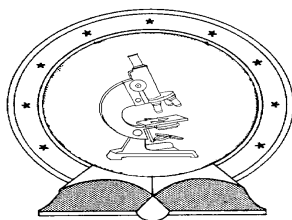


DE TTK



1949

**Vízirovarok (Coleoptera, Heteroptera) évszakos és napszakos
diszperziójának sajátosságai**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Boda Pál

Témavezetők:

dr. Csabai Zoltán tanszékvezető egyetemi docens

dr. habil. Nagy Sándor Alex tanszékvezető egyetemi docens

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2010.

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

Debrecen, 2010.

.....
a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy Boda Pál doktorjelölt 2005. és 2008. év között a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Hidrobiológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredmények a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2010.

.....
a témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy Boda Pál doktorjelölt 2005. és 2008. év között a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Hidrobiológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredmények a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2010.

.....
a témavezető aláírása

VÍZIROVAROK (COLEOPTERA, HETEROPTERA) ÉVSZAKOS ÉS NAPSZAKOS DISZPERZIÓJÁNAK SAJÁTOSSÁGAI

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

Írta: Boda Pál okleveles biológus

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

Témavezetők:
dr. Csabai Zoltán
dr. Nagy Sándor Alex

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr.
tagok: Dr.
Dr.

A doktori szigorlat időpontja: 2010.

Az értekezés bírálói:

Dr.
Dr.
Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.
tagok: Dr.
Dr.
Dr.
Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 2010.

.

Tartalomjegyzék

1.	Bevezetés	5
2.	Irodalmi áttekintés	7
3.	Célkitűzések	16
4.	Anyag és módszer	17
4.1.	A mintavétel helye	17
4.2.	A vizsgálatok módszerének elméleti háttere.	19
4.2.1.	Polarotaxis a rovarvilágban	19
4.2.2.	A fénypolarizáció érzékelése	19
4.2.3.	Polarotaxis útján történő vízdetektálás	20
4.3.	A mintavétel módja és ideje	22
4.4.	A minták feldolgozása	26
4.5.	Alkalmazott statisztikai módszerek	27
5.	Eredmények	30
5.1.	Általános eredmények	31
5.2.	A mintavételi módszer tesztelésének eredményei	33
5.2.1.	Szín	33
5.2.2.	Méret	35
5.2.3.	Távolság	37
5.3.	A három mintavételi fólia összevetése	39
5.4.	Évszakos diszperzió	42
5.4.1.	Az összes egyedszám és fajszám alakulása illetve a családok szerinti megoszlás az egyes mintavételi napokon	42
5.4.2.	Fajszintű évszakos diszperziós mintázatok	45
5.5.	Napszakos diszperzió	53
5.5.1.	Az összes egyedszám és fajszám alakulása illetve a családok szerinti megoszlás az egyes mintavételi órákban	53
5.5.2.	A napszakos diszperziós dinamika évszakos szempontú felosztása	56
5.5.3.	Napszakos diszperziós mintázatok, almintázatok	60
5.5.4.	Napszakos mintázatok váltása az évszakok között	63
5.6.	A meteorológiai paraméterek hatása a diszperziós aktivitás alakulására	64
5.7.	A két vizsgálati év összehasonlítása	66
5.8.	Egy faj, a <i>Sigara lateralis</i> diszperziójának részletes elemzése	69
5.8.1.	Évszakos diszperziós dinamika	70
5.8.2.	Napszakos diszperziós dinamika	72
5.8.3.	A meteorológiai paraméterek hatása a <i>Sigara lateralis</i> diszperziós aktivitásának alakulására	76
5.8.4.	Az ivarak diszperziós képessége	77
5.8.5.	A szaporodási ciklus hatása a diszperziós aktivitás alakulására	78
6.	Diskusszió	82
7.	Összefoglalás / Summary	100
8.	Köszönetnyilvánítás	123
9.	Irodalomjegyzék	126
10.	A jelölt tudományos tevékenysége	136
11.	Függelék	144

1. Bevezetés

A kontinentális vizek folyamatosan változnak és ezzel együtt a vízirovarok számára biztosított élőhelyek által nyújtott feltételek (fizikai, kémiai, biológiai jellemzők) is változnak, ezért a repülés képessége és a migrációs hajlam adott esetben a vízirovarok számára a túlélést jelentheti, mind individuálisan, mind a populáció szempontjából (LANDIN 1980). Az állandó vizek fajai számára a diszperziós hajlam előnytelen a túlélés szempontjából, mivel kis valószínűséggel találnak egy hasonlóan megfelelő élőhelyet, azonban az ideiglenes habitatok fajainak ez a képesség feltétlenül szükséges a túléléshez (SAVAGE 1989). Mivel hazánk területén kifejezetten sok asztatikus típusú vizes élőhely van, ezért számos esetben tapasztalhatjuk, hogy a vízirovarok a számukra vonzó felületek vagy fényforrások körül tömegesen jelennek meg. A vízirovarok jelenléte a levegőben csak átmeneti állapot, hiszen a levegő egy ismeretlen / idegen közeg számukra, ahová céllal emelkednek. Ha feltételezzük, hogy ez a cél az élőhely elhagyása és alkalmasabb keresése, akkor nem valószínű, hogy az egyedek visszatérnének abba a vízterbe, amelyből indultak. Ebből adódóan a repülés eszköz ahhoz, hogy egyik vízterből a másikba jussanak. Azaz a repülés nem más a vízirovarok számára, mint a diszperzió egyetlen eszköze. A levegőben lévő vízirovarok célja, hogy új élőhelyet találjanak, és ha az megfelelő akkor kolonizálják. A legtöbb vizsgálati módszer és mintavételi eljárás nem nyújt pontos információt arról, hogy a vízirovarok melyik vízterből indultak el, hogy miután megérkeztek meddig maradnak, és mikor térnének vissza vagy hagynák el újra a kolonizált vízteret. Ezért a migráció és a vándorlás szavak használata pontatlanul írná le a jelenséget, hiszen a migráció „sensu stricto” csak populációk egyirányú elmozdulása vonatkozásában meghatározható

fogalom. A fentek értelmében a disszertációban következetesen a diszperzió tudományos terminust használom a jelenség megnevezéseként.

A diszperzió jelenségének vizsgálatára hosszabb távú kutatási programot szerveztünk, mely során 2000. és 2005. év között több, különböző célkitűzésű monitorozó jellegű vizsgálatot végeztünk el. Fő célunk a vízirovarok diszperziójának széles körű, több szempontú vizsgálata egy újonnan bevezetett, az eddigieknél a kérdéskör vizsgálatára alkalmasabb módszer segítségével. A disszertációban e vizsgálatok összegző eredményeiről számolok be, megvilágítva a vízirovarok diszperziójának általános jellegét, napszakos és évszakos változásait, kiemelve a környezeti változók (elsősorban meteorológiai paraméterek) és az ivari ciklus diszperziót befolyásoló hatását. A célkitűzéseket részletesen az irodalmi áttekintés után, a 3. fejezetben adom közre.

2. Irodalmi áttekintés

A vízirovarok levegőbe emelkedése és az ebből adódó diszperzió egy rendkívül soktényezős jelenség, melyre az adott pillanatban fennálló körülmények jelentős hatással bírnak. A vízben élő rovarok közül különösen nagy számban diszperzálnak a vízibogarak és a vízi- és vízfelszíni poloskák. E két rend képviselői a legkülönbözőbb vízi és vizes élőhelyeken is előfordulnak. Megtalálhatóak tavakban, holtmedrekben, kopolyákban, kiszáradó kisvizekben, folyókban, kisebb sodrású és gyorsabb hegyi patakokban is (SAVAGE 1989, CSABAI 2000). Megfigyelhetünk bogarakat és poloskákat oxigénben gazdag és szegény vizekben, sík- és tőzeglápokon, illetve kifejezetten sós, szikes élőhelyeken. A számukra megfelelő élőhelyeken mindig nagy egyedszámban fordulnak elő, maximálisan kihasználva a víztér által nyújtott lehetőségeket. Egyes fajaik elsőként kolonizálják az újonnan keletkező élettereket, és kiváló röpképességüknek köszönhetően gyorsan reagálnak az élettérben bekövetkező változásokra. Éppen emiatt a diszperziót vizsgáló legtöbb kutatásnak az alanyai e két rend fajai voltak, vizsgálataink során mi is ezekre fókuszáltunk. Jelen dolgozatban csak e két rend vízi képviselőinek diszperziójához szorosan kapcsolódó nemzetközi és hazai szakirodalmat ismertetjük részletesen.

Az édesvízi szervezetekre jellemző diszperzió fogalmi áttekintését és fő típusainak leírását BILTON és munkatársai (2001), BOHONAK és JENKINS (2003), valamint DANTHANARAYANA (1986) munkáiban találjuk. A diszperziót EYRE (2006) mint természetvédelmi és konzervációbiológiai előnyt említi, ugyanakkor WAGNER és LIEBHERR (1992) a diszperzió képességét evolúciós tényezőként tartja számon.

A legkorábbi cikkekben csak a terepi megfigyelések tapasztalatait adják közre a szerzők, a későbbi adatközlő publikációkban már tudományos

megközelítést alkalmazva, valamilyen kitüntetett szempont alapján vizsgálták a diszperziót.

Kifejezetten a vízirovarok diszperziójára vonatkozó legelső közölt megfigyelés 1904. évre datálható, amikor RICHARDSON (1907) a *Corixa punctata* vízipoloskafaj egy egyedét meleg és szélmentes időben észlelte a levegőben. POISSON és munkatársai (1957), RICHARD (1958), YOUNG (1966), MACAN (1976), VAN DER EIJK (1987) publikációi mind azonos következtetést vontak le, miszerint csak meleg, napos és szélmentes időben figyelhetőek meg vízirovarok a levegőben, LESTON és GARDNER (1953) kifejezetten naplementekor figyelte meg a rovarok mozgását.

A nemzetközi irodalomban találunk kifejezetten vízipoloskák és vízibogarak diszperziójával kapcsolatos tudományos alapossággal összeállított adatközlő cikkeket. A diszperzió jelensége egy sok tényező által befolyásolt rendszerben működik, mely függhet többek között (1.) az adott abiotikus környezeti tényezőktől, (2.) fenológiai, élettani és anatómiai tényezőktől, (3.) a vízterek morfológiai, fizikai és kémiai jellemzőitől, valamint (4.) az élőhelyben bekövetkezett változásoktól.

1. A diszperziót befolyásoló környezeti tényezők (elsősorban meteorológiai és egyéb abiotikus tényezők) tanulmányozására kevesen vállalkoztak. Vízipoloskák esetében WEIGELHOFER és munkatársai (1992) a hőmérséklet, a szélesebbesség és a páratartalom változásának hatását vizsgálták a diszperzióra. Kutatásaik során egy egész éjjel működő fénycsapda napi bontásban gyűjtött adatain alapuló eredményeiket közlik. A rovarok között a leggyakrabban a nemzetközi irodalom szerint is jó röpképességgel rendelkező, gyakori fajok egyedei fordultak elő, melyek tömeges évszakos diszperziója június és szeptember között volt megfigyelhető. Az általuk mért háttérváltozók közül csak a hőmérséklettel volt kimutatható szignifikáns összefüggés, 15,3 °C alatt nem figyeltek meg diszperziót a búvárpoloskáknál.

Hasonló vizsgálatai során POPHAM (1964) is mérte a hőmérséklet hatását a diszperzióra és megállapította, hogy az általa vizsgált három bűvárpóloska faj közül egyik esetében sem figyelt meg repülő egyedet 15 °C alatt. Azt tapasztalta, hogy a póloskák a nappali órákban menetrendszerűen egy szűk időszakra, a szürkületi órákra időzítették az új víztér keresését. Vízipogarak szempontjából elsőként BEHR (1990) munkáját lehet megemlítenünk, aki vizsgálatai során mesterségesen kialakított kádakban csapdázta a vízipogarakat két éven keresztül. Bár számos paramétert vizsgált, mindössze a hőmérséklet és a szélesebbesség hatását említi a diszperziót befolyásoló tényezőként, vizsgálatai konkrét értékeit azonban nem közli. ZALOM és munkatársai (1980) fénycsapdás és kézi hálós mintavételi eljárással végzett kutatásaik során a legnagyobb egyedszámú diszperziót 23-24 °C-os hőmérsékleten, szélmentes időben figyelték meg. Eredményeik alapján arra a következtetésre jutottak, hogy 16 °C alatt és 32 °C felett a vízirovarok nem repülnek, és a szél 8 km/óra sebesség felett korlátozza a diszperziót. Véleményük szerint a nagyobb méretű egyedek napi diszperziója az este folyamán később kezdődik és hosszabbra nyúlik. PAJUNEN és JANSSON (1969) arra a következtetésre jutottak, hogy a szél meggátolhatja a repülést, de sok esetben éppen a szél „szállítja” az egyedeket, elősegítve ezzel a diszperziót. NOWINSZKY és TÓTH (1996) könyvükben a Hold hatását vizsgálták a rovarok repülésére. Legjelentősebb következtetésük szerint a holdtalan éjszeleken több rovar kerül a fénycsapdába, míg a telihold alkalmával kevesebb. Eredményeiket a holdfény eltérítő hatásával magyarázták. A NOWINSZKY (1996) által szerkesztett kötetben számos szerző vizsgálta az abiotikus tényezők szerepét a fénycsapdák fogási eredményességében. Megállapították, hogy a rovarok vonulási irányára – tehát a diszperzióra is – a földmágneses erővonalak, a szürkületi fényviszonyok, a Hold fázisai és horizont feletti magassága, valamint az

égbolt polarizációs minimumpontjai lehetnek irányadóak. Amennyiben az adott időintervallumban ezek közül kevesebb fejt ki hatását, akkor megnő a fénycsapda fogási hatékonysága. MIGUÉLEZ és VALLADARES (2008) eredményei alapján a hőmérséklet emelkedése elősegíti a diszperzió megindulását, míg az eső megszünteti azt. LUNDKVIST és munkatársai (2002) szerint a környezeti paraméterek összessége szignifikánsan befolyásolja a diszperziót. A táj típusa, a víztől való távolság és a növényzet összetétele együttesen gyakorolják a legnagyobb hatást a fogási eredményekre. A diszperzió szempontjából kevésbé meghatározónak találták a hőmérsékletet és a mintavétel időpontját. NILSSON és SVENSSON (1995) az élőhely körüli növényzet vertikális színtezettségének diszperzióra gyakorolt hatását igazolta. PAJUNEN és JANSSEN (1969) eredményei szerint, minél több az alkalmas élőhely a közelben, annál kisebb egyedszámban érkeznek a rovarok a vizsgált víztérbe. POPHAM (1953, 1964) írta le elsőként, hogy a bűvárpóloskák a vízfelszínről visszaverődő fény segítségével találják meg a számukra alkalmas habitatokat, míg a vízibogarak esetében SCHWIND (1991, 1995) állapította meg, hogy a polarotaxis segítségével kutatják fel az élőhelyüket, közleményében ennek a fizikai hátterét is ismertette. Korábbi közleményeinkben (CSABAI és munkatársai 2006, KRISKA és munkatársai 2006) e fizikai alapelvekből és anatómiai ismeretekből kiindulva a víztér polarotaktikus detektálhatóságát jelöltük meg a diszperziót leginkább befolyásoló tényezőként, és megállapítottuk, hogy ezen rovarok a legnagyobb eséllyel hajnalban, délben és a késő esti órákban látják meg a levegőből a számukra élőhelyül szolgáló víztereket.

2. A vízirovarok szárnyizomzatának felépítésével és működésével, ebből következően röpképességének – mint a diszperzió anatómiai és élettani alapjai – tanulmányozásával számos kutató foglalkozott. Vizsgálataik alapján tudjuk, hogy a legtöbb vízibogár és vízipóloska röpképes (pl.: JACKSON 1952,

KIRBY és FOSTER 1991, LEECH 1942), de szép számmal vannak olyan fajok is, amelyek szárnyizomzata redukált (pl.: BRINKHURST 1959, CALABRESE 1979, HOLMEN 1987, LUNDKVIST és munkatársai 2002, YOUNG 1961, 1965). Ilyen fajok főképp elszigetelt élőhelyeken, például hegyvidéki tőzeglápokban, szikes élőhelyeken vagy forrásokban élnek (BILTON 1994, JACKSON 1958). A fenti munkák arra a következtetésre jutottak, hogy adott, sokszor fajonként változó hőmérsékleti szint elérése szükséges ahhoz, hogy a rovarok szárnyra keljenek, mert enélkül a szárnyizom mozgásának élettani folyamatai nem működnek megfelelően. Mind a poloskák, mind a bogarak esetében megfigyelhető, hogy adott faj populációi egyes területeken kizárólag szárnyatlan (apter) vagy csökevényes szárnyú (brachipter) egyedekből állnak, míg máshol a teljesen röpképes (macropter) egyedek alkotják a populációk legnagyobb részét (JACKSON 1958, 1973, NILSSON 1997). PAJUNEN és JANSSON (1969) eredményei szerint a vízipoloska imágók többsége képes repülni, és csak a mélyebb, soha ki nem száradó vizekben élnek röpképtelen példányok. Véleményük szerint a röpképes egyedek 5 kilométeres távolságba is eljuthatnak. BENEDEK és JÁSZAI (1972) arra a következtetésre jutottak, hogy a diszperzáló egyedek száma nem hozható összefüggésbe a populáción belüli repülési képességgel rendelkező egyedek arányával. FAIRBAIRN (1986) és FAIRBAIRN és DESRANLEAU (1987) szerint a macropter egyedek arányának csökkenésével fokozatosan csökken a diszperziós képesség is. Erre a következtetésre jutott korábban BRINKHURST (1959, 1963) és VEPSÄLÄINEN (1974) is. Ezt egészíti ki YOUNG (1965) és ANDERSEN (1973) ide vonatkozó állítása, mely szerint a fajok diszperziós képessége nemcsak a macropterek arányától, hanem elsősorban a macropter változat diszperziós képességétől függ. A fotoperiódusról szintén leírták, hogy szerepe van a repülőizmok fejlődésében (YOUNG 1965, JANSSON és SCUDDER 1974). YOUNG (1978) a nőstény bűvárpoloskák genitáliájának

évszakos fejlődési ritmusát tanulmányozta két eltérő földrajzi elhelyezkedésű víztérben, és jelentős eltolódást tapasztalt az ivarkészülékek maturálódásának ütemében. BENEDEK és JÁSZAI (1972) fénycsapdás módszerrel végzett vizsgálataiknak eredményei alapján a hím egyedek repülési aktivitása nagyobb, mint a nőstényeké. Ezzel ellentmondanak PAJUNEN és JANSSON (1969) munkájában leírtaknak, hiszen utóbbi szerzők nem találtak különbséget a két ivar repülési aktivitása között, igaz ők jelölés-visszafogás módszert alkalmaztak. Korábbi cikkünkben (BODA és CSABAI 2009) a petefészek fejlettségi állapotának diszperziót befolyásoló hatását vizsgáltuk. Eredményeinket jelen dolgozatban is tárgyaljuk.

3. POISSON (1924), CLAUS (1937) és BANKS (1948) a víz sótartalmának hatását vizsgálták a lerakott tojások fejlődésére, ami természetesen közvetve befolyásolja adott faj – és így az általunk vizsgált imágók – diszperziójának lehetséges időpontját. POISSON (1924) a sótartalom mellett a vízhőmérséklet szerepét is kutatta. Eredményei alapján a lerakott tojások fejlődése 9 °C alatt leáll, és csak akkor folytatódik, amikor újra megfelelő lesz a víz hőmérséklete. SWEENEY és SCHNACK (1977) szerint 11-12,5 °C-os hőmérséklet a legoptimálisabb a tojások lerakására. PAJUNEN és JANSSON (1969) vízipoloskák esetében vizsgálta a kétgenerációs fajok aktív diszperziós időszakait, különös tekintettel az ivari ciklus befolyásoló hatására. A petefészek fejlődésének anatómiája már jól ismert azonban, a szaporodási jellemzők kapcsolatát a diszperzióval még nem vizsgálták.

4. Egyes szerzők az élőhelyben bekövetkező azon változásokat tanulmányozták, amelyek miatt az egyedek diszperzióra kényszerülnek. Ezek alapján a diszperzió megindulását befolyásolja az aktuális denzitás (BROWN 1954, PAJUNEN és JANSSON 1969), és a ragadozók jelenléte (OHBA és TAKAGI 2005, PAJUNEN és JANSSON 1969). A fentiek mellett a táplálékkínálat, a vegetáció minősége és mennyisége is hatással van a levegőbe emelkedés

időpontjára (YEE és munkatársai 2009). Ezzel szemben BROWN (1951) kimutatta, hogy a diszperzió előfordulása nagyobb mértékben függ az adott habitat típusától, mint a faj relatív abundanciájától.

A korábbi szakirodalmak a vízirovarok diszperzióját eltérő módszert alkalmazva figyelték meg. A diszperzióval kapcsolatban a legtöbb következtetés fénycsapdás módszerrel (pl.: BENEDEK és JÁSZAI 1972, WEIGELHOFER és munkatársai 1992, ZALOM és munkatársai 1980), jelölés-visszafogás módszerrel (pl.: PAJUNEN és JANSSON 1969, DAVY-BOWKER 2002) begyűjtött, esetleg egyéb célú speciális csapdák (Moericke csapda) járulékos fogásanyagát felhasználó (MIGUÉLEZ és VALLADARES 2008) vagy laboratóriumi/félterepi körülmények között végzett kísérletekből (pl.: BEHR 1990) származó adatokon alapszik. Azonban ezek a módszerek vagy nem nyújtanak semmilyen információt a nappal repülő egyedekről (fénycsapda), a diszperzió napszakos dinamikájáról (jelölés-visszafogás módszer, Moericke csapda), vagy nem a rovarok természetes közegben való viselkedéséről adnak képet (laboratóriumi kísérletek). A különböző megközelítést alkalmazó vizsgálatok többsége a vízirovarok napi és éves diszperziójával kapcsolatban is közöl adatokat. A szerzők eredményei alapján megállapítható, hogy röpképes, élőhelyüket különböző okok miatt elhagyó vízirovarok diszperziós hajlama, periódusa és aktivitása között faji szinten is jelentős különbségek vannak. Egyes fajok egész évben diszperzióra hajlamosak, mások csak az év meghatározott időszakában (pl. a szaporodási időszakban) hagyják el az élőhelyüket jelentő vízteret (BEHR 1988, 1990, 1993, 1994, FERNANDO 1958, FERNANDO és GALBRAITH 1973, JACKSON 1973, POPHAM 1964). Adott faj esetében is más lehet az éves (és valószínűleg a napszakos is) repülési periódus és a levegőbe emelkedő egyedek száma Kaliforniában (ZALOM és munkatársai 1980), Angliában (JACKSON 1956, 1973), Skandinávia területén (NILSSON 1997, VONDEL 1998) vagy Németországban (BEHR 1990).

BENEDEK és JÁSZAI (1972) arra a következtetésre jutottak, hogy a diszperzió mintázata még egy adott földrajzi régióban sem egységes, mivel azt sokkal inkább befolyásolják az adott habitat jellemzői. BROWN (1951), YOUNG (1966), BAGGE (1982) és POPHAM (1964) vizsgálatai alapján a bűvárpóloskák tavasszal és nyáron mutatnak kiugróan magas diszperziós aktivitást. MIGUÉLEZ és VALLADARES (2008) spanyolországi, vízibogarakon végzett vizsgálatai során két évszakos diszperziós stratégiát különböztetett meg: az egyik esetben a nyár közepén az élőhely kiszáradása miatt kelnek szárnyra, míg a másik esetben a táplálék vagy egyéb forrás hiánya miatt fellépő, fajok közötti versengés következtében keresnek új vízteret az őszi folyamán. Végleges következtetésük, miszerint a diszperzió időszaka inkább hozható összefüggésbe az új élőhelyek kolonizációjával, mint az elhagyott élőhely aszály miatti megszűnésével, összecseng a NILSSON (1997) által megfogalmazottakkal. A napközbeni diszperziót és annak változásait a fenti publikációk a módszertan hiányosságai miatt nem vizsgálták részletesen, vagy csak részadatokat közölnek. Korábbi publikációnkban (CSABAI és munkatársai 2006) egy 2000 első félévében elvégzett vizsgálatsorozat alapján a napszakos diszperzióban négy, fajonként különböző mintázatot figyeltünk meg. Ezeket követve a vízirovarok reggel-délben (a diszperziónak egy szembeszökő maximuma van a reggeli órákban); reggel-este (a napi diszperziónak két csúcsa van, egy nagyobb a reggeli órákban, illetve egy kisebb csúcs napnyugtakor); délben-este (egy kisebb csúcs délben vagy kora délután és egy elnyújtott, hosszú, akár több csúcsból álló éjszakai diszperzió); és este (napi egyszeri, de tömeges diszperziós aktivitás a kora esti/esti órákban) diszperzálnak a legnagyobb egyedszámban.

A korábbi publikációk eredményeit összefoglalva azt mondhatjuk, hogy a vízirovarok nem kizárólag csak akkor diszperzálnak, ha számukra előnytelenül változik meg az élőhely (kiszáradás, szennyeződés, sok

predátor, kevesebb táplálék) vagy populációdinamikai történések (magas lárvapopuláció, nagy egyedsűrűség) ezt kívánják, hanem akkor is, amikor ezt a szaporodási ciklusnak megfelelő állapot megkívánja. A vízirovarok jelentős része a tojás lerakására alkalmasabb kisvizet keres petézéskor, melyek hamarabb átmelegszenek, jobban átvilágítottak, kevesebb a ragadozó és ezért sokkal nagyobb esélye van az utódok túlélésének. Ősszel a fajok egy része áttelelésre alkalmasabb mélyebb vizeket keres, amelyek télen nem fagynak be fenéig (PAJUNEN és JANNSON 1969, PAJUNEN és PAJUNEN 2003). Ebből adódóan viszonylag gyakran találunk vízirovarokat a levegőben, ahol sokféle – a vízben tapasztalttól eltérő – hatás éri őket. A madarak nappal jelentenek veszélyt a repülő rovarokra a jó látási viszonyok miatt, a denevérek este vadásznak rájuk. A környezeti tényezők szélsőséges megjelenési formái is megnehezíthetik vagy teljesen meg is szüntethetik a repülést. Az erős szélben nem tudják tartani a kiszabott irányt, és kilométerekre elsodródhatnak az élőhelyüktől, a szellőkések még tovább nehezítik a repülést. Ha túl alacsony a hőmérséklet nem tudnak szárnyra kelni, mert a szárnyizmaik nem működnek megfelelően. Ha pedig túl magas a levegő hőmérséklete, akkor hamar kiszáradhatnak repülés közben. Kizárólag ezen megfontolások alapján a legmegfelelőbb időpont a diszperzióra, illetve a diszperziós repülésre talán az eső- és szélmentes napok hajnali vagy késő esti órái. Évszakos vonatkozásban pedig azok napok, melyeknél ezek a feltételek a leggyakrabban teljesülnek (általában a nyári hónapok). Az egyes fajok eltérő fenológiája miatt a repülési aktivitás időszakai eltérhetnek egymástól. Mindezen sejtések ellenére keveset tudunk a konkrét diszperziós mintázatokról és a dinamikákról.

3. Célkitűzések

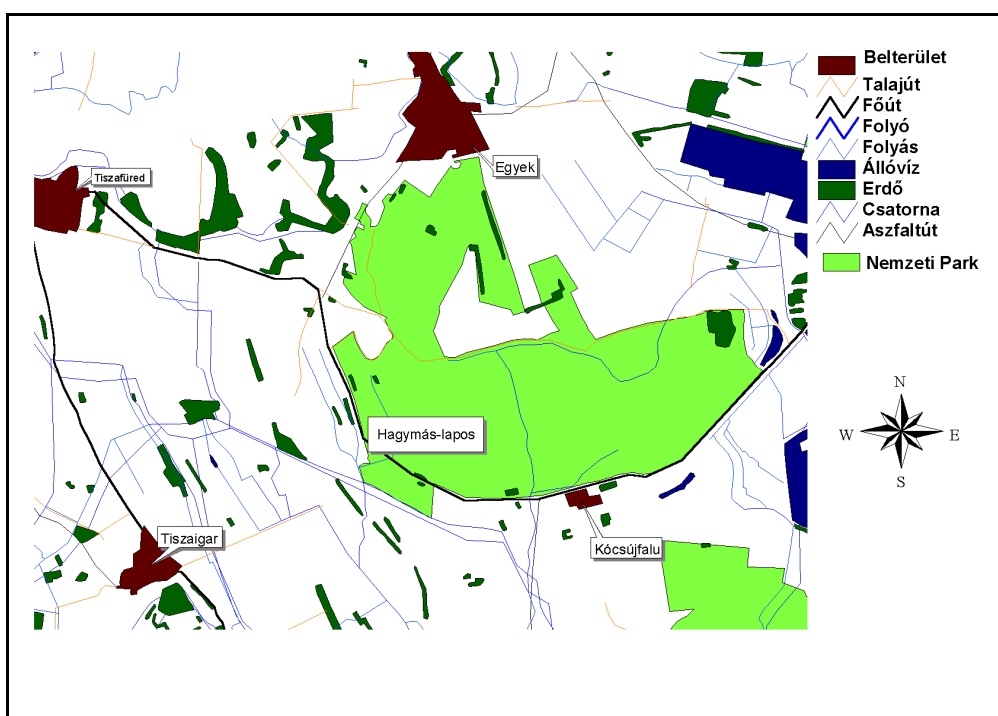
A vízirovarok diszperziójának vizsgálata során az előző fejezetben foglaltak figyelembevételével célkitűzéseink a következők voltak:

- Új, polarotaxison alapuló módszer bevezetése és tesztelése a vízirovarok napszakos és évszakos diszperziójának vizsgálatára, amellyel lehetőség nyílik hatékony, megfelelő eredményeket adó mintavételekre mind a nappali, mind az esti-éjszakai órákban.
- Feltárni az egyes vízirovarfajok diszperziójának napszakos és évszakos dinamikáját, leírni a jellemző mintázatokat, megvizsgálni ezek lehetséges változását különböző időszakokban és feltételek között.
- Meghatározni a diszperzióra hatóképesnek minősíthető környezeti tényezőket (elsősorban meteorológiai paramétereket) és azt, hogy időbeli változásaik mennyire befolyásolják a rovarok jelenlétét a levegőben.
- Az eddigi tudományos ismereteinket összegezve egy faj diszperziós dinamikáját minden részletre kiterjedően leírni, különös tekintettel a szaporodási ciklus által befolyásolt diszperzióra és az ivarak közti diszperziós különbségekre.
- A petefészek állapotának vizsgálatával feltárni, hogy van-e kimutatható kapcsolat a szaporodási ciklus és a diszperziós dinamika között.
- Megfelelő alapot szolgáltatni a kisvizek kolonizációjának későbbi eredményes kutatásához, elsősorban az asztatikus vízforgalmú kisvizek benépesülési folyamatának pontosabb megismeréséhez.

4. Anyag és módszer

4.1. A mintavétel helye

Mintavételi helyünket a Hortobágyi Nemzeti Park területén található, közigazgatásilag Tiszafüredhez tartozó, Kócsújfalu közelében fekvő Hagymás-lapos (K 20°55'29", É 47°33'29", 10×10 km-es UTM kód: DT 96) mellett jelöltük ki. A Hagymás-lapos (1. ábra) nagy kiterjedésű mocsári növényzettel borított víztér (2. ábra). A mocsár viszonylag sekély, mélysége döntően 25-60 cm, de helyenként 1 m is lehet.



1. ábra: A Hagymás-lapos, Kócsújfalu (Tiszafüred) földrajzi elhelyezkedése.

A területre jellemző mozaikosság az uralkodó növényfajok dominanciaviszonyait követi. A nyíltvízzel borított területeken hínárnövényzet tenyészik: rence (*Utricularia* spp.), keresztes békalencse (*Lemna trisulca*), apró békalencse (*Lemna minor*). A sásállományokat a parti

sás (*Carex riparia*) és a kétsoros sás (*Carex disticha*) domináns jelenléte jellemzi. A sárga nőszirm (*Iris pseudacorus*), a nád (*Phragmites australis*), a keskeny- és a széleslevelű gyékény (*Thypha angustifolia*, *Thypha latifolia*) kisebb állományai tovább fokozzák a mozaikosságot. A vízteret pázsitfűvek alkotta mocsárrét szegélyezi.



2. ábra: A mintavételi hely elhelyezkedése a Hagymás-lapos mellett (Google Earth ver. 5.0)

4.2. A vizsgálatok módszerének elméleti háttere

4.2.1 *Polarotaxis a rovarvilágban*

Az emberi szem érzéketlen a fénypolarizációra, ezért az állatok polarizáció-látása csak KARL VON FRISCH (1967) felfedezése után került a kutatók érdeklődési körébe: 1949-ben leírta, hogy a méhek képesek az égbolt polarizációs mintázata alapján tájékozódni, mert összetett szemük érzékelni képes azt (HORVÁTH és ZEIL 1996).

Az elmúlt néhány évtized kutatásai alapján tudjuk, hogy sok állatfajnak van olyan látórendszere, amely képes a fénypolarizációt érzékelni (HORVÁTH és VARJÚ 2004). E tulajdonságukat a fajok tájékozódásra vagy a megfelelő élőhelyek felkutatására használják. A fény polarizációja jól ismert és gyakori optikai jelenség a természetben. Leggyakrabban szóródás vagy tükröződés útján keletkezik részlegesen és horizontálisan poláros fény. A jelenség egyik legfontosabb forrásai a vízfelszínnek (SCHWIND és HORVÁTH 1993, HORVÁTH 1995, HORVÁTH és VARJÚ 1997).

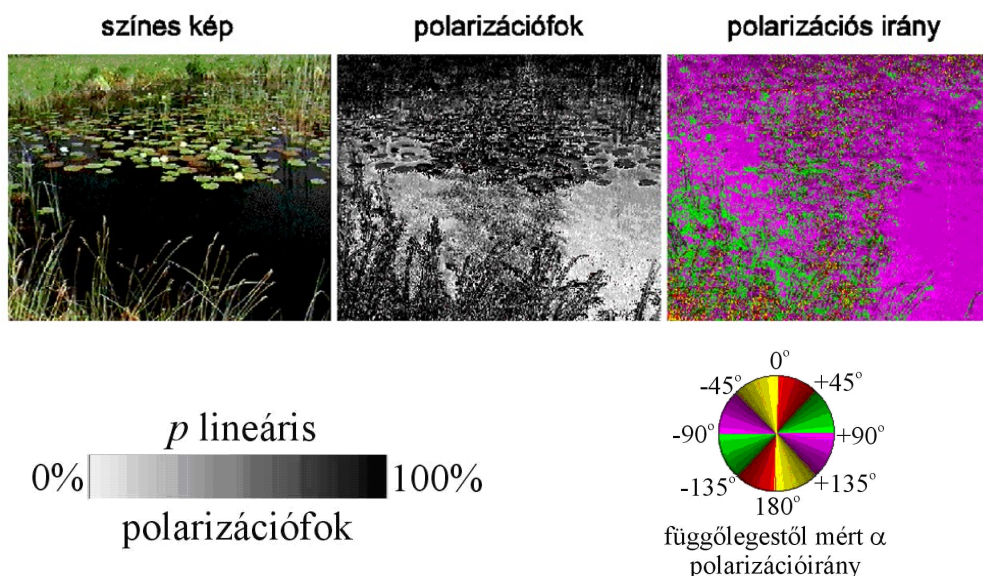
4.2.2 *A fénypolarizáció érzékelése*

Sok más ízeltlábú, közöttük a vízirovarok is képesek detektálni a fény rezgési síkját a vízfelszínről visszavert horizontálisan poláros fény segítségével (GÁL és munkatársai 1997, HORVÁTH és HORVÁTH 1995), nagyrészt az UV-spektrális tartományában. A szemükben a látósejtek retináját alkotó fotoreceptorok henger alakú, hosszúkás sejtek. Membránjukon jellegzetes ujjszerű kitüremkedések, mikrovillusok vannak. Bennük rendezetten helyezkednek el a látópigmentek óriásmolekulái, amelyek dipoltengelyei egymással és a mikrovillusok hossztengelyével közel párhuzamosan rendeződnek. Szemük különleges anatómiai felépítése felelős a fénypolarizáció érzékeléséért, mivel a látópigmentjeik molekulái annál több fényt nyelnek el, minél párhuzamosabb a fény rezgési síkja azok

dipoltengelyével (GÁL és munkatársai. 1997, MOLNÁR és munkatársai 1997). Mindezek ismeretében a víz felszínéről visszaverődő égboltny polarizációs mintázatának finomszerkezetét sokan tanulmányozták és részletes leírást adtak róla (SCHWIND és HORVÁTH 1993, HORVÁTH 1995, HORVÁTH és VARJÚ 1997).

4.2.3 *Polarotaxis útján történő vízetektálás*

A diszperzió szempontjából azért fontos ez a jelenség, mert a polarotaktikus vízirovarok számára polarizáció-látásuk szolgáltat információt a tájékozódáshoz (SCHWIND 1991), árulkodik a víz jelenlétéről, ezáltal lehetővé teszi az élőhelyek felkutatását. A vízfelületek polarizációs-tükröződési sajátosságainak azonban megfelelőképpen kell alakulnia, hogy a vízirovar érzékelje azt. Ez úgy teljesülhet, ha a visszavert fény polarizációfoka magas (3. ábra: sötét szín), illetve a polarizáció iránya a vízszinteshez közeli (3. ábra: lila szín). A vízetektálási képesség genetikailag öröklődik, az állatnak általában nincs lehetősége a vízzel kapcsolatos előzetes vizuális tapasztalatok megszerzésére. Létfontosságú az egyed számára a vízkeresés sikeressége, hiszen egy vízirovának nagyjából egy órai repülés alatt feltétlenül vizet kell találnia, különben kiszárad és elpusztul (GÁL és munkatársai 1997). Ha repülés közben egy vízirovar horizontálisan poláros fényt észlel, akkor egyenesen arra veszi útját, majd vizet remélve landol. Számítása az esetek döntő többségében be is igazolódik, mivel a természetben korábban szinte kizárólag csak a vízfelületekre volt jellemző az erősen és horizontálisan poláros visszavert fény.



3. ábra: Egy vízfelület polarizációs mintázata
[HORVÁTH (1995) munkája nyomán]

A technika fejlődésével párhuzamosan megjelentek egyéb, antropogén eredetű fényesen csillogó, általában fekete felületek, amelyekről a visszaverődő fény polarizációfoka és iránya megegyezik a víztükörről érkezővel, így megtévesztheti a fénypolarizáció-érzékeny látórendszerrel rendelkező állatokat, amelyek számára ezek a felületek poláros vízfelszínnek tűnnek. Ennek segítségével ejthetők csapdába a vízirovarok mesterséges fénytükrokozó és fénypolarizáló felületek alkalmazásával (HORVÁTH és ZEIL 1996).

4.3. A mintavétel módja és ideje

Az irodalmi adatok alapján fekete színű fóliákkal lehet a leginkább modellezni a szabad vízfelületeket a rovarok számára (BERNÁTH és munkatársai 2001). A fekete fóliák az élőhelyet kereső rovarok számára megtévesztésig hasonlítanak a vízfelületekre. A polarotaktikus fényérzékelésen alapuló mintavételi módszer előnye a fénycsapdás anyagokkal szemben, hogy az egész napi diszperziót, míg a jelölés-visszafogás mintavételi eljárással szemben pedig a diszperziós aktivitás változásait is nyomon lehet követni. További előnye, hogy a laboratóriumi körülményektől eltérően terepen teszi lehetővé a jelenség megfigyelését. A fóliák számának növelésével egyidejű ismétlési lehetőség is biztosított.

A módszer részletes kidolgozása – a maximális és legfőképpen ismert hatékonyság érdekében – korábban még nem történt meg, ezért 2004. év során teszteltük a mintavételi eljárást. Minden teszt során 3 órán keresztül párhuzamosan gyűjtöttük be az egyedeket a fóliákról. A fóliákra érkező egyedeket minden órában egyetlen személy gyűjtötte össze, az egyes fóliákon a gyűjtő személyét óránként váltottuk, elkerülendő a személyek közti különbségekből adódó eltéréseket. A teszt során három szempontból vizsgáltuk meg a módszert az alábbiak szerint:

A) szín: 5 különböző színű (fekete, piros, sárga, átlátszó és fehér), azonos méretű fólia

Az elővizsgálataink során minden esetben fekete színű mezőgazdasági fóliákat alkalmaztunk a diszperzáló állatok csapdázására. Az irodalmi adatok alapján (pl. BERNÁTH és munkatársai 2001) fekete színű fóliákkal lehet a leginkább modellezni a szabad vízfelületeket a rovarok számára, ugyanakkor korábbi vizsgálatokból igen kevés, leginkább csak megfigyeléseknek tekinthető, nem mennyiségi adat áll

rendelkezésre a különböző típusú fóliák hatásfokának különbségeiről. Ezért vizsgálataink során a víztértől azonos távolságra (30 méter) elhelyezett, azonos méretű (9×3 méter), de 5 különböző színű (fekete, piros, sárga, átlátszó és fehér) fólia alkalmazásával mennyiségi adatok gyűjtésével igyekeztünk alátámasztani a hipotézist, mely szerint a fekete fólia a legalkalmasabb csapdázási célra. A különböző színű fóliák egymáshoz viszonyított elhelyezkedését a tesztelés során óránként változtattuk.

B) méret: 5 különböző területű (2×2, 3×5, 9×3, 15×5 méter), azonos színű (fekete) fólia

Eddigi vizsgálatainkhoz mindig 9×3 méteres fóliaméretet alkalmaztunk, tekintve hogy ez elegendő nagyságúnak bizonyult megfelelő mennyiségű egyed begyűjtéséhez, ugyanakkor területe még egy ember által áttekinthető volt. A vizsgálatok további folytatásához azonban már elengedhetetlen volt a mintavételi módszer tesztelése különböző méretű fóliák segítségével, amelyek különböző területű vízfelületeket modelleznek. Kutatásunkban a víztértől azonos távolságra (30 m) elhelyezett, azonos színű és 4 különböző méretű fekete fólia (2×2, 3×5, 9×3 és 15×5 méter) párhuzamos alkalmazásával csapdáztuk a rovarokat. A különböző méretű fóliák egymáshoz viszonyított elhelyezkedését a tesztelés során óránként változtattuk. Arra vonatkozóan kívántunk mennyiségi adatokkal igazolt eredményeket kapni, hogy a fóliaméret e léptékben történő változtatása okoz-e különbséget a fajkészlet és a standardizált illetve az abszolút egyedszám alakulásában.

C) távolság: a fólia vízpart szélétől való távolsága (0, 30, 60, 90, 120 méter)

Fóliáinkat ezidáig minden esetben 30 méteres távolságban helyeztük el a víztértől. A további vizsgálatok előtt azt is megvizsgáltuk, hogy a víztértől való távolság kis léptékű változtatásának van-e valamilyen hatása a diszperzióra, és ha igen, akkor milyen távolságban lévő fóliákat preferálnak a repülő rovarok. A kérdés tisztázása érdekében 0 m, 30 m, 60 m, 90 m és 120 m távolságban helyeztük el az azonos színű (fekete) és méretű (9×3 méter) fóliákat.

