460 | 22 \pm 40 | 120 | 141 \pm 137 | 461 | 9 |
| | KT6 | 85 \pm 69 | 190 | 32 \pm 33 | 88 | 116 \pm 51 | 190 | 8 |
| <i>G.f.</i> | KT1 | 79 \pm 85 | 360 | 5 \pm 9 | 51 | 83 \pm 82 | 360 | 274 |
| | KT2 | 71 \pm 89 | 430 | 16 \pm 29 | 190 | 87 \pm 83 | 430 | 271 |
| | KT3 | 55 \pm 63 | 380 | 9 \pm 20 | 145 | 65 \pm 60 | 380 | 408 |
| | KT4 | 36 \pm 63 | 410 | 13 \pm 20 | 125 | 97 \pm 95 | 690 | 493 |
| | KT5 | 97 \pm 100 | 490 | 9 \pm 19 | 150 | 106 \pm 94 | 490 | 327 |
| | KT6 | 34 \pm 44 | 200 | 21 \pm 27 | 128 | 56 \pm 38 | 200 | 92 |
| <i>G.v.</i> | FD1 | 742 \pm 282 | 1300 | 2 \pm 6 | 40 | 744 \pm 281 | 1304 | 45 |
| | FD2 | 456 \pm 205 | 1000 | 2 \pm 5 | 26 | 458 \pm 204 | 1006 | 38 |
| | FD3 | 441 \pm 218 | 890 | 3 \pm 4 | 14 | 444 \pm 215 | 890 | 18 |
| <i>G.f.</i> | FD1 | 257 \pm 192 | 770 | 15 \pm 35 | 200 | 272 \pm 177 | 774 | 156 |
| | FD2 | 174 \pm 117 | 540 | 3 \pm 9 | 72 | 177 \pm 115 | 542 | 373 |
| | FD3 | 141 \pm 163 | 730 | 9 \pm 17 | 172 | 150 \pm 158 | 730 | 330 |
| <i>G.v.</i> | SZD1 | 163 \pm 130 | 460 | 4 \pm 7 | 30 | 168 \pm 128 | 461 | 18 |
| | SZD2 | 456 \pm 204 | 925 | 1 \pm 3 | 24 | 457 \pm 205 | 925 | 80 |
| | SZD3 | 458 \pm 184 | 690 | 4 \pm 7 | 23 | 462 \pm 186 | 713 | 13 |
| <i>G.f.</i> | SZD1 | 56 \pm 67 | 295 | 5 \pm 7 | 49 | 60 \pm 66 | 309 | 80 |
| | SZD2 | 215 \pm 114 | 610 | 2 \pm 6 | 62 | 216 \pm 114 | 672 | 355 |
| | SZD3 | 138 \pm 128 | 610 | 8 \pm 11 | 56 | 146 \pm 123 | 616 | 172 |



7. ábra. A napi vízszintemelkedés mértéke a két *Gomphus*-faj kirepülési időszakában.



