



***Isophya* (Orthoptera) fajok
Magyarországon: populációbiológia,
morfometria**

Doktori (PhD) értekezés

Vadkerti Edit

Témavezető: Dr. Pecsénye Katalin

Debreceni Egyetem
Természettudományi Kar
Debrecen, 2005.

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem TTK Biológiai Tudományok Doktori Iskola Biodiverzitás programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem TTK doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2005. november 15.

.....
Bengernóné Vadkerti Edit

Tanúsítom, hogy Bengernóné Vadkerti doktorjelölt 1997-2005 között a fent megnevezett doktori iskola Biodiverzitás programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2005.

.....
Dr. Pecsénye Katalin

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Mindenekelőtt témavezetőmnek, Dr. Pecsénye Katalinnak tartozom köszönettel felbecsülhetetlen segítségéért. Munkámat nem csak támogatta, hanem fáradtságot nem kímélve tanított az évek során, mindemellett emberileg is sokat tanultam Tőle.

Köszönettel tartozom Prof. Dr. Varga Zoltánnak, aki lehetővé tette, hogy részt vegyek a Biodiverzitás programban, mindvégig figyelemmel kísérte munkámat, hasznos tanácsokkal segített és támogatott. Az *Isophya stysi* és *I. kraussi* mintákat is elsősorban neki köszönhetem.

Mester Valéria fáradságos munkája nélkül a genetikai vizsgálatok nem valósulhattak volna meg. Szívből jövő köszönet érte.

Köszönöm Dr. Rác Istvánnak a rendelkezésemre bocsátott cikkeket és a minták gyűjtésében való aktív közreműködését.

Hálás vagyok Dr. Farkas Sándornak, aki először segített tarszákat gyűjteni és mindvégig emberileg támogatott és biztatott.

Köszönöm Szövényi Gergelynek és Dr. Orci Kirill Márknak a tanulmányozott példányok gyűjtése során nyújtott nélkülözhetetlen segítségükért, és hogy megosztották velem a fajok élőhelyeivel, morfometriájával és hangjával kapcsolatos ismereteiket.

Köszönettel tartozom Dr. Nagy Barnabásnak és Nagy Antalnak szakmai tanácsaikért.

Köszönettel tartozom a példányok begyűjtésében való segítségért Lajos Lillának, Nyárády Katának, Szenkovits Zsuzsának, Sárné Légvári Katalinnak, Meinczinger Elvirának és Horváthné Gyimesi Mariannak.

Köszönet illeti Purger Dragicát, aki a segítségemre volt a botanikai vizsgálatokban.

Köszönöm tanszékvezetőnknek, Dr. Purger Jenőnek, hogy számomra maximális szabadságot biztosítva lehetővé tette kutatásaim kivitelezését.

Gerely László számtalan alkalommal segítette terepi munkámat, mind az egyedek gyűjtése, mind a botanikai kutatások során. Számítógépes ismeretei nagyban megkönnyítették munkámat. Hálás köszönet érte.

Köszönöm Kisbenedek Tibornak szakmai tanácsait és segítségét a terepi munkában.

A statisztikai útvesztőből több alkalommal segített ki Dr. Horváth Győző, ez úton is köszönöm segítségét.

Köszönettel tartozom Dr. Rappai Gábornak, aki segítségemre volt az SPSS program használatában.

Köszönöm Őri Ilonának, Jósa Máriának és Papp Zoltánnak baráti támogatását.

Hurkóné Kereszti Erzsébetet köszönet illeti a szakirodalom beszerzésében nyújtott alapos munkájáért.

Hálás vagyok Dr. Hoffmann Gyulának a kézirattal kapcsolatos megjegyzéseiért.

Köszönet illeti a Duna-Dráva Nemzeti Park Igazgatóságát a kutatások engedélyezéséért.

Férjem, Bengerno Péter türelmes segítsége nélkül nem tudtam volna feladataimat elvégezni. Az itt rendelkezésre álló hely kevés ahhoz, hogy mindent megköszönjek neki. Köszönet gyermekeimnek, Vikinek és Daninak, akik nemcsak lelkileg támogattak, de a terepi munkában aktívan és hatékonyan vettek részt. Hálával gondolok szüleimre, keresztszüleimre, akik sokszor helyettesítettek családi teendőimben és mindvégig erkölcsileg támogattak és bíztak bennem.

Köszönet mindazoknak, akik bármilyen módon segítették munkámat.

A kutatásokat a KAC K0440142001 és 027876-01/2001 pályázatok és a Pécsi Tudományegyetem anyagi támogatása segítették.

TARTALOM	OLDAL
1. BEVEZETÉS	1
1.1. Az <i>Isophya</i> genus magyarországi fajai	1
1.2. Célkitűzések	4
2. FAUNISZTIKAI VIZSGÁLATOK	5
2.1. Bevezetés	5
2.2. Módszerek	5
2.3. Eredmények	5
2.4. Eredmények megvitatása	7
3. HABITAT PREFERENCIA	8
3.1. Bevezetés	8
3.2. Módszerek	10
3.2.1. Mintavétel	10
3.2.2. Élőhelyek tipizálása	10
3.2.3. Statisztikai módszerek	11
3.3. Eredmények	12
3.3.1. Habitat-szegregáció	12
3.3.2. Indikációvizsgálat	16
3.3.3. Az élőhelyek természetessége	18
3.3.4. <i>Isophya</i> fajok koegzisztenciális mintázata	18
3.4. Eredmények megvitatása	19
4. MORFOMETRIA	22
4.1. Bevezetés	22
4.2. Módszerek	23
4.2.1. Állatok gyűjtése és preparálása	23
4.2.2. Mért jellegek	23
4.2.3. Statisztikai módszerek	25
4.3. Eredmények	26
4.3.1. Leíró statisztikák	26
4.3.2. Klasszifikációs eljárások	37
4.3.2.1. Hierarchikus klaszter-analízis	37
4.3.2.2. Diszkriminancia-analízis	38
4.3.2.2.1. Hímek	38
4.3.2.2.2. Nőstények	48
4.3.3. Ivari dimorfizmus	55

4.3.4. A variabilitás vizsgálata több szinten	56
4.3.5. Az élőhely és a morfológia kapcsolata	57
4.4. Eredmények megvitatása	59
5. GENETIKAI VARIABILITÁS	63
5.1. Bevezetés	63
5.2. Módszerek	64
5.2.1. Mintavétel	64
5.2.2. Enzimvizsgálatok	64
5.2.3. Statisztikai módszerek	65
5.3. Eredmények	69
5.3.1. A polimorfizmus mértéke	69
5.3.2. A genetikai differenciálódás mintázata	71
5.3.3. A fajon belüli genetikai variabilitás szerkezete	78
5.3.4. A genetikai- és morfometriai távolságok összehasonlítása	81
5.4. Eredmények megvitatása	82
6. ÖSSZEFOGLALÁS	84
7. SUMMARY	88
8. IRODALOMJEGYZÉK	92
9. PUBLIKÁCIÓS LISTA	100
MELLÉKLET	102

1. Bevezetés

1.1. Az *Isophya* genus magyarországi fajai

Az "isos" görög eredetű szó, egyenlőt, hasonlót jelent, míg a "phyo" jelentése nemz. Az *Isophya* nevet (Brunner von Wattenwyl 1878) tehát magyarra talán az „egyívású” szóval fordíthatnánk, ami arra utal, hogy a genusba tartozó fajokat nehéz elkülöníteni egymástól. A genusnak több mint 45 faja van Európában (Heller *et al.* 2004). Ebben a régióban a közelrokon *Poecilimon* genus után fajgazdagság tekintetében a második legnépesebb Tettigonioidea csoport, viszont a fajok azonosítása szempontjából a legproblematisabb (Bei-Bienko 1965).

Mi sem bizonyítja ezt szemléletesebben, mint a magyarországi tarsza (*Isophya*) fajok névváltozásai munkám kezdete óta. 1997-ben még szerepelt a magyarországi Orthoptera fajlistán az *I. pyrenea* (Kisbenedek 1997), viszont ugyanettől az évtől a publikációkban az azóta is használatos *I. kraussi* név szerepel (Varga 1997). Nagy 2003-ban már *I. kraussii* fajt közöl a revidiált listán, azzal a megjegyzéssel, hogy az *I. kraussii*, *I. pyrenea* és *I. camptoxypha* kapcsolata és elterjedése még nem tisztázott. Az *I. kraussi(i)* írásmódja szerzőnként változik; jelen dolgozatban a magyar publikációkban gyakrabban használt formát alkalmazom. Az *I. stysi* morfológiailag annyira hasonlít az *I. modestior* fajhoz, hogy egy időben kérdésessé vált faji rangja (Harz 1969, Kis & Vasiliu 1970). Így mint alfaj, *I. modestior stysi* néven szerepelt a magyar irodalomban is (Varga 1995, 1997; Nagy & Szövényi 1999a). Orci (2002) a kérdéses csoport morfológiai és akusztikai vizsgálatai során megerősítette a két faj elkülönülését. Pár éven belül újabb változás történt, Heller (2004) az *I. brevipennis* név helyett az *I. camptoxypha* név használatát indokolja.

Magyarországon jelenlegi tudásunk szerint hat *Isophya* (Phaneropterinae, Barbitistini) faj fordul elő (Heller *et al.* 2004, 13/2001.V.9. KÖM Rendelet):

I. camptoxypha (Fieber, 1853) - kárpáti tarsza, védett.

I. brevipennis Brunner von Wattenwyl, 1878 syn.n.

I. costata Brunner von Wattenwyl, 1878 - magyar tarsza, fokozottan v.

I. kraussi Brunner von Wattenwyl, 1878 - erdei tarsza.

I. modesta (Frivaldszky, 1867) - pusztai tarsza, védett.

I. modestior Brunner von Wattenwyl, 1882 - illír tarsza, védett.

I. stysi Čejchan, 1958 - Stys tarszája, fokozottan védett.

Az *I. camptoxypha* évtizedekig az *I. pyreneae* szinonimájaként (Heller *et al.* 2004) volt számontartva. Heller (1988) kimutatta, hogy *I. pyreneae* néven számos faj példányai vannak leírva. Ennek ellenére az *I. camptoxypha* típuspéldánya nem különíthető el egyértelmű karakterek alapján az *I. pyreneae* fajétól. A közép-európai *Isophya* fajokat megvizsgálva nyilvánvalóvá vált, hogy számos faj, melyeknek hasonlóan alacsony a cirpelőcsap száma, ének-mintázatában nagyon különböző. Megkülönböztető morfológiai bélyegeket keresve vált egyértelművé, hogy az *I. brevipennis* az *I. camptoxypha* szinonimája. Mivel az *I. camptoxypha* név ritkán, de napjainkban is használatos, az ismertebb és szélesebb körben elterjedt *I. brevipennis* név nem részesíthető előnyben. Az *I. camptoxypha* a Kárpátok endemikus, karakterisztikus faja. Megtalálható Szlovákiában (Kočárek *et al.* 1999, Krištín & Mihál 2000), Lengyelországban (Bazyluk 1971), Ukrajnában (Storozhenko & Gorochoy 1992), Romániában (Kis 1960) és Ausztriában is (Szövényi & Nagy 1999, Nagy *et al.* 2003). Magyarországon a Soproni-hegységben (Szövényi & Nagy 1999, Nagy *et al.* 2003), a Kőszegi-hegységben (Szövényi & Nagy 1999, Nagy *et al.* 2003, Kenyeres & Bauer 2005), az Őrségben (Nagy & Szövényi 1997, Nagy *et al.* 2003), a Mecsekben (Vadkerti *et al.* 2003), és a Villányi-hegységben (Nagy *et al.* 2003) izolált populációi találhatók. Várható Zemplén-hegységi előfordulása, mivel Szlovákiában a magyar határ közelében is megtalálták (Nagy *et al.* 1998).

Az *I. costata* diszjunkt elterjedésű, a Kárpát-medencére nézve endemikus, posztgaliciális reliktum fajunk (Varga 1995). Magyarország legkorábban kikelő egyenesszárnyúja (Nagy 1992). A Bécsei-medencétől (Berg *et al.* 1996, Nagy *et al.* 2003) keletre Nyugat-Erdélyig megtalálható (Kis 1960), de elterjedési területének nagyobb része Magyarországra esik. A Mecsekben, Villányi-hegységben (Vadkerti *et al.* 2003), a Baranyai-dombságban (Vadkerti 2004) több populációját kimutatták, de előfordul a Balaton-felvidéken (Kenyeres *et al.* 2004), a Vértesben (Szövényi 1999), a Budai-hegységben (Nagy 1991), a Pilisben (Nagy 1987), a Mátrában (Rácz 1986), a Bükkalján is (Szövényi 1999). Az Alföldön csak a Battonya melletti Kistompapusztán, Klárafalván (Nagy & Szövényi 1998, 1999a) valamint a Hódmezővásárhely melletti Mártélyon (Nagy 1999b) találták.

Az *I. kraussi* Németországban, Ausztriában (Ingrisch 1991, Nagy *et al.* 2003), Lengyelországban, Csehországban (Holusa 2000), Szlovákiában (Kočárek *et al.* 1999, Krištín & Mihál 2000) és Magyarországon fordul elő (Heller *et al.* 2004). Hazánkban általánosan elterjedt az erdőszűlő domb- és hegyvidékeken; a Kőszegi-hegységben (Szövényi & Nagy 1999), az Őrségben (Nagy *et al.* 2003), a Bakonyban (Rácz 1979), a Mátrában (Rácz 1986), a

Bükkben (Nagy & Rácz 1996, Rácz 1998b), az Aggteleki-karszton (Rácz *et al.* 1996, Varga 1997, Nagy *et al.* 1999) és a Zempléni-hegységben (Nagy *et al.* 1998). Az 1999 előtti magyarországi irodalomban *I. pyrenea* néven szerepel (Nagy *et al.* 1999).

Az *I. modesta* főleg észak-kelet balkáni elterjedésű (Rácz 1998b, Szövényi *et al.* 2001), posztglaciális reliktum fajunk (Nagy 1981). Kimutatták Szlovákiából, Ukrajnából, Romániából is, Erdélyben általánosan elterjedt (Heller *et al.* 2004). Nálunk többnyire kisebb populációi vannak a Somló-hegyen, Tihanyban, Mátrában (Nagy 1974), Bükkben (Nagy 1974, 1981, Nagy & Rácz 1996, Rácz 1998b). Több populációja van a Mecsekben és a Villányi-hegységben (Nagy 1974, Nagy 1998, Vadkerti *et al.* 2003).

Az *I. modestior* két, egymástól elkülönülő areában található. Az észak- és nyugat-balkáni elterjedésébe Szerbia (Grebenščikov 1949), Macedonia, Nyugat-Bulgária és Montenegro tartozik. Ettől nyugatabbra Szlovéniában, Olaszországban (Ingrisch 1991, Cogo *et al.* 2002) és Ausztriában él (Nagy *et al.* 2003). Magyarországon csak a Dunántúl középső és déli felén, a Kőszegi-hegységben és a Vértesben (Szövényi & Nagy 1999, Szövényi *et al.* 2001), valamint a Villányi-hegységben (Nagy & Nagy 2000) találták meg. Mivel az utóbbi leírások az elmúlt évtized aktív kutatásainak köszönhetők, várható a faj előfordulása a két area közti területről is (Heller *et al.* 2004).

Az *I. stysi* Kárpát-medencei endemizmusnak tekinthető, előfordul Szlovákiában (Čejchan 1958, Nagy *et al.* 1998, Kočarek *et al.* 1999), Lengyelországban, Ukrajnában (Heller *et al.* 2004) és Erdélyben is (Kis 1960). Magyarországon a Duna vonalától keletre élnek izolált, reliktum jellegű populációi (Varga 1995, Szövényi *et al.* 2001); az Aggteleki-karszton (Rácz *et al.* 1996, Varga 1995, 1997; Nagy *et al.* 1999), a Zempléni-hegységben (Varga 1995, Nagy *et al.* 1998), a Fekete-Körös mellékén Mályvád (Nagy & Szövényi 1999a), Gyula és Doboz (Nagy & Szövényi 1999b) környékén.

Az *Isophya* genus hímjeiknek - ellentétben más szöcske családok tagjaival - nincsen szklerotinizált belső ivarszerve, amely segítené az azonosítást. A hímek cercusának alakja - melyet szintén gyakran használnak a határozáshoz - meglehetősen egyszerű és nem mutat olyan változékonyságot, mint a *Poecilimon* fajok esetében (Heller *et al.* 2004). Az *Isophya* fajok ennek következtében a cercus görbülete, a pronotum, a szárnyak és a tojócső sokszor árnyalatnyi különbsége alapján azonosíthatók morfológiájuk alapján. Elkülönítésüket nehezíti, hogy több fajuk is együtt fordulhat elő. A fajok legbiztosabban énekük alapján azonosíthatók. Ciripelésük az ultrahang közeli tartományba esik, így sokak számára nem is hallható.

Mint az összes többi Barbitistini, az *Isophya* fajok is rövid szárnyúak, röpképtelenek, és emiatt gyenge a kolonizációs képességük (Nagy 1991, Szövényi *et al.* 2001). Jelenlétük egy adott élőhelyen mindenképpen természeti értéknek tekinthető. Az élőhely-választásukkal kapcsolatos tényezők kevésbé ismertek, de érzékenyek a zavarásra, előnyben részesítik a természetközeli, teljes borítású, többretegű, dús növényzetű gyepeket, bozótosokat (Nagy 1991, Varga 1999, Szövényi 1999). Polifágok, lágyszövetű kettészikűekkel táplálkoznak (Bei-Bienko 1965), mint pl. pimpók, szá móca, zsályák (Varga 1999), galajfélék, pillangósvirágúak (Nagy & Szövényi 1999a), pasztinák, turbolyafélék, csalán, rózsza (Szövényi 1999).

A tarszák talajba petéznek (Bei-Bienko 1965), tojócsövük ívesen felfelé görbült, vége fogazott. Fenológiaiilag a legkorábbi Orthoptera fajaink közé tartoznak. Tojás alakban telelnek át, lárváik kora tavasszal kelnek ki, fajtól és klímától függően (Bei-Bienko 1965). Szaporodási időszakuk a nyár első felére esik, mikor a többi egyenesszárnyú még lárva alakban található (Nagy 1991). Az egyedek megtalálását nehezíti, hogy imágóik esti-éjjeli aktivitásúak (Szövényi *et al.* 2001), napközben a növényzet alsóbb szintjében csöndben tartózkodnak.

1.2. Célkitűzések

Munkánk fő célkitűzései voltak:

1. A hazai *Isophya* fajok előfordulásával kapcsolatos ismeretek bővítése, különös tekintettel Baranya megyére.
2. Az *Isophya* fajok élőhelyeinek tipizálása, habitat preferencia és indikáció vizsgálata. Koegzisztenciális mintázatok feltárása. Az élőhelyek természetességének megállapítása.
3. Az *Isophya fajok* morfometriai vizsgálata. A morfológiai variabilitás szerkezetének analízise a fajok és a populációk szintjén egyaránt. A fajok, ill. populációk habitat preferenciája és bizonyos, ökológiai szempontból jelentős morfológiai bélyegeik közötti kapcsolat keresése, a habitat preferencia hátterének feltárása.
4. A genetikai variabilitás szerkezetének analízise, a populációk enzimpolimorfizmusának tanulmányozása révén. A fajok közötti genetikai differenciálódás mértékének leírása. A fajkon belüli differenciálódási mintázatok összehasonlítása és elemzése. A genetikai és morfometriai variabilitás struktúrájának összehasonlítása.

2. Faunisztikai vizsgálatok

2.1. Bevezetés

Rácz és Varga (1985) a Mecsek és a Villányi-hegység Orthoptera faunájának kutatása során nem találtak *Isophya* fajokat. Ennek oka valószínű az őszi mintavételezés. A Mecsekben munkánk kezdetén az *I. modesta* (Nagy 1974, Nagy 1981, Nagy 1999), az *I. camptoxypha* (Szövényi & Nagy 1999), az *I. costata* (Rakonczay 1992, Szövényi 1999) és *I. modestior* (Rakonczay 1992), a Villányi-hegységből pedig az *I. modesta* (Nagy 1974) az *I. modestior* (Nagy & Nagy 2000) és az *I. camptoxypha* (Nagy & Nagy 2000) előfordulásáról volt tudomásunk. A Dél-Baranyai-dombságot nem kutatták *Isophya* fajokra. Munkánk célja a tarsza fajok elterjedésének vizsgálata volt a Mecsekben, a Dél-Baranyai-dombságban és a Villányi-hegységben.

2.2. Módszer

A vizsgálatokat 1997 és 2002 között végeztük. A mintavétel fűhálózással, egyedi megkereséssel illetve hang alapján való detektálással történt. A tarszákat a hálózás könnyen elpusztítja, így ezt a módszert csak akkor alkalmaztuk, ha az egyedi megkeresés nem vezetett eredményre. A zoológiai kutatásokkal párhuzamosan botanikai felméréseket végeztünk. A fajok élőhelyeit az Általános Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer (Fekete *et al.* 1997) szerinti kategóriákba soroltuk be (3.1. táblázat). Az eredmények bemutatásánál a fajok nevét követően a lelőhelyek után az ÁNÉR kategória rövidítése, a gyűjtés dátuma, valamint a gyűjtő nevének rövidítése (OKM - Orci Kirill Márk, SZG - Szövényi Gergely, VE - Vadkerti Edit) található. S: hang alapján való detektálás. Az elterjedést UTM hálótérképen ábrázoltuk (2.1. ábra).

2.3. Eredmények

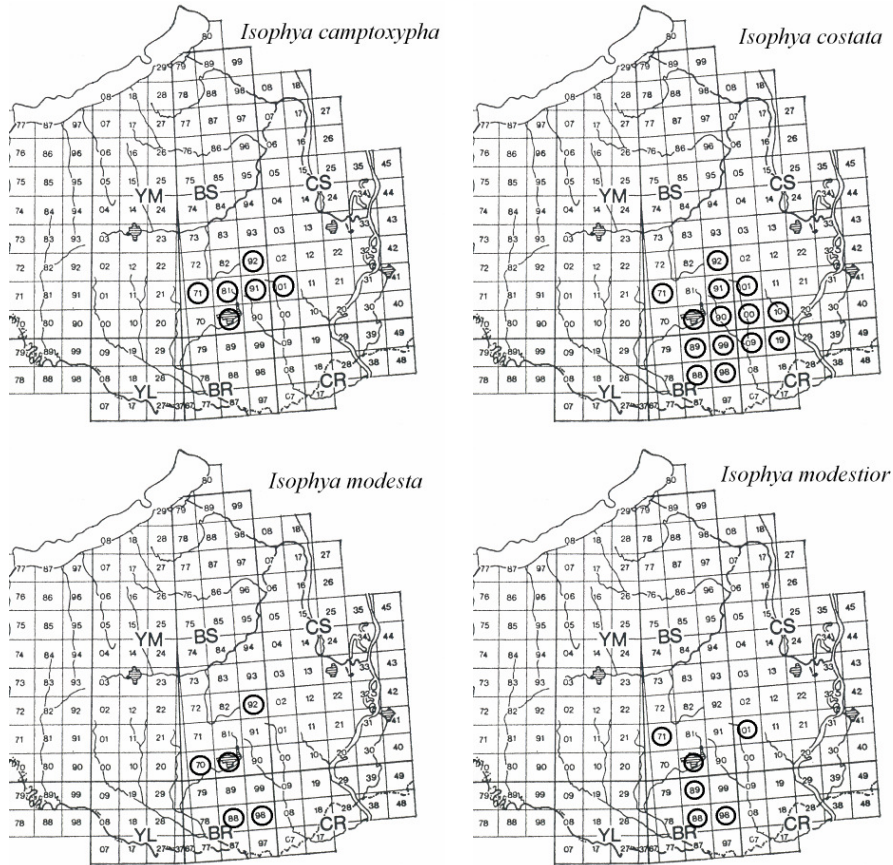
***Isophya camptoxypha* — Mecsek:** Misina, M1, 2001.06.24., VE; Remeterét, M9, 2001.06.03., OKM; Abaliget és Hetvehely közötti rét, D3, 2001.06.01., OKM, VE, SZG; Püspökszentlászló, plató, M9, 2001.06.09., VE; Püspökszentlászló, felső rét, M9, 2001.06.09., VE; Püspökszentlászló, völgy, D5, 2001.06.09., VE; Egregyi völgy, E1, 2001.06.01., VE, SZG, OKM; Pécsvárad, lőtér, szegély, M9, 2001.06.08., VE; Mánfa, E1, 2001.06.01., VE, SZG, OKM.

***Isophya costata* — Mecsek:** Orfű, reptér, O8, 1997.05.16., SZG; Orfű feletti rét, E1, 2001.06.01., VE, SZG, OKM; Orfű, gátoldal, Pécsi tó, O10, 1997.05.16., SZG; Orfű és Magyarhertelend között, E1, 1997.05.16., SZG; Pécsi tó, Abaligetre vezető út, O7, 2001.06.28., VE; Abaliget-Kovácsszénája, Öreg-hegy, E1, 1998.06.02., SZG; Abaliget vasúti rézsű, O10, 1998.05.31., SZG; Kovácsszénája, O12, 1998.06.04., SZG; Kovácsszénája, gátoldal, O10, 1998.06.04., SZG; Kovácsszénája, alagút felett, E1, 1998.05.31., SZG; Abaliget Hetvehely közötti rét, D3, 2001.06.01., SZG, VE, OKM; Hosszúhetény, Aranyhegy, H3, 2001.06.09., VE; Püspökszentlászló, plató, O8, 2001.06.09., VE; Püspökszentlászló, felső rét, H3, 2001.06.09., VE; Püspökszentlászló alatti rét, O8, 2001.06.16., VE; Zobákpusztá déli része, O8, 2001.06.01., SZG, VE, OKM; Egregyi völgy, E1, 2001.06.01., SZG, VE, OKM; Szilaberki dűlő, árokpart, O8, 2001.06.09., VE; Pécsvárad, lőtér, O7, 2001.06.08., VE; Pécsvárad, lőtér alatt, O8, 2001.06.08., VE; Pécsvárad, bányája fölötti gyepterület, O7, 2001.06.08., VE; Pécsvárad, bányája alja, O7, 2001.06.08., VE; Cserkút, P2, 2001.06.01., VE. **Dél-Baranyai-dombság:** Máriakéménd, D3, 2001. 05. 30.; Pécs-Hird, O7, 2001. 06. 09. S; Szellő, E1, 2002. 05. 14.; Székelyszabar 1, O8, 2002. 05. 15. S; Székelyszabar 2, D3, 2002. 05. 15. S; Székelyszabar 3, E1, 2002. 05. 15.; Keszű, D4, D5, 2002. 05. 16.; Nagypárad, D3, 2002. 05. 16.; Túrony, O8, 2002. 05. 20., S, Erzsébet 1, O7, 2002. 05. 24.; Erzsébet 2, D3,D4, 2002. 05. 24.; Kékesd, O7, 2002. 05. 24.; Apátvarasd, O7, 2002. 05. 28.; Vokány, O7, 2002. 06. 04., S; Szalánta, 2002. 06. 09., S; Pusztakisfalu, O7,O8, 2002. 06. 13. S. **Villányi-hegység:** Nagy-hegy, H3, 2001.06.13., VE; Kis-hegy, H3, 2001.06.13., S, VE; Tenkes, H4, 2001.06.13., VE; Vokány, Császár-hegy, O8, 2001.06.17., VE; Vokány, legelő, O7, 2001.07.01., VE.

***Isophya modesta* — Mecsek:** Misina, H3, M1, 2001.06.24., VE; Kistubes kilátó, H3, M1, 2001.06.24., VE; Tubes - Orfűi út, K8, 2001.06.24., VE; Remeterét, O8, 1998.06.25., SZG; Egregyi völgy, E1, 2001.06.01., SZG, VE, OKM; Kővágószőlős, O7, 2001.06.29., SZG, VE, OKM. **Villányi-hegység:** Szársomlyó, M8, 2001.06.31., SZG, VE, OKM; Csukma, H3, 2001.05.31., SZG, VE, OKM; Feketehegy - plató, M8, 2001.06.14. S, VE.

***Isophya modestior* — Mecsek:** Remeterét, O8, 1998.06.25., SZG; Orfű feletti rét, E1, 2001.06.01., SZG, VE, OKM; Abaliget, vasúti rézsű, O10, 1998.06., SZG; Kovácsszénája, O12, 1998.06.04., SZG; Kovácsszénája, gátoldal, O10, 1998.06.04., SZG; Kovácsszénája, alagút felett, E1, 1998.05.31., SZG. **Villányi-hegység:** Szársomlyó gerinc, M8, 2001.05.31., VE; Máriagyűd, Felső legelő, M8, 2001.06.31., VE; Köves-mály, M8, 2001.06.31., VE; Csukma, H3, 2001.06.31., VE; Tenkes, H4, 2001.06.13.

VE; Feketehegy – déli lejtő, H3, 2001.06.14. VE. **Dél-Baranyai-dombság:** Nagyárpád, P2, 2002. 05. 16., S; Pusztakisfalu, M9, 2002. 06. 13. S.



2.1.ábra. *Isophya* fajok elterjedése Baranya-megyében UTM-hálótérképen ábrázolva.

2.4. Eredmények megvitatása

A vizsgált területeken a tarsza fajok számos új lelőhelyét találtuk. A Mecsekben 30 (*I. camptoxypha* 9, *I. costata* 23, *I. modesta* 6, *I. modestior* 6), a Villányi-hegységben 11 (*I. costata* 5, *I. modesta* 3, *I. modestior* 6) (Vadkerti *et al.* 2003), a Dél-Baranyai-dombságban pedig elsőként 16 helyen (*I. costata* 16, *I. modestior* 2) (Vadkerti 2004) találtuk meg az egyes tarsza fajok egyedeit. Az *I. camptoxypha* jelenlétét csak a Mecsekből sikerült kimutatni. Az *I. modesta* sem fordult elő a Dél-Baranyai-dombságban. A Villányi-hegység faunájára az *I. costata* új faj.

3. Habitat preferencia

3.1. Bevezetés

A tarsza fajok korai kikelése, rejtett életmódja és éjszakai aktivitása (Szövényi *et al.* 2001) mind közrejátszik abban, hogy keveset tudunk élőhelyválasztásukról. Ez az ismeret viszont egyrészt nélkülözhetetlen a védett fajok felkutatásához, másrészt a védelmi intézkedések kidolgozásához (Cherrill & Brown 1990). Az *Isophya* fajok habitat preferenciájáról eddig nem készült összehasonlító elemzés. A tarszákat említő tanulmányok többsége vagy faunisztikai jellegű, vagy egyenesszárný közösségeket írnak le. Bár a növényzet típusát a cikkek többsége valamilyen szinten megemlíti (társulás, habitat, tápnövény), a közölt adatok általában egy adott populációra vonatkoznak és a kutatások egymástól időben és térben elkülönülnek. Így az eredmények összehasonlító statisztikai értékelése nehézségekbe ütközik.

Tudjuk, hogy a tarszák érzékenyek a zavarásra, ezért előnyben részesítik a természetközeli, teljes borítású, többretegű gyepeket (Nagy 1991, Varga 1999). Nem ismert viszont, hogy a fajok miképp viszonyulnak egymáshoz, mely habitatokra jellemzőek elsősorban, és indikálják-e ezeket.

Az *Isophya camptoxypha* egyedeit Romániában hegyi réteken, tisztásokon, erdőszélén, áfonyán, borókán, alpesi rózsán (Kis 1960) találták meg. Dél-kelet Szlovákiában bükk erdei bokros tisztásokon és mezofil réteken, kaszálókon, legelőkön, (Nagy *et al.* 1998), déli kitettségű xerotherm erdősztyeppen él (Krištin 1998). Ukrajnában erdőszéli bokrokon és füves területeken, tisztásokon, réteken fordul elő (Storozhenko & Gorochoy 1992). Az Őrségben Nagy és Szövényi (1997) tisztásokon, bokrokon, réteken és erdőszélén találta meg egyedeit. Szövényi és Nagy (1999) a Kőszegi-hegységben szelídgesztenyésben, száraz útszéli élőhelyen és gyümölcsösben is megtalálta. Kenyeres és Bauer (2005) a Kőszegi-hegységben változatos élőhelyeken, elsősorban gyertyános-, tölgyes-, bükkös erdei tisztásokon, főleg mozaikos habitatokban találta.

Az *Isophya costata* Erdélyben (Kis 1960) jól strukturált, többretegű gyepekben fordul elő. Kelet-Ausztriában a magas fűvű, dús növényzetű kontinentális gyepekben és a magas fűvű réteken, kaszálókon egyaránt megtalálható (Berg *et al.* 1996, Ingrisch 1991). Magyarországon többnyire változatos növényzetű mezofil gyepekben (Kisbenedek 1997) fordul elő. A Körös-Maros Nemzeti Park területén, Battonya térségében dús, változatos növényzetű reliktum jellegű löszpuszta foltokon, mezotherm gyepekben él (Nagy &

Szövényi 1998, 1999a). Nagy (1984) Klárafalvánál, Mártély térségében degradált löszgyepben találta. A Mecsek térségében Szövényi (1999) nedves rétekről, kaszáló rétről, másodlagos sztyepprétről írja le. A Pilisből (Nagy 1987), Csákvár térségéből (Szövényi 1999) szintén sztyepprétről említik. A Káli-medencében löszgyep sztyepprétszerű állományában él (Bauer *et al.* 2001). Nagy (1991) Hódmezővásárhely mellett egy viszonylag érintetlen réten és a mellette lévő kender ültetvényen is megtalálta.

Az *I. modesta* rendkívül helyhez kötött előfordulását, posztglaciális sztyep-reliktum faj. Čejchan (1958) szerint az *I. modesta* tipikus sztyepplakó. Főleg alföld-peremi helyzetű (Hármashatár-hegy, Gyöngyös: Sárhegy), xerotherm lejtőkön fordul elő (Nagy 1981, Rakonczay 1990). Bükki előfordulását több munka is megemlíti: xerotherm sztyeppből (Nagy 1974), bokros sztyeplejtőkről (Nagy & Rác 1996, Rác 1998b) izolált populációit írják le. A Villányi-hegységben karszt-bokorerdő sziklagyep-foltjain (Nagy 1998) és sztyeppréteken (Nagy & Nagy 2000) fordul elő. Kis (1960) Erdélyből sztyepprétekről, sík- és dombvidéki rétekről, erdei tisztásokról és bokros területekről írja le.