A diszperziót hosszabb távon vizsgáló kutatásaink során, a repülő vízirovarokat 2000. évben két, míg 2005. évben három darab, 9×3 méteres fekete fólián csapdáztuk (4-5. ábra). A fóliákat a víztér szélétől 30, egymástól 10 méterre helyeztük el. A fóliák szélére 15 centiméter széles fehér vászonszegélyt rögzítettünk, hogy a fólia szélére érkező rovarokat is biztonsággal befoghassuk. A fóliákat több ponton sátorcövekekkel feszítettük ki. A mintavételek ideje alatt kanalas szélesebbégmérővel és egy Kestrel 4000 típusú kézi meteorológiai mérőműszer segítségével folyamatosan regisztráltuk a diszperzióra hatóképesnek minősíthető környezeti paramétereket, elsősorban a meteorológiai háttérváltozókat: szélesebbég, szélirány, hőmérséklet, relatív páratartalom, légnyomás és fény mennyiség. A szélirány konstans értékei miatt a statisztikai elemzést nem tudtuk végezni erre vonatkozóan. A légnyomás értékeket szintén mértük, de az adatsor statisztikai kiértékelését ebben az esetben sem tudtuk elvégezni a mérőműszer pontatlan mérései miatt. A vizsgálat időtartamát mindkét évben egy teljes vegetációs periódusra terveztük, de 2000. évben a nagy nyári melegben csapadék hiányában július elejére kiszáradt a víztér, ezért a 27. hét után már a további vizsgálatokra alkalmatlannak minősült. 2005. évben

április elejétől egészen október végéig heti gyakorisággal – egy teljes vegetációperióduson keresztül (a 43. héten fogtuk be az utolsó egyedet) – csapdáztuk a rovarokat. Ebben az évben a vízszint nem csökkent, sőt a csapadékos időjárási körülmények miatt a nyári hónapoktól kezdve kifejezetten magas volt a vízállás. A mintavételt mindkét évben reggel 8 órakor kezdtük, és kora tavasszal estig, majd áprilistól másnap reggel 8 óráig folytattuk. A főlíákra érkező állatokat mindkét évben óránkénti bontásban gyűjtöttük. A befogást manuálisan, nagyobb mennyiség esetén rovarszippantóval, a nagyobb termetű állatok esetében pedig kézi rovarhálóval oldottuk meg. A begyűjtött állatokat üvegekbe helyezve 70 %-os etanolban tartósítottuk.



4. ábra: A mintavételi eljárásnál alkalmazott fekete fólia



5. ábra: A mintavételi eljárásnál alkalmazott fekete fólia lehelyezése

4.4. A minták feldolgozása

A begyűjtött anyag további feldolgozása laboratóriumban, sztereomikroszkóp segítségével történt. A vízi- és vízfelszíni poloskákat Boda Pál, míg a vízibogarakat dr. Csabai Zoltán határozta. Ehhez JANSSON (1986), SOÓS (1963), CSABAI (2000) valamint CSABAI és munkatársai (2002) határozókönyveit használtuk. A nevezéktan KONDOROSSY (1999) valamint a CSABAI féle határozókönyvek elnevezéseit követi. A 2004. évi elővizsgálat és a 2005. évi vizsgálatssorozat alatt fogott *Helophorus*, *Hydrochus* és *Dryops* genus fajait családonként egységesen kezeltük, mert a kimagaslóan nagy egyedszám miatt fajszerű határozásukat csak a későbbiekben tudjuk elvégezni. A legnagyobb egyedszámban előforduló poloskafaj (*Sigara lateralis*) nőtény egyedeit felboncoltunk és megvizsgáltuk a petefészek állapotát. A petefészek fejlettségi állapotát egy szubjektív I.–V-ig terjedő skálán osztályoztuk (1. táblázat).

1. táblázat: A petefészek fejlettségi állapotának osztályozása

kategória	jellemzés
I.: egyes	fejletlen petefészek
II.: kettes	a petefészek fejlett, de nincsenek megdagadt ovariolesek
III.: hármas	vannak megdagadt ovariolesek, de nincsenek tojások
IV.: négyes	a megdagadt ovariolesek mellett vannak tojások
V.: ötös	a potroh tele van tojással

4.5. Alkalmazott statisztikai módszerek

A 2004. évi elővizsgálatok (módszer tesztelése) eredményeinek értékelésére a különböző repülési intenzitású órák különbségei miatt kovariancia-analízist végeztünk (kovariáns az időtényező), melyet utólagos Tukey HSD tesztekkel egészítettünk ki a pontos páronkénti különbségek felderítésére. A klaszteranalíziseket a fajonkénti egyedszám adatok esetében Bray-Curtis index, míg a fajkészlet adatoknál Sørensen index alapján, teljes lánc módszerrel készítettük. Az 2005-ben használt egyes fűfajok fogási adatainak összevetéséhez egyutas varianciaanalízist alkalmaztunk, az adatokat a normál eloszlás biztosítása érdekében logaritmikus transzformációnak vetettük alá. A háttérváltozók lehetséges hatását a diszperzióra Spearman-rangkorreláció alkalmazásával (nem normál eloszlású adatok) mutattuk ki.

Az egyes évszakok különböző napszakos diszperziós mintázatai közti különbségek kimutatására, az évszakonként eltérő napszakos mintázatok statisztikai igazolásához olyan többváltozós módszert kellett keresnünk, ami megfelelően képes kezelni a hatalmas adattömeget és bemutatni az eredményeket úgy, hogy ne legyen a végeredmény kaotikus és átláthatatlan. Erre a leggyakrabban használt módszerek (PCA, CoA, RDA, NMDS) önmagukban nem voltak alkalmasak. Továbbá figyelembe kellett vennünk azt a problémát is, hogy a mintavételi elrendezés tulajdonképpen „ismétléses” (repeated measurement design). A legmegfelelőbb megoldásnak az elsődleges válaszgörbe (principal response curves, PRC) analízis bizonyult. Ezt a viszonylag újkeletű módszert ökotoxikológiai vizsgálatokra dolgozták ki (VAN DEN BRINK és TER BRAAK 1999), de többek között a bioindikáción alapuló, ismételt mintavételekkel dolgozó vízminősítés témakörében is sikeresen alkalmazták (VAN DEN BRINK és munkatársai 2009). Mivel a módszer viszonylag kevésbé ismert, így itt részletesebb leírást adunk az

eredmények értékelésének könnyebb megértéséhez. A PRC analízis tulajdonképpen a többváltozós megfelelője a „repeated measurment” statisztikai elemzéseknek. A redundancia elemzésen (RDA) alapuló módszer a különböző kezelések hatásának időbeli változását vizsgálja egy kontroll kezeléshez viszonyítva. Így az időben változó kezelések hatását emeli ki. Az analízis futtatása során szembesültünk azzal, hogy az adattömegünk ($30 \text{ nap} \times 24 \text{ óra} \times 3 \text{ fólia} \times 90 \text{ taxon} + \text{az interakciók, kovariánsok járulékos információi} = \text{több mint félmillió adatcella!}$) olyan nagy, hogy egy analízisben történő kezelése kizárt (a program korlátozza a lehetséges interakciók számát). Ezen probléma kiküszöbölése miatt az adattömeg szűkítése vált szükségessé. Első körben kivettük azokat a napokat, ahol összességében nem érte el az egyedszám a 600-at (általában a 200-at sem), majd a nyári időpontokból további szűrést végeztünk az 1500 összes egyedszám alatti napokra. Így az analízisünkbe 2 tavaszi, 6 nyári és 2 őszi, összesen 10 időpont került be. A fentiek alapján az RDA elemzés a mi esetünkben a következő paraméterekkel bírt: 10 „kezelésünk” (= mintavételi napok) + 1 kontroll adatsorunk volt. A kontroll minden esetben a „0” egyedszám. 24 ismétléssel dolgoztunk, melyek az egyes napok óráit jelentették 0-24-ig. Azt vizsgáltuk, hogy az egyes kezelések (napok) hatására az ismételt mintavételeink során (az egyes órákban) mennyire tér el az egyedszám (és mellette a fajösszetétel) a 0-tól. Az elemzésbe az idő változót kovariánsnak választottuk be. A magyarázó változókat a kezelések és az időpontok interakcióiként adtuk meg, mivel a kontrollt referenciának használjuk, így a kontrollal nem végeztünk interakciókat és nem választottuk be a modellbe. A magyarázó változók szignifikáns hatását Monte Carlo permutációs teszttel állapítottuk meg, amely során split-plot elrendezést alkalmaztunk, azaz a randomizációt blokkon belül végeztettük el, egy blokkba az egy napon, vagyis kezelésen belüli ismétlések tartoznak.

A PRC eredményeként a kezelések számának megfelelő válaszgörbét kapunk, azaz a diagramon a kezelésenkénti válaszgörbék megadják a közösségek összetételének kiterjedését és irányultságát a kontrollhoz viszonyítva az idő függvényében. A vertikális pontokat a PRC görbén a RDA elemzésből származó magyarázó változók értékei (1. komponensei) adják. Az ábráról leszűrhető, hogy az adott napon az egyes órákban a fajkészlet és az egyedszámok alakulásai mennyiben hasonlítanak egymásra vagy mennyiben térnek el egymástól.

A *Sigara lateralis* ivarainak (hím / nőstény) évszakos mintázatainak összehasonlítására szintén logaritmikus transzformáció után elvégzett páros t-tesztet, míg a napszakos diszperziós mintázat összehasonlítására Wilcoxon páros előjeltesztet használtunk.

A diszperziós dinamikák grafikus elemzéseinek alapjául szolgáló diagramok elkészítéséhez és az adatkezeléshez MS Excel 2007 programcsomagot, a klasszikus statisztikák számításához és a klaszteranalízisekhez SPSS for Windows ver. 18.0 programcsomagot (NORUSIS 2010) alkalmaztunk, míg az elsődleges válaszgörbe elemzést (PRC) a Canoco for Windows ver 4.5 programcsomag (TER BRAAK és SMILAUER 2002) segítségével kiviteleztük. A PRC görbéket a CanoDraw programmal készítettük el.

5. Eredmények

2000. évben végeztük az első vizsgálatsorozatot, amely egy még nem tesztelt módszerrel elvégzett tájékozódó jellegű kutatás volt. Ennek eredményei arra ösztönöztek minket, hogy 2005. évben egy már tesztelt (lásd fentebb) és részletesen kidolgozott módszer alapján, egy teljes éven keresztül nyomon kövessük a diszperziót. A fentiek értelmében a disszertációban a 2005. év során végzett diszperziós vizsgálatokat tartjuk kiindulási alapnak, mert ekkor egy egész vegetációs periódust nyomon tudtunk követni, egy már tesztelt mintavételi eljárással. A 2000. évi adatsor a levont következtetések alátámasztására, esetleg ellenpéldaként szolgál, az ezévi adatokat kizárólag a napszakos mintázatok váltásának illusztrálásánál (5.5.4. fejezet) és egy faj diszperziós dinamikájának részletes értékelésénél használtuk fel (5.8. fejezet). A disszertáció jelen fejezete tartalmazza a 2004. évi metodikai tesztelés eredményeit is, mert a földi csapda, mint mintavételi eljárás maga is egy új módszer, ami tudományos érdeklődésre tarthat számot. Az elővizsgálat és a két év összesen több mint 50 mintavételi napja során olyan jelentős mennyiségű adat halmozódott fel, hogy azok elemzése még hosszú évekig érdekes és értékes információval szolgálhat a rovarok diszperziójával kapcsolatban. A legtöbb ökológiai kutatáshoz képest is kimagaslóan nagy adattömeg a diszperziós jelenség vizsgálatának számos megközelítési módját kínálta és kínálja fel a mai napig. A megközelítés módjának megfelelően az egyes alfejezetek az adathalmazok különböző szeletével foglalkoznak számos, a diszperzió szempontjából fontos részletet feltárva. A diszperzió jelensége nehezen értelmezhető, és számos tényező befolyásolhatja (lásd irodalmi áttekintés). Kizárólag az egyes kitüntetett szempontok (beleértve a határtudományok szempontrendszerét is) alapján értelmezett információk összessége adhat átfogó képet e bonyolult jelenségről.

5.1. Általános eredmények

A 2000. évi vizsgálat során összesen 86 taxonba tartozó 10 252 (8 909 bogár és 1 363 poloska) egyedet gyűjtöttünk be és azonosítottunk. A fajok nagy részénél csak néhány példány (<50) került elő a főliákról. A bogarak esetében a *Helophorus brevipalpis* (2 324 egyed), a *H. minutus* fajcsoport (3 058 egyed), a *H. granularis* (398 egyed), az *Enochrus affinis* (492 egyed), az *E. bicolor* (333 egyed), az *E. quadripunctatus* (440 egyed), a *Helochares obscurus* (551 egyed) és a *Berosus frontifoveatus* (350 egyed), a poloskák közül a *Sigara lateralis* (1176 egyed) került elő legnagyobb egyedszámban (A *Helophorus* fajok a 2005. évi feldolgozással ellentétben ebben az évben faji szinten lettek meghatározva).

A 2004. évben elvégzett 3 teszt során – a 3×3 óra mintavételi időszak alatt – 51 taxonba tartozó 4489 (4263 bogár és 226 poloska) egyedet gyűjtöttünk be. A *Helophorus* fajok (2214 egyed) mellett a leggyakoribb fajoknak a *Helochares obscurus* (1295 egyed) a *Sigara lateralis* (159 egyed), az *Enochrus affinis* (124 egyed) bizonyultak.

A 2005. évi vizsgálat során összesen 90 taxonba tartozó 45 433 (40 200 bogár és 5233 poloska) egyedet gyűjtöttünk be és azonosítottunk. Vízi- és vízfelszíni poloskák közül összesen 21 faj, míg vízibogaraknál 69 taxon (ezek közül három taxon egyedei ezidáig csak genus szintig lettek meghatározva, lásd anyag és módszer) került elő a mintavételek során.

A három év során összesen 23 vízi- és vízfelszíni-poloska és 80 vízbogár taxon került elő. Ez a hazai vízi- és vízfelszíni poloska fauna 40 %-a, és a vízibogárfauna 28 %-a. A felsorolásban feltüntetett fajok közül a hazai vagy nemzetközi védelem alatt álló nem található, ugyanakkor faunisztikai szempontból kiemelendők a 2000-ben megtalált a *Hydrochara dichroma* és *Helophorus liguricus* fajok.

A vizsgálatsorozatok során fogott fajok listája terjedelmi okokból a függelékben (11.1. fejezet, függelék: 10. táblázat) található. Számos faj volt, melyek csak szórványosan és minimális egyedszámban kerültek elő. A disszertációban a 2005. évi vizsgálat alatt gyakran nagy egyedszámban előforduló fajok diszperziós jellemzőivel foglalkozunk részletesen (2. táblázat), míg az utóbbiakat csak néhány érdekes esetről vagy abban az esetben említjük meg, ha a diszperzió mintázata markánsan elkülönül a nagyobb egyedszámú fajokétól.

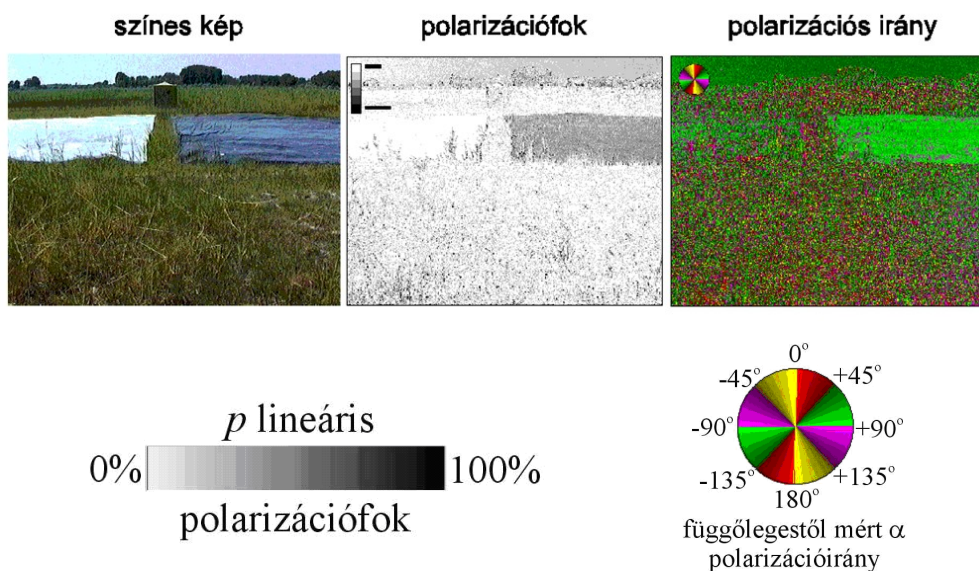
2. táblázat: A vizsgálat ideje alatt a legnagyobb egyedszámban előkerült fajok listája
(n>100)

taxon	összes egyedszám 2005. év
<i>Helophorus</i> spp.	24590
<i>Sigara lateralis</i>	3375
<i>Enochrus quadripunctatus</i>	3243
<i>Helochares obscurus</i>	2478
<i>Enochrus affinis</i>	1937
<i>Hydroglyphus geminus</i>	1926
<i>Sigara falleni</i>	1446
<i>Hydroporus fuscipennis</i>	1387
<i>Berosus frontifoveatus</i>	730
<i>Hydrochus</i> spp.	697
<i>Anacaena limbata</i>	548
<i>Enochrus bicolor</i>	365
<i>Graptodytes bilineatus</i>	248
<i>Cymbiodyta marginella</i>	235
<i>Hydrobius fuscipes</i>	224
<i>Sigara striata</i>	219
<i>Laccophilus minutus</i>	205
<i>Dryops</i> spp.	128
<i>Rhantus suturalis</i>	125
<i>Hydroporus angustatus</i>	115
<i>Berosus signaticollis</i>	109

5.2. A mintavételi módszer tesztelésének eredményei

5.2.1 Szín

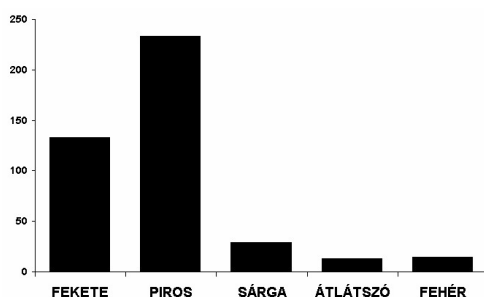
A 2004-ben végzett elővizsgálatok egyik fázisa a különböző színű fóliák hatásfokának különbségeit állapította meg. A vízszintesen kiterített fóliák színük függvényében eltérő fénypolarizáló képességgel rendelkezhetnek (6. ábra). Mint a korábbi fejezetben említettük a vízirovarok akkor tudják megtalálni az élőhelyet, ha az arról visszavert fény polarizációfoka magas, illetve a polarizáció iránya a vízszinteshez közeli.



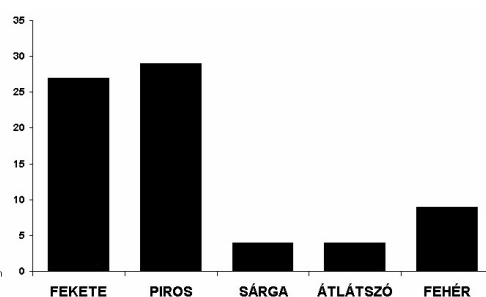
6. ábra: A fehér és a fekete mezőgazdasági műanyag fólia polarizációs mintázatai
[HORVÁTH (1995) munkája nyomán]

A fekete és a piros színű fólia kimagaslóan nagy egyedszámot és fajszámot „produkált”, míg a sárga, átlátszó és fehér fóliák ebben a tekintetben messze alulmaradtak az előző kettő eredményeihez képest (7. és 8. ábra). A piros fólia az esti órákban még a fekete fólia eredményeit is felülmúlta, ami elsősorban a *Helophorus* fajok nagy egyedszámának

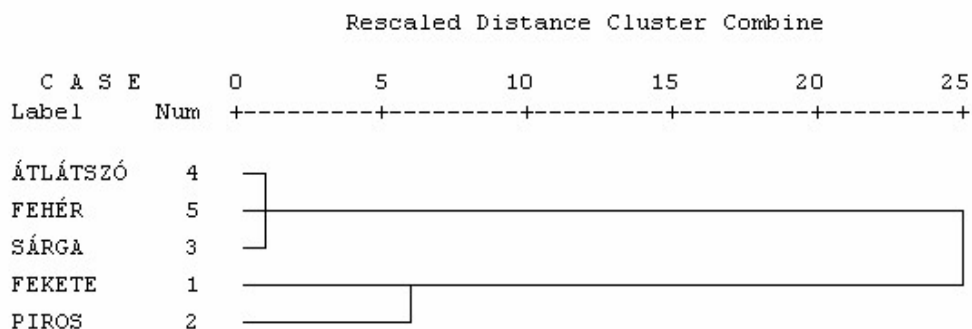
köszönhető. A sárga, átlátszó és fehér fóliákon szinte csak akkor fogtunk rovarokat, amikor azok felszíne az esti lehűlés következtében bepárasodott. Mind fajszámban (ANCOVA: $F = 17,162$, $df = 4$, $p = 0,001$), mind egyedszámban (ANCOVA: $F = 27,345$, $df = 4$, $p = 0,0003$) szignifikáns különbség volt a fóliák fogási eredményei között. Az utólagos összehasonlítások során a fekete és a piros fólia között mindkét jellemzőt tekintve szignifikáns különbséget nem tudtunk kimutatni, ugyanakkor a másik három fólia eredményei szignifikánsan különböztek ezektől (fajszám: $0,005 < p < 0,007$, egyedszám: $0,0006 < p < 0,04$), de egymástól nem. A klaszteranalízisek alapján a piros és fekete fóliák szintén különböztek a másik három fóliától mind a fajenkénti egyedszám, mind a fajkészlet tekintetében (9. és 10. ábra).



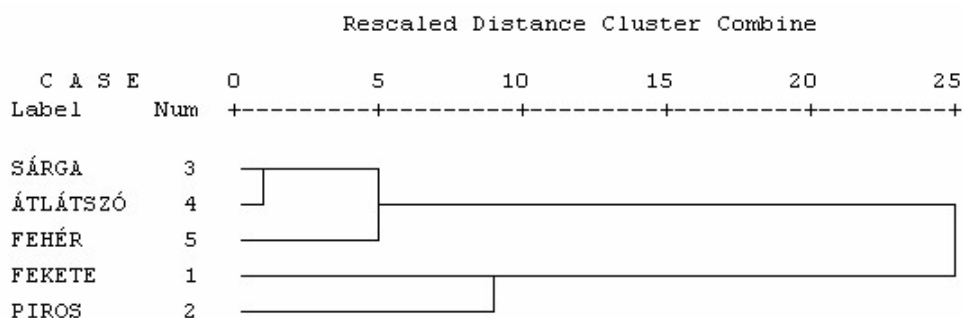
7. ábra: A különböző színű fóliákon tapasztalt átlagos összegyedszám (X tengely: a különböző színű fóliák, Y tengely: összes egyedszám)



8. ábra: A különböző színű fóliákon tapasztalt fajszám (X tengely: különböző színű fóliák, Y tengely: összes fajszám)



9. ábra. A különböző színű fűliák összevetése a taxononkénti egyedszám alapján

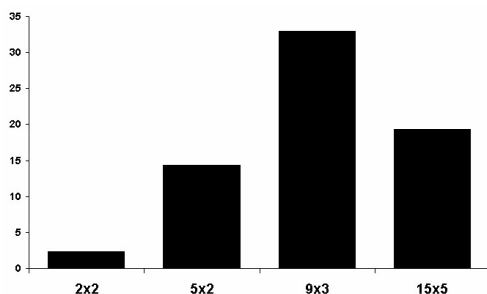


10. ábra. A különböző színű fűliák összevetése a taxonok jelenléte -hiánya alapján

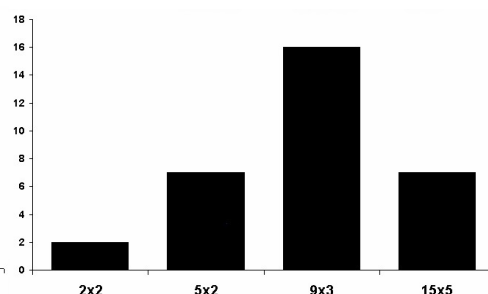
5.2.2 Méret

A fűliaméret vizsgálatok során számunkra is meglepő eredmény született. A 9×3 méteres fűlia mind abszolút egyedszámban, mind fajszámban kimagasló eredményeket mutatott (11. és 12. ábra). A 15×5 méteres fűliához képest is majdnem duplája volt az egyedszám. A 9×3 méteres fűliáról 9 olyan faj került elő, amely a többi méretről nem, és emellett az összes olyan fajt megtaláltuk, amelyet a többi fűlián is, a legtöbb esetben a többinél nagyobb egyedszámban. A fűliák fogási eredményei között mind fajszámban (ANCOVA: $F = 8,454$, $df = 3$, $p = 0,007$) mind egyedszámban (ANCOVA: $F = 14,969$, $df = 4$, $p = 0,001$) szignifikáns különbség volt. Az utólagos összehasonlítások alapján fajszámban a 9×3 és 2×2 ($p = 0,005$) illetve 15×5

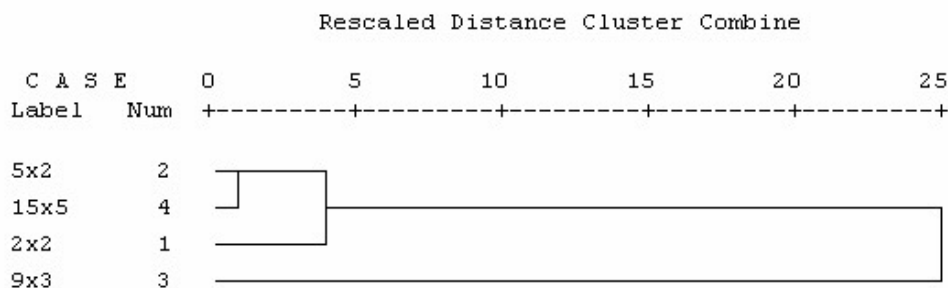
és 2×2 méteres ($p = 0,067$ marg. szign.) fóliák között volt tapasztalható lényegesebb eltérés, míg egyedszám tekintetében a 2×2 és 5×2 összehasonlítás kivételével minden esetben szignifikáns különbségeket kaptunk ($0,001 < p < 0,024$). A fajkészletet és a fajenkénti mennyiségi adatokat clusteranalízissel vizsgálva a különbségek még határozottabban nyilvánultak meg. Elmondható, hogy a fajkészletében a 9×3 méteres fólia bizonyult teljesen különállónak (13. ábra) míg az egyedszámok alapján a 2×2 fólia különült el teljesen a többitől a nagyon alacsony egyedszám miatt (14. ábra)



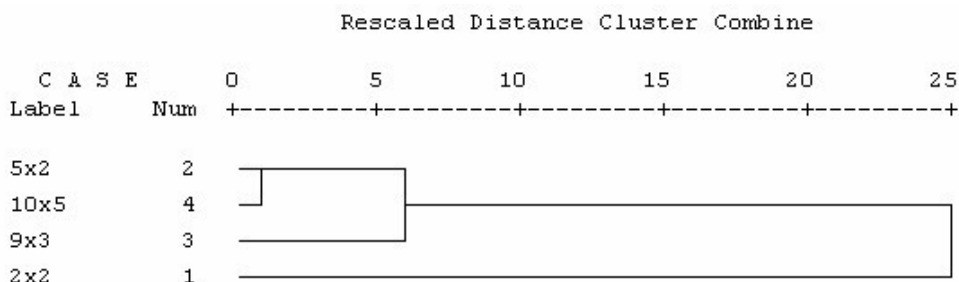
11. ábra. A különböző méretű fóliákon tapasztalt összegyedszám (X tengely: a fóliák mérete, Y tengely: összes egyedszám)



12. ábra. A különböző méretű fóliákon tapasztalt fajszám (X tengely: a fóliák mérete, Y tengely: összes fajszám)



13. ábra. A különböző méretű fóliák összevetése a taxonok jelenléte -hiánya alapján



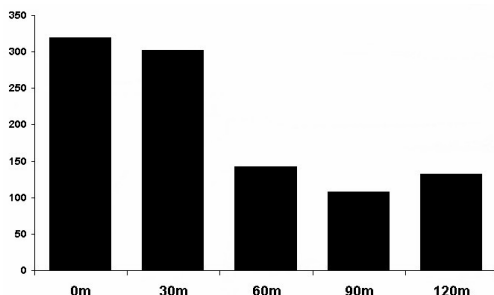
14. ábra. A különböző méretű fóliákon tapasztalt m^2 -re standardizált egyedszám

A fentiek alapján valószínű, hogy e méretek közül a 9×3 méteres fóliaméret az, ami az ott élő rovarok számára leginkább megfelelő / keresett méretű víztestet modellezi. Ezen felül további praktikuma is van e méretnek: egy ekkora területet még képes egy ember „legyűjteni”. Elmondható tehát, hogy a statisztikailag is a legalkalmasabbnak bizonyult méret a gyakorlatban is a legkönnyebben használható a terepi munka szempontjából.

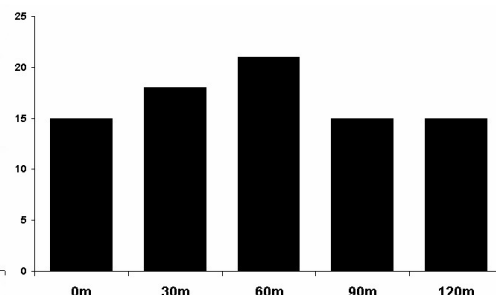
5.2.3 Távolság

A víztértől különböző távolságra elhelyezett fóliákon a távolság növekedésével az összes egyedszám folyamatos csökkenését tapasztaltuk (15. ábra), a különbség szignifikáns volt (ANCOVA: $F = 4,708$, $df = 4$, $p = 0,021$), a két legközelebbi (0 m, 30 m) fólia fogási eredményei egyedszám tekintetében szignifikánsan különböztek a legtávolabbi (90 m, 120 m) kettőtől ($p \approx 0,05$). A fajszám némiképp emelkedett 60 méteres távolságig, majd visszaállt az eredeti szintre (16. ábra), de szignifikáns különbséget nem sikerült igazolnunk. A fajenkénti mennyiségi adatok alapján (17. ábra) a 0 m és 30 m fóliák nagy egyedszámuk alapján teljesen elkülönültek a többitől, míg a fajkészlet alapján (18. ábra) ugyanilyen elkülönülés mellett átmenet volt tapasztalható a 90 méteres távolsággal. Az egyes fajok a távolságra különbözőképpen reagáltak (19. ábra), a *Helochares obscurus* és a *Hygrotus inaequalis* fajok egyedszáma folyamatosan, drasztikusan csökkent, más fajok

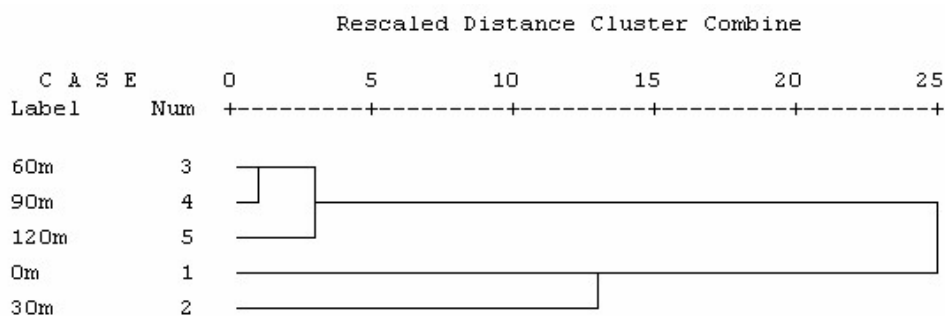
egyedszáma a távolsággal folyamatosan nőtt (*Hydrobius fuscipes*), míg ismét más fajok egyedszáma nagyjából azonos szinten maradt (*Helophorus* spp.).



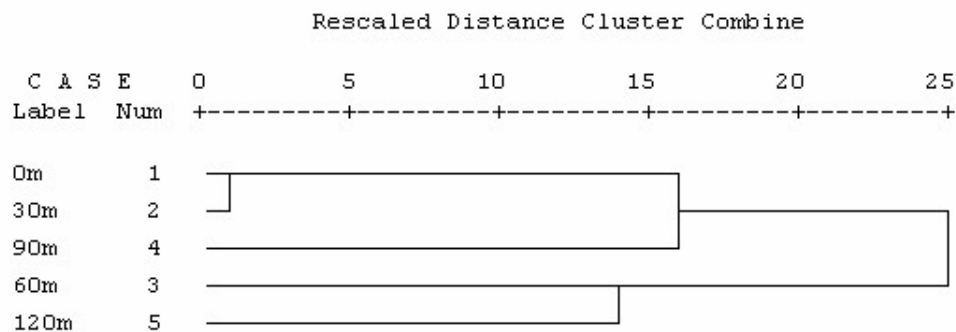
15. ábra: A különböző távolságban elhelyezett főlíákon tapasztalt összegyedszám
(X tengely: a főlíák víztértől való távolsága, Y tengely: összes egyedszám)



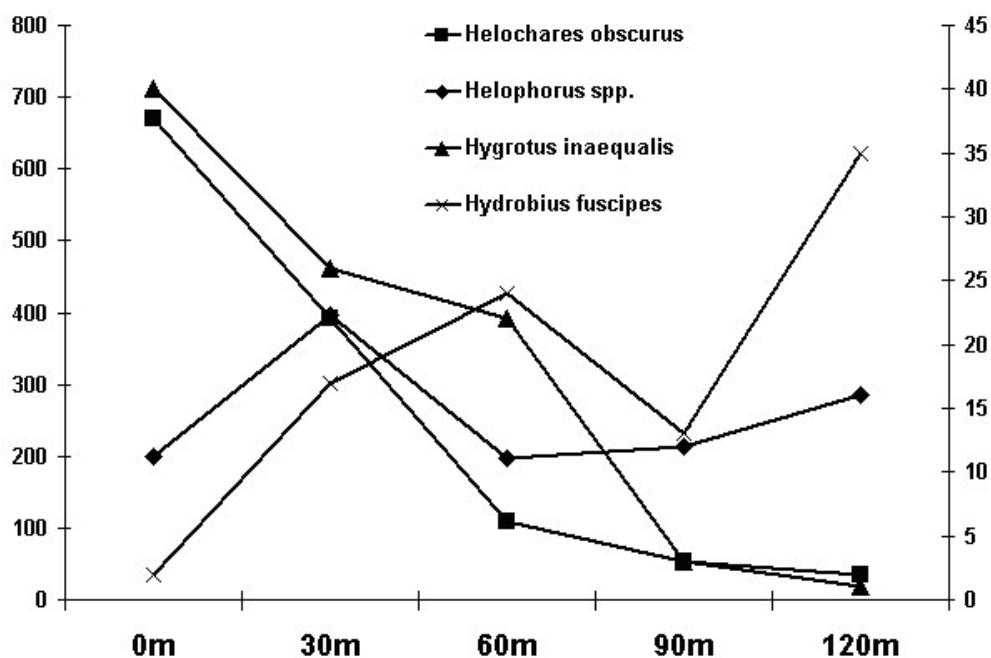
16. ábra: A különböző távolságban elhelyezett főlíákon tapasztalt összefajszám
(X tengely: a főlíák víztértől való távolsága, Y tengely: összes fajszám)



17. ábra. A különböző távolságban elhelyezett főlíák összevetése a taxononkénti egyedszám alapján



18. ábra. A különböző méretű főlíák összevetése a taxonok jelenléte -hiánya alapján

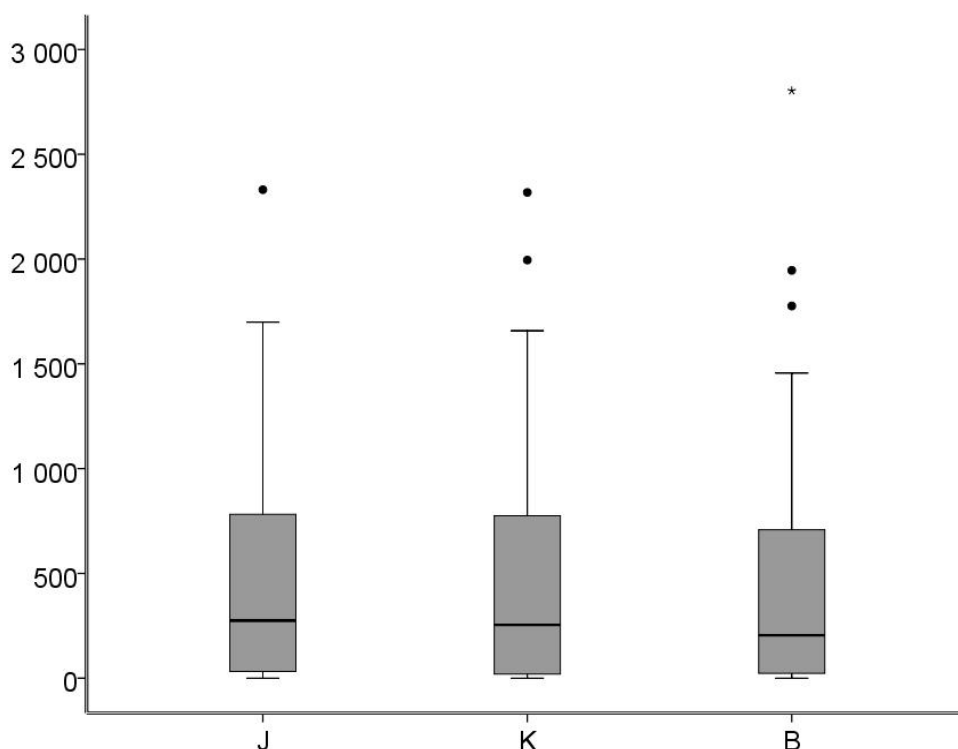


19. ábra. A különböző távolságban elhelyezett főlíákon tapasztalt egyedszámok alakulása 4 gyakori taxon esetén (X tengely: a főlíák víztéről való távolsága, bal oldali Y tengely: *Helophorus* spp., *Helochares obscurus* egyedszám, jobb oldali Y tengely: *Hygrotus inaequalis*, *Hydrobius fuscipes* egyedszám)

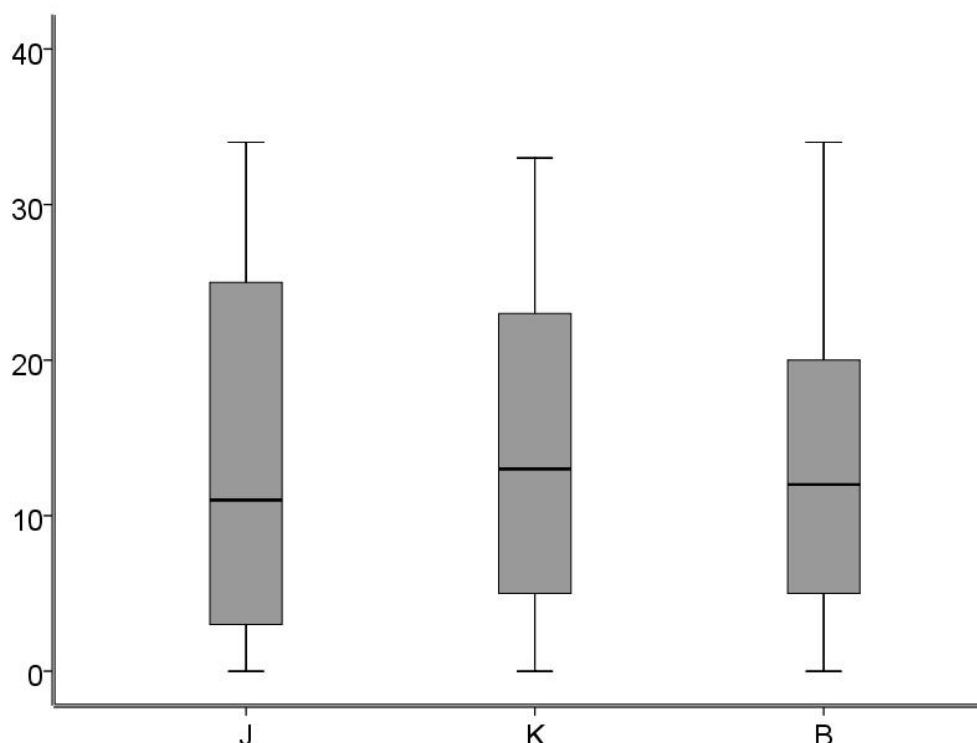
Az elővizsgálatok tapasztalataiból kiindulva tehát a kutatások folytatásához a legmegfelelőbb eszköznek a már korábban is alkalmazott 9×3 méteres alapterületű, a víztértől 30 méter távolságban elhelyezett, fekete színű mezőgazdasági fólia bizonyult.

5.3. A három mintavételi fólia összevetése

Munkánk során 3 mintavételi fóliával (J jelű = jobb oldali fólia, K jelű = középső fólia, B jelű = bal oldali fólia) dolgoztunk párhuzamosan, hogy megfelelő számú ismétlést biztosítsunk. A J jelű fólián az egyedek 33,04 %-át, a K jelű fólián 34,09 %-át, míg a B jelű fólián 32,86 %-át sikerült befogni.



20. ábra: A három fólia fogási eredményeinek összehasonlítása az egyedszám alapján (X tengely: J= jobb oldali fólia, K= középső fólia, B= bal oldali fólia, Y tengely: összegyedszám, a dobozdiagrammokon szürke színnel az interquartilis terjedelem, fülekkel a standard hiba, fekete vonal a medián, míg pontok jelzik az outlier és csillag az extrém adatokat).



21. ábra: A három fólia fogási eredményeinek összehasonlítása a fajszám alapján (X tengely: J= jobb oldali fólia, K= középső fólia, B= bal oldali fólia, Y tengely: fajszám, a dobozdiagramokon szürke színnel az interquartilis terjedelem, fülekkel a standard hiba, fekete vonal a medián).

Ugyanezen arányok a fajszám tekintetében a következőképp alakultak: J = 33,17 %, K = 32,19 %, B = 34,63 %. Minden fólián megföttuk az összes fajszám több mint 70 %-át (B = 78,89 %, K = 73,33 %, J = 75,56 %.). A fogási eredmények alapján a fóliák közt sem egyedszámban (20. ábra: ANOVA: $F = 0,011$, $df = 87$, $p = 0,989$), sem fajszámban (21. ábra: ANOVA: $F = 0,038$, $df = 87$, $p = 0,963$) nem volt megfigyelhető szignifikáns különbség.

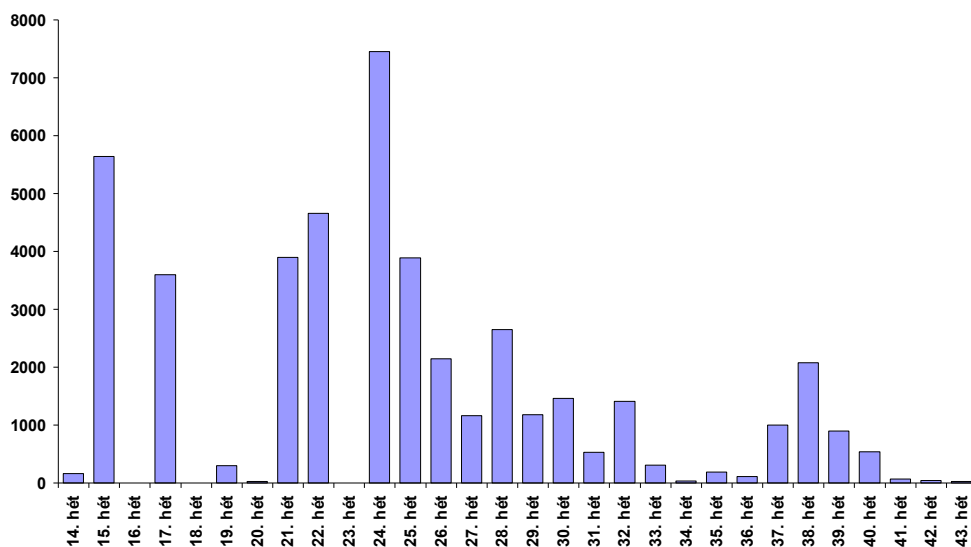
Mivel a három fólia közt nem volt kimutatható különbség, ezért a disszertáció további részében a 3 fólia összesített fogási eredményei alapján dolgoztunk, kivéve azt az esetet (PRC analízis), ahol szükség van az analízishez az ismétlésekre.