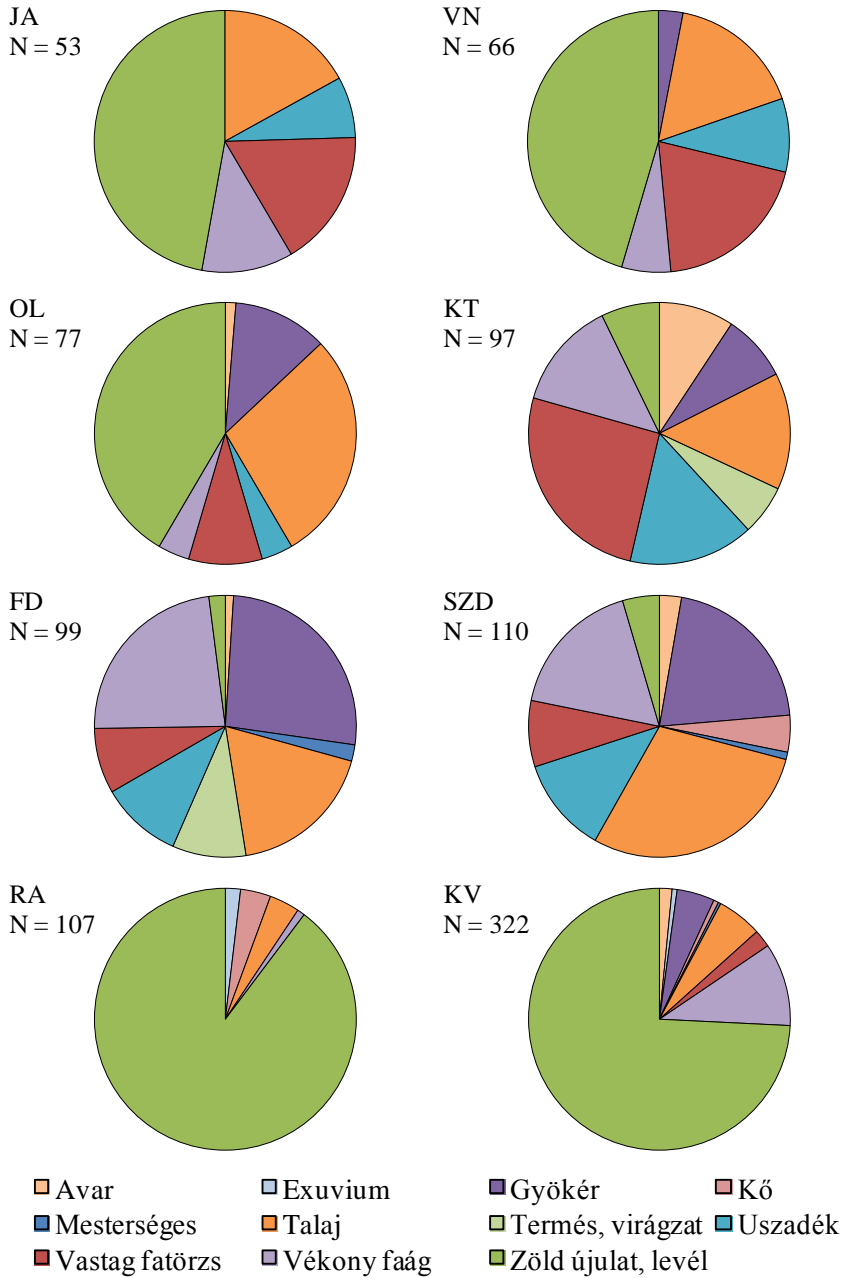
7. ábra (folyt.). A napi vízszintemelkedés mértéke a két *Gomphus*-faj kirepülési időszakában.



7. ábra (folyt.). A napi vízszintemelkedés mértéke a két *Gomphus*-faj kirepülési időszakában.



Függelék

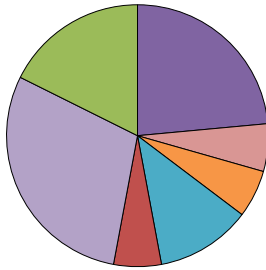


8. ábra. A *G. vulgarissimus* lárváinak kirepüléskori aljzatválasztása a különböző vízfolyásokon (JA = Felső-Tisza Jádnál, VN = Felső-Tisza Vásárosnaménynál, OL = Szamos, KT = Közép-Tisza, FD = Duna, SZD = Szentendrei-Duna, RA = Rába, KV = kisvízfolyások; N = egyedszám).

