



Gubacsképző fajgyűttesek szerveződésének vizsgálata tölgy fajok (*Quercus spp.*) levelein

Doktori (PhD) értekezés

Dr. Szabó László József

Debreceni Egyetem
Természettudományi és Technológiai Kar
Debrecen, 2008.

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem TTK *Juhász Nagy Pál* Doktori Iskola *Kvantitatív és teresztris ökológia* programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem TTK doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2008. június 19.

.....
Dr. Szabó László József

Tanúsítom, hogy Dr. Szabó László József doktorjelölt 2007-2008 között a fent megnevezett Doktori Iskola *Kvantitatív és teresztris ökológia* programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2008. június 19.

.....
Dr. Tóthmérész Béla
az MTA doktora

Tartalomjegyzék

1. Előzmények és célkitűzések.....	7
2. Irodalmi áttekintés.....	10
3. Anyag és módszer.....	14
3.1. Mintavételi és feldolgozási módszerek.....	14
3.2. Statisztikai kiértékelő módszerek.....	16
3.3. A vizsgálatba bevont gyakoribb fajok rövid jellemzése.....	17
4. Az eredmények ismertetése.....	22
4.1. A levélgubacs képző fajegyüttesek összetétele és mennyiségi Viszonyai.....	22
4.2. A gubacsos levelek arányában és a gubacsképzők egyedsűrűségében megmutatkozó különbségek és ezek összetevői.....	29
4.2.1. Helyek közötti különbségek.....	29
4.2.1.1. A gubacsos levelek aránya.....	30
4.2.1.2. A levélgubacsok denzitása.....	36
4.2.2. Fák közötti és fákon belüli eltérések.....	44
4.2.3. Levelek közötti megoszlások.....	45
4.2.3.1. A fontosabb gubacsképző fajok levelenkénti megoszlása.....	45
4.2.3.2. Időpontok közötti különbségek.....	52
4.2.3.3. Helyek közötti különbségek.....	54
4.2.3.4. A megoszlások egyedsűrűség függése.....	56
4.3. Levélnagyság preferencia.....	61
4.4. Gubacsok megoszlása a levéllemez különböző részein.....	67
4.4.1. A gubacsok előfordulási gyakorisága a levéllemez különböző részein.....	67
4.4.2. A levélen belüli helyzetek területi részesedései.....	71
4.4.3. Gubacsképző fajok levélen belüli helyzetpreferenciája.....	72
4.4.4. Levélen belüli helyzetkihasználás a levélméret függvényében.....	84
5. Az eredmények értékelése és megvitatása.....	88
5.1. A fajegyüttesek összetétele és évenkénti változása.....	88
5.2. A gubacsos levelek arányának és a gubacsok denzitásának helyek közötti változása.....	91

5.3. Fák közötti és fákon belüli különbségek.....	93
5.4. Levelek közötti megoszlás.....	96
5.5. Levélméret preferencia.....	99
5.6. Levélgubacsok megoszlása levéllemezen belül – levélen belüli helyzetpreferencia.....	101
6. Összefoglalás.....	104
7. Köszönetnyilvánítás.....	108
8. Irodalomjegyzék.....	109

1. Előzmények és célkitűzések

Hazai lomberdeinkben élő fajegyüttesek meghatározó tagjai a fitofág ízeltlábúak. Annak ellenére, hogy az általuk elfogyasztott levelek mennyisége csak ritkán haladja meg a 10%-ot, az erdő életében betöltött szerepük igen fontos. Egyrészt a fogyasztásuk révén akár jelentősen is csökkenthetik a növényi biomasza mennyiségét, másrészt hozzájárulhatnak a növények testében található szerves anyag magasabb trofikus szintekbe juttatásához.

A természet közeli hazai lomberdők meghatározó fafajai közismerten a tölgyek. Az előzetes eredmények azt mutatják, hogy egy-egy ilyen erdőben a tölgyön, ill. tölgyön is felnövekvő Lepidoptera fajok száma meghaladja a 300-at (Szabó és mtsai, 1983). Más, tölgyleveleken élő taxonokat is figyelembe véve a tölgyfák leveleihez kötődő fajok száma ennek többszöröse is lehet.

A tölgyleveleken felnövekvő ízeltlábú guildek egyik igen fontos csoportját képezik a gubacsképző fajok. Bár fajszaámuk más guildek képviselőihez képest kicsi (Moesz 1938, Ambrus 1974), sokszor tömegesen elszaporodva jelentős hatást gyakorolhatnak tápnövény populációikra.

A gubacsokozó rovarok az utóbbi két évtizedben az ökológiai kutatások kedvelt csoportjává váltak. Számos, nagy érdeklődést kiváltó ökológiai hipotézis tesztelésére is felhasználták őket. Ezzel együtt is igen sok, korábban feltáratlan terület, illetve összefüggés vizsgálatára biztosítanak továbbra is lehetőséget. Ilyen például a tölgyek levelein gubacsokat okozó fajegyüttesek szerveződése is. Ez a kérdéskör hazai és nemzetközi viszonylatban is csak kevésbé vizsgált.

A fentiek alapján munkám során a gubacsképző fajegyüttesek szerveződésének vizsgálata során elsősorban a megoszlásviszonyok tisztázására fordítottam a hangsúlyt. Ezt annál is inkább fontosnak éreztem, mivel a közösségek szerveződésének vizsgálata során a megoszlásviszonyok tisztázásának kell az első lépésnek lennie.

A fitofág rovarok, ill. rovarlárvák vizsgálatába a Sikfőkút Project keretében a cseres-tölgyes erdő Lepidoptera lárva fajegyütteseinek mennyiségi viszonyainak és anyagforgalmi szerepének vizsgálatával kapcsolódtam be (Szabó 1981, 1989, 1991, Szabó és mtsai 1983). E felmérések mellett a helyhez kötött, aknázó rovarlárvák hasonló vizsgálatát is elvégeztem (Szabó 1981, 1982, 1988a, 1988b, 1991), ill. részt vettem a fák vízforgalmának izotópos vizsgálatában (Fenyvesi et al. 1988, Béres et al. 1988).

A tölgyfák levelein élő gubacsképző fajegyüttesekkel kapcsolatos vizsgálataim tulajdonképpen a síkfőkúti erdő központi hektárában található avarládák anyagának átvizsgálásával kezdődtek. A vizsgálat eredeti célkitűzése a fitofág lárvák által okozott levélfelület veszteség becslése volt, de a leveleken talált nagyszámú gubacs arra ösztönzött, hogy az anyagot ilyen szempontból is feldolgozzam. Ezzel olyan információ mennyiség jutott birtokomba, melyet érzésem szerint hiba lett volna kihagyni ebből a munkából. A mennyiségi és megoszlás viszonyok így kapott eredményei (Szabó 1991, 1992, 2001) hozzájárultak az erdő

fitág fajai szerepének és jelentőségének vizsgálatához. A gubacsképző fajegyüttesek vizsgálata a későbbiekben kiterjedtek Debrecen és Balassagyarmat térségében található tölgyekre is.

A közösségek, ill. fajegyüttesek szerveződésének kérdéseivel foglalkozó munkák alapját faunisztikai felmérésnek és a mennyiségi viszonyok tisztázásának kell megelőznie. Erre épülve az ilyen jellegű vizsgálatoknál nem kerülhető meg a faji populációk megoszlásviszonyainak tisztázása. Az egyedek eloszlásának vizsgálata ugyanis információkat adhat az adott közösség, vagy fajegyüttes szerveződésének főbb jellegzetességeiről, bár az okok felderítése ily módon nyilvánvalóan nem lehetséges.

A szabadon élő fitofág lárvák megoszlása és ennek tápnövény egyedek közötti és egyedeken belüli változása sokszor nehezen értelmezhető. Ez adódik abból, hogy a megoszlást befolyásolja a nőtények tojásrakási stratégiája, ill. a tojások lerakásának mintázata, másrészt a lárvák mozgása, mely révén ezek is választani tudnak a rendelkezésre álló források közül.

A szesszilis életmódú gubacsképző lárvák esetében viszont a probléma oly módon egyszerűsödik, hogy a lárva fejlődésének helyét egyértelműen a nőtény határozza meg. Ebből adódóan, amikor a gubacsok megoszlásáról beszélünk, akkor ezen elsősorban a nőtények szaporodási viselkedését, stratégiáját értjük.

A fentiekkel összefüggésben a disszertáció célkitűzései a következőkben foglalhatók össze:

- bár régebbi vizsgálatok a Magyarország területén természetesen voltak és az utóbbi években elsősorban Csóka György (Csóka 1993, 1994, 1997, 1998, Csóka és Hirka 2000-2001, Csóka et al. 2005) és George Melika (Melika et al. 2000, Melika és Abrahamson 2003, Melika et al. 2007) munkásságának köszönhetően az utóbbi évtizedekben ismét fellendültek, sok terület gubacsképző fajegyütteseinek felépítéséről viszonylag kevés ismerettel rendelkezünk. Ennek megfelelően célom volt egy középhegységi cseres-tölgyes erdő (Síkfőkút Project), valamint Debrecen és Balassagyarmat térsége fajegyütteseinek részletes feltárása.
- a vizsgált területeken a meghatározó fajok mennyiségi viszonyainak jellemzése és ezek változásáról információk szerzése. Debrecen térségében az egymáshoz viszonylag közeli, de eltérő korú és zavarásnak eltérő mértékben kitett fákat tartalmazó területeken a gubacsképzők mennyiségi viszonyainak összehasonlító jellemzése. Annak tisztázása, hogy kis léptékben milyen eltérések tapasztalhatók a fajegyüttesek mennyiségi viszonyaiban és összetételében.
- ismert, hogy a leveleken gubacsot képező fajok sokszor nagy mértékű aggregációval jellemezhetők. Ennek megfelelően a vizsgálatok egyik célja volt a gyakoribb fajok egyedsűrűségében a helyek és fák közötti, valamint fákön belüli különbségek feltárása, ill. a variáció nagyságának ilyen szempontú összehasonlítása.
- a fajegyüttes szerveződése szempontjából igen fontosak lehetnek a levelek közötti különbségek is. Éppen ezért a vizsgálatok egyik fontos célkitűzése volt az egyes fajok gubacsai esetében a levelenkénti megoszlásviszonyok

tisztázása, ezzel összefüggésben az aggregációs hajlam és esetleges változásának vizsgálata.

- a disszertáció nagy teret szentel a fákön belüli különbségek kialakulásában szerepet játszó levélméret preferencia vizsgálatának. Annak tisztázásának, hogy ilyen preferencia mely fajok esetében bizonyítható és milyen levelek irányába mutat.
- a levélméret preferencia mellett a fajok együttlése (koegzisztenciája), valamint a fajegyüttes szerveződése szempontjából nagy jelentőségű lehet a meghatározó fajok levélen belüli megoszlása, a levéllemez egyes helyeinek preferálása. Tisztázni kívántam, hogy a fajok képviselői felosztják-e egymás között a levéllemez részeit, ami hozzájárulhat a koegzisztencia megvalósulásához.

2. Irodalmi áttekintés

A rovarok az ökológiai munkák során jól felhasználható élőlénycsoportot képeznek, mert diverzek, abundánsak és a legtöbb régióban az összes faj- és egyedszám nagy részét képezik (Samways 1994, Price et al. 1998). Az ökológiai és ezen belül a közösségek szerveződésével, felépítésével kapcsolatos vizsgálatok kedvelt állatcsoportját képezik a fitofág rovarok. A könnyebb vizsgálhatóság mellett ez nyilvánvalóan annak is köszönhető, hogy ezen élőlénycsoport az ismert, ill. becsült fajok számából (kivéve a gombákat és mikroorganizmusokat) meglehetősen nagy (kb.361.000 faj – 26%) részesedéssel képviselteti magát (Varley et al. 1973). E hatalmas csoporton belül kitüntetett jelentőséggel bírnak a gubacsképző fajok. Ezek vizsgálata több szempontból is előnyös, melyek közül a legfontosabbak:

- a gubacsképző fajegyütteseket gyakran több különböző rovarrend képviselői alkotják, melyek különböző evolúciós vonalak mentén fejlődtek ki (Mani 1964). A gubacsképző fajok 4 ország, az állatvilág 2 törzse, az Arthropodák 2 osztálya és a Hexapodák 6 rendje képviselői közül kerülnek ki.
- a gubacsok helytülő és sokáig megmaradó képletek, melyek akkor is alkalmasak különböző vizsgálatok elvégzésére, ha maga az állat már nincs ott (Blanche és Westoby 1996, Price et al. 1998). Ugyanakkor az adott tápnövényen a gubacs jelenléte arra utal, hogy az adott faj egyedei az adott élőhelyen és tápnövényen élnek és tenyésznek, ami a vagilis fajoknál nem minden esetben bizonyítható (Csóka 1994).
- a vizsgálatok során az sem elhanyagolható szempont, hogy a tápnövény, a növényi szerv és a gubacs morfológiája rendszerint jellegzetes minden fajnál (Mani 1964, Hartley 1998, Price et al. 1998).