5.4. Évszakos diszperzió

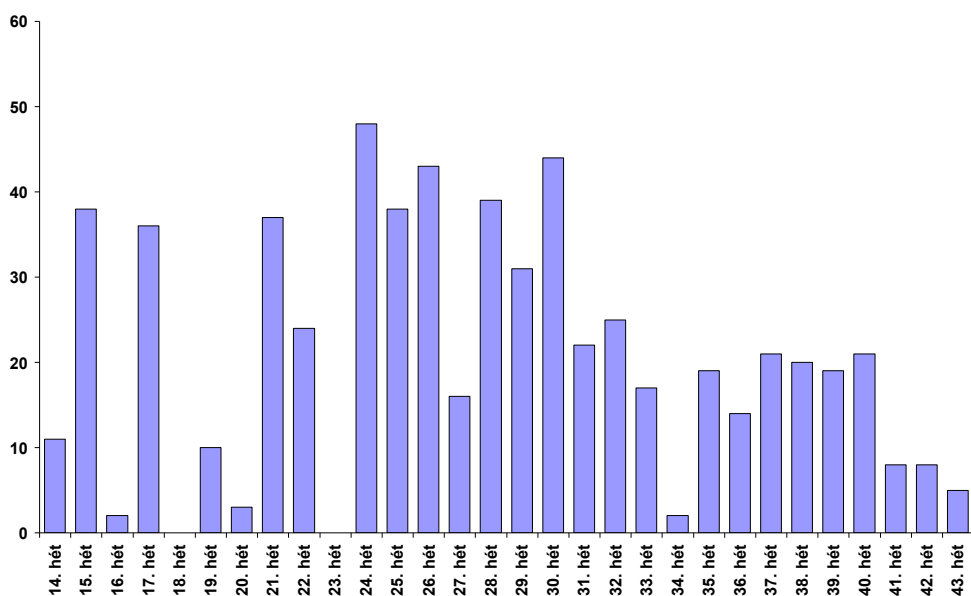
5.4.1. Az összes egyedszám és fajszám alakulása illetve a családok szerinti megoszlás az egyes mintavételi napokon

2005. évben a néhol szélsőséges időjárás ellenére sikerült egy teljes vegetációperióduson keresztül nyomon követnünk a rovarok diszperzióját (22. ábra). Az első egyedeket április (14. hét) elején gyűjtöttük be a főlíákról. Eltekintve az egyes mintavételi napok repülésre alapvetően alkalmatlan időjárásától – mint a viharos erejű szél, egész napon át szakadó eső (16., 18., 20., 23., és a 34. hét) – a rovarok tömeges diszperziója már a 15. héten megkezdődött és kisebb visszaesésekkel, de a 32. hétig tartott, a legmagasabb egyedszámot a 24. héten tapasztaltuk. Ekkor 7454 egyedet gyűjtöttünk be, ami az egész évben fogott egyedek 16,41 %-a. Ezt követően csökkent a repülő egyedek száma, de a 38. héten még megfigyelhető volt egy kisebb csúcs (5 %). E kisebb lokális csúcs után a diszperzió fokozatosan lecsengett, a 43. héten sikerült befogni az utolsó egyedet, azt követően diszperzió már nem történt.

A fajszám tekintetében a diszperzió egyenletesebb képet mutatott (23. ábra). Alapvető tendencia, hogy a nagy egyedszámú napokon a fajszám is jelentős volt, míg a kis egyedszámú napokon a fogott fajok száma is alacsonyabb értéknek adódott. Az egyedek számát az egyes mintavételi napokon bemutató 22. ábrán tapasztalt lokális csúcs (38. hét) napján a fajszám már nem érte el a globális csúcs alkalmával fogott fajok számát.

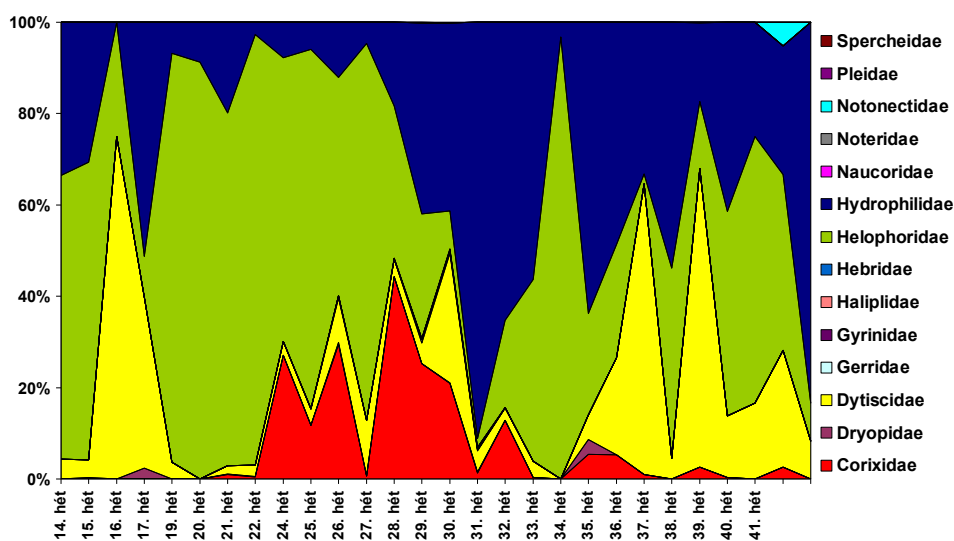


22. ábra: Az összes egyedszám alakulása az egyes mintavételi napokon
(X tengely: mintavételi napok, Y tengely: összes egyedszám)



23. ábra: Az összes fajszám alakulása az egyes mintavételi napokon
(X tengely: mintavételi napok, Y tengely: összes fajszám)

Az egyes mintavételi napon a családok egyedszám szerinti megoszlása alapján (24. ábra) a Helophoridae, Hydrophilidae, Dytiscidae és a Corixidae család fajai azok, melyek a legnagyobb egyedszámban képviseltették magukat az adott napon fogott összes egyedszámhoz viszonyítva. Az egyes jó röpképességű fajokból álló családok – a Helophoridae és a Hydrophilidae család – minden mintavételi napon jelen voltak. A mintavételi napok többségénél e két család adta a befogott egyedek 80 %-át, két mintavételi napon (20. és 34. hét) pedig csak ennek a két családnak a képviselőit gyűjtöttük be a föliákról. A Dytiscidae család tagjai az előbb említett két mintavételi nap kivételével megtalálhatóak voltak a repülő rovarok között. Három mintavételi napon 60 %-nál is nagyobb arányban fordultak elő, de a többi alkalommal is számos e családba tartozó faj keresett új vízteret. A Corixidae család reprezentáltsága egy esetben (28. hét) érte el a 40 %-ot, míg további öt napon a 20 %-ot.



24. ábra: A családok előfordulása az egyes mintavételi napokon
(X tengely: mintavételi napok, Y tengely: az egyes családok százalékos részesedése az összes egyedszám alapján)

A többi mintavételi napon 5 % körül képviseltették magukat a repülő egyedek között. A fentebb nem említett családok részesedése az egyedszámokból olyan csekély mértékű, hogy az ábrán érdemben megjeleníteni nem lehetett. Ezeknek a családoknak a reprezentáltsága csak abban esetben lépte át az 1 %-ot, amikor a mintavételi napon kevés számú egyedet fogtunk (35., 42. hét).

5.4.2. Fajszintű évszakos diszperziós mintázatok

Az összesített egyedszámok és fajszámok alakulása, valamint a családok megoszlása az egyes mintavételi napokon csak a diszperzió általános jellemzőiről adnak tájékoztatást, azonban a teljes évre vonatkozó (áprilistól-októberig) tényleges diszperziós dinamikát kizárólag az egyes fajok fogási eredményeinek értékelése és összesítése után deríthetjük fel. Terjedelembeli korlátok miatt minden egyes faj diszperziós dinamikájának éves ábráját nem adhatjuk közre, továbbá a rendezetlen információk sokasága is elterelné a figyelmet a dinamikákban megfigyelhető tendenciákról. A nagy egyedszámú fajok (>100) diszperziós dinamika ábrái a függelékben megtalálhatók (11.2. fejezet: 38-58. ábra). Az egyes fajok a diszperziós dinamikájukban (= nyers adat: az egyes mintavételi napokon tapasztalt egyedszámok változása) megfigyelhető tendenciák (= a dinamikákban tendenciózan felismerhető csúcsok) alapján jól definiálható „évszakos diszperziós mintázatokba” (= diszkrétan elkülöníthető diszperziós „stratégia”, melybe az azonos tendenciával jellemezhető fajok tartoznak) sorolhatók. Az eredmények bemutatása során törekedtünk erre a hármas egységre, hogy információvesztés nélkül tudjunk a diszperziós dinamikákban olyan tendenciákat kimutatni, melyekből levezethetőek a teljes évre vonatkozó diszperziós mintázatok. A tendenciák felismerését nehezéssé tenné, ha az

egyes mintavételi napok fogási eredményeit a mintavételi napokat (heteket), összevont mintavételi napokat (pl. kéthetenként) vagy hónapokat alapul vevő szempontrendszer alapján értékelnénk. Annak érdekében, hogy pontosabb képet alkothassunk a teljes vegetációs periódusra (áprilistól-októberig) vonatkozó diszperziós mintázatokról az egyes mintavételi napok fogási eredményeit „évszakok” szerinti (tavasz, nyár, ősz) értékelésnek vetettük alá (ld. 3. táblázat), amely alapján kialakítottuk az évszagos diszperziós mintázatokat.

3. táblázat: A mintavételi napok csoportosítása évszakok szerint

14. hét	15. hét	16. hét	17. hét	18. hét	19. hét	20. hét	21. hét	22. hét	23. hét	24. hét	25. hét	26. hét	27. hét	28. hét	29. hét	30. hét	31. hét	32. hét	33. hét	34. hét	35. hét	36. hét	37. hét	38. hét	39. hét	40. hét	41. hét	42. hét	43. hét
Tavasz						Nyár										Ősz													

Az egyes fajok évszakonkénti százalékos megoszlását, mint első megközelítést a 4. táblázatban foglaltuk össze. A fajok százalékos megoszlása évszakonként változott. Több olyan faj is volt, melynek egyedei mindhárom évszakban jelen voltak a repülő rovarok között (pl. *Enochrus quadripunctatus*, *Helochares obscurus*, *Enochrus bicolor*, *Hygrotus impressopunctatus*, *Berosus signaticollis*), azonban közöttük nem volt olyan, amelyik mindhárom évszakban közel azonos százalékos megoszlást mutatott volna. A legtöbb esetben egy évszakban fogtuk az adott faj egyedeinek többségét. Négy taxonnál az is előfordult, hogy valamelyik évszakban egyáltalán nem képviseltették magukat a diszperzáló rovarok között (*Sigara lateralis*, *Sigara striata*, *Hydrochus* spp., *Enochrus testaceus*).

4. táblázat: Az egyes fajok évszakonkénti százalékos részaránya

taxon	tavaszi % (14-20. hét)	nyári % (21-33. hét)	ősz % (34-43. hét)
Tavaszi			
<i>Anacaena limbata</i>	92,5	6,6	0,9
<i>Hydrochus</i> spp.	87,2	12,8	0
<i>Hydroporus fuscipennis</i>	84,9	15	0,1
<i>Dryops</i> spp.	81,3	14,1	4,7
<i>Graptodytes bilineatus</i>	71,4	27,4	1,2
<i>Hydroporus angustatus</i>	70,4	22,6	7
<i>Cymbiodyta marginella</i>	61,3	36,2	2,6
<i>Hydrobius fuscipes</i>	58,5	19,2	22,3
<i>Helochaeres obscurus</i>	50,1	44,4	5,5
Nyári			
<i>Sigara falleni</i>	0,1	99,8	0,1
<i>Sigara lateralis</i>	0	98,6	1,4
<i>Sigara striata</i>	0	98,6	1,4
<i>Berosus frontifoveatus</i>	5,2	93,8	1
<i>Laccophilus minutus</i>	4,4	78	17,6
<i>Helophorus</i> spp.	17,8	76,4	5,8
Ősz			
<i>Rhantus suturalis</i>	4	26,4	69,6
<i>Hydroglyphus geminus</i>	0,3	37,7	61,9
<i>Enochrus affinis</i>	17	25,8	57,2
Nem egyértelműen besorolható			
<i>Enochrus bicolor</i>	27,7	71,8	0,5
<i>Berosus signaticollis</i>	34,9	61,5	3,7
<i>Enochrus quadripunctatus</i>	12,3	66,1	21,6

A fajok tömeges diszperziója többnyire csak az egyik évszakban volt megfigyelhető. A mintázatba sorolást a fajok évszakonkénti százalékos megoszlása alapján végeztük el (4. táblázat). Az egyes évszakokban a fajok tömeges diszperziója alapján tehát tavaszi, nyári, és őszi évszakai diszperziós mintázatokat tudunk elkülöníteni. Tavaszi ill. őszi diszperziós mintázatba soroltunk minden olyan fajt, melyek egyedeinek legalább 50 %-a ezekben az

évszakokban érkezett a főliákra. Nyári diszperziós mintázatba soroltunk minden olyan fajt, melyek egyedeinek legalább 75 %-át a nyári hónapokban gyűjtöttük. Azért állapítottunk meg itt magasabb százalékos arányt, mert az egyedszámok évszagos összesítése alapján a nyári hónapok során fogtuk a legtöbb egyedet, és ebbe az évszakba esett 13 is a 30 mintavételi napból. Ekkor voltak az egyedek (és a fajok is) a legaktívabbak. Azért tehát, hogy a mintázatok markánsabban elválaszthatóak legyenek, a nagy egyedszámú évszakban nagyobb százalékos határértéket állapítottunk meg. A besorolt fajokon kívül több olyan faj is volt, amely mindhárom évszakban aktív volt, vagy nem érte el az általunk az évszakra meghatározott százalékos arányszámot.

A mintázatokon belül további felosztásra nyílt lehetőségünk az alapján, hogy egy évszakban az adott százalékot egy állandó kis egyedszámú jelenlét vagy egy kiugró diszperziós aktivitás okozta. Ez lehetőséget adott arra, hogy kezeljük a százalékos bontás alapján nem egyértelműen besorolható fajok helyzetét is.

Az egyes mintázatok, almintázatok bemutató ábrán (25. ábra) az átláthatóság kedvéért csak egyetlen faj diszperziós dinamikáját mutatjuk be, amelyik jellemző a többi fajra is, melyek az ábrán külön felsorolásra kerültek. Az alkalmazott mintavételi módszer (mintavételi napok) miatt célszerű lenne az oszlopdiagram általi megjelenítés, azonban a diszperziós mintázatokba és almintázatokba sorolás alapja nem az adott napon fogott konkrét egyedszámok, hanem a dinamikában megfigyelhető tendenciák, ezért azok megjelenítése informatívabb és jobban érzékeltethető a vonaldiagramos ábrák használatával.

➤ Tavaszi évszakos diszperziós mintázat

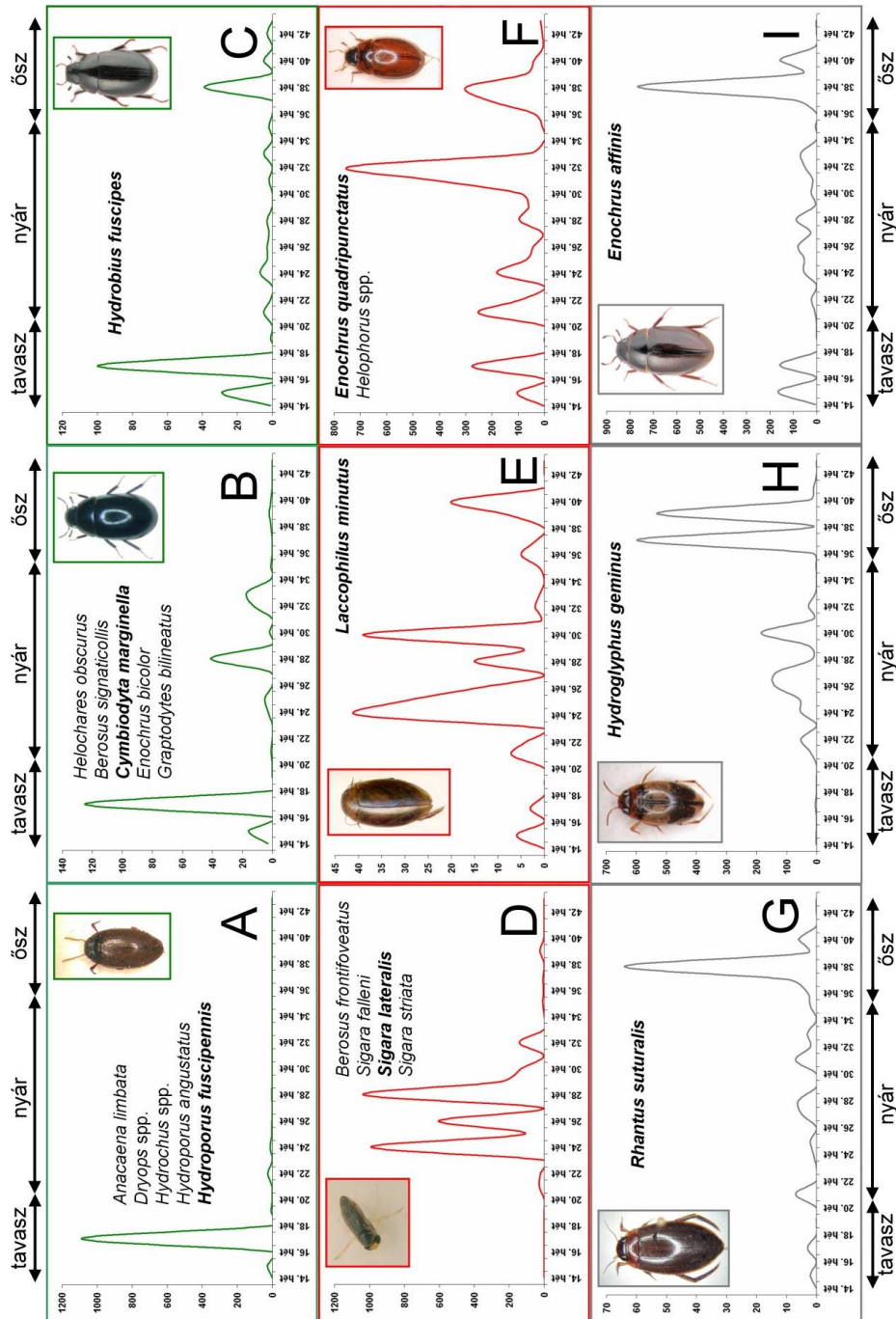
Ebbe a mintázattípusba soroltuk azokat taxonokat, melyek tömeges diszperziója kiugróan magas aktivitással a 16-18. hét közé esett. A tavaszi fő mintázaton belül 3, egymástól jól elváló almintázatot különítettünk el. A tavaszi almintázatba lehet besorolni azokat a taxonokat, melyek aktivitása a két másik évszakban még akkor sem produkált lokális csúcsot, ha százalékosan magas volt a részaránya (25/A. ábra: *Hydroporus fuscipennis*, *Hydrochus* spp., *Anacaena limbata*, *Dryops* spp., *Hydroporus angustatus*). Ezeknek a fajoknak a diszperziós dinamikájában jellemző tendencia, hogy egyetlen globális csúcs alakult ki. A diszperziós aktivitás folyamatosan növekedett, amíg el nem érte a globális csúcsot, majd fokozatosan csökkent. Bár a legtöbb ebbe a mintázatba sorolt taxon a mintavételi periódus végéig jelen volt, az egyedszám már egyik mintavételi napon sem emelkedett meg jelentősen, még kisebb diszperziós csúcs sem alakult ki a további évszakokban. A diszperzió dinamikája jellegzetes haranggörbét mutatott. Voltak olyan fajok, melyek tömeges diszperziója a tavaszi hónapokban zajlott le, azonban a többi évszakban is nagy egyedszámban landoltak a főláaikon. A nyári almintázatba tartoznak azok a fajok, melyekből a tavaszi tömeges diszperzió mellett a nyári (25/B ábra: *Helochares obscurus*, *Graptodytes bilineatus*, *Cymbiodyta marginella*) hónapokban produkáltak egy lokális csúcsot. Az őszi almintázat képviselője az őszi hónapokban (25/C. ábra: *Hydrobius fuscipes*) is relatíve nagy egyedszámú kiugró diszperziót mutatott. A *Hydrobius fuscipes* a nyári hónapokban is végig jelen volt a repülő rovarok között, de a diszperzióban nem volt megfigyelhető tömeges, kiugró aktivitási időszak, egyedszáma végig nagyon alacsony maradt, repülése esetleges, mindössze néhány egyedre korlátozódott.

Az *Enochrus bicolor* (tavasz: 27,7 %, nyár: 71,8 %, tavasz: 0,5 %) és a *Berosus signaticollis* (tavasz: 34,9 %, nyár: 61,5 %, tavasz: 3,7 %) fajok első

megközelítésben (lásd 4. táblázat) nem felenek meg a diszperziós mintázat besorolási kritériumnak (50% tavasz vagy 75% nyár). Mindkettőnek a nyári hónapokban volt ugyan a legmagasabb a részaránya, azonban emögött nem jelent meg kiugróan magas, globális csúcsot eredményező aktivitás. Nyáron csak kisebb egyedszámú diszperzió volt megfigyelhető, viszont ez több napon keresztül is tartott. A tavaszi hónapokban ugyanakkor e két faj jellemzően a legnagyobb egyedszámmal bíró, kiugróan magas diszperziós aktivitást produkált (igaz, csak egy vagy két napon, de akkor óriási egyedszámban), mely alapján ez a két, eddig nem besorolt fajt egyértelműen a tavaszi mintázat nyári almintázatába sorolható (lásd 25/B. ábra).

➤ Nyári évszakos diszperziós mintázat

Ebbe a mintázatba sorolhatók azok a fajok, melyeknek a kiugróan magas egyedszámú tömeges diszperziója a nyári hónapokra tehető. A nyári hónapok magas fogott egyedszáma alapján előzetesen azt vártuk volna, hogy ebbe a mintázatba lesz a legtöbb faj besorolható, de várakozásainkat az adatok nem igazolták. A mintázaton belül három almintázatot tudtunk elkülöníteni. A nyári almintázatba (25/D. ábra) az alábbi fajok kerültek besorolásra: *Berosus frontifoveatus*, *Sigara falleni*, *Sigara striata*, *Sigara lateralis*. E négy faj egyedeinek több mint 90 %-a ebben a periódusban emelkedett a levegőbe. Ezeknél a fajoknál a dinamikát ábrázoló görbe felfutása a 23. héten kezdődött és bár az egyedszám nem egyenletesen magas, mégis heteken átívelő, és kitartott egészen a 30. hétig. A nyári mintavételi napok előtt (tavasz), és után (ősz) e fajok egyedei kis egyedszámban ugyan képviseltették magukat a repülő egyedek között, de jelentős aktivitást már nem mutattak.



25. ábra: az évszakos disperziós mintázatok és álmintázatok ábrázolása a disperziós dinamikák alapján egy-egy jellemző faj példáján bemutatva. Az azonos mintázatba és álmintázatba tartozó többi faj neve szintén fel van tüntetve az ábrán. Tavaszi mintázat: zöld keret (A-C); nyári mintázat: piros keret (D-F); őszi mintázat: szürke keret (G-I). (X tengely: mintavételi napok, évszakos besorolással, Y tengely: összes egyedszám)

Tavaszi almintázatot nem lehet egyértelműen elkülöníteni. Őszi almintázatba került besorolásra a *Laccophilus minutus* (25/E. ábra), mivel egyedei a nyári diszperziós csúcs mellett ősszel mutattak kiugró százalékos (17,6%) diszperziós aktivitást. Hasonló a dinamikája, ugyanakkor mégis külön almintázatba soroltuk a *Helophorus* fajokat és az eddig nem egyértelműen besorolt *Enochrus quadripunctatus* fajt, hiszen az egyedeiknek többsége – legmagasabb csúcsokkal – nyáron keresett új vízteret, és az őszi hónapokban is mutattak újabb aktivitást, de az őszi lokális csúcshoz hasonló mértékben a tavaszi mintavételi napokon is jelentős volt a repülésük, ezért ez a két faj a nyári mintázaton belül az egyedül itt megjelenő tavasz-őszi almintázatba került besorolásra (25/F. ábra).

➤ **Őszi évszakos diszperziós mintázat**

Ebbe a mintázattípusba azokat a fajokat soroltuk, melyek globális diszperziós csúcsa az őszi hónapokra tehető. Ezen fajok esetében a diszperzió már a tavaszi hónapokban elkezdődött és folyamatosan oszcillál a repülő egyedek száma, de a globális csúcsot az őszi hónapokban érték el. A más évszakban mutatott repülési aktivitási csúcsok miatt az *Enochrus affinis* a tavaszi almintázatba (25/G. ábra), a *Hydroglyphus geminus* (25/H. ábra) a nyári almintázatba és a *Rhantus suturalis* az őszi almintázatba (25/I. ábra) került besorolásra.

Az egyes nagy egyedszámban fogott fajok évszakos diszperziós mintázatokba és ezeken belül almintázatokba sorolását az 5. táblázat összegzi.

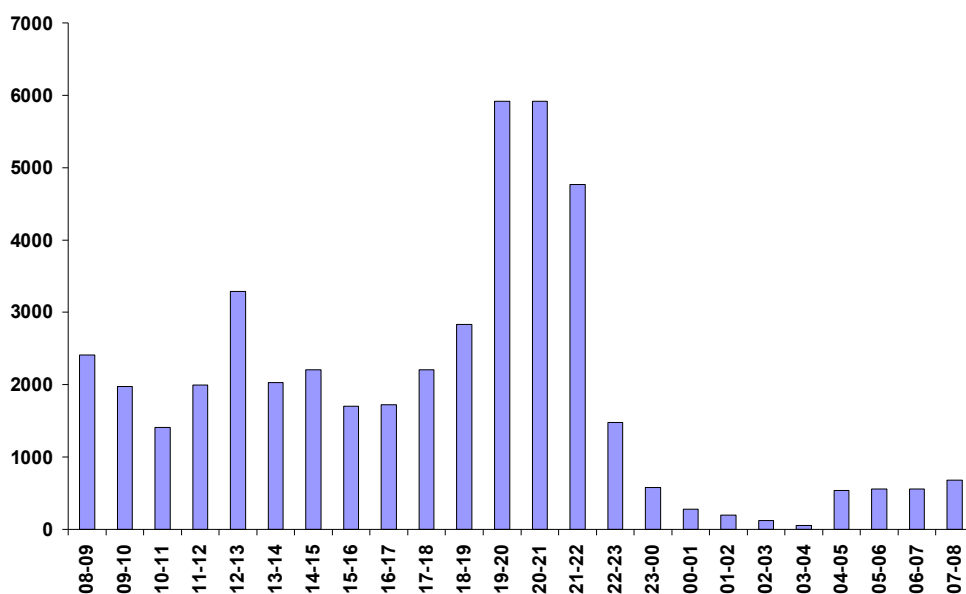
5. táblázat: a fajok évszakos diszperziós mintázatokba és almintázatokba sorolása az évszakos diszperziós dinamika alapján (M= mintázat, AM= almintázat)

M	AM	<i>Taxonok</i>
tavas	tavas	<i>Hydroporus fuscipennis</i> , <i>Hydrochus</i> spp., <i>Anacaena limbata</i> , <i>Dryops</i> spp., <i>Hydroporus angustatus</i>
	nyár	<i>Helochaeres obscurus</i> , <i>Enochrus bicolor</i> , <i>Graptodytes bilineatus</i> , <i>Cymbiodyta marginella</i> , <i>Berosus signaticollis</i>
	ősz	<i>Hydrobius fuscipes</i>
nyár	tavas	<i>NINCS</i>
	nyár	<i>Sigara lateralis</i> , <i>Sigara falleni</i> , <i>Sigara striata</i> , <i>Berosus frontifoveatus</i>
	ősz	<i>Laccophilus minutus</i>
	tavas- ősz	<i>Enochrus quadripunctatus</i> , <i>Helophorus</i> spp.
ősz	tavas	<i>Enochrus affinis</i>
	nyár	<i>Hydroglyphus geminus</i>
	ősz	<i>Rhantus suturalis</i>

5.5. Napszakos diszperzió

5.5.1. Az összes egyedszám és fajsza szám alakulása illetve a családok szerinti megoszlás az egyes mintavételi órákban

A 2005. évben fogott vízirovarok összesített egyedszámából megállapított napszakos diszperziós dinamika (26. ábra) jól meghatározható, jellegzetes tendenciát követ. Az összesített egyedszámok alapján nincs olyan órája a napnak, amely teljesen alkalmatlan lett volna a levegőbe emelkedésre (kivéve, ha a szélsőséges időjárás teljesen meggátolta a diszperziót).

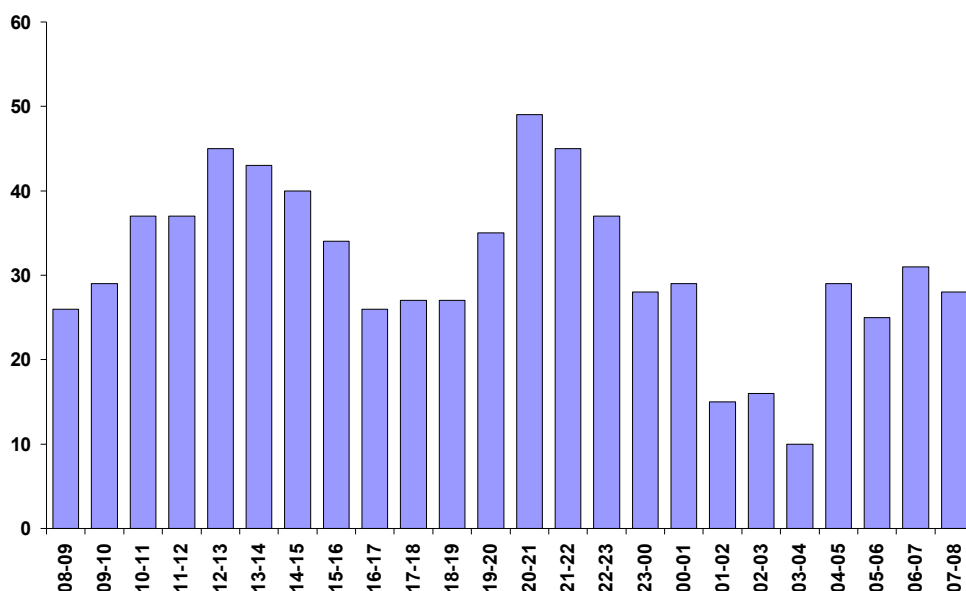


26. ábra: A napszakos diszperziós dinamika alakulása az összesített egyedszámok alapján (X tengely: mintavételi órák, Y tengely: összes egyedszám)

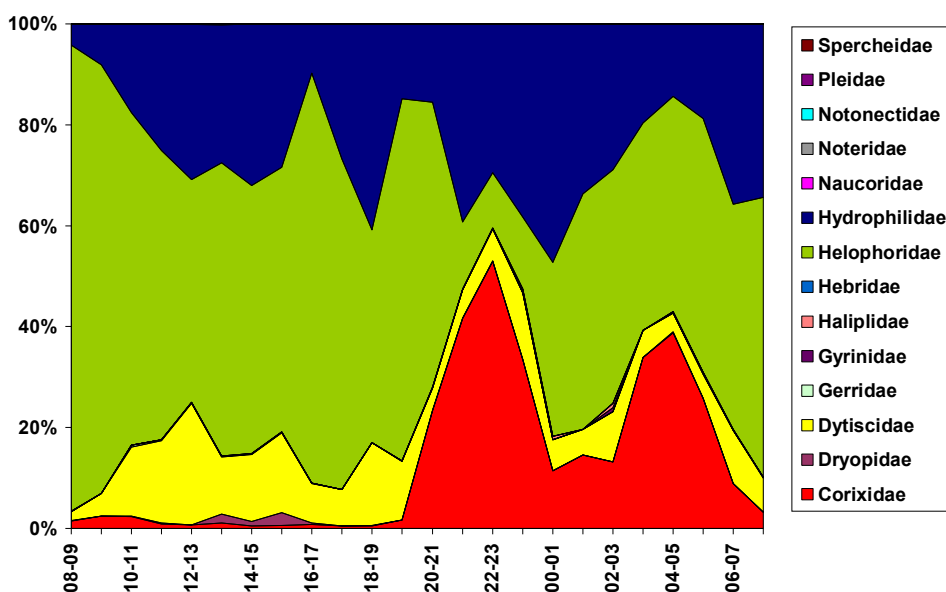
Az összesítés alapján a dinamikában 24 óra alatt három, a diszperzió szempontjából kiemelkedő időszak volt megfigyelhető. Az első diszperziós hullám a reggeli órákban zajlott le, melyet kisebb egyedszámbeli csökkenés után délben követett a második. Az esti órákban, harmadik és egyben legnagyobb csúsként volt megfigyelhető a vízirovarok tömeges diszperziója, 19-22 óra között fogtuk az egyedek 36,6 %-át. A nappali egyedszámok óráról órára változtak. A diszperziós hullámok felfutása és lecsengése egyenletes volt. Azonban az esti tömeges diszperzió után az egyedek száma drasztikusan csökkent le (ezt a terepi tapasztalataink is alátámasztják) és a reggeli diszperziós hullámig alacsonyan is maradt. A legkevesebb egyed a hajnali órákban repült a főlíákra 3 és 4 óra között, ebben az órában az egyedek 0,12 %-át sikerült befogni.

Az egyes órákban fogott fajok számának napi ritmusa egységesebb képet mutatott (27. ábra). A hajnali 3 és 4 óra közötti időszakban a legkisebb egyedszámot a legkevesebb faj produkálta. A legnagyobb egyedszámú

időszakban fogtuk be a legtöbb fajt is, szám szerint 49-et, ami a fogott taxonok 54,4 %-a. Napközben azonban nem volt jelentős eltérés a fogott fajok számában. Érdekesség a 00-01 óra közötti időszak, amikor is viszonylag nagy fajszám mellett (32,2 %) csak az egyedek 0,6 %-át sikerült csak begyűjteni a főlíákról. Az egyes mintavételi órákban a családok egyedszám szerinti megoszlása alapján (28. ábra) a Helophoridae, Hydrophilidae, Dytiscidae és a Corixidae család fajai azok, melyek a legnagyobb egyedszámban képviseltették magukat az adott órában fogott összes egyedszámhoz viszonyítva. Ahogy azt az évszakos diszperziónál említettük, ezekben a családokban van a legtöbb olyan faj, melyeket a nemzetközi szakirodalom is jó röpképességű, erős diszperziós hajlammal rendelkező fajként tart számon. Az egyes jó röpképességű fajokból álló családok minden mintavételi órában jelen voltak.



27. ábra: A napszakos diszperziós dinamika alakulása az összesített fajszámok alapján (X tengely: mintavételi órák, Y tengely: összes fajszám)



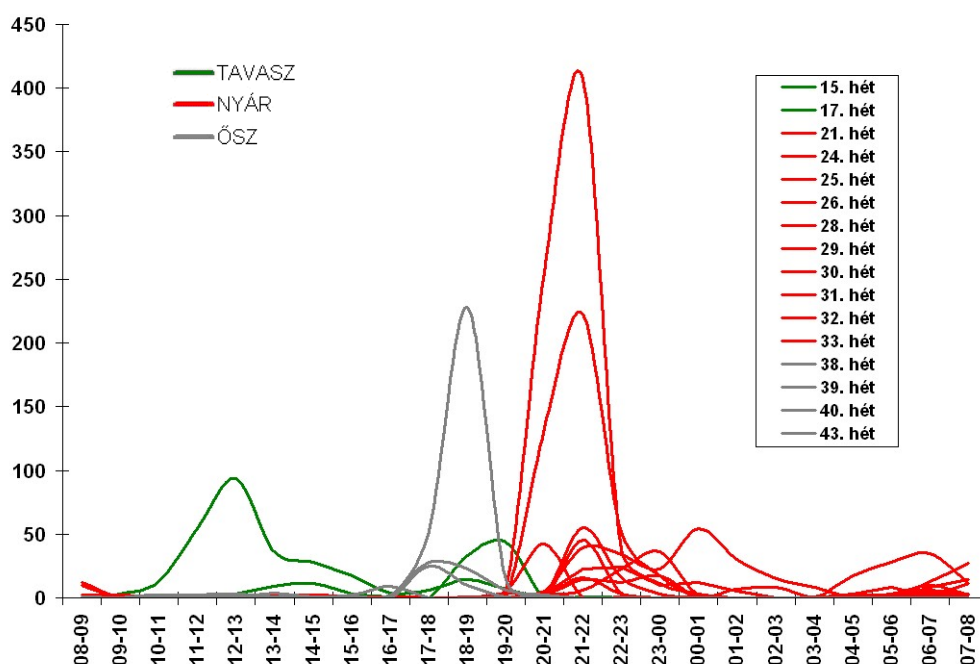
28. ábra: a családok százalékos aránya a standardizált összegyedszám alapján
(X tengely: mintavételi órák, Y tengely: az egyes családok százalékos részesedése az összes fajszám alapján)

A Helophoridae család képviselői az esti óráktól eltekintve mindig magas százalékban képviseltették magukat, sőt a reggeli órákban 8 és 9 óra között szinte csak ezen család egyedei emelkedtek a levegőbe (92,44 %). A Hydrophilidae családba tartozó egyedek változó intenzitással diszperzáltak, de részesedésük csak éjfél után érte el az 50 %-ot. A Corixidae család képviselői csak a reggeli (38,73 %) és az esti (52,91 %) órákban képviseltették nagyobb százalékban magukat a főlíákra érkező rovarok között. Az előbbi három család mellett egyedül a Dytiscidae család részaránya ért el magasabb százalékot (24 %) a déli órákban. A többi család képviselőinek százalékos aránya egyik órában sem közelítette meg a 3 %-ot.

5.5.2. a napszakos diszperziós dinamika évszakos szempontú felosztása

2005. évi vizgálatsorozatunk alkalmával, amikor egy teljes év során nyomon tudtuk követni a rovarok diszperzióját már a terepi tapasztalataink is

azt mutatták, hogy az egyes évszakokban a gyakori fajok igen eltérő napi időszakokban repültek tömegesen. Megvizsgáltuk a legnagyobb egyedszámú fajok óránkénti egyedszám változásait a mintavételi napok vonatkozásában (29. ábra, az *Enochrus quadripunctatus* példáján bemutatva). Azt tapasztaltuk, hogy a fajok évszakonként a nap eltérő óráiban repültek.

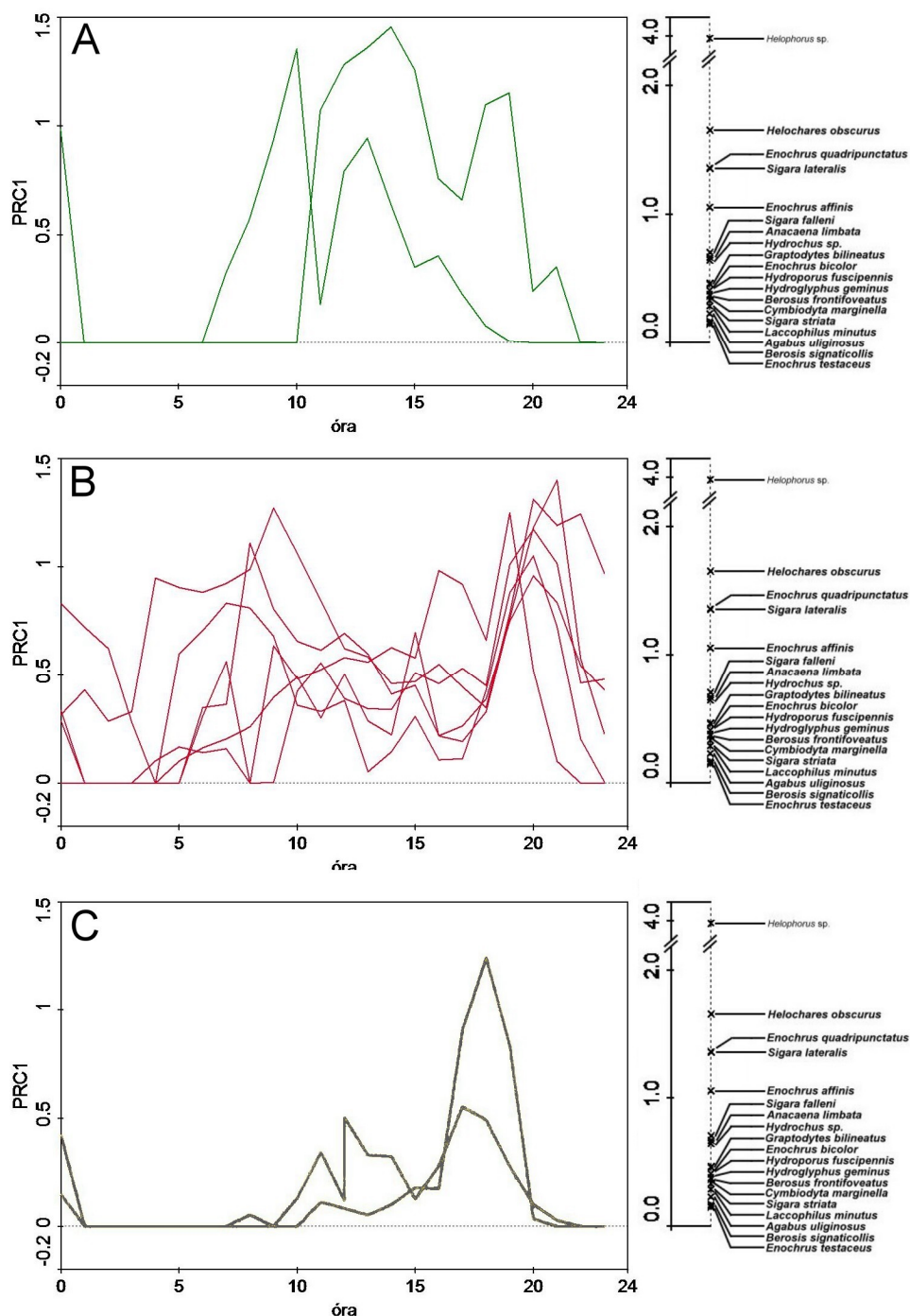


29. ábra: Az egyes évszakhoz tartozó mintavételi napok napszakos diszperziós dinamikája az *Enochrus quadripunctatus* példáján bemutatva. Az ábra szemléletesebbé tétele végett kivettük az kisebb egyedszámú napok napok eredményeit, ezért az ábrán nem minden mintavételi nap van feltüntetve. (X tengely: mintavételi órák, Y tengely: összes egyedszám)

Amennyiben ez így van, akkor nem célszerű a teljes év minden napjának adatait egy elemzésben felhasználni a napszakos mintázatok jellemzésére, hiszen az eltérő időszakok eltérő mintázatai így összemosódnak, és ez jelentős információvesztéssel jár, valamint nem a valós mintázatot mutatja. Az évszakos mintázatok értékelésénél látható volt, hogy az egyes fajok diszperziós maximumai évszakhoz kötöttek. Ennek megfelelően a napszakos bontások elkészítése előtt igazolni kívántuk, hogy az egyes napok (és ehhez

kötött a napszakos mintázatok) valóban évszakhoz kötött bonthatóak-e 3 egységre.