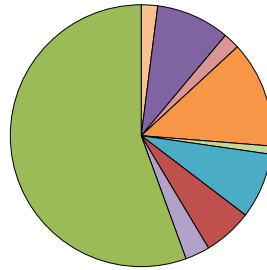


O. cecilia

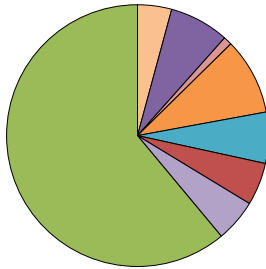
JA
N = 34



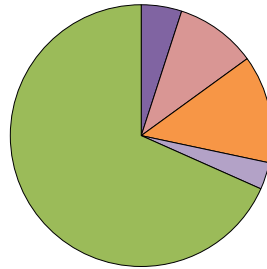
VN
N = 99



OL
N = 95

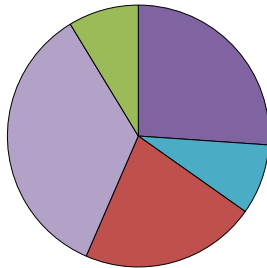


RA
N = 60



O. forcipatus

JA
N = 23

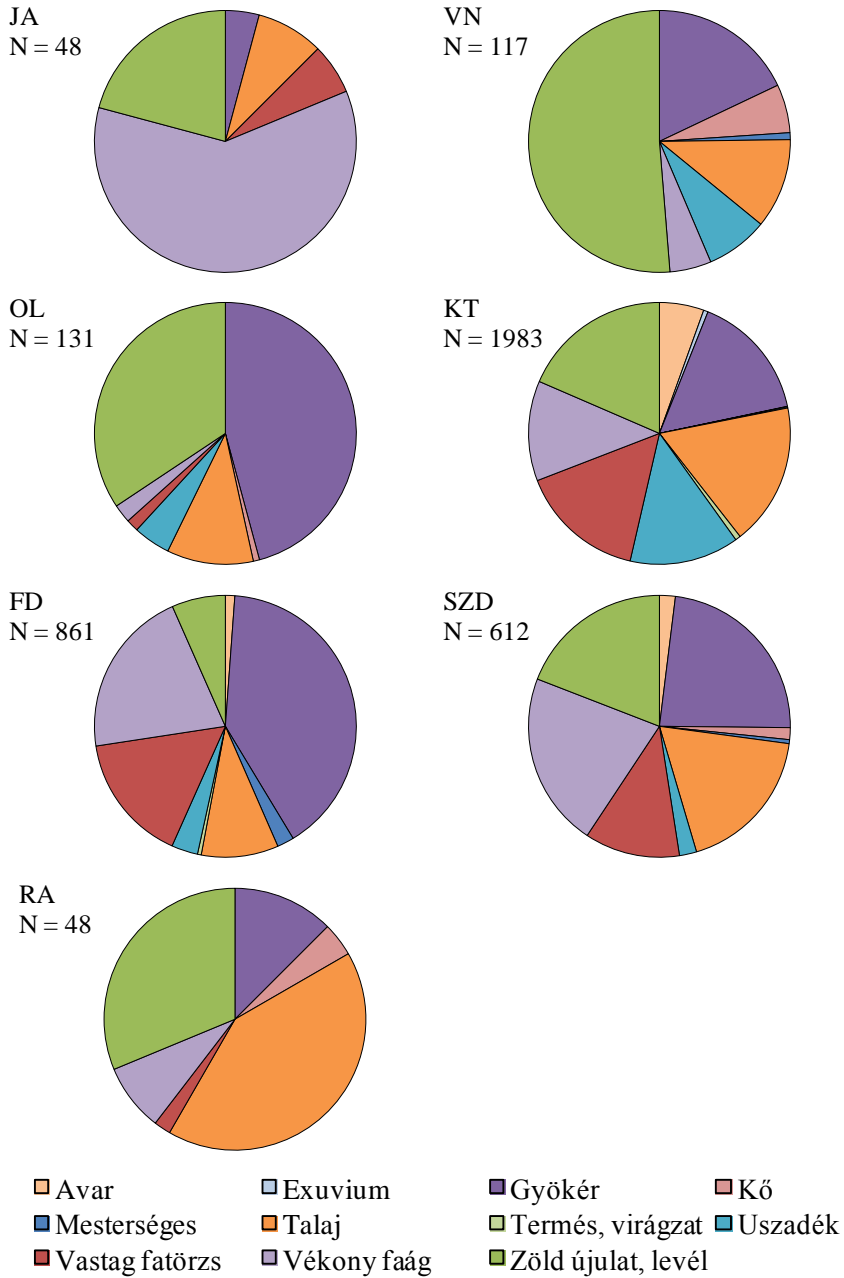


- | | | | |
|------------------|---------------|----------------------|-----------|
| ■ Avar | ■ Exuvium | ■ Gyökér | ■ Kő |
| ■ Mesterséges | ■ Talaj | ■ Termés, virágzat | ■ Uszadék |
| ■ Vastag fatörzs | ■ Vékony faág | ■ Zöld újulat, levél | |