Az *I. modestior* Szerbiában hegyvidéki, kétszikűekben gazdag, sűrű, magas növésű nedves réteken; sűrű, páfránnyal, galajjal, szederrel benőtt fennsíkon (Adamović 1970), magas-körösokban, sűrű cserjésekben, erdőszélén, erdővágások alacsony cserjésekkel és lágyszárúakkal vegyes sztyeppjellegű habitatjaiban él (Greibenčikov 1949). Olaszországban mezofil élőhelyen találták (Cogo *et al.* 2002). Magyarországon a fajt tölgyerdő szegélye mentén lévő füves területekről (Szövényi & Nagy 1999) és karsztbokor-erdő foltokról, sztyepprétekről (Nagy & Nagy 2000) írták le.

A Mecsekből, a Villányi-hegységből, valamint a Baranyai-dombságról (Vadkerti *et al.* 2003, Vadkerti 2004) írták le a magyarországi *Isophya* populációk többségét. A régióban négy tarsza faj található (*Isophya camptoxypha*, *I. costata*, *I. modesta*, *I. modestior*), így kézenfekvő volt, hogy az élőhely-választással kapcsolatos összehasonlító vizsgálatokat a baranyamegyei populációkon vizsgáljuk.

Munkánk célja volt megállapítani, hogy: 1) a térségben található *Isophya* fajok milyen habitatokat választanak, 2) van-e átfedés a fajok élőhely-választása között, 3) tapasztalható-e indikáció, 4) milyen arányban választanak a fajok természetközeli élőhelyeket, 5) a gyepestruktúra miként befolyásolja jelenlétüket 6) van-e összefüggés a gyepek kezelési módja és a tarszák előfordulása, vagy hiánya között 7) milyen a tarszák koegzisztenciális mintázata.

3.2. Módszerek

3.2.1. Mintavétel

A vizsgált területek kiválasztása - a bevezetésben tárgyalt irodalmi adatok alapján - potenciális élőhelyek felkutatásával 1999 és 2003 között történt. *Isophya* élőhelynek minősítettük azokat a helyeket, melyeken valamely tarszafaj legalább egy egyedét vizuálisan vagy hang alapján észleltük. Az esti és éjszakai órákban hang alapján megtalált hímek vizuális észlelés során az énekük hatására közelükbe jött nőtények után kutattunk körülbelül tíz percig, csak ezután gyűjtöttük be a talált állatokat. A habitat preferencia vizsgálathoz 57 terület jelenlét-hiány adatait használtuk fel. A Mecsekben 30, a Villányi-hegységben 11 (Vadkerti *et al.* 2003) és a Baranyai-dombságban 16 (Vadkerti 2004) helyszínt vizsgáltunk. A Mecsek 350 km², 66.5 %-a erdő. Az 50 km²-es Villányi-hegység átlagosan 20 km-re fekszik tőle, melynek 48%-a erdő. A Baranyai-dombság e két hegység között fekszik és csak 11.5 %-a erdő, ami többségében akácos. A művelt területek aránya átlagosan itt 77.7 %, de van ahol eléri a 100%-ot (Marosi & Somogyi 1990). A füves élőhelyek aránya maximum 1%.

3.2.2. Élőhelyek tipizálása

Az Orthoptera fajok nem érzékelik a növényzet finomszemcsés mintázatát (Bridle *et al.* 2002), előfordulásukat elsősorban a vegetáció szerkezete (Varga 1997, V. Sipos & Varga 1998) és a mikroklimatikus tényezők (hőmérséklet, nedvesség, szélereősség, napsugárzás) határozzák meg (Rácz 1998a). Az élőhelyeket, melyekben a tarsza fajokat észleltük emiatt nem társulásokba, hanem első lépésben az Általános Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer (Fekete *et al.* 1997) szerinti 14 kategóriába soroltuk be (3.1. táblázat). Két esetben új kategóriát kellett létrehoznunk: K8 - üde lombos erdő és az országút közötti 3 méter széles gypsáv, M9 - üde erdőszegély.

Az élőhelyeket a következő négy mikrohabitat kategóriába is besoroltuk: mezofil füves, xerofil füves, mezofil bokros és xerofil bokros. Abban az esetben, amikor bokorban találtunk meg egy egyedet, az élőhelyét a bokros habitat kategóriába soroltuk, függetlenül az ÁNER kategóriába való osztályozástól. A másodlagos gyepek vizsgálatánál feljegyeztük a növényzet magasságát, rétegződését, borítását és a fűfélék/kétszikűek arányát. A gyepek használatát az empirikus terepi megfigyelésekből és a helyi lakosoktól kapott információkból állapítottuk meg (Purger & Vadkerti 2004).

3.2.3. Statisztikai módszerek

A Syn-Tax statisztikai programmal (Podani 2001) készítettük a főkoordináta analízist (PcoA) Czekanowski/Bray-Curtis hasonlósági függvény alkalmazásával. Az adatmátrix elkészítéséhez a 3.1. táblázatot vettük alapul.

A fajok klasszifikációját élőhely választásuk alapján hierarchikus klaszter-analízissel kvantitatív adatokra, Czekanowski/Bray-Curtis hasonlósági függvény és Ward-Orlói fúzió alkalmazásával végeztük el a NuCoSa 1.05 programcsomaggal (Tóthmérész 1996).

A különböző élőhelyek karakter fajainak meghatározására az IndVal 2.0 (Indicator Value) statisztikai programot alkalmaztuk (Dufrêne & Legendre 1997), amely az indikátor, vagy egy adott közösségen belül a karakter fajok vizsgálatára alkalmas:

$$IndVal_{ij} = A_{ij} * B_{ij} * 100$$

$$A_{ij} = N(individuals)_{ij} / N(individuals)_i$$

$$B_{ij} = N(traps)_{ij} / N(sites)_i$$

A képletben szereplő A_{ij} a specifikusság, ahol az N_{ij} az i -edik faj átlagos egyedszáma a j -edik élőhelyen (habitat típusban) és N_i az i -edik faj átlagos egyedszámának összege az összes élőhelyen (vagy élőhely csoportban). B_{ij} a fidelitás mértéke, ahol $N(traps)_{ij}$ a j -edik csoportban azoknak a csapdáknak a száma, ahol az i -edik faj jelen volt, $N(sites)_i$ a j -edik élőhely csoportban található összes csapda száma. Az indikátor-érték meghatározását meg kell előznie egy vagy több sokváltozós statisztikai eljárásnak, amit a fentebb már idézett hazai NuCoSa programmal végeztünk el. Az IndVal program a számított indikátor-értékek szignifikanciáját is megadja. Azok az indikátor fajok, amelyek legjobban jellemzők az egyes élőhely csoportokra és ezeken az élőhelyeken, vagy élőhely csoportokban a minták többségében megtalálhatók. Abban az esetben, amikor a fajok csak egy habitat csoportban vannak és ezen belül is csak néhány mintahelyen fordulnak elő (ezek ritka fajoknak tekinthetők), aszimmetrikus indikátoroknak hívjuk ($IndVal < 55\%$). Tehát ezek a fajok nincsenek minden mintahelyen, de kötődnek ehhez az élőhelyhez. A másik csoport a szimmetrikus indikátor fajok, amikor egy adott élőhely csoport minden egyes mintahelyén ott van ($IndVal > 55\%$). Az indikáció vizsgálatot a fajok lelőhelynek jelenlét-hiány adatmátrixa alapján készítettük

A fajok előfordulásának véletlenszerűségét a Fisher-féle exakt teszttel, asszociáltságát a Yale-féle χ^2 teszttel vizsgáltuk.

3.3. Eredmények

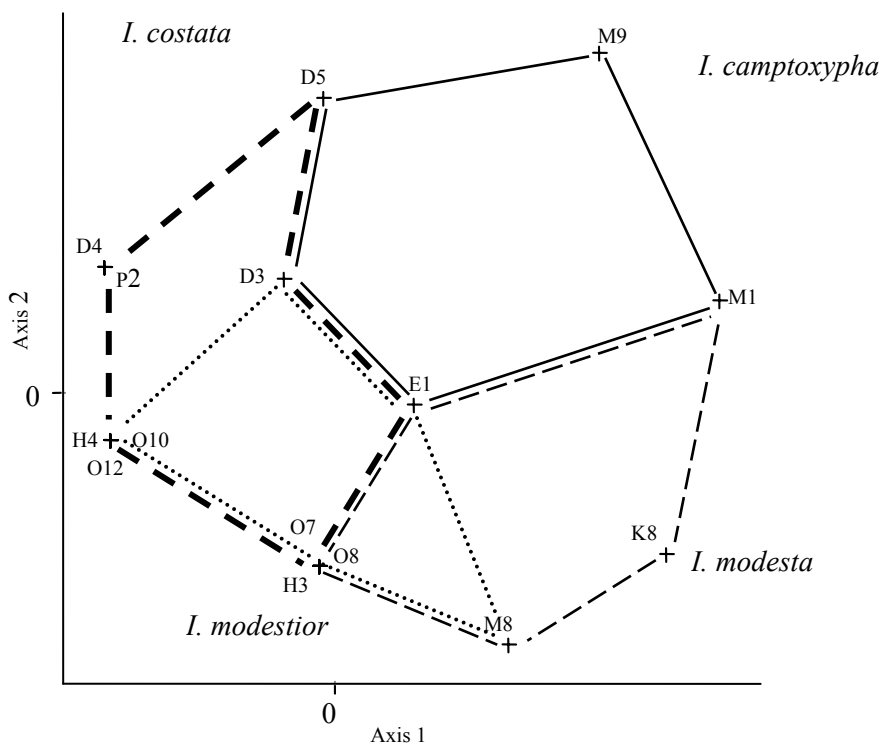
3.3.1. Habitat-szegregáció

A vizsgált régióban az *Isophya* fajok élőhelyeit 15 ÁNÉR kategóriába tudtuk besorolni (3.1. táblázat és 2.3. fejezet).

3.1. táblázat. A Mecsekben, a Villányi-hegységben és a Baranyai-dombságban élő *Isophya* fajok élőhelyeinek ÁNÉR kódja, a kategóriák neve, a fajok előfordulásának száma az adott élőhely típusban. I.ca.: *I. camptoxypha*, I.co.: *I. costata*, I.ma.: *I. modesta*, I. m.: *I. modestior*.

Kód	ÁNÉR kategória	I.ca.	I.co.	I.ma.	I.mi.
E1	Franciaperjés domb- és hegyvidéki rétek	2	7	1	2
D3	Dombvidéki mocsárrétek	1	5	-	1
D4	Alföldi mocsárrétek	-	2	-	-
D5	Patakparti és lápi magaskórósok	1	1	-	-
H3	Pusztafüves lejtősztyepp és erdőssztyepp rétek	-	4	3	2
H4	Stabilizálódott félszáraz irtásrétek, gyepek és száraz magaskórósok	-	1	-	1
K8	Közút és erdő közti üde gyepsáv	-	-	1	-
M1	Molyhos tölgyes bokorerdő	1	-	2	-
M8	Száraz-meleg erdőszegély	-	-	2	3
M9	Üde erdőszegély	4	-	-	-
O7	Másodlagos domb- és hegyvidéki gyomos száraz gyepek	-	12	1	1
O8	Másodlagos domb- és hegyvidéki gyomos üde gyepek	-	10	1	2
O10	Természetközeli rézsűk és gátak növényzete	-	3	-	2
O12	Felhagyott szőlők és gyümölcsösök	-	1	-	1
P2	Spontán cserjésedő erdős területek	-	1	-	-
Összesen		9	47	11	15

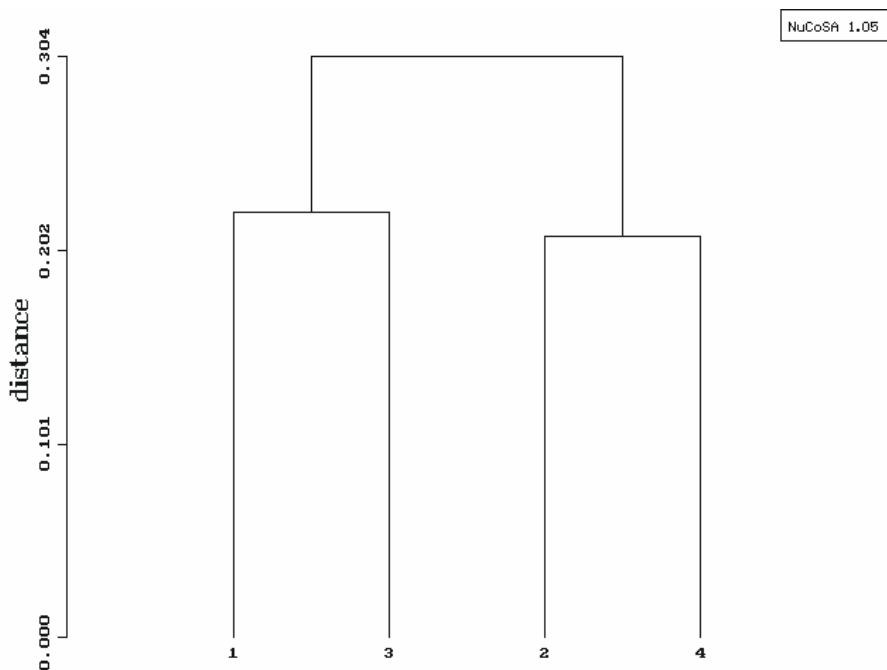
A fajok élőhelyei széles skálát öleltek fel (3.1. táblázat) a mocsárréttől a száraz karszt-bokorerdő foltokig. A zárt erdőkben viszont nem talákoztunk velük. Az *I. costata* a legszélesebb habitat spektrumú, 11 élőhely-típusban fordult elő a 15-ből. Őt követi az *I. modestior* kilenc, majd az *I. modesta* hét élőhely-típussal. Az *I. camptoxypha* csak öt élőhely-típusban volt megtalálható. A főkoordináta analízis eredménye azt mutatta (3.1. ábra), hogy bár az *I. camptoxypha* és az *I. modestior* illetve az *I. costata* és *I. modesta* habitatjai viszonylag jól szegregálódtak egymástól, a fajok élőhely-választása átfedő volt. Az élőhelyek közül a franciaperjés domb- és hegyvidéki rétek volt az egyetlen típus (E1), melyben mind a négy *Isophya* faj előfordulhatott (3.1. ábra). Négy élőhely-típus volt, melyet három faj is preferált.



3.1. ábra. Az *Isophya* fajok habitatjainak ordinációja főkoordináta analízissel a fajösszetétel alapján. Az egyes kódok jelentése a 3.1. táblázatban olvasható.
I. camptoxypha: —, *I. costata*: — — —, *I. modesta*: - - -, *I. modestior*: ·····.

A dombvidéki mocsárréteken (D3) az *I. camptoxypha*, *I. costata* és *I. modestior* egyedeit is megtaláltuk. A pusztafüves lejtősztyeppék és erdősztyepp rétek (H3), a másodlagos domb- és hegyvidéki gyomos száraz- (O7), illetve -üde gyepek (O8) alkalmasak voltak az *I. costata*, *I. modesta* és *I. modestior* számára is.

Első lépésben a fajokat aszerint osztályoztuk, hogy az ÁNÉR kategóriák közül mely élőhelyeken fordultak elő és hányszor. A klaszter-analízis eredményeképpen kapott dendrogram (3.2. ábra) alapján a fajokat két csoportba sorolhattuk. Az *I. costata* és az *I. modestior* illetve az *I. camptoxypha* és az *I. modesta* kerültek közös ágba, bár az ágakon belül messze kerültek a fajok.



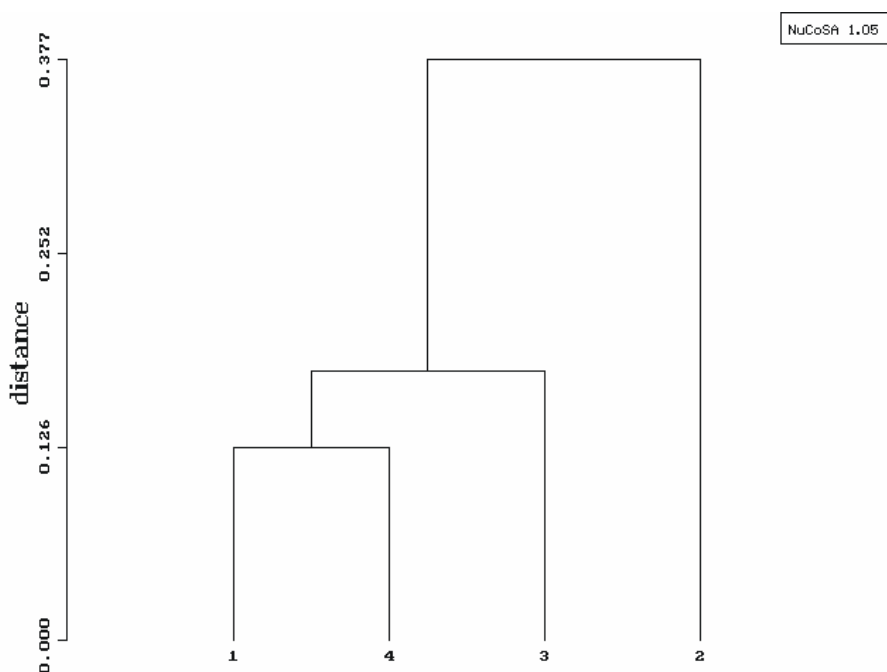
3.2 ábra. A vizsgált négy faj klasszifikációja klaszter-analízissel ÁNÉR kategóriák alapján. (*I. camptoxypha*: 1, *I. costata*: 2, *I. modesta*: 3, *I. modestior*: 4.)

Amennyiben négy mikrohabitat kategóriába soroltuk az élőhelyeket (3.2. táblázat), azt az eredményt kaptuk, hogy az *I. camptoxypha* és az *I. modestior* a mezofil füves- és a bokros területeken fordul elő, az *I. costata* csak füves területeken él - mezofilén és xerofilén egyaránt -, míg az *I. modesta* a mezofil bokros élőhelyek kivételével mindenhol megtalálható.

3.2. táblázat. A Mecsekben, a Villányi-hegységben és a Baranyai-dombságban élő *Isophya* fajok előfordulásának száma a különböző típusú mikrohabitatokban.

Habitat \ Faj	<i>I. camptoxypha</i>	<i>I. costata</i>	<i>I. modesta</i>	<i>I. modestior</i>
Mezofil füves	4	29	3	8
Xerofil füves	-	18	5	-
Mezofil bokros	4	-	-	1
Xerofil bokros	1	-	3	6

A fajokat mikrohabitat választásuk alapján is osztályoztuk (3.3. ábra). A dendrogram szerint az *I. camptoxypha* és *I. modestior* habitat preferenciája hasonló legjobban. Hozzájuk legközelebb az *I. modesta* élőhely-választása áll, az *I. costata* pedig külön ágba került.



3.3. ábra. A vizsgált négy faj klasszifikációja klaszter-analízissel mikrohabitat kategóriák alapján. (*I. camptoxypha*: 1, *I. costata*: 2, *I. modesta*: 3, *I. modestior*: 4.)

Ahhoz, hogy meg tudjuk állapítani, mi áll a csoportosítások háttérében, egyrészt az élőhelyeket is osztályoztuk aszerint, hogy milyen tarsza fajok fordulhatnak elő az adott típusban, másrészt indikáció-vizsgálatot végeztünk.

3.3.2. Indikáció-vizsgálat

A 15 ÁNÉR kategóriát aszerint osztályoztuk, hogy az egyes tarsza fajok hányszor választották az adott habitatot. Az indikáció-vizsgálat során azt az eredményt kaptuk, hogy a 11. szint után már nincs értékelhető indikáció-érték, tehát a tarsza fajok nem jelzik egyik ÁNÉR kategóriát sem. Viszont a 2-11. szinten végig megfigyelhető valamelyik faj(ok) indikációja (3.4. ábra).



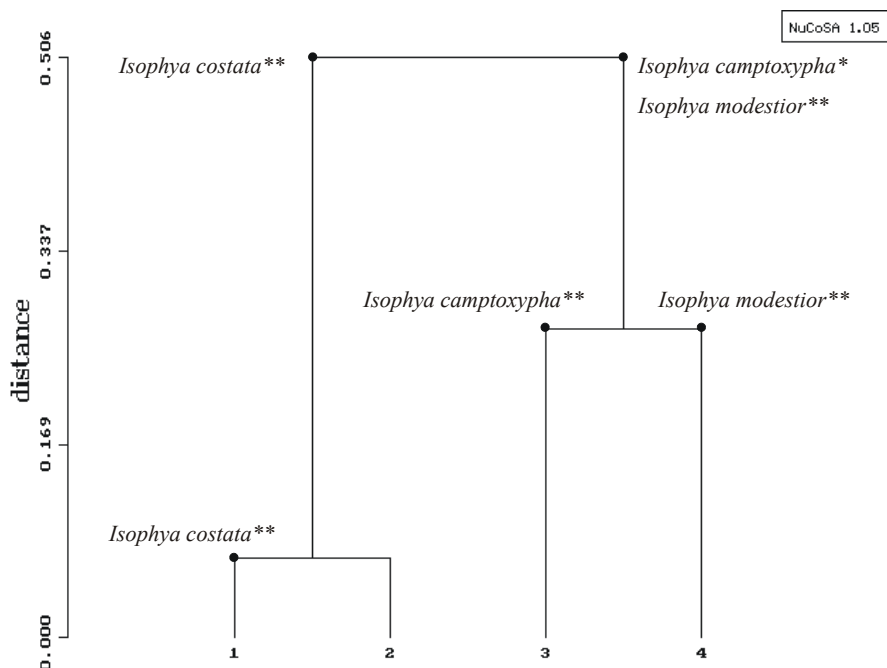
3.4. ábra. A vizsgált 15 ÁNÉR kategóri klaszter-analízise során kapott dendrogram az őket választó *Isophya* fajok alapján. A “•” jel a dendrogramok elágazásánál a mellettük feltüntetett faj indikációját jelzik az adott szinten. (*:p=0.05, **:p=0.01)

(E1:Franciaperjés domb- és hegyvidéki rétek; D3:Dombvidéki mocsárrétek; D4: Alföldi mocsárrétek; D5:Pa-takparti és lápi magaskórósok; H3:Pusztafüves lejtősztyepek és erdőssztyepp rétek; H4:Stabilizálódott felszázaz irtásrétek, gyepek és száraz magaskórósok; K8:Közút és erdő közti üde gyepsáv; M1:Molyhos tölgyes bokorerdő; M8:Száraz-meleg erdőszegély; M9:Üde erdőszegély; O7:Másodlagos domb- és hegyvidéki gyomos száraz gyepek; O8:Másodlagos domb- és hegyvidéki gyomos üde gyepek; O10:Természetközeli rézsűk és gátak növényzete; O12: Felhagyott szőlők és gyümölcsösök; P2:Spontán cserjésedő erdős területek.)

A harmadik szinten az *I. costata* hat olyan füves élőhelyet (E1, D3, H3, O10, O7, O8) indikál (IndVal=44.12, p=0.05), melyek mindegyikében az *I. modestior* is megtalálható. Ugyan ezen a szinten az *I. camptoxypha* (IndVal=32.24, p=0.01) és az *I. modesta* (IndVal=35.81, p=0.05) a bokros habitatokat jelzik. A bokrok indikációja szétválik a következő szinten; az *I. modesta* a

szárazabb ($\text{IndVal}_{\text{max}}=75.24$, $p=0.01$), míg az *I. camptoxypha* ($\text{IndVal}_{\text{max}}=60.98$, $p=0.01$) az üde erdőszegélyt jelzi. Az *I. modestior* csak a hetedik szinten mutat indikációt, a száraz meleg erdőszegélyt jelzi ($\text{IndVal}_{\text{max}}=30.88$, $p=0.05$).

A négy mikrohabitat hierachikus klaszter-analízise során kapott dendrogramon láthatjuk (3.5. ábra), hogy a füves- (1, 2) és a bokros (3, 4) élőhelyek egymástól távol álló csoportot alkotnak az őket választó *Isophya* fajok alapján. A fajok indikációját az adott szinteken feltüntettük az ábrán.

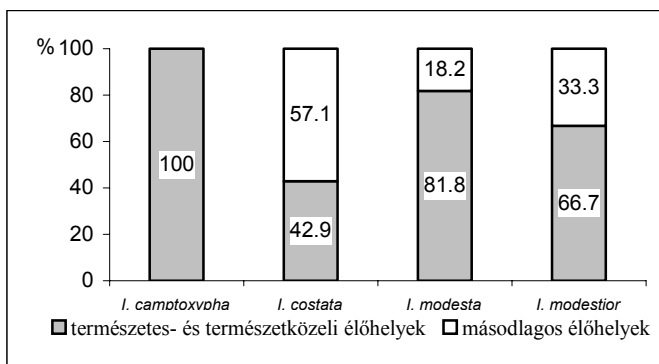


3.5. ábra. A vizsgált négy mikrohabitat klaszter-analízise során kapott dendrogram az őket választó *Isophya* fajok alapján. 1: mezofil füves-, 2: xerofil füves-, 3: mezofil bokros-, 4: xerofil bokros élőhelyek. A “•” jel a dendrogramok elágazásánál a mellettük feltüntetett faj indikációját jelzik az adott szinten. (*: $p=0.05$, **: $p=0.01$).

Az *I. costata* a füves élőhelyek ($\text{IndVal}_{\text{max}}=86.54$, $p=0.01$), illetve ezen belül a mezofil füves élőhelyek ($\text{IndVal}=43.41$, $p=0.01$) indikátor faja. Az *I. camptoxypha* ($\text{IndVal}=26.01$, $p=0.05$) és az *I. modestior* ($\text{IndVal}=42.33$, $p=0.01$) a bokros élőhelyeket jelzik. Ezen belül az *I. camptoxypha* a mezofil bokros élőhelyeket ($\text{IndVal}=48.05$, $p=0.01$), az *I. modestior* a xerofil bokros élőhelyeket ($\text{IndVal}=43.83$, $p=0.01$) indikálja. Az analízis alapján az *I. modestia* nem jelzi egyik élőhelyet sem, illetve a xerofil füves élőhelyeket egyik faj sem indikálja.

3.3.3. Az élőhelyek természetessége

A fajok különböző arányban fordultak elő természetes- és természetközeli-, valamint másodlagos élőhelyeken (3.6. ábra). Az *I. camptoxypha* csak természetes-, illetve természetközeli élőhelyeken fordult elő. Ezzel szemben az *I. modesta* és az *I. modestior* 18.2% és 33.3%-ban másodlagos élőhelyeken is előfordultak. Az *I. costata* többségében (57.1%) a másodlagos élőhelyeken fordult elő. Az 57 mintavételi helyből 22 (38.59%) közvetlenül közút mellett terült el, ez *I. costata* esetében 21 (47.73%) volt a 47 lelőhelyéből. A nyílt, rövidfűvű, kevésbé strukturált gyepekben, függetlenül attól, hogy mennyire fajgazdagok és természetközeli állapotúak, egyik tarsza faj egyedeit sem találtuk meg. A tíz évnél fiatalabb parlagokon, erősen legeltetett, tavasszal égetett, műtrágyázott gyepekben nem fordultak elő tarszáik.



3.6. ábra. *Isophya* fajok előfordulása természetes- és természet közeli, illetve másodlagos élőhelyeken.

3.3.4. *Isophya* fajok koegzisztenciális mintázata

A vizsgált 57 lokalitásból 40-ben csak egy fajt, 15-ben két fajt (26.32%), 2-ben három (3.51%) fajt találtunk (3.3. táblázat). A fajok együttes előfordulása a Fisher-féle exakt-teszt szerint nem véletlenszerű ($p = 0.0017$), a Yale-féle χ^2 -próba szerint ($p < 0.01$, $\chi^2 = 8.29$) a fajpárok asszociáltságot mutatnak.

3.3. táblázat. *Isophya* fajok együttes előfordulásának a száma fajpáronként.

	<i>I. costata</i>	<i>I. modesta</i>	<i>I. modestior</i>
<i>I. camptoxypha</i>	5	3	1
<i>I. costata</i>	-	1	6
<i>I. modesta</i>	-	-	3

3.3. Eredmények megvitatása

Az *Isophya camptoxypha* egyedeit 9 lelőhelyen találtuk meg, 5 ÁNÉR kategóriában; mezofil füves területeken és erdőszéli bokrokon. A bokros területeket, ezen belül a mezofil bokros habitátokat indikálja. Száraz füves területen nem fordul elő.

Az *Isophya costata* egyedeit a legtöbb lelőhelyen (47-ben), 11 ÁNÉR kategóriában, csak füves habitátokban találtuk; mezofilban és xerofilban egyaránt, bokrokon nem találtuk egyedeit. A füves habitátok indikátor faja, ezen belül elsősorban a mezofil füveseké. Kenyeres és társai (2004) hasonló eredményt kaptak egy Káli-medencei kutatásuk során. Élőhely-választása a legszélesebb spektrumú volt.

Bár Čejchan (1958) szerint az *I. modesta* tipikus sztyepplakó, Kis (1960), Nagy és Rácz (1996), Nagy (1998), valamint Nagy és Nagy (2000) a fajt réteken, erdei tisztásokon valamint hegyvidéki és alföldi bokros területeken egyaránt megtalálták. Vizsgálataink eredménye megerősíti az utóbbi megfigyeléseket. Bár az *Isophya modesta* egyedeit nyolc lelőhelyen füves élőhelyeken találtuk, három helyen bokros területen fordult elő. Élőhely-választása a mikrohabitat szempontjából széles spektrumú, a nedves réteken és a legszárazabb habitátokban is előfordul. A 7 ÁNÉR kategóriában való előfordulás szempontjából közepesnek mondható. Összesen 11 lokalitásban találtuk meg. Nem indikálja egyik habitátot sem.

Az *I. modestior* 15 lelőhelyen fordult elő, 9 ÁNÉR kategóriában, mezofil füves és bokros élőhelyeken. A bokros területeket, ezen belül a szárazabbakat indikálja első sorban.

Eredményeink szerint a vizsgált területen az *Isophya* fajok habitat szegregációja figyelhető meg, bár nem indikálják az ÁNÉR kategóriákat, csak kategória-csoportokat. Vizsgálataink megerősítik Rácz (1998a) megállapítását, mely szerint az Orthoptera fajok mikrohabitat szintjén érzékelik a növényzetet.

Az E1 jelzésű mezofil farancia-perjés domb- és hegyvidék kaszálórét volt az egyetlen olyan ÁNÉR szerinti habitat, amely mind a négy vizsgált *Isophya* faj számára alkalmasnak bizonyult. A szárazabb élőhelyeket kevesebb faj preferálta. Míg a szárazabb bokros területek még alkalmasak az *I. camptoxypha*, *I. modestior* és *I. modesta* egyedeknek is, az ilyen területek melletti füves élőhelyeken csak az *I. modesta* egyedeit találtuk meg. Az extrém száraz élőhelyeken, például déli kitettségű, meredek karszt-bokorerdő tisztásokon már az *I. modesta* sem volt megtalálható, itt a tisztások menti bokrokba húzódott be. Bár az *I. costata* 18 alkalommal fordult elő xerofil füves terüle-

ten, az *I. modesta* pedig csak 5 alkalommal, arányaiban az *I. modesta* esetében mégis gyakoribb a szárazabb élőhely választás (72.7%) az összes választott habitathoz képest, mint az *I. costata* esetében (62.07%). Az *I. modesta* tehát azért nem indikálta a száraz habitókat, mivel viszonylag kevés élőhelyen találtuk meg és mikrohabitat preferenciája széles spektrumú.

Az egyenesszárnyú együttesek indikálják a növényzet természetességét, a legdegradáltabb gyepekben az egyedszám, a természetközeli gyepekben, pedig a fajszám nagyobb (Báldi & Kisbenedek 1997). Az élőhely (fű magassága) valamint a tájkép jellemzői (a vegetációfolt mérete, folyosók száma) és az egyenesszárnyú rovarok előfordulása között összefüggés van (Báldi & Kisbenedek 1999, Kisbenedek & Báldi 2000). Eredményeink alapján az élőhely jellemzői közül a növényzet zártsága, magassága és gyepek kezelésének a módja bizonyult a legfontosabbnak. Közismert, hogy a tűz negatív hatással van a rovarpopulációkra (Nagy 1991). A tavaszi égetés elpusztítja az éppen kikelő tarszákat is. A gyepek égetését a tél végén ajánlatos végezni, amikor a rovarok még nyugalmi fázisukban vannak.

Műtrágyázás hatására a növényzet magasabb és a fűvek részesedése nő a kétszikűek rovására. Csökken a rovarok fajszáma, de bizonyos gyakori fajok tömegessé válhatnak (Morris 2000). Megfigyeléseink szerint a tarszák kerülnek a műtrágyázott gyepeket akkor is, ha azok struktúrája számukra megfelelő lenne. A mérsékelt legeltetés nem befolyásolja szignifikánsan az egyenesszárnyú együtteseket, de jelentős különbségek figyelhetők meg gyakoriságukban és a populációk dinamikájában a legeltetett és nem legeltetett területek között (Kisbenedek 1995). Eredményeink azt mutatják, hogy az erősen legeltetett gyepek nem megfelelő élőhelyek a tarszák számára, mivel a gyepek struktúrája egyszerűvé válik, a fű magassága csökken, a legelő állatok taposása pedig elpusztíthatja őket.

A száraz gyepekben a kaszálást, mint hagyományos mezőgazdasági kezelést ritkábban alkalmazzák. Kivételt képeznek az utak mentén lévő gypsávok, amelyeket évente 1-2 alkalommal kaszálnak le. Nagy (1991) szerint a kaszálás negatív hatással van a tarszákra. A vizsgált területen rendszeresen kaszált gyepek és út menti gypsávok megfelelő élőhelynek bizonyultak az *Isophya* fajok számára. Valószínűleg azért, mert a kaszálást akkor végezték, amikor a tarszák fejlődése már majdnem befejeződött. Guido és Gianelle (2001) szerint a kaszálás hatása akár pozitív is lehet egyes egyenesszárnyú fajokra. Mivel a fokozottan védett *I. costata* 47 élőhelyéből 21 (47.73%) közvetlenül közút mellett terült el, ezekre a területekre különösen nagy figyelmet kéne fordítani.

Berggren és munkatársai (2001a,b) szerint a lineáris tájképi elemek, mint például az utak menti gypsávok, nemcsak megfelelő élőhelyeket nyújthatnak az egyenesszárnnyúaknak, hanem fontos szerepet játszanak elterjedésükben is. Az út menti gyepek ökológiai folyosóként működnek és fontos élőhelyeik a ritka és veszélyeztetett rovaroknak (Raemakers *et al.* 2001). Fokozottan igaz ez a röpképtelen Orthoptera fajokra (Hochkirch 2001).