Feltételezésünk igazolására PRC statisztikai módszert alkalmaztunk az összes faj bevonásával (részletesen lásd 4.5. anyag és módszer fejezet). Az analízis során készített, az eredményeket bemutató diagramokat (30. ábra) a könnyebb áttekinthetőség érdekében az egyes különvált mintázattal jellemezhető napok szerinti 3 részben, tulajdonképpen az évszakoknak megfelelő bontásban ábráztuk. A statisztikai háttérszámítások jellemző értékei az ábrafeliratban láthatók. Eredményeink alapján statisztikailag is igazolódott, hogy a fajok évszakonként a nap más óráiban produkálták a tömeges diszperziót, továbbá hogy minden évszagnak megvolt a sajátos fajkészlete. A kontrolltól való legnagyobb eltérések a tavaszi mintavételi napokon jellemzően a délelőtti órától a kora délutáni órákig (10–17 óra között) voltak megfigyelhetők (30/A. ábra). A nyári mintavételi napok alkalmával ugyanez a délelőtti (5-10 óra között) és az esti (18–22 óra között) napszakokban volt látható (30/B. ábra), míg az őszi mintavételi napok alkalmával a görbék a kora esti (17–19 óra között) napszakban mutatták a legnagyobb eltérést (30/C. ábra). A kiegészítő ábrán látható, hogy mely taxonok és milyen mértékben játszottak szerepet az eltérések kialakításában. Természetesen a legnagyobb befolyással a nagy egyedszámban fogott fajok bírtak, míg azok a fajok kevésbé alakítottak a napszakos diszperzió összképén, melyek kis egyedszámban képviseltették magukat a repülő rovarok között. A napszakos diszperzió fentebb igazolt szignifikáns évszakai eltérései miatt a napszakos mintázatok vizsgálatát „évszakai” bontás szerint kialakított szempontrendszer alapján végeztük, azaz megvizsgáltuk az egyes taxonok napszakos diszperziós mintázatát a tavaszi, nyári és őszi időszakokban külön külön.



30. ábra: Az analízisbe bevont napok fajkészletének és egyedszámainak jellemzése az egyes órákban elsődleges válaszgörbe (PRC) analízis segítségével. A jobb oldali kiegészítő ábrák mutatják, hogy az egyes fajok milyen mértékben játszottak szerepet a görbék kialakításában.

(az első tengely sajátértéke 33,34 %, faj-környezet korreláció az 1 tengelyen: 0,976, a permutációs teszt eredményei: trace = 0,726 F = 12,492, p = 0,0020)

5.5.3. Napszakos diszperziós mintázatok, almintázatok

A terepi tapasztalatokból és az előző fejezetben ismertetett statisztikai elemés során is kiderült, hogy a fajok évszakonként eltérő napszakban mutattak diszperziós aktivitást. A napszakos diszperziós mintázatokat ezért évszakok szerint értékeltük (lásd 3. táblázat). Az egyes fajok az évszakonként megvizsgált (tavasz, nyár, ősz) napszakos diszperziós dinamikájukban (nyers adat: az egyes mintavételi órákban tapasztalt egyedszámok) megfigyelhető tendenciák (a dinamikákban tendenciózusan felismerhető napi csúcsok) alapján jól definiálható „napszakos diszperziós mintázatokba” (diszkréten elkülöníthető diszperziós „stratégia”, melybe az azonos napi tendenciával jellemezhető fajok tartoznak) kerültek besorolásra.

➤ Tavaszi napszakos diszperziós mintázatok

Az egyes fajok tavaszi mintavételi napokon mutatott diszperziós dinamikájában megfigyelhető tendenciák alapján két jellegzetes napszakos diszperziós mintázat különíthető el (31. ábra).

A) Napközben: a délelőtti óráktól a kora esti órákig szinte folyamatosan, váltakozó csúcsokkal, de leggyakrabban dél körüli maximumokkal: *Anacaena limbata*, *Cymbiodyta marginella*, *Graptodytes bilineatus*, *Hydroporus angustatus*, *Dryops* spp., *Helochares obscurus*, *Hydrobius fuscipes* (31/A. ábra).

B) Délben-este: dél körüli és esti maximumokkal, bármelyiknél lehet a nagyobb csúcs: *Enochrus quadripunctatus*, *Enochrus affinis*, *Enochrus bicolor*, *Helophorus* spp., *Hydroporus fuscipennis*, *Hydrochus* spp. (31/B. ábra).

➤ **Nyári napszakos diszperziós mintázatok**

Az egyes fajok nyári mintavételi napokon mutatott diszperziós dinamikájában megfigyelhető tendenciák alapján négy jellegzetes napszakos diszperziós mintázat különíthető el.

C) Reggel-Délben-Este: diszperziós mintázat napi háromszori csúccsal: *Berosus signaticollis* (31/C. ábra).

D) Reggel-Este: diszperziós mintázat napi két csúccsal kora reggel és este: *Enochrus affinis*, *Helophorus* spp. (31/D. ábra).

E) Délben-Este: diszperziós mintázat napi két csúccsal délben és este: *Graptodytes bilineatus*, *Helochares obscurus*, *Laccophilus minutus* (31/E. ábra).

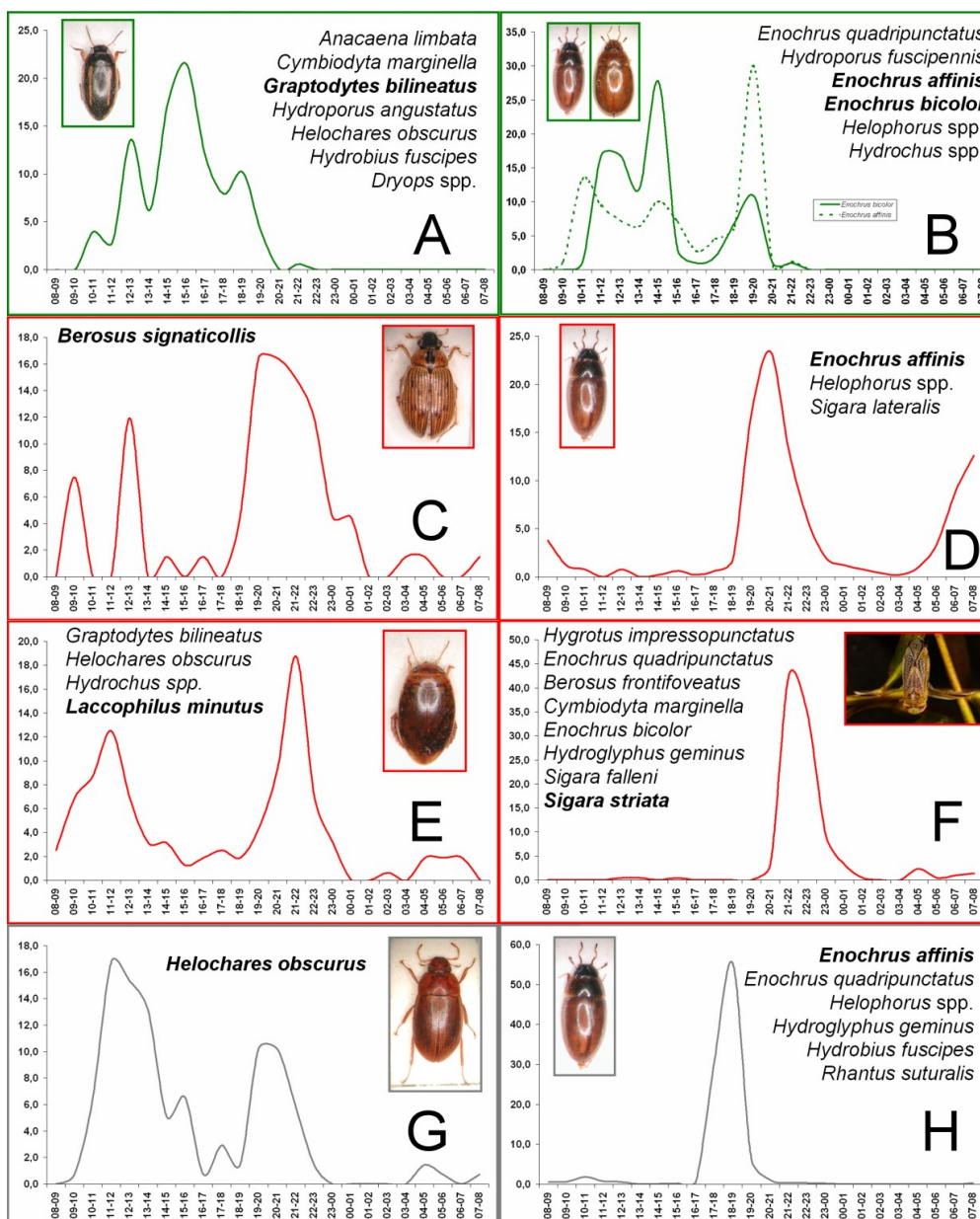
F) Este: diszperziós mintázat napi egyetlen esti csúccsal: *Hygrotus impressopunctatus*, *Enochrus quadripunctatus*, *Berosus frontifoveatus*, *Cymbiodyta marginella*, *Enochrus bicolor*, *Hydroglyphus geminus* (31/F. ábra).

➤ **Őszi napszakos diszperziós mintázat**

Az egyes fajok őszi mintavételi napokon mutatott diszperziós dinamikájában megfigyelhető tendenciák alapján két jellegzetes napszakos diszperziós almintázat különíthető el.

G) Délben-Este: tömeges előfordulás, dél körüli és esti maximumokkal: *Helochares obscurus* (31/G. ábra).

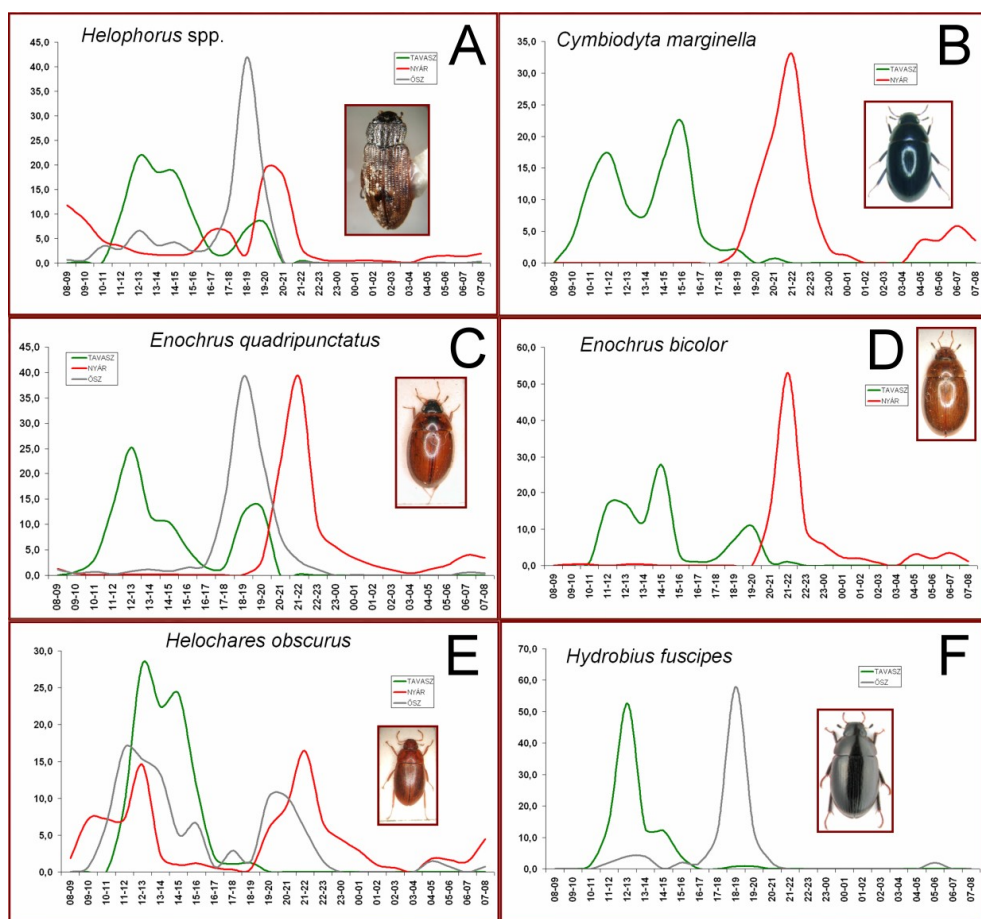
H) Este: szinte kizárólag esti repülés, 17-19 óra közötti maximummal: *Enochrus affinis*, *Enochrus quadripunctatus*, *Helophorus* spp., *Hydroglyphus geminus*, *Hydrobius fuscipes*, *Rhantus suturalis* (31/H. ábra).



31. ábra: a napszakos diszperziós mintázatok és almintázatok ábrázolása összesített egyedszámok alapján **egy-egy jellemző faj** példáján bemutatva. Az azonos mintázatba tartozó többi faj is fel van tüntetve az ábrán Tavaszi mintázat: zöld keret (A-B); nyári mintázat: piros keret (C-F); őszi mintázat: szürke keret (G-H).
 (X tengely: mintavételi órák, Y tengely: egyedszám százalék)

5.5.4. Napszakos mintázatok váltása az évszakok között

Felmerült a kérdés, hogy ha az évszakok között ilyen változatosság van a napszakos diszperziós mintázatokban, akkor az egyes fajok egész évben egy mintázatot követnek vagy évszakonként másként repülnek? Az évszakos diszperziós mintázatok értékelésénél kiderült, hogy vannak olyan fajok, melyek két vagy három évszakban is a levegőbe emelkedtek. Egyes fajoknál jó látható váltás volt az egyes évszakok napszakos diszperziós almintázatai között (32. ábra). A *Helophorus* spp. taxon mindhárom évszakban jelen volt a repülő rovarok között, és mindhárom évszakban eltérő napszakos mintázatot mutatott (32/A. ábra).



32. ábra: A napszakos diszperziós dinamikák alakulásai az egyes évszakokban néhány jellemző faj példáján bemutatva).

(X tengely: mintavételi órák, Y tengely: egyedszám százalék)

Míg tavasszal a déli órákban landolt a fölián a legtöbb egyed és az esti csúcs kisebb, addig nyáron a tömeges diszperziója az esti órákra tolódott és a hajnali órákban is repültek, de nem volt megfigyelhető a diszperziójuk a tavasszal aktív déli órákban. Ősszel a kora esti órákban fogtuk be az egydeket legnagyobb arányban és a diszperzió csak a délelőtti órákban kezdett újra intenzívebbé válni. Az *Enochrus quadripunctatus* faj esetében (32/C. ábra) az évszakonkénti almintázat váltása nagyon hasonló a *Helophorus* fajokéhoz. Persze nem minden faj váltott almintázatot ilyen drasztikusan az évszakok során. A *Helochares obscurus* például nagyjából azonos időszakokban produkálta a maximumokat (32/E. ábra). Mindhárom évszakban a tömeges diszperzió a déli órákban zajlott, amit egy esti kisebb egyedszámú aktivitás követett. A három évszak közötti különbség csupán annyi, hogy tavasszal elmaradt az esti diszperzió. Az olyan fajok esetében, amelyek csak két évszak mintavételi napjain kerültek elő még szembetűnőbb a különbség. A *Cymbiodyta marginella* faj tavasszal a délelőtti és délutáni napszakokban repült, míg a nyári hónapokban az esti és a kora reggeli időszakokat találta alkalmasnak a levegőbe emelkedésre (32/B. ábra). A két évszakban mutatott diszperziós dinamika között semmilyen átfedés nincs. Hasonló teljes évszakai váltást mutat még pl. a *Hydrobius fuscipes* és az *Enochrus bicolor* (32/D, F. ábra) is.

5.6. A meteorológiai paraméterek hatása a diszperziós aktivitás alakulására

A vizsgálatsorozataink alatt folyamatosan mértük a hatóképességnek tekinthető meteorológiai paramétereket (szélsebesség, szélirány, relatív páratartalom, fénymennyiség, hőmérséklet napon és árnyékban). A szélirány a vizsgálatok alatt szinte konstans volt, így ennek vizsgálata nem releváns. A relatív páratartalom, fénymennyiség, hőmérséklet napon és árnyékban értékek és az összesített egyedszám valamint a fajszám között nem találtunk

szignifikáns lineáris összefüggést. Ugyanakkor megállapítható, hogy a nem korreláló tényezők közül néhány „minimum” vagy „maximum” faktorként erősen szabályozhatják a repülés és ezáltal a diszperzió folyamatát: 9 °C alatt vagy 12 km/óra szélesség felett nem fogtunk repülő rovarokat. A szélesség értékének változását (mint az egyik legnyilvánvalóbbnak tűnő befolyásoló tényezőt) érdemesnek tartottuk jobban megvizsgálni. 12 km/óra vagy azt meghaladó szélesség esetén a repülés teljesen megszűnt, így ez maximum faktorként működött. 12 km/óra alatt az összes egyedszám és fajszám esetében nem volt kimutatható lineáris kapcsolat a szélesség értékének változásával. Ugyanakkor feltételeztük, hogy a szélesség hatása nem egyenletes, ezért meg kellett vizsgálni a szélesség különböző értéktartományainak hatását a diszperzióra. Ennek érdekében az adatsort részekre bontottuk, és elkülönítettük a 6 km/óra alatti és 6-12 km/óra közötti adatpárokat. Azt tapasztaltuk, hogy a „gyenge szél” a rovarok repülésére nem fejtett ki erős befolyásoló hatást ($p > 0.1$, $r = -0,011$), míg az erősebb szél (6 km/óra felett) szignifikánsan negatív korrelációban állt az egyedszám alakulásával ($p < 0.001$, $r = -0.724$). Vagyis egy kritikus érték felett (>12 km/óra) a szélesség blokkoló hatású volt, 6 km/óra alatt nem volt hatással a repülő rovarok egyedszámára, a kettő között viszont erős negatív korreláció volt kimutatható. Elviekben a hőmérséklet vonatkozásában is lehetne egy maximum érték, mely felett diszperzió nem figyelhető meg. Azonban a vizsgálatsorozatunk során mért legmagasabb hőmérséklet (35 °C) sem volt kimutatható hatással a repülő egyedek számára.

5.7. A két vizsgálati év összehasonlítása

A diszperziót vizsgáló kutatássorozatunk első évében (2000. év) egy fél éven át tudtuk nyomon követni a repülés aktivitásának változását. A korábbi fejezetekben részletezett eredmények tükrében egyértelművé vált, hogy a diszperzió éves és napi ritmusát csak akkor lehet információvesztés nélkül nyomon követni, ha azokat évszakok szerinti értékeljük. Ezt a 2000. évi adatsor esetében nem lehetett kivitelezni, azonban gondolatébresztés céljából néhány alapesetben elvégeztük a két év összehasonlítását. A két mintavételi évben ugyanazzal a mintavételi módszerrel dolgoztunk, azzal a különbséggel, hogy 2000. évben két, míg 2005. évben három fólia egyidejű alkalmazásával gyűjtöttük be az egyedeket. 2005. évben a három fólia alkalmazásával és a teljes év vizsgálata miatt jelentősen több egyedet fogtunk, mint 2000-ben, amikor csak két fóliával dolgoztunk és a 27. hét után a mocsár kiszáradt. Ha összevetjük a két évben a fóliák számával standardizált egyedszámokat (6. táblázat), akkor látható, hogy 13 faj kizárólag a 2000. évi vizsgálat során került elő, míg 30 faj volt, amelyeket csak a 2005. évben végzett vizsgálatssorozat alkalmával tudtunk befogni. A kizárólag egy vizsgálati évben előforduló fajok között nem találtunk olyat, melynek százalékos aránya meghaladta volna az 1 %-ot, ami azt jelenti, hogy ezek a fajok minimális egyedszámban voltak jelen a levegőben. Ezen fajok többsége – az országos elterjedésük alapján – nem tekinthető tömegesnek és nem sorolható a kifejezetten jól repülő rovarok közé sem. Ennek pont ellenkezője igaz arra az 58 fajra, melyet mindkét évben sikerült befogni a fóliákról. Ezek közé tartoznak a jó röpképességgel jellemezhető, a számukra megfelelő élőhelyet először benépesítő, általánosan elterjedt, gyakori fajok és a repülésben kevésbé aktív, de hazánkban gyakran előforduló fajok is.

6. táblázat: A fogott taxonok százalékos megoszlásának változásai a két mintavételi évben a főlíák számával standardizált egyedszámok alapján (piros és zöld nyilakkal a változás mértéke és iránya)

Taxon		2000		2005	
<i>Helophorus</i> spp.	▼	3011	58,5 %	8197	54,1 %
<i>Sigara lateralis</i>	▼	594	11,5 %	1125	7,4 %
<i>Enochrus quadripunctatus</i>	▲	220	4,2 %	1081	7,1 %
<i>Helochres obscurus</i>	▲	276	5,3 %	826	5,4 %
<i>Enochrus affinis</i>	▼	246	4,7 %	646	4,2 %
<i>Hydroglyphus geminus</i>	▲▲	65	1,2 %	642	4,2 %
<i>Sigara falleni</i>	▲▲	2	0,04 %	482	3,2 %
<i>Hydroporus fuscipennis</i>	▲▲	4	0,07 %	462	3,1 %
<i>Berosus frontifoveatus</i>	▼	175	3,4 %	243	1,6 %
<i>Enochrus bicolor</i>	▼▼	167	3,2 %	122	0,8 %
1 %-nál kisebb arányban előforduló taxonok száma:		+ 52		+ 79	
Csak adott évben meglévő taxonok száma:		13		30	
Közös taxonok száma:		58			

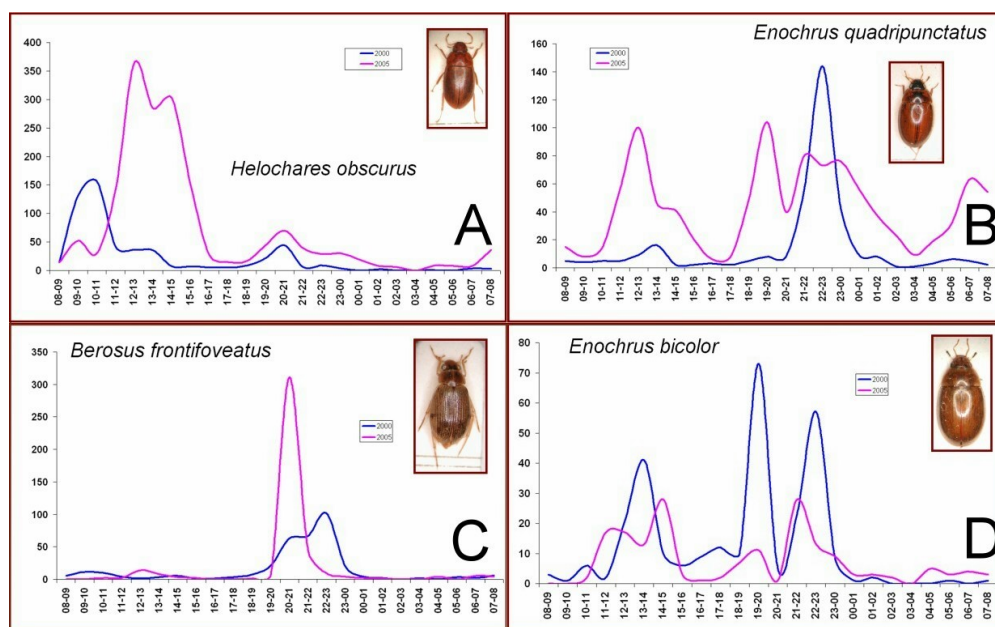
7. táblázat: A fogott taxonok százalékos megoszlásának változásai a két mintavételi év azonos időszakában (14-27. hét) egy főlíán fogott egyedszámok alapján (piros és zöld nyilakkal a változás mértéke és iránya)

Taxon		2000		2005	
		1 fólia, 14.-27. hét		1 fólia, 14.-27. hét	
<i>Helophorus</i> spp.	▲	3011	58,5 %	7149	65,3 %
<i>Sigara lateralis</i>	▼▼	594	11,5 %	588	5,4 %
<i>Enochrus quadripunctatus</i>	▼	220	4,2 %	343	3,1 %
<i>Helochares obscurus</i>	▼	276	5,3 %	568	5,2 %
<i>Enochrus affinis</i>	▼▼	246	4,7 %	191	1,7 %
<i>Hydroglyphus geminus</i>	▲	65	1,2 %	154	1,4 %
<i>Sigara falleni</i>	▲▲▲	2	0,04 %	391	3,6 %
<i>Hydroporus fuscipennis</i>	▲▲▲	4	0,07 %	390	3,6 %
<i>Berosus frontifoveatus</i>	▼	175	3,4 %	243	1,6 %
<i>Enochrus bicolor</i>	▼▼▼	167	3,2 %	x	x
<i>Hydrochus</i> spp.	▲▲▲	x	x	215	3,0 %
<i>Anacaena limbata</i>	▲▲▲	x	x	174	1,6 %
1 %-nál kisebb arányban előforduló taxonok száma:		+ 52		+ 77	
Csak adott évben meglévő taxonok száma:		13		30	
Közös taxonok száma:		58			

Ha a fajok adott évben mutatott százalékos arányát megvizsgáljuk, akkor láthatjuk, hogy az egyes fajok a két eltérő környezeti jellemzőkkel bíró évben eltérő százalékban képviseltették magukat a repülő rovarok között. Vannak olyan fajok, melyeknek 2000. évben volt magasabb a részaránya, míg mások magasabb százalékos arányban kerültek elő 2005. évben. Mindezek mellett volt néhány faj, melyeknek nem változott számottevően a részaránya. Az évszakos diszperziós mintázatok két évi összehasonlítása a mocsár kiszáradás miatt (2000. évben nem történt őszi diszperzió) önmagában nem nyújt érdemi információt az évszakos diszperziós mintázatokban bekövetkező változásokról. Ezért összevetettük 1 fólia fogási eredményeit a két év azonos időszakában (7. táblázat, 14-27. hét). Megállapítható, hogy néhány fajnál változott a részarányok megoszlása a 6. táblázatban foglaltakhoz képest. Az *Enochrus quadripunctatus*, a *Helochares obscurus* a két év adatsora alapján 2005. évben magasabb arányban képviseltették magukat. A két év azonos időszakát összevetve azonban részarányuk csökkenést mutatott. Ennek pont ellenkezője igaz a *Helophorus* fajokra, hiszen az ő részarányuk emelkedett. A *Berosus frontifoveatus*nak nem változott jelentősen a két év azonos időszakát összevetve. A *Sigara lateralis* és *Enochrus affinis* fajok részaránya nagyobb mértékben esett vissza. Az *Enochrus bicolor* egyedei 2005. évben csak 1 % alatt arányban képviseltették magukat a 27. hétig. Ennek ellenkezője igaz 2 taxonra (*Hydrochus* spp., *Anacaena limbata*), hiszen ezek egyedeit 2000. évben fogtuk 1 % alatt.

A napszakos mintázatokban bekövetkező változás nyomon követése, bár nem évszakosan, de a két év azonos időszakának összevetésével lehetséges (33. ábra). Néhány kiemelt faj példáján bemutatva szembeűnő, hogy a két év azonos időszakában különbözött a napi aktivitás (*Helochares obscurus* 33/A. ábra, és *Enochrus quadripunctatus* 33/B. ábra). Más fajok esetében a

mintázatok nagyjából azonosak maradtak (*Berosus frontifoveatus* 33/C. ábra és *Enochrus bicolor* 33/D. ábra).



33. ábra: Napszakos diszperziós almintázatok a két mintavételi évben.
(X tengely: mintavételi órák, Y tengely: összes egyedszám)

Az egyes fajok napszakos diszperziós mintázatainak további, részletesebb összevetését a két mintavételi év alapján a disszertáció terjedelmi korlátai nem teszik lehetővé. További összehasonlítást részletesen csak egyetlen faj esetében végeztük el, melyet a következő, 5.8. alfejezetben adunk közre.

5.8. Egy faj, a *Sigara lateralis* diszperziójának részletes elemzése

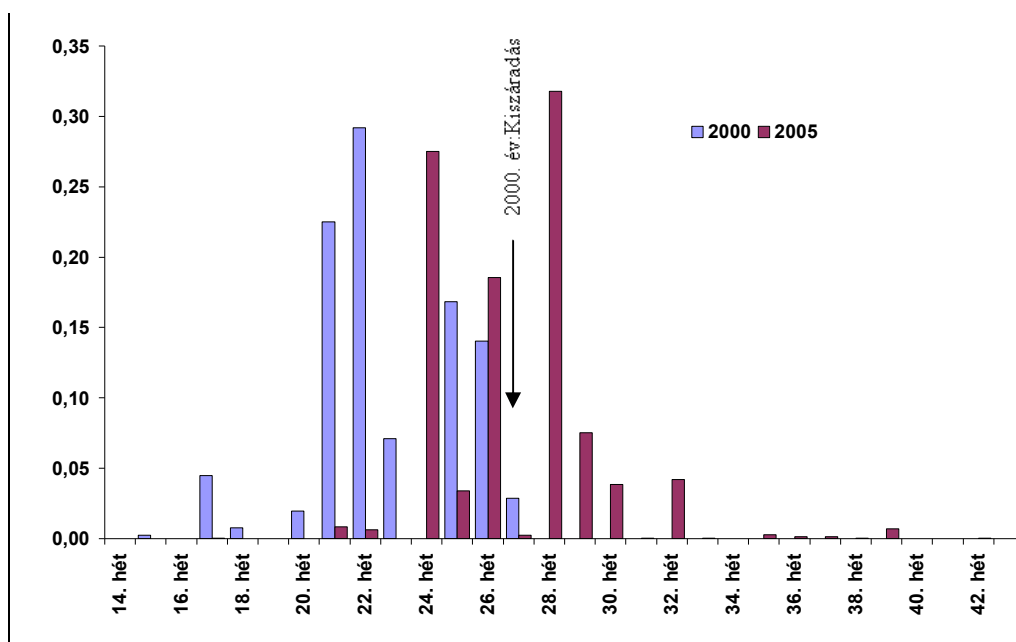
Az eddigi fejezetekben a fogott taxonok alapján számos általános és átfogó eredményt közöltünk a diszperzióról, mint jelenségről. A vízirovarok diszperziós dinamikájából adódó eredmények után az eddigi tudományos ismereteinket összegezve ebben a fejezetben egyetlen faj diszperziós dinamikáját írjuk le, minden részletre kiterjedően. Egy adott faj esetében célunk volt az évszakos és napszakos diszperzióban bekövetkezett változások nyomon követése a két különböző környezeti feltételeket nyújtó és eltérő

hosszúságú mintavételi periódusban. Kideríteni továbbá, hogy volt-e különbség a faj ivarainak diszperziós dinamikája között, valamint meghatározni a diszperzióra hatóképesnek minősíthető környezeti tényezőket (elsősorban meteorológiai paramétereket) és azt, hogy időbeli változásaik mennyire befolyásolták az egyedek jelenlétét a levegőben. A petefészek állapotának vizsgálatával magyarázatot keresni arra, hogy vajon van-e kimutatható kapcsolat a szaporodási ciklus és a diszperziós dinamika között. Annak érdekében, hogy ezekre a kérdésekre választ kapjunk olyan fajt kellett választani, mely mindkét évben megfelelően nagy számban került elő, melynél minden egyednek sikerült megállapítani az ivarát, továbbá megfelelő alany a petefészek vizsgálatok elvégzésére. A választás a *Sigara lateralis* búvárpóloska fajra esett, mert minden fent említett kritériumnak megfelelt.

5.8.1. Évszakos diszperziós dinamika

A *Sigara lateralis* faj egyedei 2000. évben első alkalommal a 15. héten jelentek meg a föliákon, számottevő mennyiségben azonban csak április végétől (17. hét) diszperzáltak, a látványos diszperzió időszaka 21. héttől a 23. hétig tartott (május végétől június közepéig). A nyári hónapokban fogtuk az egyedek 95 %-át, míg a tömeges diszperzió 3 hetében az egyedek 59 %-a került elő. Az évszakos diszperziós dinamika egy jellegzetes haranggörbét sejtet.

2005. évben a *S. lateralis* faj egyedei május végén kezdték meg a diszperziót (21. hét), repülési intenzitásuk fokozatosan erősödött a 24. héttől kezdve, diszperziójuk maximumát a 28. héten érte el, ekkor több mint 1000 példányt sikerült begyűjtenünk. A tömeges diszperzió a 24. héttől a 32. hétig (június közepétől augusztusig) tartott, ez idő alatt fogtuk be az egyedek 97 %-át. A tömeges diszperzió lecsengése után is képviseltették magukat a repülő rovarok között, de minden esetben 23-nál kisebb volt az egyedszámuk.



34. ábra: A *Sigara lateralis* standardizált egyedszámainak alakulása a két mintavételi évben (X tengely: mintavételi napok, Y tengely: standardizált egyedszámok)

2000. évben a mocsár kiszáradása miatt nem tudtunk évszakos mintázati besorolást készíteni, mert hiányzott volna félig a nyári és teljesen az őszi fogási eredmény sor. Azonban a féléves diszperziós dinamikából is kiolvasható, hogy az egyedek 93 %-a a nyári hónapokban, a mocsár kiszáradása előtt kelt szárnyra. 2005. évben az évszakos besorolás után kiderült, hogy a faj egyedei túlnyomó részt (98,6 %) a nyári hónapokban repült. Eredményeink azt mutatják, hogy a *S. lateralis* mindkét évben a nyári évszakos diszperziós mintázatba, és nyári almintázatba sorolható, és a tömeges diszperzió június és augusztus között figyelhető meg. A tavaszi és az őszi hónapokban az összes fogott egyed kevesebb, mint 2 %-át gyűjtöttük be a főlíakról.

5.8.2. Napszakos diszperziós dinamika

2000. évben a *Sigara lateralis* napszakos diszperzió során egy kiemelkedően magas példányszámú időszak volt megfigyelhető, ami a kora esti, esti órákra esett. 18 óra körül indult meg nagyobb egyedszámban a diszperzió, de csak 19 órától kezdett erőteljessé válni és folyamatosan erősödni. Egy óra leforgása alatt nyolcszorosára emelkedett a repülő rovarok száma, és 20 órára elérte a maximumot. A diszperzió nagy egyedszámban zajlott le, ami többszöröse a napi átlagos befogott példányszámnak. Az egyedek száma 23 óráig folyamatosan csökkent és egyre kevesebb állatot tudtunk begyűjteni. A 2000. évben terepen töltött 18 mintavételi nap fogási eredményeit összesítve ebben az 5 órás időszakban érkezett az egész évben fogott egyedek 90 %-a. Éjfél felé közeledve ez az alacsony egyedszám is tovább csökkent, és a diszperzió teljesen megszűnt, a hajnali órákban a a bűvárpoloska mozgása már nem volt megfigyelhető. A diszperzió 4 órakor indult el minimális egyedszámban.

2005. évben a *S. lateralis* napszakos diszperziója során két magasabb példányszámú időszak volt tapasztalható. Az esti diszperzió 19 óra körül indult meg és 20 órától kezdett erőteljessé válni, majd 21 órára elérte a maximumot. A befogott egyedek száma 22 óráig folyamatosan csökkent és egyre kevesebb állatot tudtunk begyűjteni. A 2005. évben terepen töltött 30 mintavételi nap fogási eredményeit összesítve ebben a 3 órás időszakban diszperzált az egész évben fogott egyedek 77 %-a. 23 óra után látványosan csökkent a repülő egyedek száma, de soha nem szűnt meg a diszperzió. A hajnali órákban egy az estinél kisebb, de a nap további szakaszaiban tapasztalt alacsony értéktől (<48 egyed) mindenképpen magasabb aktivitás mutatkozott 4 és 6 óra között (>129 egyed). Az egész évben fogott egyedek 10,4 %-a repült ebben az időintervallumban. Mivel a faj egyedei döntően a nyári hónapokban repültek, ezért a napszakos diszperziós mintázatban

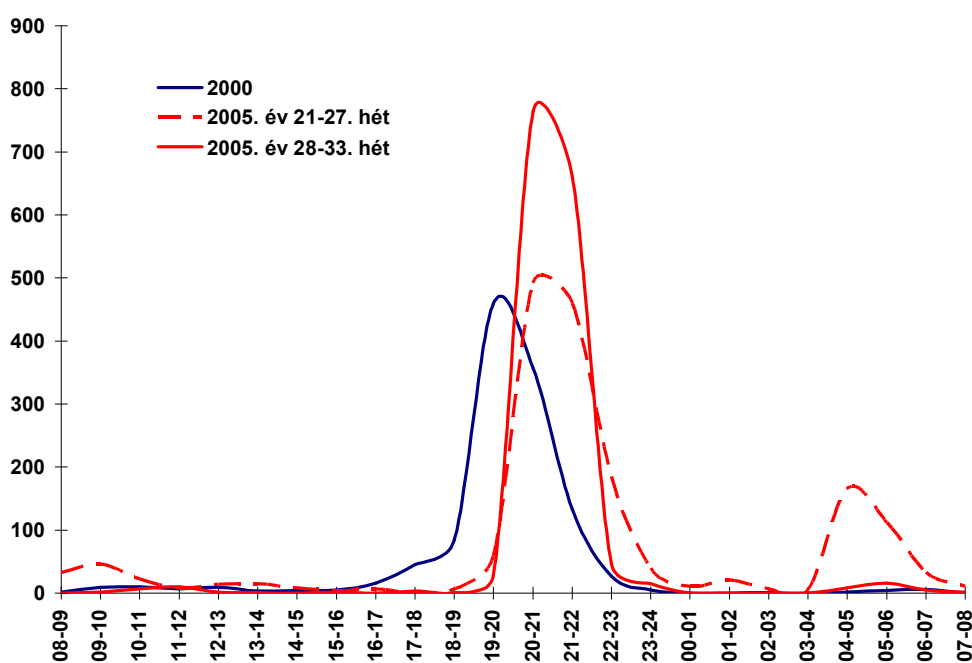
bekövetkező változásokat kizárólag a nyári hónapok adatai alapján tudjuk megvizsgálni. A mocsár 2000. évben bekövetkezett kiszáradása miatt a nyári hónapok vonatkozásában csak egy töredék adatsor állt rendelkezésünkre. Ezért a 2005. évi adatsort is kettébontva (21-27. hét és 28-33. hét) tárgyaljuk, az összehasonlítás is ilyen logika mentén történt (8. táblázat).

8. táblázat: A *Sigara lateralis* százalékos megoszlása évszakonként a két mintavételi évben

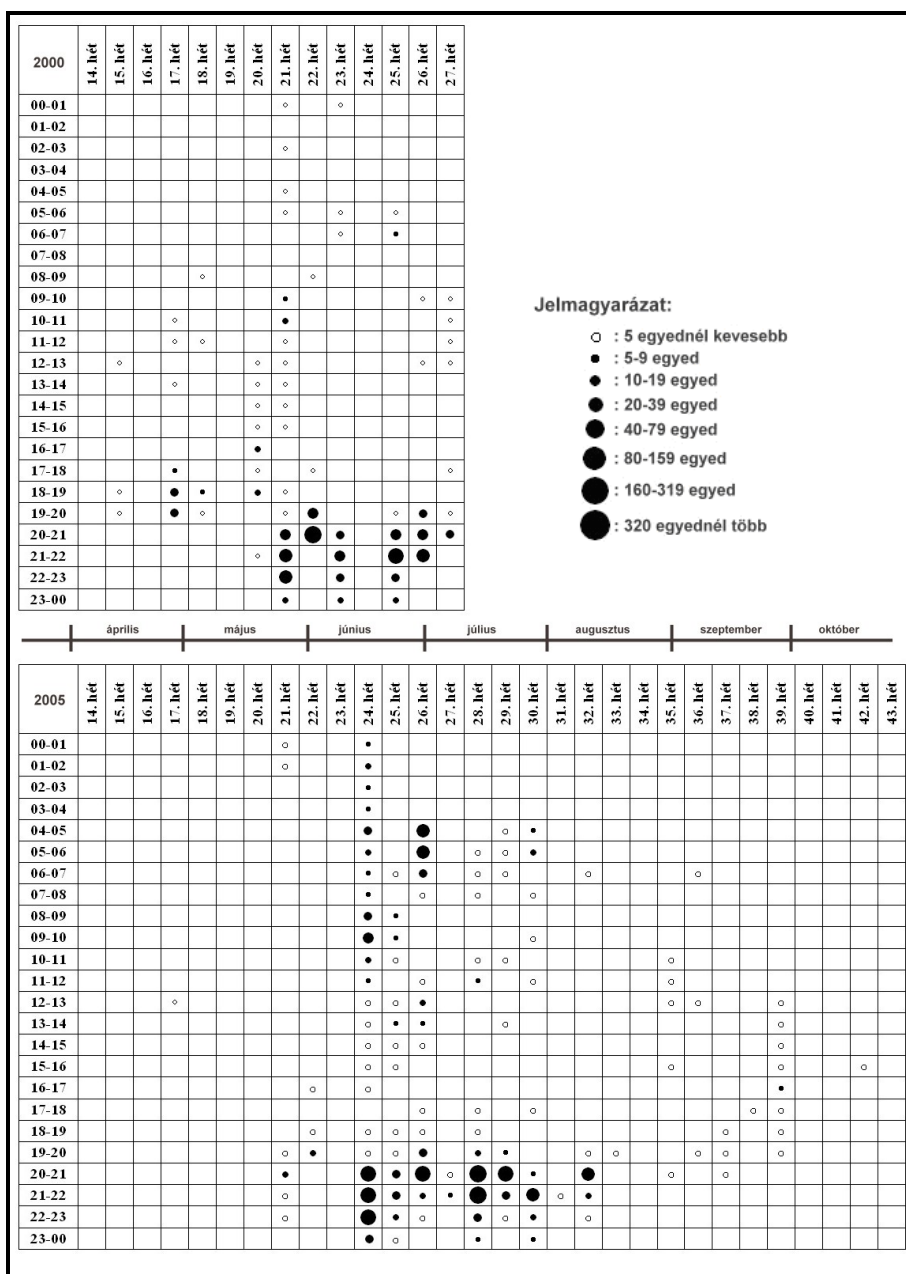
taxon	tavasz % (14-20. hét)	nyár % (21-33. hét)		ősz % (34-43. hét)
		(21-27. hét)	(28-33. hét)	
<i>Sigara lateralis</i> 2000. év	7,2	nem értelmezhető		kiszáradt
		92,8	kiszáradt	
<i>Sigara lateralis</i> 2005. év	0	98,6		1,4
		52,3	46,3	

2000. évben a nyári adatsor alapján a faj egyedei tömegesen kizárólag a késő esti órákban kerültek elő, ezért a faj az esti napszakos diszperziós mintázatba került besorolásra, azaz „*napi egyszeri, de tömeges diszperziós aktivitás figyelhető meg a kora esti/esti órákban*”. 2005. év teljes nyári fogási eredményei alapján kimutatható volt egy reggeli csúcs a napszakos diszperzióban, ami nem közelítette meg az esti tömeges repülés egyedszámát, de az egyedek nem elhanyagolható 10 %-a ebben a periódusban landolt a főliákon. A 2005. évi teljes nyári adatsora alapján a *S. lateralis* a nyári aktivitású fajok között a reggel-este napszakos diszperziós mintázatba („*diszperziós mintázat napi két csúccsal kora reggel és este*”) volt sorolható (35. ábra). A 2005. évi adatsor 8. táblázat szerinti megbontásakor azt tapasztaltuk, hogy a 22. és 27. hét közötti időszakban a napszakos diszperzió egy esti és egy kora reggeli csúcst is mutatott. Tehát a két év azonos

időszakában a faj eltérő napszakos mintázatot követett. Ezzel ellentétben 2005. évben a 28. és a 33. hét között, a nyár második felében tapasztalt diszperziós mintázat megegyezett a 2000. évben tapasztalttal és csak egy esti tömeges diszperziós aktivitás volt megfigyelhető. A faj tehát a két mintavételi évben eltérő napi ritmusban repült, amely eltérés olyan mértékű volt, hogy a napi diszperziós mintázatban váltást is eredményezett, ami azonban csak a nyár első felében állandósult, és a nyár második felében újra csak esti diszperzió volt megfigyelhető.