Ismert, hogy a gubacsképző ízeltlábúak többsége a gubacsdarazsak (Hymenoptera: Cynipidae), a gubacsszúnyogok (Diptera: Cecidomyiidae), gubacsatkák (Acari: Eriophyiidae) és levéltetvek (Homoptera: Aphidina) közül kerül ki.

A hazai tölgyfajokon megtalálható gubacsképzők túlnyomó többségét a gubacsdarazsak képezik. E taxon képviselői a törzsfejlődés során már meglehetősen korán, a középső Krétában megjelentek (Ronquist 1999). A család 1360 leírt fajtát 6 tribusba sorolják (Liljeblad és Ronquist 1998, Nieves és Aldrey 2001). Képviselői a legnagyobb fajszámú (29 genus, kb. 700 faj) a Nearktikumban fordulnak elő (Weldt 1957, 1959, 1960), ezzel szemben a palearktikus fauna ennél sokkal szegényebb (10 genus, 163 faj) (Askew 1984, Stone et al. 2002). Csóka et al.(2005) megállapítása szerint a család predomináns a Holarktikumban.

Európában a kimutatott gubacsképző Cynipidae fajok száma 200 körüli (Csóka et al. 2005), Magyarország területéről pedig a Quercus fajokon eddig 95 faj jelenlétét mutatták ki (Melika és mtsai 2007). Az európai országokat tekintve ez a legnagyobb fajszám, ami szoros összefüggésben van a tápnövénykör fajainak elterjedésével, ill. stabil populációival.

A Cynipidae család tölgyféléken élő képviselői a Cynipini (tölgy gubacsdarázs) tribusba tartoznak, a hozzávetőlegesen 1000 faj a család összes fajszámának mintegy 80%-át alkotja (Liljeblad és Ronquist 1998, Ronquist 1999, Nieves és Aldrey 2001, Stone 2002) és e tribus képviselői jelentős diverzitásúak a hely és a tápnövény, ill. növényi rész tekintetében.

A tribuson belül az európai fajok többsége négy genusra korlátozódik. Míg az Andricus genus képezi fajszámot tekintve a legnagyobb (116 faj) és ökológiai szempontból a legdiverzebb taxont, a Plagiotrochus (14 faj), a Neuroterus (13 faj) és Cynips (7 faj) genusok kisebb fajszámban vannak jelen (Askew 1984, Stone et al. 2002). A Cynipinin belül az Aphelonyx, Chilaspis és Plagiotrochus genusok endemikusak a Palearktikumban és csak a Cerris sectióról ismertek (Ambrus 1974, Chodjai 1980, Melika et al. 2000), a Callirhytis és a Dryocosmus genusok képviselői holarktikusak, szintén a Cerris sectión élnek, de É-Amerikában más sectiók fajain is megtalálhatóak (Cook et al. 2002).

Közösségek szerveződésének vizsgálata a közösség ökológia egyik kulcsfontosságú területe, amit mutat az ezzel kapcsolatos elméletek sokasága is. Ezen elméletek a következő nagyobb hipotézisek köré csoportosulnak:

- kompetíciós elméletek (Platt 1964, Paine 1966, Denno et al. 1995, stb.). Főleg régebben előnyben részesített elméletek, melyek közös jellemzője, hogy a kompetíciót tartották a közösségek szerveződése meghatározó tényezőjének.
- sziget biogeográfia hipotézis (Mac Arthur és Wilson 1967). Ezt a hipotézist elterjedten használják a konzerváció biológiában (Soulé és Wilcox 1980), valamint az extinció ráták becslésében (pl. Boecklen és Simberloff 1986). A hipotézissel kapcsolatban az egyik legfőbb gond az, hogy a skála – jelen esetben a szélességi fok – viszonylag nagy léptékű és ezért ez lokális vizsgálatoknál nehezen alkalmazható. A hipotézis egy speciális alkalmazási módját képezi ennek a Janzen (1968) által a fás szárú növényekre alkalmazott változata. A szerző úgy véli, hogy a fák tekinthetők úgy, mint szigetek, mert hosszú élettartamúak, éles határral rendelkeznek és megfelelően nagy strukturális diverzitással rendelkeznek. Ezáltal alkalmazhatók rájuk a szigetek biogeográfiája során elért eredmények.
- növény architektúra hipotézis (Lawton 1983). Ez a hipotézis azon alapul, hogy a nagyobb növényfajok több fajt tartanak el. Ezt eredményezheti az ezeken tapasztalható nagyobb strukturális és architektúrális diverzitás.
- 'adaptive deme formation' (ADF) hipotézis (Edmunds és Alstadt 1978). A hipotézis feltételezi, hogy egyes növényi egyedekhez, vagy egyedszoportokhoz alkalmazkodhatnak fajegyüttesek. Ez több generáción keresztül kifejlődhet, és genetikusan manifesztálódhat.

- neutralizációs (BENE) hipotézis (Hubell 2000, Báldi és Jordán 2004) A hipotézis értelmében a közösségek mintázata magyarázható a rendelkezésre álló fajkészletből a közösségbe történő diszperzióval. Az elmélet azonban limitált a horizontális, azonos trofikus szintekbe tartozó fajokra, de nem érvényes a ragadozó-préda, parazita-gazda, fitofág - tápnövény kapcsolatokra (Báldi és Jordán, 2004).

Bár a felsorolt hipotéziseket gubacsképző fajegyüttesek szerveződésére vonatkozóan is érvényesnek tartják, egyes vizsgálatok azonban ezek ellen szólnak. Price et al. (2004) hat floridai tölgyfajon felnövekvő gubacsképző fajegyütteseken végzett átfogó vizsgálataik révén arra a megállapításra jutottak, hogy esetükben sem a sziget biogeográfia hipotézis, sem az architektúra hipotézis nem elfogadható. A gubacsképző fajok és egyedek száma a tápnövény elterjedési területével és nagyságával sok esetben negatív korrelációt mutatott. Ugyanakkor mások szerint az egy fagyeden talált gubacsokozó fajok száma pozitív korrelációban van a faegyed méretével (Melika, Csóka, illetve Csóka publikálatlan), illetve a hazai tölgyfajok esetében az area/species összefüggés is fennáll (Csóka 1998).

Vannak vizsgálatok, melyek az 'adaptive deme formation' hipotézist támaszthatják alá. Ismert, hogy a gubacsképzők a tápnövénnyel kialakított igen szoros kapcsolat eredménye képen érzékenyek a növényi genotípusokban mutatkozó kis különbségekre és képesek a faj populációján belül különbséget tenni az egyedek között (Askew 1962, Fritz és Price 1988, Schowalter és Haverty 1989, Akimoto 1990). Valószínűleg ezzel magyarázhatók azok a tapasztalatok is, hogy a fák között a gubacsképző fajok számában és a fajegyüttes összetételében sokszor igen lényeges eltérések tapasztalhatók, melyek hosszú éveken át fennmaradnak (Ambrus 1974, Hartley és Lawton 1992, Csóka 1994).

A fentebb már említett okok következtében a gubacsképző fajegyütteseket szívesen használták a közösségek szerveződésére és a közösségekben az ökológiai folyamatok modellezésére vonatkozó elméletek tesztelésére (pl. Price et al. 2004). Valószínűleg a speciális életmódjukból, táplálkozásmódjukból adódóan a gubacsképző fajegyüttesek szerveződésére vonatkozóan több speciális elmélet, ill. hipotézis is született. Ezek közül a legfontosabbak az alábbiakban foglalhatók össze:

- növényi vigor hipotézis (Price 1991). A hipotézis értelmében a gubacsképző rovarok számára adaptív előny, ha gyorsan növekvő, jó vízellátottságú, virgór növényi részekben fejlődnek. Ennek értelmében a nőstények peterakás során előnyben részesítik az életerős (nagy és gyorsan növekvő) modulokat (preferencia hipotézis) és az egyedek fitnessa nagyobb lesz az életerős, mint a kevésbé életerős modulokon (teljesítmény hipotézis). Több vizsgálat eredményei alátámasztják ezt a hipotézist (Price et al. 1987a, b, Stein és Price 1995, Woods et al. 1996, De Bruin et al. 2002), de egyes munkák eredményei nem egyértelműek, vagy a szerzők éppen ellentétes megállapításra jutottak (De Bruin 1995, Price et al. 1999, Rehil és Shultz 2001).

- növényi stressz hipotézis (White 1969, Larsson 1989). Az előző hipotézissel ellentétes, de ugyanúgy a tápnövény egyedek fiziológiai állapotán alapuló hipotézis. Feltételezi, hogy a gubacsképzők a különböző környezeti tényezők miatt legyengült növényi egyedeket részesítik előnybe. Az elmélet alapját az a feltételezés alkotja, hogy a stressz helyzetben levő növényeknek több energiát kell allokálniuk az anyagcsere folyamatok megfelelő intenzitásának fenntartásába, ezért kevesebb energia marad a védekezésre (White 1969, Mattson és Haak 1987).
- az ellenség hatása hipotézis. Tulajdonképpen a fentebb már említett kompetíciós elméletek egyik speciális típusának is tekinthető. Feltételezi, hogy a gubacsképzők természetes ellenségei jelentős okai a szelekciónak, úgy, hogy megváltozhat a tápnövény, vagy annak köre, a pete-, vagy tojásrakás fenológiája, a növényi részek szelekciója, ill. a gubacs, vagy levél morfológiája (Jefferies és Lawton 1984, Bernays és Graham 1988, Stone és Cook 1998, Gratton és Walter 1999, Stamp 2001). A gubacsképzők tulajdonképpen versenyeznek a legkedvezőbb tápanyag-, ill. vízellátottságú helyekért, hogy vastagabb falú gubacsot létrehozva kisebb legyen a természetes ellenségek általi mortalitás esélye. Az elmélet jelentőségét húzza alá az a tény is, hogy a parazitoidok jelentős mortalitási tényezők lehetnek a gubacsképzőknél (Hawkins és Lawton 1987, Waring és Price 1989).
- a tápnövény kémiai jellemzőinek jelentősége. Az utóbbi években több közlemény foglalkozott a tápnövény kémiai összetételének a fitofág rovarlárvaakra gyakorolt hatásaival és a növények kémiai összetételének a fitofág, ill. gubacsképző fajegyüttesek összetételében játszott szerepével (Feeny 1970, Wint 1983, Tapper és Case 1987, Abrahamson et al. 2003). Abrahamson et al. (2003) rámutattak, hogy az amerikai tölgyfajok leveleinek kémiai összetétele (6 jellemző) erősen korrelál a Cynipida fajegyüttesekre elvégzett ordináció tengelyeivel. Bár a levelek szekunder anyag tartalma a fitofág rovarlárva elleni védelem eredménye, vannak arra utalások, hogy pozitív korreláció tapasztalható a levelek tannin tartalma és a Cynipida gubacsok fajszáma, abundanciája és túlélése között (Tapper és Case 1987). Ez a látszólagos ellentmondás valószínűleg azzal magyarázható, hogy a tanninok akumulálódhatnak a gubacsok falában, ezáltal megvédik őket más herbivóroktól (Bonner 1977, Janzen 1977).

3. Anyag és módszer

3.1. Mintavételi és feldolgozási módszerek

A felméréseket három tölgyfaj (*Quercus petraea*, *Quercus cerris* és *Quercus robur*) levelein élő gubacsképző fajegyüttesekkel kapcsolatban végeztem az alábbiak szerint:

1. a Síkfőkút Project központi hektárában kihelyezett avargyűjtő ládák 1981 és 1985 közötti anyagának feldolgozása. A vizsgálatok a fajösszetétel megállapítása mellett a *Quercus cerris* és *Quercus petraea* levelein élő gubacsdarázs fajok levélméret preferenciájára (levélnagyság szerinti feldolgozás) és a leveleken belül az egyes helyek preferálásának (levelenként a levéllemez két oldali 6-6 helye szerinti feldolgozás) feltárását szolgálták.