A növényfajok tekintetében a másodlagos élőhelyek természetvédelmi szempontból nem értékesek, de mivel a fokozottan védett *Isophya costata* és a védett *I. modesta* és *I. modestior* nagy számban fordulnak elő bennük, kezelésükre nagyobb figyelmet kellene fordítani. Amennyiben a másodlagos gyepeket hagyományos módon kezelik, a tarszák előfordulási esélyei hasonlóak, mint a természetközeli gyepekben.

A Zempléni-hegységben Nagy és munkatársai (1998) 14 területet vizsgáltak, melyek közül nyolcban találtak tarszákat, de csak egy területen fordult elő egyszerre két *Isophya* faj. Adamović (1970) 20 területből háromban talált *Isophya* egyedeket, melyekből kettőben egyszerre két tarsza faj fordult elő. Nagy és Rácz (1996) egy Bükk hegységi vizsgálat során nyolc területből hétben csak egy *Isophya* fajt talált. NAGY (1998) az *I. modesta* jelenlétét 13 lelőhelyből ötben mutatta ki. Krištín (1998) 19 területből kettőben találta meg az *I. camptoxypha* egyedeit, míg egy másik kutatása során (Krištín & Mihál 2000) egy-egy tarsza fajt talált összesen négy lelőhelyen a vizsgált 19-ből. Nagy (1974, 1991), Nagy és Szövényi (1998, 1999a, 1999b), Holuša (1997, 2000) valamint Rácz (1979) szintén leírják egy-egy *Isophya* faj előfordulását munkáikban. Az általunk vizsgált területek 29.82%-ában két vagy három *Isophya* faj fordult együtt elő. Ez jóval magasabb arány, mint a korábban leírtak. Ennek oka talán az általunk alkalmazott mintavételre vezethető vissza. Általában standard mintavételi módszereket használnak az Orthoptera kutatásoknál, viszont munkánk során jóval cél-orientáltabb módszereket alkalmaztunk, amely a tanulmányozni kívánt fajok magasabb fogási sikerét eredményezhette.

Véleményünk szerint az *Isophya* fajok hosszú távú fennmaradása a vizsgált élőhelyeken a hagyományos kezelések megfelelő alkalmazásával megoldható (télvégi égetés, mérsékelt legeltetés, késői kaszálás). A veszélyeztetett fajok számára fontos lenne több habitat típus védelme különböző területeken, eltérő helyi klímával (Kindvall 1995). Ez különösen igaz lehet az *Isophya* fajokra, mivel habitatjaik széles skálát ölelnek fel és ezek több faj számára is alkalmasak lehetnek. Kitüntetett figyelmet kéne azokra a területekre fordítani, ahol egyszerre két vagy három tarsza faj fordul elő.

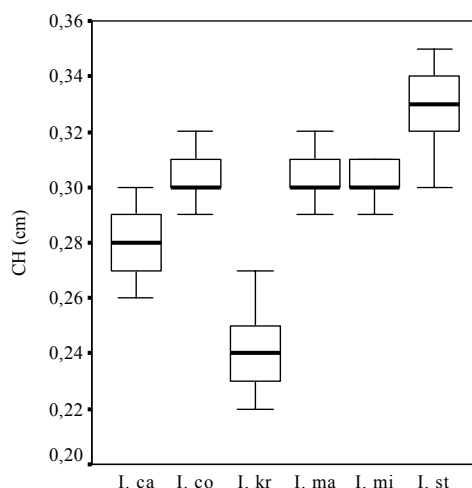
4.3. Eredmények

4.3.1. Leíró statisztikák

A fajok morfológiai jellegeinek medián értékei, interkvartilis tartománya, maximum és minimum értéke a 4.1.- 4.21. ábrákon látható. A jellegeket külön ábráztuk hímekre és nőstényekre. A különböző nemek azonos morfológiai jellegét azonos oldalon mutatjuk be a könnyebb összehasonlíthatóság érdekében.

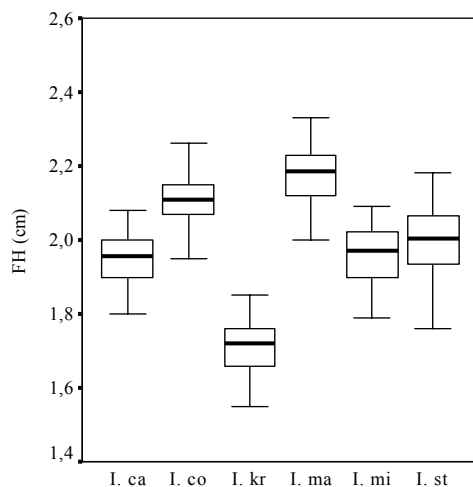
Az ábrákon a fajok jelölése:

I. ca:	<i>Isophya camptoxypha</i>	I. ma:	<i>I. modesta</i>
I. co:	<i>I. costata</i>	I. mi:	<i>I. modestior</i>
I. kr:	<i>I. kraussi</i>	I. st:	<i>I. stysi</i>

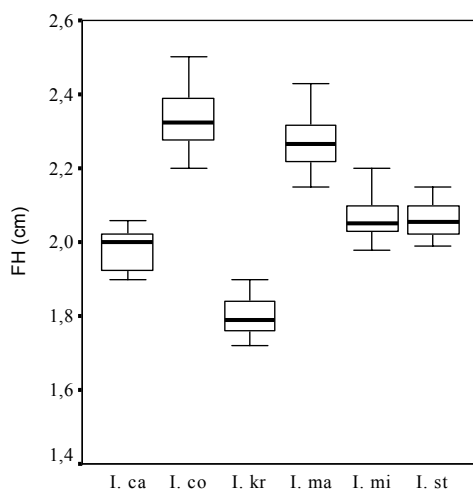


4.1. ábra. *Isophya* fajok hímjeinek cercus hosszúsága.

Az *I. stysi* cercusa a leghosszabb (4.1. ábra) és ennél a fajnál a legnagyobb az interkvartilis tartomány is. A legnagyobb és legkisebb medián értékek között kevesebb, mint 1 mm van. Legrövidebb az *I. kraussi* cercusa, értékei csak az *I. camptoxypha* faj egyedeinek értékeivel fednek át. Az *I. costata*, *I. modesta* és *I. modestior* cercus hosszúságának mediánja és interkvartilis tartománya is szinte teljesen átfedőek.

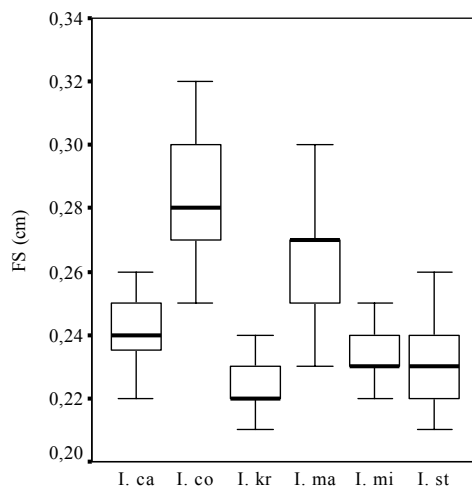


4.2. ábra. *Isophya* fajok hímjeinek femur hosszúsága (FH).

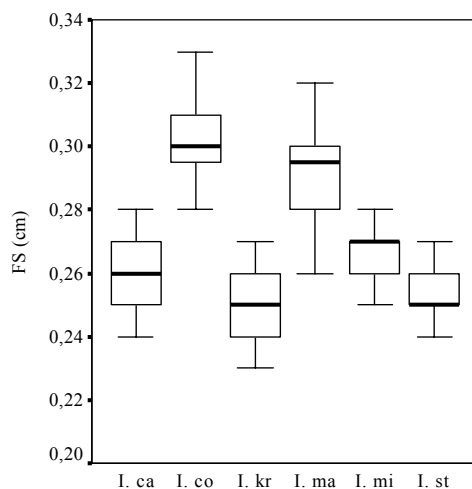


4.3. ábra. *Isophya* fajok nőstényeinek femur hosszúsága (FH).

Hímeknél az *I. modesta*, nőstényeknél az *I. costata* (4.2. és 4.3. ábra) femurja a leghosszabb, de mindkét nem esetében e fajok mediánja a legnagyobb. Az *I. kraussi* egyedinek a legrövidebb a femurja, nőstényeknél diszkrét csoportot alkot. A többi faj mediánja közel azonos. A legnagyobb és legkisebb medián értékek között mintegy 0.8 cm van. Azonos fajok esetében a nőstényeknek nagyobb a femurja.

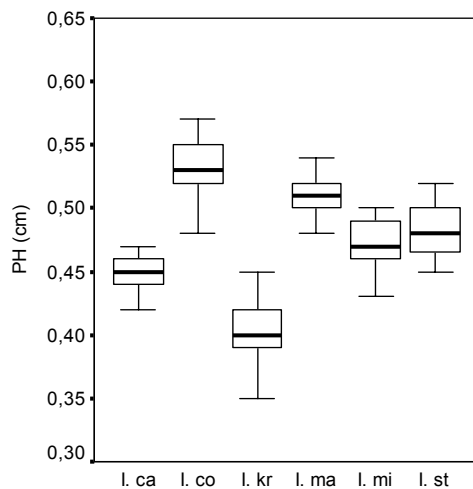


4.4. ábra. *Isophya* fajok hímjeinek femur szélessége (FS).

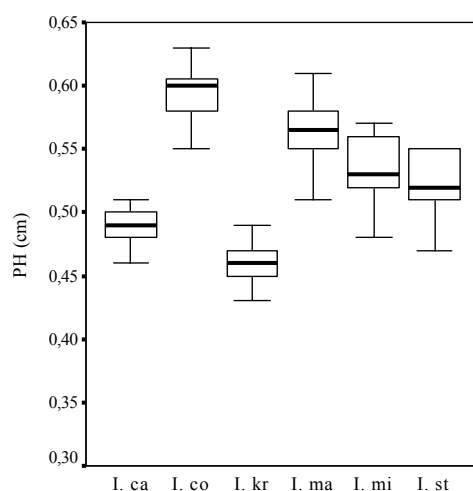


4.5. ábra. *Isophya* fajok nőstényeinek femur szélessége (FS).

A femur szélességek medián értékei mind a két nem esetében hasonlóan követik egymást. Az *I. costata* és *I. modesta* femurja (4.4. és 4.5. ábra) a leghosszabb, az *I. kraussi* egyedinek pedig a legrövidebb. A többi faj femurjának mediánja köztes értékű. A nőstények femurja szélesebb, mint a hímeké. A fajok femurjának értékei átfedőek, egyik faj sem alkot diszkrét csoportot.

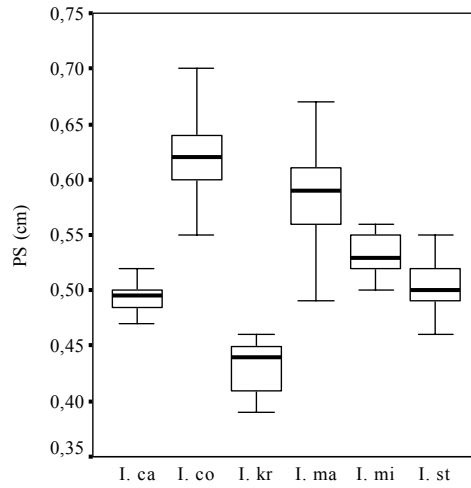


4.6. ábra. *Isophya* fajok hímjeinek pronotum hosszúsága (PH).

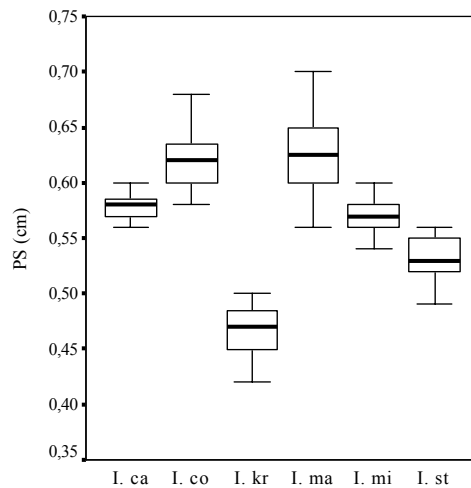


4.7. ábra. *Isophya* fajok nőstényeinek pronotum hosszúsága (PH).

Mindkét nem esetében az *I. kraussi* pronotuma a legkisebb (4.6. és 4.7. ábra), ezt követi az *I. camptoxypha*, majd az *I. modestior* és *I. stysi*, melyeké közel azonos méretű. A következő faj az *I. modesta*. Az *I. costata* pronotuma a leg-hosszabb. A nőstények pronotuma hosszabb, mint a hímeké. A fajok pronotumának érékei átfedőek, egyik faj sem alkot diszkrét csoportot.

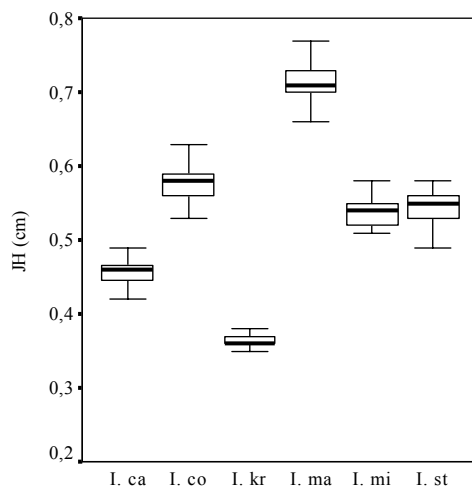


4.8. ábra. *Isophya* fajok hímjeinek pronotum szélessége (PS).

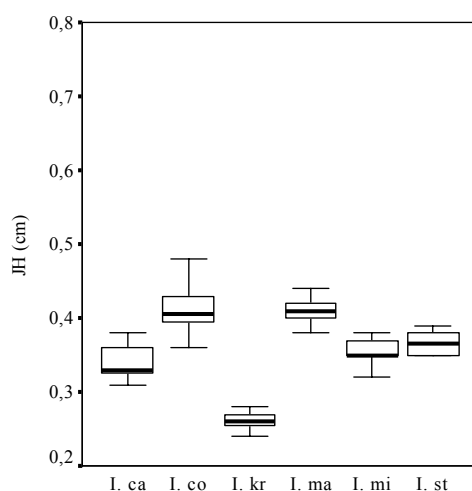


4.9. ábra *Isophya* fajok nőstényeinek pronotum szélessége (PS).

Hímeknél az *I. costata*, míg nőstényeknél az *I. modesta* pronotuma kissé szélesebb (4.8 és 4.9. ábra). Mindkét nemre igaz, hogy az *I. kraussi* pronotuma a legkisebb és hogy a nőstények értékei magasabbak a hímekénél. Az *I. kraussi* maximum értéke alig fed át az öt követő *I. stysi* minimum értékével.

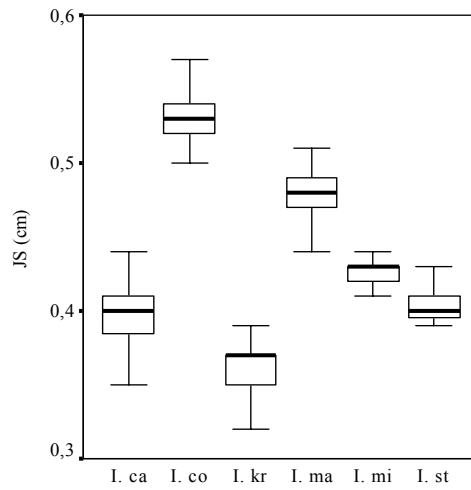


4.10. ábra. *Isophya* fajok hímjeinek jobb szárny hosszúsága (JH).

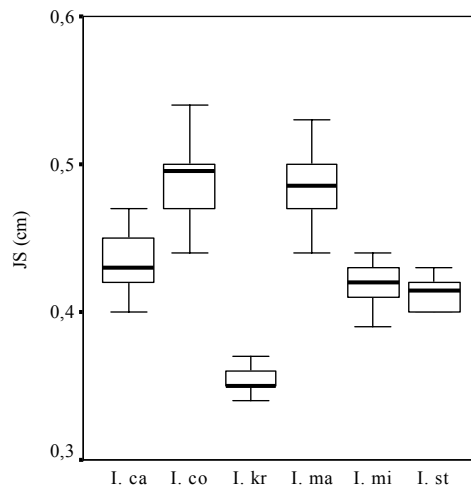


4.11. ábra. *Isophya* fajok nőstényeinek jobb szárny hosszúsága (JH).

A hímek jobb szárnya szembetűnően hosszabb, mint a nőstényeké (4.10. és 4.11. ábra). Hímeknél az *I. modesta* szárnya jóval hosszabb a többi fajnál, míg ez a tendencia a nőstényeknél nem figyelhető meg. Náluk ennek a fajnak a szárnymérete közel azonos az *I. costata* szárnyméretével. Mindkét fajnál az *I. kraussi* szárnya a legkisebb. Az *I. modesta* a hímeknél, míg az *I. kraussi* mindkét nemnél diszkrét csoportot alkot.

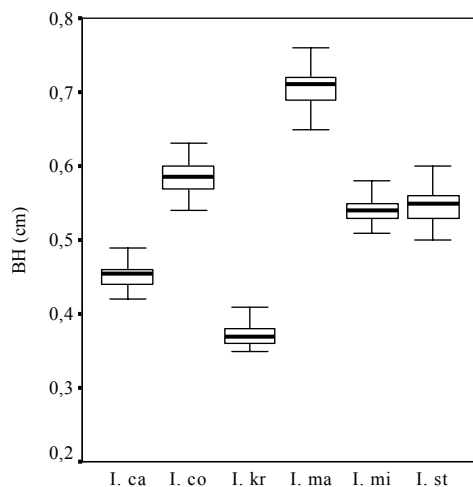


4.12. ábra. *Isophya* fajok hímjeinek jobb szárny szélessége (JS).

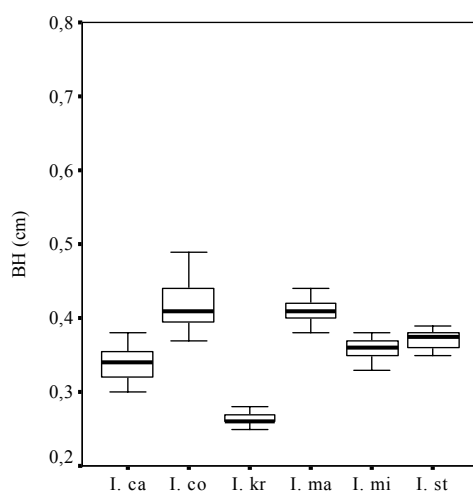


4.13. ábra. *Isophya* fajok nőstényeinek jobb szárny szélessége (JS).

Mind a hímek, mind a nőstények esetében az *I. costata* és *I. modesta* jobb szárnya a legszélesebb (4.12. és 4.13. ábra), őket követi az *I. camptoxypha*, *I. modestior*, *I. stysi*. Legkeskenyebb az *I. kraussi* szárnya, nőstényeknél maximum értéke nem fed át a többi fajéval, melyek közül egy sem alkot diszkrét csoportot.

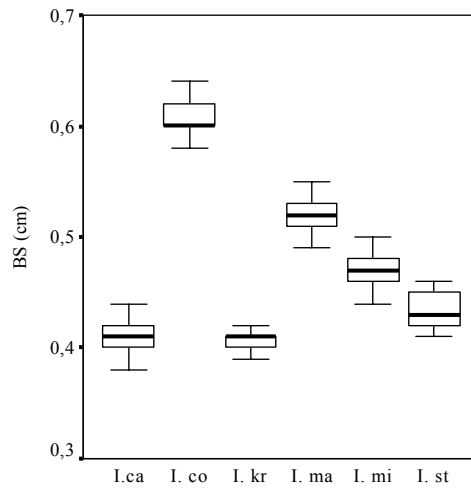


4.14. ábra. *Isophya* fajok hímjeinek bal szárny hosszúsága (BH).

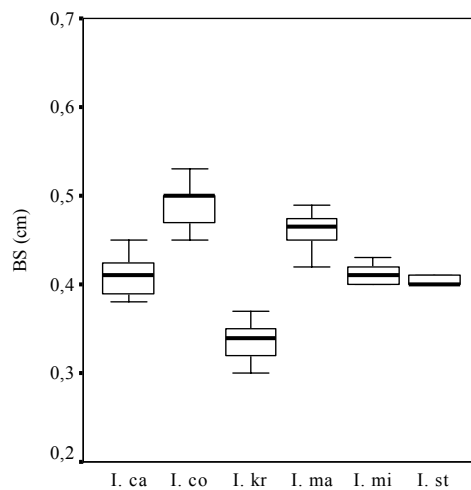


4.15. ábra. *Isophya* fajok nőstényeinek bal szárny hosszúsága (BH).

A hímek bal szárnya is szembetűnően hosszabb, mint a nőstényeké (4.14. és 4.15. ábra). Hímeknél az *I. modesta* diszkrét csoportot alkot, szárnya jóval hosszabb a többi fajénál. Ezzel szemben a nőstényeknél szárnymérete közel azonos az *I. costata* szárnyméretével. Mindkét fajnál az *I. kraussi* szárnya a legkisebb, nőstényeknél értékei nem fednek át a többi fajéval.

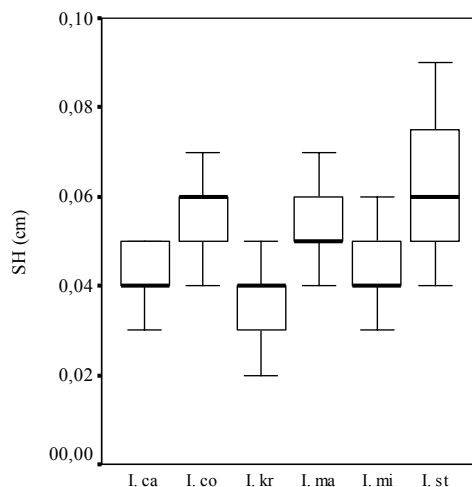


4.16. ábra. *Isophya* fajok hímjeinek bal szárny szélessége (BS).

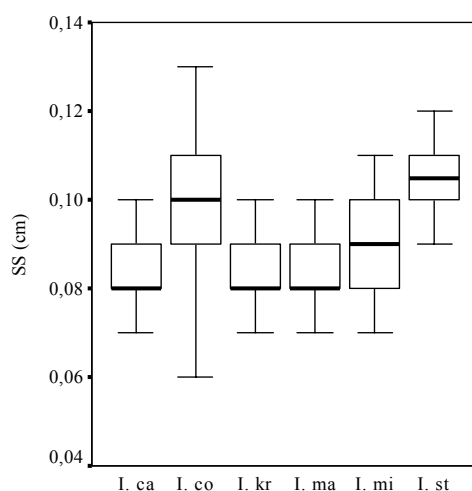


4.17. ábra. *Isophya* fajok nőstényeinek bal szárny szélessége (BS).

Mindkét nemnél az *I. costata* bal szárnya a legszélesebb (4.16 és 4.17. ábra), hímeknél kiugróan, értékei nem fednek át a többi fajéval. Őt követi az *I. modesta*. Hímeknél utána rendre az *I. modestior*, *I. stysi*, *I. camptoxypha* következik, míg nőstényeknél ez utóbbiaknak közel azonos szélességű a szárnya. Mindkét nemnél az *I. kraussi* szárnya a legkeskenyebb, nőstényeknél diszkrét csoportot alkot.

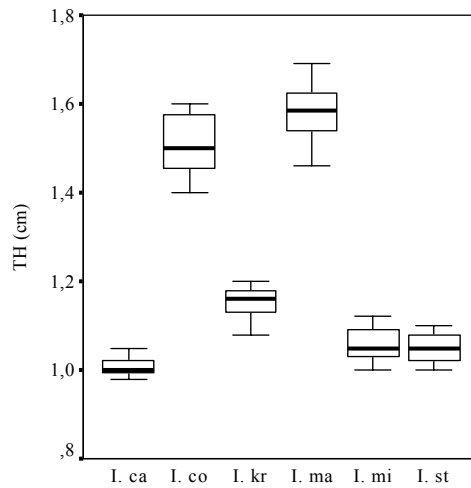


4.18. ábra. *Isophya* hímek subgenitális lemezbevágásának hosszúsága (SH).

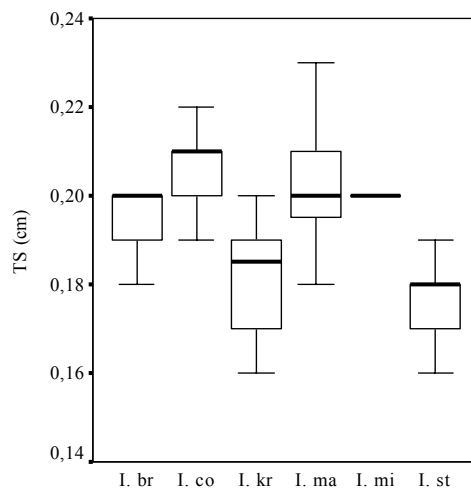


4.19. ábra. *Isophya* hímek subgenitális lemezbevágásának szélessége (SS).

A subgenitális lemez bevágásának mélysége és hosszúsága 0.2 mm és 1.2 mm közötti értékek (4.18. és 4.19. ábra). Mindkét jellegnél az *I. costata* és *I. stysi* vezeti a sort, míg az *I. camptoxypha*, *I. kraussi* és *I. modestior* zárja. Egyik faj sem alkot diszkrét csoportot, az értékek nagyon átfedőek. Figyelemre méltó az *I. costata* faj esetében a minimum és maximum értékek közti nagy különbség.



4.20. ábra. *Isophya* nőtények tojócsövének hosszúsága (TH).



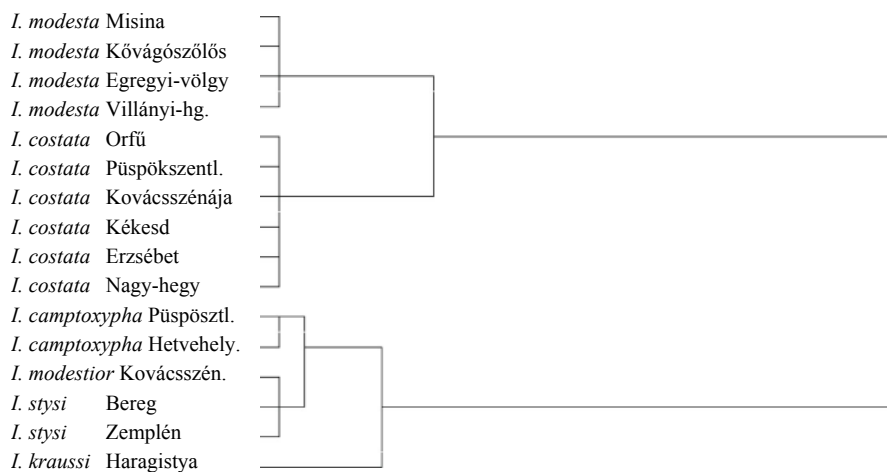
4.21. ábra. *Isophya* nőtények tojócsövének szélessége (TS).

Az *I. modesta* tojócső hosszúságának a mediánja a legnagyobb (4.20. ábra), de értékei átfednek az *I. costata* értékeivel. Ez a két faj jól elkülönül a többi négytől, melyek közül az *I. kraussi* tojócsőve a leghosszabb. Az *I. modestior* és *I. stysi* medián értéke, interkvartilis tartománya, maximum- és minimum értéke azonosnak tekinthető. Legkisebb az *I. camptoxypha* tojócsőve. A tojócső hosszúsági és szélességi értékeinél (4.21. ábra) egyik faj sem alkot diszkrét csoportot.

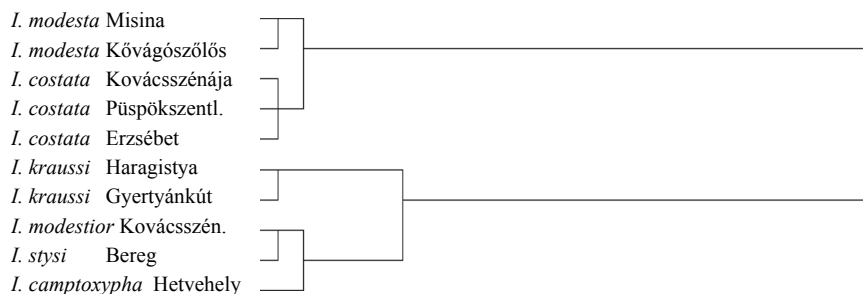
4.3.2. Klasszifikációs eljárások

4.3.2.1. Hierarchikus klaszter-analízis

A hierarchikus klaszter-analízis eredményeképpen szinte azonos mintázatú dendrogramot kaptunk mind a hímek (4.22. ábra), mind a nőstények (4.23. ábra) esetében. Az *I. costata* és az *I. modesta* csoport elkülönül a másik négy faj alkotta csoporttól. Ez utóbbi csoportban mindkét nemnél az *I. kraussi* külön ágba került, és a többi három faj közül az *I. modestior* és az *I. stysi* állnak egymáshoz a legközelebb. A fajok csoportosításának korrelációja a két nem között $R^2 = 0.7091$.



4.22. ábra. Hím *Isophya* populációk csoportosítása morfometriájuk alapján



4.23. ábra. Nőstény *Isophya* populációk csoportosítása morfometriájuk alapján

4.3.2.2. Diszkriminancia analízis

4.3.2.2.1. Hímek

A mért jellegek 96.36%-a ($p < 0.005$) korrelál egymással, amennyiben a 11 jelleg páronkénti Pearson-féle lineáris korrelációját a hat fajra együtt nézzük (4.1. táblázat). A legnagyobb mértékű korrelációt a jobb és bal szárny hosszúsága (0.99), valamint szélessége (0.96) mutatja. A szárny hosszúságok és szélességek ennél alacsonyabb korrelációja (JH-JS: 0.58, BH-BS: 0.53) arra utal, hogy a szárnyak alakjában az egyes fajok között eltérés van. Legkevésbé korrelál a cercus hosszúsága, a subgenitális lemez hosszúsága és -szélessége a többi jelleggel. Két jelleg pár nem mutat szignifikáns korrelációt: a SS a JH-gal és a BH-gal.

4.1. táblázat. Pearson-féle lineáris korreláció (felső rész) és az összesített fajon belüli korreláció (alsó rész) *Isophya* hímeknél a mért jellegekre.

	PH	PS	FH	FS	JH	JS	BH	BS	CH	SH	SS
PH	1	0.88	0.81	0.74	0.68	0.83	0.71	0.81	0.56	0.51	0.26
PS	0.49	1	0.76	0.80	0.64	0.89	0.67	0.87	0.45	0.41	0.20
FH	0.48	0.37	1	0.66	0.82	0.67	0.83	0.61	0.58	0.46	0.16
FS	0.27	0.31	0.38	1	0.49	0.83	0.51	0.80	0.28	0.37	0.17
JH	0.38	0.32	0.36	0.25	1	0.58	0.99	0.49	0.57	0.34	0.04
JS	0.28	0.25	0.25	0.28	0.59	1	0.61	0.96	0.37	0.39	0.18
BH	0.35	0.31	0.32	0.18	0.86	0.53	1	0.53	0.57	0.35	0.06
BS	0.31	0.32	0.30	0.18	0.60	0.48	0.61	1	0.32	0.39	0.21
CH	0.15	0.17	0.17	0.10	0.25	0.23	0.23	0.22	1	0.57	0.39
SH	0.20	0.16	0.25	0.14	0.23	0.18	0.19	0.22	0.22	1	0.51
SS	0.07	0.11	0.14	0.12	0.11	0.04	0.08	0.07	0.15	0.33	1

Az SPSS program diszkriminancia-analízis kimenete megadja az összesített korrelációs együttthatókat, amelyekkel tulajdonképpen a program számol. A 4.1. táblázat alsó felén látható minden egyes korrelációs érték megegyezik a 6 fajra külön-külön kiszámított Pearson-féle lineáris korrelációs értékek átlagával. Bár a korreláció számítása eltér a két esetben, a fajonkénti átlagolt táblázatban is a szárnyméretek azok a jellegek, melyek a legjobban korrelálnak egymással. Azonban az előző számítással ellentétben itt a jobb szárny szélessége kevésbé korrelál a bal szárny szélességével (0.48). Ez azt jelent, hogy

azonos szárnyhosszúság esetén is eltérő a fajok szárnyszélessége, illetve adott fajnál a jobb és bal szárny alakja is különböző.

Az egyváltozós F-statisztika mind a 11 mért jelleg esetén szignifikáns különbséget mutatott ($df_1=5$, $df_2=290$, $p<0.0001$). A Wilks' Lambda- (a belső és a teljes négyzetösszeg hányadosa) és az F értékek a 4.2. táblázatban láthatók. (Minél kisebb a Lambda érték, annál nagyobb a diszkrimináló ereje.)

4.2. táblázat. A csoportátlagok egyenlőségének tesztelése.

Jelleg	Wilks' Lambda	F
PH	0.219	207.4
PS	0.176	271.3
FH	0.252	172.6
FS	0.287	143.9
JH	0.047	1171.5
JS	0.079	673.1
BH	0.051	1083.8
BS	0.051	1074.8
CH	0.271	155.8
SH	0.548	47.8
SS	0.701	24.7

A szárnyak hosszúságának és szélességének a legkisebbek a Wilks' Lambda értékei. Ez azt jelenti, hogy a hat faj együttes vizsgálata esetén a mért jellegek közül ezek azok a bélyegek, melyek legkevésbé homogének. A szárnyméretek után a pronotum hosszúsága és szélessége diszkriminálnak legjobban. A szubgenitális lemez bevágásának a mélysége és szélessége különbözteti el legkevésbé a hat fajt.

A függvények diszkrimináló ereje

A Wilks' Lambda értékei (4.3. táblázat) az egyes diszkriminációs függvényekhez vannak hozzárendelve ($p<0.0001$). A program az első öt diszkrimináló függvényt alkalmazta a csoportosításhoz. Az első sorban feltüntetett teszt arra az esetre vonatkozik, amikor mind az öt diszkrimináló függvény által *együttesen* magyarázatlanul hagyott négyzetösszeget az öt függvény

teljes heterogenitását jelentő négyzetösszeghez viszonyítjuk. Azt látjuk tehát, hogy a függvények együtt szignifikáns különbségeket produkálnak a hat faj között. A második sorban az az eset szerepel, amikor az első diszkrimináló függvényt kihagyjuk a modellből, és csak azt vizsgáljuk, hogy az összes többi diszkrimináló függvény a teljes heterogenitás mekkora részét hagyja megmagyarázatlanul. A következő sorokban - hasonlóan a leírtakhoz - mindig egy függvényt kihagyva végzi el a program a tesztet. Ebben az esetben önmagában még az ötödik függvénynek is szignifikáns a diszkrimináló ereje.

4.3. táblázat. A függvények diszkrimináló ereje.