35. ábra: A *Sigara lateralis* nyári napszakos diszperziós dinamikája (2000. év, 2005. év nyár kettébontva), (X tengely: egyedszámok, Y tengely: mintavételi órák)



36. ábra: A *Sigara lateralis* összesített évszakos és napszakos diszperziós dinamikája (2000. és 2005. év)

Az évszakos és napszakos dinamikában bekövetkező változások még szembetűnőbbek, ha azokat egy ábrán összesítve mutatjuk be (36. ábra).

Mindkét évben jellegzetes évszakos diszperziós stratégia rajzolódott ki, melyek azonban hasonlóságuk ellenére kissé eltérőek. A faj mindkét évben csak a nyári évszakban repült tömegesen, azonban 2005. évben a diszperzió kezdete a 2000. évihez képest évszakosan három héttel eltolódott. Emiatt a tömeges diszperzió is később indult meg. A két vizsgált év adatai alapján elmondható, hogy a *S. lateralis* faj egyedei tömegesen a késő esti alkonyati órákban repültek, de 2005. év 21-27. hetében megfigyelhető volt egy kisebb csúcs is a reggeli órákban.

5.8.3. A meteorológiai paraméterek hatása a *Sigara lateralis* diszperziós aktivitásának alakulására

Az általunk vizsgált, diszperziós aktivitásra hatóképesnek tekinthető meteorológiai tényezők közül a szélsébség ($r = -0,410$, $p = 0,000$) vonatkozásában találtunk szignifikáns negatív korrelációt az összes egyedszám alakulásával. A szél hatása valószínűleg – az 5.6. fejezetben írottak alapján – itt sem egyenletes, ezért megvizsgáltuk, melyek azok a maximum és minimum értékek, melyek leginkább befolyásolják a faj diszperzióját. A faj egyedeit nem figyeltünk meg 11,3 km/h szélsébség felett. A 2 km/h óra alatti gyenge szél nem befolyásolta az egyedek repülési intenzitását ($r = -0,07$, $p = 0,522$). A két érték között azonban a szélsébség szignifikáns negatív korrelációban állt ($r = -0,247$, $p = 0,003$) az egyedszám alakulásával. Az egyedszámok alakulása a fénymennyiség ($r = -0,234$, $p = 0,001$) és a hőmérséklet ($r = -0,146$, $p = 0,006$) vonatkozásában szintén negatív korrelációt mutatott, a relatív páratartalommal viszont nem volt kimutatható szignifikáns összefüggés. A légnyomás adatsor értékelését nem tudtuk elvégezni a „4.5. alfejezetben” fejezetben részletezett okok miatt.

5.8.4. Az ivarok diszperziós képessége

A 2000. évben fogott összes egyed ivararánya 46 : 54 volt, a nőstények javára. A *S. lateralis* nőstények egyedszáma a 20., a 23. és a 27. hét kivételével minden mintavételi napon jelentősen meghaladta a hímekét, a különbség szignifikánsnak bizonyult (páros t-teszt: $t = 2,235$, $df = 10$, $p = 0,049$). A nőstény és a hím egyedek arányszáma 29 : 71 és 59 : 41 között változott. Az ivarok aránya összességében a nagy egyedszámú napokon átlagosan 46 : 54 volt, a nőstények javára. A két ivar 2000. évi évszakos diszperziós mintázatában eltérés nem volt tapasztalható. A 2005. évben fogott *S. lateralis* nőstények egyedszáma a 22., a 32. és a 36. hét kivételével minden mintavételi napon jelentősen meghaladta a hímekét. Az egyes mintavételi napokon a nőstény és a hím egyedek arányszáma 25 : 75 és 75 : 25 között változott. A fentebb említett néhány mintavételi napon tapasztalt csekély mértékű diszperzió (<150) miatt azonban ezek az eredmények nem tekinthetők megbízhatónak. A nagy egyedszámú napokon (>200) a nőstények és a hímek aránya 41 : 59 és 37 : 63 között változott. Az ivarok aránya összességében a nagy egyedszámú napokon átlagosan 40 : 60 volt, a nőstények javára. Ebben az esetben a nőstények egyedszáma szignifikánsan magasabbnak bizonyult (páros t-teszt: $t = 2,269$, $df = 18$, $p = 0,036$). A két ivar 2005. évi évszakos diszperziós mintázatában eltérés nem volt tapasztalható. Az évszakos diszperziós mintázatnál tapasztalt arány az óránkénti egyedszámarányokban is kifejeződött. A 2000. évben az egyes mintavételi órákban a nőstények szignifikánsan nagyobb egyedszámban fordultak elő (Wilcoxon páros előjelteszt: $Z = -13,192$, $p < 0,0000$). Eltekintve a kis egyedszámú napoktól, amikor a kevés (<10 egyed) egyed ivararánya esetleges, a nőstények dominanciája volt jellemző. A két ivar 2000. évi napszakos diszperziós mintázatában eltérés nem volt tapasztalható. A 2005.

mintavételi évben is a különböző mintavételi órák hím és nőstény egyedszám értékeinek szignifikáns különbsége volt igazolható (Wilcoxon páros előjelteszt: $Z = -4.816$, $p < 0.0000$). Az egyes mintavételi napokon is megfigyelhető volt tehát a nőstények dominanciája. A két ivar 2005. évi napszakos diszperziós mintázatában eltérés nem volt megfigyelhető.

5.8.5. A szaporodási ciklus hatása a diszperziós aktivitás alakulására

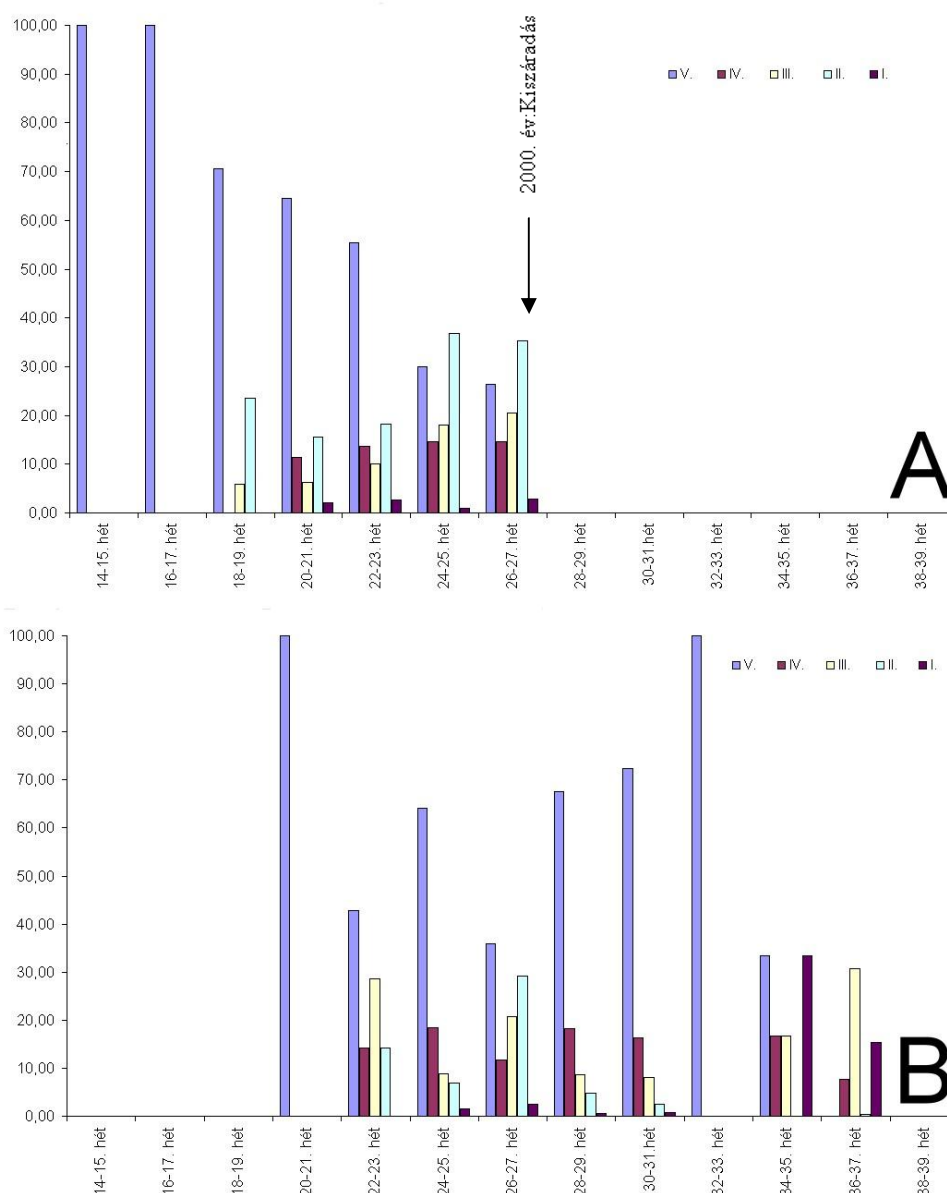
A 2005. évben fogott nőstény egyedek közül 1921-egyedből 1887-nél, míg a 2000. évben fogott nőstény egyedek mindegyikén el tudtuk végezni a petefészek vizsgálatot. Az egyes petefészek kategóriák szerinti megoszlást az 9. táblázat mutatja a két évre lebontva és összesítve.

9. táblázat: A petefészek kategóriák százalékos aránya a két mintavételi évben

	2000. év (%)	2005. év (%)	Átlag (%)
I.	1,80	1,45	1,63
II.	24,30	9,80	17,05
III.	12,10	10,90	11,50
IV.	12,10	16,80	14,45
V.	49,70	61	55,35

2000. évben a tojással teli (V. kategória) volt a nőstény egyedek majdnem fele. A kifejlett petefészekkel igen, de tojással nem rendelkező (II. kategória) egyedek adták a nőstények negyedét. A megdagadt ovariolesek rendelkező egyedek szintén 25 %-kal képviseltették magukat. Ezen két kategórián belül fele-fele arányú volt a tojásokkal már rendelkező (IV. kategória) és a tojásokkal még nem rendelkező (III. kategória) egyedek aránya. Fejletlen petefészekkel rendelkező egyedeket csak minimális egyedszámban találtunk. 2005. évben alacsonyabb volt az I., II. és a III. kategória aránya, azonban a megdagadt ovariolesekkel és tojásokkal rendelkező illetve a tojással teli

nőstény egyedek aránya nagyobb volt, mint 2000. évben. Mindkét évben az V. kategóriába sorolt egyedek száma volt a legmagasabb, ami azt jelenti, hogy a legtöbb egyed potroha tele volt tojással, amikor a főliáról begyűjtöttük, míg a fejletlen petefészkekkel rendelkező egyedek száma a levegőben minimális volt (37. ábra).



37. ábra: petefészkek kategóriák részarány az egyes mintavételi napokon (A: 2000. év, B: 2005. év; X tengely: a kategóriák részaránya, Y tengely: mintavételi napok)

2000. évben a két legnagyobb százalékban előforduló kategória az V. és a II. volt. Előbbi részaránya a mintavételek kezdete után fokozatosan csökkent, de soha nem esett 25 % alá. Az átlagos tojásszám 6,3, míg a legtöbb tojás 24 volt. A tojásszámokban nem volt megfigyelhető tendencia sem napszakos, sem évszakos szinten. Utóbbi, ha jelen volt a repülő egyedek között, akkor 15 %-tól a 37 %-ig képviseltette magát. A legnagyobb részarányát a 24 héten érte el, és a mocsár kiszáradásáig lévő hetekben már nem is csökkent jelentősen (35 %). A IV. és a III. kategória részaránya a megjelenésüktől kezdve fokozatosan növekedett, de egyszer sem lépte át a 20 %-ot. Az I. kategóriába tartozó egyedekből egész évben csak nyolcat találtunk a főlíáinkon, ezért részarányosan egyszer sem érte el a 0,05 %-ot. A fenteik alapján elmondható, hogy 2000. évben a 18. hétig szinte csak tojással teli nőstényeket fogtunk, ezután egy kisebb visszaesés volt tapasztalható, majd a 18-19. héttől kezdve minden kategória egyedei megjelentek a főlíáinkon. Az I. és V. kivételével mindegyik kategória részaránya növekedett a mintavétel végéig.

2005. évben kissé változatosabb képet mutatott a petefészek kategóriák közötti százalékos megoszlás. A leggyakrabban előforduló V. kategória 33 % és a 100 % között váltakozott, az utolsó repülési időszak kivételével mindig ez volt jelen a legmagasabb arányban. Az átlagos tojásszám 4,3, míg a legtöbb tojás 22 volt. A tojásszámokban nem volt megfigyelhető tendencia sem napszakos, sem évszakos szinten. A IV. kategória százalékos részaránya 22-23. héttől kezdve végig 15 % körül mozgott. A III. kategória mutatta a legnagyobb váltakozást. Nagymértékű oszcillációja miatt nem volt kimutatható semmilyen tendencia. Ebbe a kategóriába tartozó egyedeket részaránya 31 % és 8 % között ingadozott. A II. kategória a 22-23. héten 14 %-kal jelent meg, de egy hónap múlva már az egyedek harmada tartozott ehhez a kategóriához. Ezután 5 % alá csökkent a részesedése, majd el is tűnt

a repülő egyedek közül. A repülésre alkalmas utolsó napokon, aztán újra magas, 46 %-os részesedést mutatott a nőstény egyedek között. Az I. kategória a tömeges diszperziós időszak alatt nem lépte át a 2 %-os részesedést, de annak lecsengése után 33 és 15 %-a a repülő nőstényeknek ebbe a kategóriába tartozott. A 38-39. héten nem fogtunk nőstény egyedet. 2005. évben az V. kategória egyedei a kezdetektől szinte az egész mintavételi periódus alatt a legnagyobb százalékban fordultak elő egészen a diszperzió vége előtti utolsó hetekig. A diszperzióra még alkalmas utolsó hetekben (2000. év: kiszáradás, 2005. év: nyár vége) megemelkedett a fejletlen petefészkekkel rendelkező egyedek száma és az utolsó két mintavételi napon azok az egyedek is elhagyták a vízteret, amelyek még nem voltak elég érettek a tojásrakásra. A különböző fejlettségi állapotú petefészkekkel rendelkező egyedek napszakos diszperziós mintázatában eltérés nem volt tapasztalható.

6. Diszkusszió

A vízirovarok diszperziós jelenségéről számos adattal rendelkezünk, a hazai és nemzetközi irodalomban számos közlemény foglalkozik a témával különböző vonatkozásokat hangsúlyozva. E publikációk következtetéseit összefoglalva elmondhatjuk, hogy a vízirovarok diszperzióját általában meleg, szélmentes időben figyelhetjük meg, legfőképpen azokban az időszakokban, amikor a polarotaktikus vízetektálási képességük segítségével a legnagyobb valószínűséggel ismerik fel a keresett vízteret. A diszperzió legelső fázisát, a levegőbe emelkedést leginkább az elhagyni szándékozott élőhelyen bekövetkező, a rovar számára negatív hatások (pl.: kiszáradás, táplálékhiány); populációdinamikai változások (pl.: denzitás növekedés); élettani és anatómiai jellemzők (pl.: röpképesség); továbbá fenológiai vagy szaporodásbiológiai tényezők befolyásolják. A levegőben tartózkodást elsősorban a szél, a hőmérséklet és a fény mennyiség befolyásolhatja. A víztér detektálhatóságát elsősorban a fizikai tényezők határozzák meg, ebben kiemelt szerep jut a nap elevációs szöge változásának. Egyes kutatók eredményei arra engednek következtetni (az előbb felsoroltak figyelembevételével), hogy a diszperziós aktivitásnak éves és napi ritmusa is van, melyek faji szinten és földrajzilag is eltérőek lehetnek. A korábbi munkák többsége fénycsapdával, jelölés visszafogásos módszerrel gyűjtött adatokon alapszik, vagy laboratóriumi / terepi kísérletek eredményeit összegzi. Az általunk vizsgált két rovarrend tagjai polarotaxis segítségével keresik az új vízteret. A fénycsapdás módszer ezzel ellentétben a fototaxis jelenségén alapul, és így a gyűjtött adatok nem adnak felvilágosítást a napszakos diszperzióban bekövetkező változásokról. A jelölés-visszafogás módszerrel csak a bevándorlás tényét lehet rögzíteni, annak időpontját nem lehet meghatározni. Ezen módszerek mellett a laboratóriumi kísérletek sem

alkalmasak arra, hogy a természetben megfigyelhető diszperziós jelenséget és annak dinamikáját pontosan leírják.

Vizsgálatsorozatunkban arra kerestük a választ, hogy a rovarok diszperziójában megfigyelhető-e valamiféle tendencia akár évszakos, akár napszakos vonatkozásban, valamint milyen tényezők befolyásolják leginkább a diszperzió folyamatát.

A diszperzió egész napon át tartó nyomon követésére egy új módszert dolgoztunk ki, melynek elvi alapja az a biofizikai tény, hogy a vízirovarok látórendszere képes a polarizált fényt érzékelni. A fényesen csillogó felületek (pl.: autók motorháztetője, fekete mezőgazdasági fóliák, függőleges üvegfelületek) – amelyekről a visszaverődő fény polarizációfoka és iránya megegyezik a víztükrőről érkezővel, – megtéveszthetik a fénypolarizáció-érzékeny látórendszerrel rendelkező állatokat, mivel horizontálisan poláros vízfelszínnek tűnnek számukra. A vízfelszínnek ilyen mesterséges felületekkel történő modellezésével csapdába ejthetők a vízirovarok. Vizsgálataink során ezt kihasználó metodikát alkalmazva gyűjtöttük be a vízirovarokat. Az új mintavételi módszer tudományos érdeklődésre tarthat számot, ezért tesztelésének eredményei is a disszertáció részét képezték. A tesztelés során különböző színű, méretű és a víztértől különböző távolságra elhelyezett fóliák fogási hatékonyság vizsgáltuk. Eredményeink szerint a piros és a fekete fólia a leghatékonyabb a rovarok csapdázására, amit pusztán fizikai tények is magyaráznak. A vízirovarok zöme vak a piros színre, mivel csak UV, kék és zöld fényre érzékeny fotoreceptorokkal rendelkeznek. Ezáltal a piros és a fekete fóliák fénypolarizáló-képessége csak a spektrum zöld, kék és UV tartományaiban érdekesek a vízirovarok szempontjából. Az ilyen színű tükröződő felületek polarizációfoka és iránya hasonlít leginkább a vízfelületekhez, így ezeket a rovarok a polarotaktikus vízkeresésük során élőhelyként detektálják (KRISKA és munkatársai 2006). A mintavételi

módszer tesztelése során valóban a piros és fekete színű főlíák produkálták a legnagyobb egyed- és fajszámot. A méret vonatkozásában a 9×3 méter területű főlíáról került elő a legtöbb faj, és egyedszám tekintetében is a legnagyobb fogási hatékonyságot is ez a méret mutatta. Feltehetően ez a méret már elég nagy, ahhoz hogy a rovarok már különálló víztérként detektálják, és pont akkora, amekkora után kutatnak. Az ennél nagyobb főlí / víztér már mélyebb lehet, sok lehet benne a ragadozó, ezáltal már nem a legalkalmasabb arra, hogy benépesítsék. A tesztelés során a víztér közvetlen közelében, és az attól 30 méterre lehelyezett főlíákon tapasztaltuk a legtöbb egyedszámot, míg a a víztértől 60 méteres távolságban lévő főlíán fogtuk a legtöbb fajt. Hogy az elhagyott víztérhez ilyen közel eső új vízteret népesítik be a legnagyobb egyedszámban, adódhat abból, hogy a legtöbb egyed rögtön az első alkalmasnak tűnő víztérre / főlíára leszáll. Ha az új élőhelyet mégsem találja alkalmasnak az egyed, még mindig tovább repülhet (BEHR 1990). A víztér elhagyása után az egyedek minél hamarabb igyekeznek megtalálni a megfelelő új vízteret, hiszen minél több időt töltenek a levegőben, annál kisebb az esélyük a túlélésre és a megfelelő víztér felkutatására.

A korábbi szerzők már számos megfigyelést közöltek a diszperzió éves ritmusával kapcsolatban. Erre vonatkozó eredményeink alapján kifejezett tavaszi aktivitási csúcsot nem tudtunk kimutatni, de ebben jelentős szerepe van annak, hogy a 16., 18., 20., 23., és a 34. héten diszperzióra alkalmatlan volt az időjárás (eső, viharos erejű szél). A tavaszi hét mintavételi nap alkalmával az időjárás 3 napon is megakadályozta a diszperziót. A többi tavaszi napon viszont jelentős egyedszámban repültek a rovarok, ami sejtet egy tavaszi kiugró diszperziós aktivitást. A vízirovarok tömeges diszperziója egyértelműen a nyári hónapokban volt megfigyelhető. Júniustól augusztusig repült az egyedek 60 %-a és a fajszám is ebben az időszakban volt a legmagasabb. Ősszel csak egy négy héten át tartó kisebb aktivitású

diszperziós időszak volt megfigyelhető, amikor kisebb volt a repülő egyedek és fajok száma is. Bár a korábbi munkák közül egyik sem dolgozott ekkora adattömeggel és nem vizsgálták egy teljes éven át a diszperziót, következtetések mégis részben összecsengenek az általunk megfigyeltekkel. MIGUÉLEZ és VALLADARES (2008) jelen vizsgálathoz hasonlóan két aktív diszperziós időszakot figyeltek meg: nyár közepén és még egyet az őszy folyamán. NILSSON (1997) és WEIGELHOFER és munkatársai (1992), valamint BENEDEK és JÁSZAI (1972) szerint a vízirovarok évszakos tömeges diszperziója június és szeptember közé tehető. LANDIN (1980) és FERNANDO és GALBRAITH (1973) szintén június második felétől kezdve figyelte meg a vízbogarak diszperzióját, de az nagy egyedszámban csak augusztus elejéig tartott, hasonlóan a mi eredményeinkhez. BAGGE (1982) és POPHAM (1964) vizsgálatai alapján a bűvárpóloskák tavasszal és nyáron mutatnak kiugróan magas diszperziós aktivitást. BROWN (1951, 1954) tavasszal, nyáron és ősszel is észlelt repülő egyedeket, míg FERNANDO (1958) tavaszi vízkeresésről számol be. PAJUNEN és JANSSON (1969) vizsgálatai szerint a legaktívabb diszperziós periódus kora tavaszra tehető, mikor az egyedek új potenciális „tenyész területeket” keresnek és megfigyelhető egy másik aktív időszak késő ősszel, mikor a populáció denzitása a legmagasabb. Számos további szerző nem ad pontos behatárolást az általuk megfigyelt diszperzió idejéről, csak azt említi, hogy az általában nyáron figyelhető meg (POISSON és munkatársai 1957, RICHARD 1958, YOUNG 1966, MACAN 1976). Az összes fogott egyed évszakos diszperziójával kapcsolatos eredményeink további részletesebb összehasonlítása más szerzők következtetéseivel igen nehéz (szinte kivitelezhetetlen), mert a korábbi publikációk eredményei általában csak bizonyos fajok diszperziójára vonatkoznak, így az összevetés csak adott taxonok esetében lenne igazán releváns. Annyi azonban megállapítható, hogy a vízirovarok repülését vizsgáló szerzők a nyári hónapokban figyelték meg a

legnagyobb egyedszámú diszperziót, míg tavasszal és ősszel kisebb aktivitást mutattak ki. A fajszámok tekintetében alapvető tendenciaként figyelhető meg adatsorunkban, hogy a nagy egyedszámú napokon a fajszám is jelentős volt, míg a kis egyedszámú napokon a fogott fajok száma is alacsonyabb értéket mutatott. Valószínűsíthető, hogy a diszperzióra valóban alkalmas napokon a fajok jelentős része útra kel, és az egyes fajokra jellemző évszakos diszperziós dinamikát az egyedszámok alakulása alapján lehet feltérképezni. Hogy egy faj egy adott nap útra kel vagy sem, kevesebb információt nyújt a faj évszakos dinamikájáról, mint az, hogy az adott napon a faj hány egyede tartózkodott a levegőben. Nem volt olyan mintavételi nap, amikor kevés faj produkált volna nagy egyedszámú fogási eredményt. A Helophoridae, Hydrophilidae, Dytiscidae és a Corixidae család fajai voltak azok, melyek a legnagyobb egyedszámban képviseltették magukat a fogott taxonok között. Ezekben a családokban van a legtöbb olyan faj, melyeket a nemzetközi szakirodalom is jó röpképességű, erős diszperziós hajlammal rendelkező fajként tart számon. Az egyes mintavételi napon a családok egyedszám szerinti megoszlása arról nyújt információt, hogy az egyes családokban tartozó jó röpképességű és erős diszperziós hajlammal rendelkező fajok közül a vizsgált területen mennyi fordul elő illetve, hogy egy család adott egyedszámának százalékos megnyilvánulását hány faj produkálja. Az egyes fajok repülési aktivitását megfigyelve egyértelművé vált, hogy az évszakonként eltérő lehet. Voltak olyan fajok, melyek két vagy akár három évszakban is jelentős aktivitást mutattak, de a legtöbb faj esetében volt egy kitüntetett évszak, amelyben a legnagyobb százalékban került elő a föliákról. A fajok tömeges diszperziója többségében csak az egyik évszakban volt megfigyelhető, mely alapján tavaszi, nyári, és őszi évszakos diszperziós mintázatokat tudtunk elkülöníteni. Az évszakos diszperziós mintázatokon belül eltérés volt megfigyelhető egyes fajok dinamikájában. Ezért a

mintázatokon belül almintázatok (tavasz, nyár, őszi almintázatok) hoztunk létre, aszerint hogy a fajok melyik évszakban produkálnak további lokális diszperziós csúcsot. Nem volt olyan faj mely nyáron repült tömegesen, de tavaszi aktivitást is mutatott volna, ezért nyári mintázat-tavaszi almintázatba nem tudtunk egyetlen fajt sem besorolni. Viszont a nyári mintázaton belül voltak olyan taxonok, melyek a nyári tömeges diszperzió mellett tavasszal és ősszel is mutattak aktivitást. Ezen fajok besorolásával jött létre a nyár-tavasz-őszi-almintázat. A fajok mindegyike besorolható volt valamelyik évszakai diszperziós mintázatba és almintázatba a diszperziós dinamikájukban megfigyelhető tendenciák alapján.

A vízirovarok napszakai repülési aktivitásról az esti repülési időszak említésén kívül (megfelelő, egész napos gyűjtésre alkalmas módszer hiányában) nem találunk irodalmi adatokat. Saját eredményeink alapján azt tapasztaltuk, hogy nincs a napnak olyan időszaka, amikor a rovarok ne emelkednének a levegőbe. A dinamikákban 24 óra alatt három (reggel, délben, este), a diszperziós szempontjából kiemelkedő időszak volt megfigyelhető. A 2000. évben elvégzett, a mocsár kiszáradása miatt csak a 27. hétig tartó vizsgálatsorozatunk eredményei azt mutatták, hogy a fajok diszperziós dinamikájában e három kiemelkedő napszakban fogott egyedek száma alapján tendenciák figyelhetők meg. Ezek alapján korábban összesen négy diszkrétan elkülöníthető napszakai diszperziós mintázatot tudtunk szétválasztani (CSABAI és munkatársai 2006), melyekbe az összes fogott faj besorolható volt. A fajok egyedei a diszperziós dinamikában megfigyelhető tendenciák szerint „reggel és délben”, „reggel és este”, „délben és este” vagy naponta egyszer „este” landoltak a föliákon. E kategóriákat „fél” évi (13-27. hét) összesített adatsor alapján állítottuk fel, nem alkalmazva évszakai megközelítést. A 2005. évi vizsgálatsorozat eredményei alapján azonban azt tapasztaltuk, hogy az évszakok közötti napszakai diszperziós dinamikákban

statisztikailag is igazolható eltérés volt. A fentiek miatt a korábban felállított napszakos diszperziós mintázatokat felül kellett vizsgálnunk, ezért új kategóriarendszert kidolgozva a 2005. év adatsort már évszakonként külön elemeztünk. Ennek eredményeképp a nyári hónapokban mutatkozott a legtöbb, azaz 4 féle mintázat, míg tavasszal és ősszel 2-2 féle mintázatot követve emelkedtek a levegőbe a rovarok. A különbségek egyértelműen magyarázhatók azzal, hogy az egyes évszakokban eltérő környezeti körülmények között kell szárnyra kelniük a rovaroknak, ha új vízteret akarnak keresni. Tavasszal csak délelőtt melegszik fel a levegő annyira, hogy a diszperzió megkezdődhessen és az esti korai lehűlés hamarabb véget vet a repülésnek. Ebből adódóan az ekkor követett diszperziós mintázatokban reggeli és késő esti repülés nem figyelhető meg. A diszperzió vagy „délben és este” vagy „napközben” azaz a délelőtti óráktól a kora esti órákig szinte folyamatosan, váltakozó csúcsokkal, de leggyakrabban dél körüli maximumokkal történik. Nyáron már a kora reggeli órákban megfelelő mértékben felmelegszik a levegő és a csak az éjszakai hajnali lehűlés vet véget a diszperziónak, ugyanakkor a hosszú repülésre alkalmas időszak során inkább a polarotaktikus detektálhatóság szempontjából előnyösebb reggeli, déli és esti időszakokban lesznek aktívabbak a rovarok. Ezért a három diszperzió szempontjából kiemelkedő napszak mindegyikében repülnek az egyedek, az alábbi mintázatokat követve: „reggel-délben-este”, „reggel-este”, „délben-este”, vagy „este”. Ősszel ismét lecsökken a diszperzióra alkalmas órák száma, a reggeli időszak elmarad az alacsony hőmérséklet miatt és csak „délben-este” és „este” tapasztalható diszperziós aktivitás, ugyanakkor az esti csúcs több órával előbbre tolódik a lehűlés miatt.

A diszperziós almintázatok évszakonkénti különbözőségéből adódott, hogy egyes fajok napszakos diszperziós dinamikájában évszakonként is jelentős lehet az eltérés. Ez akár olyan nagymértékű is lehet, hogy minden

évszakban más diszperziós almintázatba sorolhatók (pl. *Enochrus quadripunctatus*, *Helophorus* spp., *Cymbiodyta marginella*). Természetesen vannak olyan fajok is, melyeknek évszakonként nem tért el a diszperziós almintázata, vagy csak olyan csekély mértékben különbözött, ami még nem sorolható más mintázatba (pl. *Helochares obscurus*). Ha minden környezeti feltétel optimális és állandó lenne, akkor a fajok ugyanazt az almintázatot követnék egész évben. Hazánkban azonban az egyes évszakok jelentősen eltérő környezeti feltételeket nyújtanak a repülő rovarok számára, amihez alkalmazkodniuk kell. Ennek következtében a fajok az egyes évszakokban különböző almintázatot is követhetnek. A napszakos mintázatok és általában a diszperziós jellemzők „évszakonkénti” értékelése kiemelten fontos az egyes fajok jellemzőinek megismerésében. A fajok jelentős része esetében megfigyelhető, hogy a különböző időszakok által nyújtott különböző feltételekhez a napszakos diszperziós mintázat / almintázat váltásával alkalmazkodnak, míg más fajok az egész év során nagyjából azonos napszakos mintázat / almintázat szerint repülnek. A 2005. évi, teljes vegetációperiódusra kiterjedő mintavételeink adataiból minden taxonra elkészítettük a napszakos és évszakos diszperziós mintázatot együtt bemutató összesített ábrákat (11.2 fejezet, függelék: 38-58. ábra). Ezekből – azon felül, hogy szemléletesen bemutatják az adott időszakok adatait, kiválóan jellemzik a fő trendeket – az is egyértelműen látható, hogy egyes mintavételi napokon jelentős eltérések tapasztalhatóak a teljes időszakra jellemző mintázatoktól. Ennek oka, hogy a napszakos repülési mintázatok nemcsak „fajhoz” és „évszakhoz” kötöttek, hanem az aktuális környezeti feltételek esetenként módosíthatják azokat.

A diszperziót nagymértékben befolyásolják az abiotikus környezeti tényezők, elsősorban a meteorológiai paraméterek. Az összes egyedszám vonatkozásában a hőmérséklet esetében szignifikáns korrelációt nem

találtunk ugyan, de nem fogtunk egyetlen egyedet sem a föliákon 9 °C alatt, azaz az ennél alacsonyabb hőmérséklet blokkoló hatású, így ez minimum faktorként működik. Elviekben felmerül a lehetőség, hogy a kiszáradás veszélye miatt a nagyon magas hőmérséklet csökkenti a repülési intenzitást, de a mért legmagasabb hőmérsékletig (35 °C) ez a hatás még nem volt észlelhető sem a terepi megfigyelések, sem az adatok statisztikai értékelése során. WEIGELHOFER és munkatársai (1992) 15,3 °C alatt nem figyeltek meg diszperziót (statisztikailag igazolták), ami magasabb érték az általunk megfigyelteknél, igaz ők ezt csak a bűvárpoloskákra vonatkozóan közölték. Hasonló vizsgálatai során POPHAM (1964) is mérte a hőmérséklet hatását a diszperzióra és megállapította, hogy az általa vizsgált három bűvárpoloska faj közül egyik esetében sem volt megfigyelhető repülő egyed 15 °C alatt. ZALOM és munkatársai (1980) fénycsapdáiba 16 °C alatt és 32 °C felett nem repült vízirovar. Állításuk szerint a tömeges, kiugró aktivitású diszperzió 23-24 °C-os hőmérsékleten figyelhető meg. VAN DER EIJK (1983, 1987) 18 °C alatt és 31 °C felett nem észlelt diszperziót. Előbbi még nem, az utóbbi már nem alkalmas repülésre indoklása szerint, azonban állításait statisztikailag nem tudta igazolni, a kis egyedszámú fogások miatt. Véleménye szerint a nagyon magas hőmérsékleten a vízibogarak inkább bűvóhelyet keresnek, semhogy a levegőbe emelkedjenek. Állítását cáfolni ugyan nem tudjuk, de a hőmérsékleti korlátot 35 °C-ig nem tapasztaltunk. Az eső – bármilyen kismértékű is – vagy nagyobb zápor, zivatar még a legintenzívebb repülést is azonnal megszakítja, így ez teljesen blokkoló hatású. Ez is magyarázhatja esetleg, hogy a páratartalommal nem találtunk szignifikáns összefüggést. A magasabb páratartalom egyébként segítheti a rovarokat repülés közben, mert megakadályozhatja a kiszáradást. Azonban a nappali órákban amikor magas a hőmérséklet általában alacsony a páratartalom, míg amikor estére lecsökken a hőmérséklet, a páratartalom megnő. Ez megkönnyíti az esti órákban repülő

egyedek diszperzióját. Ezt támasztja alá a napszakos diszperziós besorolásunk is, hiszen – egy kivételével – minden almintázat esetében megfigyelhető diszperzió az esti órákban. A fénymennyiség változása szoros összefüggésben lehet a vízterek polarotaktikus detektálhatóságával (vö. CSABAI és munkatársai 2006). A legmagasabb (így a rovarok számára legelőnyösebb) értékét az alkonyati-hajnali illetve a legmagasabb napállásnál, dél körüli órákban éri el, vagyis a maximum és a minimum értékek a legoptimálisabbak. Ezen értékek között kevésbé előnyös a repülő rovarok számára, így lineáris összefüggést nem is találhattunk. A szél diszperziót befolyásoló hatását elemezve azt tapasztaltuk, hogy 12 km/óra vagy azt meghaladó szélsébség esetén a repülés teljesen megszűnik, így ez maximum faktorként működik. A „gyenge szél” (<6 km/óra) a rovarok repülésére nem fejt ki erős befolyásoló hatást, míg az erősebb szél (6-12 km/óra) szignifikáns negatív korrelációban áll az egyedszám alakulásával. BEHR (1990) bár számos paramétert vizsgált, mindössze a hőmérséklet és a szélsébség hatását említi a diszperziót befolyásoló tényezőként, vizsgálatai konkrét értékeit azonban nem említi. PAJUNEN és JANSSON (1969) arra a következtetésre jutottak, hogy a szél meggátolhatja a repülést, de sok esetben a szél „szállítja” az egyedeket elősegítve ezzel a diszperziót. VAN DER EIJK (1983, 1987) szerint a vízibogarak csak alacsony szélsébségnél tudnak ellenállni a szél eltérítő hatásának, míg 18 km/óra sebesség felett a szél teljesen meggátolja a diszperziót. Ez az általunk tapasztaltnál jóval magasabb érték egy keringőbogárfajra vonatkozott, amit mi nem gyűjtöttünk, de ismerve az adott faj méretét és jellemzőit, e magas szám igen kétségesnek tűnik. ZALOM és munkatársai (1980) néhány vízibogár faj esetében azt mutatta ki, hogy 8 km/óra feletti szélsébség már jelentősen korlátozza a diszperziót. Mindezek alapján elmondhatjuk, hogy a meteorológiai paraméterek közül néhánynak determinisztikus hatása van bizonyos kritikus

értékek alatt, felett vagy egy esemény bekövetkeztekor (hőmérséklet, szélsébség, eső). A szélsébség egy adott tartományban erős hatást fejt ki a repülésre, míg ez alatt nem érzékelhető a szerepe. Ismét más tényezők esetében a minimum vagy maximum értékeknél a legoptimálisabbak a repülő rovarok számára (pl. fénymennyiség ebből adódóan a polarotaktikus detektálhatóság), a köztes értékek inkább negatív hatásúak lehetnek. Azonban a diszperziós mintázatok kialakulásáért nem ezek a tényezők az elsődlegesen felelősek, pusztán az adott időpontban az aktuális értékek alapján módosíthatják az egyéb tényezők által kialakított napszakos mintázatokat. Ezt könnyen beláthatjuk akkor, ha csak a nagy egyedszámú napok adatsorait vesszük figyelembe, amikor a paraméterek értékei az optimális tartományban mozogtak, akkor a diszperzió napszakos mintázatai és almintázatai menetrendszerűen ismétlődnek a változatos körülmények között is.

A 2000. évben elvégzett vizsgálatsorozat eredményeit összevetve a 2005. évi eredményeivel azt tapasztaltuk, hogy az egyes fajok a két eltérő környezeti jellemzőkkel bíró évben eltérő százalékban képviseltették magukat a repülő rovarok között. Az évszakos mintázatok és almintázatok összevetése nem lenne releváns a 2000. évben tapasztalt kiszáradás miatt. Az összevetést csak azonos időszakok esetében lenne érdemes elvégezni, amit csak egyetlen faj esetében végeztünk el. A napszakos mintázatokban bekövetkező változás nyomon követése azonban a két év azonos időszakának összevetésével lehetséges. A fogott fajok jelentős részénél szembetűnő, hogy a két év azonos időszakában különbözik a napi diszperzió aktivitása, míg néhány faj esetében a mintázatok nagyjából azonosak.

A vízirovarok diszperziós dinamikájából adódó eredmények után az eddigi tudományos ismereteinket összegezve egyetlen faj (a *Sigara lateralis*) diszperziós dinamikáját minden részletre kiterjedően megvizsgáltuk, összehasonlítva a két mintavételi év eredményeit is.

Az évszakos dinamika mindkét évben jellegzetes haranggörbét sejtet, azonban 2005. évben ez később kezdődött 3 héttel; valószínűleg az az oka a korábban kezdődő diszperziós aktivitásnak, hogy 2000. évben sokkal magasabb volt az évi középhőmérséklet, korábban érkezett a tavasz, ezért az időjárási viszonyok hamarabb kedveztek a diszperciónak. Azonban ez a csapadékmentes, száraz időjárás eredményezte azt is, hogy a mocsár a 27. hét után kiszáradt. Ugyanakkor érdekes, hogy bár a környezeti paraméterek nem gátolták a repülést, de a kiszáradás hatására mégsem indult el egy újabb diszperziós hullám. 2000. évben a legaktívabb időszak május végétől június végéig (21-26. hét), a kiszáradásig tartott, míg 2005. évben június közepétől július közepéig (24-32. hét). 2005. év szeptemberének melegebb napjain kis példányszámban még jelen voltak és októberben is találtunk egy kóbor példányt, azonban a *S. lateralis* esetében nem figyeltünk meg tavasszal jelentős diszperziós aktivitást. SAVAGE (1989) szerint a repülésre a tavasz és az ősz tűnik a legalkalmasabbnak, különösen az ideiglenes habitatok fajai számára, mint a *S. lateralis*. POPHAM (1964) szerint augusztus és szeptember a megfelelő a repülésre, míg BENEDEK és JÁSZAI (1972) a tömeges diszperziót júniustól augusztusig figyelte meg. A különbségek magyarázata nyilván földrajzi okokban keresendők. Az említett munkák közül földrajzilag BENEDEK és JÁSZAI (1972) vizsgálati helyszíne azonos régióban található a mi vizsgálati helyszínünkkel, így nem meglepő, hogy ezekkel az eredményekkel többé-kevésbé korrelálnak a mi adataink. Azonban BENEDEK és JÁSZAI (1972) szerint a diszperzió mintázata még adott földrajzi régióban sem mindig egységes, mivel azt nagymértékben befolyásolhatják az adott habitat jellemzői. Továbbá az eredményeink azt is mutatják, hogy ugyanabban a habitatban bekövetkező évenkénti változások is alakíthatnak az évszakos diszperziós dinamikán. Az adataink alapján a tömeges diszperzió behatárolására az évszakos dinamikában csak egy hosszabb időintervallumot

lehet megállapítani (ez a *S. lateralis* esetében Nyári mintázat-nyári almintázat), azon belül viszont a pillanatnyi környezeti hatások (köztük a meteorológiai paraméterek) szabályozzák a levegőbe emelkedő egyedek számát. JANSSON (1986) szerint a faj egyedei imágó alakban telelnek át és az egy évre eső generációk száma lehet egy vagy kettő, a fajtól és az éghajlati viszonyoktól függően. SAVAGE (1979) kifejezetten kétgenerációs fajként tartja számon. Vizsgálataink során az összes egyedszám alapján megfigyelhető évszakos diszperziós dinamika alapján nem bizonyítható, hogy a fajnak hány generációja lehet egy év alatt.

A *S. lateralis* kisebb, a nyár második felében nem állandósult reggeli csúcs kivételével a legnagyobb egyedszámban az esti órákban repült. Vizsgálataink több hónapot felöleltek, ezért igazoltnak látjuk azon megállapítást, miszerint a *S. lateralis* faj egyedei tömegesen a késő esti órákban diszperzálódnak, azaz a faj abba a mintázattípusba tartozik, amelynél egy késő esti diszperziós csúcs figyelhető meg. Ez alátámasztja a korábbi szerzők észrevételeit (RICHARDSON 1907, POISSON és munkatársai 1957, RICHARD 1958, FERNANDO 1958, YOUNG 1966, MACAN 1976, POPHAM 1964), továbbá pusztán fizikai szempontok alapján is ez a napszak az egyik legalkalmasabb a diszperzióra (CSABAI és munkatársai 2006). A diszperziót minden pillanatban több tényező befolyásolhatja, ezért az egyes napokon tapasztalható diszperziós aktivitás természetesen jelentősen eltérhet a fő mintázattól (v.ö. a meteorológiai paraméterekkel). Azonban míg 2000. évben az esti diszperzió kivül minden órában csak minimális egyedszámban repültek a faj egyedei, addig 2005. évben az egész év fogási eredményei alapján a hajnali órákban egy nagyobb egyedszámú kiugró diszperziós aktivitás volt megfigyelhető. Ez azt jelentené, hogy a faj esetében a két év eredményei alapján mintázat váltás történt. Míg 2000. évben nyári mintázat-esti almintázatba sorolható a *S. lateralis*, addig 2005. évben nyári mintázat és

„reggel-este” almintázat szerint repültek az egyedek. Ez az almintázaváltás akkor is megfigyelhető, ha a két év azonos időszakait vetjük össze (21-27. hét). Ezt a reggeli lokális csúcsot nem okozhatták a meteorológiai paraméterekben bekövetkező napi különbségek, mert minden mintavételi napon, a 21. és 27. hét között megfigyelhető volt. Azonban, ha a 2005. év nyarának a második felének napszakos diszperziós dinamikáját vizsgáljuk, akkor nyilvánvalóvá válik, hogy ebben az időszakban a faj egyedei újra csak az esti almintázat szerint kelnek szárnyra és elmarad a reggeli repülési aktivitás. Ezért ezt a jelenséget a napszakos diszperziós mintázatban bekövetkező változásként kell értékelnünk, ami nem állandósult egész évben. A fénycsapdás anyagok többsége is arra a következtetésre jutott, hogy *S. lateralis* a késő esti órákban repül tömegesen (bár a napközbeni repülést nem is vizsgálhatták). JANSSON (1986) szerint az éjszakai repülés magyarázata nyilvánvaló: azokat az egyedeket, melyek nem találnak megfelelő víztestet alkonyatig, vonzza a fény. Az a tény, hogy a bűvárpóloskák a fényre csak a sötétség első néhány óra során érkeznek, azt sugallja, hogy ezek az állatok nem igazán repülnek sötétben, azonban ha repülés közben besötétedik, addig maradnak a levegőben, ameddig tudnak. A *S. lateralis* esetében mi az éjszakai diszperziót 22 óráig, egyes esetekben 23 óráig figyeltük meg.