Az avarládák feldolgozása során kapott adatokat viszont annak figyelembe vételével kell értékelni, hogy egyes fajok (*Neuroterus quercusbaccarum*, *Chilaspis nitida*) gubacsai még a lombhullás előtt lehullanak a levelekről (Csóka Gy. szóbeli közlés, Ambrus 1974). A lombfogyasztó Lepidoptera lárvák mennyiségi viszonyainak ezen időszak egyes éveiben végzett vizsgálata során a gubacsképzőkre is kapott adatok összevetése azonban azt mutatta, hogy egyes levélgubacsok esetében a kétféle módszerrel becsült denzitások számottevően nem tértek el egymástól. Ezek alapján feltételezhető, hogy a fenti jelenség nem okoz nagy torzítást.

A gubacsok összes száma: *Quercus cerris*: 1.446 db., *Quercus petraea*: 456 db.

2. 1998 és 1999 években a DE Botanikus Kertjében *Quercus robur* leveleken a *Neuroterus quercusbaccarum* (bogyógubacs) levélméret preferenciájának és levéllemezen belüli hely preferenciájának vizsgálata.
A gubacsok összes száma: 2.884 db.
3. 2000-ben Debrecen belterületén, ill. a Nagyerdőben (4 mintavételi hely: Dóczy út melletti fasor, az Ökológiai épület melletti fák, Botanikus Kert és Nagyerdő) helyenként 7-7 *Quercus robur* fa esetében fánként 5 – 5 ág leveleinek vizsgálata. A felmérések célja a fajösszetétel felmérése és a helyek közötti különbségek feltárása mellett az egyedsűrűségben mutatózó fákon belüli és fák közötti különbségek vizsgálata volt. A felmérések során vizsgáltam a gubacsok levéllemezen belüli

megoszlását, ill. a levéllemezen belül az egyes helyzetek irányában megmutató preferenciát.

A gubacsok összes száma: 29.674 db.

4. 2005-ben és 2006-ban a 2000. évi vizsgálatok ugyanazon helyeken történő megismétlése, ill. a kapott adatok újabb szempontok szerinti feldolgozása. Az előzőekben ismertetett módszerek mellett a legfontosabb gubacsképző fajok levelenkénti gubacsszám eloszlásának vizsgálata. Ezekben az években a levélméret és helyzet preferenciát nem vizsgáltam.

A gubacsok összes száma: 2005: 11.064 db., 2006: 12.194 db.

5. fajösszetétel és mennyiségi viszonyok, valamint levélméret preferencia és levélen belüli helyzet vizsgálata Balassagyarmat körzetében található *Quercus robur* fák levelein. A felmérések standard körülmények között fotózott, ill. scannelt levelek feldolgozása és értékelése révén történnek.

A gubacsok összes száma: 1.742 db.

Összességében megállapítható, hogy a felmérések során 59.460 gubacs került feldolgozásra, melyek hely és tápnövény szerinti megoszlása a következő volt:

Sikfőkút – 1.902 db.

Quercus cerris – 1.580 db.

Debrecen – 55.816 db.,

Quercus petraea – 322 db.

Balassagyarmat – 1.742 db.

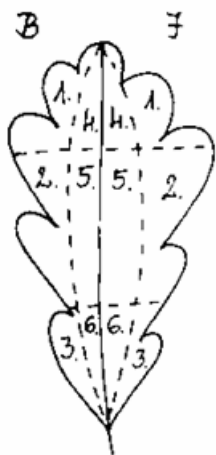
Quercus robur – 57.558 db.

A mintavételek minden helyen és időpontban azonos módon történtek. A helyenként és időpontként kijelölt 5 – 5 (Debrecen, 1998, 2005-2006), vagy 7-7 (Debrecen, 2000) és 10 (Balassagyarmat) fán 5 – 5 véletlenszerűen kiválasztott ág összes levélszámának meghatározását és a gubacsos levelek áganként külön zacskókba szortírozását követően a gubacsos leveleket, ill. gubacsokat laboratóriumban dolgoztam fel.

A feldolgozás eredményeképpen olyan adatbázist hoztam létre, mely levelenként tartalmazta az előkerült fajok és gubacsok számát.

A levélméret preferencia vizsgálata (lásd fentebb: 1., 2. és 5. pontok) során három levélméret kategóriát különítettem el: kis levelek <60 mm, közepes méretű levelek 60 – 120 mm, és nagy levelek >120 mm (itt szeretném felhívni a figyelmet arra, hogy a közepes méretű levelek nem átlagos méretűeket jelentenek). A preferencia vizsgálatához természetesen külön meghatároztam a levelek kategóriák szerinti megoszlását is.

A gubacsok levélen belüli megoszlásának vizsgálata (lásd fentebb: 1 -3. és 5. pontok) során a levéllemez mindkét oldalán 6 helyzetet különítettem el. A feldolgozás során rögzítettem minden egyes gubacs helyzetét is. A preferencia vizsgálata során a gubacsok helyzetek szerinti megoszlását a leveleken belüli



helyek területi részesedésével vettem össze. Az utóbbi meghatározása fajonként, ill. területenként 20 – 20 levél feldolgozásával történt meg.

2005-ben a balassagyarmati minták feldolgozása során némileg eltérő módszert alkalmaztam. A begyűjtött gubacsos levelek feldolgozása standardizált körülmények között bescannelt levelek alapján digitális módszerek felhasználásával történt.

1.kép. Levélen belüli helyzetek.

3.2. Statisztikai kiértékelő módszerek

Az adatok feldolgozása során a legfontosabb alapstatisztikákat (átlag, szórás, variancia) szinte minden alkalommal használtam. A fentiek mellett a variáció mértékére, ill. összehasonlító elemzésére a variációs koefficiensek (CV%) alkalmazása tűnt megfelelőnek.

A különböző tölgyfajok sokféleségének jellemzésére Shannon és Simpson diverzitási függvényeket alkalmaztam, az előbbinél ezek t-próbáját is.

A gubacsos levelek %-os arányára és a gubacsok denzitására vonatkozó adatok normalitását Shapiro – Wilk teszttel vizsgáltam. Ezen jellemzők területek és időpontok közötti összevetése során a varianciák homogenitását Levene-teszt segítségével vizsgáltam. Mivel az adatok eloszlása az esetek túlnyomó többségében szignifikánsan eltért a normál eloszlástól és a varianciák többnyire inhomogének voltak, az összehasonlításokat nem paraméteres módszerekkel, Kruskal-Wallis teszt és páronként alkalmazott Mann-Whitney tesztek segítségével végeztem el.

A gubacsok levelenkénti megoszlásának területek és időpontok közötti eltéréseit, valamint a levélnagyság preferenciát és a leveleken belüli helyzet preferenciát χ^2 – teszt segítségével teszteltem. A *Quercus cerris* leveleken a megoszláscsoportok elkülönítésére hierarchikus cluster-analízist alkalmaztam.

A fontosabb fajok levéllemezen belüli előfordulását főkomponens analízissel (PCA) is teszteltem. A gubacsok aggregációját a Lloyd-féle zsúfoltsági indexek segítségével értékeltem.

3.3. A vizsgálatba bevont gyakoribb fajok rövid jellemzése

Andricus curvator Hartig, 1840.

Hymenoptera: Cynipidae



2. kép. Az *Andricus curvator* ivaros nemzedékének fiatal (bal) és idős (jobb) gubacsai (fotó: Szabó L.J.).

E faj ivaros nemzedéke a levél lemezen képez mindkét oldalra kiterjedő gömbölyded gubacsot, ivartalan nemzedéke pedig a felső gallyakon fejleszt apró, nehezen észrevehető rügygubacsot (Ambrus 1974). Az ivaros nemzedék levélben fejlődő gubacsai kezdetben zöldek, később az imágó kirepülését követően megbarnulók. A gubacs fala kezdetben húsos és nedvdús, a belsejében barna belső gubacs található, mely nem nő össze a gubacs falával. A gubacs áprilisban már megjelenik, júniusra beérik. Valamennyi tölgyfajon előfordul. Ambrus (1974) szerint *Quercus roburon* a leggyakoribb, *Quercus cerrisen* pedig ritka. Csóka (1997) szerint minden őshonos tölgyön előfordulhat. A felmérések során az ivaros nemzedék gubacsai *Quercus petraearól* nagyobb, *Quercus roburról* kisebb számban kerültek elő.

Neuroterus albipes (Schenk, 1863)

Hymenoptera: Cynipidae

Az ivartalan nemzedék a levéllemezen, ivaros nemzedéke a levéllemez szélén, főleg az öblökben képez gubacsot (Ambrus, 1974). Az ivartalan nemzedék kis (3-4 mm), tányérszerű, de közepén kiemelkedő gubacsai főleg a levelek fonákán fejlődnek (ekkor világos színűek), de gyakran megfigyelhetők a levelek színén is (ekkor feltűnő piros színűek). A gubacsok egykamrásak. Valamennyi tölgyünkön előfordul, de *Quercus cerrisen* ritka (Ambrus 1974). Csóka és Hirka (2002-2001) az ivartalan nemzedék gubacsait néhány nem őshonos tölgyről (*Quercus dentata*, *Quercus turneri*) is említi. Mindkét nemzedék gubacsai jelentős számban kerültek elő *Quercus robur* fákról.

Neuroterus anthracinus (Curtis, 1838)

Hymenoptera: Cynipidae



3. kép. A *Neuroterus anthracinus* ivartalan nemzedékének gubacsa és a másik gubacs helyét jelző párna (fotó: Szabó L.J.)

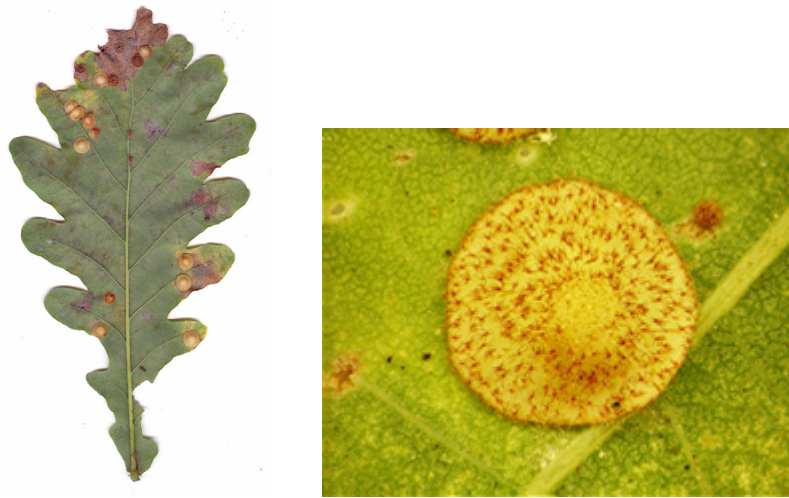
Az ivartalan nemzedék a leveleken, az ivaros nemzedék viszont a kérgen fejleszt gubacsokat (Ambrus 1974), ill. hajtásvégi duzzanatot (Csóka 1997). Az ivartalan nemzedék 2-4 mm-es tojásdad gubacsai a levél főere, vagy nagyobb mellékerek mentén helyezkednek el. A sárgás színű gubacs fiatalon sokszor lilásan pettyezett. Bár a gubacsok korán lehullhatnak, a helyük a fennmaradó, a gubacsot tartó párnák révén jól látható. A *Quercus cerris* kivéve valamennyi tölgyfajunkon előfordul (Csóka 1997), sőt számos gubacsa került elő nem őshonos tölgyekről is (Csóka 1997, Csóka és Hirka 2000-2001). A felmérések során az ivartalan nemzedék gubacsai igen nagy számban kerültek elő *Quercus robur*-ról és kisebb számban *Quercus petraea*-ról.

Neuroterus quercusbaccarum (Linnaeus, 1758)

Hymenoptera: Cynipidae

Az ivartalan nemzedék leveleken, az ivaros nemzedék barkán és leveleken képez gubacsokat (Ambrus 1974, Csóka 1997). Az ivartalan nemzedék 4-6 mm-es, lapos, de közepén kiemelkedő gubacsai elsősorban a levelek fonákán jelennek meg, olykor igen nagy számban. Igen jellemzőek rá a vöröses csillagszőrök, melyek a

gubacs felületét többnyire körkörös elhelyezkedve borítják. A gubacs vékony szállal kötődik az erekhez. Az ivaros nemzedék tavasszal többnyire a barkán, ritkábban a leveleken fejleszt nedvdús bogyó-szerű gubacsokat.



4. kép. A *Neuroterus quercusbaccarum* ivartalan nemzedékének gubacsai (fotó: Szabó L.J.).

Valamennyi őshonos tölgyfajunkon előfordul és gyakori. Ambrus (1974) szerint *Quercus cerrisen* is él, de ritka, ugyanakkor Csóka (1997) szerint e fajon nem fordul elő. Ivartalan nemzedékének gubacsait több nem őshonos tölgyfajon is kimutatták (Csóka 1997, Csóka és Hirka 2000-2001). A felmérések során *Quercus petraearól* kis számban, de *Quercus roburról* igen nagy számban kerültek elő az ivartalan nemzedék gubacsai.