Függvények tesztje	Wilks' Lambda	Chi-négyzet	df
1-től 5-ig	0.000	2396.5	55
2-től 5-ig	0.008	1377.0	40
3-től 5-ig	0.168	510.7	27
4-től 5-ig	0.536	178.7	16
5	0.775	73.0	7

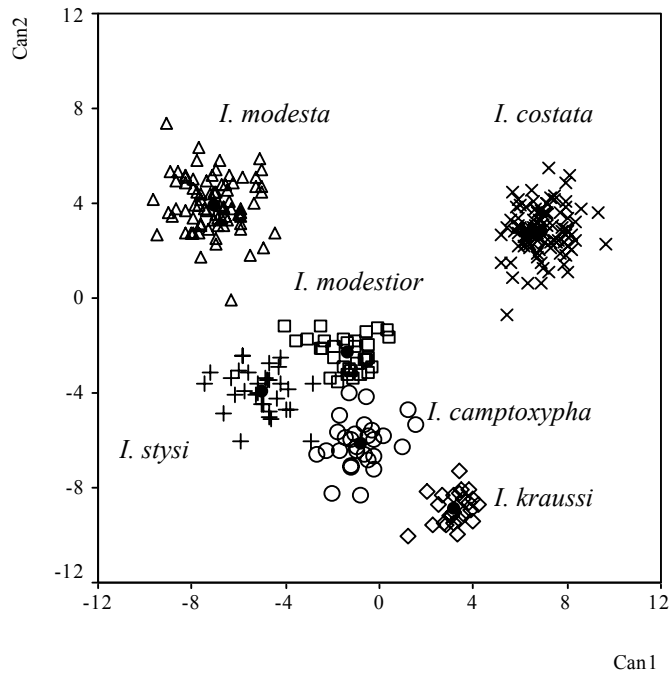
A 4.4. táblázat sajátérték (eigenvalue) oszlopában a diszkrimináló függvények által megmagyarázott és a megmagyarázatlanul hagyott heterogenitás hányadosa szerepel. A Variancia % oszlopban a teljes megmagyarázott hányadot 100 százaléknak tekintve azt láthatjuk, hogy az adott függvény hány százalékat magyarázza meg a varianciának. Az első függvény a teljes variancia 60.3%-át már megmagyarázza.

4.4. táblázat: A függvények sajátértékei

Függvény	Sajátérték	Variancia%	Kumulatív %
1	34.106	60.3	60.3
2	19.572	34.6	94.8
3	2.186	3.9	98.7
4	0.446	0.8	99.5
5	0.290	0.5	100.0

A négy faj jól elkülöníthető diszkrét csoportokat alkot a diszkrimináló topológiai térben (4.24. ábra). Az *I. costata* már az első függvény alapján is jól elha-

tárolható a többi fajtól. Az *I. modesta* a második függvény alapján válik el azoktól a fajoktól, melyekkel átfed az egyes tengely mentén.



4.24. ábra. Kanonikus változók alapján csoportosított him *Isophya* egyedek diszkriminancia topológiája. ○ : *I. camptoxypha*, × : *I. costata*, ◆ : *I. kraussi*, + : *I. stysi*, □ : *I. modestior*, △ : *I. modesta*.

Az egyes jellegek hozzájárulásának a mértékét (együtthatóját) a diszkrimináló változókhoz a 4.5. táblázatban láthatjuk.

4.5. táblázat. A diszkrimináló függvények együtthatói.

Jelleg	Függvények				
	1	2	3	4	5
PH	6.25	-0.92	17.16	-10.21	3.87
PS	1.92	4.89	-2.84	14.70	-12.00
FH	-1.60	-0.18	0.02	8.84	-0.24
FS	7.21	3.75	-10.82	3.74	53.68
JH	-40.75	14.93	-14.69	3.77	-19.41
JS	31.87	9.24	-2.00	30.77	-3.70
BH	-16.66	11.42	4.81	-18.33	21.55
BS	50.32	21.58	-2.67	-30.77	-9.10
CH	-8.46	-3.73	63.82	12.68	-17.54
SH	-2.72	-14.02	25.56	-20.38	73.12
SS	7.63	-2.27	18.41	-24.78	-13.54
(Konstans)	-8.47	-31.41	-18.26	-12.75	-0.75

A függvények jelentéséhez a *Structure matrix*-ban (4.6. táblázat) található adatok visznek közelebb bennünket. A mátrix elemei az egyes diszkrimináló függvények és a mért jellegek közötti, csoportonkénti átlagolt Pearson-féle lineáris korrelációk.

4.6. táblázat. Structure matrix.

Jelleg	Függvények				
	1	2	3	4	5
JH	-0.37	0.89*	0.068	-0.01	0.05
BH	-0.33	0.88*	0.094	-0.14	0.11
BS	0.39	0.82*	0.113	-0.24	-0.02
JS	0.25	0.69*	0.076	0.32	0.08
PS	0.11	0.46*	0.145	0.40	-0.07
PH	0.06	0.40*	0.347	0.16	0.14
CH	-0.08	0.21	0.858*	0.16	-0.12
SS	0.04	0.03	0.393*	-0.26	0.06
FH	-0.06	0.36	0.201	0.55*	0.24
FS	0.11	0.31	-0.027	0.34	0.67*
SH	0.01	0.11	0.459	-0.14	0.59*

*Legnagyobb abszolút korreláció az adott jelleg és bármely diszkrimináló függvény között

Ennek megfelelően az első diszkrimináló függvényt úgy értelmezhetjük, mint egy olyan skálát, amelynek pozitív irányultságú részén a széles szárnyú-, negatív irányultságú részén pedig a hosszú szárnyú fajok helyezkednek el. A második diszkrimináló függvény egy olyan egyenest feszít ki, melyen a nagy pozitív értékek a nagyobb testméreteket jelentik. A szárnyakra értelmezve ezt úgy is megfogalmazhatjuk, hogy az első tengely az alak-, a második a nagyság alapján diszkriminál.

A fajok csoport centroidjai az öt kanonikus változóra (4.7. táblázat) azt mutatják, hogy az egyes tengely mentén az *I. costata* és *I. modesta* vannak legtávolabb, a kettes tengely mentén az *I. costata* és *I. modesta* csoport elkülönül az *I. camptoxypha* és *I. modestior* csoporttól.

4.7. táblázat. A csoportcentroidok koordinátái.

Faj	Függvények				
	1	2	3	4	5
<i>I. camptoxypha</i>	-0.798	-6.122	-0.485	1.794	0.189
<i>I. costata</i>	6.929	2.839	0.321	0.022	0.083
<i>I. kraussi</i>	3.188	-8.870	-2.615	-1.114	0.338
<i>I. modesta</i>	-7.060	3.906	-0.982	-0.055	0.120
<i>I. modestior</i>	-1.391	-2.297	0.478	-0.164	-1.484
<i>I. stysii</i>	-5.063	-3.900	3.371	-0.471	0.499

A csoportcentroidok (4.7.táblázat) segítségével kiszámíthatjuk a fajok Mahalanobis távolságát (D^2). Ezek az értékek (4.8. táblázat) az összes tengely mentén mért távolságokból számítva megadják fajpáronként a csoportok távolságait a következő képlet szerint: $Dij^2 = \sum |dij|^2$. A mért jellegek alapján az *I. camptoxypha*, *I. modestior* és *I. stysi* állnak egymáshoz a legközelebb. Az *I. costata*, *I. kraussi* és *I. modesta* nemcsak tőlük, hanem egymástól is távol vannak.

4.8. táblázat. A fajok Mahalanobis távolságai (D^2) hímek morfometriája alapján.

Faj	<i>I. costata</i>	<i>I. kraussi</i>	<i>I. modesta</i>	<i>I. modestior</i>	<i>I. stysi</i>
<i>I. camptoxypha</i>	143.81	36.45	143.44	22.54	43.22
<i>I. costata</i>		161.07	198.54	98.11	198.94
<i>I. kraussi</i>			272.18	77.96	129.05
<i>I. modesta</i>				75.33	84.18
<i>I. modestior</i>					28.45

A 296 hím egyed 99.3 %-át az apriori csoportosításnak megfelelően osztályozta az analízis a mért jellegek alapján (4.9. táblázat).

4.9. táblázat. Hím egyedek fajonkénti besorolása morfológiai bélyegek alapján.

Faj	Számított csoporttagság						Össz
	I. ca	I. co	I. kr	I. mo	I. mi	I. st	
<i>I. camptoxypha</i>	27	0	0	0	1	0	28
<i>I. costata</i>	0	101	0	0	0	0	101
<i>I. kraussi</i>	0	0	25	0	0	0	25
<i>I. modesta</i>	0	0	0	78	0	0	78
<i>I. modestior</i>	0	0	0	0	32	0	33
<i>I. stysi</i>	1	0	0	0	0	31	32
%							
<i>I. camptoxypha</i>	96.4	0	0	0	3.6	0	100
<i>I. costata</i>	0	100	0	0	1	0	100
<i>I. kraussi</i>	0	0	100	0	0	0	100
<i>I. modesta</i>	0	0	0	100	0	0	100
<i>I. modestior</i>	0	0	0	0	100	0	100
<i>I. stysi</i>	3.1	0	0	0	0	96.9	100

Az *I. costata*, *I. kraussi*, *I. modesta* és *I. modestior* egyedeket 100%-ban az apriori csoportosításnak megfelelő fajba sorolta az analízis. Az *Isophya camptoxypha* egy példánya morfometriája alapján az *I. modestior* fajba került, míg az *I. stysi* szintén egy egyede az *I. camptoxypha* fajba lett átsorolva.

A diszkriminancia analízist a populációkra elvégezve azt az eredményt kaptuk, hogy az egyedek 75.7%-át a neki megfelelő populációba rakta (4.10. táblázat) az elemzés. Az *I. camptoxypha* két populációja 67%, illetve 91%-ban lett jól csoportosítva. Az *I. costata* egyedek 60.39%-a, az *I. modesta* 66.7%-a a megfelelő populációba került. Az *I. kraussi* és *I. modestior* egyedek 100%-os besorolása nem változott, mivel ezeknek csak egy-egy populációja volt.

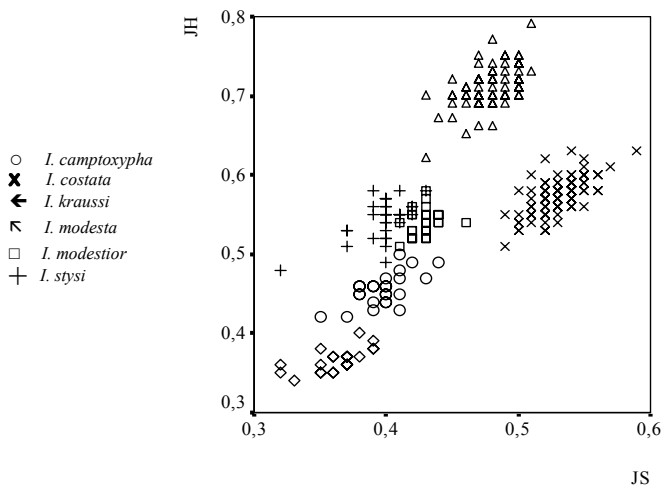
4.10.táblázat. Hím egyedek populációnkénti besorolása morfológiai bélyegek alapján

POP	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	Σ
1	4	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
2	1	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	22
3	0	0	20	1	7	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	30
4	0	0	6	23	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32
5	0	0	4	2	7	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	14
6	0	0	2	4	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
7	0	0	1	1	1	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
8	0	0	2	2	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	9
9	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	25
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12	3	1	0	0	0	0	16
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	18	8	1	0	0	0	29
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	7	14	0	0	0	0	24
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	8	0	0	0	9
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32	0	0	32
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	0	25
16	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	5	7
%																	
1	67	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
2	4.5	91	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.5	0	0	100
3	0	0	66.7	3.3	23.3	0	0	6.7	0	0	0	0	0	0	0	0	100
4	0	0	18.8	71.9	3.1	6.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
5	0	0	28.6	14.3	50.0	0	0	7.1	0	0	0	0	0	0	0	0	100
6	0	0	22.2	44.4	0	33.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
7	0	0	14.3	14.3	14.3	14.3	42.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
8	0	0	22.2	22.2	0	0	0	55.6	0	0	0	0	0	0	0	0	100
9	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	100
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	75.0	18.8	6.3	0	0	0	0	100
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6.9	62.1	27.6	3.4	0	0	0	100
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12.5	29.2	58.3	0	0	0	0	100
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11.1	88.9	0	0	0	100
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	100
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	100
16	0	14.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14.3	71.4	100

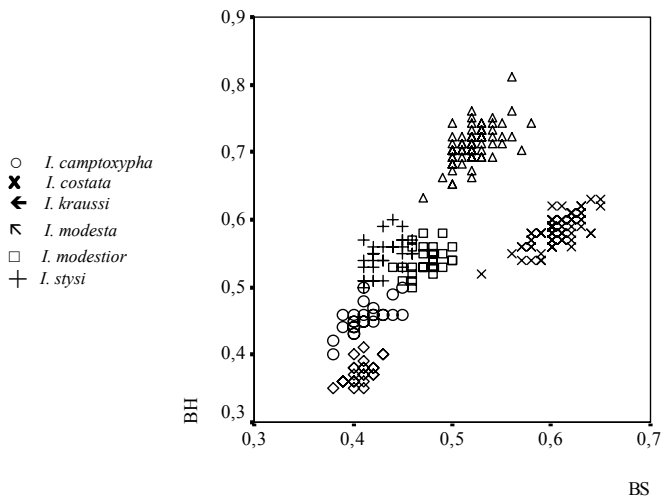
I. camptoxypha: 1-2; *I. costata*: 3-8; *I. kraussi*: 9; *I. modesta*: 10-13; *I. modestior*: 14; *I. stysi*: 15-16.

Jellegek páronkénti összehasonlítása

A diszkriminancia analízis a szárnyjellegek és a pronotum mérete alapján csoportosította elsősorban a hímeket. A hat faj szárny szélességének és hosszúságának páronkénti összehasonlítása a 4.25-4.26. ábrákon látható. Az *I. costata* fajt viszonylag hosszú, és kifejezetten széles szárnya, az *I. modesta* egyedeket pedig kiugró hosszúságú szárnyuk különíti el a többi fajtól.

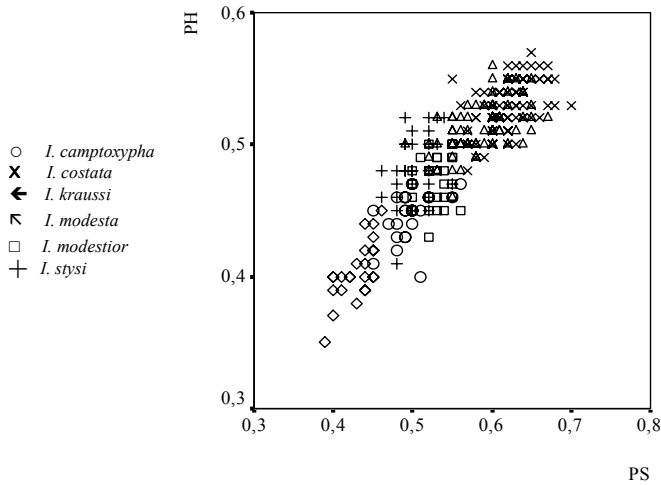


4.25. ábra A jobb szárny szélességének és hosszúságának viszonya hímeknél



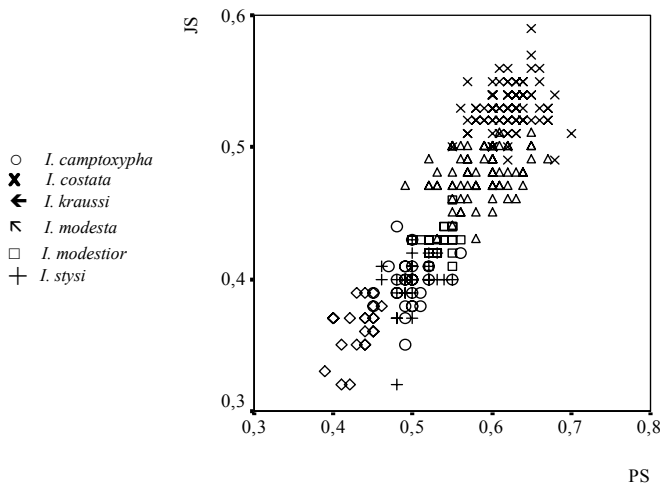
4.26. ábra A bal szárny szélességének és hosszúságának viszonya hímeknél

A 4.27. ábra szerint minél szélesebb a pronotum, annál hosszabb. Legnagyobb az *I. costata* pronotuma, ezt követi az *I. modesta*. A sort most is az *I. kraussi* zárja, a többi három faj közöttük helyezkedik el.



4.27. ábra. A pronotum szélességének és hosszúságának viszonya hímeknél.

A szélesebb pronotumhoz szélesebb szárnyak is csatlakoznak, melyek viszonya a 4.28. ábrán látható. A tendencia megegyezik a fentebb leírtakéval.



4.28. ábra. A pronotum- és a jobb szárny szélességének viszonya hímeknél.

4.3.2.2.2. Nöstények

A mért jellegek 100%-a ($p < 0.01$) korrelál egymással, amennyiben a 11 jelleg páronkénti Pearson-féle lineáris korrelációját nézzük (4.11. táblázat). A pronotum szélességének (PS), a femur hosszúságának (FH) és a szárnyak értékeinek (JH, JS, BH, BS) páronként magasak a korrelációs értékei (0.85-0.99). Legmagasabb (0.99) a két szárny (JH-BH) hosszúságának korrelációja, amely a jobb és bal oldali jellegek teljes szimmetriájára utal. A magas korrelációs értékek jelzik, hogy a vizsgált fajoknál általános tendencia a mért jellegek testméret függősége és általában a két oldali szárny alakja közötti hasonlóság.

4.11. táblázat. Pearson-féle lineáris korreláció (felső rész) és az összesített fajon belüli korreláció (alsó rész) *Isophya* nöstényeknél a mért jellegekre

	PH	PS	FH	FS	JH	JS	BH	BS	TH	TS
PH	1	0.71	0.73	0.61	0.68	0.69	0.68	0.74	0.60	0.37
PS	0.39	1	0.86	0.71	0.86	0.90	0.85	0.88	0.66	0.56
FH	0.08	0.26	1	0.81	0.92	0.90	0.92	0.91	0.79	0.52
FS	0.02	0.19	0.36	1	0.72	0.76	0.73	0.77	0.74	0.54
JH	0.05	0.21	0.45	0.19	1	0.92	0.99	0.91	0.69	0.48
JS	0.14	0.36	0.30	0.25	0.54	1	0.92	0.94	0.73	0.55
BH	0.02	0.20	0.46	0.22	0.94	0.49	1	0.91	0.68	0.48
BS	0.23	0.31	0.33	0.26	0.40	0.59	0.37	1	0.70	0.53
TH	0.06	0.28	0.30	0.10	0.28	0.29	0.23	0.17	1	0.47
TS	0.01	0.19	0.19	0.22	0.16	0.23	0.16	0.17	0.34	1

Amennyiben a hat fajra egyenként számított Pearson-féle lineáris korrelációs együtthatók átlagát nézzük (táblázat alsó fele), a korrelációs értékek más tendenciát mutatnak. Kiténik, hogy csak a jobb szárny hosszúságának (JH) és a bal szárny hosszúságának (BH) kiemelkedő a korrelációja (0.94), ezt követi a szárnyak szélességének értéke (0.59). A következő csoportot a szárnyak további korrelációja alkotja (0.37-0.49), valamint a femur hosszúságának a szárnyakhoz viszonyított értéke (0.45 és 0.46). A többi értékek általában alacsonyok. Az egyes jellegek közötti korreláció háttérben tehát a fajok közötti különbségek vannak.

Az egyváltozós F-statisztika mind a 11 mért jelleget tekintve szignifikáns különbséget mutatott ($df_1=5$, $df_2=121$, $p < 0.0001$) a csoportátlagok között. A Wilks' Lambda- és F értékek a 4.12. táblázatban láthatók.

A legnagyobb diszkrimináló ereje a tojócső hosszúságnak (0.040), valamint a femur hosszúságnak van (0.097). Legkevésbé a tojócső szélessége különíti el a fajokat (0.628).

4.12. táblázat. A csoportátlagok egyenlőségének tesztelése.

Jelleg	Wilks' Lambda	F
PH	0.408	35.1
PS	0.147	139.9
FH	0.097	226.6
FS	0.322	51.0
JH	0.132	159.0
JS	0.123	172.7
BH	0.126	168.0
BS	0.115	185.4
TH	0.040	578.1
TS	0.628	14.3

Az első öt diszkrimináló függvény vett részt a csoportosításban. A Wilks' Lambda értékei (4.13. táblázat) alapján az első négy esetben magas a függvények diszkrimináló ereje ($p < 0.0001$).

4.13. táblázat. A függvények diszkrimináló ereje.

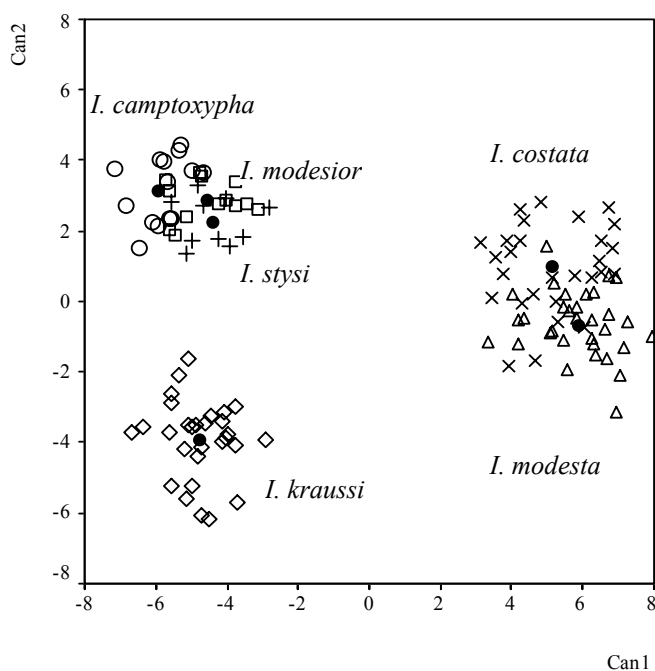
Függvények testtje	Wilks' Lambda	Chi-négyzet	df
1-től 5-ig	0.002	759.3	35
2-től 5-ig	0.052	353.7	24
3-től 5-ig	0.390	112.5	15
4-től 5-ig	0.703	42.1	8
5	0.921	9.8	3

A függvények sajátértékei (4.14. táblázat) szerint az első függvény a variabilitás 78.8%-át magyarázza meg, a második függvénnyel együtt ez az érték már 96.7%.

A négy faj elkülönülése a diszkrimináló topológiai térben a 4.29. ábrán látható.

4.14. táblázat. A függvények sajátértékei.

Függvény	Sajátérték	Variancia%	Kumulatív %
1	28.801	78.8	78.8
2	6.528	17.9	96.7
3	0.801	2.2	98.9
4	0.311	0.9	99.8
5	0.086	0.3	100.0



4.29. ábra. Kanonikus változók alapján csoportosított nőstény *Isophya* egyedek diszkriminancia topológiája. ○ : *I. camptoxypha*, × : *I. costata*, ◄ : *I. kraussi*, ◡ : *I. modesta*, □ : *I. modestior*, + : *I. stysi*.

Az *I. costata* és *I. modesta* elkülönül a többi fajtól az első tengely mentén. A második tengely mentén az *I. camptoxypha*, *I. modestior* és *I. stysi* közel állnak egymáshoz, míg az *I. kraussi* egyedek jól körülhatárolható diszkrét csoportot alkotnak. Az egyes jellegek hozzájárulásának a mértékét (együtthatóját) a diszkrimináló változókhoz a 4.15. táblázatban láthatjuk.

4.15. táblázat. A diszkrimináló függvények együtthatói.

Jelleg	Függvények				
	1	2	3	4	5
FH	2.92	4.428	6.61	2.22	6.65
PH	1.51	-1.158	14.56	5.92	9.16
PS	0.09	18.288	-35.45	-7.74	6.18
BH	2.82	16.68	8.23	-33.07	4.82
BS	10.91	14.59	2.40	27.59	-43.87
TH	17.68	-13.50	-2.27	-1.48	-1.56
TS	-23.448	6.83	-16.46	51.53	41.07
(Konstans)	-31.118	-15.06	0.63	-11.30	-11.58

A Stucture matrix-ban (4.16. táblázat) található az egyes diszkrimináló függvények és a mért jellegek közötti, csoportonkénti átlagolt Pearson-féle lineáris korrelációk.

4.16. táblázat. Structure matrix.

Jelleg	Függvények				
	1	2	3	4	5
TH	0.90*	-0.29	-0.21	0.06	0.17
FH	0.51*	0.51	0.28	0.05	0.34
BS	0.43	0.58*	0.08	0.43	-0.51
BH	0.40	0.58*	0.18	-0.43	0.07
JH^a	0.45	0.53*	0.17	-0.36	0.05
JS^a	0.42	0.45*	-0.06	0.09	-0.14
FS^a	0.17	0.31*	-0.00	0.14	0.09
PS	0.35	0.54	-0.57*	0.07	0.27
PH	0.19	0.19	0.34*	0.32	0.30
TS	0.10	0.11	-0.29	0.56*	0.45

*Legnagyobb abszolút korreláció az adott jelleg és bármely diszkrimináló függvény között

a: nem szerepel az analízisben

Az első tengely esetében a korrelációs értékek mind pozitívak. Kiemelkedő közülük a tojócső hosszúságának és a femur hosszúságának értékei (TH: 0.90; FH: 0.51), melyek itt érik el maximumukat. Ez alapján kijelenthetjük, hogy a tengely a tojócső és a femur hossza alapján választja szét a fajokat. A kettes tengely pozitív irányultsága a femur hosszúsága és a szárnyméretek nagysága, míg a negatív irányultsága a rövid tojócső irányába diszkriminál. Ezt úgy értelmezhetjük, hogy az *I. costata* és *I. modesta* hosszú

tojócsövével és viszonylag nagy méretével elkülönül a rövidebb tojócsövű, de szintén nagy méretű *I. camptoxypha*, *I. modestior* és *I. stysi* fajoktól, míg az *I. kraussi* minden tekintetben kis méreteivel alkot diszkrét halmazt.

4.17. táblázat. A csoportcentroidok koordinátái.

Faj	Függvények				
	1	2	3	4	5
<i>I. camptoxypha</i>	-5.955	3.161	-1.419	0.269	-0.370
<i>I. costata</i>	5.120	0.969	0.781	0.667	-0.103
<i>I. kraussi</i>	-4.769	-3.898	0.125	0.160	-0.072
<i>I. modesta</i>	5.855	-0.672	-0.732	-0.515	0.062
<i>I. modestior</i>	-4.567	2.871	0.106	0.098	0.736
<i>I. stysii</i>	-4.371	2.270	1.785	-1.213	-0.290

A csoportcentroidok (4.17. táblázat) koordinátái alapján számítottuk a fajok Mahalanobis távolságát (4.18. táblázat). A mért jellegek alapján az *I. camptoxypha*, *I. modestior* és *I. stysi* állnak egymáshoz a legközelebb. Az *I. costata*, *I. modesta* csoport valamint az *I. kraussi* nemcsak tőlük, hanem egymástól is távol vannak.

4.18. táblázat. A fajok Mahalanobis távolságai (D^2) nőstények morfometriája alapján.

faj	<i>I. costata</i>	<i>I. kraussi</i>	<i>I. modesta</i>	<i>I. modestior</i>	<i>I. stysi</i>
<i>I. camptoxypha</i>	132.53	53.63	155.37	5.588	15.79
<i>I. costata</i>		122.17	6.95	98.94	96.33
<i>I. kraussi</i>			124.50	45.87	42.90
<i>I. modesta</i>				122.70	120.17
<i>I. modestior</i>					5.99

Az *Isophya* fajok nőstény egyedeinek 97.6 %-át az apriori csoportosításnak megfelelően osztályozta az analízis a mért jellegek alapján (4.19. táblázat). Az *I. camptoxypha*, *I. kraussi* és *I. modestior* egyedek 100%-ban a megfelelő fajba kerültek. Az *I. costata* és *I. modesta* egy-egy példánya „helyet cserélt”, míg szintén egy *I. stysi* egyed az *I. modestiorok* közé került.

A populációk csoportosítása 80.3%-ban volt sikeres (4.20. táblázat). A többpopulációs fajok közül az *I. kraussi* egyedeit meglepően magas arányban (93.1%) sorolta be az analízis. Az *I. costata* és *I. modesta* esetében is magas volt a találati arány (75% és 62.5%).

4.19. táblázat: *Isophya* fajok nőstényeinek besorolása.

Faj	Számított csoporttagság						Σ
	I. ca	I. co	I. kr	I. mo	I. mi	I. st	
<i>I. camptoxypha</i>	15	0	0	0	0	0	15
<i>I. costata</i>	0	27	0	1	0	0	28
<i>I. kraussi</i>	0	0	29	0	0	0	29
<i>I. modesta</i>	0	1	0	31	0	0	32
<i>I. modestior</i>	0	0	0	0	13	0	13
<i>I. stysi</i>	0	0	0	0	1	9	10
%							
<i>I. camptoxypha</i>	100	0	0	0	0	0	100
<i>I. costata</i>	0	96.4	0	3.6	0	0	100
<i>I. kraussi</i>	0	0	100	0	0	0	100
<i>I. modesta</i>	0	3.1	0	96.9	0	0	100
<i>I. modestior</i>	0	0	0	0	100	0	100
<i>I. stysi</i>	0	0	0	0	10	90	100

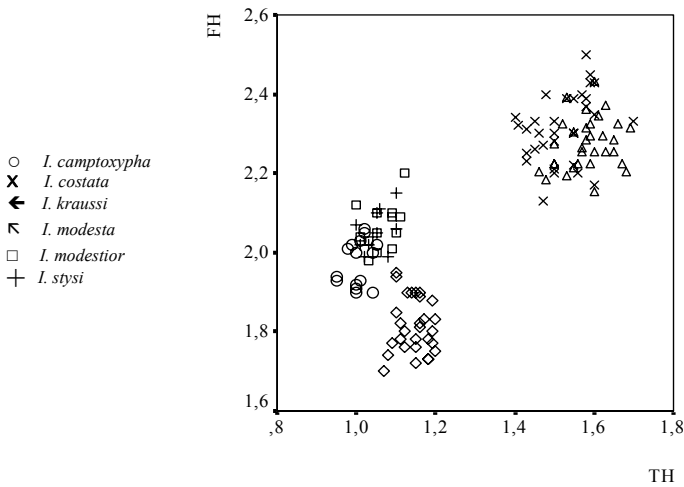
4.20. táblázat: *Isophya* populációk nőstényeinek besorolása.

POP	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Σ
1	14	0	0	0	0	0	0	0	1	0	15
2	0	7	0	0	0	0	1	0	0	0	8
3	0	2	10	0	0	0	0	0	0	0	12
4	0	4	0	4	0	0	0	0	0	0	8
6	0	0	0	0	23	1	0	0	0	0	24
7	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	5
8	0	1	0	0	0	0	15	5	0	0	21
9	0	2	0	0	0	0	4	5	0	0	11
10	2	0	0	0	0	0	0	0	11	0	13
11	0	0	0	0	0	0	0	0	1	9	10
%											
1	93.3	0	0	0	0	0	0	0	6.7	0	100
2	0	87.5	0	0	0	0	12.5	0	0	0	100
3	0	16.7	83.3	0	0	0	0	0	0	0	100
4	0	50	0	50	0	0	0	0	0	0	100
6	0	0	0	0	95.8	4.2	0	0	0	0	100
7	0	0	0	0	20	80.0	0	0	0	0	100
8	0	4.8	0	0	0	0	71.4	23.8	0	0	100
9	0	18.2	0	0	0	0	36.4	45.5	0	0	100
10	15.4	0	0	0	0	0	0	0	84.6	0	100
11	0	0	0	0	0	0	0	0	10	90	100

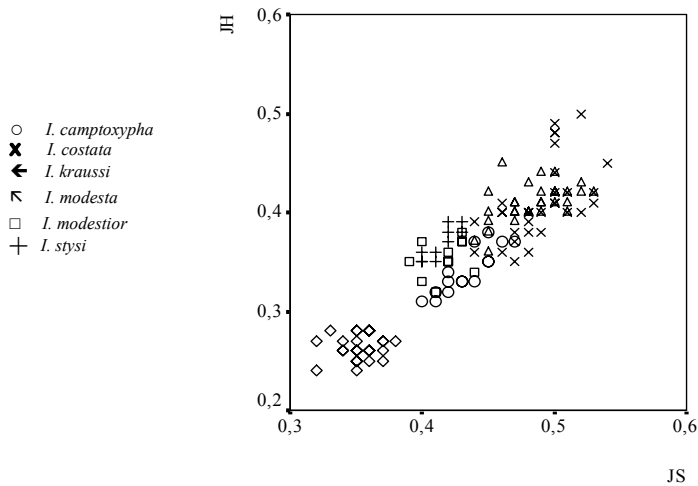
I. camptoxypha: 1; *I. costata*: 2-4; *I. kraussi*: 5-6; *I. modesta*: 7-8; *I. modestior*: 9; *I. stysi*: 10.

Jellegek páronkénti összehasonlítása

A diszkriminancia analízis első tengelye a tojócső és a femur hosszúsága alapján csoportosította a nőstényeket (4.16. táblázat). A két jelleg egymáshoz való viszonya az 4.30. ábrán látható. Az *I. costata* és *I. modesta* hosszabb tojócsővéhez hosszabb femur tartozik. A legkisebbek az *I. kraussi* méretei.

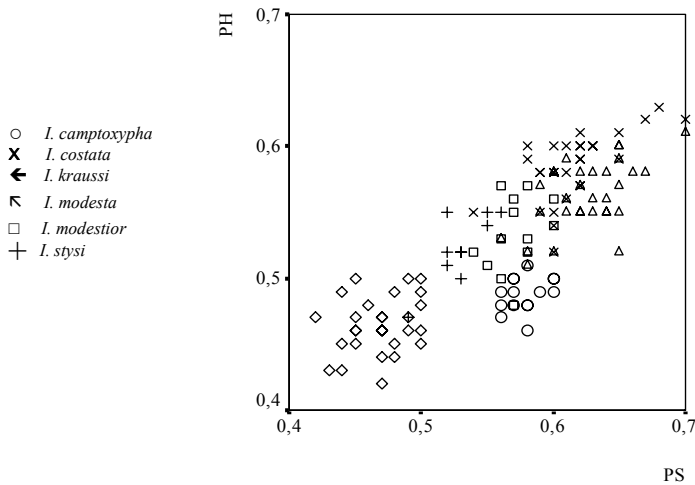


4.30. ábra A tojócső és a femur hosszúságának viszonya.