Az abiotikus környezeti tényezők (elsősorban meteorológiai paraméterek) vizsgáló cikkek közül néhány közöl adatot kifejezetten a *S. lateralis* fajra vonatkozóan. WEIGELHOFER és munkatársai (1992) a hőmérséklet, a szélesebbesség és a páratartalom változásának hatását vizsgálták a diszperzióra. Az általuk mért háttérváltozók közül csak a hőmérséklettel volt kimutatható szignifikáns összefüggés, 12,4 °C alatt nem figyelték meg a diszperziót a fénycsapdával fogott *S. lateralis* egyedeknél. Eredményeikkel összevág, hogy saját vizsgálatink során mi is megfigyeltünk szignifikáns korrelációt a hőmérséklet változásával, valamint hogy a *S. lateralis* egyedeit nem

gyűjtöttük 12,9 °C hőmérséklet alatt. Továbbá mi sem találtunk korrelációt a páratartalom változása és a faj repülési intenzitása között. Ugyanakkor szignifikáns negatív korrelációt tapasztaltunk a repülő *S. lateralis* egyedek száma és a szélesebbesség alakulása között. Korábban említettük, hogy a vízirovarok esetében 6 és 12 km/óra között a szélesebbességértékek és az egyedszám között szignifikáns negatív korreláció mutatható ki. Ugyanakkor a különböző testméretű és repülési képességű fajok repülési aktivitására a szélesebbességnek nagymértékben különböző hatása lehet. A *S. lateralis* repülését 11,3 km/óra szélesebbesség érték felett nem tapasztaltuk. Ugyanakkor a kisebb testtömegű *S. lateralis* érzékenyebb a szél hatására, mint a vízirovarokra jellemző általános értékek, ugyanis 2 km/óra szélesebbesség felett már szignifikáns negatív korreláció mutatható ki a szélesebbesség és a faj repülési intenzitásának változása között. Ezen érték alatt pedig a szél sebessége nem befolyásolja a faj repülését. A fényintenzitás változásának hatását több szerző is említi (Popham 1964, Fernando 1958), de konkrét adatokkal nem szolgálnak. Nem meglepő eredmény, hogy a *S. lateralis* egyedszám változása szignifikáns negatív korrelációban van a fényintenzitás változásával, hiszen egy kifejezetten alkonyatkor diszperzáló faj.

A diszperzió alakulását – amint már említettük – nem csak ”külső” hatások befolyásolhatják, hanem ”belső” (szaporodásbeli, populációbiológiai jellemzők) is. Benedek és Jászai (1972) fénycsapdával végzett vizsgálataik során a *S. lateralis* fajnál a hímek tűntek aktívabbnak. A nyári tömeges diszperziós időszakban (június-július-augusztus) a hímek aránya végig meghaladta a 70 %-ot, míg a csekély egyedszámú időszakokban (május, szeptember-október) a nőstények aránya emelkedett ugyanerre a szintre. Ezzel szöges ellentétben állnak a mi eredményeink, az általunk használt főliás módszer segítségével a nagy egyedszámú mintavételi napokon minden esetben a nőstények kerültek többségbe (cc. 60%), a hímek aránya a

nőstényeket mindössze 3 esetben, csekély fogott egyedszám mellett multa felül. Az ellentmondás oka egyrészt kereshető a különböző módszerek esetleges szelektivitásában, illetve az esetlegesen eltérő élőhelyi sajátosságokban is. A petefészek vizsgálata során 2005. évben egyértelműen több tojással teli nőstényt találtunk, míg a többi kategóriába tartozó egyedek száma önmagában nem volt jelentős. Ettől eltért a 2000. évben tapasztalt petefészek kategóriák közötti megoszlás. Ebben az évben a kifejlett petefészekkel, de tojással vagy megdagadt ovariolesekkel nem rendelkező egyedek százalékos aránya magas volt. A kiszáradás előtti utolsó két heti mintavételek során nagyobb egyedszámban fogtuk ezen kategóriába tartozó egyedeket, mint a tojással teli egyedeket. A többi kategória azonban továbbra is kis számban képviseltette magát. Több oka lehet a II. kategória nagy egyedszámú megjelenésének. Az egyik a petefészek fejlődésében bekövetkező diapauza, a másik a kétgenerációs életmenet, a harmadik pedig egy drasztikus környezeti hatás. Az első lehetőség a 2005. évi évszakos diszperziós dinamika alapján kizárható, hiszen ugyanolyan haranggörbét mutat mindkét évben az egyedszám alakulás. A kétgenerációs fajok esetén a nem diszperzáló, szaporodó nyári generációt, egy nagy diszperziós képességgel jellemezhető, később áttelelő populáció követi (SAVAGE 1989). Ezen összefüggést a habitat stabilitása nagymértékben befolyásolhatja. Sőt, egy faj diszperziós képessége és élőhelyének természete közti összefüggés tanulmányozása nem különíthető el az adott faj egy- vagy kétgenerációs voltának vizsgálatától, mivel a repülési képesség változhat az éves életciklus folyamán (SAVAGE 1989). A *S. lateralis* bivoltin életciklussal jellemezhető CRISP (1962) és SAVAGE (1979) szerint. Az eredményeinkből következő diszperziós dinamika alapján erre utaló jelet azonban nem találtunk. Természetesen a lárvák nem tudnak repülni, ezért az ebben a kérdésben döntő fontosságú imágó/lárva arány hiányában ezt cáfolni sem tudjuk.

Mindenesetre 2000. évben a kiszáradás miatt nem figyelhettünk meg semmilyen diszperziót a kora tavaszi hónapokban, míg 2005. évben nem volt jelentős egyedszám. BENEDEK és JÁSZAI (1972) szerint azonban a diszperzáló egyedek száma nem hozható összefüggésbe a repülési képességgel rendelkező populáción belüli egyedek arányával. PAJUNEN és JANSSON (1969) szerint röpképtelen egyedek csak mély tavakban alakulnak ki. Időszakos vizek populációiban minimális a röpképtelen egyedek száma. Kutatásunk során kimutatott évszakos diszperziós dinamika alapján egyértelmű bizonyítékot nem találtuk arra, hogy uni- vagy bivoltin életciklusú lenne a *S. lateralis*. A harmadik oldalról, 2000. évben kétség kívül a diszperziót legdrasztikusabban befolyásoló tényező a mocsár kiszáradása a volt. A kiszáradás előtti mintavételi napokon a II.-IV. kategóriába sorolt egyedek fokozódó levegőbeli nagyszámú jelenléte, azt sugallja, hogy a folyamatos vízszintcsökkenés, olyan stresszhatásnak bizonyult, hogy a tojásrakásra még nem érett egyedeknek is új élőhely után kellett nézni. 2005. évben a mocsárnak állandó volt a vízszintje. A petével teli nőstények a tömeges diszperzió időszakát kihasználva elhagyták a vízteret, új a tojáslerakására alkalmas kisebb víztereket keresve. A nyári hónapokban fejlett petefészek, de tojásokkal még nem rendelkező egyedek is szárnyra keltek kis egyedszámban. A fejletlen petefészekkel rendelkező egyedek ebben az időszakban elhanyagolható számban repültek. A diszperzióra még alkalmas utolsó hetekben megemelkedett a fejletlen petefészekkel rendelkező egyedek száma és az utolsó két mintavételi napon azok az egyedek is elhagyták a vízteret, amelyek még nem elég érettek a tojásrakásra. Úgy tűnik, hogy a tömeges diszperzió során a tojással teli nőstények a legaktívabbak. Amikor viszont lecseng a szaporodási ciklus, akkor a tojással még nem vagy csak a megdagadt ovariolesek mellett tojással alig rendelkező egyedek kezdenek el repülni. Ez ellentmond PAJUNEN és JANSSON (1969) által leírtaknak, hiszen

ők a legnagyobb a diszperziót akkor tapasztalták, amikor a populáció még éretlen.

Összességében azt mondhatjuk, hogy a diszperziót leginkább meghatározó tényező a keresett víztér detektálhatósága, ami függ a nap állásától és meteorológiai paraméterektől. Ez alapján a reggeli, déli és esti órák tűnnek a legalkalmasabbnak a vízkeresésre. A diszperzióknak jól meghatározható évszakos és napszakos dinamikája van, aminek realizálódását minden esetben befolyásolja a környezeti tényezők pillanatnyi állapota, elsősorban a szélsébség változása és a hőmérséklet. A harmadik tényező, amelyik meghatározza a levegőbe emelkedés pillanatát az a fajok fenológiai sajátságaiból adódik. A fajok többsége akkor kel szárnyra, amikor tojásrakásra alkalmas kisebb víztereket kell keresnie. Azonban az egyedek maturálódásának ütemét is befolyásolják az abiotikus környezeti tényezők. A mintavételi metodika sajátságaiból kiindulva a főliákra érkező vízirovarok a „csapda” élőhelyet kolonizációs céllal keresték fel. Így adataink értékes kiindulási alapot szolgáltatnak a kisvizek kolonizációjának tudományos kutatásához is.

7. Összefoglalás

7.1. Bevezetés Az édesvizek folyamatosan változnak és ezzel együtt a vízirovarok számára biztosított életterek által nyújtott feltételek (fizikai, kémiai, biológiai jellemzők) is változnak, ezért a repülés képessége és a migrációs hajlam a vízirovarok számára a túlélést jelentheti, mind individuálisan, mind a populáció szempontjából. Az állandó vízterek fajai számára a diszperziós hajlam előnytelen a túlélés szempontjából, mivel kis valószínűséggel találnak egy ugyanolyan megfelelő élőhelyet, azonban az ideiglenes habitatok fajainak ez a képesség feltétlenül szükséges a túléléshez. A vízirovarok jelentős része a tojás lerakására alkalmas kisvizet keres tojásrakáskor, melyek hamarabb átmelegszenek, jobban átvilágítottak, kevesebb a ragadozó és ezért sokkal nagyobb esélye van az utódok túlélésének. Ősszel a fajok egy része áttelelésre alkalmas mélyebb vizeket keres, amelyek télen nem fagynak be fenéig. A diszperzió intenzitásának éves változásai és az a képesség, amivel különbséget tudnak tenni az egyes vízterek között lehetővé teszik azt, hogy a vízirovarok mindig az arra legmegfelelőbb vízterekben tartózkodjanak a szaporodási és az áttelelési időszakokban.

7.2. Irodalmi áttekintés és célkitűzés A vízirovarok diszperziós jelenségéről a napszakos ritmust kivéve számos adattal rendelkezünk. A publikációk következtetéseit összefoglalva azt mondhatjuk, hogy a vízirovarok diszperzióját általában nem túl magas hőmérsékletű, szélmentes időben figyelhető meg, amikor a polarotaktikus vízdetektálás segítségével a legnagyobb valószínűséggel ismerik fel a keresett vízteret. A diszperzió legelső fázisát a levegőbe emelkedést leginkább az elhagyott élőhelyben bekövetkező negatív hatások (pl.: kiszáradás, táplálékhiány);

populációdinamikai jelenségek (pl.: denzitás növekedés); élettani és anatómiai tényezők (pl.: röpképesség); továbbá fenológiai vagy szaporodásbiológiai tényezők befolyásolják. A levegőben tartózkodást elsősorban a szél, a hőmérséklet és a fénymennyiség befolyásolhatja. Az új élőhely megtalálását, tehát a víztér detektálhatóságát elsősorban a fizikai tényezők határozzák meg, ebben kiemelt szerep jut a nap elevációs szöge változásának. A korábbi kutatók eredményei arra engednek következtetni (az előbb felsoroltak figyelembevételével), hogy a diszperziós aktivitásnak éves és napi ritmusa is van, melyek faji szinten és földrajzilag is eltérő lehet. A tudományos jellegű munkák többsége vagy fénycsapdás metodikával, laboratóriumi kísérletekkel vagy jelölés visszafogásos módszerrel gyűjtött adatokon alapszik. Ezen módszerek egyike sem alkalmas arra, hogy a természetben megfigyelhető jelenséget és annak dinamikáját pontosan leírják. Vizsgálatsorozatunk során ezért egy új mintavételi módszer segítségével arra kerestük a választ, hogy a rovarok diszperziójában megfigyelhető-e valamiféle tendencia akár évszakos, akár napszakos vonatkozásban. Választ kerestünk arra, hogy milyen tényezők befolyásolják leginkább a diszperziót. Eredményeink alapján végül egy faj diszperziós jellemzőit vizsgáltuk meg részletesen.

7.3. Anyag és módszer Mintavételi helyünket a Hortobágyi Nemzeti Park területén található, közigazgatásilag Tiszafüredhez tartozó Hagymás-lapos mocsár mellett jelöltük ki. A mintavételeinket 2005. évben 13. és a 43. hét között, heti gyakorisággal, 30 mintavételi alkalommal végeztük. Minden mintavételi napon 24 óra időtartamban (reggel 8 órától másnap reggel 8 óráig), óránkénti bontásban gyűjtve az érkező vízirovarokat. A vízirovarok látórendszere képes a fénypolarizációt érzékelni. A diszperzió szempontjából azért fontos ez a jelenség, mert a polarotaktikus vízirovarok számára

polarizáció-látásuk szolgáltat információt a tájékozódáshoz, árulkodik a víz jelenlétéről, ezáltal teszi lehetővé új élőhelyük felkutatását. A fényesen csillogó felületek (pl.: autók motorháztetője, fekete mezőgazdasági fóliák, függőleges üvegfelületek) – amelyekről a visszaverődő fény polarizációfoka és iránya megegyezik a víztükörről érkezővel – megtéveszthetik a fénypolarizáció-érzékeny látórendszerrel rendelkező állatokat, mivel horizontálisan poláros vízfelszínnek tűnnek számukra. A vízfelszínnek ilyen mesterséges felületekkel történő modellezésével csapdába ejthetők a vízirovarok, ezért vizsgálataink során ezt kihasználó módszert alkalmazva gyűjtöttük be az egyedeket. A módszer tesztelését 2004. év folyamán végeztük el a fóliák színe, mérete és víztértől való távolsága vonatkozásában. A disszertáció tartalmazza az általunk használt új polarotaxison alapuló mintavételi eljárás kidolgozásának és tesztelésének eredményeit is, mert a metodika maga is tudományos érdeklődésre tarthat számot. 2000. évben végeztük az első vizsgálat sorozatot, amely egy még nem tesztelt módszerrel elvégzett tájékozódó jellegű kutatás volt, melynek eredményei arra ösztönöztek minket, hogy 2005. évben egy már tesztelt és részletesen kidolgozott módszer alapján egy teljes éven keresztül nyomon kövessük a diszperziót. A fentiek értelmében a disszertációban a 2005. évben végzett diszperziós vizsgálatokat tartjuk kiindulási alapnak, mert ekkor egy egész vegetációs periódust nyomon tudtunk követni, egy már tesztelt mintavételi eljárással. A 2000. évi adatsor a levont következtetések alátámasztására, esetleg ellenpéldaként szolgál, az ezévi adatokat kizárólag a napszakos mintázatok váltásának illusztrálásánál és egy faj diszperziós dinamikájának részletes értékelésénél használtuk fel. A vízirovarok begyűjtését 3 darab a víztér szélétől 30 méter távolságban elhelyezett, 9×3 méter területű, fekete színű fóliák alkalmazásával végeztük. Vizsgálataink során folyamatosan regisztráltuk a diszperzióra hatóképesnek minősíthető környezeti

paramétereket, elsősorban a meteorológiai háttérváltozókat (szélsebesség, szélirány, hőmérséklet, relatív páratartalom, fénymennyiség). Az elővizsgálatok eredményeinek értékelésére a különböző repülési intenzitású órák különbségei miatt kovariancia-analízist végeztünk (kovariáns az időtényező), melyet utólagos Tukey HSD tesztekkel egészítettünk ki a pontos páronkénti különbségek felderítésére. A klaszteranalíziseket a fajonkénti egyedszám adatok esetében Bray-Curtis index, míg a fajkészlet adatoknál Sørensen index alapján, teljes lánc módszerrel készítettük. A háttérváltozók lehetséges hatását a diszperzióra Spearman-rangkorreláció alkalmazásával (nem normál eloszlású adatok) mutattuk ki. Az egyes főlíák fogási adatainak összevetéséhez egyutas varianciaanalízist alkalmaztunk, az adatokat a normál eloszlás biztosítása érdekében logaritmikus transzformációnak vetettük alá. A *Sigara lateralis* ivarainak évszakos mintázatainak összehasonlítására szintén logaritmikus transzformáció után elvégzett páros t-teszteket, míg a napszakos diszperziós mintázat összehasonlítására Wilcoxon páros előjelteszteket használtunk. Az egyes évszakokban a napszakos diszperziós mintázatok közti különbségek kimutatására elsődleges válaszgörbe (principal response curves, PRC) analízist alkalmaztunk.

7.4. Eredmények

7.4.1. A mintavételi módszer bevezetése, tesztelése: A diszperzió egész napon át tartó nyomon követésére egy új módszert dolgoztunk ki, melynek elvi alapja az a biofizikai tény, hogy a vízirovarok látórendszere képes a fénypolarizációt érzékelni. A módszer tesztelése során 5 különböző színű fólia fogási hatékonyságát is megvizsgáltuk. Eredményeink alapján a fekete és a piros színű fólia kimagaslóan nagy egyedszámot és fajszámot „produkált”, míg a sárga, átlátszó és fehér főlíák messze alulmaradtak az előző kettő eredményeitől. A fekete és a piros fólia között szignifikáns

különbséget nem tudtunk kimutatni, míg a másik három fólia eredményei szignifikánsan különböztek ezektől. A sárga, átlátszó és fehér fóliák szinte csak akkor „fogtak” rovarokat, amikor felszínük az esti lehűlés következtében bepárasodott. A fogási hatékonyságot különböző méretű fóliákkal is teszteltük. A 9×3 méteres fólia mind abszolút egyedszámban, mind fajszámban kimagasló eredményeket mutatott. A 15×5 méteres fóliához képest is majdnem duplája volt az egyedszám. A 9×3 méteres fóliáról 9 olyan faj került elő, amely a többi méretről nem, és emellett az összes olyan fajt „fogta” amelyet a többi fólia is, a legtöbb esetben a többinél nagyobb egyedszámban. A víztértől különböző távolságra elhelyezett fóliákon a távolság növekedésével az összes egyedszám folyamatos csökkenését tapasztaltuk. A fajszám némiképp emelkedett 60 méteres távolságig, attól távolabb azonban fokozatosan csökkent a fogási hatékonyság. Az egyes fajok a távolságra különbözőképpen reagáltak. Egyes fajok (*Helochaeres obscurus*, *Hygrotus inaequalis*) egyedszáma folyamatosan, drasztikusan csökkent, más fajok egyedszáma a távolsággal folyamatosan nőtt (pl.: *Hydrobius fuscipes*), míg ismét más taxonok egyedszáma nagyjából egy szinten maradt (pl.: *Helophorus* spp.). Az elővizsgálatok tapasztalataiból kiindulva tehát a legmegfelelőbb módszer a kutatások folytatásához a már korábban is alkalmazott 9×3 méteres alapterületű, a víztértől 30 méter távolságban elhelyezett, fekete színű mezőgazdasági fólia alkalmazása. Az ökológiai kutatásokhoz képest is kimagaslóan nagy adattömeg a diszperziós jelenségének számos megközelítési módját kínálta és kínálja fel a mai napig. A megközelítés módjának megfelelően az egyes fejezetek az adathalmazok különböző szeletével foglalkoznak számos, a diszperzió szempontjából fontos részletet feltárva.

7.4.2. Évszakos diszperzió: A diszperzió éves ritmusára vonatkozó eredményeink alapján tavaszi aktivitási csúcsot nem tudtunk kimutatni, de

ebben jelentős szerepe van annak, hogy a 16., 18., 20., 23., és a 34. héten diszperzióra alkalmatlan volt az időjárás (eső, viharos erejű szél). A tavaszi hét mintavételi nap alkalmával az időjárás 3 napon is megakadályozta a diszperziót. A többi tavaszi napon viszont jelentős egyedszámban repültek a rovarok, ami sejtet egy tavaszi kiugró diszperziós aktivitást. A vízirovarok tömeges diszperziója egyértelműen a nyári hónapokban volt megfigyelhető. Júniustól augusztusig repült az egyedek 60 %-a és a fajszám is ebben az időszakban volt a legmagasabb. Ősszel csak egy négy héten át tartó kisebb aktivitású diszperziós időszak volt megfigyelhető, amikor kisebb volt a repülő egyedek és fajok száma is. A fajszám tekintetében a diszperzió egyenletesebb képet mutatott. A Helophoridae, Hydrophilidae, Dytiscidae és a Corixidae család fajai voltak azok, melyek a legnagyobb egyedszámban képviseltették magukat a fogott taxonok között. Ezekben a családokban van a legtöbb olyan faj, melyeket a nemzetközi szakirodalom is jó röpképességű, erős diszperziós hajlammal rendelkező fajként tart számon. Az egyes fajok repülési aktivitását megfigyelve egyértelművé vált, hogy az évszakonként eltérő lehet. Voltak olyan fajok, melyek két vagy akár három évszakban is jelentős aktivitást mutattak, de a legtöbb faj esetében volt egy kitüntetett évszak, amelyben a legnagyobb százalékban kerültek elő a főlíákról. A fajok tömeges diszperziója többségében csak az egyik évszakban volt megfigyelhető, mely alapján tavaszi, nyári, és őszi évszagos diszperziós mintázatokat tudunk elkülöníteni. Az évszagos diszperziós mintázatokon belül eltérés volt tapasztalható egyes fajok dinamikájában. Ezért a mintázatokon belül almintázatokot hoztunk létre, aszerint hogy a fajok melyik évszakban produkáltak további lokális diszperziós csúcsot. A fentiek alapján 3 mintázatot, és azokon belül 3-3 almintázatot különítettük el: A tavaszi mintázatban tavaszi, nyári és őszi almintázatot; a nyári mintázatban nyári, őszi és nyár-tavaszi-ősz almintázatot, míg az őszi mintázatban tavaszi,

nyári, őszi almintázatot lehetett elkülöníteni. A fajok mindegyike besorolható valamelyik diszperziós mintázatba és almintázatba a diszperziós dinamikájukban megfigyelhető tendenciák alapján.

7.4.3. Napszakos diszperzió: A vízirovarok napszakos diszperziós dinamikáját vizsgálva azt tapasztaltuk, hogy nincs a napnak olyan időszaka, amikor a rovarok ne emelkedtek volna a levegőbe. A dinamikákban 24 óra alatt három, a diszperziós szempontjából kiemelkedő időszak volt megfigyelhető. Az első diszperziós hullám a reggeli órákban zajlott le, melyet kisebb egyedszámbeli csökkenés után délben követett a második. Az esti órákban (19-22 óra között) volt tapasztalható a vízirovarok tömeges diszperziója, a harmadik hullámban. Napközben a diszperziós hullámok felfutása és lecsengése is egyenletes volt. Azonban az esti tömeges diszperzió után az egyedek száma drasztikusan csökkent le és a reggeli diszperziós hullámig alacsonyan is maradt. A legkevesebb egyed a hajnali órákban repült a főlíákra 3 és 4 óra között. Az ebben az időszakban fogott legalacsonyabb egyedszámot a legkevesebb faj produkálta. A legnagyobb egyedszámú időszakban (21-22 óra között) fogtuk be a legtöbb fajt is. Napközben azonban nem volt sok eltérés a fogott fajok számában. A 2005. évi vizsgálatssorozat eredményei alapján azt tapasztaltuk, hogy az egyes évszakok között a napszakos diszperziós dinamikákban statisztikailag igazolható eltérés van. Ezért az évszakok szerinti bontásban külön értékeltük a napszakos diszperziós mintázatokat, melyeken belül a napi diszperziós csúcsok alapján további almintázati besorolást alkalmaztunk. Így az alábbi mintázati-almintázati besorolást kaptuk: Tavasszal „napközben” és „délben-este”; nyáron „reggel-délben-este”, „reggel-este”, „délben-este”, és „este”; ősszel „délben-este” valamint, „este” repülnek a vízirovarok, fajonként eltérő stratégiát választva. Számos fajnál a napszakos dinamikában évszakonként

jelentős lehet az eltérés. A *Helophorus* spp., vagy az *Enochrus quadripunctatus*, *Cymbiodyta marginella*, *Enochrus bicolor* fajok esetében olyan nagymértékű volt az eltolódás, hogy minden évszakban más diszperziós almintázatba sorolhatók. Természetesen voltak olyan fajok is, melyeknek évszakonként nem tért el a diszperziós mintázata, vagy csak csekély mértékben különbözött. Elmondható tehát, hogy a napszakos mintázatok és általában a diszperziós jellemzők „évszakonkénti” értékelése kiemelten fontos az egyes fajok jellemzőinek megismerésében. A fajok jelentős része esetében megfigyelhető, hogy a különböző időszakok által nyújtott különböző feltételekhez a napszakos diszperziós mintázat váltásával alkalmazkodnak, míg más fajok teljes évben nagyjából azonos napszakos mintázat szerint repülnek.

7.4.4. A meteorológiai paraméterek hatása a diszperziós aktivitás alakulására:

A diszperziót nagymértékben befolyásolják az abiotikus környezeti tényezők, elsősorban a meteorológiai paraméterek. Az összes egyedszám vonatkozásában a hőmérséklet esetében szignifikáns korrelációt nem találtunk ugyan, de nem fogtunk egyetlen egyedet sem a föliákon 9 °C hőmérséklet alatt, azaz az ennél alacsonyabb hőmérséklet blokkoló hatású, így ez minimum faktorként működik. Elviekben felmerül a lehetőség, hogy a kiszáradás veszélye miatt a nagyon magas hőmérséklet csökkenti a repülési intenzitást, de a mért legmagasabb hőmérsékletig (35 °C) ez a hatás még nem volt észlelhető sem a terepi megfigyelések, sem az adatok statisztikai értékelése során. Az eső – bármilyen kismértékű is – vagy nagyobb zápor, zivatar még a legintenzívebb repülést is azonnal megszakítja, így ez teljesen blokkoló hatású, esetleg ez is magyarázhatja, hogy a páratartalommal nem találtunk szignifikáns összefüggést. A szél diszperziót befolyásoló hatását elemezve azt tapasztaltuk, hogy 12 km/óra vagy azt meghaladó szélsébség

esetén a repülés teljesen megszűnik, így ez maximum faktorként működik. A „gyenge szél” (<6 km/óra) a rovarok repülésére nem fejt ki erős befolyásoló hatást, míg az erősebb szél (6-12 km/óra) szignifikáns negatív korrelációban áll az egyedszám alakulásával. További elemzéseink eredményei arra utalnak, hogy a többi meteorológiai paraméter esetében is hasonló hatások érvényesülnek, vagyis csak egy bizonyos határérték feletti és / vagy alatti értékek esetén nyilvánul meg a vándorlást csökkentő és / vagy erősítő hatásuk. Ez esetben tehát pusztán az szükséges egy repülő rovar számára, hogy az adott meteorológiai paraméter egy optimális (repülést lehetővé tevő) intervallumba eső értéket vegyen fel. Ezen belül nincs számottevő hatása a repülési aktivitásra (ez természetesen fajonként változó érték lehet). Azonban a diszperziós mintázatok kialakulásáért nem ezek a tényezők az elsődlegesen felelősek, pusztán az adott időpontban az aktuális értékek alapján módosíthatják az egyéb tényezők által kialakított napszakos mintázatokat. Ezt könnyen beláthatjuk akkor, ha csak a nagy egyedszámú napok adatsorait vesszük figyelembe, amikor a paraméterek értékei az optimális tartományban mozogtak, akkor a diszperzió napszakos mintázatai és almintázatai menetrendszerűen ismétlődnek a változatos körülmények között is.

7.4.5. Két eltérő környezeti feltételeket nyújtó mintavételi év összehasonlítása: A 2000. évben elvégzett vizsgálatssorozat eredményeit összevetve a 2005. évi eredményeivel azt tapasztaltuk, hogy az egyes fajok a két eltérő környezeti jellemzőkkel bíró évben eltérő százalékban képviseltették magukat a repülő rovarok között. Vannak olyan fajok, melyeknek 2000. évben magasabb volt a részaránya, más fajok magasabb százalékos arányban kerültek elő 2005. évben, míg néhány faj részaránya számottevően nem változott. Az évszakos mintázatok és almintázatok összevetése nem lenne releváns a 2000. évben tapasztalt kiszáradás miatt. Az

összevetést csak azonos időszakok esetében lenne érdemes elvégezni fajonként, amit a disszertáció terjedelmi korlátai miatt csak egyetlen faj esetében végeztünk el (lásd lentebb). A napszakos mintázatokban bekövetkező változás nyomon követése azonban a két év azonos időszakának összevetésével lehetséges. A fogott fajok jelentős részénél szembetűnő, hogy a két év azonos időszakában különbözött a napi diszperzió aktivitása, míg néhány fajok esetében a mintázatok nagyjából azonosak voltak.

7.4.6. Egy faj diszperziójának részletes értékelése: A vízirovarok diszperziós dinamikájából adódó eredmények után az eddigi tudományos ismereteinket összegezve egyetlen faj, a *Sigara lateralis* diszperziós dinamikáját minden részletre kiterjedően megvizsgáltuk, összehasonlítva a két mintavételi év eredményeit is. 2000. évben a mocsár kiszáradása miatt nem tudtunk évszakos mintázati besorolást készíteni, mert hiányzott volna félig a nyári és teljesen az őszi fogási eredmény sor. Azonban az évszakos diszperziós dinamikából kiolvasható, hogy az egyedek 93 %-a a nyári hónapokban, a mocsár kiszáradása előtt kelt szárnyra. 2005. évben az évszakos besorolás után kiderült, hogy a faj egyedei túlnyomó részt (98,6 %) a nyári hónapokban repült. Eredményeink azt mutatják, hogy a *S. lateralis* mindkét évben a nyári évszakos diszperziós mintázatba, és nyári almintázatba sorolható, és a tömeges diszperzió június és augusztus között volt megfigyelhető. A tavaszi és az őszi hónapokban az összes fogott egyed kevesebb, mint 2 %-át gyűjtöttük be a főliákról. A *S. lateralis* a legnagyobb egyedszámban az esti órákban repült, azaz a faj abba a mintázattípusba tartozik, amelynél egy késő esti diszperziós csúcs figyelhető meg. A diszperziót minden pillanatban több tényező befolyásolhatja, ezért az egyes napokon tapasztalható diszperziós aktivitás természetesen jelentősen eltérhet a fő mintázattól (v.ö. a környezeti paraméterekkel). Azonban míg 2000.

évben az esti diszperzió kivül minden órában csak minimális egyedszámban repültek a faj egyedei, addig 2005. évben az egész év fogási eredményei alapján a hajnali órákban egy nagyobb egyedszámú kiugró diszperziós aktivitás volt megfigyelhető. Ez azt jelentené, hogy a faj esetében a két év eredményei alapján almintázat váltás történt. Míg 2000. évben nyári mintázat-esti almintázatba sorolható a *S. lateralis*, addig 2005. évben nyári mintázat és „reggel-este” almintázat szerint repültek az egyedek. Ez az almintázaváltás akkor is megfigyelhető volt, amikor a két év azonos időszakait vetrttük össze (21-27. hét). Ezt a reggeli lokális csúcsot nem okozhatták a környezeti paraméterekben bekövetkező napi különbségek, mert minden mintavételi napon, a 21. és 27. hét között megfigyelhető volt. Azonban, ha a 2005. év nyarának a második felének (28-33. hét) napszakos diszperziós dinamikáját önmagában vizsgáltuk (2000. évben a mocsár a 27. hét után kiszáradt), akkor nyilvánvalóvá vált, hogy ebben az időszakban a faj egyedei újra csak az esti almintázat szerint keltek szárnyra és elmaradt a reggeli repülési aktivitás. Ezért ezt a jelenséget a napszakos diszperziós mintázatban bekövetkező változásként kell értékelnünk, ami nem állandósult egész évben.

7.4.6.1. A meteorológiai paraméterek hatása a diszperziós aktivitás alakulására: Az általunk vizsgált, diszperziós aktivitásra hatóképesnek tekinthető meteorológiai tényezők közül a szélsébség vonatkozásában találtunk szignifikáns negatív korrelációt az összes egyedszám alakulásával. A szélsébség egy kritikus sebességérték felett (>11,3 km/óra) a szél blokkoló hatású, 2 km/óra alatt nem volt hatással a repülő rovarok egyedszámára, a kettő között viszont erős negatív befolyásoló tényező. Az egyedszámok alakulása a fénymennyiség és a hőmérséklet vonatkozásában

szintén negatív korrelációt mutatott. A relatív páratartalom és a légnyomás vonatkozásában nem volt tapasztalható szignifikáns összefüggést.

7.4.6.2. Az ivarok diszperziós képessége: A nőtények egyedszáma mindkét év mintavételi napjain statisztikailag igazolható mennyiségben meghaladta a hímekét. Ez alól csak néhány kis egyedszámú nap volt kivétel. 2005. évben a nőtények magasabb egyedszámát szintén tudtuk statisztikailag igazolni. Az évszakos diszperzió nál tapasztalt arány az óránkénti egyedszám arányokban is kifejeződött. Az egyes mintavételi napokon is megfigyelhető volt tehát a nőtények dominanciája mindkét évben. A két ivar évszakos és napszakos diszperziós mintázatában eltérés nem volt megfigyelhető.

7.4.6.3. A szaporodási ciklus hatása a diszperziós aktivitás alakulására:

A nőtények esetében – az aktuális szaporodási állapot szerepének tisztázása érdekében – az ivarszerv vizsgálata során 5 kategóriát állítottunk fel: (I.) fejletlen petefészek; (II.) fejlett petefészek, de nincsenek megdagadt ovarioles-ek; (III.) vannak megdagadt ovarioles-ek, de nincsenek tojások; (IV.) a megdagadt ovarioles-ek mellett vannak tojások; (V.) a potroh tele van tojással. A mintavételi években az egyes kategóriák eltérő százalékos arányban képviseltették magukat, azonban jellemzően mindkét évben az V. kategóriába sorolt egyedek száma volt a legmagasabb, ami azt jelenti, hogy a legtöbb egyed potroha tele volt tojással, amikor a fóliáról begyűjtöttük, míg a fejletlen petefészekkel rendelkező egyedek száma a levegőben minimális volt. Az V. kategória egyedei a kezdetektől szinte az egész mintavételi periódus alatt a legnagyobb százalékban fordultak elő egészen a diszperzió vége előtti utolsó hetekig. A diszperzióra még alkalmas utolsó hetekben (2000. év: kiszáradás, 2005. év: nyár vége) megemelkedett a fejletlen petefészekkel rendelkező egyedek száma és az utolsó két mintavételi napon

azok az egyedek is elhagyták a vízteret, amelyek még nem voltak elég érettek a tojásrakásra. A különböző fejlettségi állapotú petefészkekkel rendelkező egyedek napszakos diszperziós mintázatában eltérés nem volt tapasztalható.

7.5. Összefoglalás A vízirovarok (Coleoptera, Heteroptera) diszperziójának vizsgálata során kapott eredményeinket az alábbiakban foglalhatjuk össze:

- Új, polarotaxison alapuló módszert teszteltünk és vezettünk be a vízirovarok diszperziójának vizsgálatára, amellyel a jövőben is lehetőség nyílik hatékony, megfelelő eredményeket szolgáltató mintavételekre a nap 24 órájában.
- Napszakos és évszakos diszperziós mintázatokat és almintázatokat, különítettünk el, melyeket követve az egyes fajok a levegőbe emelkednek az új élőhely keresése során.
- Kiderítettük, hogy az egyes évszakos és napszakos diszperziós mintázatok és almintázatok között az évek során, esetleg egy éven belül is váltás lehetséges.
- Meghatároztuk azokat a környezeti tényezőket (elsősorban meteorológiai paramétereket), amelyek leginkább befolyásolják a vízirovarok jelenlétét a levegőben.
- Eddigi tudományos ismereteinket összegezve leírtuk egy faj (*Sigara lateralis*) diszperziós dinamikáját és annak változásait minden részletre kiterjedően.
- Kimutattuk, hogy a szaporodási ciklus szoros kapcsolatban áll a diszperzióval.
- Megfelelő alapot szolgáltatunk a kisvizek kolonizációjának későbbi eredményes kutatásához, elsősorban az asztatikus vízforgalmú kisvizek benépesülési folyamatának pontosabb megismeréséhez.

7. Summary

7.1. Introduction Freshwater habitats of aquatic insects are continuously changing due to the variations of the environmental (physical, chemical and biological) factors. Thus, the ability to fly and migrate may be important prerequisites of the survival of individuals and populations. For species of permanent habitats, inclination for dispersal is disadvantageous in terms of survival, since they are unlikely to find equally suitable places, however it is essential for the survival of species living in temporary habitats. To lay their eggs, aquatic beetles and bugs seek for suitable, i.e. shallow, quickly warming up and small-sized water bodies, in which the numbers of predators are less; consequently there is a higher chance for survival. In order to overwinter, in autumn some of the species migrate to waters deep enough not to become totally frozen. Variations in dispersal rate and the ability of species to distinguish aquatic habitats from non-aquatic ones during flying enable these insects to find suitable pools for breeding and overwintering.

7.2. Scientific background and aims Except for the diel routine there are numerous published data about dispersal of aquatic insects. To summarize these, dispersal mostly occurs during periods being usually free of wind, optimal air temperature and maximal polarotactic detectability. The first stage of dispersal, flying is facilitated by the negative characteristics of the left habitats (e. g. drying up, insufficiency of food), changes in population dynamics (e.g. high density), physiological and anatomical parameters (e.g. flight ability), phenology and reproductive features. Flying is influenced mainly by wind speed, air temperature and light intensity. Finding of a new habitat, therefore polarotactic water detection is chiefly affected by physical parameters, mainly by the changes in the elevation of the sun. Previous publications suggest seasonal and diel variations of dispersal which can show

geographical and species differences. The majority of the data originated from light-trapping or mark and recapture methods or from laboratory experiments. However, none of these methods are able to describe exactly dispersal dynamics in nature. As a result of this, our aims were to investigate the possible seasonality and diel variations in dispersal of aquatic insects and to find those parameters which mostly influence dispersal activity. Moreover the dispersal characteristics of one species were studied in full details.

7.3. Materials and methods Our study area was in north-eastern Hungary, in the territory of Hortobágy National Park, at the shore of Hagymás-basin marsh. Samples were taken 30 times weekly from week 13th to week 43rd in 2005. Aquatic insects were collected hourly for 24 hours (from 08:00 a.m. to next day 08:00 a.m.). Aquatic insects are capable to detect polarised light. This ability is important in terms of dispersal, since they recognize water, hence they can find new habitat by means of the horizontal linear polarization of light reflected from the water surface. Shiny surfaces (e.g. car bonnets, black plastic sheets used in agriculture, vertical glass surfaces) – from which the direction and the degree of the polarized light is similar to that of the light reflected from water surfaces – may confuse polarotactic water insects, since they detect them as horizontal polarizing water surfaces. Aquatic insects can be trapped by using these artificial surfaces, hence these were used during the samplings. Methods were tested in 2004 in terms of the colour, size and distance from the water of the plastic sheets. Development and data of testing these new method utilizing polarotaxis are also detailed in this doctoral dissertation, since these are also new scientific results. In 2000 a preliminary study of dispersal was performed using a method previously not tested. Based on the data from this study, in 2004 this method was developed particularly and tested in many respect, then dispersal was examined during a whole year

in 2005 using this newly developed method. As a result of this, the dissertation is based on the study which was performed in 2005 during a whole vegetation period. Data from 2000 only served as data to confirm or contradict the results, and were used to illustrate diel patterns and to analyze particularly the dispersal dynamics of a species. Aquatic insects were trapped on 3 black plastic plastic sheets, all of them were 9 m x 3 m in size. During the samplings the environmental variables, mainly meteorological parameters possibly affecting the dispersal were continuously registered (e.g. wind speed, air temperature, relative air humidity, light intensity). Because flying activities showed differences hourly analysis of covariance was used to evaluate data of the preliminary investigation (time is the covariant) which was completed with Tukey HSD test to reveal the exact differences between pairs. Cluster analyses were performed by complete linkage clustering using Bray-Curtis index for number of individuals and using Sørensen index for number of species. Possible effect of variables was determined by Spearman's rank correlation. One-way analysis of variance was used to compare the collection data of the plastic sheets after logarithmic transformations. Male-female seasonal pattern of *Sigara lateralis* was analysed using paired sample t-test, while diel dispersal patterns were compared with two-sample paired Wilcoxon rank test after logarithmic transformation. Principal response curves analysis were performed to find differences between diel dispersal patterns in each season.

7.4. Results

7.4.1 Development and testing of sampling method A new method was developed to follow up dispersal of aquatic insects which is due to the biophysical characteristic of these insects to be capable to detect polarized light. Polarotactic aquatic insects can be trapped by using artificial surfaces

similar to water surfaces. Effectiveness of the plastic sheets in five different colours was tested. Our results revealed that the black and red plastic sheets collected high number of individuals and species compared to the yellow and white plastics which provided only small number of individuals and species. There were no statistically significant differences between the black and red plastic sheets. On the other hand, the attractiveness of the yellow, transparent and white plastic sheets significantly differed from that of the red and the black ones. Yellow, transparent and white plastic sheets only collected insects in the evening when due to the cooling down vapour appeared on their surface. Effectiveness was also tested with different size of the plastic sheets. The highest number of individuals and also species was trapped by 9×3 m plastic sheet, nearly double in number compared with the 15×5m plastic sheet. 9 species were collected only by 9×3 m plastic sheet, at the same time all of the species were trapped by this which was collected by the others usually in higher number of individuals. Increasing distance from the water margin of the laid plastic sheets resulted in decreasing number of collected individuals. The number of species slightly increased up to 60 m distance from the water margin, but collection effectiveness decreased furthermore. Number of individuals continuously, markedly decreased (*Helochares obscurus*, *Hygrotus inaequalis*), increased (*Hydrobius fuscipes*) or did not change with the increasing of the distance. In conclusion, the most effective method seemed to be trapping with black, 9×3 m plastic sheet laid at 30 m distance from the water margin. Compared to other ecological investigations the prominently high number of data enables several different analyses of dispersal. The following parts shed light on different aspects and details of dispersal analysing different parts of the data.