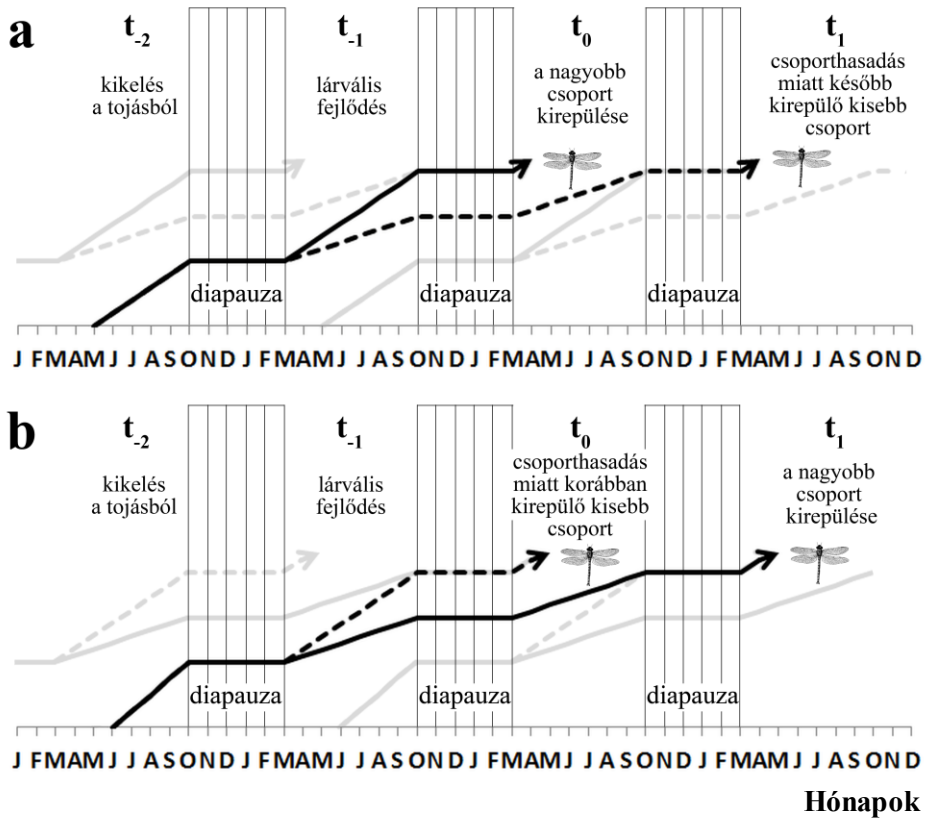
9. ábra. Az *O. cecilia* és az *O. forcipatus* lárváinak kirepüléskori aljzatválasztása a különböző vízfolyásokon (JA = Felső-Tisza Jándnál, VN = Felső-Tisza Vásárosnaménynál, OL = Szamos, RA = Rába; N = egyedszám).



Függelék



10. ábra. A *G. flavipes* lárváinak kirepüléskori aljzatválasztása a különböző vízfolyásokon (JA = Felső-Tisza Jándnál, VN = Felső-Tisza Vásárosnaménynál, OL = Szamos, KT = Közép-Tisza, FD = Duna, SZD = Szentendrei-Duna, RA = Rába; N = egyedszám).



11. ábra. A *G. vulgatissimus* (a) és a *G. flavipes* (b) feltételezett fejlődésmenete a vízhőmérséklet és a kirepüléskori ivararány közötti kapcsolat alapján (t_{-2} – t_1 = évek).



32. kép. Hullámverés okozta mortalitás a *G. flavipes* imágójánál.



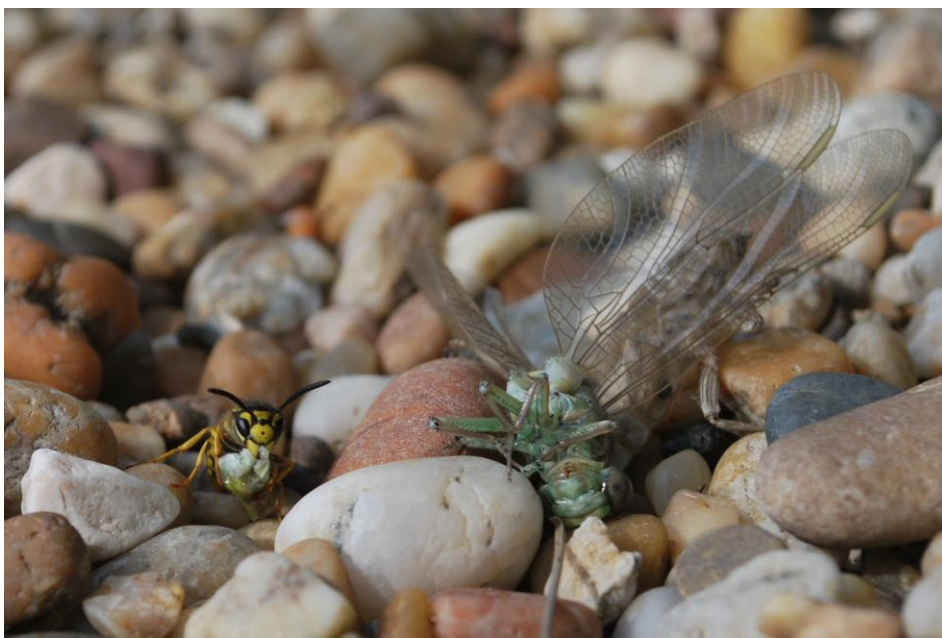
33. kép. Hullámverés miatt deformálódott szárnyú *G. flavipes* imágó.



34. kép. Hangyák támadása alatt álló *G. flavipes* lárva.



35. kép. Hangyák támadása alatt álló frissen vedlett *G. flavipes* imágó.



36. kép. Darázs okozta mortalitás a *G. flavipes* frissen vedlett imágójánál.



37. kép. Pókhálóba gabalyodott *G. flavipes* imágó.