Neuroterus numismalis (Foucroy, 1758) Hymenoptera: Cynipidae

E faj mindkét nemzedéke a leveleken fejleszt gubacsokat. Az ivartalan nemzedék kis (2-3 mm), korongszerű gubacsainak közepe erősen benyomott, az egész felülete selymesen szőrös. Főleg a levelek fonákán, ritkábban a színén találhatók, olykor igen nagy számban (Ambrus 1974, Csóka 1997). Az ivaros nemzedék tavasszal a friss leveleken okoz jellegzetes, ún. parenchima gubacsokat. A *Quercus cerris* kivételével minden hazai tölgyfajunkon gyakori (Csóka 1997), de legnagyobb mennyiségben a *Quercus roburon* fordul elő (Ambrus 1974). Csóka (1997), valamint Csóka és Hirka (2000-2001) több nem őshonos tölgyről is említi.



5. kép. A *Neuroterus numismalis* ivartalan (bal) és ivaros (jobb) nemzedékének levélgubacsai (fotó: Szabó L.J.).

Neuroterus saliens (Kollar, 1857)



6. kép: A *Neuroterus saliens* ivartalan nemzedékének gubacsai száraz *Quercus cerris* levélen (fotó: Szabó L.J.).

Az ivartalan nemzedék a leveleken, az ivaros pedig makkokban fejleszt gubacsokat (Ambrus 1974, Csóka 1997). Az ivartalan nemzedék gubacsai kicsik (3 mm), oválisak, de a két csúcsukon erősen kihegyesedők. A gubacsok elsősorban a

levelek fonákán a főéren, a levélnyélen, ritkábban a fiatal hajtásokon található (Csóka 1997). Az ivaros nemzedék a makkokban csoportosan fejlődik. Régebben külön fajnak (*Neuroterus glandiformis*) tartották. A tápnövénye a *Quercus cerris*, de Ambrus (1974) a *Quercus turneriről*, Csóka (1997) pedig a *Quercus suberről* is említi. A síkfőkúti erdő csertölgyeiről nagy számban került elő.

Janetia cerris (Kollar, 1850)

Diptera: Cecidomyiidae

A gubacsszúnyog lárvák kizárólag a csertölgyek (*Quercus cerris*) levelein fordulnak elő, nagyon gyakran tömegesen (Csóka 1997). Egy nemzedékű faj. A gubacsok a levél lemezén teljesen áthatolnak. A levél színén hegyes kúpszerű kinövések találhatók, melyeket a fonákon szőrös korongok zárnak le. Közönséges, gyakran nagy tömegben fordulnak elő. A felmérések során nagy számban kerültek elő a síkfőkúti erdő csertölgyeiről.

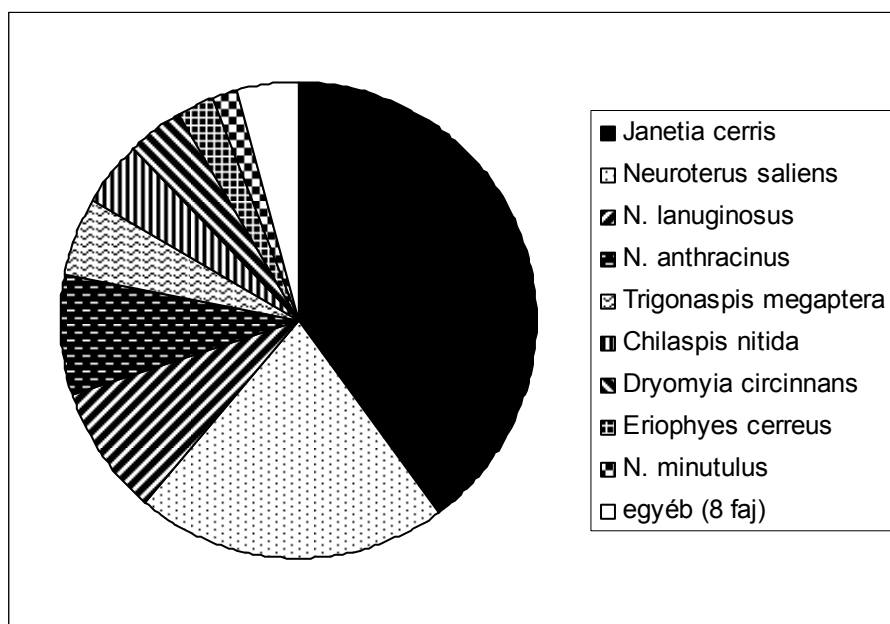


7. kép. *Janetia cerris* gubacsok *Quercus cerris* levelek színén (bal) és fonákán (jobb) (fotó: Szabó L.J.).

4. Az eredmények ismertetése

4.1. A levélgubacs képző fajgyűttek összetétele és mennyiségi viszonyai

A síkfőkúti cseres-tölgyes erdő központi hektárában elhelyezett avargyűjtő ládák anyagának feldolgozása során 17 levélgubacs képző faj 1902 gubacsa került elő. A gubacsok faj- és egyedszám tekintetében egyaránt meghatározó csoportját a gubacsdarazsak (Hymenoptera: Cynipidae) képezték (10 faj, 1163 gubacs). A gubacsszúnyogok (Diptera: Cecidomyiidae) lényegesen kisebb faj- és egyedszámban képviselték magukat (5 faj, 702 gubacs), gubacsatkák (Acari: Eriophidae) pedig alig kerültek elő (2 faj, 37 gubacs).



1. ábra. Levélgubacs képző fajgyűttes összetétele (Síkfőkút, 1981-1985.)

A három taxon képviselőinek faj- és egyedszám szerinti relatív részesedése lényegesen eltérő képet mutat. Addig, amíg a Cynipidae család képviselőinek százalékos részesedése e tekintetben csaknem azonos (fajszámban 58,8%, egyedszámban 61,1%), a Cecidomyiidae család gubacsainak részesedése egyedszám tekintetében nagyobb (fajszámban 29,4%, egyedszámban 36,9%) volt. Ezzel szemben a gubacsatkák (Eriophyidae) részesedése a fajszámban (11,8%), de különösen az egyedszámban (2,0%) kicsi.

1. táblázat. A síkfőkúti cseres-tölgyes erdő *Quercus petraea* és *Quercus cerris* fáinak leveleiről előkerült levélgubacsok száma és megoszlása.

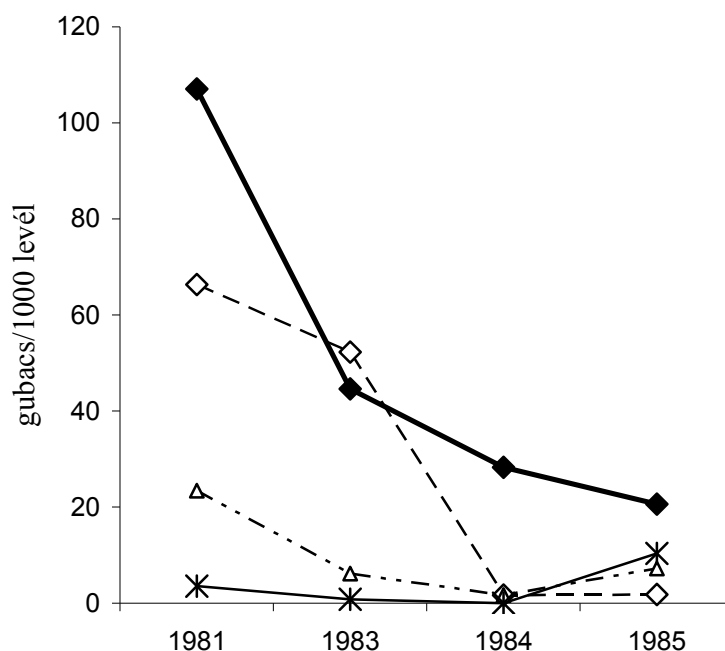
Faj	Q. petraea		Q.cerris	
	db.	%	db.	%
Cynipidae				
Andricus curvator Hartig, 1840 ♀♂	201	44,08	0	0
Chilaspis nitida (Giraud, 1859) ♀♀	0	0	153	10,58
Cynips divisa Hartig, 1840 ♀♀	6	1,32	0	0
Neuroterus anthracinus (Curtis, 1838) ♀♀	98	21,49	0	0
Neuroterus lanuginosus Giraud, 1859 ♀	0	0	166	11,48
Neuroterus minutulus Giraud, 1859 ♀	0	0	69	4,77
Neuroterus numismalis (Foucroy, 1758) ♀♀	21	4,61	0	0
Neuroterus quercusbaccarum (Linnaeus, 1758) ♀	79	17,32	0	0
Neuroterus saliens (Kollar, 1857) ♀	0	0	324	22,41
Trigonaspis megaptera (Panzer, 1801) ♀♀	46	10,09	0	0
Cecidomyiidae				
Arnoldia sp.	0	0	2	0
Contarinia subulifex Kieffer, 1897	0	0	24	1,66
Dryomyia circinans (Giraud, 1861)	0	0	69	4,77
Janetia cerris (Kollar, 1850)	0	0	591	40,87
Janetia szépligetii Kieffer, 1896	0	0	16	1,11
Eriophyidae				
Eriophyes cerreus (Nalepa, 1898)	0	0	21	1,45
Eriophyes quercinus (Canestrini, 1891)	5	1,10	11	0,76
Összes	456	100	1446	100

Az erdő két tölgyfaját együtt tekintve megállapítható, hogy a fauna összetétele megfelel a hazai középhegységi tölgyesekben jellemző fajegyütteseknek. Annak ellenére, hogy az előkerült fajok többsége a Cynipidae családból került ki, a legnagyobb mennyiségben a *Janetia cerris* (591 gubacs, 31,1%) gubacsszúnyog faj gubacsai voltak jelen (1. ábra). Más, szintén relatíve nagy számban előkerült gubacsot már gubacsdarazsak lárvái okoztak: *Neuroterus saliens* (324 gubacs, 17,0%), *Andricus curvator* (201 gubacs, 10,6%), *Neuroterus lanuginosus* (166 gubacs, 8,7%) és a *Chilaspis nitida* (153 gubacs, 8,0%).

Quercus cerris

A vizsgált négy évben a csertölgyek levelein 10 faj gubacsai kerültek elő (1. táblázat). A Cynipidae és Cecidomyiidae családok fajainak gubacsai csaknem

azonos faj- és egyedszámban kerültek elő (Cynipidae 4 faj – 40%, 712 gubacs – 49,24%, Cecidomyiidae 5 faj – 50,0%, 702 gubacs – 48,6%). A gubacsatkáknak (Eriophyidae) csak 2 faja (20,0%) és kevés gubacsja (32 gubacs – 2,2%) került elő.



2. ábra. Gyakoribb fajok denzitásának változása *Quercus cerris*-en - Sikfőkút (jelölések: ◆ *Janetia cerris* ◇ *Neuroterus saliens* △ *N. lanuginosus* * *Chilaspis nitida*).

A négy év egészét tekintve a *Janetia cerris*, valamint a *Neuroterus saliens* gubacsai voltak a meghatározóak, mellettük jelentős számban kerültek elő a *N. lanuginosus*, *N. minutulus*, *Chilaspis nitida* és *Dryomyia circinnans* gubacsai is (1. táblázat). Más fajok részesedése nem, vagy alig haladta meg a 2%-ot.

A *Quercus cerris* fákon a levélgubacsok összes egyedsűrűsége a vizsgált években meglehetősen tág határok között változott. A levélgubacsok összes denzitása a vizsgált periódusban egyenletesen csökkent: 1981: 237,2; 1983: 143,7; 1984: 41,3; 1985: 46,8 gubacs/1000 levél.

A 2. ábra alapján az is látható, hogy az egyedsűrűségben bekövetkező változások a meghatározó fajok, *Janetia cerris* és *Neuroterus saliens* esetében a legkifejezettebbek. A vizsgált periódusban az egyedsűrűség mindkét faj esetében drasztikus mértékben csökkent.

1981-ben a *Janetia cerris* gubacsok egyedsűrűsége volt a legnagyobb (107,1 gubacs/1000 levél) és ekkor a fajegyüttesben is ez a faj volt a leginkább meghatározó (45,1%). Mellette csak a *Neuroterus saliens* gubacsainak részesedése haladta meg a 10%-ot (66,3 gubacs/1000 levél, 28,0%).