4.31. ábra. A jobb szárny szélességének és hosszúságának viszonya.

A kettes tengely a szárnyak alapján diszkriminál. A hat faj jobb szárny szélességének és hosszúságának páronkénti összehasonlítása a 4.31 ábrán látható; a bal szárnyakra hasonló az összefüggés. Mindkét esetben a szélesebb szárnyak hosszabbak is. A hármas tengelyen a pronotum méretei a döntőek (4.33. ábra).



4.33. ábra. A pronotum szélességének és hosszúságának viszonya.

4.3.3. Ivari dimorfizmus

Mind a hat faj esetében magas fokú ivari dimorfizmus tapasztaltunk az összehasonlított négy jelleg (femur és pronotum hosszúsága illetve szélessége) alapján. A diszkriminancia analízis eredményeként azt kaptuk, hogy az egyedek besorolási aránya (4.21. táblázat) a megfelelő nembe magasabb minden faj esetében, mint 90% . Az F-próba szerint a nemek között szignifikáns eltérés van mind a hat fajnál ($p < 0.000$).

4.21. táblázat. Hím és nőstény *Isophya* egyedek számított csoporttagsága fajonként a diszkriminancia analízis során. N=egyedszám. Téves besorolás: nemként (h/n).

Faj	N (hím/nőstény)	Számított csoporttagság%	Téves besorolás	
<i>I. camptoxypha</i>	28/15	97.7	2	-
<i>I. costata</i>	101/32	96.2	-	5
<i>I. kraussi</i>	25/29	90.7	2	2
<i>I. modesta</i>	78/32	91.8	4	4
<i>I. modestior</i>	32/13	100	-	-
<i>I. stysi</i>	32/10	90.5	2	3

4.3.4. A variabilitás vizsgálata több szinten

Amennyiben a teljes variabilitást 100%-nak vesszük, ez három komponensre bontható (4.22. táblázat): fajok közötti-, (FK) populációk közötti-, (PK) és populáción belüli variabilitás (PB). Mivel fajonként több populációt is tudunk vizsgálni, emiatt megnézhattuk, hogy morfometriai jellegenként a variabilitás az egyes szinteken milyen arányban járul hozzá a teljes variabilitáshoz.

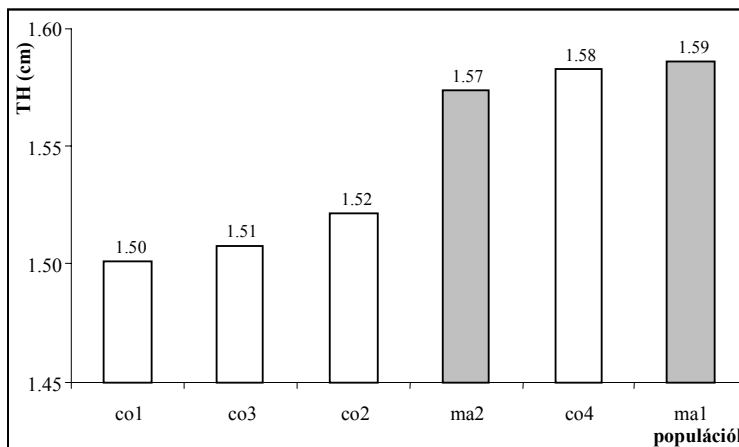
4.22. táblázat. Az *Isophya* fajok morfológiai jellegeken alapuló variabilitásának komponensei %-ban kifejezve. (FK: fajok közötti-, PK: populációk közötti-, PB: populáción belüli variabilitás)

Jelleg	Hímek			Nőstények		
	FK	PK	PB	FK	PK	PB
FH	74.85	1.70	23.45	90.35	0.77	8.88
FS	71.23	3.54	25.23	67.81	2.07	30.12
PH	78.10	2.01	19.89	59.08	9.01	31.91
PS	82.34	1.51	16.15	85.28	1.13	13.59
JH	95.28	0.19	4.53	86.84	3.09	10.07
JS	92.11	0.91	6.98	87.62	0.98	11.40
BH	94.90	0.13	4.97	87.33	2.77	9.90
BS	94.87	0.28	4.85	88.55	0.70	10.75
CH	72.63	4.07	23.30	-	-	-
SH	45.17	1.05	53.78	-	-	-
SS	29.91	8.62	61.47	-	-	-
TH	-	-	-	95.98	0.19	3.83
TS	-	-	-	37.24	6.49	56.27
átlag	75.58	2.18	22.24	78.61	2.72	18.67

A táblázatból látszik, hogy a hímek és nőstények esetében is a fajok közti variabilitás átlaga (75.58 illetve 78.86) kiugróan a legnagyobb. A hímek esetében a szárnyak méreteinek a variabilitása a fajok között a legnagyobb. Ez megegyezik a diszkriminancia analízis eredményeivel, mely szerint a jellegeknek van a legnagyobb diszkrimináló ereje a hímeknél. Nőstényeknél a fajok közti variabilitás értékek közül a tojócső- és a femur hosszúságának a legnagyobbak az értékei, ezt követi a szárnyak mérete. Ez szintén megegyezik a diszkriminancia analízis eredményeivel.

4.3.5. Az élőhely és a morfológia kapcsolata

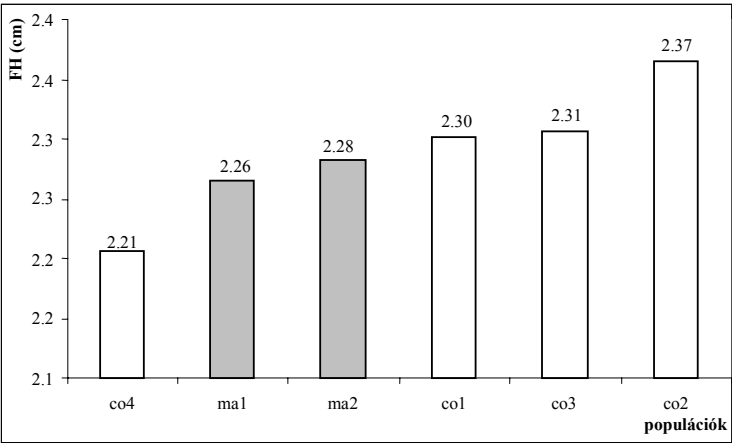
A diszkriminancia analízis a tojócső- és a femur hosszúsága alapján különítette el a nőtényeket az első kanonikus tengely mentén. A habitat vizsgálatokban részt vett populációk közül két faj, az *I. modesta* és *I. costata* esetében vizsgáltunk több populációt a morfometriájuk alapján is. Így ezeknél a fajoknál volt lehetőségünk a morfológiai bélyegek és a habitat közti összefüggést vizsgálni. Az *I. costata* populációk mellé az összehasonlításba bevettünk egy Kistompapusztai (Alföld) populációt, mely szárazabb körülmények között él, mint a vizsgált baranyaiak. Az *I. costata* kovácsszénájai és erzsébeti populációi üde füves területről (E1), a püspökszentlászlói pedig erdőssztyepp rétről származott (H3). Az *I. modesta* Kővágószőlősi populációja másodlagos gyomos száraz gyeptől (O7), míg a misinai pusztafüves lejtőssztyepről (H3) lett begyűjtve. Az *I. modesta* és *I. costata* populációk tojócsőhosszájának (4.34. ábra) és femur (4.35. ábra) hosszúságának átlagait összehasonlítva láthatjuk, hogy a Kistompapusztai *I. costata* populáció tojócsőhosszája és femur hosszúsága alapján az *I. modesta* populációk közé került.



4.34. ábra. *I. costata* (co1=Kovácsszénája.; co2=Püspökszentlászló; co3 =Erzsébet; co4 = Kistompapuszta) és *I. modesta* populációk (ma1=Misina, ma2=Kővágószőlős) átlagos tojócsőhosszája.

A Kruskal-Vallis teszt szerint a vizsgált populációk eltérőek mind tojócsőhosszájukat ($p < 0.010$), mind femur hosszúságuk tekintetében ($p < 0.008$). A tojócső és a femur szorzata viszont azonosnak tekinthető a hat populációban ($p < 0.477$). A Mann-Whitney U-teszt eredményei (4.23. táblázat) szerint a löszgyepen élő kistompapusztai *I. costata* populáció átlagos tojócsőhosszá-

ga szignifikánsan eltér a mezofil körülmények között élő kovácsszénájai populációtól, míg nem különbözik egyik *I. modesta* populációtól sem. Ezen kívül átlagos femur hosszúságuk szintén szignifikánsan eltér a többi *I. costata* populációtól, míg nem különbözik az *I. modesta* populációktól. A szintén száraz réten élő püspökszentlászlói populáció tojócsőhosszája nem különbözik szignifikánsan a kövágószőlősi *I. modesta* populációtól, viszont femur hosszúságban mind tőlük, mind a kistompapusztaitól eltér.



4.35. ábra. *I. costata* (co1=Kovácsszénája.; co2=Püspökszentlászló; co3 =Erzsébet; co4 = Kistompapuszta) és *I. modesta* populációk (ma1=Misina, ma2=Kövágószőlős) átlagos femur hosszúsága.

4. 23. táblázat. *Isophya costata* és *I. modesta* populációk közti különbség vizsgálata Mann-Whirhey U-tesztel. *: p<0.05, **: p<0.01. Táblázat felső része: tojócső, alsó része: femur.

		<i>I. costata</i>				<i>I. modesta</i>	
		Kovácssz.	Erzsébet	Püsposzt.	Kistomp.	Kövágó.	Misina
<i>I. costata</i>	Kovácssz.				*	*	**
	Erzsébet					*	**
	Püsposzt.						*
	Kistomp.	*	*	**			
<i>I. modesta</i>	Kövágó.			*			
	Misina			**			

4. Morfometria

4.1. Bevezetés

A korai tipológiai munkák az Orthoptera fajok esetében többnyire külső morfológiai bélyegeken alapultak, mint a színmintázat és alak. Gyakoriak voltak a szisztematikai hibák, a konvergens evolúciós folyamatoknak, a magas fajon belüli variabilitásnak, vagy a rejtett fajoknak köszönhetően (Hochkirch 2001). A kommunikációs viselkedéskutatás kezdetével új karakterek emelkedtek magas taxonómiai értékre. Számos új fajt írtak le tipikus énekmintázata alapján, sőt néhányat csak ennek alapján lehet elkülöníteni. Az ének prezigotikus izolációban játszott szerepe számos taxonómust késztetett arra, hogy részletesebben foglalkozzon vele mind a terepi-, mind labormunkája során. A nőtények a hímeket énekük után keresik meg, majd a hímek a nőtények alá mászva, cercusukkal megragadják alulról a tojócsövet és átadják a spermiomokat tartalmazó spermatophylaxot (Bei-Bienko 1965). A prezigotikus viselkedéssel kapcsolatos bélyegek, mint például a szárnyak és a cercusok korábban is fontos taxonómiai értékkel bírtak, de a viselkedésökológiai és kommunikációs viselkedéskutatás fellendülésével jelentőségük megnőtt. Ugyanez igaz a peterakással kapcsolatos bélyegekre is. A talajba petéző Orthoptera fajok egy része peterakás közben hátsó lábuk erő kifejtésével segíti a tojócső mélyebbre jutását a talajba (Stauffer & Whitman 1997). Tehát mind a tojócsőnek, mind a femurnak a mérete fontos szerephez jut a fajok elkülönítésében. Tovább bonyolítja, és egyben szépíti a képet, hogy ezek a bélyegek fajon belül is nagyon változékonyak a környezet tulajdonságaitól függően. Méretük szorosan összefügg a talaj szerkezetével és nedvességtartalmával, ezen keresztül a mikrohabitat tulajdonságaival (Bradford *et al.* 1993, Réale & Roff 2002).

Sok esetben a „komplikált” csoportok nehéz elkülönítése az intraspecifikus variabilitás nem megfelelő ismeretéből ered (Blatckith & Kevan 1967). Bár az *Isophya* fajok kutatása napjainkban is sok problémát vet fel, populációik morfológiai variabilitásáról mégis keveset tudunk.

Munkánk célkitűzése volt, hogy a tarsza fajok morfológiai bélyegei alapján: 1) megállapítsuk, hogy statisztikailag mely bélyegek szerint különülnek el legjobban a fajok, 2) számszerűsítsük az elkülönülés mértékét, 3) diagnosztikus bélyegeket mutassunk ki, 4) vizsgáljuk a nemek közti méreteltérést, 5) leírjuk a fajok és populációk morfológiai variabilitását, 6) megvizsgáljuk, hogy van-e összefüggés a morfometriai bélyegek (tojócső-, femur hosszúság) és a habitat választás között.

4.2 Módszerek

4.2.1. Állatok gyűjtése és preparálása

A morfometriai mérésekhez az állatokat fűhálózással, egyedi megkereséssel és hang alapján gyűjtöttük be 1998 és 2004 között. Mivel az egyedeket molekuláris vizsgálatokhoz is felhasználtuk, -80°C -on tartottuk őket a genetikai vizsgálatok megkezdéséig. Az állatok preparálásakor a morfometriai vizsgálatokhoz használt testrészeket 75%-os alkoholba helyeztük.

Hímek esetében a hat *Isophya* faj 17 populációját (296 egyed) vizsgáltuk meg hat különböző földrajzi régióból. Az *I. camptoxypha* 28 egyede a mecseki Hetvehelyről (22) és Püspökszentlászlóról (6), az *I. costata* hat populációja (101) a mecseki Orfűről (30), Kovácsszénájáról (32), Püspökszentlászlóról (14), a Baranyai-Domságból Kékesdről (9) és Erzsébetről (7), valamint a villányi Nagy-hegyről (9) származott. Az *I. modesta* 78 egyedét a mecseki Misináról (29), Kővágószőlősről (24), Egregyi-völgyből (9), valamint a villányi-hegységi Csukmáról (16) gyűjtöttük. Az *I. modestior* minták a mecseki Kovácsszénájáról (12) származtak. Az *I. kraussi* 25 egyedét az Aggteleki-karszton gyűjtötték. Az *I. stysi* 25 példánya a szatmár-beregi Kaszonyi-hegyről, 7 pedig a Zempléni Gyertyánkútról származik.

A nőstények 131 egyedét 10 populációból gyűjtöttük. Az *I. camptoxypha* Hetvehelyről (15), az *I. costata* egyedek pedig Kovácsszénájáról (8), Püspökszentlászlóról (12), Erzsébetről (8) származtak. Az *I. kraussi* két populációja az Aggteleki-karsztról (24) és Gyertyánkútról (5) származott. A két *Isophya modesta* populációi mecsekiek voltak, egyik a Misináról (21) másik Kővágószőlősről (11). Kovácsszénáján fogtuk az *I. modestior* példányaikat (13). Az *I. stysi* (10) egy mintája a Kaszonyi-hegyről származik.

4.2.2. Mért jellegek

A morfometriai méréseket 0.01 mm pontossággal, mikrométer okulárral ellátott Nikon típusú sztereomikroszkóppal végeztük. A jellegek megválasztásánál szempont volt, hogy ép, egészben lévő állatokon is mérni lehessen. Mivel a kiválasztott testrészek egy része közel sem kétdimenziós (pronotum, hímek szárnya) a mérési hiba kiküszöbölése miatt olyan jellegeket választottunk, melyek két dimenzióban mérhetők. A mérés során átlátszó fóliát fektettünk a mérni kívánt testrészre, hogy az lehetőleg minél jobban kiterüljön síkban és így csökkentjük a mérési hiba mértékét. A kiugró mérettel (pl. torz növesű szárny) rendelkező egyedek adatait nem töröltük az adatbázisból.

A méréseket Orci (2002) által leírt mérőpontok alapján végeztük.

A hímeknél 11 jelleget mértünk:

1. FH (femur hosszúság): a harmadik femur hosszúsága.
2. FS (femur szélesség): a harmadik femur legnagyobb szélessége.
3. PH (pronotum hosszúság): a pronotum hossza a testtengely vonalában.
4. PS (pronotum szélesség): a pronotum háti és oldalsó része közötti két oldalvonal távolsága a testvégi szélek között.
5. JH (jobb szárny hosszúság): a testtengely vonalában mért legnagyobb távolság a jobb szárnyon.
6. JS (jobb szárny szélesség): a szárny bal oldali legszélső pontja és a Cu2 ér közt mért távolság a testtengelyre merőleges vonalban.
7. BH (bal szárny hosszúság): a testtengely vonalában mért legnagyobb távolság a bal szárnyon.
8. BS (bal szárny szélesség): a szárny jobb oldali legszélső pontja és a Cu2 ér közt mért távolság a testtengelyre merőleges vonalban.
9. CH (cercus hosszúság): a cercus két legtávolabbi pontja közt mért távolság.
10. SH („subgenitális lemez hosszúság”): a subgenitális lemez két csúcsa közt mért távolság.
11. SS („subgenitális lemez szélesség”): a subgenitális lemez két csúcsa közt lévő bevágás mélysége.

A nőstényeknél 10 jelleget mértünk:

1. FH (Femur hosszúság): a harmadik femur hosszúsága.
2. FS (Femur szélesség): a harmadik femur legnagyobb szélessége.
3. PH (Pronotum hosszúság): a pronotum hossza a testtengely vonalában.
4. PS (Pronotum szélesség): a pronotum két oldalvonalának távolsága a testvégi szélek között.
5. JH (Jobb szárny hosszúság): a testtengely vonalában mért legnagyobb távolság.
6. JS (Jobb szárny szélesség): a jobb szárny legnagyobb szélessége a testtengelyre merőleges vonalban.
7. BH (Bal szárny hosszúság): a testtengely vonalában mért legnagyobb távolság.
8. BS (Bal szárny szélesség): a bal szárny legnagyobb szélessége a testtengelyre merőleges vonalban.
9. TH (Tojócső hosszúság): a tojócső két legtávolabbi pontjának távolsága.
10. TS (Tojócső szélesség): a tojócső legkisebb szélessége (kb. a középső harmadba esik).

A habitat preferencia vizsgálatokban részt vett populációk közül két faj, az *I. modesta* és *I. costata* esetében több populációban végeztünk morfometriai vizsgálatokat is, így ezeknél lehetőségünk volt a morfológiai bélyegek és a habitat közti összefüggés elemzésére. Az összehasonlításba a korábban leírt *I. costata* populációk mellé bevettünk egy Kistompapusztai (Kőrös-Maros NP) populációt, mely löszgyepben él.

4.2.3. Statisztikai módszerek

Az adatok statisztikai értékeléséhez az SPSS 11.0 programot használtuk. Az adatbázisban nem voltak hiányzó adatok. A leíró statisztikáknál szerepel a mért jellegek mediánja, az interkvartilis tartomány, a maximum és minimum értékek. A hierarchikus cluster-analízist külön elvégeztük a hím és nőstény populációkra is, Euklédesszi távolsággal és Ward-Orlóci távolság függvényen. A diszkriminancia analízist egy olyan ordinációs módszer, mely megmutatja és leírja a csoportcentroidok közti különbséget (ebben az esetben fajok közötti), mely a csoportok közötti összesített varianci-covariancia mátrixból származtatott sajátvektor (eigen vektor) segítségével. A módszer (Sváb 1981) a következő kérdésekre adhat választ:

- Kimutatható-e szignifikáns különbség a csoportok (jelen esetben a fajok) között több kvantitativ tulajdonság együttes figyelembevételével.
- Az egyedek besorolásának helyességét a változók alapján ellenőrizzük.
- Vizsgáljuk, hogy az egyedek mekkora biztonsággal sorolhatók be az egyik vagy másik csoportba.
- Keressük a függvényeket (kanonikus változókat), amelyekkel eldönthetjük, hogy egy adott egyed mely csoportba sorolható be.
- A csoportok középpértékét kiszámítva számszerűsíteni tudjuk azok távolságát (Mahalanobis távolság).
- Vizsgáljuk, hogy a csoportok távolságait mely változók határozzák meg.

A variabilitást (változónként) két szinten (faj és populáció) vizsgálva három komponensre tudjuk bontani: fajok közötti-, fajon belüli (=populációk közötti)-, és populáción belüli variabilitásra. A vizsgálatokhoz az SPSS 11.0 program diszkriminancia analízis (stepwise) és GLIM (Generalized Linear Models: Univariate) menüt alkalmaztuk.

Kruskal Vallis tesztet és Mann-Whitney U-tesztet használtunk a különböző habitatokban élő populációk közti morfológiai bélyeg alapján való elkülönülés vizsgálatához.

4.4. Eredmények megvitatása

A mért jellegek minimum és maximum értékei alapján a nőstényeknél öt, a hímeknél három karaktert találtunk, amelyek statisztikailag elkülönítő bélyegnek bizonyultak valamely fajnál. Az eltérések azonban oly kis mértékűek voltak, hogy gyakorlati jelentőségük nincs.

Az általunk mért jellegek adatai közül a pronotum, az ugróláb és a tojócső hosszúságát hasonlítottuk össze Frivaldszky (1867), Wattenwyl (1882, 1891), Ramme (1951), Bei-Bienko (1965), Čejchan (1958, 1959), Kis (1960), Harz (1969), Ingrisch (1991), valamint Orci és mts. (2004) adataival. E jellegek mellett a szárnyak méreteit és a szubgenitális lemez méreteit is össze tudtuk hasonlítani az *I. modestior* és *I. styasi* Orci (2002) által közölt adataival. A publikációkból csak azokat az adatokat vettük figyelembe, ahol a szinonimákról elég nagy biztonsággal el lehetett dönteni, mely - napjainkban érvényes - fajra vonatkoznak. Pl. Ramme (1951) *I. pyrenea* név alatt közölt adatait az általunk *I. kraussi* néven (Ingrisch 1991) közölt adatokkal vettem egybe. Bei-Bienko (1965) az *I. pyrenea* név alatt említi az *I. kraussi* fajt, mint szinonimát, és leírja, hogy Magyarországon is előfordul. Így az általa közölt adatokat is felhasználtam az összehasonlításban.

Az általunk mért adatok többsége átfed a más kutatók által közölt adatok tartományával. Kivételt képez: a pronotum hossz maximum értéke az *I. costata* nőstényeknél (6.3 mm); a femur hossz maximum értéke az *I. camptoxypha* (20.8 mm), *I. costata* (22.6 mm), *I. kraussi* (18.5 mm), *I. modesta* (23.3 mm) és *I. styasi* (21.8 mm) hímeknél valamint az *I. costata* (25.0 mm) nőstényeknél; a tojócső hossz maximuma az *I. costata* (17.0 mm) és *I. kraussi* (12.0 mm) esetében; a tojócső hossz minimum értéke az *I. modesta* (14.6 mm) fajnál. Figyelemre méltó, hogy mind az általunk, mind Orci (2002) által mért *I. modestior* tojócső hosszúságok maximuma 11.2 mm, míg minden más szerzőnél ez az érték magasabb. Az Orci és a saját maximum adataink néha még a mások által publikált minimum értéket sem érik el. Az *I. modestior* tojócsőhossz méretei az irodalomban: Wattenwyl (1891): 13-14 mm; Ramme (1951): 11.5-12 mm; Čejchan (1959) 11.2-13.1 mm; Kis (1960): 11.5-14 mm; Bei-Bienko (1965) 13-14 mm; Harz (1969) 11.5-14.5 mm; Ingrisch (1991): 12-14 mm. Ez különösen annak fényében érdekes, hogy első lépésben az egyedek többségét a hangjuk alapján azonosítottuk. A nőstények esetében ez azt jelentette, hogy a ciripelő hímek hangjára közeledő egyedeket fogtuk meg. Így a faji tévedést kizárhatjuk.

Az *I. modesta* faj esetében a tojócső minimum értéke alacsonyabb (14.6 mm), mint más szerzőknél (15.0 mm), de az eltérés nem számottevő.

Annak ellenére, hogy kevés diagnosztikus jelleget találtunk, az adatok sokváltozós elemzése azt mutatta, hogy a hat faj jól elkülönül egymástól mind a két nem esetében. A diszkriminancia analízisben az egyedek fajokba sorolásának a sikere hímeknél 99.3% volt a szárnyak mérete és alakja alapján. Nőstények esetében, ahol a tojócső és a femur hosszúsága volt elsődlegesen az osztályozás alapja, az egyedek 97.6% került a megfelelő csoportba.

A hierarchikus variancia analízis eredményei alátámasztották a fajok közötti magas szintű differenciálódást. Mind a két nemnél a teljes morfológiai varianciának átlagosan a háromnegyedét a fajok közötti variabilitás adta. A diszkriminancia analízishez hasonlóan a hímeknél a szárnyak, míg a nőstényeknél a femur- és a tojócső hossza voltak a diszkrimináló jelek.

A fajok differenciálódásának mértékét az egyes jelek átlagos értékeiből számított Euklédesszi távolságok alapján szerkesztett fenogramok segítségével is tanulmányoztuk. A fenogramokat filogenetikai kapcsolatként is lehet interpretálni, ha a vizsgált morfológia karakterek aránya nem mutat kiugró értéket a vizsgált objektumok (fajok) estében (Omland 1997). A hímekre és a nőstényekre szerkesztett fenogramok szinte azonos szerkezetet mutattak. Az egyik alapvető hasonlóság a *costata-modesta* illetve a *camptoxyphra-kraussi-modestior-stysi* fajcsoportok elkülönülése. A második hasonlóság, hogy ez utóbbi csoporton belül mindkét nemnél külön ágba került az *I. kraussi*. Harmadikként említjük meg az *I. modestior* és *I. stysi* fajok együttes megjelenését. Ugyanakkor különbség van a két fenogram között a fajcsoportokon belüli differenciálódás mértékében. A hímeknél a *costata* és a *modesta* között sokkal magasabb szintű volt a differenciálódás, mint a nőstényeknél. Ez a mintázat azt sugallta, hogy a nőstények esetében a lokális adaptáció valószínűleg jelentősebb különbséget eredményezett a populációk között, így csökkent a fajok közti diszkontinuitás. A diszkriminancia analízis eredményei alátámasztották feltételezésünket. A hímeknél az *I. costata* és *I. modesta* egyedek 100%-át sorolta a megfelelő fajba a program, míg a nőstényeknél kölcsönös átfedést tapasztaltunk a két faj között.

Vizsgálatunkban a lokális adaptáció feltehetően a tojócső hossz és a habitat-preferencia közötti összefüggésre vezethető vissza. Bei-Bienko (1965) leírja, hogy a nedves területen élő *Isophya* fajoknak kifejezetten rövid (6.5-9.5 mm) a tojócsőve, míg a sztyepplakóknak jóval (két-, háromszorosa) hosszabb (11.5-18 mm).

Masaki (1979) a *Pteronemobius taprobanensis* talajba petéző tücsök faj 98 populációjából származó 4243 nőstényét lemérve kimutatta, hogy a tojócső hossza egyértelműen kapcsolatot mutat a klímával. A talajba petéző Grylloidea (Orthoptera) fajokra jellemző, hogy tojósaik jóval kevesebb vizet

tartalmaznak, mint ami a fejlődésükhöz szükséges. Amikor az embíró elér egy adott fázist, a tojás héján keresztül vizet fész fel, aminek mennyisége 60-120%-a lehet a frissen lerakott tojások súlyának. A tojások talajból való vízfelvétele hozzájárul a nőstény állatok fitneszéhez, hiszen a “kondenzált” tojásokból jóval több fér el a testben, mintha tartalmaznák a fejlődéshez szükséges teljes vízmennyiséget. Ennek vetületeként szelekciós nyomás alatt állhat a tojócső hossza. Talajba petéző tücsköknél egyértelmű a tendencia, hogy a szárazabb területeken élő fajok tojócsöve hosszabb, mint a nedves területeken élőké (Masaki & Walker 1987, Walker 2004).

Masaki hipotéziseit a tojócső hosszúság és a környezeti hatások kapcsolatáról laboratóriumban tesztelték és bebizonyosodott, hogy a kikelő lárvák túlélése függ a talaj nedvességtartalmától. Mind a nagyon nedves, mind a száraz talaj csökkentette az egyedek túlélési esélyeit. A peterakás mélységével nőtt a lárvák mortalitása. A nőstények tojócsövének hosszúsága arányos volt az átlagos peterakási mélységgel, amely egyébként nagy variabilitást mutatott. Sok egyed csak fele olyan mélyen rakta le petéit, mint tojócsövének hosszúsága (Bradford *et al.* 1993). Más vizsgálatok során is pozitív korrelációt mutattak ki a tojócső hosszúsága és a tojásrakás mélysége között (Mousseau & Roff 1995, Carrière *et al.* 1997). Carrière és Roff (1995) három *Gryllus* faj laboratóriumi vizsgálata során szintén kimutatta, hogy a talaj nedvesség tartalmának növekedésével és a tojásrakás mélységével csökken a kikelő lárvák száma, továbbá a talaj típusától is függ a lárvák túlélése.

A talajba petéző fajok tojásrakással kapcsolatos optimalizációs viselkedését befolyásoló tényezők: a tojásrakás mélységével járó előnyök és hátrányok közti egyensúlyozás, valamint a talaj nedvességtartalma és szerkezete. Egyrészt, minél mélyebbre petéznek, annál védettebbek a peték a külső hatásokkal (predáció, erózió, kiszáradás stb.) szemben (Masaki 1986). Másrészt a mélyebben fekvő petékből nehezebben jutnak felszínre a lárvák, a mélységgel nő a mortalitás. Túl nedves és kötött talajban a mélyen fekvő petékből kikelő lárváknak magas a mortalitási aránya. Adott egyed, attól függően, hogy milyen a talaj típusa, szabályozni tudja a peterakás mélységét. A hosszabb tojócső tehát nem feltétlenül jelenti, hogy azzal mélyebbre petézik a nőstény, inkább nagyobb lesz a választási lehetősége.

A *Gryllus firmus* tojásrakási viselkedésével kapcsolatos kvantitativ genetikai vizsgálatok során kimutatták (Réale & Roff 2002), hogy a tojócső hosszának magas a heritabilitási értéke (a genetikai variancia aránya a teljes fenotípusos varianciában). Ennél jóval kisebb volt a tojásrakási viselkedés heritabilitása. Azaz a tojócső hossza genetikailag determinált, de a tojásrakás mélységét mégis a talaj nedvességtartalma befolyásolta elsődlegesen.

Az *Isophya* fajok is talajba petéznek, életciklusuk heterodinamikus, évszaktól függő. A telet tojás alakban töltik (Bei-Bienko 1965), mint az a mérsékeltövi rovarfajokra általánosan jellemző (Olvido *et al.* 1998). Tojásaik oválisak, laposak, a fejlődés során lassan megduzzadnak és elvesztik lapos formájukat (Bei-Bienko 1965). A fenti leírásokból azt következtethetjük, hogy a tarszák is hasonlóan fejlődnek, mint a tücsökfajok, tojásaik a vízfelvétel miatt duzzadnak meg és gömbölyödnek ki. Amennyiben feltételezésünk igaz, a tarszáknak a megfelelő mélységbe való petézése során inkább a megfelelő nedvességtartalom elérése az elsődleges, nem a kiszáradás elleni védelem. A tarszák, feltehetően más talajba petező Orthoptera csoportokhoz hasonlóan, szabályozni tudják a peterakás mélységét. Így az *I. costata* és az *I. modesta* viszonylag hosszabb tojócsövükkel képesek száraz talajban mélyre petézni, míg nedves talajban a felszínhez közelebb. Hosszú tojócsövük és tojásrakásuk optimalizációja teszi lehetővé, hogy ezek a fajok szélesebb spektrumú habitatokban fordulhatnak elő, mint a rövidebb tojócsövű fajok. Hipotézisünket alátámasztja az a tény is, hogy a leghosszabb tojócsövű *I. modesta* és a szintén hosszú tojócsövű *I. costata* a nedves réteken és a legszárazabb területeken is előfordultak. Mindkét faj esetében hosszabb volt a szárazabb területeken élő populációk tojócsöve. Bár az *I. modesta* tojócsöve átlagosan hosszabb mint az *I. costata* fajé, a két faj populációi között átfedés mutatkozott. A szárazabb habitatban élő *I. costata* egyedek tojócsöve hosszabb volt, mint a kevésbé száraz habitatban élő *I. modesta* példányoké. Nem szabad figyelmen kívül hagynunk azt a tényt sem, hogy rövid tojócsövű fajokat nem találtunk kifejezetten száraz területen.

A fajok koegzisztenciális mintázata is feltehetően visszavezethető a tojócső hosszára. A hasonló tojócsövű fajokat csak egy-egy alkalommal találtuk meg együtt. Minden más esetben eltérő tojócső hosszúsággal rendelkező, azaz más habitat igényű fajjal fordultak elő egy adott lokalitásban.

A diszkrimináló jellegek páronkénti összehasonlítása során kitűnt, hogy hímeknél az *I. costata* és *I. kraussi* fajoknak arányaiban szélesebb-, míg az *I. modesta* fajnak hosszúkásabb a szárnya a többiekhez képest. Az *I. kraussi* nőstényeknek a femurjukhoz képest viszonylag hosszú a tojócsövük.

Az ivari dimorfizmus vizsgálatoknál a nemek testméretre utaló bélyegei alapján végeztük el a diszkriminancia analízist. A nőstények mind a hat tarsza fajnál szignifikánsan nagyobbak, mint a hímek. A nőstények valószínűleg nagyobb testméretük következtében több energiát tudnak fektetni az utódokba, ezáltal növelve fitnesszüket. Így a nagyobb méret evolúciós előnnyel járhat.

5. Genetikai variabilitás

5.1. Bevezetés

A biológiai organizáció különböző szintjein tapasztalható sokféleség megőrzése a konzerváció-biológia egyik fő célkitűzése, különös tekintettel a természetes habitatok beszűkülésére és fragmentálódására (Soulé 1986). Az élőhelyek feldarabolódása a populációk tagolódását és a szubpopulációk izolációját okozza, ami pedig komolyan hat a populációk genetikai struktúrájára, nevezetesen csökkenti az effektív populációméretet és a genetikai variabilitást (Gilpin 1991; Hanski & Gilpin 1991). Az alacsony genetikai variabilitás pedig mintegy beszűkíti az adott populációk evolúciós potenciálját. A habitat fragmentáció és az izoláció tehát végső soron csökkenti a populációk túlélésének esélyeit (Opdam 1988, Settele *et al.* 1996, Thomas 2000).