7.4.2. Seasonal pattern of dispersal Analysing the data in terms of annual variation of dispersal, peak of dispersal activity was not observed during spring, but it is due to the fact that the weather conditions (rain, stormy wind) inhibited dispersal on week 16th, 18th, 20th, 23rd and 34th. During spring there was no dispersal on 3 days because of the bad weather, meanwhile high number of individuals flight on the other days suggesting a peak of dispersal. The strongest dispersal occurred during summer, 60 % of the flying individuals and the highest number of species were observed from June to August. In autumn, dispersal was found to be lower in activity, in number of species and individuals and occurred only for 4 weeks. Dispersal seemed to be more consistent regarding the number of species. Species from Helophoridae, Hydrophilidae, Dytiscidae and Corixidae families were in the highest number among the collected taxa. These are known to have good flying ability and strong propensity to dispersal. Observation of flying activity of different species revealed seasonality of dispersal. Some species had marked activity in two or three seasons, but most of the species was collected in the highest number only in one season. Mass dispersal of species was observed mainly in one of the seasons, hence spring, summer and autumn dispersal patterns can be differentiated. Within the seasonal dispersal patterns differences were found in dynamics of different species. As a result of this, sub-patterns were determined according to the local dispersal peaks within the seasons. 3 patterns and 3 sub-patterns were established. Within the spring dispersal pattern spring, summer and autumn sub-patterns, within the summer pattern spring, summer and summer-spring-autumn sub-patterns, while within the autumn dispersal pattern spring, summer and autumn sub-patterns were determined. Each species can be classified into a pattern and a sub-pattern based on the tendency in its dispersal dynamics.

7.4.3. Diel pattern of dispersal Studying diel dispersal dynamics of aquatic insects it was revealed that insects fly during the whole day. 3 prominent periods were found in dispersal dynamics within 24 hours. The first dispersal wave occurred in the morning, after which the number of individuals decreases and the second peak appeared at noon. In the evening (from 7 to 10 p.m.) mass dispersal of aquatic insects can be seen which the third wave is. Acceleration and decay of the dispersal waves are consistent during the day. After the evening mass dispersal the number of individuals strongly decreased and maintain on low level until the morning dispersal wave. The least number of species flought onto the plastic sheets at dawn (from 3 to 4 a.m.). Both the number of individuals and the species were also the least. The period (from 9 to 10 p. m.) with the highest number of individuals produced the highest number of species also. However, there is no marked difference between the periods within a day regarding the number of species. Statistically significant differences were found between the diel dispersals dynamics of the seasons in 2005. Consequently, diel dispersal patterns were analyzed within each seasons, and sub-pattern classification was used considering the diel dispersal peaks. The following classification was established: in spring day-time, noon-evening, in summer morning-noon-evening, morning-evening, noon-evening and evening, in autumn noon-evening and evening sub-patterns. Many species had different diel dispersal sub-patterns during different seasons. *Helophorus* spp., *Enochrus quadripunctatus*, *Cymbiodyta marginella*, *Enochrus bicolor* had totally different diel dispersal sub-pattern in every season. At the same time, some species had similar or slightly different sub-pattern in the seasons. In conclusion, analyses of diel dispersal patterns of the seasons separately were important in order to describe the dispersal of a species. Our results revealed that most of the species adapt to the different conditions of the different

seasons by the change of the diel dispersal patterns, while migration of some species have nearly the same dispersal pattern during the whole year.

7.4.4. Effect of meteorological conditions on dispersal activities Abiotic environmental variables, especially meteorological variables have strong effect on dispersal. However significant correlation between the air temperature and dispersal was not revealed, there was no individuals on the plastic sheets below 9 °C. Dispersal is totally blocked below 9 °C, hence this was a minimum factor. Theoretically, because of the danger of drying out, the extremely high air temperature may decrease the intensity of migration, but it was not observed in the field even at the highest air temperature (35°C), and it was not proved by statistic analysis. Any type of rain or rainstorm immediately stops flying even the intensive ones, consequently it has blocking effect. It may explain that we did not find correlation of the air humidity and dispersal. Analysis of the effect of wind on dispersal found that migration is blocked above 12 km / hour, since it is a maximum factor. Below 12 km / hour wind speed there was no correlation between the wind speed and the number of species and individuals. At the same time, separating the data into data below 6 km / hour and data between 6 and 12 km / hour revealed that weak wind does not influence dispersal markedly, but strong wind has significant negative correlation with the number of individuals. To sum up, wind speed above a critical 12 km / hour has blocking effect, below 6 km / hour it does not influence the number of flying individuals, but between these two values strong negative correlation can be observed. Other meteorological parameters show the same, since they have effect on dispersal above or below a given value above or below that they can decrease or strengthen dispersal. As a result of this, meteorological parameters are only required to be in an optimal interval (different for

different species) for flying within which they have no effect on the dispersal activity. Nevertheless, dispersal patterns are not essentially determined by these variables, they only modify the diel dispersal patterns according to the actual values of them. Data of days with high individual numbers proved this statement, since diel dispersal patterns and sub-patterns repeated regularly even under variable conditions, if the values of the meteorological parameters were in the optimal intervals.

7.4.5. Comparison of data from two years with different environmental conditions Comparing the data from 2000 with the data from 2005 revealed that different environmental conditions resulted in different ratio of the species among the migrating aquatic insects. Some species was represented in higher proportion in 2000, others in 2005, while some of the species did not show differences between the two years. Comparison of seasonal dispersal patterns and sub-patterns would not be relevant because of the dry up in 2000. It would be beneficial only when seasonal dispersal patterns would have been analysed in the same seasons of the different years, but because of the limit of the doctoral dissertation it was carried out only in case of one species. At the same time, changes in the diel dispersal patterns can be performed by comparison the same periods of the two years. Most of the species had different diel dispersal activities in the same periods of the years, while some species had the same patterns.

7.4.6. Analysis of dispersal of one species Summarizing the scientific knowledge about the dispersal of aquatic insects, the dispersal dynamic of one species, *Sigara lateralis*, was studied in full detail, comparing the data from the two studied years. Seasonal dispersal pattern was not determined in 2000 because the pools dried up, and there were no collection data from the

half of the summer and from autumn. Nevertheless, based on the seasonal dispersal dynamic it was found that 93 % of the individuals dispersed in early summer, before the dry up. After the analysis of the seasonal data of 2005 it was obvious that most of the individuals (98,6 %) fly during summer. Our results revealed that *S. lateralis* could be classified into summer seasonal dispersal pattern and summer sub-pattern in both studied years, and mass dispersal occurred from June to August. Less than 2 % of the individuals was collected during spring and autumn. Owing to our sampling method, based on polarotactic water detection, the diel dispersal pattern of *Sigara lateralis* could be described properly. *Sigara lateralis* migrated in the highest number during the evening hours. The dispersal of this species can be classified into that pattern in which late evening migration peak can be observed. Dispersal always can be influenced by many factors, hence daily dispersal activity can be markedly different from the main dispersal pattern (q. v. environmental variables). While in 2000, very low number of flying individuals was observed in every hour except for the evening hours, in 2005 a dispersal peak was observed at dawn concerning the data of the whole year. It suggests a change in the sub-pattern of dispersal. In 2000 *S. lateralis* had summer pattern with evening sub-pattern, but in 2005 migration had summer pattern and evening-morning sub-pattern. The same phenomenon was observed comparing the same periods of the studied years (from week 21st to 27th). Not the differences in the environmental parameters caused these morning peaks of dispersal, since it was observed on each day during this period. At the same time, analysing the daily dispersal dynamic of the latter part of the summer in 2005 (week 28th-33rd) alone, dispersal occurred according to the evening dispersal sub-pattern and there was no flying activity in the morning. Consequently, it was only a change in the diel dispersal pattern which was not permanent during the whole year.

7.4.6.1. Effect of meteorological parameters on dispersal activity Among the measured meteorological variables the wind speed showed significant negative correlation with the number of flying individuals. Wind speed blocks migration above a critical value (>11.3 km/hour), it has no effect on the number of flying individuals below 2 km / hour, but between these two values it was found to correlate significantly negatively with the number of migrating *S. lateralis* individuals. The number of migrating individuals also showed significant negative correlation with the light intensity and the air temperature. There was no correlation between air humidity, air pressure and dispersal activity.

7.4.6.2. Dispersal activity of sexes Females significantly outnumbered males on the sampling days of the both studied years, except for some days with low number of collected individuals. In 2005 the higher proportion of females were proved statistically. The proportion of the sexes observed in the seasonal dispersal was the same also hourly. Dominance of the females was observed on every day in both studied years. There were no differences between the sexes in terms of seasonal and diel dispersal patterns.

7.4.6.3. Effect of reproductive cycle on dispersal activity Females were dissected to observe their ovarian status, which were classified into the following five categories: immature ovary (I); mature ovary without swollen ovarioles (II); swollen ovarioles without eggs (III); swollen ovarioles and eggs (IV); abdomen full of eggs (V). Numbers of eggs were counted in case of category V. This classification enabled us to reveal the possible correlation between sexual cycle and dispersal ability. Although different proportions of the categories were found, most of the females belonged to the category V. in the two studied years. It means that most of the females were full of eggs,

and there were only a few individuals among the flying ones which had immature ovary. In conclusion, females belonging to category V. were in the highest proportion during the whole sampling period until the last weeks of dispersal. During the last weeks suitable for dispersal (in 2000 dry up, in 2005 the end of the summer) the number of females with immature ovary increased, and on the last two studied days those females left the waters which were not matured to lay eggs. There were no differences in the diel and season dispersal patterns of the females belonging to different categories.

7.5. Summary

To summarize our results about dispersal of aquatic insects (Coleoptera, Heteroptera):

- A new method which utilizes the ability of polarotactic water detection of aquatic insect was developed and tested in order to study the dispersal of aquatic insects. This method is suitable to collect adequate data effectively at any time.
- Diel and seasonal dispersal patterns and sub-patterns were determined which describe the migration of the species seeking new habitats.
- It was revealed that changes in the seasonal and diel dispersal patterns and sub-patterns are possible between years, even within a year.
- It was determined which environmental factors (mainly meteorological conditions) have the main effect on the migration of aquatic insects.
- Summarizing the scientific results the dispersal dynamics and its changes were described in case of one species, *Sigara lateralis*.
- It was determined that the reproductive cycle is in strong relationship with dispersal.
- This study serves as proper basis of further efficient investigations to study the colonization of small water bodies, especially the astatic ones.

8. Köszönetnyilvánítás

Tisztelettel köszönöm belső témavezetőmnek, dr. Nagy Sándor Alexnek a Debreceni Egyetem Hidrobiológiai Tanszék tanszékvezetőjének, Dr. Dévai Györgynek a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Hidrobiológiai program vezetőjének és Dr. Tóthmérész Bélának a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola vezetőjének, hogy biztosították számomra a lehetőséget, hogy részt vegyek doktori képzésében.

Hálával tartozom külső témavezetőmnek és barátomnak dr. Csabai Zoltánnak, akivel hosszú beszélgetések és szakmai viták során közösen alakítottuk ki a jelenlegi disszertáció témájául szolgáló vizsgálatsorozat szakmai gerincét. Köszönöm neki a vizsgálatsorozatban való részvétel lehetőségét, a hosszú időn át tartó mintavétel kivitelezésével kapcsolatos javaslatait és a disszertáció megírása során tett kitartó szakmai és baráti segítségét. Bízom benne, hogy a kiváló szakmai és baráti kapcsolatunk további tudományos kutatások megvalósítását eredményezi a jövőben is.

Köszönet illeti mindazokat a jelenlegi és volt kollégákat, PhD-ösztöndíjasokat, szakdolgozókat, egyetemi hallgatókat, barátokat, akiknek segítése a mintavételek végrehajtásában és a munka egyéb fázisaiban nélkülözhetetlen volt. Ők név szerint: Dr. Horváth Gábor, dr. Kriska György, dr. Bernáth Balázs, dr. Gidó Zsolt, dr. Csoma Eszter, Papp László, Kecő Klára, Kovács Enikő, Barnucz Erika, Erdősi Andrea, Kosztka Livia, Kövér Csilla, Szitta Emese, Tóth Mónika, Szivák Ildikó, dr. Móra Arnold, dr. Takács Péter, dr. Lukács Balázs András, Szaszák Tímea, Földesi Rita, Király Anna, Szilágyi Kornél, Varju Tibor, Csirik Ágota, Málnás Kristóf, Nagy Beáta, László Zoltán, Tóth Adrienn, Czétényi Edit, Antal László. Külön

köszönöm a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság vezetőinek és munkatársainak, hogy kutatásaim engedélyezték és szakmailag is támogatták.

A munka az OTKA F046653 sz. pályázatának támogatásával készült. Köszönettel tartozom a Debreceni Egyetem Hidrobiológiai Tanszéke, és a Tiszántúli Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőség minden név szerint nem említett munkatársának, akik munkám sikeres kivitelezéséhez számos módon járultak hozzá.

Köszönöm nagyszüleimnek, hogy belém oltották a természet szeretetét és az élővilág iránti érdeklődést. A legnagyobb hálával mégis Édesanyámnak és Édesapámnak tartozom, akik szülőként hittek bennem, támogattak és életükkel követendő példát állítottak elém. Köszönöm testvéreimnek, Kornéliának, Péternek, feleségének Áginak, valamint unokahúgaimnak, Pannának és Karolinának hogy biztosították számomra a meghitt családi háttérrel. A családom támogatása nélkül ez a disszertáció soha nem valósulhatott volna meg.

9. Irodalomjegyzék

- ANDERSEN, N.M. 1973: Seasonal polypolymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine pond skaters (Hemiptera, Gerridae). – *Entomologica Skandinavica* 4: 1–20.
- BAGGE, P. 1982: Caddies flies and water bugs of small water bodies caught by light trapping in southeastern Finland. – *Notulae Entomologicae* 62: 73–81.
- BANKS, C.J. 1949: The absorption of water by the eggs of *Corixa punctata* Illig. (Hemiptera-Corixidae) under experimental conditions. – *Journal of Experimental Biology* 26: 131–136.
- BEHR, H. 1988: Kleinräumige Verbreitungsmuster von Dytisciden-Populationen (Coleoptera: Dytiscidae) in zwei Oberharzer Hochmooren. – *Faunistische-Ökologische Mitteilungen* 6: 43–52.
- BEHR, H. 1990: Untersuchungen zum Flug- und Immigrationsverhalten von Wasserkäfern der Gattung *Hydroporus* Claiv. (Col.: Dytiscidae). – *Drosera* 90 (1-2): 77–94.
- BEHR, H. 1993: Wiederfangergebnisse aus Markierungsexperimenten an fünf in einem Moorgewässer koexistierenden *Hydroporus*-Arten (Coleoptera; Dytiscidae: Imagines). – *Zoologische Jahrbücher, Systematic* 120: 201–214.
- BEHR, H. 1994: Lebensgemeinschaften koexistierender Arten der Wasserkäfergattung *Hydroporus* aus zwei norddeutschen Untersuchungsgebieten (Coleoptera: Dytiscidae). – *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 79: 337–355.
- BENEDEK, P. – JÁSZAI, V.E. 1972: On the migration of corixidae (Heteroptera) based on light trap data. – *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungarici* 19 (1-2): 1–9.

- BERNÁTH, B. – SZEDENICS, G. – MOLNÁR, G. – KRISKA, G. – HORVÁTH, G. 2001: Visual ecological impact of "shiny black anthropogenic products" on aquatic insects: oil reservoirs and plastic sheets as polarized traps for insects associated with water. – *Archives of Nature Conservation and Landscape Research* 40 (2): 89–109.
- BILTON, D.T. 1994: The flight apparatus and flying ability of *Hydroporus glabriusculus* (Coleoptera, Dytiscidae), with a brief review of structural modifications in flightless beetles. – *Entomologisk Tidskrift* 115: 23–32.
- BILTON, D.T. 2001: Dispersal in freshwater invertebrates. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 32: 159–181.
- BODA, P. – CSABAI, Z. 2009: Seasonal and diel dispersal activity characteristics of *Sigara lateralis* (Leach, 1817) (Heteroptera: Corixidae) with special emphasis of the possible environmental factors and breeding state. – *Aquatic insects* 31(4): 301–314.
- BOHONAK, A.J. – JENKINS, D.G. 2003: Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. – *Ecology Letters* 6: 783–796.
- BRINKHURST, R.O. 1959: The habitats and distribution of British Gerris and Velia species. – *Journal of British Entomological Society* 6: 37–44.
- BRINKHURST, R.O. 1963: Observations on wing-polymorphism in the Heteroptera. – *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)* 38: 15–22.
- BROWN, E.S. 1951: The relation between migration-rate and type of habitat in aquatic insects, with special reference to certain species of Corixidae. – *Proceedings of the Zoological Society London* 121: 539–545.
- BROWN, E.S. 1954: Report on Corixidae (Hemiptera) taken by light trap at Rothamstead Experimental Station. – *Proceedings of the Royal Entomology Society of London (A)* 29: 17–22.

- CALABRESE, D.M. 1979: Pterygomorphism in 10 Nearctic species of Gerris. – *American Midland Naturalist* 101: 61–68.
- CLAUS, A. 1937: Vergleichendphysiologische Untersuchungen zur Ökologie der Wasserwanzen mit besonderer Berücksichtigung der Brackwasserwanze *Sigara lugubris* Fieb. – *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere* 58: 365–432.
- CSABAI Z. 2000: Vízibogarak kishatározója I. (Coleoptera: Haliplidae, Hygrobiidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae). In: *Vízi Természet- és Környezetvédelem sor* 15. – Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest, 277 pp.
- CSABAI Z. – GIDÓ ZS. – SZÉL GY. 2002: Vízibogarak kishatározója II. (Coleoptera: Georissidae, Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae). In: *Vízi Természet- és Környezetvédelem* 16. – Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest, 206 pp.
- CSABAI, Z. – BODA, P. – BERNÁTH, B. – KRISKA, GY. – HORVÁTH, G. (2006) Polarization sun-dial' of aquatic insects flying when reflection polarization and temperature allow: optimal hours of the day for water insect migration. – *Freshwater Biology* 51: 1341–1350.
- DANTHANARAYANA, W. (szerk.) 1986: *Insect Flight: Dispersal and Migration*. – Springer, Berlin, Heidelberg, New York, pp. 289.
- DAVY-BOWKER, J. 2002: A mark and recapture study of water beetles (Coleoptera: Dytiscidae) in a group of semi-permanent and temporary ponds. – *Aquatic Ecology* 36: 435–446.
- EYRE, M.D. 2006: A strategic interpretation of beetle (Coleoptera) ssemblages, biotopes, habitats and distribution, and the conservation implications. – *Journal of Insect Conservation* 10: 151–160.

- FAIRBAIRN, D.J. 1986: Does alary polymorphism imply dispersal dimorphism in the water strider, *Gerris remigis*? – *Ecological Entomology* 11: 355–368.
- FAIRBAIRN, D.J. – DESRANLEAU, L. 1987: Flight threshold, wing muscle histolysis, and alary polymorphism: correlation traits for dispersal tendency in the Gerridae. – *Ecological Entomology* 12: 13–54.
- FERNANDO, C.H. – GALBRAITH, D. 1973: Seasonality and dynamics of aquatic insects colonizing small habitats. – *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 18: 1564–1575.
- FERNANDO, C.H. 1958: The colonization of small freshwater habitats by aquatic insects. 1. General discussion, methods and colonization by the aquatic coleoptera. – *Ceylon Journal of Science* 1: 117–154.
- GÁL J. – HORVÁTH G. – RÜDIGER W. 1997: Légtükrözések polarizációs mintázata – Miért nem tévesztheti meg a délibáb a rovarokat? — *Fizikai szemle* 47 (2):37–42.
- HOLMEN, M. 1987: *Agabus labiatus* flying. – *Balfour-Browne Club Newsletter* 41: 12.
- HORVÁTH F. Á. – HORVÁTH G. 1995: Víztükrök derült égbolt alatti polarizációs mintázata biológiai vonatkozásokkal. — *Légkör* 40 (3): 18–23.
- HORVÁTH, G. – VARJÚ, D. 1997: Polarization pattern of freshwater habitats recorded by video polarimetry in red, green and blue spectral ranges and its relevance for water detection by aquatic insects. – *Journal of Experimental Biology* 200: 1155–1163.
- HORVÁTH, G. – VARJÚ, D. 2004: *Polarized Light in Animal Vision - Polarization Patterns in Nature*. – Springer-Verlag, Heidelberg - Berlin - New York, pp. 447.

- HORVÁTH, G. – ZEIL, J. 1996: Állatcsapdák, avagy egy olajtócsa vizuális ökológiája. – *Természet világa* 127 (3): 114–119.
- HORVÁTH, G. 1995: Reflection-polarization patterns at flat water surfaces and their relevance for insect polarization vision. – *Journal of Theoretical Biology* 175: 27–37.
- JACKSON, D.J. 1952: Observations on the capacity for flight of water beetles. – *Proceedings of the Royal Entomological Society of London* 27: 57–70.
- JACKSON, D.J. 1956: Observations on flying and flightless water beetles. – *Journal of the Linnaean Society of London* 43: 18–42.
- JACKSON, D.J. 1958: Observations on *Hydroporus ferrugineus* Steph. (Coleoptera: Dytiscidae), and some further evidence indicating incapacity for flight. – *Entomologist's Gazette* 9: 55–59.
- JACKSON, D.J. 1973: The influence of flight capacity on the distribution of aquatic Coleoptera in Fife and Kinross-shire. – *Entomologist's Gazette* 24: 247–293.
- JANSSON, A. 1986: The Corixidae (Heteroptera) of Europe and some adjacent regions. – *Acta Entomologica Fennica* 47: 1–94.
- JANSSON, A. – SCUDDER, G.G.E. 1974: The life cycle and sexual development of *Glenocorixa* species (Hemiptera: Corixidae) in the Pacific Northwest of North America. – *Freshwater biology* 4: 73–92.
- KIRBY, P. – FOSTER, G.N. 1991: *Agabus uliginosus* takes off. – *Balfour – Browne Club Newsletter* 49: 8–9.
- KONDOROSSY, E. 1999: Checklist of the Hungarian bug fauna (Heteroptera). – *Folia entomologica Hungarica* 60: 125–152.
- KRISKA, GY. – CSABAI, Z. – BODA, P. – MALIK, P. – HORVÁTH, G. 2006: Why do red cars lure aquatic insects? The attraction of water insects to car

- paintwork explained by reflection-polarisation signals. – *Proceedings of the Royal Society of London (B)* 273: 1667–1671.
- LANDIN, J. 1980: Habitats, life histories, migration and dispersal by flight of two water-beetles *Helophorus brevipalpis* and *H. strigifrons* (Hydrophilidae). – *Holarctic Ecology* 3: 190–201.
- LEECH, H.D. 1942: Dimorphism in the flying wings of a species of water beetle, *Agabus bifarius* (Kirby). – *Annales Entomological Society of America* 35: 76–80.
- LESTON, D. – GARDNER, A.E. 1953: Corixidae at light: Some records from Sussex, England. – *Entomologist's Gazette* 4: 269–272.
- LUNDKVIST, E. – LANDIN, J. – KARLSSON, F. 2002: Dispersing diving beetles (Dytiscidae) in agricultural and urban landscapes in south-eastern Sweden. – *Annales Zoologici Fennici* 39: 109–123.
- MACAN, T.T. 1976: A revised key to the British Water Bugs (Hemiptera-Heteroptera) with notes on their Ecology. In: Freshwater Biological Association Scientific Publication No. 16. – *Freshwater Biological Association*, Ambleside, 77 pp.
- MIGUÉLEZ, D. – VALLADARES, L.F. 2008: Seasonal dispersal of water beetles (Coleoptera) in an agricultural landscape: a study using Moericke traps in northwest Spain. – *Annales de la Société Entomologique de France* 44 (3): 317–326.
- MOLNÁR G. – BLAHA B. – HORVÁTH G. 1997: Látás az ibolyán túl. – *Természet világa* 128 (4): 155–159.
- NILSSON, A.N. – SVENSSON, B.W. 1995: Assemblages of dytiscid predators and culicid prey in relation to environmental factors in natural and clear-cut boreal swamp forest pools. – *Hydrobiologia* 308: 183–196.
- NILSSON, A.N. – SVENSSON, B.W. 1992: Taking off in cold blood – *Dytiscus marginalis* flying at 6,4 °C. – *Balfour-Browne Club Newsletter* 50: 1–2.

- NILSSON, A.N. 1997: On flying Hydroporus and the attraction of *H. incognitus* to red car roofs. – *Latissimus* 9: 12–16.
- NORUSIS, M.J. 2010: *Pasw Statistics 18 Guide to Data Analysis* – Upper Saddle River, New Jersey, Prentice Hall, pp. 672.
- NOWINSZKY L. – TÓTH GY. 1996: *A Hold befolyása a rovarok repülésére.* – Savaria University Press, Szombathely, pp 61.
- NOWINSZKY L. (szerk) 1996: *Light trapping of insects influenced by abiotic factors. Part I.* – Savaria University Press, Szombathely, pp. 150.
- OHBA, S. – TAKAGI, H. 2005: Food shortage affects flight migration of the giant water bug *Lethocerus deyrolli* in the prewintering season – *Limnology* 6: 59–90.
- PAJUNEN, V.I. – JANSSON, A. 1969: Dispersal of the rock pool corixids *Arctocorisa carinata* (Sahlb.) and *Callicorixa producta* (Reut.) (Heteroptera, Corixidae). – *Annales Zoologici Fennici* 6: 391–427.
- PAJUNEN, V.I. – PAJUNEN, I. 2003: Habitat selection in rock pool corixids: the effect of local density on dispersal. – *Hydrobiologia* 495: 73–78.
- POISSON, R. – RICHARD, H. – RICHARD, G. 1957: Contribution à l'étude de l'essainnage des Corixidae (Hémiptères Héteroptyères aquatiques). – *Vie et Milieu* 8 (3): 243–252.
- POISSON, R. 1924: Contribution a l'etude des Hemipteres aquatiques. – *Bulletin of Biology* 58: 49–305.
- POPHAM, E.J. 1953: Observations on the migration of Corixids (Hem.) into a new aquatic habitat. – *Entomologists' Monthly Magazine* 89: 124–125.
- POPHAM, E.J. 1964: The migration of aquatic bugs with special reference to the Corixidae (Hemiptera Heteroptera) – *Archiv für Hydrobiologie* 60: 450–496.
- RICHARD, G. 1958: Contribution à l'étude des vols migratoires de Corixidae (Insectes Heteropteres). – *Vie et Milieu* 9: 179–199.

- RICHARDSON, N.M. 1907: The migration of aquatic Hemiptera. – *Entomologists' Monthly Magazine* 43: 105.
- SAVAGE, A.A. 1979: Some observations on oviposition in *Sigara concinna* (FIEBER), *Sigara lateralis* (LEACH) and *Sigara stagnalis* (LEACH) (Hemiptera; Corixidae). – *Archiv für Hydrobiologie* 86 (4): 445–452.
- SAVAGE, A.A. 1989: Adults of the British aquatic Hemiptera Heteroptera: a key with ecological notes. In: *F.B.A. Scientific Publication* 50. – Freshwater Biological Association, Ambleside, 173 pp.
- SCHWIND, R. – HORVÁTH, G. 1993: Reflection-polarization pattern at water surfaces and correction of common representation of the polarization pattern of the sky. – *Naturwissenschaften* 80: 82–83.
- SCHWIND, R. 1991: Polarization vision in water insects and insects living on a moist substrate. – *Journal of Comparative Physiology* 169: 531–540.
- SCHWIND, R. 1995: Spectral regions in which aquatic insects see reflected polarized light. – *Journal of Comparative Physiology* 177: 439–448.
- SOÓS Á. 1963: Heteroptera VIII. In: *Magyarország Állatvilága* (Fauna Hungariae) XVII./8. – Akadémiai kiadó, Budapest, 49 pp.
- SWEENEY, B.W. – SCHNACK, J.A. 1977: Egg Development, Growth, and Metabolism of *Sigara alternata* (Say) (Hemiptera: Corixidae) in Fluctuating Thermal Environments. – *Ecology* 58 (2): 265–277.
- TER BRAAK, C.J.F. – SMILAUER, P. 2002: *CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (ver. 4.5)*. – Biometris, Wageningen & České Budejovice, pp.500.
- VAN DEN BRINK, P.J. – TER BRAAK, C.J.F. 1999: Principal response curves: Analysis of time dependent multivariate responses of a biological community to stress. – *Environmental Toxicology and Chemistry* 18: 138–148.

- VAN DEN BRINK, P.J. – DEN BESTEN, P.J. – BIJ DE VAATE, A. – TER BRAAK, C.J.F. 2009: Principal response curves technique for the analysis of multivariate biomonitoring time series. – *Environmental monitoring and assessment* 152: 271–281.
- VAN DER EIJK, R. 1983: Population dynamics of the gyrid beetle. I. Flight activity *Gyrinus marinus* Gyll. – *Oecologia* 57: 55–64.
- VAN DER EIJK, R. 1987: *Population dynamics of the gyrid beetle Gyrinus marinus* Gyll., (Coleoptera) with special reference to its dispersal activities. – Doktori disszertáció, Landbouwniversiteit Wageningen, pp. 164.
- VAN VONDEL, B.J. 1998: Another case of water beetles landing on a red car roof. – *Latissimus* 10: 29
- VEPSÄLÄINEN, K. 1974: The life cycles and wing lengths of Finnish *Gerris* Fabr. Species (Heteroptera, Gerridae). – *Acta Zoologica Fennica* 141: 1–69.
- VON FRISCH, K. 1967: *The Dance Language and Orientation of Bees*. – MA: Harvard University Press, Cambridge, pp. 592.
- WAGNER, D.L. – LIEBHERR, C. 1992: Flightlessness in insects. – *Trends in Ecology and Evolution* 7: 216–220.
- WEIGELHOFER, G. – WEISSMAIR, W. – WARINGER, J. 1992: Night migration activity and the influence of meteorological parameters on light-trapping for aquatic Heteroptera. – *Zoologischer Anzeiger* 229 (5–6): 209–218.
- YEE, D.A. – TAYLOR, S – VAMOSI, S.M. 2009: Beetle and plant density as cues initiating dispersal in two species of adult predaceous diving beetles. – *Oecologia* 160: 25–36.

- YOUNG, E.C. 1966: Observations on migration in Corixidae (Hemiptera: Heteroptera) in Southern England. – *Entomologists' Monthly Magazine* 101: 217–229.
- YOUNG, E.C. 1978: Seasonal cycles of ovarian development in Corixidae and Notonectidae, aquatic Hemiptera-Heteroptera. – *The New Zealand Entomologist* 6 (4): 361–362.
- YOUNG, E.C. 1961: Degeneration of flight musculature in the Corixidae and Notonectidae. – *Nature* 189: 328–329.
- YOUNG, E.C. 1965: Flight muscle polymorphism in British Corixidae: ecological study. – *Journal of Animal Ecology* 34: 353–389.
- ZALOM, F.G. – GRIGARICK, A.A. – WAY, M.O. 1980: Diel flight periodicities of some Dytiscidae (Coleoptera) associated with California rice paddies. – *Ecological Entomology* 5: 183–187.

10. A jelölt tudományos tevékenysége

Az értekezés témakörében megjelent referált közlemények jegyzéke

1. **BODA, P.** – CSABAI, Z. 2009: Seasonal and diel dispersal activity characteristics of *Sigara lateralis* (Leach, 1817) (Heteroptera: Corixidae) with special emphasis of the possible environmental factors and breeding state. – *Aquatic insects* 31(4): 301–314., IF=0,311
2. **BODA, P.** – CSABAI, Z. 2009: Diel and seasonal dispersal activity patterns of aquatic Coleoptera and Heteroptera. – *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* 30(8): 1271–1274.
3. **BODA, P.** – CSABAI, Z. 2006: A *Sigara lateralis* vándorlási sajátosságai (2000, 2005). – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 14: 39–46.
4. **BODA P.** – CSABAI Z. – GIDÓ ZS. – MÓRA A. – DÉVAI GY. 2003: Vízibogarak és vízipoloskák vándorlási ritmusának vizsgálata (Coleoptera, Heteroptera) II. A *Helophorus brevipalpis* (Bedel, 1881) és a *Sigara lateralis* (Leach, 1817) vándorlásának szezonális dinamikája. – *Hidrológiai közlöny* 83: 20–21.
5. CSABAI, Z. – **BODA, P.** – BERNÁTH, B. – KRISKA, GY. – HORVÁTH, G. 2006: A “polarization sun-dial” dictates the optimal time of day for dispersal by flying aquatic insects. – *Freshwater Biology* 51(7): 1341–1350., IF= 2,502
6. CSABAI Z. – **BODA P.** 2005: Vízibogarak és vízipoloskák vándorlási ritmusának vizsgálata IV. – szín, méret, távolság - különböző tulajdonságú főliák alkalmazhatósága. – *Hidrológiai közlöny* 85: 26–28.
7. CSABAI, Z. – **BODA, P.** 2005: Effects of the wind speed on the migration migration activity of aquatic insects (Coleoptera, Heteroptera). – *Acta biologica debrecina, supplementum oecologica hungarica* 13: 37–42.
8. CSABAI Z. – GIDÓ ZS. – **BODA P.** – MÓRA A. 2004: Vízibogarak és vízipoloskák vándorlási ritmusának vizsgálata (Coleoptera, Heteroptera) III. Az egyes fajok migrációjának időbeli alakulása. – *Hidrológiai közlöny* 84: 28–30.

9. CSABAI Z. – GIDÓ ZS. – MÓRA A. – **BODA P.** – DÉVAI GY. – KIRÁLY A. – SZILÁGYI K. – VARJU T. 2003: Vízibogarak és vízipoloskák vándorlási ritmusának vizsgálata (Coleoptera, Heteroptera) I. Az egyedszám és a fajgazdagság változásai. – *Hidrológiai közlöny* 83: 29–32.
10. KECSŐ K. – **BODA P.** 2008: Van-e különbség az egyes poloskafajok ivarainak diszperziós aktivitása között? – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 18: 83–90.
11. KRISKA, GY. – CSABAI, Z. – **BODA, P.** – MALIK, P. – HORVÁTH, G. 2006: Why do red and dark-coloured cars lure aquatic insects? The attraction of water insects to car paintwork explained by reflection-polarisation signals. – *Proceedings of the Royal Society London B.* 273: 1667–1671., IF= 3,612.

Az értekezés témakörében megjelent ismeretterjesztő cikkek jegyzéke

1. KRISKA GY. – MALIK P. - HORVÁTH G - **BODA P.** – CSABAI Z. 2006: Sarkított világ - A „legzöldebb” autó fehér és piszkos – *Élet és Tudomány* 61(26): 812–814.
2. CSABAI Z. – **BODA P.** – BERNÁTH B., - GÁL J. – KRISKA GY. – HORVÁTH G. 2005: Sarkított világ - Vízreszállás reggel, délben, este – *Élet és Tudomány* 60(49): 1550–1551.
3. HORVÁTH G. – CSABAI Z. – **BODA P.** – BERNÁTH B. – KRISKA GY. – GÁL J. 2005: Sarkított világ - A vízirovarok „polarizációs napórája” – *Élet és Tudomány* 60(16): 496–499.

Egyéb megjelent közlemények jegyzéke

Könyvfejezetek:

1. **BODA, P.** 2008: Aquatic and semiaquatic Heteroptera (Nepomorpha, Gerromorpha) of Tisza Region. – In: Gallé, L. (ed.) Vegetation and Fauna of Tisza River Basin I. – *Tiscia Monograph Series 7.*, Tisza Research Group of the HAS and University of Szeged, Szeged, pp. 23–44.

Folyóirat-közlemények:

1. **BODA P.** 2006: Vízi- és vízfelszíni-poloska faunisztikai kutatások a Bükk déli előterében lévő kisvízfolyásokban. – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 14: 31–37.
2. **BODA P.** – **CSABAI Z.** – **MÓRA A.** – **DÉVAI GY.** 2004: Vízi- és vízfelszíni-poloskák mennyiségi előfordulása egy alföldi mocsár két különböző struktúrájú sásállományában (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha). – *Hidrológiai közlöny* 84: 23–25.
3. **CSABAI, Z.** – **BODA, P.** – **MÓRA, A.** – **TÓTHMÉRÉSZ, B.** 2005: Comparative analysis of aquatic beetle and bug assemblages of sedge stands of an alcalic lowland marsh in Hungary. – *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Limnologie* 29: 1011–1014.
4. **CSABAI, Z.** – **MÓRA, A.** – **BODA, P.** – **CSER, B.** – **MÁLNÁS, K.** 2005: Contribution to the aquatic insect fauna of north part of Bakony mountains (Ephemeroptera, Coleoptera, Heteroptera, Trichoptera). – *Folia Musei historico-naturalis Bakonyiensis* 22: 69–100.
5. **CSABAI, Z.** – **BODA, P.** – **MÓRA, A.** 2004: Contribution to the aquatic beetle, aquatic and semiaquatic bug fauna of Szuha stream and its environment, NE Hungary (Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea; Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) - *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 28: 157–164.
6. **CSABAI, Z.** – **MÓRA, A.** – **BODA, P.** – **MÁLNÁS, K.** 2004: Contribution to the mayfly, aquatic beetle, aquatic and semiaquatic bug and caddisfly fauna of watercourses of Bihari-plain, E Hungary (Ephemeroptera larvae; Coleoptera: Hydradeephaga, Hydrophiloidea; Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha; Trichoptera larvae). – *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 28: 141–148.
7. **CSABAI, Z.** – **BODA, P.** – **MÓRA, A.** 2003: Contribution to the aquatic beetle, aquatic and semiaquatic bug fauna of Hernád and its environments, NE Hungary (Coleoptera: Hydradeephaga, Palpicornia; Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha). – *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 27: 91–100.

8. CSABAI Z. – **BODA P.** – MÓRA A. 2003: A Makkos-vízrendszer alapállapot-értékelése a makroszkópikus vízi gerinctelen együttes alapján. In: Somogyvári, O. (szerk.): *Élet a Duna-ártéren* - természetvédelemről sokszemközt című tudományos tanácskozás összefoglaló kötete. – DDNP Igazgatóság, BITE, Pécs, pp. 245–250.
9. CSABAI, Z. – **BODA, P.** – MÓRA, A. – MÜLLER Z. 2003: Aquatic beetles, aquatic and semiaquatic bugs, dragonfly and caddisfly larvae from 32 backwaters in Upper-Tisza-region, NE Hungary (Coleoptera: Hydradephaga, Palpicornia; Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha; Trichoptera). – *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 27: 217–235.
10. KÁLMÁN A. – PÁLL-GERGELY B. – CSER B. – **BODA P.** – CSABAI Z. 2006: Makroszkópikus vízi gerinctelenek faunisztikai vizsgálata a Déli-Bakony és a Balaton-felvidék vizeitereiben. – *Hidrológiai közlöny* 86: 161–164.
11. MÓRA A. – **BODA P.** – CSABAI Z. – CSER B. – DEÁK CS. – HORNYÁK A. – JAKAB T. – KÁLMÁN Z. – KECSŐ K. – KOVÁCS T. Z. – PAPP L. – POLYÁK L. – SOÓS N. 2008: A Zala és befolyói makroszkópikus gerinctelen faunája. – *Acta biologia debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 18: 123–180.
12. MÓRA A. – BARNUCZ E. – **BODA P.** – CSABAI Z. – CSER B. – DEÁK CS. – PAPP L. 2007: A Balaton környéki kisvízfolyások makroszkópikus gerinctelen faunája. – *Acta biologia debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 16: 105–167.
13. MÓRA, A. – **BODA, P.** – CSABAI, Z. – DEÁK, CS. – MÁLNÁS, K. – CSÉPES, E. 2005: Contribution to the mayfly, aquatic and semiaquatic bug, aquatic beetle, caddisfly and chironomid fauna of the River Tisza and its main inflows Ephemeroptera, Heteroptera: Nepomorpha and Gerromorpha, Coleoptera: Hydradephaga and Hydrophiloidea, Trichoptera, Diptera: Chironomidae). – *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 29: 151–164.

14. MÓRA, A. – CSABAI, Z. – **BODA, P.** 2004: Larval data to the caddisfly fauna of the Szuha stream and its environments, NE Hungary (Trichoptera) - *Folia historico-naturalia Musei Matraensis* 28: 165–170.
15. SOÓS, N. – **BODA, P.** – CSABAI, Z. 2009: First confirmed occurrences of *Notonecta maculata* and *N. meridionalis* (Heteroptera: Notonectidae) in Hungary with notes, maps, and a key to the *Notonecta* species of Hungary - *Folia entomologica hungarica* 70: 67–78.