1983-ban a legtöbb faj, ezen belül minden meghatározó faj egyedsűrűsége csökkent. Az utóbbiak közül a *Janetia cerris* egyedsűrűsége nagymértékben csökkent (44,6 gubacs/1000 levél), a *Neuroterus saliens* gubacsok sűrűsége viszont alig változott (52,3 gubacs/1000 levél). Ebből adódóan ekkor a fenti két faj gubacsai szinte azonos részesedéssel voltak jelen (31,0 és 36,4%). Csak ebben az évben kerültek elő a *Contarinia subulifex* gubacsai, az utóbbiak viszonylag jelentős egyedsűrűségben (13,8 gubacs/1000 levél, 9,6%).

1984-ben minden faj, így a *Janetia cerris* gubacsok egyedsűrűsége is alacsony volt (28,3 gubacs/1000 levél), de részesedése messze e fajnak volt a legnagyobb (68,5%). Ezzel szemben az előző évek másik meghatározó fájának (*Neuroterus saliens*) denzitása és részesedése igen nagymértékben csökkent (1,7 gubacs/1000 levél, 4,1%). A *Dryomyia circinans*, mely egyedsűrűsége az egész periódusban alacsony (3 – 6 gubacs/1000 levél) volt, ebben az évben érte el a legnagyobb egyedsűrűséget (5,7 gubacs/1000 levél), ami más fajok még kisebb denzitása miatt jelentős részesedést eredményezett (13,7%).

1985-ben összes gubacs egyedsűrűség gyakorlatilag ugyanolyan maradt (46,8 gubacs/1000 levél). A *Janetia cerris* továbbra is meglehetősen nagy egyedsűrűsége (20,6 gubacs/1000 levél, 44,0%) mellett ekkor megnövekedett a *Chilaspis nitida* (10,3 gubacs/1000 levél, 22,0%) és a *Neuroterus lanuginosus* (7,2 gubacs/1000 levél, 15,3%) jelentősége.

Összességében tehát megállapítható, hogy az erdő *Quercus cerris* fáin minden évben a *Janetia cerris* gubacsai voltak a meghatározóak, hozzájuk a periódus elején a *Neuroterus saliens*, a periódus végén pedig a *Chilaspis nitida*, és *Neuroterus lanuginosus* fajok társultak.

Quercus petraea

A kocsánytalan tölgyek levelein az előkerült gubacsképző fajok száma sokkal kisebb (7 faj) volt (1. táblázat). A felmérések alapján megállapítható, hogy a fajegyüttesben belül a gubacsdarazsak dominanciája sokkal nagyobb volt (6 faj, 85,7%, ill. 451 gubacs, 98,9%), mint a csertölgyek levelein. Gubacsszúnyogok egyáltalán nem fordultak elő, a gubacsatkákat is csak egy faj néhány gubacs képviselte.

A kocsánytalan tölgy levelein három faj gubacsai voltak a meghatározóak: *Andricus curvator* (201 gubacs, 44,1%), *Neuroterus anthracinus* (98 gubacs, 21,5%) és *N. quercusbaccarum* (79 gubacs, 17,3%). Mellettük még 4%-ot meghaladó részesedéssel csak a *Trigonaspis megaloptera* és a *N. numismalis* gubacsai fordultak elő (1. táblázat).

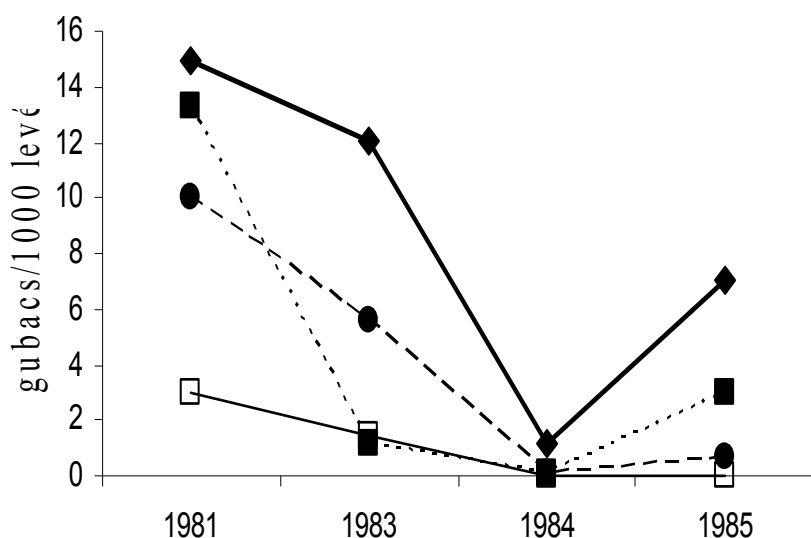
A síkfőkúti erdőben a két tölgyfaj levélgubacs képző fajegyüttese fajspektrum mellett a denzitásokban is lényegesen eltérnek. Összességében

megállapítható, hogy a *Quercus petraean* a denzitás értékek átlagosan egy nagyságrenddel kisebbek (1,5 – 49,2 gubacs/1000 levél) (3. ábra).

A kocsánytalan tölgyön a meghatározó faj minden évben az *Andricus curvator* volt (30,5 – 78,7%). Mellette a *Neuroterus anthracinus* gubacsai 1981-ben és 1985-ben voltak nagyobb arányban jelen (27,1% - 26,5%). Más fajok csak a periódus elején (1981-1983) voltak jelen nagyobb részarányban (*Neuroterus quercusbaccarum*: 25,2 – 27,7%, *Trigonaspis megaptera* 8,0 – 12,0%, *Neuroterus numismalis*: 6,0 – 6,7%).

A mennyiségi viszonyok alakulása nagyon hasonlított a *Quercus cerrisen* tapasztaltakhoz: az összes denzitás 1981-ben volt a legnagyobb (49,2 gubacs/1000 levél) és 1984-ben a legkisebb (1,5 gubacs/1000 levél).

1981 és 1984 között minden faj denzitása folyamatosan csökkent olyannyira, hogy a *Neuroterus numismalis* gubacsai 1984-ben és 1985-ben nem is kerültek elő. Ezzel is magyarázható, hogy az *Andricus curvator* gubacsok részesedése a denzitás csökkenése ellenére is ekkor volt a legnagyobb (78,7%).



3. ábra. Gyakoribb fajok denzitásának változása *Quercus petraean* – Síkfőkút (jelölések: —◆— *Andricus curvator*, ---■--- *N. anthracinus*, —□— *N. numismalis*, —●— *N. quercusbaccarum*).

Quercus robur

Debrecen térségében a kocsányos tölgy levelein a vizsgált 4 évben 13 faj összesen 55816 gubacsa került elő. A gubacsok döntő többségét a Cynipidae család fajai képezték (11 faj, 99,9%), a gubacsszúnyogok mennyisége elenyésző volt (2 faj, 0,1%), gubacsatkák pedig egyáltalán nem fordultak elő (2. táblázat).

A *Quercus robur* fákön felnövekvő fajegyüttes meghatározó tagjainak 4 faj gubacsai tekinthetők, melyek összes részesezése 97,8%. A legnagyobb egyedszámban a *Neuroterus anthracinus* gubacsai kerültek elő (28600 gubacs, 51,2%). Jelentős részesezéssel képviseltették magukat még a *N. quercusbaccarum* (15802 gubacs, 28,3%), *N. albipes* (8377 gubacs, 15,0%) és a *N. numismalis* (1791 gubacs, 3,2%). E fajok az európai tölgyek *Quercus sectiójának* egyedein általában nagy számban fordulnak elő, gyakran tömegesek (Moesz 1938, Ambrus 1974, Csóka 1994).

A további 9 faj és az egyéb kategóriába sorolt nem identifikálható gubacsok aránya egyik esetben sem érte el az 1%-ot. Ezek közül említést érdemel a *Cynips divisa* viszonylag jelentős előfordulása (129 gubacs) és az ország több pontján, de csak kisebb számban előforduló *Cynips disticha* 2 gubacsának előkerülése. A *Neuroterus tricolor* gubacsai csak egy évben fordultak elő, de akkor viszonylag nagy számban (87 gubacs).

A területen a *Quercus robur* fák leveleire általában a gubacsok nagy denzitása a jellemző. Az egyedsűrűség még a legkisebb denzitású évben (1999) is csaknem elérte a levelenkénti egy gubacsot (933,0 gubacs/1000 levél), de a következő évben volt messze a legnagyobb (2815,8 gubacs/1000 levél).

Az évek között a denzitások és a %-os részesezések tekintetében is lényeges eltérések adódtak: a két vizsgált periódus a domináns fajokat és részesezésüket tekintve igen jelentős mértékben különbözött (4. ábra). 1999 és 2000 években az *Neuroterus anthracinus* (39,1 - 86,7%) és a *N. quercusbaccarum* (8,6 - 60,3%) voltak a meghatározóak, a 2005 és 2006 időszakban pedig a *N. quercusbaccarum* (46,1 - 52,7%) és a *N. albipes* (30,4 - 40,6%) egyedei voltak jelen a legnagyobb arányban.

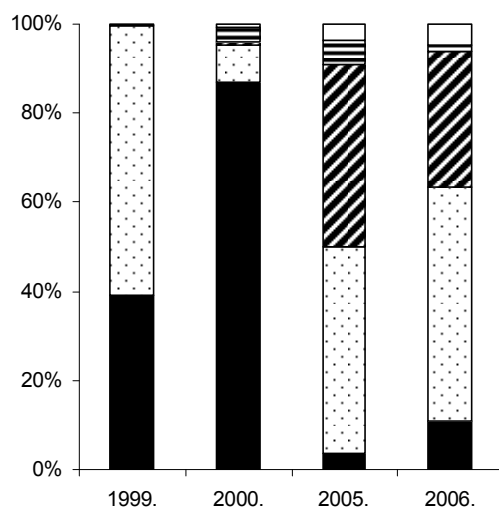
A *Neuroterus anthracinus* gubacsok sűrűsége a vizsgált években igen széles határok között változott (5. ábra). Bár minden évben jelen voltak, denzitásuk 2000-ben volt a legnagyobb (2443,8 gubacs/1000 levél) és 2005-ben a legkisebb (49,5 gubacs/1000 levél).

A *Neuroterus albipes* gubacsai 1999-2000 években igen kis számban kerültek elő (0 – 17,3 gubacs/1000 levél), de 2005 és 2006 években egyedsűrűségük már meghaladta a 400 gubacs/1000 levél értéket, a maximum pedig 2005-ben volt (560,9 gubacs/1000 levél).

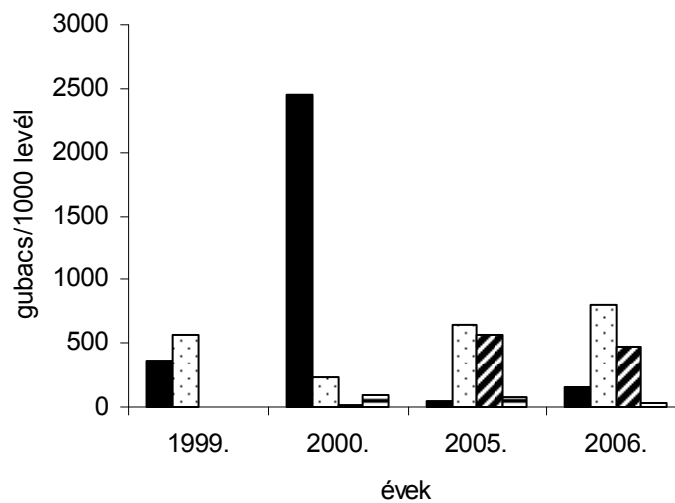
A *Neuroterus numismalis* egyedsűrűsége egyik évben sem érte el a 100 gubacs/1000 levél értéket. Bár maximális denzitását (94,1 gubacs/1000 levél) 2000-ben tapasztaltam (hasonlóan a *N. anthracinus* fajhoz), a minimális értéke a megelőző évben (1999) volt (1,3 gubacs/1000 levél).

2. táblázat. A *Quercus robur* fák leveleiről előkerült levélgubacsok száma.