A lokális populációk közötti differenciálódás aktuális mértéke a genetikai sodródás és a génáramlás közötti egyensúlyt tükrözi. Ebből következik, hogy a csökkent diszperziós képességű rovarfajok (például röpképtelen bogarak vagy egyenesszárnyúak) különösen érzékenyek az élőhelyek fragmentációjára. A habitatok feldarabolódása esetén ugyanis a megtelepülésre alkalmas élőhely-foltokat alkalmatlanok veszik körül. Ha a megfelelő habitat foltok a fajok mobilitásához viszonyítva túl messze vannak egymástól, akkor az egyes foltokon élő szubpopulációk izolálódnak. A folyamat eredményeképpen a szubpopulációk között a génáramlás egy kritikus szint alá csökkenhet, ami magas fokú genetikai differenciálódáshoz vezethet. Következésképpen a populációk genetikai szerkezetének tanulmányozása fontos információt nyújthat egy adott faj természetvédelmi állapotáról. (Vogler & Desalle 1994, Newton *et al.* 1999, Morgan-Richards *et al.* 2000). A legtöbb rovarfaj esetében az enzimpolimorfizmus vizsgálata alkalmasnak bizonyult a genetikai variabilitás monitorozására (Lewontin 1991, Schmitt 1999, Bereczki *et al.* 2004).

Kutatásunknak két fő célkitűzése volt. Egyrészt vizsgálni kívántuk a hat tarsza faj differenciálódási mintázatát, hogy képet kapjunk evolúciós kapcsolatukról. Másrészt viszont, elemezni kívántuk a hat magyarországi tarsza faj genetikai variabilitásának a szerkezetét. Mivel kicsi az elterjedési és kolonizációs képességük (Szövényi *et al.* 2001), arra számítottunk, hogy a lokális populációkban alacsony lesz a genetikai variabilitás, ugyanakkor magas lesz közöttük a genetikai differenciálódás. További célkitűzésünk volt a genetikai és a morfometriai variabilitás összehasonlítása.

5.2. Módszerek

5.2.1 Mintavétel

A hat magyarországi tarsza faj 17 populációjából vettünk mintát (204 egyed) hat különböző földrajzi régióból. Az *I. camptoxypha* 9 egyede Pécsváradról (Mecsek) származott. A hat *I. costata* minta három régióból származott: Püspökszentlászló (12), Orfű (16) és Kovácsszénája (11) a Mecsekből, Kékesd (13) és Erzsébet (9) a Baranyai-dombságból, továbbá Nagy-hegy (9) a Villányi-hegységből. Három *I. kraussi* mintát gyűjtöttünk: Mogyoróskúton (10) és Haragistván (12) (Aggteleki Karszt), valamint Gyertyánkúton (6) (Zempléni hegység). Két régióból négy *I. modesta* populációt vizsgáltunk: a Mecsekből a Misinán (9), Kővágószőlősen (14) és Egregyi-völgyben (7), míg a Villányi-hegységben a Csukmán (7) vettünk mintát. Az *I. modestior* példányait (10) Kovácsszénájáról (Mecsek) gyűjtöttük. A két *I. stysi* minta a Kaszonyi-hegyről (33) (Szatmár-Beregi sík) és Gyertyánkútról (17) (Zempléni-hegység) származott. Mivel fajonként több populációból is vizsgáltunk, meg tudtuk állapítani a differenciálódás mértékét a hierarchia különböző szintjein: a fajok között és a fajokon belül.

5.2.2. Enzimvizsgálatok

Az egyedek begyűjtése 1998 és 2002 között történt. A mintákat feldolgozásig -80 °C-on tároltuk. A tor és a potroh izomzatát egyedenként homogenizáltuk 4 µl/mg koncentrációjú pufferben (0.01M Tris/HCl pH=7.5; 2 mg/ml dithiotreitol). Az enzimpolimorfizmus vizsgálatát poliakrilamid gélelektroforézissel végeztük. Minden mintában 12 enzimet analizáltunk. A torból kilenc enzimet vizsgáltunk: amiláz (Amy), glutamát-oxálacetát traszamináz (Got), α -glicerofoszfát dehidrogenáz (α Gpdh), hexokináz (Hk), izocitrát dehidrogenáz (Idh), laktát dehidrogenáz (Ldh), malik enzim (Me), foszfoglükóz izomeráz (Pgi) és foszfoglükomutáz (Pgm). A potrohból három enzimet vizsgáltunk: aldehid oxidáz (Aox), észteráz (Est) és 6-foszfoglükonát dehidrogenáz (6Pgdh).

A vizsgálatok során használt puffer rendszerek összetevőit, az elektroforetikus futás körülményeit, valamint az egyes enzimek inkubáló oldatait az 1. melléklet tartalmazza.

5.2.3. Statisztikai módszerek

A gélen látható sávmintázat alapján megállapítottuk az egyedek genotípusát, és kiszámoltuk a genotípus- és allél gyakoriságokat. Minden egyes populációra kiszámítottuk a genetikai variabilitás mutatóit: polimorf lókuszok aránya, átlagos allélszám, átlagos heterozigóta gyakoriság, többlókuszos genotípusok átlagos száma. Az "A" allél gyakorisága:

$$p(A) = [2(AA) + (Aa)]/2n$$

Egy lókuszt polimorfnak tekintünk, ha a legtöbbször előforduló alléljának gyakorisága: $q_i \leq 0.95$. A polimorf lókuszok aránya (P_L):

$$P_L = N_p * 100 / N_L$$

N_p : az összes polimorf lókusz száma; N_L : az összes lókusz száma. A lókuszonkénti átlagos allélszám (n_A) az összes lókuszon tapasztalt allélváltozatok számának (N_A) és az összes lókusz számának (N_L) hányadosa:

$$n_A = N_A / N_L$$

Lókuszonként a sávmintázat alapján közvetlen számolással lehet megállapítani a heterozigóták gyakoriságát, ez a lókuszonkénti tapasztalt (observed) heterozigótaság (H_o). Ezek számtani átlaga a (tapasztalt) átlagos heterozigóta gyakoriság (H vagy H_o). A heterozigóta allélok gyakoriságát egy adott lókuszra a homozigóta allélok számított gyakorisági adataiból is ki lehet számolni. Ez a lókuszonkénti várható (expected) heterozigóta gyakoriság:

$$H_e = 1 - \sum p_i^2$$

50-nél kevesebb minta esetén:

$$H_e = 2N(1 - \sum p_i^2)/(2N-1)$$

Két allélos lókusz esetén $H_e = 1 - \sum p_i^2 = 2pq$, viszont több allélnál a fenti képlettel egyszerűbb számolni. A lókuszonkénti várható gyakoriságok számtani átlaga az átlagos várható heterozigóta gyakoriság (H_E). Amennyiben a populációk nincsenek Hardy-Weinberg egyensúlyban, a tapasztalt és várt heterozigóta gyakoriság eltér egymástól. Az egyensúlytól való eltérés kimutatható, azaz a populációk differenciálódásának a megállapításához exakt

tesztet (Raymond & Rousset 1995a) végeztünk, ami lényegében a populációk allélösszetételének a függetlenségét vizsgálja Markov-lánc módszerrel a következő mátrix alapján:

Populáció\Allél	Allél ₁	Allél ₂		Allél _k		Allél _m	Összes
Populáció ₁	N ₁₁	N ₁₂		N _{1k}		N _{1m}	ΣN _{1p}
Populáció ₂	N ₂₁	N ₂₂		N _{2k}		N _{2m}	ΣN _{2p}
....							
Populáció _i	N _{i1}	N _{i2}		N _{ik}		N _{im}	ΣN _{ip}
....							
Populáció _n	N _{n1}	N _{n2}		N _{nk}		N _{nm}	ΣN _{np}
Összes	ΣN _{1a}	ΣN _{2a}		ΣN _{ka}		ΣN _{ma}	ΣN

N_{ik} az i-edik populációban a k-adik allél előfordulásnak a száma. A módszer a populációk szignifikánsan elkülönülését teszteli, de kvantitatív mérésre nem alkalmas.

A populációk közti genetikai differenciálódást a Wright-féle F-statisztikával (Wright 1978; Weir 1990) is elemeztük. Ebben az analízisben a minták teljes genetikai variabilitása (F_{IT}) felosztható a populációk közötti (F_{ST}) és populációkon belüli (F_{IS}) variancia komponensekre. A differenciálódás mértékét jellemző fixációs indexet (F_{ST}) a teljes adathalmazra (azaz faji hovatartozástól függetlenül, minden populációra) és szűkített adathalmazra (vagyis az egyes fajokra külön-külön) is meghatároztuk.

Az F_{IS} érték a populáción belüli differenciáltságot (variabilitást), azaz a Hardy-Weinberg egyensúlytól való eltérést méri (-1 < F_{IS} < 1). Pozitív értéke heterozigóta hiányt (beltenyésztettség), negatív értéke heterozigóta többletet jelez.

$$F_{IS} = (H_E - H_O)/H_E$$

H_E a szubpopulációk átlagos várt heterozigóta gyakorisági értéke, H_O pedig az átlagos tapasztalt heterozigóta gyakorisági értéke.

Az F_{ST} (fixációs index) a fajon belüli, az egyes populációk közötti differenciáltságot fejezi ki:

$$F_{ST} = (H_T - H_E)/H_T$$

ahol H_T a teljes populációra számított heterozigóta gyakoriság. Az F_{ST} értéke mindig pozitív; 0 = panmixia (nincsenek szubpopulációk, véletlenszerű párosodás), 1 = teljes izoláció (teljes elkülönülés).

Az F_{IT} az egyedek beltenyésztettségi koefficiense a teljes fajra nézve, azaz a fajon belüli differenciálódás mértéke.

$$F_{IT} = (H_T - H_O) / H_T$$

Az egyedek, a szubpopulációk és a faj szintjén jelentkező genetikai variabilitási mutatók összefüggése:

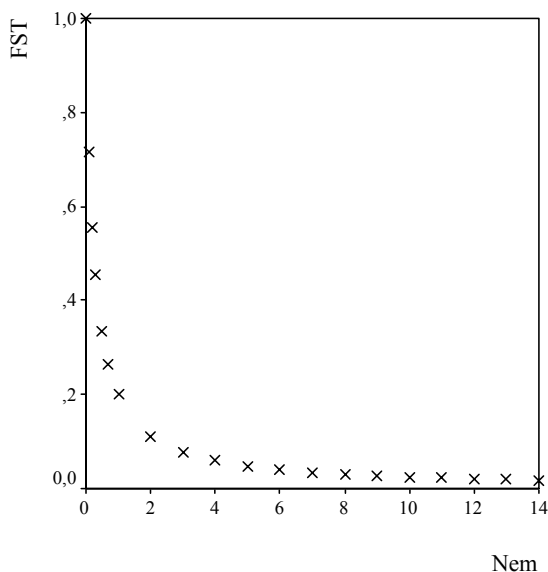
$$F_{ST} = (F_{IT} - F_{IS}) / (1 - F_{IS})$$

Az elemzéseket az FSTAT 1.2 (Goudet 1995) programmal végeztük.

Wright sziget-biogeográfiai vizsgálatai során kimutatta (1978) hogy az F_{ST} segítségével a migráló egyedek száma becsülhető (5.1. ábra):

$$F_{ST} \cong 1 / (4N_e m + 1)$$

ahol N_e = effektív populáció méret, m = migrációs ráta. A szelekció növelheti és csökkentheti is az F_{ST} értékét. Például a lokális populációk adaptációja a helyi viszonyokhoz csökkenti az F_{ST} értékét, így a tényleges $N_e m$ értéket túlbecsüli. A modell feltételezi, hogy az új allélek megjelenése a populációban migráció és nem mutáció következménye, mivel ennek jóval kisebb a valószínűsége. Nagyon alacsony és nagyon magas F_{ST} értéknél ezzel a módszerrel nem becsülhető pontosan az $N_e m$.



5.1. ábra. Az F_{ST} és az $N_e m$ közti kapcsolat ábrázolása Wright nyomán.

Slatkin (1985) kimutatta, hogy lineáris kapcsolat van a csak egy szubpopulációban előforduló allélek (privát allélek) átlagos gyakorisága és az $N_e m$ érték között:

$$\ln p(1) = -0.505 \ln(N_e m) + (-2.44)$$

ahol $p(1)$ az egyedi allélek átlagos gyakorisága m = migrációs ráta, N_e = effektív populáció méret. A Genepop 1.2 programmal (Raymond & Rousset 1995b) végeztük az exakt tesztet és számoltuk az $N_e m$ értéket.

Az allélgyakoriságok értékeiből kiszámoltuk a Nei-féle (Nei 1975) genetikai távolságokat:

$$D = -\ln I_{xy}$$

Ahol $I_{xy} = \sum x_i y_i / (\sum x_i^2 \sum y_i^2)^{0.5}$ a genetikai hasonlóságot jelenti (I = identitás) x és y populációk között, x_i és y_i pedig az allélok gyakorisága a populációkban. A távolság mátrix alapján UPGMA dendrogrammot (Sneath & Sokal 1973) szerkesztettünk. A számításokat a Biosys-1, Release 1.7 (Swofford & Selander 1981) programmal készítettük. A populációk klaszterezését allélmintázatuk átlagai alapján Euklédesszi távolságfüggvény és Ward-Orlóci fúzióval az SPSS 11.0 programmal is elvégeztük.

A Wright-féle F-statisztika az allélgyakoriságok összevetésén alapul; az egyedszámot nem veszi figyelembe. A molekuláris adatok viszont nem csak a gyakoriságokat tárják fel, hanem információt is hordoznak a mutáció mértékében lévő eltérésekre a különböző alléleken. A molekuláris varianciaanalízis (AMOVA) alkalmas módszer a populációk differenciálódásának becslésére közvetlenül a molekuláris adatokból (Excoffier *et al.* 1992). Az AMOVA bármilyen típusú molekuláris adatsort mint egy Boolean vektort kezel, mely egy $1 \times n$ - es mátrix, ahol az adatok az allélszám megfelelő értékeit vehetik fel. A teljes genetikai variancia megoszlását a hierarchia különböző szintjein molekuláris variancia analízissel (AMOVA) is vizsgáltuk (Excoffier *et al.* 1992, Weir 1996). Az analízis során a teljes genetikai variabilitást három összetevőre bontottuk: populáció csoportok közötti (fajok közötti), az egyes fajokon belüli populációk közötti és populációkon belüli komponensekre. A genetikai variancia analízisét az Arlequin 2.000 (Schneider *et al.* 2000) programmal végeztük.

Az egyedek genotípusos összetétele alapján diszkriminancia analízist végeztünk, hogy kimutassuk egyrészt a fajok és populációk közötti genetikai differenciálódás szintjét a változók redukált terében, másrészt mik azok a változók, amelyek a differenciálódást elsősorban okozzák. Az analízist az SPSS 11.0 programmal végeztük.

5.3. Eredmények

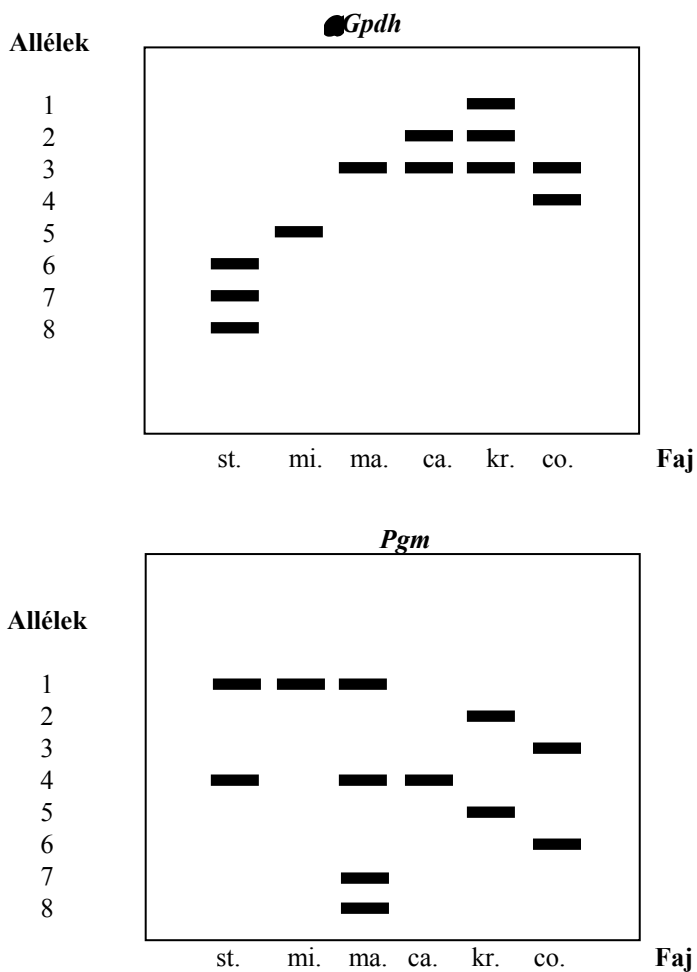
5.3.1. A polimorfizmus mértéke

Bár a mintaszám viszonylag alacsony volt, a magyarországi tarsza populációkban az átlagosnál kissé magasabb polimorfizmust mutattunk ki. A polimorf lókuszok aránya 25 és 62.5% között változott, átlagosan 47.2% volt (5.1. táblázat: P). Az átlagos allélszám meglehetősen nagy volt, 1.3 és 2.0 között mozgott. Az átlagos heterozigóta gyakoriság értékei viszont meglehetősen alacsonyak voltak, átlaguk 0.112 volt (5.1. táblázat: H). A tapasztalt (observed) heterozigóta gyakoriság minden populációban alacsonyabb volt, mint a számított (expected) (5.1. táblázat: F_{IS}). A mintákban relatíve magas volt a többlókuszos genotípusok száma (5.1. táblázat: n_G). A hat faj paramétereit összehasonlítva az *I. stysi* mutatta a legmagasabb polimorfizmus értéket (5.1. táblázat). A genetikai variabilitás szintje meglehetősen nagy volt az *I. kraussi* és *I. camptoxypha* populációkban is. A paraméterek a polimorfizmus mérsékelt szintjét jelezték az *I. modesta* és *I. costata* populációkban, míg az *I. modestior* esetében tapasztaltuk a legalacsonyabb szintű variabilitást.

5.1. táblázat. A polimorfizmus mutatói a hat hazai tarsza faj esetében. A zárójeles számok a vizsgált populációk számát mutatják. N: átlagos mintaszám; n_A: lókuszonkénti átlagos allélszám; n_G: a tíz egyedre számított multilókuszos genotípusok átlagos száma; P_L: polimorf lókuszok aránya; H_E: átlagos tapasztalt heterozigóta gyakoriság; F_{IS}: a populáción belüli variancia komponenst jellemző index.

Faj	N	n _A	n _G	P _L	H _E	F _{IS}
<i>I. camptoxypha</i> (1)	11.8	1.90	10.00	50.0	0.148	0.147
<i>I. costata</i> (6)	12.2	1.53	7.67	41.7	0.092	0.340
<i>I. kraussi</i> (3)	10.5	1.97	9.73	58.3	0.139	0.278
<i>I. modesta</i> (4)	10.7	1.60	8.93	45.8	0.091	0.462
<i>I. modestior</i> (1)	10.0	1.30	5.00	25.0	0.042	0.505
<i>I. stysi</i> (2)	25.8	2.00	9.55	62.5	0.161	0.320
Össz	13.5	1.72	8.53	47.22	0.112	0.342

Kerestük az egyértelmű genetikai különbségeket a hat faj enzim mintázatában. Az *αGpdh*, *Ldh* és *Pgm* lókuszok elkülönítőnek bizonyultak, mivel legalább egy fajnál egyedi allélok jelentek meg rajtuk (5.2. ábra).



5.2. ábra Az *Isophya* fajokban előforduló allélok az α Gpdh és a Pgm lókuszokon.
 st.: *I. stysi*; mi.: *I. modestior*; ma.: *I. modesta*; ca.: *I. camptoxypha*; kr.: *I. kraussii*;
 co.: *I. costata*.

Az α Gpdh lókusz esetében az *I. stysi* (α Gpdh6, α Gpdh7, α Gpdh8) és az *I. modestior* (α Gpdh5) alléljei teljesen elkülönültek a többi négy fajétól (α Gpdh1, α Gpdh2, α Gpdh3, α Gpdh4). Az *I. modestior* populációban egy olyan *Ldh* allél fixálódott (*Ldh*3), ami nem fordult elő más fajnál. A *Pgm* lókusznál az *I. modesta* (*Pgm*7, *Pgm*8), *I. kraussi* (*Pgm*2, *Pgm*5) és *I. costata* (*Pgm*3, *Pgm*6) estében különböztek az allélek a többi három fajétól (*Pgm*1, *Pgm*4). A vizsgált *I. camptoxypha* populációban nem fordultak elő egyedi allélok.

5.3.2. A genetikai differenciálódás mintázata

A genetikai differenciálódás szintjét és mintázatát két szinten vizsgáltuk. Az első lépésben az összes populációt bevontuk az analízisbe, faji hovatartozásuktól függetlenül. Az F-statisztika eredménye a teljes variabilitás magas szintjét jelezte a tarsza populációkban (5.2. táblázat: F_{IT}).

5.2. táblázat. Az exakt teszt és az F-statisztika eredményei. F_{IT} : a teljes genetikai variációt jelző index; F_{IS} : a populációkon belüli variancia komponens mutató index; F_{ST} : fixációs index, a populációk közötti differenciálódás mutatója. *: $0,05 > P > 0,01$; **: $0,01 > P > 0,001$; ***: $0,001 > P$.

Lókuszok	F-statisztika			Exakt teszt
	F_{IT}	F_{IS}	F_{ST}	
Amy	0.860**	0.467**	0.736**	***
Aox	0.527**	0.238**	0.379**	***
Est	0.649**	0.414**	0.401**	***
Got	0.406**	0.152	0.300**	***
Gpdh	0.856**	0.218*	0.815**	***
Hk	0.842**	0.688**	0.491**	***
Idh	0.165**	0.098	0.075**	***
Ldh	0.911**	-0.010	0.912**	***
Me	0.755**	0.353**	0.621**	***
6Pgdh	0.662**	0.306*	0.513**	***
Pgi	0.150*	-0.022	0.168**	***
Pgm	0.849**	0.529**	0.680**	***
Össz	0.720**	0.341**	0.576**	***

Bár az F_{IS} értékek meglehetősen magasak voltak, ami viszonylag nagy mértékű variabilitásra utalt a populációkon belül, az F_{ST} értékek alapján megállapítottuk, hogy a teljes genetikai variancia nagyobbik hányadát a populációk közti variabilitás adta (5.2. táblázat: F_{IS} , F_{ST}). Az F-statisztika és az exakt teszt nagyon erős genetikai differenciálódást mutatott a populációk között. Minden lókusz szignifikáns különbséget mutatott a populációk között mindkét tesztben (5.2. táblázat: F_{ST} és Exakt teszt). Két lókusz esetében (*Ldh* és *αGpdh*) az F_{ST} értéke arra utalt, hogy majdnem teljes a differenciálódás a 17 populáció között.

Az Arlequin program segítségével becsülni tudtuk a fixációs indexeket a hierarchia különböző szintjein (5.3. táblázat): teljes differenciálódás a populációk között (F_{PT}); differenciálódás a fajok között (F_{SpT}) és differenciálódás a fajokon belüli populációk között (F_{Sp}). Az AMOVA eredménye még szembeszökőbb volt. Ebben az analízisben a teljes genetikai variabilitást osztottuk fel a fajok közötti (FK), a fajon belüli populációk közötti (FB=PK) és populáción belüli (PB) komponensekre (5.3. táblázat). Mind a variabilitás megoszlása a hierarchia különböző szintjein, mind pedig a fixációs indexek arra utaltak, hogy a populációk közötti teljes variancia nagyobb hányadát a fajok közti genetikai differenciálódás adta (5.3. táblázat). Ez alól egy lókuszt (*Got*) volt kivétel, ahol a fajon belüli variancia komponens nagyobb volt, mint a fajok közötti. Az F_{SpT} értéke és a fajok közötti variabilitás aránya (FK) az *Ldh* és *αGpdh* esetében volt a legmagasabb, de nagymértékű volt az *Amy* és *Pgm* enziméknél is. Mind a fajok allé-összetételének, mind az AMOVA eredményének összehasonlítása azt mutatja, hogy három lókuszt (*αGpdh*, *Ldh* és *Pgm*) alkalmas a fajok elkülönítésre (azonosítására).

5.3. táblázat. Az AMOVA eredményei. F_{PT} : a populációk közötti teljes differenciálódás indexe; F_{Sp} : a fajon belüli populációk közötti differenciálódás indexe; F_{SpT} : a fajok közötti differenciálódás indexe; FK: a teljes genetikai variancia (100%) fajok közötti komponense; FB=PK: a fajon belüli populációk közötti komponens; PB: populációkon belüli komponens. *: $0.05 > P > 0.01$; **: $0.01 > P > 0.001$; ***: $0.001 > P$.

Lókuszek	Hierarchikus F-statisztika			Variancia (%)		
	F_{PT}	F_{Sp}	F_{SpT}	FK	FB=PK	PB
Amy	0.766***	0.385***	0.619***	61.9	14.6	23.5
Aox	0.408***	0.217***	0.244***	24.4	16.4	59.2
Est	0.440***	0.120***	0.364***	36.4	7.7	56.0
Got	0.297***	0.229***	0.089***	8.9	20.9	70.3
Gpdh	0.839***	0.475***	0.693***	69.3	14.6	16.1
Hk	0.512***	0.319***	0.284***	28.4	22.8	48.8
Idh	0.080***	0.055	0.027	2.7	5.3	92.0
Ldh	0.865***	0.048	0.858***	85.8	0.7	13.5
Me	0.662***	0.383***	0.452***	45.2	21.0	33.8
6Pgdh	0.531***	0.180***	0.429***	42.9	10.3	46.9
Pgi	0.186***	0.074*	0.121***	12.1	6.5	81.4
Pgm	0.719***	0.286***	0.607***	60.7	11.3	28.1
Átlag	0.610***	0.267***	0.469***	46.52	10.92	42.56

A diszkriminancia analízist két lépésben végeztük. Az első analízisben valamennyi lókuszt figyelembe vettük. Az eredmények azt mutatták, hogy az *Ldh* lókuszt önmagában meghatározta a csoportok elkülönülését (5.4. táblázat). A fajokba sorolás (5.5. táblázat) eredményessége rendkívül magas volt (97.5%).

5.4. táblázat. Stucture matrix.

Jelleg	Függvények				
	1	2	3	4	5
Ldh	0.991*	-0.008	-0.007	0.021	0.106
Gpdh	0.001	0.692*	0.073	0.109	0.127
Me	0.000	-0.024	0.823*	-0.190	0.256
6Pgdh	0.000	-0.033	0.125	0.617*	0.263
Pgm	-0.001	-0.105	0.076	0.458*	-0.095
Idh ^a	0.033	-0.002	0.006	0.174*	0.055
Pgi ^a	0.000	0.011	-0.045	0.118	0.563*
Est1	0.000	0.113	-0.382	0.417	0.451*
Got	0.000	-0.111	-0.050	0.078	0.392*
Aox	0.000	-0.086	0.337	0.385	-0.387*
Hk	0.000	-0.138	-0.073	0.059	0.302*

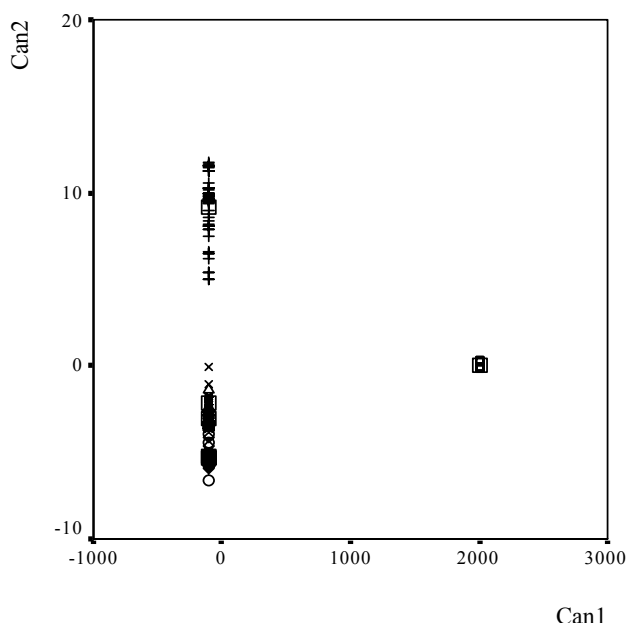
*legnagyobb abszolút korreláció az adott jelleg és bármely diszkrimináló függvény között

^a nem szerepel az analízisben

5.5. táblázat. *Isophya* egyedek fajonkénti besorolása allélmintázatuk alapján.

Faj	Számított csoporttagság						Össz
	I. ca	I. co	I. kr	I. ma	I. mi	I. st	
<i>I. camptoxypha</i>	6	0	2	1	0	0	9
<i>I. costata</i>	0	70	0	0	0	0	70
<i>I. kraussi</i>	2	0	26	0	0	0	28
<i>I. modesta</i>	0	0	0	37	0	0	37
<i>I. modestior</i>	0	0	0	0	10	0	10
<i>I. stysi</i>	0	0	0	0	0	50	50
%							
<i>I. camptoxypha</i>	66.7	0	22.2	11.1	0	0	100
<i>I. costata</i>	0	100	0	0	0	0	100
<i>I. kraussi</i>	7.1	0	92.9	0	0	0	100
<i>I. modesta</i>	0	0	0	100	0	0	100
<i>I. modestior</i>	0	0	0	0	100	0	100
<i>I. stysi</i>	0	0	0	0	0	100	100

A 204 egyedből mindössze 5 egyed került más faj egyedei közé. Ugyanakkor az első kanonikus tengely mentén, ami lényegében a teljes variáciát megmagyarázta, csak az *I. modestior* egyedek különültek el a többitől (5.3. ábra). Ezért a következő lépésben az *Ldh* lókuszt kihagytuk az analízisből.



5.3. ábra. Allélmintázat alapján csoportosított *Isophya* egyedek diszkriminancia topológiája az összes vizsgált enzimet figyelembe véve. ○: *I. camptoxypha*, X: *I. costata*, ←: *I. kraussi*, →: *I. modesta*, □: *I. modestior*, +: *I. stysi*.

A második analízisben a *Me* és az *αGpdh* lókuszek játszottak fontos szerepet a csoportok meghatározásában (5.6. táblázat). Az egyedek fajokba sorolásának sikere ebben az analízisben is nagyon magasnak bizonyult (96.6%), a 204 egyedből 1 *I. camptoxypha* egyedet, 2 *I. kraussi* egyedet és 4 *I. stysi* egyedet sorolt a genetikai jelek alapján a program más fajokhoz (5.7. táblázat). Az első kanonikus tengely mentén (5.4. ábra), ami a variancia 79.3%-át megmagyarázta, az *I. stysi*, az *I. modestior* egyértelműen elkülönült a többi fajtól. A második tengely mentén, ami a variancia további 17.2%-át magyarázta, az *I. costata* különült el az *I. modesta*, *I. camptoxypha* és az *I. kraussi* egyedek által alkotott, többé kevésbé átfedő pontfelhővel rendelkező fajoktól.

5.6. táblázat. Stucture matrix (Ldh nélkül).

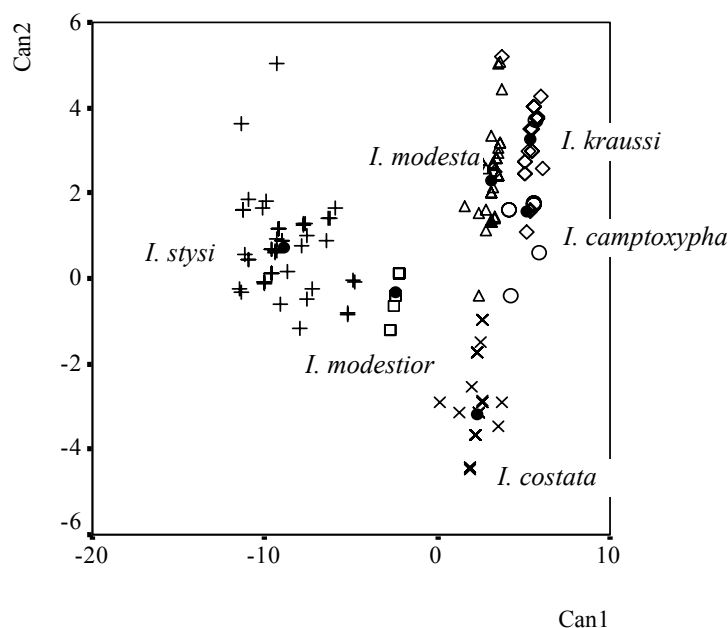
Jelleg	Függvények				
	1	2	3	4	5
Gpdh	-0.706*	0.064	0.108	0.365	0.267
Me	0.026	0.826*	-0.187	-0.397	0.180
6Pgdh	0.035	0.127	0.615*	-0.014	0.308
Idh ^a	-0.013	0.002	0.182*	-0.055	0.096
Aox	0.084	0.337	0.366	0.695*	-0.303
Pgm	0.111	0.081	0.475	-0.549*	-0.198
Hk	0.137	-0.073	0.040	0.475*	0.414
Est1	-0.113	-0.383	0.424	-0.175	0.504*
Got	0.111	-0.050	0.062	0.378	0.498*
PgiI ^a	0.164	0.011	0.035	0.050	0.213*

*legnagyobb abszolút korreláció az adott jelleg és bármely diszkrimináló függvény között

^a nem szerepel az analízisben

5.7. táblázat: *Isophya* egyedek fajonkénti besorolása (Ldh nélkül)

Faj	Számított csoporttagság						Össz
	I. ca	I. co	I. kr	I. ma	I. mi	I. st	
<i>I. camptoxypha</i>	8	0	1	0	0	0	9
<i>I. costata</i>	0	70	0	0	0	0	70
<i>I. kraussi</i>	2	0	26	0	0	0	28
<i>I. modesta</i>	0	0	0	37	0	0	37
<i>I. modestior</i>	0	0	0	0	10	0	10
<i>I. stysi</i>	0	0	0	0	4	46	50
%							
<i>I. camptoxypha</i>	88.9	0	11.1	0	0	0	100
<i>I. costata</i>	0	100	0	0	0	0	100
<i>I. kraussi</i>	7.1	0	92.9	0	0	0	100
<i>I. modesta</i>	0	0	0	100	0	0	100
<i>I. modestior</i>	0	0	0	0	100	0	100
<i>I. stysi</i>	0	0	0	0	8	92	100



5.4. ábra. Allélmintázat alapján csoportosított *Isophya* egyedek diszkriminancia topológiája az Ldh enzim kihagyásával. ○: *I. camptoxypha*, ×: *I. costata*, ◐: *I. kraussi*, ◑: *I. modesta*, □: *I. modestior*, +: *I. stysi*.