Az értekezés témakörében elhangzott előadások jegyzéke

1. **BODA P.** – KECSŐ K. – KOVÁCS E. – PAPP L. – CSABAI Z.: Vízipoloskák vándorlási dinamikájának összehasonlítása két vizsgált év alapján. – 7. Magyar Ökológus Kongresszus, 2006.szeptember 04-06., Budapest, Hungary
2. **BODA P.** – CSABAI Z.: A *Sigara lateralis* vándorlási sajátosságai (2000-2005). – III. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia (III. MaViGe), 2006.április 13-14., Göd, Hungary
3. CSABAI Z. – GIDÓ ZS. – MÓRA A. – **BODA P.** – DÉVAI GY.: Vízibogarak és vízipoloskák napszakos és évszakos vándorlási stratégiái egy alföldi mocsárban (Coleoptera, Heteroptera). – 6. Magyar Ökológus Kongresszus, 2003. augusztus 27-29., Gödöllő, Hungary
4. CSABAI Z. – MÓRA A. – **BODA P.**: A szélsébség változásának hatása a vízirovarok vándorlási aktivitására (Coleoptera, Heteroptera) – I. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia (I. MaViGe), 2004.április 15-16., Debrecen, Hungary
5. CSABAI Z. – **BODA P.** – PAPP L. – KOVÁCS E. – KECSŐ K.: Vízirovarok diszperziójának napszakos és évszakos mintázata két év eredményeinek tükrében. – IV. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia, (IV. MaViGe), 2007. április 12-13., Tihany, Hungary
6. HORVÁTH G. – CSABAI Z. – **BODA P.** – BERNÁTH B. – GÁL J. – KRISKA GY.: Miért reggel, dél körül és alkonyatkor vándorolnak a vízi rovarok? – II. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia (II. MaViGe), 2005. április 14-15., Pécs, Hungary

Egyéb elhangzott előadások jegyzéke

1. **BODA, P.** – DEÁK CS.: Szerves szennyezés hatása egy természetes kisvízfolyás makroszkopikus gerinctelen közösségére (esettanulmány). – VI. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia, (VI. MaViGe), 2009. április 16-18., Villány, Hungary
2. **BODA P.:** Vízi- és vízfelszíni-poloska faunisztikai kutatások a Bükk déli előterében lévő kisvízfolyásokban. – III. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia (III. MaViGe), 2006. április 13-14., Göd, Hungary
3. **BODA P.:** Vízi és vízfelszíni poloska (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha) faunisztikai kutatások hazai vízterekben. – II. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia (II. MaViGe), 2005. április 14-15., Pécs, Hungary
4. **BODA P.** – CSABAI Z. – MÓRA A.: A fenékjáró poloska (*Aphelocheirus aestivalis* Fabricius, 1794) térbeli előfordulási sajátosságai egy számára szokatlan élőhelyen. – 2. Szünzoológiai Szimpózium, 2004. március 8-9., Budapest, Hungary
5. MOLNÁR Á. – APJOK J. – **BODA P.:** A legeltetés vízbogár-közösségekre gyakorolt hatásának vizsgálata a Nagy-Vókonya Pusztai élőhely-rehabilitációs területen – V. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia, (V. MaViGe), 2008. április 10-12., Nyíregyháza, Hungary
6. SOÓS N. – **BODA, P.** – CSABAI Z.: Hazai *Notonecta* (Heteroptera: Notonectidae) fajok előfordulási adatainak revíziója – VI. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia, (VI. MaViGe), 2009. április 16-18., Villány, Hungary

Az értekezés témakörében elhangzott poszterelőadások jegyzéke

1. **BODA P.** – CSABAI Z. 2007: Seasonal and diel flight activity patterns of aquatic Coleoptera and Heteroptera. – SIL Congress, 2007. augusztus 11-18., Montreal, Canada
2. **BODA P.** – CSABAI Z. – GIDÓ ZS. – MÓRA A. – DÉVAI GY. 2002: Vízbogarak és vízipoloskák vándorlási ritmusának vizsgálata (Coleoptera, Heteroptera) II. A *Helophorus brevipalpis* (BEDEL, 1881) és a *Sigara lateralis* (LEACH, 1817) vándorlásának szezonális dinamikája. – XLIV. Hidrobiológus Napok, „Ritkán vizsgált és különleges vizek”, 2002. október 02-04., Tihany, Hungary

3. CSABAI Z. – **BODA P.** – KÁLMÁN Z. – SZIVÁK I.: Vízirovarok diszperziójának sajátosságai: érdekességek a napszakos és évszakos mintázatok fajsztintú elemzése kapcsán. – VII. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia, (VII. MaViGe), 2010. április 15-17., Sümeg, Hungary
4. CSABAI Z. – **BODA P.** 2004: Vízibogarak és vízipoloskák vándorlási ritmusának vizsgálata IV. – szín, méret, távolság – különböző tulajdonságú főlák alkalmazhatósága. – XLVI. Hidrobiológus napok, „Szélsőséges körülmények hatása vizeink élővilágára, Magyarországi kisvízfolyások ökológiai viszonyai”, 2004. október 06-08., Tihany, Hungary
5. CSABAI Z. – GIDÓ ZS. – **BODA P.** – MÓRA A. 2003: Vízibogarak és vízipoloskák vándorlási ritmusának vizsgálata (Coleoptera, Heteroptera) III. Az egyes fajok migrációjának időbeli alakulása. – XLV. Hidrobiológus napok, „Vizeink hosszú idejű változásai”, 2003. október 01-03., Tihany, Hungary
6. CSABAI Z. – GIDÓ ZS. – MÓRA A. – **BODA P.** – DÉVAI GY. – KIRÁLY A. – SZILÁGYI K. – VARJU T. 2002: Vízibogarak és vízipoloskák vándorlási ritmusának vizsgálata (Coleoptera, Heteroptera) I. Az egyedszám és a fajgazdagság változásai. – XLIV. Hidrobiológus Napok, "Ritkán vizsgált és különleges vizek", 2002. október 02-04., Tihany, Hungary
7. KECSŐ K. – **BODA P.**: Van-e különbség az egyes poloskafajok ivarainak diszperziós aktivitása között? – V. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia, (V. MaViGe), 2008. április 10-12., Nyíregyháza, Hungary

Egyéb elhangzott poszterelőadások jegyzéke

1. **BODA P.** – DEÁK CS.: Makroszkópikus vízi gerinctelen faunisztikai vizsgálatok a Nagykunsági-főcsatorna szivárgó rendszerében. – VII. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia, (VII. MaViGe), 2010. április 15-17., Sümeg, Hungary
2. **BODA P.** – PAPP L. – APJOK J. – CSABAI Z. – MÓRA A.: A Balaton környéki kisvízfolyások makroszkópikus gerinctelen faunája 2. Magasabbrendű rákok, poloskák, bogarak. – IV. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia, (IV. MaViGe), 2007. április 12-13., Tihany, Hungary

3. **BODA P.**: A vízi- és vízfelszíni-poloskafauna változásának hosszú távú vizsgálata a Bihari-sík vízfolyásaiban. – XLVII. Hidrobiológus napok, „*Vizeink élővilágát érintő környezeti változások*”, 2005. október 5-7. Tihany, Hungary
4. **BODA P.** – CSABAI Z. – MÓRA A.: Különböző víztértípusok vízi- és vízfelszíni poloskaegyütteseinek összehasonlítása faunisztikai mintavételek alapján (Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha). – I. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia, (I. MaViGe), 2004. április 15-16., Debrecen, Hungary
5. APIJOK J. – **BODA P.** – MOLNÁR Á.: A Nagy-Vókonya Pusztai élőhely-rehabilitációs területen végzett faunisztikai vizsgálatok. – V. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia, (V. MaViGe), 2008. április 10-12., Nyíregyháza, Hungary
6. MÓRA A. – CSÉPES E. – **BODA P.** – DEÁK CS. – MÁLNÁS K. – MÁTYUS B.: Makroszkópikus gerinctelen állat-együttesek felmérése 2004-ben a Tisza hossz-szelvényében. – XLVI. Hidrobiológus napok, „Szélsőséges körülmények hatása vizeink élővilágára, Magyarországi kisvízfolyások ökológiai viszonyai”, 2004. október 06-08., Tihany, Hungary
7. KÁLMÁN A. – PÁLL-GERGELY B. – CSER B. – **BODA P.** – CSABAI Z.: Makroszkópikus vízi gerinctelenek faunisztikai vizsgálata a Déli-Bakony és a Balaton-felvidék víztereiben. — XLVII. Hidrobiológus napok, „*Vizeink élővilágát érintő környezeti változások*”, 2005. október 5-7. Tihany, Hungary
8. KÉZÉR K. – MÜLLER Z. – MÁTYUS B. – MÓRA A. – **BODA P.**: A Boroszló-kerti-Holt-Tisza állapotjellemezése a szitakötő-fauna (Odonata) összetétele alapján – XLVI. Hidrobiológus napok, „Szélsőséges körülmények hatása vizeink élővilágára, Magyarországi kisvízfolyások ökológiai viszonyai”, 2004. október 06-08., Tihany, Hungary
9. SOÓS N. – KÁLMÁN Z. – KOVÁCS T. Z. – **BODA P.** – HORNYÁK A. – KECSŐ K.: A Zala vízrendszerének makroszkópikus gerinctelen faunája 3. Bogarak, poloskák. – V. Makroszkópikus vízi gerinctelenek kutatási konferencia, (V. MaViGe), 2008. április 10-12., Nyíregyháza, Hungary

11. Függelék

11.1. A vizsgálatssorozat során fogott fajok jegyzéke és egyedszáma

10. táblázat: a vizsgálatssorozat során fogott fajok jegyzéke és egyedszáma (*a *Helophorus* és *Hydrochus* fajoknál csak 2000. évben végeztük el a fajszerű határozást)

taxon	2000. év egyedszám	2004. év egyedszám	2005. év egyedszám
<i>Acilius canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)	1	0	3
<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	2
<i>Agabus bipustulatus</i> (Linnaeus, 1767)	0	4	0
<i>Agabus labiatus</i> (Brahm, 1790)	6	0	12
<i>Agabus uliginosus</i> (Linnaeus, 1761)	8	0	60
<i>Anacaena limbata</i> (Fabricius, 1792)	13	9	548
<i>Anacaena lutescens</i> (Stephens, 1829)	2	0	0
<i>Berosus frontifoveatus</i> Kuwert, 1890	350	2	730
<i>Berosus luridus</i> (Linnaeus, 1761)	3	9	20
<i>Berosus signaticollis</i> (Charpentier, 1825)	14	7	109
<i>Berosus spinosus</i> (Steven, 1808)	10	0	0
<i>Bidessus nasutus</i> Sharp, 1887	3	1	13
<i>Bidessus unistriatus</i> (Goeze, 1777)	0	3	0
<i>Callicorixa praeusta</i> (Fieber, 1848)	2	1	16
<i>Chaetarthria seminulum</i> (Herbst, 1797)	7	0	0
<i>Coelostoma orbiculare</i> (Fabricius, 1775)	15	2	9
<i>Colymbetes fuscus</i> (Linnaeus, 1758)	7	9	24
<i>Colymbetes striatus</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	3
<i>Corixa affinis</i> Leach, 1817	0	0	2
<i>Corixa punctata</i> Illiger, 1807	3	1	3
<i>Cybister lateralimarginalis</i> (De Geer, 1774)	1	0	0
<i>Cymatia coleoptrata</i> (Fabricius, 1776)	1	0	1
<i>Cymatia rogenhoferi</i> (Fieber, 1864)	1	3	6
<i>Cymbiodyta marginella</i> (Fabricius, 1792)	63	15	235
<i>Dryops</i> spp. Olivier, 1791	0	2	128
<i>Dytiscus circumflexus</i> Fabricius, 1801	1	0	1
<i>Dytiscus marginalis</i> Linnaeus, 1758	1	0	0
<i>Enochrus affinis</i> (Thunberg, 1794)	492	124	1937
<i>Enochrus bicolor</i> (Fabricius, 1792)	333	55	365
<i>Enochrus coarctatus</i> (Gredler, 1863)	4	2	84
<i>Enochrus fuscipennis</i> (Thomson, 1878)	2	0	8
<i>Enochrus melanocephalus</i> (Olivier, 1792)	4	0	17
<i>Enochrus ochropterus</i> (Marshall, 1802)	2	0	1
<i>Enochrus quadripunctatus</i> (Herbst, 1797)	440	91	3243
<i>Enochrus testaceus</i> (Fabricius, 1801)	12	0	53
<i>Gerris argentatus</i> Schummel, 1832	0	0	7
<i>Gerris lacustris</i> (Linnaeus, 1758)	0	0	1
<i>Gerris odontogaster</i> (Zetterstedt, 1828)	3	0	24

<i>Graphoderus austriacus</i> (Sturm, 1835)	2	0	22
<i>Graphoderus cinereus</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	2
<i>Graptodytes bilineatus</i> (Sturm, 1835)	18	85	248
<i>Graptodytes granularis</i> (Linnaeus, 1767)	0	0	1
<i>Graptodytes pictus</i> (Fabricius, 1787)	0	0	1
<i>Gyrinus paykulli</i> Ochs, 1927	0	0	2
<i>Gyrinus substriatus</i> Stephensen, 1829	0	0	4
<i>Haliphus fluvialis</i> Aubé, 1836	1	9	0
<i>Haliphus heydeni</i> Wehncke, 1875	1	0	1
<i>Haliphus immaculatus</i> Gerhardt, 1877	0	1	2
<i>Haliphus ruficollis</i> (De Geer, 1774)	6	4	19
<i>Hebrus pusillus</i> (Fallén, 1807)	1	0	4
<i>Helochares lividus</i> (Forster, 1771)	2	7	0
<i>Helochares obscurus</i> (O.F.Müller, 1776)	551	1295	2478
<i>Helophorus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)	124	-	-
& <i>aequalis</i> (Thomson, 1868)			
<i>Helophorus brevipalpis</i> Bedel, 1881	2324	-	-
<i>Helophorus granularis</i> (Linnaeus, 1761)	398	-	-
<i>Helophorus liguricus</i> Angus, 1970	33	-	-
<i>Helophorus longitarsis</i> Wollaston, 1864	15	-	-
<i>Helophorus micans</i> Faldermann, 1835	20	-	-
<i>Helophorus minutus</i> -fajcsoport	3058	-	-
<i>Helophorus montenegrinus</i> Kuwert, 1885	117	-	-
<i>Helophorus nubilus</i> Fabricius, 1776	7	-	-
<i>Helophorus redtenbacheri</i> Kuwert, 1885	33	-	-
<i>Helophorus</i> spp. Fabricius, 1775	-*	2214	24590
<i>Hesperocorixa linnei</i> (Fieber, 1848)	84	6	64
<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (Fieber, 1848)	0	0	1
<i>Hydaticus grammicus</i> (Germar, 1830)	0	0	12
<i>Hydaticus seminiger</i> (De Geer, 1774)	0	1	4
<i>Hydaticus transversalis</i> (Pontoppidan, 1763)	0	1	0
<i>Hydrobius fuscipes</i> (Linnaeus, 1758)	16	0	224
<i>Hydrochara caraboides</i> (Linnaeus, 1758)	0	1	30
<i>Hydrochara dichroma</i> (Fairmaire, 1892)	1	4	7
<i>Hydrochara flavipes</i> (Steven, 1808)	1	3	38
<i>Hydrochus angustatus</i> Germar, 1824	5	-	-
<i>Hydrochus crenatus</i> (Fabricius, 1792)	6	-	-
<i>Hydrochus elongatus</i> (Schaller, 1783)	4	-	-
<i>Hydrochus flavipennis</i> Küster, 1852	3	-	-
<i>Hydrochus</i> spp. Leach, 1817	-*	2	697
<i>Hydroglyphus geminus</i> (Fabricius, 1792)	129	55	1926
<i>Hydrophilus aterrimus</i> (Eschscholtz, 1822)	0	0	2
<i>Hydroporus angustatus</i> Sturm, 1835	15	13	115
<i>Hydroporus fuscipennis</i> Schaum, 1868	8	96	1387
<i>Hydroporus palustris</i> (Linnaeus, 1761)	5	0	4
<i>Hydroporus planus</i> (Fabricius, 1781)	17	0	31
<i>Hygrotus confluens</i> (Fabricius, 1787)	0	0	1
<i>Hygrotus decoratus</i> (Gyllenhal, 1818)	2	2	0

<i>Hygrotus impressopunctatus</i> (Schaller, 1783)	9	17	281
<i>Hygrotus inaequalis</i> (Fabricius, 1776)	48	93	33
<i>Hygrotus parallelogrammus</i> (Ahrens, 1812)	8	3	2
<i>Hyphydrus ovatus</i> (Linnaeus, 1761)	0	0	1
<i>Ilybius ater</i> (DeGeer, 1774)	0	1	1
<i>Ilybius quadriguttatus</i> (Lacordaire, 1835)	0	0	1
<i>Ilybius subaeneus</i> Erichson, 1837	2	0	0
<i>Ilyocoris cimicoides</i> (Linnaeus, 1758)	20	0	2
<i>Laccobius bipunctatus</i> (Fabricius, 1792)	1	0	1
<i>Laccobius minutus</i> (Linnaeus, 1758)	2	7	205
<i>Laccophilus minutus</i> (Linnaeus, 1758)	40	0	1
<i>Limnoxenus niger</i> (Zschach, 1788)	2	4	25
<i>Liopterus haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1787)	0	0	31
<i>Mesovelis furcata</i> Mulsant et Rey, 1852	8	0	0
<i>Micronecta</i> spp. Kirkaldy, 1897	1	0	0
<i>Noterus clavicornis</i> (De Geer, 1774)	7	0	1
<i>Noterus crassicornis</i> (O.F. Müller, 1776)	0	0	1
<i>Notonecta glauca</i> Linnaeus, 1758	3	5	4
<i>Paracorixa concinna</i> (Fieber, 1848)	0	1	14
<i>Peltodytes caesus</i> (Duftschmid, 1805)	42	5	16
<i>Plea minutissima minutissima</i> (Leach, 1817)	0	0	1
<i>Porhydrus lineatus</i> (Fabricius, 1775)	0	0	2
<i>Porhydrus obliquesignatus</i> (Bielz, 1852)	1	4	15
<i>Rhantus bistriatus</i> (Bergsträsser, 1778)	0	0	1
<i>Rhantus frontalis</i> (Marsham, 1802)	2	0	3
<i>Rhantus suturalis</i> (MacLeay, 1825)	29	26	125
<i>Sigara assimilis</i> (Fieber, 1848)	0	0	1
<i>Sigara falleni</i> (Fieber, 1848)	4	23	1446
<i>Sigara lateralis</i> (Leach, 1817)	1176	159	3375
<i>Sigara limitata</i> (Fieber, 1848)	6	0	1
<i>Sigara nigrolineata</i> (Fieber, 1848)	3	0	41
<i>Sigara striata</i> (Linnaeus, 1775)	27	1	219
<i>Spercheus emarginatus</i> (Schaller, 1783)	0	0	1

11.2. A legnagyobb egyedszámban fogott fajok 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikái

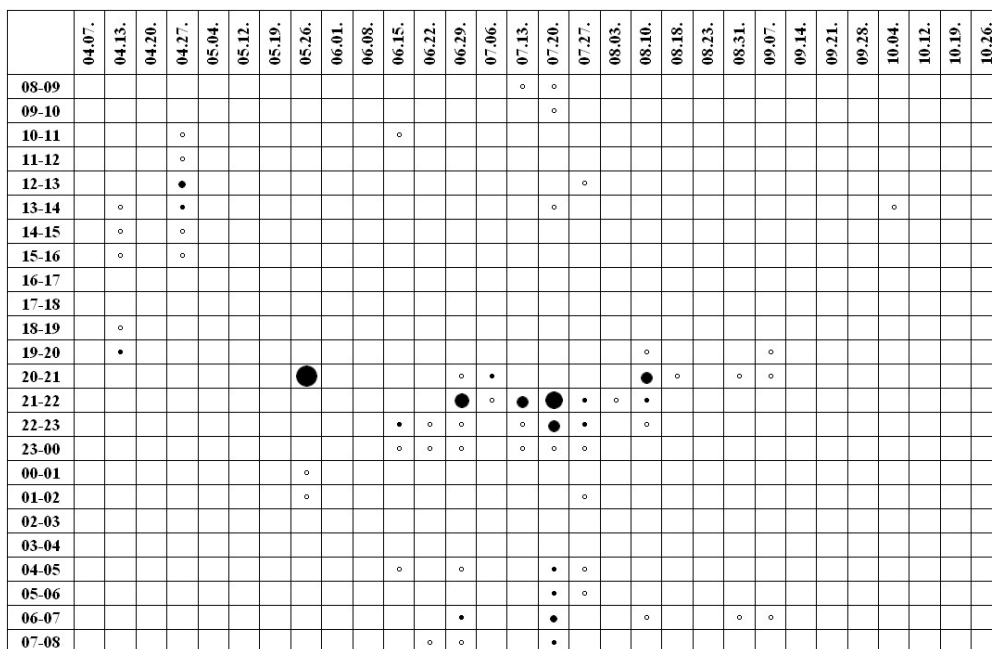
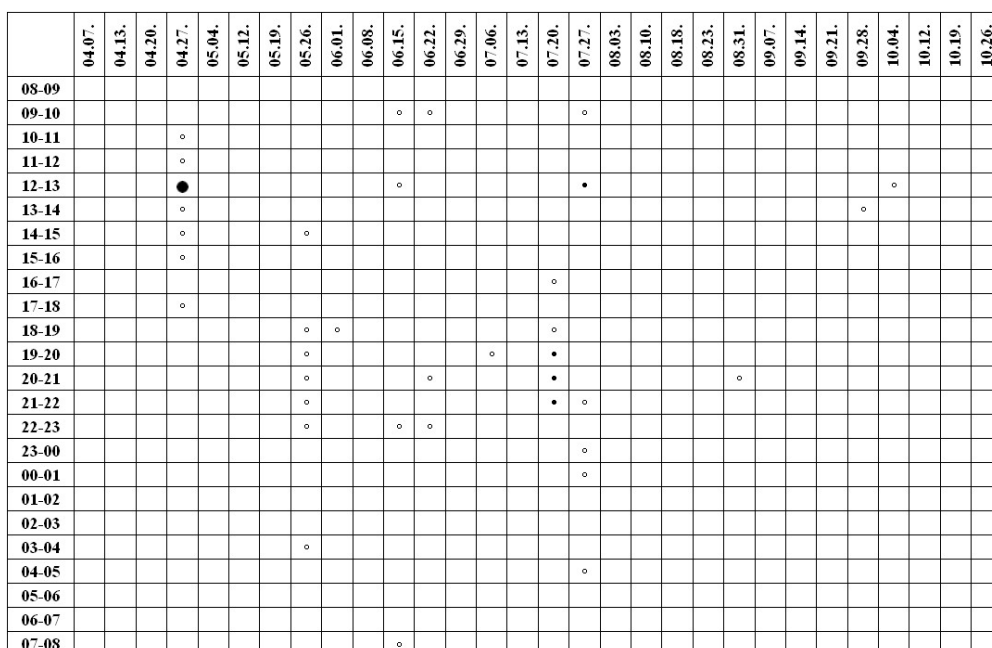
Jelmagyarázat:

- : 5 egyednél kevesebb
- : 5-9 egyed
- : 10-19 egyed
- : 20-39 egyed
- : 40-79 egyed
- : 80-159 egyed
- : 160-319 egyed
- : 320 egyednél több

Az ábrák (38-58. ábra) oszlopaiban a mintavételi órák, a soraiban a mintavételi napok vannak feltüntetve.

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09																				○										
09-10																														
10-11				●																										
11-12				●																										
12-13		●		●																										
13-14		●		●		○																				○				
14-15		●		●		○																								
15-16		●		●		○																								
16-17		●		●											●															
17-18		●		●																										
18-19		●		●																							○			
19-20		●		○																										
20-21		○		○				●							○					○										
21-22								○			○		○	○						○				○						
22-23												○																		
23-00																														
00-01																														
01-02																														
02-03																														
03-04																														
04-05																														
05-06																														
06-07													○																	
07-08																				○										

38. ábra: Az *Anacaena limbata* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

39. ábra: A *Berosus frontifoveatus* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája40. ábra: A *Berosus signaticollis* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09																														
09-10				•																	◦									
10-11				•																										
11-12		◦		●																										
12-13		◦		•																						◦				
13-14		◦		•																										
14-15		◦		●																										
15-16		•		●																										
16-17		◦		•																										
17-18	◦			◦																										
18-19	◦	◦		◦																◦					◦	◦				
19-20																			◦	•	◦		◦							
20-21		◦					◦				◦			◦					•	◦	◦									
21-22												◦		•	◦	◦			◦	◦										
22-23													◦	•		◦			◦	◦										
23-00											◦	◦				◦			◦	◦										
00-01											◦																			
01-02																														
02-03																														
03-04																														
04-05															◦															
05-06											◦	◦			◦															
06-07											◦	◦			◦				◦	◦										
07-08															◦															

41. ábra: A *Cymbiodyta marginella* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09																						◦								
09-10													◦		◦							◦								
10-11													◦																	
11-12													◦					◦												
12-13		●							◦					◦																
13-14				•									◦																	
14-15				●									◦																	
15-16				●				◦					◦																	
16-17				◦			◦						◦																	
17-18				◦																										
18-19				◦																										
19-20																			◦				◦							
20-21																														
21-22							◦								◦															
22-23																														
23-00																														
00-01																														
01-02																														
02-03																														
03-04																														
04-05																						◦								
05-06																														
06-07																														
07-08																														

42. ábra: A *Dryops* spp. 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09				o					o		o	o	•		o	o			•			o		•			o			
09-10									o		o	o				o		o						o	o	o				
10-11				•					o										o					o	o	o				
11-12				•					o																	o				
12-13		o		•					o							o							o			o	o			
13-14		•		•					o														o		o	o	o			
14-15		•		•		o			o												o		o		o	o	o			o
15-16		o		•															o						o	o	o	o	o	o
16-17	o	o		o															o						o	o	o	o	o	o
17-18	o			•					o																•	•	•	•		
18-19		•		•					o												o			•	•	•	•	•		
19-20		•		•				o	•		o			o					•	•	•		•	•	•	•	•	•		
20-21								•	•		o							•	•	•	•		o	•	•	•	•			
21-22		o						•	o						•	•	•	•	•	•	•		o	•	•	•	•			
22-23								•			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		o	•	•					
23-00								•			•	•			o			•	•	•										
00-01								•									•		•					o						
01-02								•			•						•													
02-03								•			•																			
03-04								•			o																			
04-05									o		•																			
05-06									•		•		o		o	o	•		o											
06-07								•			•	•	•	•	•	o	o		o	•			o							
07-08								•	o		•	•		o	o	o	o		•	o			o	o						

43. ábra: Az *Enochrus quadripunctatus* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09											o	o	•		o	o			o			o		•						
09-10				o							o	o	o			o		o						o		•				
10-11				•							o	o	o											o		•				
11-12		o		•																						•				
12-13		•		•													o						o	o				o		o
13-14		•		•																						o				
14-15		•		•																	o						o			
15-16		•		•																						o				
16-17		•		o					o						o				o				o							o
17-18	o	•		•					o				o								o			o	•	•	•	•	o	
18-19	o	•							o						o				•	•	•			•	•	•	•	•		
19-20	o	•		o					•		o	•	o	•		o		•	•	•	•			•	•	•	•	•		
20-21		o							•		o	•	o	o	•	o		•	•	•	•		o		•	•	•	•		
21-22		o						o			o	•	•	•	•	o		o	•	•	•			o	•	•	•			
22-23											o	•	o		o		•	o	•	•				o						
23-00											•							o						o						
00-01								o			o							o												
01-02								o			o							o												
02-03											o																			
03-04											o																			
04-05											o					o	o													
05-06											o		•	o		o	•													
06-07											•	•	•	•	o	o				o										
07-08								o			•	•	•	•	o	o	o		o	o				o	o					

44. ábra: Az *Enochris affinis* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09																														
09-10																														
10-11			◦										◦					◦												
11-12			●																											
12-13		◦	●														◦													
13-14		◦	●						◦																					◦
14-15		◦	●																											
15-16		◦	◦																											
16-17		◦																												
17-18		◦																												
18-19		●																												
19-20		●																												
20-21		◦																												
21-22		◦						●			◦	◦	◦	◦	●	●	◦	◦	●	◦						◦				
22-23								◦			●	◦	◦	◦	●	◦	◦	◦	●	◦						◦				
23-00								◦			●	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦										
00-01								◦			◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦										
01-02								◦			◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦										
02-03								◦																						
03-04																														
04-05											◦		◦			◦														
05-06											◦				◦		◦													
06-07								◦			◦				◦		◦													
07-08								◦					◦																	

45. ábra: Az *Enochrus bicolor* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09											◦	◦	◦																	
09-10													◦																	
10-11				●																										
11-12			●																											
12-13		◦	●			◦											◦													
13-14		◦	●																											
14-15		●	●																											
15-16		●	●												●															
16-17		●	●					◦	◦																					
17-18	◦	●	◦					◦	◦																					
18-19	◦	●	●																						◦					
19-20		●						◦	◦					◦		◦								◦		◦				
20-21													◦			◦														
21-22		◦						◦					◦			◦								◦						
22-23											◦	◦	◦			◦	◦													
23-00								◦			◦	◦					◦													
00-01								◦									◦													
01-02																														
02-03																														
03-04								◦																						
04-05																														
05-06													◦																	
06-07											◦		◦			◦														
07-08								◦					◦																	

46. ábra: A *Graptodytes bilineatus* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09											•	◦	•		◦	◦	◦		◦											
09-10											•	◦	◦			•	•	◦	◦			•		◦						
10-11				◦							•	◦	◦			•	•	◦	◦			•		◦						
11-12		•		•							•	◦	•		◦	•	•	◦	◦			•		•		•				
12-13		•		•		◦					•	•	◦			•	•	•	◦			•	◦	◦		◦	◦			
13-14		•		•		•		◦	◦		•	◦			◦	•	◦	◦	◦			•	◦	◦		◦	◦			
14-15		•		•		◦			◦		◦	◦			◦	◦	◦	◦	◦			•	◦	◦		◦	◦			
15-16		•		•				◦			◦	◦	◦		◦	◦	◦	◦	◦			•	◦			◦				
16-17		•		•		◦			◦		◦				◦	◦	◦	◦	◦			◦	◦			◦				
17-18		•		•				◦				◦			◦	◦	◦	◦	◦			◦	◦		◦	◦	◦			
18-19		•		•			◦						◦		◦		◦	◦	◦			◦			◦	◦				
19-20				◦				•			•	•	•		◦	•	◦	◦	◦			•		•						
20-21								•			•	•	•		◦	•	•	◦	◦			•								
21-22								•			◦	•	◦	◦	•	•	•	•	•			•	•							
22-23								•			•	◦	◦		•	•	•	•	◦			◦								
23-00								•			•	•			◦	•	•	◦	◦											
00-01								•			◦						•		◦											
01-02								•			◦						◦													
02-03								•																						
03-04																														
04-05											•		◦		◦	◦	•					◦								
05-06											•				◦	◦	•					◦								
06-07											•		◦		◦	◦	•													
07-08								•			•	•	•	•	•	•	•			◦				◦						

47. ábra: A *Helochares obscurus* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09			◦								•	•	•		•		•		◦		•					◦				
09-10				•					•		•	•	•		•	•	•	◦			•					◦				
10-11				•					•		•	•	•		•	•	•	◦			•					◦				◦
11-12	•	•		•					•		•	•	•		•	•	•	◦			◦				◦	•	•	◦	◦	
12-13		•		•		•			•		•	•	•		•	•	•	◦			◦	•	◦		•	•	•	◦	•	
13-14		•		•		•			•		•	•	•		•	•	•	◦				•	◦		◦	•	•	◦	◦	
14-15		•		•		•			•		•	•	•		•	•	•	◦				•	◦		◦	•	•	◦	◦	
15-16		•		•		•			•		•	•	•		•	•	•	◦			•	◦		◦	◦	•	•	◦	◦	
16-17	•	•		•		◦			•		•	•	•		•	•	•	◦				•	◦		◦	•	•	◦	◦	◦
17-18	•	•		◦		◦			•		•	•	•		•	•	•	◦				◦	◦		◦	•	•	◦	◦	
18-19	•	•		•			•		•		•	•	•		•	•	•	◦			•	◦		◦	◦	•	•	◦	◦	
19-20	◦	•		◦				•	•		•	•	•	•	•	•	•	◦		•	•	◦	◦	◦	•	•	◦	◦		
20-21		•						•	•		•	•	•	•	•	•	•	◦		•	•	◦	◦	◦	◦	◦	◦	◦		
21-22		•						•	◦		•	•	•	•	•	•	•	◦		•	◦		◦							
22-23								•			•	•	•	◦	•	•	•	◦		◦			◦	◦	◦					
23-00								•			•	•		◦	•	•	•	◦		◦										
00-01								•			•			◦	•	•	•	◦												
01-02								•			•			◦			◦													
02-03								•			◦																			
03-04								•			•																			
04-05									◦		•		•		◦	◦	◦					◦								
05-06									•		•		•		◦	◦	◦					◦								
06-07								•	•		•	•	•	•	◦	◦	◦			◦										
07-08								•	•		•	•	•	•	•	◦	◦			•		◦	◦	◦	◦	◦				

48. ábra: A *Helophorus* spp. 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09																														
09-10											◦	◦																		
10-11				◦																										
11-12	◦	◦		●									◦													◦				
12-13		●		●					◦																◦				◦	
13-14		◦		●				◦																			◦		◦	
14-15		●		●																									◦	
15-16		●																											◦	
16-17																									◦					
17-18							◦		◦																◦			◦		
18-19						◦																			●		◦			
19-20				◦				◦											◦						●					
20-21								◦			◦									◦			◦							
21-22											◦	◦	◦	◦	◦				◦											
22-23												◦		◦																
23-00																														
00-01																														
01-02																														
02-03																														
03-04																														
04-05													◦																	
05-06																						◦								
06-07																				◦										
07-08											◦																			

49. ábra: A *Hydrobius fuscipes* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09											◦				◦															
09-10				●								◦						◦												
10-11				●																										
11-12		●		●																										
12-13		●		●		◦																								
13-14		●		●																										
14-15		●		●																										
15-16		●		●											●															
16-17		●		◦					◦																					
17-18	●	●		◦								◦																		
18-19	●	●		◦			◦	◦	◦																					
19-20	◦	●						◦				◦	◦	◦	◦															
20-21		◦									◦	◦	◦		◦															
21-22		◦										◦																		
22-23											◦	◦	◦																	
23-00											◦	◦																		
00-01								◦																						
01-02																														
02-03								◦																						
03-04																														
04-05																														
05-06											◦		◦																	
06-07											◦	◦	◦																	
07-08								◦					◦																	

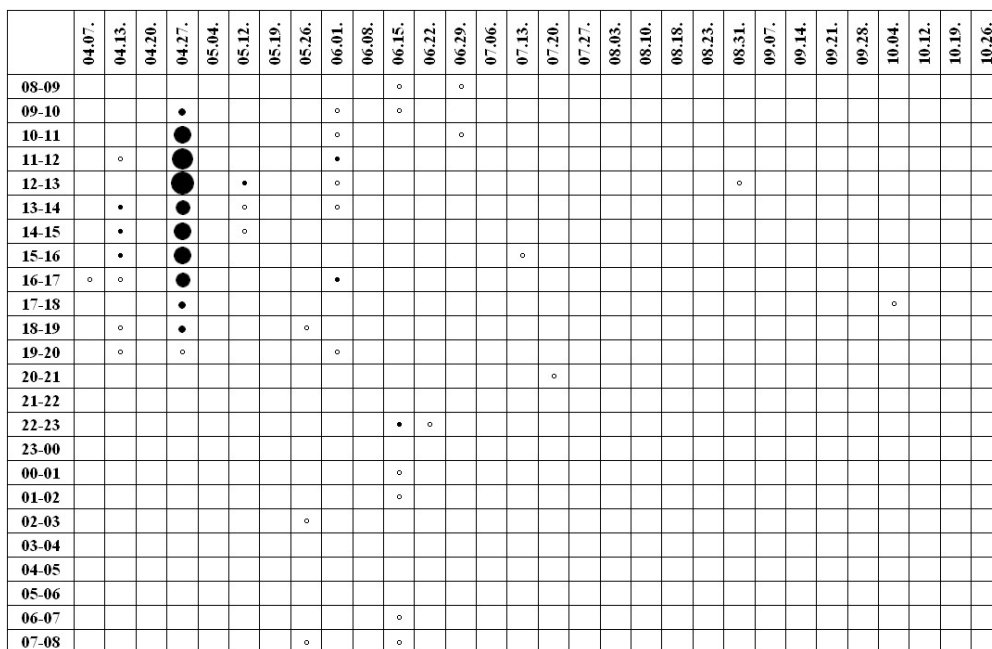
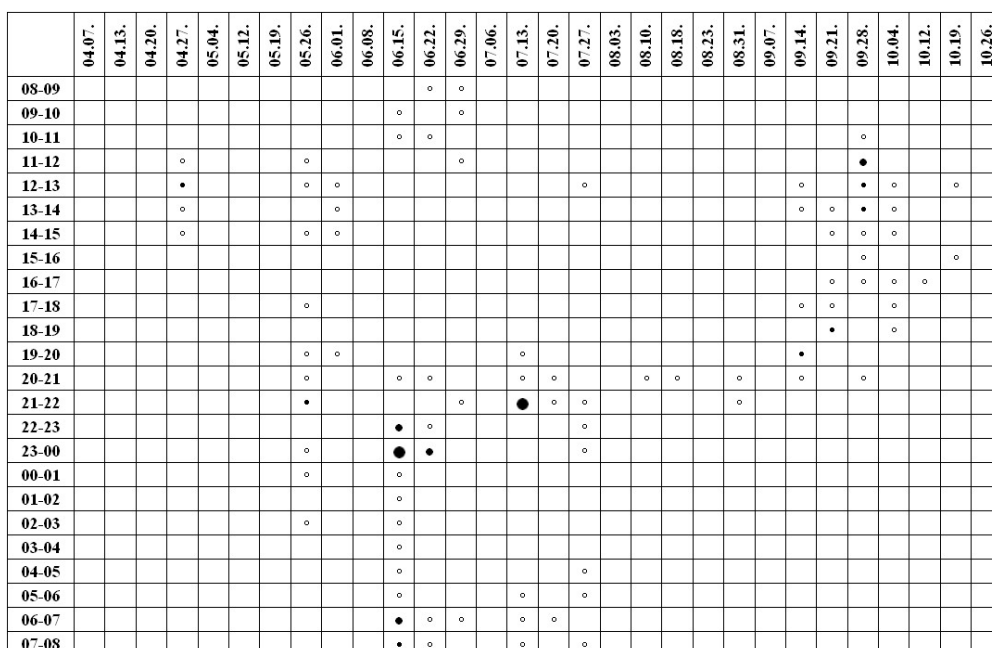
50. ábra: A *Hydrochus* spp. 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09											o	o	o				•							o			o			
09-10									o		•	o	o	o		o	•	o						o		o	o			
10-11											o	o	o			o	•	o								o	o	o		
11-12				o					•			o	•				•								•		•	o		
12-13									o			o	o			o	o	o					o	•		•	o	o		
13-14									•								o	o					o	•		•	o	o		
14-15									o								o	o					o	•	o	•	o	o	o	
15-16								o	o				o				o							•	o	o	o	o	o	
16-17			o					o	•		o						o						o	•	o	o	o	o	o	
17-18															o		•			o			o	•	o	•	•	•	o	
18-19	o		o						o				•				o	o	o	o	o		•	•	•	•	•	•	o	
19-20		o						o	•		o	•	•	•	•	o	o	o	•	•		o	o	•	•	•	•			
20-21								o	o		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•			o	o	•	•	•			
21-22								•			•	•	•	•		•	•	•	•	•			o	•	•	•	•			
22-23											•	•	•		o	o	•	o	o	o			o	•	•					
23-00								o			o						o	o						•						
00-01																	o							o						
01-02								o									•													
02-03								o			o																			
03-04																														
04-05													o									o								
05-06											o		o	o	o		•													
06-07													•				•							o						
07-08											o		•				o			o			o	o						

51. ábra: A *Hydroglyphus geminus* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09													o																	
09-10											o		o				o													
10-11											o																			
11-12				o					o						o														o	
12-13	o		•						o		o															o			o	
13-14	o		•								o																		o	
14-15	•	•	•																										o	
15-16	o		•																										o	
16-17	•		o																											
17-18	o		o												o															
18-19	o		o																											
19-20	o		o																					o						
20-21																o														
21-22												o																		
22-23																	o													
23-00																														
00-01																														
01-02																														
02-03																														
03-04											o																			
04-05																	o													
05-06																	o													
06-07													o				o													
07-08											o					o														

52. ábra: A *Hydroporus angustatus* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

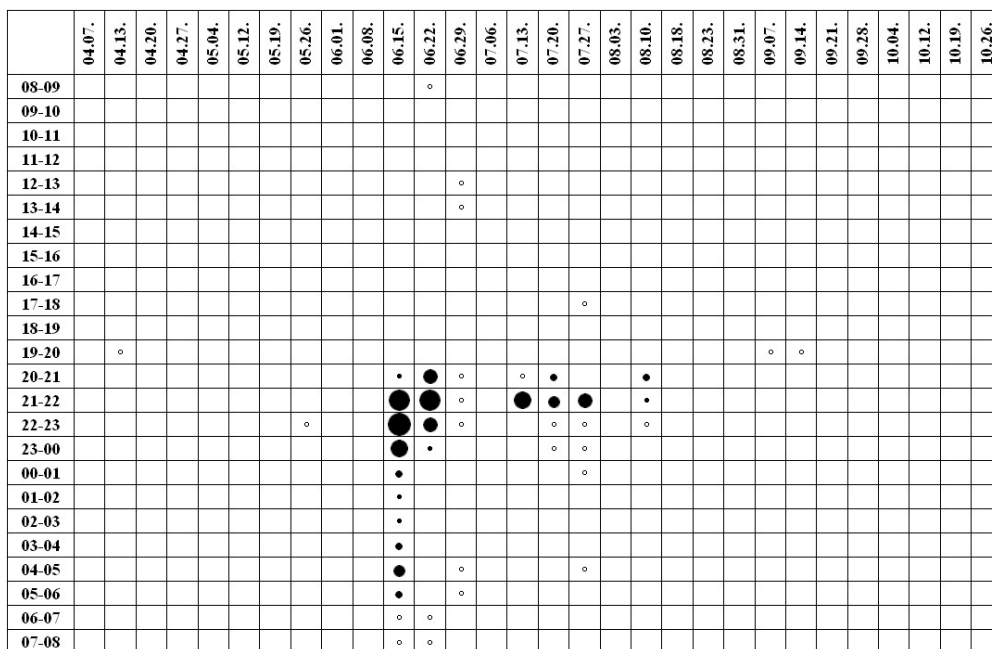
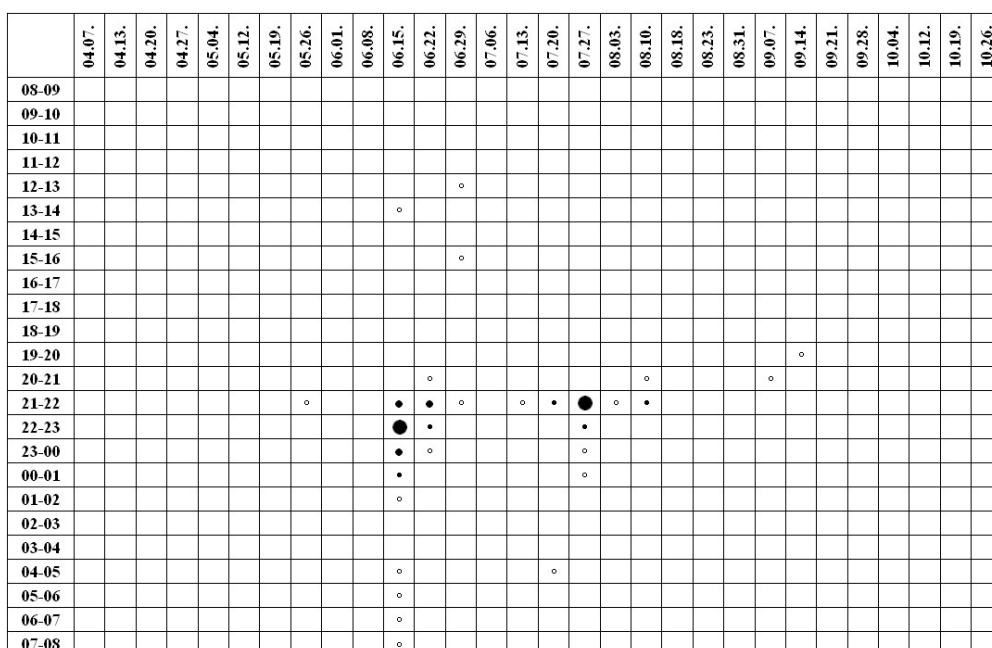
53. ábra: A *Hydroporus fuscipennis* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája54. ábra: A *Hygrotus impressopunctatus* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09											◦		◦			◦														
09-10							◦				•	◦	•				◦											◦		
10-11											•	•	•		◦		◦													
11-12											•	•	•		◦		◦							◦		◦				
12-13			◦						◦		•	◦	◦	◦								◦	◦			◦	•			
13-14									◦		◦	◦	◦	◦									◦	◦		◦	•			
14-15		◦							◦		◦	◦	◦										◦	◦		◦	◦			
15-16		◦										◦	◦													◦	◦			
16-17									◦		◦	◦																		
17-18							◦				◦	◦					◦													
18-19											◦									◦										
19-20							◦				◦		◦		◦		◦		◦				◦							
20-21							◦				◦	◦			•		◦		◦	◦										
21-22							◦				◦	◦	◦		•		◦		◦	◦										
22-23											◦	◦					•													
23-00											◦	◦					◦													
00-01																														
01-02																														
02-03											◦																			
03-04																														
04-05																	◦													
05-06											◦						◦													
06-07												◦					◦													
07-08																														

55. ábra: A *Laccophilus minutus* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

	04.07.	04.13.	04.20.	04.27.	05.04.	05.12.	05.19.	05.26.	06.01.	06.08.	06.15.	06.22.	06.29.	07.06.	07.13.	07.20.	07.27.	08.03.	08.10.	08.18.	08.23.	08.31.	09.07.	09.14.	09.21.	09.28.	10.04.	10.12.	10.19.	10.26.
08-09											◦																			
09-10				◦																										
10-11																									•					
11-12				◦																		◦			◦	◦				
12-13																							◦	◦	◦	◦	◦			
13-14																									◦	◦	◦			
14-15		◦		◦																		◦			◦	◦	◦			
15-16																									◦					
16-17																									◦					
17-18		◦																												
18-19																								◦	•	◦				
19-20														◦	◦				◦	◦	◦		◦	•	◦		◦			
20-21														◦	◦			◦	◦	◦	◦									
21-22							◦					◦		◦	◦			◦	◦											
22-23														◦	◦			◦												
23-00																														
00-01							◦																							
01-02																														
02-03																														
03-04																														
04-05																														
05-06																														
06-07														◦																
07-08																														

56. ábra: A *Rhantus suturalis* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája

57. ábra: A *Sigara falleni* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája58. ábra: A *Sigara striata* 2005. évi évszakos és napszakos diszperziós dinamikája