Fajok	Gubacs (db.)				Összes
	1999.	2000.	2005.	2006.	
Cynipidae					
<i>Andricus curvator</i> Hartig, 1840 ♀♂	2	3	60	126	191
<i>Cynips agama</i> Hartig, 1840 ♀♀	0	52	34	86	172
<i>Cynips disticha</i> Hartig, 1840 ♀♀	0	2	0	0	2
<i>Cynips divisa</i> Hartig, 1840 ♀♀	0	26	41	62	129
<i>Cynips longiventris</i> Hartig, 1840 ♀♀	6	18	85	119	228
<i>Cynips quercusfolii</i> Linnaeus, 1758 ♀♀	0	0	195	164	359
<i>Neuroterus albipes</i> (Schenk, 1863) ♀♀, ♀♂	0	182	4487	3708	8377
<i>Neuroterus anthracinus</i> (Curtis, 1838) ♀♀	1128	25765	396	1311	28600
<i>Neuroterus numismalis</i> (Fourcroy, 1785) ♀♀, ♀♂	4	992	597	198	1791
<i>Neuroterus quercusbaccarum</i> (Linnaeus, 1758) ♀	1739	2545	5098	6420	15802
<i>Neuroterus tricolor</i> (Hartig, 1841) ♀♀	0	87	0	0	87
Cecidomyiidae					
<i>Macrodiplosis dryobia</i> F.Loew, 1877	0	0	3	0	3
<i>Macrodiplosis volvens</i> Kieffer, 1854	0	0	68	0	68
Egyéb	5	2	0	0	7
Összesen	2884	29674	11064	12194	55816



4. ábra. Domináns fajok részesedése *Quercus robur* fák levelein – Debrecen (jelölések: ■ *N. anthracinus*, □ *N. quercusbaccarum*, ▨ *N. albipes*, ▩ *N. numismalis*, □ egyéb)



5. ábra. Domináns fajok egyedsűrűsége *Quercus robur* fák levelein – Debrecen (jelölések: ■ *Neuroterus anthracinus*, □ *N. quercusbaccarum*, ▨ *N. albipes*, ▩ *N. numismalis*).

Egyedsűrűség tekintetében a legkiegyenlítettebb viszonyokat a *Neuroterus quercusbaccarum* esetében tapasztaltam 2000. évi minimummal (241,4 gubacs/1000 levél) és 2006-os maximummal (802,5 gubacs/1000 levél).

Összességében tehát megállapítható, hogy a 4 domináns faj közül 3 esetben az egyedsűrűség nagyfokú ingadozása tapasztalható, mely időben egymástól eltérő mintázatot mutat.

Az évek közötti jelentős különbségek a fajszámok tekintetében is megmutatkoznak. Addig, amíg 1999-ben csak 6, 2000-ben 13 faj gubacsai kerültek elő. A 2005-2006 periódusban közepes (9-11) fajszámok voltak a jellemzőek.

4.2. A gubacsos levelek arányában és a gubacsképzők egyedsűrűségeiben mutatkozó különbségek és ezek összetevői

4.2.1. Helyek közötti különbségek

A levélgubacsok mennyiségi viszonyaival kapcsolatos vizsgálatok során mindig szembe kerülünk azzal a ténnyel, hogy a nőstények a tojás-, ill. peterakás során erősen szelektálnak a növény egyedek és az egyedeken belül a modulok, vagy levelek között. Ebből adódóan a gubacsos levelek aránya és a gubacsok denzitása a

gubacsképző és a tápnövénye közötti viszony eltérő aspektusát mutathatja. Ez minden képen indokolttá teszi a két jellemző külön történő tárgyalását.

Abból adódóan, hogy az eloszlások a Shapiro-Wilk tesztek értelmében a gubacsos levelek aránya és a gubacsok denzitása az esetek többségében eltért a normál eloszlástól, és hogy a Levene-tesztek a legtöbb esetben a varianciák inhomogenitását mutatták, az értékelés során a nem paraméteres eljárások alkalmazása segítségével végeztem összehasonlításokat. E módszerek alkalmazása mellett szól az is, hogy az adatok transzformálása után kapott eredmények biológiai értelmezése sokszor nehéz.

4.2.1.1. A gubacsos levelek aránya.

Debrecen, 2000.

Ebben az évben a gubacsos levelek %-os részesedése meglehetősen nagy volt (45,3%). A vizsgált helyek között természetesen voltak eltérések: Nagyerdő – $34,0 \pm 7,1\%$, Dóczy út – $43,1 \pm 12,1\%$, Ökológia – $55,5 \pm 28,9\%$, Botanikus Kert – $51,5 \pm 12,7\%$.

Az összes adatra elvégzett Shapiro-Wilk teszt alapján az adatok nem tekinthetők normál eloszlásúaknak ($W=0,9168$ $p \leq 0,0289$). Ennek ellenére a területenként külön-külön vizsgálva azt tapasztaltam, hogy a gubacsos levelek eloszlása helyeken belül nem tért el szignifikánsan a normál eloszlástól ($W=0,8208-0,9800$ $p \leq 0,0653-0,9597$). A vizsgálatok alapján úgy tűnik, hogy a két kisebb zavarásnak kitett élőhelyen (Botanikus Kert és Nagyerdő) tekinthető az eloszlás a leginkább normálisnak ($p \leq 0,4957$ és $0,98$). Az összes és helyenkénti megoszlások közötti különbségek ugyanakkor arra is felhívják a figyelmet, hogy az összes eloszlás normálistól való eltéréseért a helyek közötti különbségek a felelősek. Ezt támaszthatja alá az is, hogy a Levene-teszt értelmében a varianciák a helyek között nagyfokú inhomogenitást mutattak ($p \leq 0,00070$).

A gubacsos levelek helyenként vett átlagos aránya csak kis mértékben tért el (lásd fentebb), így nem meglepő, hogy a Kruskal-Wallis teszt értelmében a területek a gubacsos levelek részarányát tekintve nem különböztek ($H=5,804$ $p \leq 0,1216$). Ennek ellenére a páronként elvégzett Mann-Whitney tesztek szerint az Ökológia melletti fákon a gubacsos levelek aránya (55,1%) szignifikánsan ($p \leq 0,0152$) nagyobb volt, mint a Nagyerdőben (34,0%).

A levélgubacsok döntő hányadát adó *N. anthracinus* esetében az előzőekben leírtakhoz hasonlóak voltak tapasztalhatók. A gubacsos levelek aránya mind az összes levelet tekintve (Shapiro-Wilk teszt: $W=0,9355$ $p \leq 0,0848$), mind a helyeken belül ($W=0,8084 - 0,9612$, $p \leq 0,0496-0,8292$) normál eloszlásúnak tekinthető. A Levene-teszt ugyanakkor a varianciák helyek közötti különbözőségét mutatta ($p \leq 2,50E-5$). A helyek között szignifikáns különbségek nem voltak (Kruskal-Wallis teszt: $H=5,50$ $p \leq 0,1387$), ugyanakkor a Mann-Whitney teszt eredménye szerint a Dóczy út fáin a gubacsos levelek aránya (44,9%) szignifikánsan ($p \leq 0,0106$) nagyobb volt, mint a Nagyerdőben (30,6%).

A *N. quercusbaccarum* gubacsos levelek aránya az összes levelet tekintve igen kicsi (6,3%) volt. A legkisebb részarányban a Nagyerdő (3,1%), legnagyobb arányban pedig Botanikus Kert fáin (9,2%) találtam ilyen gubacsokat hordozó leveleket. Az eloszlás szignifikánsan eltért a normálistól (Shapiro-Wilk teszt: $W=0,7624$ $p \leq 2,49E-5$). Az Ökológia melletti fákat ($W=0,8034-0,9311$ $p \leq 0,0443-0,5604$) kivéve ez igaz az egyes helyekre is. A Levene-teszt eredménye a varianciák helyek szerinti inhomogenitását húzta alá ($p \leq 0,0087$). A helyek között sem a Kruskal-Wallis teszt ($H=2,029$ $p \leq 0,5664$), sem a páronként elvégzett Mann-Whitney tesztek nem mutattak különbséget.

Debrecen, 2005 – 2006.

A két évet együtt tekintve a gubacsos levelek részaránya átlagosan 35,5% volt. Ez számottevően nem tért el a 2000-ben ugyanezen helyeken tapasztaltaktól (45,3%). A helyek közötti különbségek is viszonylag kicsik voltak (26,6% - Dóczy út és 43,4% - Botanikus Kert).

Általában megállapítható, hogy a gubacsos levelek részaránya az összes gubacs és a domináns fajok esetében is a Botanikus Kert és/vagy az Ökológia fáin volt a legnagyobb (4. és 5. táblázat).

Az összes gubacsos levél megoszlását tekintve megállapítható, hogy – hasonlóan a 2000-ben tapasztaltakhoz – a Botanikus Kert és a Nagyerdő fáin a gubacsos levelek normál eloszlásúak (Shapiro-Wilk teszt: $W=0,947 - 0,976$, $p \leq 0,320-0,876$) voltak. Ezzel szemben a Dóczy út és az Ökológia fái esetében ez szignifikánsan eltért a normál eloszlástól (Shapiro-Wilk teszt: $W=0,834 - 0,890$, $p \leq 0,003-0,027$).

A nagyobb egyedsűrűséggel jelen levő fajok esetében a gubacsos levelek megoszlása a helyek többségében nem tekinthető normálisnak. A Shapiro-Wilk tesztek eredményei alapján feltűnő, hogy a Nagyerdő zavarásnak legkevésbé kitett fáin a megoszlás csak a *Neuroterus numismalis* gubacsos levelek tekintetében tért el a normálistól (e faj gubacsos leveleinek eloszlása egyik helyen sem tekinthető normál eloszlásúnak). A két, antropogén hatásoknak jobban kitett élőhelyen pedig egyik faj esetében sem tapasztaltam normál eloszlást.

Annak ellenére, hogy a gubacsos levelek a legtöbb esetben nem voltak normál eloszlásúak, a Levene-teszt értelmében a helyek között a varianciák homogenitása teljesült ($p \leq 0,4403$), ezért a két utas ANOVA ez esetben alkalmazható volt.

Az analízis eredményei azt mutatják, hogy a gubacsos levelek %-os arányára az időpontnak ($F=3,351$ $p \leq 0,0243$) és a helynek ($F=2,971$ $p \leq 0,0383$) egyaránt szignifikáns hatása volt, az interakció viszont nem volt szignifikáns ($F=1,563$ $p \leq 0,1459$).

A gubacsos levelek arányában a nyári és őszi időszakok között fajoként eltéréseket tapasztaltam. A *Neuroterus albipes* gubacsos levelek aránya mindkét évben a nyári időszakban volt a nagyobb. Más fajoknál (*N. anthracinus*, *N.*

quercusbaccarum, *N. numismalis*) ilyen tendenciát itt nem tapasztaltam, az évek és sokszor a helyek szerint is eltérő változások voltak tapasztalhatók (Függelék 1. és 2. táblázat).

3. táblázat. A Kruskal – Wallis tesztek eredményei, Debrecen, 2005-2006 (vastagon szedve a szignifikáns eltérések).

1.

Faj	Időpont	Gubacsos levél %			Denzitás (gubacs/levél)		
		H	Hc	p ≤	H	Hc	p ≤
Összes gubacs	2005 nyár	5,626	5,638	0,131	11,32	11,33	0,0101
	2005 ősz	10,490	10,490	0,015	9,72	9,727	0,0211
	2006 nyár	0,843	0,844	0,839	0,8743	0,8743	0,8316
	2006 ősz	7,057	7,057	0,070	2,086	2,086	0,5548
	Összes	9,122	9,127	0,028	12,61	12,61	0,0056
N. anthracinus	2005 nyár	2,849	2,960	0,416	3,023	3,131	0,3881
	2005 ősz	4,394	4,496	0,222	4,329	4,345	0,2281
	2006 nyár	5,283	5,307	0,152	7,906	7,918	0,048
	2006 ősz	15,670	15,720	0,001	15,43	15,48	0,0015
	Összes	5,141	5,170	0,162	4,547	4,56	0,2081
N. quercusbacc.	2005 nyár	6,054	7,261	0,109	5,731	7,891	0,1254
	2005 ősz	12,130	12,320	0,007	13,79	14,01	0,0032
	2006 nyár	1,980	2,015	0,577	0,18	0,1829	0,9808
	2006 ősz	1,649	1,678	0,648	1,82	1,849	0,6106
	Összes	8,115	8,406	0,044	5,835	6,098	0,1199
N. numismalis	2005 nyár	5,203	5,567	0,158	3,3	3,537	0,3476
	2005 ősz	10,180	10,380	0,017	8,1	8,205	0,044
	2006 nyár	6,397	6,652	0,094	5,849	6,193	0,1192
	2006 ősz	4,040	4,849	0,257	3,911	5,952	0,2712
	Összes	14,590	15,150	0,002	10,36	10,88	0,0157
N. albipes	2005 nyár	1,889	1,896	0,596	9,466	9,48	0,0237
	2005 ősz	8,483	8,496	0,037	9,329	9,336	0,0252
	2006 nyár	2,977	2,977	0,395	5,446	5,446	0,1419
	2006 ősz	9,034	9,055	0,029	6,086	6,086	0,1075
	Összes	5,141	5,170	0,162	13,52	13,52	0,0036

A Kruskal-Wallis tesztek eredményei szerint az összes gubacsos levelek valamint a *Neuroterus quercusbaccarum* és a *N. albipes* gubacsos levelek tekintetében a helyek között szignifikáns eltérések adódtak (3. táblázat). A helyek

közötti szignifikáns különbségek minden esetben az őszi időszakban léptek fel, aminek magyarázata valószínűleg abban keresendő, hogy a legtöbb faj esetében ekkor voltak nagyobbak az egyedsűrűségek (4. és 5. táblázat).