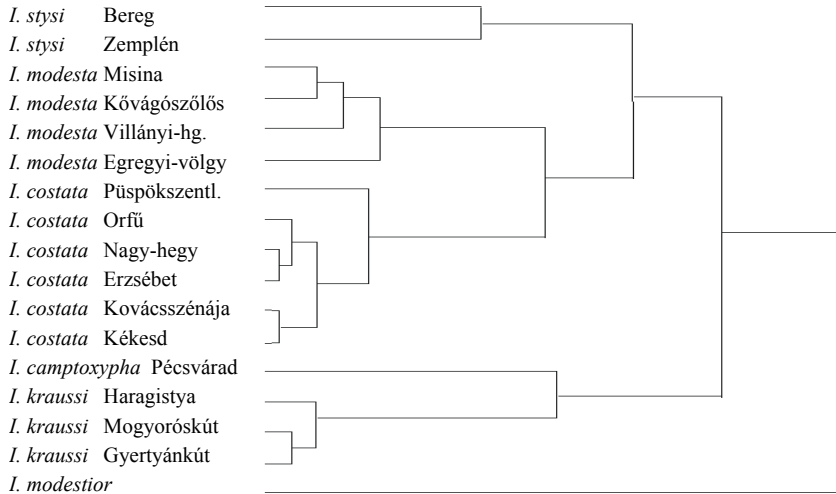
5.8. táblázat. A fajok Mahalanobis távolságai (D^2) allélmintázat alapján.

Faj	<i>I. costata</i>	<i>I. kraussi</i>	<i>I. modesta</i>	<i>I. modestior</i>	<i>I. stysi</i>
<i>I. camptoxypha</i>	33.60	7.42	12.04	65.30	201.45
<i>I. costata</i>		54.06	34.62	32.46	140.63
<i>I. kraussi</i>			18.60	77.42	213.01
<i>I. modesta</i>				44.98	152.30
<i>I. modestior</i>					46.32

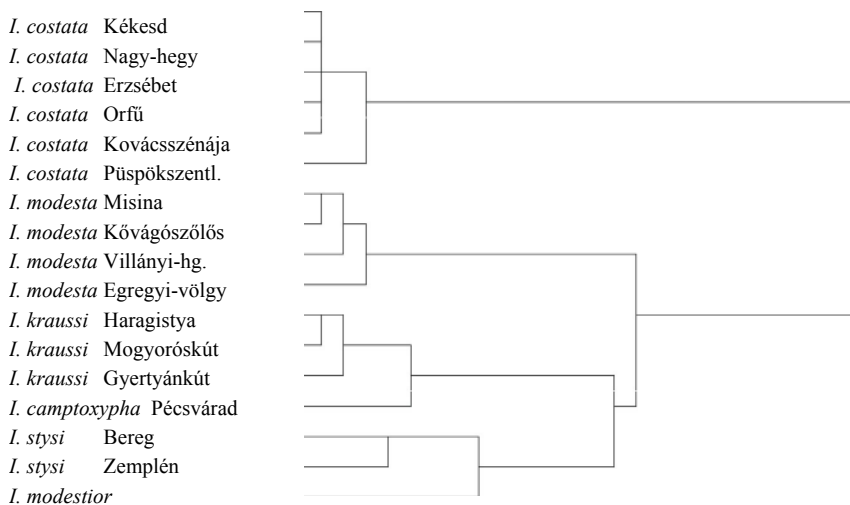
A fajok allélmintázata alapján számított Mahalanobis távolságok (5.8. táblázat) szerint az *I. camptoxypha* és *I. kraussi* állnak legközelebb egymáshoz. Az *I. stysi* fajhoz legközelebb az *I. modestior* áll. Legnagyobb értéket az *I. kraussi* és *I. stysi* távolságára kaptunk.

A Nei-féle genetikai távolságok alapján szerkesztett UPGMA dendrogram szintén a hat faj egyértelmű elkülönülését igazolta (5.5. ábra). Ugyanakkor a dendrogram rávilágított, hogy bizonyos fajpárok az átlagnál nagyobb genetikai hasonlóságot mutattak; például az *I. modesta* és *I. costata* vagy az *I. brevipennis* és *I. kraussi*. Mindemellett érdekes volt, hogy az *I.*

modestior és az *I. stysi* a dendrogram teljesen különböző ágán jelentek. Amennyiben Euklédesszi távolsággal számoltunk (5.6. ábra), a dendrogram azonos ágán jelent meg az *I. modestior* és *I. stysi*.



5.4. ábra. *Isophya* fajok populációinak csoportosítása Nei-féle genetikai távolságuk alapján. (UPGMA)



5.5. ábra. *Isophya* fajok populációinak csoportosítása allélmintázatuk alapján, Euklédesszi távolsággal számolva (Ward-Orlói).

5.3.3. A fajon belüli genetikai variabilitás szerkezete

Az AMOVA eredménye a fajokon belüli lokális populációk közti differenciálódás relatíve magas szintjét jelezte (5.3. táblázat: F_{PSp} and $FB=PK$). Ezért fontosnak tartottuk a fajok genetikai szerkezetének összehasonlítását. Négy faj esetében - amelyeknek kettő vagy több populációját vizsgáltuk - kiszámoltuk a genetikai differenciálódás három paraméterét: a lokális populáció párok közötti átlagos genetikai távolságot (D), az F_{ST} értéket és az egyedi allélok gyakoriságát (p_A). A migráló egyedek effektív számát két módon becsültük: az F_{ST} érték és az egyedi allélok gyakorisága alapján.

5.9. táblázat. A fajokon belüli populációk genetikai diverzitásának mutatói. D : a lokális populáció párok közötti átlagos genetikai távolság; F_{ST} : fixációs index; p_A : az egyedi allélok gyakorisága. A migráló egyedek effektív számát két módon becsültük: az F_{ST} érték és az egyedi allélok gyakorisága alapján.

Faj	D	F_{ST}	$N_e m (F_{ST})$	p_A	$N_e m (p_A)$
<i>I. stysi</i>	0.231	0.401**	0.37	0.153	0.30
<i>I. modestior</i>	—	—	—	—	—
<i>I. camptoxypha</i>	—	—	—	—	—
<i>I. modesta</i>	0.098	0.251**	0.75	0.215	0.25
<i>I. kraussi</i>	0.047	0.115**	1.92	0.098	1.26
<i>I. costata</i>	0.058	0.224**	0.87	0.077	1.79

Az *I. stysi* két populációja között tapasztaltuk a legnagyobb mértékű differenciálódást mind a három paraméter alapján. Ennek következtében a legalacsonyabb $N_e m$ érték ezt a fajt jellemezte (5.9. táblázat). Ezzel szemben az *I. kraussi* populációknál a három paraméter közül kettő a differenciálódás legalacsonyabb szintjét mutatta (D és F_{ST}), miközben az egyedi allél alapján becsült $N_e m$ érték relatíve magas volt (5.9. táblázat). Az *I. modesta* és az *I. costata* populációknak átlagos volt a differenciálódási szintje. A becsült $N_e m$ értékek vonatkozásában azonban jelentős különbség volt a két utóbbi faj között. Az F_{ST} alapján számolt értékek hasonlóak a két fajnál, míg a Slatkin (1985) módszerrel számított értékek teljesen különbözőek.

A populációk fajon belüli differenciálódásának a mintázata a dendrogramok alapján is elemezhetjük (5.4. és 5.5. ábra). Mind az *I. costata*, mind pedig az *I. modesta* populációk UPGMA dendrogramon való megjelenése a földrajzi mintázat hiányát mutatja. Távoli populációk klasztereződtek szomszédos ágakba, illetve közeli populációk jelentek meg a dendrogram

távolabbi ágaiban. Az allélgyakoriságok Euklédesszi távolságával és Ward-Orlóci fúziós módszer alkalmazásával kapott dendrogramm sem valószínűsíti földrajzi mintázat fennállását. Az *I. costata* és *I. modesta* legközelebbi populációi (Orfű-Kovácsszénája; illetve Misina-Kővágószőlős) egymásmellé kerültek.

A diszkriminancia analízist itt is két lépésben végeztük. Az első analízisben minden lókuszt figyelembe vettünk. A populációkba sorolás eredményessége 71.1% volt. Az első tengely mentén - ami a sajátérték szerint a teljes variabilitást megmagyarázta - gyakorlatilag csak az *I. modestior* populáció különült el, az 5.3. ábrához hasonlóan. Bár az eredmények azt mutatták, hogy az *Ldh* lókuszt önmagában meghatározta a csoportok elkülönülését, valójában csak az *I. modestior* populációt különítette el az összes többitől.

A második analízisben az első tengelynél az *aGpdh*, a másodikonál a *Me*, a harmadikonál pedig a *Got* játszottak fontos szerepet a csoportok (populációk) meghatározásában (5.10. táblázat). Az első tengely a variabilitás 74.3%-át, a második 16.9%-át, a harmadik pedig 4.3%-át magyarázza meg. Az első öt tengely az összvariancia 99.0%-át magyarázza. Az egyedek populációkba sorolásának sikere (5.11. táblázat) ebben az analízisben is viszonylag magasnak bizonyult 69.1%.

5.10. táblázat: Stucture matrix (*Ldh* nélkül)

Jelleg	Függvények							
	1	2	3	4	5	6	7	8
Gpdh	0.915*	0.240	0.227	-0.057	-0.220	0.012	0.042	-0.006
Me	-0.073	0.843*	-0.059	-0.135	0.275	0.377	0.243	0.010
Got	-0.105	-0.133	0.663*	-0.260	-0.097	0.195	0.154	-0.628
Idh ^a	-0.009	0.048	0.077	0.133*	-0.068	0.058	0.102	0.111
Pgm	-0.117	0.071	0.135	0.461	-0.773*	0.238	0.371	0.101
Pgi ^a	-0.151	-0.003	0.142	-0.009	0.152*	0.051	0.111	0.014
Aox	-0.090	0.300	0.399	0.009	0.193	-0.819*	-0.079	0.013
6Pgd	-0.035	0.103	0.251	0.619	0.078	0.315	-0.598*	-0.085
Est1	0.132	-0.349	0.100	0.492	0.354	0.216	0.656*	0.155
Hk	-0.126	-0.146	0.537	-0.222	-0.055	0.129	-0.090	0.775*

*Legnagyobb abszolút korreláció az adott jelleg és bármely diszkrimináló függvény között

^a nem szerepel az analízisben

Ugyanakkor a hat *I. costata* populáció közül mindössze háromban haladta meg a találati arány az 50 százalékot, átlagosan 45.71% volt (5.11. táblázat).

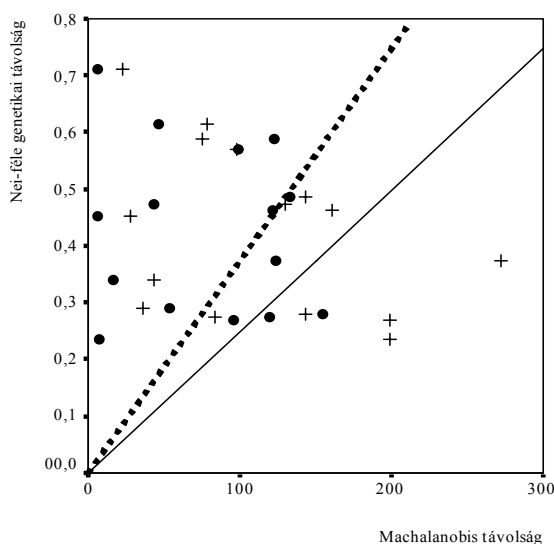
5.11. táblázat. *Isophya* egyedek populációnkénti besorolása genetikai mintázatuk alapján Ldh nélkül. *I. camptoxypha*: 1; *I. costata*: 2: Psztl., 3: Orfű, 4: Kovszén., 5: Kékesd, 6: Nagy-h., 7: Erzs.; *I. kraussi*: 8: Mogy-k., 9: Har., 10: Gyerty-k; *I. modesta*: 11: Mis., 12: Kőv., 13: Vill-hg., 14:Egr.-v.; *I. modestior*: 15, *I. stysi*: 16:Sz.-Bereg,17: Zemp. populáció.

POP	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	Σ
1	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
2	0	1	7	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12
3	0	0	9	1	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16
4	0	0	2	7	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11
5	0	0	0	1	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	13
6	0	0	2	2	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
7	0	0	3	0	3	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9
8	0	0	0	0	0	0	0	4	5	1	0	0	0	0	0	0	0	10
9	0	0	0	0	0	0	0	0	10	2	0	0	0	0	0	0	0	12
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	6
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	9
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	1	2	2	0	0	14
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	6	0	0	0	0	7
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	4	0	0	0	7
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	10
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33	0	33
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	17
%																		
1	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
2	0	8	59	25	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
3	0	0	56	6	38	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
4	0	0	18	64	18	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
5	0	0	0	8	92	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
6	0	0	22	22	56	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
7	0	0	33	0	33	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100
8	0	0	0	0	0	0	0	40	50	10	0	0	0	0	0	0	0	100
9	0	0	0	0	0	0	0	0	83	17	0	0	0	0	0	0	0	100
10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	100
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	100
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	65	7	14	14	0	0	100
13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	86	0	0	0	0	100
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	43	0	0	57	0	0	0	100
15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	0	100
16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	0	100
17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	100	100

Ez az eredmény ismét azt jelezte, hogy az *I. costata* populációk között relatíve alacsony a genetikai differenciálódás mértéke. Kissé más a kép azonban az *I. modesta* populációk esetén. Mind a *I. modesta* populációra jellemző volt az 50%-osnál magasabb találati arány, átlagosan 75.68% volt. Ez arra utalt, hogy az *I. modesta* populációk esetében erőteljesebb a populációk közötti differenciálódás mértéke. A két faj közötti különbséget a privát allélok gyakorisága, és az ebből becsült N_m érték tükrözte jobban (5.9. táblázat). A migráló egyedek effektív száma az *I. costata* populációk esetében jelentősen magasabb volt, mint az *I. modesta* fajnál.

5.3.4. A genetikai- és morfometriai távolságok összehasonlítása

Az egyes fajpárok morfometriai adatai alapján számított Mahalanobis-távolságokat nemenként összehasonlítottuk az adott fajpár közti Nei-féle genetikai távolsággal (5.12. ábra).



5.12. ábra. *Isophya* fajok Nei-féle genetikai távolságának és a morfometriai adatok alapján számolt Mahalanobis-távolságának regressziója. (Hímek: folyamatos vonal és +; nőstények: szaggatott vonal és pötty.)

Közepes mértékű korrelációt tapasztaltunk mind a nőstények ($R^2 = 0.5835$), mind pedig a hímek esetén ($R^2 = 0.5497$). A genetikai és a morfológiai variancia szerkezete tehát bizonyos hasonlóságot tükröz a hat *Isophya* faj esetében.

5. 4. Eredmények megvitatása

Az *Isophya* fajok populációiban viszonylag jelentős mértékű genetikai variabilitást tapasztaltunk. Ez kissé magasabbnak bizonyult, mint amit más Orthoptera fajoknál leírtak (Oudman et al. 1990, Matrajt et al. 1996, Allegrucci et al. 1997). A különböző tanulmányokban a polimorf lókuszok aránya 15% és 34% között változott, míg az átlagos heterozigótaság tartománya 0.03-0.5 volt. Az általunk vizsgált populációkban a polimorf lókuszok aránya magasabb (0.47%), míg az átlagos heterozigótaság mértéke alacsonyabb volt, ami számottevő heterozigóta hiánnyal párosult.

Az *Isophya* fajok populációi között jelentős mértékű differenciálódást tapasztaltunk. A korábban idézett munkákban a különböző Orthoptera fajok populációi között szintén magas szintű differenciálódást írtak le (Oudman et al. 1990, Matrajt et al. 1996, Allegrucci et al. 1997). Bár a vizsgált Orthoptera fajok változatos habitat preferenciával és életmenettel voltak jellemezhetők, mégis hasonlóan magas szintű differenciálódás mutatkozott populációik között. A lokális populációk közötti differenciálódás valós szintjét a genetikai sodródás és a migrációs ráta aktuális egyensúlya határozza meg. A magas szintű differenciálódás tehát egyaránt lehet az intenzív drift hatás, vagy a korlátozott génáramlás következménye. Az *Isophya* fajok populációit egyes szerzők kicsinek tartják (Szövényi et al. 2001). Kis méretük alapján feltételezhetjük, hogy populációikban a genetikai sodródás intenzív, ami viszont eredményezhet közöttük erős genetikai differenciálódást. Ha viszont a drift hatása intenzív, akkor a differenciálódásnak párosulnia kell a populációkon belüli alacsony variabilitással (Bereczki et al. 2004). Az *Isophya* populációkban azonban az átlagosnál kissé magasabb szintű polimorfizmust tapasztaltunk. Megállapítottuk tehát, hogy az *Isophya* populációk között megfigyelt magas szintű differenciálódás nem lehet csupán a genetikai sodródás következménye. Mivel az *Isophya* fajok röpképtelenek, ezért diszperziós képességük alacsony (Szövényi et al. 2001). Feltételezhetjük tehát, hogy populációik között a génáramlás korlátozott, ami szintén a differenciálódás magas szintjéhez vezet. Ezt a hipotézist támasztja alá az a tény, hogy a korábban említett Orthoptera fajok, melyeknél szintén magas szintű differenciálódást tapasztaltak a kutatók, mind csökkent röpképességgel rendelkeztek, és így migrációs rátájuk meglehetősen alacsony volt.

Hipotézisünket alátámasztja továbbá az a különbség is, amit az *I. costata* és *I. modesta* populációk közötti differenciálódás szintjében tapasztaltunk. Az *I. costata* egyrészt az élőhelyek szélesebb spektrumában fordul elő, mint az *I. modesta*; másrészt gyakran jelenik meg másodlagos élőhelyeken,

mint például az utak melletti gyepekben. Így az *I. costata* számára az út menti füves élőhelyek ökológiai folyosónak számítanak (Hochkirch 2001), amik elősegítik az egyedek populációk közötti migrációját. Az *I. modesta* viszont elsődlegesen a természetes, illetve természetközeli élőhelyeken fordul elő (Vadkerti *et al.* 2003). Ráadásul populációit kevesebb lokalitásban találtuk meg (11), mint az *I. costata* fajtát (47). Másodlagos élőhelyeken, pl. utak menti gyepekben nem jelent meg. Az *I. modesta* számára tehát, az élőhelyeit körülvevő mátrix kevésbé átjárható, mint az *I. costata* számára. Nem meglepő tehát, hogy a populációk közötti differenciálódás magasabb szintű volt az *I. modesta*, mint az *I. costata* esetében.

Munkánk során azt is célul tűztük ki, hogy megállapítsuk a fajok közötti differenciálódás mértékét és elemezzük annak mintázatát. A hat faj egyértelműen, és magas szinten differenciálódott egymástól. Három diagnosztikus lókuszt találtunk (*Ldh*, *α Gpdh*, *Pgm*), amelyek egyértelműen alkalmasak voltak az egyedek fajokba történő besorolására. Az *I. camptoxypha* kivételével, minden fajban jelentek meg egyedi allélok ezeken a lókuszon.

Érdekes módon azonban, a Nei-féle genetikai távolság alapján elvégzett klaszteranalízis eredménye azt sugallta, hogy az *I. modestior* áll a legtávolabb a többi fajtól. Ez az eredmény ellentétes a morfometriai vizsgálatokban tapasztaltakkal. A jelenség hátterében feltehetően az *Ldh* lókuszt enzimmintázata állt, aminek az allél összetétele ebben a fajban eltért az összes többitől. Ezzel szemben az allélmintázat alapján Euklédesszi távolsággal és Ward-Orlói fúziós módszerrel készített klaszteranalízis során az *I. modestior* és az *I. stysi* egymás mellé került, távol a többi fajtól. A két dendrogram közti különbség a távolságmódszerek közti különbségen kívül a fúziós módszerek közti különbséget is mutatja. Míg az UPGMA módszer két osztály távolságát az összes osztályközi, páronkénti távolság aritmetikai átlagával definiálja, addig a Ward-Orlói módszer esetében két csoport összevonásának az a feltétele, hogy a lehető legkisebb eltérés-négyzet növekedéssel járjon.

Az *I. modesta* és az *I. costata* közeli rokonságát mind a genetika, mind a hímek és nőstények morfometriai, mind pedig az élőhely preferencia vizsgálatok eredményei alátámasztják. Az *I. camptoxypha*, *I. kraussi*, *I. modestior* és *I. stysi* fajok közötti rokonsági kapcsolatok azonban nem állapíthatók meg egyértelműen a genetikai és a morfometriai analízisek alapján. Tisztázásukra további vizsgálatok szükségesek. Feltehetően ezekre az ellentmondásokra vezethető az vissza, hogy bár tapasztaltunk korrelációt a genetikai és a morfometriai távolságok között, ennek mértéke közepes volt.

6. Összefoglalás

Munkánk során az *Isophya* fajoknak számos új lelőhelyét mutattuk ki Baranya megyében: a Mecsekben minden fajra írtunk le új lelőhelyet; a Baranyai-dombságban először mutattuk ki az *Isophya* fajok előfordulását; a Villányi-hegységből leírtuk az *I. costata* jelenlétét. Tapasztalataink alapján megállapítottuk, hogy a tarsza fajok nagyobb arányban vannak jelen a vizsgált térségben, mint azt előzetesen feltételeztük. Kimutattuk továbbá, hogy Baranyában messze a leggyakoribb tarsza faj az *I. costata*. Munkánk eredményeként Magyarország ezen régiója lett *Isophya* fajokra a legalaposabban feltárva.

Az élőhely-preferencia vizsgálatok során a Baranyában előforduló négy *Isophya* fajt tanulmányoztuk. Amennyiben az élőhelyeket ÁNÉR kategóriákba soroltuk be, azt tapasztaltuk, hogy az *I. costata* fordult elő a legtöbb típusú habitatban, míg a legkevesebben az *I. camptoxypha* jelent meg. Az *I. modesta* és az *I. modestior* habitat spektruma közepesnek mondható. Egyetlen olyan élőhely-típus volt, amely mind a négy faj számára alkalmasnak bizonyult, ez a mezofil franciaperjés domb- és hegyvidéki rétek kategória volt. Kilenc élőhely-típus két vagy három faj számára is megfelelő volt. A főkoordináta analízis eredményei azt mutatják, hogy a fajok habitat-preferenciája átfedő, ennek ellenére jól jellemezhető. ÁNÉR kategória indikációját nem tudtunk kimutatni, csak kategória-csoportokét. Az élőhelyek mikrohabitat kategóriába sorolása esetén azt az eredményt kaptuk, hogy a füves (elsősorban a mezofil füves) élőhelyek indikátor faja az *I. costata*. Az *I. camptoxypha* a mezofil bokros élőhelyek, az *I. modestior* pedig a xerofil bokros élőhelyek indikátora. Az *I. modesta* egyik élőhelyet sem preferálja kiemelten. Megállapítottuk továbbá, hogy a xerofil füves területeket egyik faj sem jelzi. A vizsgálataink során tapasztalt *Isophya* fajok habitat szegregációja valószínű a nőtények tojócsövének mikrohabitatokhoz való adaptációját és a fajok egymáshoz való viszonyát tükrözi.

A talajba petéző fajoknál a tojásrakás mélységének optimalizációját befolyásoló két legfontosabb tényező a talaj nedvességtartalma és szerkezete. Túl nedves és kötött talajban a mélyen fekvő petékből kikelő lárváknak magas a mortalitási aránya. Laza szerkezetű és száraz talajban viszont kevésbé vannak védve a peték a kiszáradás, az erózió és a predátorok ellen. A tarszák, feltehetően más talajba petéző Orthoptera csoportokhoz hasonlóan, szabályozni tudják a peterakás mélységét. Így az *I. costata* és *I. modesta* viszonylag hosszabb tojócsöve lehetővé teszi, hogy száraz talajban mélyre rakják petéiket, nedves talajban pedig a felszínhez közelebb. A tojásrakásuk optimalizációja teszi lehetővé, hogy ezek a fajok szélesebb spektrumú

habitatokban fordulhatnak elő, mint a rövidebb tojócsövű fajok. Hipotézisünket alátámasztja az a tény is, hogy a leghosszabb tojócsövű *I. modesta* és a szintén hosszú tojócsövű *I. costata* a nedves réteken és a legszárazabb területeken is előfordultak. Mindkét faj esetében a szárazabb területeken élő populációk tojócsöve hosszabb volt. Bár az *I. modesta* tojócsöve átlagosan hosszabb mint az *I. costata* fajé, a két faj populációi között átfedés mutatkozott. A szárazabb habitatban élő *I. costata* egyedek tojócsöve hosszabb volt, mint a kevésbé száraz habitatban élő *I. modesta* példányoké. Nem szabad figyelmen kívül hagynunk azt a tényt sem, hogy rövid tojócsövű fajokat kifejezetten száraz területen nem találtunk.

A tarsza fajok gyakrabban fordultak elő együtt adott lelőhelyen, mint azt az irodalmi adatok alapján vártuk volna. A hosszabb tojócsövű *I. costata* és *I. modesta* egyedeit csak egy alkalommal találtuk meg ugyanazon a lelőhelyen, míg a két másik, rövidebb tojócsövű faj valamelyikével viszonylag gyakran voltak együtt. Ugyanez igaz a rövidebb tojócsövű *I. camptoxypha* és *I. modestior* fajokra is, csak egy helyen találtuk meg őket közösen. Valószínűsíthető, hogy a körülbelül azonos tojócső hosszúságú fajok egymással szemben versenytársat jelentenek, így feltételezzük, hogy a fajok koegzisztenciális mintázata a kompetitív kizárás elvére vezethető vissza.

Az *I. camptoxypha* csak természetes, ill. természetközeli élőhelyeken fordult elő, az *I. modesta* és az *I. modestior* kis mértékben megjelent a másodlagos élőhelyeken is, míg az *I. costata* populációk nagy részét többé-kevésbé degradált, másodlagos élőhelyen találtuk meg. Az *Isophya* fajok fennmaradása érdekében kitüntetett figyelmet kéne azokra a területekre fordítani, ahol egyszerre két vagy három faj fordul elő.

A morfometriai analízisekbe mind a hat hazai *Isophya* fajt bevontuk. A vizsgált karakterek leíró statisztikája alapján megállapítottuk, hogy a legtöbb jelleg kapcsán nagy a fajok közötti átfedés. A nőstényeknél egyedül az *I. kraussi* különíthető el statisztikailag a többi fajtól öt jelleg alapján. A hímek között azonban három faj egyedei alkotnak diszkrét csoportot statisztikailag különböző jellegek alapján. A vizsgálat eredményeként adódó, elkülönítő jellegek taxonómiai használhatósága azonban megkérdőjelezhető az egyes jellegek közötti minimális különbségek miatt.

Annak ellenére, hogy kevés diagnosztikus jelleget találtunk, az adatok sokváltozós elemzése azt mutatta, hogy a hat faj jól elkülönül egymástól mind a két nem esetében. A diszkriminancia analízisben az egyedek fajokba sorolásának a sikere 99.3% volt hímeknél a szárnyak mérete és alakja alapján, illetve 97.6% volt a nőstények esetében, ahol a tojócső és a femur hosszúsága volt az osztályozás alapja.

A fajok differenciálódásának mértékét az egyes morfológiai jellegek átlagos értékeiből számított Euklédesszi távolságok alapján szerkesztett fenogramok segítségével is tanulmányoztuk. A hímekre és a nőstényekre szerkesztett fenogramok között az egyik alapvető hasonlóság a *costata-modesta* és a *camptoxypha-kraussi-modestior-stysi* fajcsoportok elkülönülése. A második hasonlóság, hogy ez utóbbi csoporton belül mindkét nemnél külön ágba került az *I. kraussi*. Harmadikként említjük meg az *I. modestior* és *I. stysi* fajok együttes megjelenését. Ugyanakkor jelentős különbség van a két fenogram között a fajcsoportokon belüli differenciálódás mértékében. A hímeknél az *I. costata* és az *I. modesta* között sokkal magasabb szintű volt a differenciálódás, mint a nőstényeknél. Ez a mintázat azt sugallta, hogy a *costata* nőstények esetében a lokális adaptáció jelentősebb különbséget eredményezett a populációk között, így csökkent a fajok közti diszkontinuitás.

A diszkriminancia analízis eredményei alátámasztották feltételezésünket. Hímeknél az *I. costata* és *I. modesta* egyedek 100%-át sorolta a megfelelő fajba a program, míg nőstényeknél kölcsönös átfedést tapasztaltunk a két faj között. Ezzel szemben populációs szinten a *costata* hímeknél az összesített találati arány 60% volt, míg a nőstényeknél az egyedek 75%-át sorolta a megfelelő populációba a program. Vizsgálatunkban a lokális adaptációt feltehetően a tojócső hossza és a habitat preferencia közötti fentebb leírt összefüggést tükrözi. Bár az *I. modesta* tojócsőve átlagosan hosszabb, mint az *I. costata* fajé, az egyes populációk között átfedés mutatkozik. Így a szárazabb habitatban élő *costata* egyedek tojócsőve hosszabb, mint a nedvesebb habitatban élő *modesta* példányoké.

Az ivari dimorfizmus vizsgálatoknál a nemek testméretre utaló bélyegei alapján végeztük el a diszkriminancia analízist. A nőstények szignifikánsan nagyobbak mind a hat tarsza fajnál. A nőstények valószínűleg nagyobb testméretük következtében több energiát tudnak fektetni az utódokba, ezáltal növelve fitnesszüket. Így a nagyobb méret evolúciós előnnyel járhat.

A hierarchikus variancia analízis eredményei a fajok közötti magas szintű differenciálódást mutatta ki. Mind a hímeknél, mind pedig a nőstényeknél a teljes morfológiai varianciának átlagosan a háromnegyede volt megfigyelhető a fajok között. A diszkriminancia analízishez hasonlóan a hímeknél a szárnyakon mért bélyegek, míg a nőstényeknél a femur- és a tojócső hossza voltak a diszkrimináló jellegek.

A genetikai variabilitás vizsgálata során kimutattuk, hogy a hazai *Isophya* fajok polimorfizmusa kissé magasabb szintű, mint amit más Orthopterákra eddig leírtak. A genetikai differenciálódás mértéke meglehető-

sen magas volt a fajok között. Három diagnosztikus lókuszt találtunk, amelyek alkalmasak voltak az egyedek fajokba történő besorolására. Az *Isophya* populációk között magas szintű differenciálódást tapasztaltunk, ami magas populáción belüli differenciálódással párosult.

A Nei-féle genetikai távolságok alapján szerkesztett dendrogram, a fenogramokhoz hasonlóan, világosan tükrözi a hat faj elkülönülését. Ugyanakkor a dendrogram topológiája eltér a fenogramokétól. Ezt mindenek előtt az *I. modestior* és az *I. stysi* egymáshoz viszonyított helyzete tükrözi. A fenogramokon a két faj egy ágban jelenik meg, míg dendrogramon az *I. modestior* a többi fajtól távol, külön ágban helyezkedik el. Ugyanakkor a fenogramok és a dendrogram hasonlóságát mutatja az *I. modesta* és az *I. costata* egymáshoz viszonyított helyzete. Meg kell azonban jegyezni, hogy a fenogramok és a dendrogram hasonlósága azoknak a fajoknak a leszármazási kapcsolataiban jelentkezett, amelyeknek több populációjából történt a mintavétel. Az eltérések viszont azoknál a fajoknál mutatkoztak, amelyekből egyetlen, kis példányszámú minta származott. Az allélmintázatok alapján a populációkat Euklideszi távolsággal és Ward-Orlóci fúziós módszerrel is osztályoztuk. Az így kapott dendrogramon, bár az *I. costata* külön ágba került, ebben az esetben is az *I. modesta* faj állt hozzá a legközelebb. Hasonlóan a fenogramokhoz az *I. stysi* populációihoz az *I. modestior* áll legközelebb.

A genetikai variancia hierarchikus analízisének eredménye összehasonlítva a morfológiai jelek elemzésénél tapasztaltakkal. A teljes genetikai variancia legnagyobb hányada mindkét analízisben a fajok között mutatkozott. A diagnosztikus lókuszek esetében gyakorlatilag teljes differenciálódást tapasztaltunk a populációk között. A differenciálódás mintázatát a fajokon belül, a lokális populációk között elsősorban az *I. costata* és az *I. modesta* esetében tudtuk vizsgálni. Magas szintű differenciálódást tapasztaltunk nyilvánvaló földrajzi mintázat nélkül, amit a korlátozott migrációval magyaráztunk. Feltételezésünket az *I. modesta* és az *I. costata* populációk differenciálódási mintázatának összehasonlítása támasztotta alá. Míg a szélesebb habitat spektrummal jellemezhető *costata* populációk esetében a génáramlás becsült értéke ($N_e m$) relatíve magas volt, valamint a diszkriminancia analízisben a populációkba sorolás találati aránya alacsony szintű volt, addig az izoláltabb populációkban élő *modestánál* az $N_e m$ érték alacsonynak adódott, ugyanakkor a populációkba sorolás sikeressége magas volt.

Kutatásunk során megállapítottuk, hogy a vizsgált *Isophya* fajok előfordulási gyakorisága, habitat-preferenciája, élőhely-választási spektruma, élőhelyének természetessége, morfometriája, valamint genetikai variabilitása között szoros összefüggés van.

7. Summary

Many sites of *Isophya* species were reported in Baranya county (Hungary) during our research: new sites were found for all four examined species in the Mecsek Mts., the species were described newly in Baranya-hills, *Isophya costata* was found as a new species for the fauna of Villányi-hills. *Isophya* species were found in larger proportion in the examined region than it had previously been supposed. Moreover we showed that *I. costata* was the most frequent *Isophya* species in Baranya County. As a result of our work this region turned out to be the most thoroughly discovered area of Hungary for *Isophya* species. In the study of habitat preference the four *Isophya* species occurring in Baranya County were analyzed. It was found that *I. costata* occurred in the broadest range of habitat types and *I. camptoxypha* in the least one when habitats were sorted into classes of the Hungarian General Habitat Classification (HGHC) system. *I. modesta* and *I. modestior* had middle size habitat range. The only habitat type suitable for all four species was the false oat-grass meadow. Nine habitat types were suitable for either two or three bush cricket species. The results of principal coordinate analysis indicated an overlapping habitat choice of the 4 species, though each of them exhibited special attraction to certain habitat types. We could not prove any indication concerning particular HGHC categories only groups of habitats. When the habitats were classified into different microhabitats, we found that *I. costata* indicated grassy (primarily mesophil grassy) habitats. While *I. camptoxypha* indicated mesophil bushy habitats *I. modestior* indicated xerophil bushy habitats. *I. modesta* did not show special preference to any of the habitats. Furthermore, we pointed out that none of the species indicated xerophil grassy habitats. In the course of our survey we revealed that the habitat segregation of *Isophya* species probably reflected the adaptation of ovipositor for particular microhabitats and the relationship among the species. In case of species ovipositing in soil the optimisation of the depth of oviposition primarily depends on the moist and the structure of the soil. Hatchling juveniles have high mortality in too damp and hard soil if eggs are inserted too deep.

Offspring survival is a function of depth as nymphs that hatch too deep are not able to dig out of the soil and die before reaching the surface. Eggs laid too shallow have high risk of being desiccated, frozen, or preyed upon. We supposed that *Isophya* species similarly to other Orthopterans could regulate the depths of oviposition. That's why *I. costata* and *I. modesta* with relatively longer ovipositor can lay their eggs deep in dry soil or less

deep in moist soil. The optimisation of oviposition allows this species to occur in a broadest range of habitat types than others with shorter ovipositor.

Our hypothesis was supported by the fact that *I. modesta* with the longest average ovipositor and *I. costata*, which has also long ovipositor, occurred in moist meadows and in the driest habitats as well. Both species had longer ovipositor in drier habitats than in less dry. Although *I. modesta* had longer average ovipositor than *I. costata* there was an overlap between the two species. Moreover, *I. costata* specimens had longer ovipositor in an extremely dry habitat than *I. modesta* living in less dry habitats. In addition, species with short ovipositor was not found in dry habitats.

Isophya species coexisted more frequently at a given site than it was expected on the basis of the literature. *I. costata* and *I. modesta* the two species with longer ovipositor were only found together once, while they often co-occurred with any of the other two species with shorter ovipositor. The same is true for *I. camptoxypha* and *I. modestior*, which have shorter ovipositor. We only found them once at the same site. Species having approximately the same length of ovipositor are probably rivals so we suppose that the pattern of species co-occurrence can be explained by the principle of competition.

While *I. camptoxypha* only occurred in natural and semi natural habitats, *I. modesta* and *I. modestior* were also found in secondary habitats. Most of the *I. costata* populations lived in more or less degraded secondary habitats. In order to preserve endangered species it might be important to save a wide range of habitats with different local climates. This is particularly valid for *Isophya* species as they are distributed over a wide range of habitats and they often co-occur in many of them.

All six Hungarian *Isophya* species were included in the morphometric analyses. We found that most individual characters were largely overlapping among the species. Among the females, *I. kraussi* was the only species, which had five diagnostic characters and could be separated undoubtedly from the other species. In case of males, however, three statistically discrete groups were detected based on different characters. Nevertheless, the diagnostic value of these characters is dubious as the size of difference among the species was usually very small.

Although we only found a few diagnostic characters the results of multivariate analyses indicated clear differentiation among the six species in both sex. In the discriminant analysis, 99.3% of the males were assigned correctly on the basis of the size and shape of wings and 97.6% of the females based on the length of the ovipositor and hind legs. The level and pattern of

differentiation among the species was also investigated by phenograms, which were constructed for the males and females separately using Euclidean distances calculated between the mean values of single characters.

We detected some principal similarities between the phenograms of the two sexes. First, the main split among the species was between the *costata-modesta* and *camptoxypha-kraussi-modestior-stysi* groups. Second, *I. kraussi* was clearly separated within the latter group. Third, *I. modestior* and *I. stysi* were classified as closest neighbours in both phenograms. At the same time there was an evident difference between the two phenograms in the level of differentiation within the two species-groups. The degree of differentiation between *I. costata* and *I. modesta* was higher in males than in females. This pattern suggested that in females local adaptation resulted in remarkable differences among populations and consequently decreased discontinuity between the species. The results of discriminant analysis confirmed our assumption. The program assigned 100% of the *I. costata* and *I. modesta* males correctly, while in females there was a mutual overlap between the populations. On the contrary, the success of prediction was 60% and 75% for the *costata* males and females, respectively at the population level. It thus appears that local adaptation (i. e. the differentiation among the populations) is more expressed in females than in males. This suggests that the background of local adaptation might be the relationship between ovipositor length and habitat preference. Although the average ovipositor size was longer in *I. modesta* than in *I. costata* there was an overlap between the two species. Namely, *I. costata* had longer average ovipositor length in drier habitat than *I. modesta* had in less dry habitats.

When sex dimorphism was investigated discriminant analysis was performed using single characters, which were associated with body size. Females were significantly larger in all six species. This implies that females can invest more energy into the next generation due to their greater body size increasing their fitness in this way. Thus larger size may ensure evolutionary advantage.

The results of hierarchical analyses showed a high degree of differentiation among the species. Both in males and females approximately 75% of the total variance was explained by the differences among the species. As in the discriminant analysis the differentiating characters were the size and shape of wings in males and the length of ovipositor and hind legs in females.

We observed a comparatively high level of polymorphism in the six *Isophya* species at the investigated enzyme loci. This level was slightly higher than that described in other Orthoptera species. The amount of genetic

differentiation was also sizable among the species. We found three diagnostic loci, which had markedly different the allele composition in the six species. It thus appears that the high level of genetic differentiation among the investigated *Isophya* populations was coupled with a sizeable amount of variation within them. Similarly to the phenograms the dendrogram constructed on the basis of Nei's genetic distances reflected clear separation among the six species. At the same time, the topology of the dendrogram differed from that of the phenograms, which was mostly expressed in the position of *I. modestior* and *I. styisi* relative to each other. In the phenograms, the two species were clustered together in the same branch. On the contrary, *I. modestior* was separated from the other species in the dendrogram. Nevertheless, the phenograms and the dendrogram were similar concerning the position of *I. costata* and *I. modesta*.

It is important to note, that the similarities between the phenograms and the dendrogram were mainly expressed in those cases where we had more population samples of the species. In contrast, the differences were most obvious in those species of which we only had one or two small samples. Classification was also computed using Euclidean distances calculated on the basis of the allele composition of the populations and the Ward-Orloczi method of clustering. This procedure resulted in a dendrogram where the position of *I. styisi* and *I. modestior* was similar to that of the phenograms.

The results of the hierarchical analyses of genetic variance were in agreement with those of the morphometric analyses. The highest portion of variation was observed among the species in both analyses. At the diagnostic loci, we detected almost complete differentiation among the populations.

The within species pattern of differentiation was mostly observed in *I. costata* and *I. modesta*. We found a high level of differentiation without an evident geographic pattern. A possible explanation of this finding might be restricted gene flow among the populations. The comparison of the pattern of differentiation between *I. costata* and *I. modesta* supported our assumption. The effective number of migrants ($N_e m$) was relatively high among the populations of *I. costata*, which occupied a fairly wide range of habitats. In the discriminant analysis, the success of classification was also rather low in this species. As opposed to *I. costata*, the estimated number of migrants was low but the success of classification was high among the populations of *I. modesta*, which only occurred in a few isolated habitats.

In the course of our study, we found a strong association among the occurrence, habitat preference, range of habitat choice and the structure of morphometric as well as genetic variation in the Hungarian *Isophya* species.

8. Irodalomjegyzék

- Adamović Ž.R., (1970): Orthoptera of the mountains Željin, Goc, Studena and Stolovi, Srbija. Bul. Mus. Hist. Nat., Belgrade, Sér. B 25: 245-269.
- Allegrucci G., Minasi M. G. & Sbordoni V. (1997): Patterns of gene flow and genetic structure in cave-dwelling crickets of the Tuscan endemic, *Dolichopoda schiavazzii* (Orthoptera, Rhaphidophoridae). Heredity 78: 665-673.
- Báldi A. & Kisbenedek T. (1997): Orthopteran assemblages as indicators of grassland naturalness in Hungary. Agriculture, Ecosystems and Environment 66: 121-129.
- Báldi A. & Kisbenedek T. (1999): Orthopterans in small steppe patches: an investigation for the best-fit model of the species-area curve and evidences for their non-random distribution in the patches. Acta Oecologica 20(2): 125-132.
- Bauer N., Kenyeres Z. & Mészáros A. (2001): A berhidai Koldustelek lösz-völgyének flórája és vegetációja (Veszprém megye). Fol. Mus. Hist.-nat. Bakony. 17: 65-86.
- Bazyluk W. (1971): Les Orthoptères (Orthoptera) des Bieszczady Occidentales avec description de l'*Isophya posthumoidalis* n.sp. Fragmenta Faunistica 17: 127-159.
- Bei-Bienko G. Ya. (1965): Fauna of the U.S.S.R. Orthoptera - Tettigoniodea Phaneropterinae. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moszkva-Leningrad, 1954. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem pp. 381.
- Bereczki J., Pecsénye K., Peregovits L. & Varga Z. (2005): Pattern of genetic differentiation in the Maculinea alcon species group (Lepidoptera, Lycaenidae) in Central Europe. J. Syst. Evol. Res. 43(2): 157-176.
- Berg H. M., Bieringer G., Sauberer N. & Zuna-Kratky T. (1996): Verbreitung und Ökologie der Grossen Plumpschrecke (*Isophya costata* Brunner v. Wattenwyl, 1878) an ihrem westlichen Arealrand (Österreich). Articulata 11 (2): 33-45.
- Berggren Å., Birath B. & Kindvall O. (2001a): Effect of corridors and habitat edges on dispersal behavior, movement rates, and movement angles in Roesel's bush-cricket (*Metrioptera roeseli*). Conserv. Biol. 6: 1562-1569.
- Berggren Å., Carlson A. & Kindvall O. (2001b): The effects of landscape composition on colonization success, growth rate and dispersal in introduced bush-cricket *Metrioptera roeseli*. J. Animal Ecology. 70: 663-670.
- Blackith R. E. & Kevan D. K. McE. (1967): A study of the Genus *Chrotogonus* (Orthoptera): VIII. Patterns of variation in external morphology. Evolution 21(1): 76-84.
- Bradford M. J., Guerette P. A. & Roff D. (1993): Testing hypotheses of adaptive variation in cricket ovipositor lengths. Oecologia 93: 263-267.

- Bridle J. R., Vass-De-Zomba J. & Butlin R. K. (2002): Fine-scale ecological and genetic variation in a *Chorthippus* grasshopper hybrid zone. *Ecological Entomology* 27: 409-504.
- Butlin R. K. & Tregenza T. (1998): Levels of genetic polymorphism: marker loci versus quantitative traits. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 353:187-198.
- Carrière Y. & Roff D. A. (1995): The evolution of offspring size and number: a test of the Smith-Fretwell model in three species of crickets. *Oecologia* 102: 389-396.
- Carrière Y., Masaki S. & Roff D. A. (1997): The coadaptation of female morphology and offspring size: a comparative analysis in crickets. *Oecologia* 110: 197-204.
- Čejchan A. (1958): Eine neue Art der Gattung *Isophya* Br. W. aus der Ostslowakei (Orthoptera-Tettigonidae). *Nachr. Bayer. Ent.* 6: 124-126.
- Čejchan A. (1959): A contribution to the distribution of some rare species of orthopteroid insects in Bohemia and Slovakia. *Acta Musei reginaehradensis S. S. Scientia naturalis* 2: 173-182.
- Cherrill A. J. & Brown V. K. (1990): The habitat requirements of adults of the Wart-biter *Decticus verrucivorus* (L.) (Orthoptera: Tettigoniidae) in Southern England. *Biological conservation* 53: 145-157.
- Cogo A., Zanaica D. & Fontana P. (2002): Nuovo contributo alla conoscenza degli Ortoteroidi del Parco Regionale dei Colli Euganei (Italia nord-orientale). *Boll. Mus.civ. St. nat. Venezia* 53: 109-147.
- Dufrêne M. & Legendre P. (1997): Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Excoffier L., Smouse P. & Quattro J. (1992): Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 136: 343-359.
- Fekete G., Molnár Zs. & Horváth F. (szerk.) (1997): Nemzeti Biodiverzitás-Monitorozó Rendszer II., A Magyarországi élőhelyek leírása, határozója és a Nemzeti Élőhely-osztályozási Rendszer, MTM, Budapest pp.374.
- Frivaldszky J. (1867): A Magyarországi Egyenesröpkék Magánrajza. Eggenberger, Pest pp. 201.
- Gilpin M. E. (1991): The genetic effective size of a metapopulation. *Biol.J.Linn.Soc.* 42: 165-175.
- Grebenščikov O. (1949): Les Orthoptères des environs de Beograd. *Bul. Mus. Hist. Nat., Belgrade, Sér. B* 1-2: 243-273.
- Goudet J. (1995): Fstat version 1.2: a computer program to calculate F-statistics. *J. of Heredity* 86 (6): 485.
- Guido M. & Gianelle D. (2001): Distribution of four Orthoptera species in relation to microhabitat heterogeneity in an ecotone area. *Acta Oecol.* 22: 175-185.

- Hanski I. & Gilpin M. (1991): Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 3-16.
- Harz K. (1966): Orthopterologische Beiträge VI. *Nachrbl. Bayer. Ent.* 15: 24-29.
- Harz K. (1969): Die Orthopteren Europas I. *Series Entomologica* 5. Dr. W. Junk, The Hague, pp.749.
- Heller K.-G. (1988): Bioakustik der europäischen Laubheuschrecken. *Ökologie in Forschung und Anwendung* 1. J. Margraf, Weikersheim pp. 358.
- Heller K.-G., Orci K. M., Grein G. & Ingrisch S. (2004): The *Isophya* species of Central and Western Europe (Orthoptera: Tettigoniodea: Phaneropteridae). *Tijdschr. Ent.* 147: 237-258.
- Hochkirch A. (2001): A phylogenetic analysis of the east african grasshopper genus *Afrophlaeoba* Jago, 1983 (Orthoptera: Acridoidea: Acridinae). Dissertation. Cuvillier Verlag, Göttingen pp. 193.
- Holusa J. Jr (1997): Grasshoppers (Caelifera) and crickets (Ensifera) in Dinotice stream valley (Vsetínské vrchy Mts.). *Klapalekiana* 33: 11-16.
- Holusa J. Jr (2000): On the knowledge of grasshoppers (Caelifera) and crickets (Ensifera) in the Moravskoslezské Beskydy Mts. *Klapalekiana* 36:41-70.
- Ingrisch S. (1991): Taxonomie der *Isophya*-Arten der Ostalpen (Grylloptera: Phaneropteridae). *Mitt. Schweiz. Ent.. Ges.* 64: 269-279.
- Kenyeres Z. & Bauer N. (2005): Untersuchung des Lebensraumes von *Isophya camptoxypha* (Fieber, 1853) im Kőszeg gebirge (Westungarn). *Articulata* 20(1): 1-15.
- Kenyeres Z., Bauer N. & Szövényi G. (2004): Az *Isophya costata* Brunner von Wattenwyl, 1878 (Orthoptera: Tettigoniidae) élőhelyválasztásának és állományainak vizsgálata érintkező gyepekben (Káli-medence, Sásdi-rét). *Természetv. Közl.* 11: 241-250.
- Kindvall O. (1995): The impact of extreme weather on habitat preference and survival in a metapopulation of the bush cricket *Metrioptera bicolor* in Sweden. *Biological Conservation* 73: 51-58.
- Kis B. (1960): A Romániában előforduló *Isophya* fajok (Orthoptera, Phaneropterinae) revíziója. *Acta Zool. Hung.* 3-4: 349-369.
- Kis B. & Vasiliu A. M. (1970): Kritiches Verzeichnis der Orthoptera-Arten Rumäniens. *Trav. Du Mus. D'Hist. Nat. Grigore Antipa* X.:207-227.
- Kisbenedek T. (1995): The effects of sheep grazing on the community structure of grasshoppers (Orthoptera). *Folia ent. hung.* 16:45-46.
- Kisbenedek T. (1997): Egyenesszárnúak - Orthoptera. In: Forró László (szerk.) Rákok, szitakötők és egyenesszárnúak. Nemzeti Biodiverzitás Monitorozó rendszer V. Magyar Term.tud. Múzeum, Budapest pp. 55-81.
- Kisbenedek T. & Báldi A. (2000): What factors govern orthopteran community structure and species pevalence? In: Lockwood J. A., Latchininsky A. V. & Sergeev M. G. (eds.) *Grasshoppers and Grassland*

- Health. NATO Science Series. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht pp. 97-107.
- Kočárek P., Holuša J. & Vidlička L. (1999): Check-list of Blattaria, Mantodea, Orthoptera and Dermaptera of the Czech and Slovak Republics. *Articulata* 14(2): 177-184.
- Krištín A. & Mihál I. (2000): Rovnokrídlovce (Orthoptera) a modlivky (Mantodea) vybraných lokalít v Národného parku Poloniny. *Entomofauna Carpathica* 12: 37-40.
- Krištín A. (1998): Rovnokrídlovce (Orthoptera) a modlivky (Mantodea) vybraných lokalít Krupinskej planiny (stredné Slovensko). In: Urban P. & Bitušik P. (eds.) *Priroda Krupinskej planiny a jej ochrana*, Zborník referátov zo seminára 3, 11. Zvolen pp. 107-111.
- Lewontin R.C. (1991): Electrophoresis in the development of evolutionary genetics: milestone or millstone. *Genetics* 128: 657-662.
- Marosi S. & Somogyi S. (szerk.) (1990): Magyarország kistájainak katasztere. I-II. MTA Földrajztudományi Kutató Intézet, Budapest pp. 1023.
- Masaki S. (1979): Climatic adaptation and species status in the lawn ground cricket. III. Ovipositor length. *Oecologia* 43: 207-219.
- Masaki S. (1986): Significance of ovipositor length in life cycle adaptataions of crickets. In: Taylor F. & Karban R. (eds.) *Insect life cycles*. Springer, Berlin pp. 20-34.
- Masaki S. & Walker T. (1987): Cricket life cycles. In: Hecht M. K., Wallace B. & Prance G. T. (eds.) *Evolutionary Biology* 21. Plenum Publishing corporation pp. 349-423.
- Matrajt M., Confaloineri V. & Vilardi J. (1996): Parallel adaptive patterns of allozyme and inversion polymorphisms on an ecological gradient. *Heredity* 76: 346-354.
- Morgan-Richards M., Trewick S.A. & Wallis G.P. (2000): Characterisation of a hybrid zone between two chromosomal races of the weta *Hemideina thoracica* following a geologically recent volcanic eruption. *Heredity* 85: 586-592.
- Morris M. G. (2000): The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands, *Biological conservation* 95: 129-142.
- Mousseau T. A. & D. Roff (1995): Genetic and environmental contributions to geographic variation in the ovipositor length of a cricket. *Ecology* 76(5): 1473-1482.
- Nagy A. (1998): Data on the Orthoptera fauna of the Villány Hills, South Hungary. *A Janus Pannonius Múzeum Évkönyve* 43: 41-48.
- Nagy A. & Nagy B. (2000): The Orthoptera fauna of the Villány hills (South Hungary). *Dunántúli Dolgozatok Természettudományi Sorozat* 10: 147-156.

- Nagy B. (1974): Reliktum Saltatoria fajok a pusztuló Bélkő hegyen. Folia Entomol. Hung. 27: 139–144.
- Nagy B. (1981): Az *Isophya modesta* Friv. (Orthoptera: Tettigoniidae) relik-tum populációi Magyarországon. Fol. Hist.-nat. Mus. Matr. 7: 29-32.
- Nagy B. (1984): Endemikus szöcskefaj a Mártélyi Tájjvédelmi Körzet tőszom-szédságában. Acta. Zool. Acad. Sci. Hung. 71: 204.
- Nagy B. (1987): Vicinity as a modifying factor in the Orthoptera fauna of smaller biogeographical units. In: Baccetti B. (ed.): Evolutionary Biology of Orthopteroid Insects. E. Horwood, Chichester, pp. 377-385.
- Nagy B. (1991): A természeti környezet és az egyenesszárnú rovarok (Or-thoptera) viszonya Budapest körzetében. Természetvédelmi Közlemények 1: 69-79.
- Nagy B. (1992): Role of Activity Pattern in Colonization by Orthoptera. Proceedings of the 4th ECE-SIEEC (Gödöllő 1991): 351-363.
- Nagy B. (2003): A revised check-list of Orthoptera-species of Hungary supplemented by Hungarian names of grasshopper species. Fol. Entom. Hung. 64: 85-94.
- Nagy B., Heller K. G., Orci K. M. & Szövényi G. (2003): Neue Daten zum Vorkommen von Isophya-Arten (orthoptera: Tettigonioidae) im östlichen Alpenvorland. Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 76: 161-172.
- Nagy B. & Rácz I. (1996): Orthopteroid Insects in the Bükk Mountain. In: Mahunka S. (ed.) The Fauna of the Bükk National Park. MTM, Budapest pp. 95-123.
- Nagy B., Rácz I. & Varga Z. (1999): The Orthopteroid insects fauna of the Aggtelek karst region (NE Hungary) referring to Zoogeography and nature conservation. In: Mahunka S. (ed.) The Fauna of the Bükk National Park. MTM, Budapest pp. 83-102.
- Nagy B., Šušlik V. & Krištín A. (1998): Distribution of Orthoptera species and structure of assemblages along Slanské – Zemplén Mountains Range (SE Slovakia – NE Hungary). Folia Entomol. Hung. 59: 17-27.
- Nagy B. & Szövényi G. (1997): Orthopteroid insects of Őrség Landscape Conservation Area (Western Hungary). Savaria 2: 7-23.
- Nagy B. & Szövényi G. (1998): Orthoptera együttesek a Körös-Maros Nemzeti Park területén. Crisicum 1: 126-143.
- Nagy B. & Szövényi, G. (1999a): A Körös-Maros Nemzeti Park állatföldrajzi-lag jellegzetes Orthoptera fajai és konzervációökológiai viszonyaik. Ter-mészetvédelmi Közlemények 8: 137-160.
- Nagy B. & Szövényi G. (1999b): Erdélyi-balkáni hatások a Fekete-Körös erdős vidékének Orthoptera faunájában. Crisicum II. 123-131.
- Nei M. (1975): Molecular Population Genetics and Evolution., North-Holland Publishing Company, Amsterdam pp. 288.

- Newton A. C., Allnutt T.R., Gilles A.C.M., Lowe A. J. & Ennos R. A. (1999): Molecular phylogeography, intraspecific variation and the conservation of tree species. *TREE* 14: 140-145.
- Olvido A. E., Busby S. & Mousseau T. A. (1998): Oviposition and incubation environmental effects on empyronic diapause in a ground cricket. *Anim. Behav.* 55: 331-336.
- Omland K. E. (1997): Correlated rates of molecular and morphological evolution. *Evolution* 51(5): 1381-1393.
- Opdam P. (1988): Populations in fragmented landscape. In: Schreiber K. F. (ed.) *Connectivity in Landscape Ecology*. Münstersche Geographische Arbeiten 29, Münster pp. 75-77.
- Orci K. M. (2002): Orthoptera fajcsoportok bioakusztikai és morfometriai vizsgálata. PhD Dolgozat, Debrecen. pp. 122.
- Orci K. M., Nagy B., Szövényi G., Rácz I. & Varga Z. (2004): A comparative study on the song and morphology of *Isophya stysi* and *I. modestior*. (Orthoptera, Tettigoniidae).
- Oudman L., Duijm M. & Landman W. (1990): Morphological and allozyme variation in the *Ephippiger ephippiger* complex (Orthoptera, Tettigoniidae). *Netherlands Journal of Zoology* 40(3): 454-483.
- Podani J. (2001): Syn-tax 2000 computer programs for data analysis ecology and systematics user's manual. Scientia, Budapest pp. 1-53.
- Purger D. & Vadkerti E. (2004): A Mecsek és a Baranyai-dombság másodlagos jellegtelen gyepei, mint tarsza fajok (Orthoptera, *Isophya*) élőhelyei. *Természetvédelmi Közl.* 11: 255-261.
- Rácz I. (1979): A Bakony hegység egyenesszárnú (Orthoptera) faunájának alapvetése. *Veszprém Megyei Múzeumok Közleményei* 14: 95-114.
- Rácz I. (1986): A Mátra Múzeum Orthopterái. *Fol. Hist.-nat. Mus. Matr.* 11:31-34.
- Rácz I. (1998a): Biogeographical survey of the Orthoptera fauna in Central part of the Carpathian Basin (Hungary): fauna types and community types. *Articulata* 13(1): 53-69.
- Rácz I. (1998b) Zoogeographical analysis of the Orthoptera fauna from the Bükk Mountains (N Hungary). *Folia Entomologica Hungarica* LIX. 5-16.
- Rácz I. & Varga Z. 1985. Adatok a Mecsek és a Villányi-hegység Orthoptera faunájának ismeretéhez. *A Jannonius Pannonius Múzeum Évk.* 29: 29-35.
- Rácz I., Varga Z., Mező H. & Parragh D. (1996): Studies on the Orthoptera fauna of the Aggtelek Karst. In: Tóth E.& Horváth R. (eds.) *Research in Aggtelek National Park and Biosphere Reserve II*. ANP Füzetek 1. Aggtelek National Park, Aggtelek pp. 99-107.
- Raemakers I. P., Schaffers A. P., Sýkora K.V. & Heijerman T. (2001): The importance of plant communities in road verges as a habitat for insects. In: Bruin J. (ed.) *Proceedings of the Experimental and Applied Entomology of*

- the Netherlands Entomological Society 12. Nederlandse Entomologische Vereniging, Amsterdam pp. 101–106.
- Rakoncai Z. (ed.) (1990): Vörös Könyv. A Magyarországon kipusztult és veszélyeztetett növény- és állatfajok. Akadémiai K., Budapest pp. 181–182.
- Ramme W. (1951): Zur Systematik, Faunistik und Biologie der Orthopteren von Südost-Europa und Vorderasien. Mitt. Zool. Mus. Berlin 27: 148–156.
- Raymond M. and Rousset F. (1995a): An exact test for population differentiation. *Evolution* 4: 1280–1283.
- Raymond M. & Rousset F. (1995b): GENEPOP ver.1.2, a population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Heredity* 86: 246–249.
- Réale D. & Roff D. A. (2002): Quantitative genetics of oviposition behaviour and interactions among oviposition traits in the sand cricket. *Animal Behaviour* 64: 397–406.
- Schmitt Th. (1999): Phylographie europäischer Tagfalter basierend auf populations-genetischen Analysen. PhD Thesis, Mainz.
- Schneider S., Roessli D. & Excoffier L. (2000): Arlequin ver. 2.000: A software for population genetics data analysis. Genetics and Biometry laboratory, University of Geneva Switzerland.
- Settele J., Margules C., Poschlod P. & Henle K. (eds., 1996): Species Survival in Fragmented Landscapes. Dordrecht, Kluwer pp. 400.
- Slatkin M. (1985): Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution* 39: 53–65.
- Sneath P. H. & Sokal R. R. (1973): Numerical Taxonomy. W. H. Freeman, San Francisco pp. 513.
- Soulé M. E. (ed.) (1986): Conservation Biology, the Science of Scarcity and Diversity. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Stauffer T. W. & Whitman D. W. (1997): Grasshopper oviposition. In: Gangwere S. K., Muralirangan M. C. & Muralirangan M. (eds.) The Bionomics of Grasshoppers. CABI, New York pp. 231–280.
- Storozhenko S. & Gorochoy A. (1992): Contribution to the knowledge of the Orthopteran fauna of the Ukrainian Carpathians (Orthoptera). *Folia Entomol. Hung.* 52: 93–96.
- Sváb János (1981): Biometriai módszerek a kutatásban. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest pp. 517.
- Swofford D. L., & Selander R. B. (1981): Biosys-1: A FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *J. Hered.* 72: 281–283.
- Szövényi G. (1999): A magyar tarsza (*Isophya costata*, Brunner von Wattenwyl, 1878, Orthoptera, Tettigoniidae) ritkaságának okai, különös tekintettel mobilitási képességeire. Diplomamunka, ELTE, Budapest.
- Szövényi G. & Nagy B. (1999): A Kőszegi-hegység Orthoptera-faunájának kritikai áttekintése. *Savaria* 2: 99–126.

- Szövényi G., Nagy B. & Orci K. M. (2001): *Isophya* szöcskepopulációk Magyarországon. In: Isépy I., Korsós Z. & Papp L. (eds.) II. Kárpát-medencei Biológiai Szimpózium. Magyar Biológiai Társaság és Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest pp. 255-258.
- Thomas C. D. (2000): Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proc. Royal Soc. London B* 267: 139-145.
- Tóthmérés B. (1996): NuCoSA: Programcsomag botanikai, zoológiai és ökológiai vizsgálatokhoz. Scientia Kiadó, Budapest pp. 84.
- Vadkerti, E. 2004. *Isophya* (Orthoptera) fauna of South-Baranya-Hills (South-Hungary, Transdanubian region). *Somogyi Múz. Közl.* 16: 325-327.
- Vadkerti E., Szövényi G. & Purger D. (2003): The *Isophya* fauna of Mecsek and Villány Hills, SW Hungary (Insecta: Orthoptera). *Folia Comloensis* Tom. 12: 73-78.
- Varga Z. (1995): Geographical patterns of biological diversity in the Palearctic region and the Carpathian Basin. *Acta. Zool. Acad. Sci. Hung.* 41:71-92.
- Varga Z. (1997): Trockenrasen im pannonischen Raum: Zusammenhang der physioognomischen Struktur und der floristischen Komposition mit den Insektenzönosen. *Phytocoenologia* 27 (4): 509-571.
- Varga Z. (1999): Löszpusztagyepek állatközösségei. In: Borhidi A. & Sánta A. (szerk.): Vörös könyv Magyarország növénytársulásairól. Akadémiai Kiadó, Budapest vol.2: pp.15-18.
- Vogler A. P. & Desalle R. (1994): Diagnosing units of conservation management. *Conservation Biology* 8: 354-363.
- V. Sipos J. & Varga Z. (1999): Löszgyepek és félszáraz gyepek: Kompozíció, struktúra, rovar-közösségek. *Kitaibelia* 3: 331-334.
- Walker T. (2004): The uhleri group of the genus *Amblycorypha* (Orthoptera: Tettigoniidae): extraordinarily complex songs and new species. *Journal of Orthoptera Research* 13(2):169-183.
- Wattenwyl B. (1882): *Prodromus der Europäischen Orthopteren*. Leipzig. pp. 466.
- Wattenwyl B. (1891): *Additamenta zur Monographie der Phaneropteriden* Verhandlungen der Kaiserlich-königlichen Zoologisch-botanischen Gesellschaft. Wien pp.196.
- Weir B.S. (1990): *Genetic Data Analysis*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts pp. 376.
- Weir B.S. (1996): *Genetic data analysis III: Methods for discrete population data*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Wright S. (1978:) *Evolution and the Genetics of Populations*. vol. 4. *Variability Within and Among Natural Populations*. University of Chicago Press, Chicago pp. 350.

13/2001.V.9. KÖM Rendelet, <web site: www.ktm.hu/cimg/documents/13_2001.__V.9.__K_M_rendelet_2.doc>

9. Publikációk

9.1. Az értekezés témakörében megjelent publikációk:

Szakkikkek, közlemények:

Referált folyóiratban megjelent:

- Pecsénye K., **Vadkerti E.** & Varga Z. (2003): Pattern of generic differentiation in two *Isophya* species (Orthoptera: Tettigonoidae) in north-east Hungary. *Journal of Insect Conservation* 7: 207-213.
- Pecsénye K., **Vadkerti E.** & Varga Z. (2003): Temporal and spatial pattern of genetic differentiation in *Isophya kraussi*. *Acta zool. hung.* 49(3): 167-178. IF: 0.125.
- Purger D., **Vadkerti E.** (2004): A Mecsek és a Baranyai-dombság másodlagos jellegtelen gyepjei, mint tarsza fajok (Orthoptera, *Isophya*) élőhelyei. *Természetvédelmi Közlemények* 11: 255-261.
- Vadkerti E.** (2004): *Isophya* fauna of South-Baranya-Hills (South-Hungary, Transdanubian region). *Somogyi Múzeumok Közleményei* 16: 325-327.
- Vadkerti E.**, Szövényi G. (2005): Habitat preference of protected *Isophya* species (Orthoptera, Phaneropteridae, *Isophya*) occurring in South Hungary. *Biologia, Bratislava* 60(5) in press. IF: 0.183.

Egyéb publikációk:

- Vadkerti E.**, Szövényi G. & Purger D. (2003): The *Isophya* fauna of Mecsek and Villány Hills, SW Hungary (Insecta: Orthoptera) - *Folia Comloensis*, Tom. 12: 73-78.

Előadások:

- Pecsénye K., **Vadkerti E.** & Varga Z. (2002): A genetikai differenciálódás mintázata két hazai *Isophya* faj esetében. In: Lengyel Sz., Szentirmai I., Báldi A., Horváth M. & Lendvai Á. Z. Az I. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia (Sopron, 2002. november 14-17.) Program és Absztrakt kötete: 178. Magyar Biológiai Társaság, Budapest. (poszter).
- Purger D., **Vadkerti E.** (2002): A Mecsek és a Baranyai-dombság másodlagos jellegtelen gyepjei, mint tarsza fajok (Orthoptera, *Isophya*) élőhelyei. In: Lengyel Sz., Szentirmai, I., Báldi A., Horváth M. & Lendvai

Á. Z.: Az I. Magyar Természetvédelmi Biológiai Konferencia (Sopron, 2002. november 14-17.) Program és Absztrakt kötete: 178. Magyar Biológiai Társaság, Budapest. (poszter).

9.2. Az értekezés témakörén kívüli publikációk

Szakcikkek, közlemények

Farkas S., Vadkerti E. (2001): Somogy megye Isopoda faunája (Isopoda: Oniscidea). Nat. Somogy. 1: 83-85.

Farkas S., **Vadkerti E.** (2002): First Record of *Armadillidium nasatum* Budde-Lund, 1885 (Isopoda, Oniscidea: Armadillidae) from Hungary. Acta Phytotaxonomica Hungarica. 37(4): 407-408.

Vadkerti E., Farkas S. (2002): The terrestrial isopod fauna of the Rinya region IV. Szilencs-puszta. Nat. Somogy. 3: 27-34.

Farkas S., **Vadkerti E.** (2003): A Látványi Puszta Természetvédelmi Terület szárazföldi ászkarák (Isopoda: Oniscoidea) faunája. Nat. Somogy. 5: 77-84.

Vadkerti E. & Lajos L. (2004): Contributions to the ground-dwelling spider fauna (Araneae) of Villányi Hills. Somogyi Múzeumok Közleményei 16: 301-312.

Előadások:

Vadkerti E., Farkas S. (2000): A Dráva-ártér Isopoda faunája IV. Szilencs-puszta. Folyóvölgyek ökológiai problémái. 2000. március 23-24. SZAB Székház, Szeged. (előadás).

Ismeretterjesztő irodalom:

Vadkerti E. (2003): Amikor a gyilkos szűz simogat. National Geographic Magyarország (szeptember): 4-6.