Bár 2005 nyarán az analízis nem mutatott a helyek között szignifikáns különbséget, a páronként elvégzett Mann-Whitney tesztek eredménye szerint az összes gubacsos levelek részaránya a Botanikus Kert fáin (39,1%) szignifikánsan nagyobb volt, mint az Ökológia területén (18,5%).

Két faj esetében hasonló jelenséget tapasztaltam 2006 nyarán is. Annak ellenére, hogy a *Neuroterus anthracinus* gubacsos levelek részesedésében a Kruskal–Wallis teszt nem mutatott szignifikáns különbségeket, a Mann-Whitney teszt szerint az e faj gubacsait hordozó levelek részaránya a Dóczy út menti fákon (20,1%) szignifikánsan nagyobb volt, mint a Nagyerdőben (5,1%). A *Neuroterus numismalis* gubacsos levelek részaránya a Botanikus Kert fáin volt szignifikánsan nagyobb (2,1%), mint a Dóczy úton (0,4%).

A két év őszi időszakaiban a Kruskal-Wallis tesztek eredményeivel összhangban a Mann-Whitney tesztek több faj és hely esetében mutattak szignifikáns eltéréseket, melyek a következők voltak:

2005 őszi

N. albipes	Botanikus Kert (27,4%) > Dóczy út (12,0%)
N. quercusbaccarum	Dóczy út (0%)
N. numismalis	Botanikus Kert (13,9%) > Ökológia (0,1%)
	Botanikus Kert (13,9%) > Nagyerdő (0,5%)
	Dóczy út (2,2%) > Nagyerdő (0,5%)
Összes gubacs	Botanikus Kert (53,6%) > Nagyerdő (20,8%)
	Botanikus Kert (53,6%) > Dóczy út (18,0%)

2006 őszi

N. albipes	Botanikus Kert (15,0%) > Dóczy út (4,2%)
	Ökológia (26,3%) > Dóczy út (4,2%)
	Nagyerdő (13,2%) > Dóczy út (4,2%)
N. anthracinus	Botanikus Kert (15,1%) > Nagyerdő (1,9%)
	Dóczy út (7,3%) > Ökológia (0,9%)
	Dóczy út (7,3%) > Nagyerdő (1,9%)
Összes gubacs	Ökológia (52,5%) > Dóczy út (0,4%)

4. táblázat. Gubacsos levelek %-os megoszlása *Quercus robur* fákon (Debrecen, 2005.).

Időpont	Hely	Fa	gubacsos levél %								Összes	
			N. anthracinus	A. curvator	N. albipes	N. numismalis	quercusbacc.	C. agama	C. divisa	C. longiventris		C. quercusfolii
2005 nyár	Bot.Kert	1	0	1,50	19,00	13,50	0	1,00	0	0	0	32,50
		2	0	0	3,50	16,50	0	0,50	0	0	0	21,50
		3	1,00	0	55,00	0,50	0,50	0	0	0,50	0	56,00
		4	16,50	0	47,50	0,50	0	0	0	1,50	0	60,50
		5	0	0	12,00	2,50	8,50	1,00	1,00	0	0	19,50
	Dóczy út	1	1,50	0,50	38,00	0,50	0	0	0	0	0	43,00
		2	2,00	0,50	34,00	1,00	0	0	2,00	0	0	41,50
		3	1,00	0,50	6,50	2,00	0	0	0	0	0	11,00
		4	0,50	0	40,00	0,50	0	0	0	0,50	0	41,00
		5	0	0	4,50	4,00	2,00	0	0	0	0	11,50
	Ökológia	1	0	0	0	0	7,00	0	0	0	0	7,00
		2	1,50	0,50	16,50	0,50	0	1,50	0	4,00	4,00	25,50
		3	0	0,50	18,50	0,50	0	0,50	0	0	0	20,00
		4	1,50	0	12,50	0,50	2,00	0,50	0	0	0	16,00
		5	4,00	1,00	12,50	0,50	0	0	2,00	1,50	3,00	24,00
Nagyedő	1	1,00	0,50	9,00	2,00	0	1,00	1,50	1,50	6,50	21,50	
	2	2,00	1,00	12,50	3,00	13,50	0	0	4,00	6,00	43,50	
	3	1,00	0	16,00	0	14,50	0	1,50	3,00	7,50	43,50	
	4	6,00	0	0	1,50	19,00	1,50	0,50	2,00	5,50	46,00	
	5	3,50	0,50	22,50	1,00	10,00	0,00	1	2,50	0	41,00	
2005 ősz	Bot. Kert	1	3,50	1,00	40,50	6,50	32,50	0	0	0	0,50	59,00
		2	1,00	0,50	31,00	16,50	14,00	0	0	0	2,50	56,00
		3	7,50	1,50	25,00	25,00	17,00	1,00	0	0	2,00	55,50
		4	3,50	0	8,00	21,00	2,50	0	0	0	1,00	34,00
		5	1,50	0,50	32,00	0,50	39,50	0,50	0	0	3,00	63,50
	Dóczy út	1	3,00	0	16,50	1,50	0	0	0	0	0	19,00
		2	3,00	0	17,00	3,00	0	0	0,50	0	0,50	21,50
		3	1,00	0	13,50	1,00	0	0	0	0	0	15,50
		4	1,50	0	16,50	2,50	0	0	0	0,50	0	19,50
		5	3,00	0	9,50	3,00	0	0	0	0,50	0	14,50
	Ökológia	1	3,00	0	27,50	0,50	1,50	0	0	0	1,50	41,00
		2	0,50	2,50	0,50	1,50	0,50	0	0	0,50	0	10,50
		3	3,00	0	5,00	0	18,50	0	0	0	0,50	22,00
		4	11,00	0	1,00	0	59,00	5,50	0	1,50	7,50	67,00
		5	14,00	0	12,00	2,00	20,50	0	0	0,50	1,00	39,00
Nagyedő	1	0	0	3,50	0	1,00	0	0	0	3,50	7,00	
	2	2,00	0,50	16,00	0,50	3,50	0	2,00	0,50	0	23,50	
	3	1,00	0	7,50	0	9,00	0	1,50	0,50	3,00	20,50	
	4	2,00	0	0,50	0,50	12,50	0,50	1,00	1,00	3,00	20,00	
	5	1,50	1,00	10,50	1,50	13,00	1,00	0,50	2,50	5,50	33,00	

5. táblázat. Gubacsos levelek %-os megoszlása *Quercus robur* fákon (Debrecen, 2006.).

Időpont	Hely	Fa	gubacsos levél %									
			N. anthracinus	A. curvator	N. alipes	N. numismalis	...	quercusbacc.	C. agama	C. divisa	C. longiventris	C. quercusfolii
2006 nyár	Bot.Kert	1	15,00	0	25,50	0,50	0	2,00	0	0	0	31,50
		2	4,50	20,50	3,50	3,50	0	0	2,00	0	0	36,50
		3	6,00	1,00	23,50	3,00	18,00	0	0,50	0,50	0	39,00
		4	9,50	5,00	54,50	2,50	8,50	4,00	1,00	1,50	0	86,50
		5	1,50	0	11,50	1,00	1,50	0	0	0,50	0	15,50
	Dóczy út	1	14,00	0	27,50	0	1,00	0	1,00	0,50	0	30,00
		2	53,00	0	44,00	0	0	0	0	0	0	72,00
		3	5,50	0	12,00	1,50	3,50	0	1,50	0	0	16,50
		4	20,00	0	13,00	0,50	8,50	0	0,50	0	0	32,00
		5	8,00	0	19,50	0	34,00	0	2,50	2,00	0	48,00
	Ökológia	1	13,50	0	38,50	0	3,50	0	0	0	0	43,50
		2	6,00	0,50	2,00	0,50	92,50	0	0	0,50	5,50	94,00
		3	8,00	0,50	31,00	2,50	0	0	1,00	0	0	36,00
		4	3,00	0	18,50	0	0,50	0	0	0,50	0	19,50
		5	0,50	1,00	69,50	0,50	6,50	0	0,50	0,50	0	69,50
Nagyedő	1	3,00	0	4,00	1,50	21,50	1,50	0	0	5,00	37,00	
	2	4,00	0	14,00	2,00	0	0,50	1,00	1,50	8,50	32,00	
	3	7,50	0	13,50	0	28,00	0,50	0	3,00	7,00	60,50	
	4	5,00	0,50	21,00	1,50	18,00	0	1,00	1,50	0	48,50	
	5	6,00	0	0	1,00	12,00	1,50	0,50	2,50	3,50	27,50	
2006 ősz	Bot. Kert	1	18,50	0	12,00	0	13,00	0	0	1,00	0	34,50
		2	10,50	4,00	5,50	3,50	0	0	0	0	0	24,00
		3	12,00	0	6,50	0,50	0	1,00	1,00	0,50	0	21,00
		4	27,00	0	31,00	2,50	50,00	0	1,00	1,00	0	74,50
		5	7,50	5,50	20,00	4,50	11,50	0,50	2,50	0	0	46,50
	Dóczy út	1	9,00	1,00	5,50	0	4,50	0	3,00	1,00	0	18,00
		2	15,00	0	2,00	0	0	0	0	0	0	15,00
		3	5,00	1,50	3,00	0	18,50	0	0,50	3,00	0	25,50
		4	4,00	0,50	1,50	0	14,00	0	0,00	2,00	0	20,50
		5	3,50	0	9,00	0	2,50	0	1,50	4,50	0	16,50
	Ökológia	1	0,50	0	44,50	0,50	4,50	0	0	0	0	46,00
		2	0,50	0	51,50	0	0,50	0	0	0	0	49,00
		3	1,00	1,00	7,50	6,00	0	0	0	0	0	14,00
		4	1,00	0	14,50	0	0	2,00	0	0	0	13,50
		5	1,50	0	13,50	2,50	11,50	0	0	2,00	4,50	28,50
Nagyedő	1	1,50	0,50	3,00	0	6,00	0	0	0	2,50	11,00	
	2	2,50	5,00	11,50	0	4,00	0	1,50	0	0	24,50	
	3	0	1,50	12,00	0	6,50	0	0,50	1,00	2,50	22,00	
	4	3,00	1,50	27,00	6,50	1,00	0,50	1,00	3,50	8,50	49,00	
	5	2,50	0,50	12,50	0	6,00	1,00	1,00	6,00	6,00	30,00	

4.2.1.2. A levélgubacsok denzitása

Debrecen, 2000.

A Shapiro-Wilk tesztek (6. táblázat) eredményei denzitás adatok eloszlásának sajátos képét mutatják. Az összes gubacs, valamint a *Neuroterus anthracinus* gubacsok denzitása a helyeken belül normál eloszlásúnak tekinthető, de a területeket együtt kezelve az eloszlások már szignifikánsan eltértek a normálistól ($W = 0,8383 - 0,8716$ $p \leq 0,0026 - 0,0006$).

A gubacsok összes denzitása terén megmutatkozó hasonlóság nyilvánvalóan abból adódik, hogy a fajegyüttes uralkodó tagja ebben az évben a *Neuroterus anthracinus* volt. Ezzel szemben a *N. quercusbaccarum* és *N. numismalis* gubacsok denzitása a helyeken belül és a helyeket együtt tekintve egyaránt szignifikánsan eltért a normál eloszlástól (6. táblázat).

A gubacsok átlagos denzitását vizsgálva (6. ábra) megállapítható, hogy a legkisebb egyedsűrűségeket az összes gubacs és a domináns fajok esetében is a Nagyerdő nagyméretű fáin találtam. E mellett a legnagyobb egyedsűrűségek az összes gubacs, a *Neuroterus anthracinus* és a *N. numismalis* esetében is az Ökológia területén voltak.

A gubacsok összes egyedsűrűsége meglehetősen nagy volt, ami párosult a helyek közötti jelentős különbségekkel is (1,7 – 4,5 gubacs/levél). Ennek ellenére az összes gubacs tekintetében a helyek között nem voltak szignifikáns eltérések (Kruskal-Wallis teszt: $H = 5,128$ $p \leq 0,1627$). A páronként elvégzett Mann-Whitney tesztek értelmében a Dóczy úton a gubacsok denzitása (2,7 gubacs/levél) szignifikánsan ($p \leq 0,0053$) nagyobb volt, mint a Nagyerdőben (1,7 gubacs/levél). Ez eltér a gubacsos levelek aránya esetében tapasztaltaktól, amikor is szignifikáns különbség az Ökológia és Nagyerdő között adódott. Az a tény, hogy az Ökológia (4,5 gubacs/levél) és a Nagyerdő között szignifikáns eltéréseket a nagy denzitásbeli különbség ellenére sem tapasztaltam, a fák közötti igen nagy különbségekkel magyarázható.

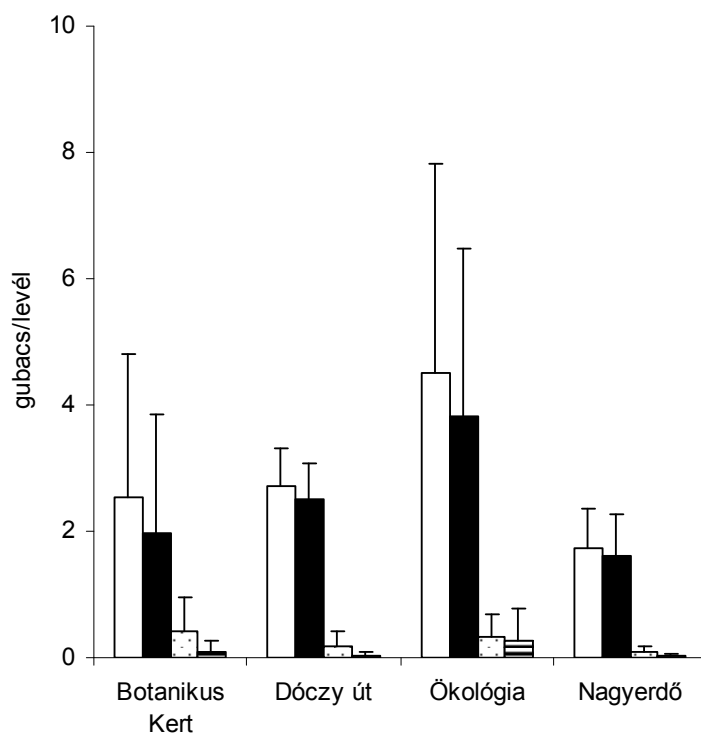
A *Neuroterus anthracinus* gubacsok denzitása a helyek között 1,6 és 3,8 gubacs/levél értékek között változott. Abból adódóan, hogy a gubacsképző fajegyüttes meghatározó tagjáról van szó, a denzitásokban az összes gubacs esetében tapasztaltakkal megegyező viszonyok adódtak. A Kruskal-Wallis teszt értelmében a denzitások szignifikánsan nem különböztek a helyek között. Az elvégzett Mann-Whitney tesztek alapján viszont úgy tűnik, hogy a gubacsos levelek %-os értékeihez hasonlóan a Dóczy úton az egyedsűrűség (2,8 gubacs/levél) szignifikánsan ($p \leq 0,0149$) nagyobb volt, mint a Nagyerdőben (1,7 gubacs/levél).

A *Neuroterus quercusbaccarum* esetében a denzitások 2000-ben meglehetősen alacsonyak voltak (6. ábra). A helyek között szignifikáns különbségek (Kruskal-Wallis teszt: $H = 3,177$ $p \leq 0,3651$) e fajnál sem adódtak. A Mann-Whitney teszt alapján az Ökológia melletti fákon az egyedsűrűség (0,3 gubacs/levél) szignifikánsan ($p \leq 0,0484$) nagyobb volt, mint a Nagyerdő fáin (0,1 gubacs/levél).

6.táblázat: A normál eloszlás tesztelésének (Shapiro – Wilk teszt) eredményei (vastagon szedve a szignifikáns eltérések).

Faj	Hely	N	W	$p \leq$	N	W	$p \leq$
Összes gubacs	Botanikus Kert	7	0,8322	0,0839	20	0,7748	0,00037
	Dóczy út	7	0,9904	0,9939	20	0,762	0,00025
	Ökológia	7	0,9509	0,7378	20	0,8708	0,0121
	Nagyerdő	7	0,942	0,6564	20	0,6921	3,13E-05
	Összes	28	0,8383	0,00055	80	0,7088	2,64E-11
N. quercusbacc.	Botanikus Kert	7	0,8067	0,0477	20	0,6965	3,53E-05
	Dóczy út	7	0,8341	0,0875	20	0,4339	8,46E-08
	Ökológia	7	0,7974	0,0386	20	0,6033	3,19E-06
	Nagyerdő	7	0,7841	0,0285	20	0,5619	1,22E-06
	Összes	28	0,7293	7,60E-06	80	0,5593	4,00E-14
N. anthracinus	Botanikus Kert	7	0,8126	0,0544	20	0,8534	0,0061
	Dóczy út	7	0,9036	0,3536	20	0,6513	1,05E-05
	Ökológia	7	0,9381	0,6216	20	0,7341	0,0001
	Nagyerdő	7	0,9036	0,3531	20	0,9151	0,0798
	Összes	28	0,8716	0,0026	80	0,593	1,48E-13
N. numismalis	Botanikus Kert	7	0,5133	2,42E-05	20	0,7038	4,34E-05
	Dóczy út	7	0,754	0,014	20	0,6778	2,12E-05
	Ökológia	7	0,6349	0,0007	20	0,4956	2,90E-07
	Nagyerdő	7	0,5409	5,32E-05	20	0,7297	9,18E-05
	Összes	28	0,4207	1,91E-09	80	0,4562	1,09E-15
N. albipes	Botanikus Kert				20	0,7213	7,18E-05
	Dóczy út				20	0,8364	0,0032
	Ökológia				20	0,8164	0,0015
	Nagyerdő				20	0,9485	0,3443
	Összes				80	0,7355	1,07E-10

A *Neuroterus numismalis* gubacsok denzitásában sem mutatkoztak szignifikáns eltérések (Kruskal-Wallis teszt: $H=3,71$ $p \leq 0,2946$), de a Mann-Whitney teszt alapján az Ökológia melletti fákon szignifikánsan ($p \leq 0,0007$) nagyobb volt a gubacsok denzitása (0,3 gubacs/levél), mint a Dóczy úton (0,02 gubacs/levél).

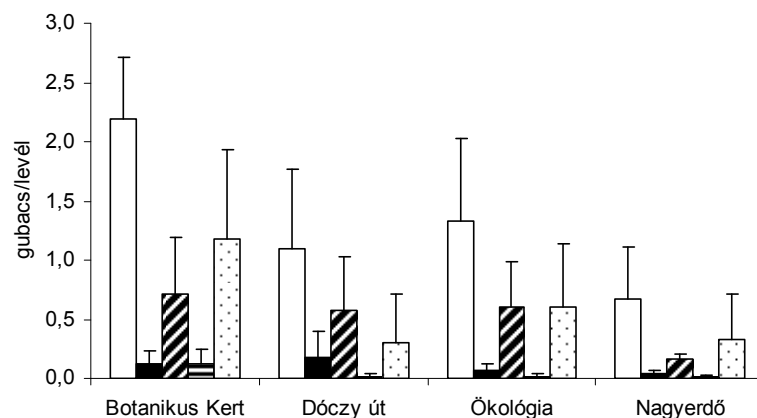


6. ábra. Fontosabb gubacsképző taxonok denzitása (Debrecen, 2000., jelölések: □ Összes, ■ *N. anthracinus*, ◻ *N. quercusbaccarum*, ▣ *N. numismalis*).

Debrecen, 2005 – 2006.

Az átlagos egyedsűrűség értékek a vizsgált helyek között 0,3 és 2,8 gubacs/levél értékek között változtak. A helyeket együtt kezelve viszont megállapítható, hogy az egyes fákra számított átlagos egyedsűrűségekben a különbségek jóval nagyobbak voltak (0,2 – 4,6 gubacs/levél).

A denzitások normalitás vizsgálata (Shapiro-Wilk teszt) egyértelműen azt mutatta, hogy az adatok úgy az összes adatra ($W=0,7088$, $p \leq 2,64E-11$, $N=80$), mint a helyekre külön-külön vizsgálva ($N=20-20$, $W=0,6921-0,8708$, $p \leq 3,315E-5 - 0,0121$) szignifikánsan eltértek a normál eloszlástól. A Levene-teszt eredménye alapján a varianciák a helyek között nem tekinthetők homogéneknek ($p \leq 0,001$).



7. ábra. Fontosabb gubacs képző taxonok átlagos denzitása (Debrecen, 2005-2006., jelölések: □ Összes, ■ *N. antracinus*, ▨ *N. numismalis*, ▤ *N. quercusbaccarum*).

A két év egészére elvégzett Kruskal-Wallis teszt eredménye szerint ($H=12,61$, $p \leq 0,0056$) a helyek között a gubacsok összes denzitálásában szignifikáns különbségek voltak (3. táblázat).

A két vizsgált évben a gubacsok összes denzitása gyakorlatilag azonos határok között változott (2005: 0,3 – 2,4 gubacs/levél, 2006: 0,5 – 2,8 gubacs/levél) (7. ábra). A mennyiségi viszonyok helyek közötti alakulását tekintve megállapítható, hogy a gubacsok összes denzitása minden időpontban a Botanikus Kertben volt a legnagyobb (1,7 – 2,8 gubacs/levél) és a Nagyerdőben volt a legkisebb (0,3 – 1,3 gubacs/levél). Az Ökológia fáin a denzitás (0,5 – 2,3 gubacs/levél) egy időpont (2005 nyár) kivételével nagyobb volt, mint a Dóczy úton (0,5 – 2,0 gubacs/levél).

A helyek közötti különbségek tekintetében a két év között jelentős eltérés volt (7. és 8. táblázat). Amíg 2005-ben a helyek között a nyári és őszi időpontokban egyaránt szignifikáns különbségek adódtak, addig 2006-ban ilyen különbségek egyik időszakban sem léptek fel (3. táblázat).

A Kruskal-Wallis teszt eredményeit a két évben páronként elvégzett Mann-Whitney tesztek is alátámasztották. A helyek között szignifikáns eltérések csak 2005-ben mutatkoztak:

7. táblázat. Levélgubacsok denzitása (gubacs/levél) *Quercus robur* fákon (Debrecen, 2005).

Időpont	Hely	Fa	gubacs/levél									
			N. anthracinus	A. curvator	N. albipes	N. numismalis	quercusbacc.	C. agama	C. divisa	C. longiventris	C. quercusfolii	Összes
2005 nyár	Bot.Kert	1	0	0,015	3,54	0,365	0	0,010	0	0	0	3,930
		2	0	0	0,16	0,625	0	0,005	0	0	0	0,790
		3	0,010	0	1,385	0,005	0,010	0	0	0,005	0	1,415
		4	0,220	0	0,96	0,005	0	0	0	0,020	0	1,205
		5	0	0	0,96	0	0,78	0,01	0,010	0	0	1,760
	Dóczy út	1	0,015	0,005	1,415	0,005	0	0	0	0	0	1,440
		2	0,025	0,005	1,06	0,015	0	0	0,030	0	0	1,135
		3	0,010	0,005	0,70	0,020	0	0	0	0	0	0,735
		4	0,005	0	2,21	0,005	0	0	0	0,005	0	2,225
		5	0	0	0,58	0,060	0,020	0	0	0	0	0,660
	Ökológia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,000
		2	0,020	0,005	0,42	0,005	0	0,020	0	0,070	0,055	0,595
		3	0	0,005	0,75	0,005	0	0,005	0	0	0	0,765
		4	0,020	0	0,74	0,005	0	0,005	0	0	0	0,770
		5	0,080	0,020	0,295	0,005	0	0	0,025	0,015	0,040	0,480
Nagyerdő	1	0,010	0,005	0,215	0,045	0	0,010	0,015	0,02	0,090	0,410	
	2	0,035	0,020	0,205	0,035	0,285	0	0	0,075	0,110	0,765	
	3	0,010	0	0,25	0	0,255	0	0,020	0,040	0,105	0,680	
	4	0,090	0	0	0,020	0,335	0,020	0,005	0,020	0,075	0,565	
	5	0,045	0,005	0,280	0,010	0,125	0	0,010	0,025	0	0,500	
2005 ősz	Bot. Kert	1	0,060	0,010	0,895	0,070	2,700	0	0	0	0,005	3,740
		2	0,020	0,005	0,705	0,290	2,165	0	0	0	0,025	3,210
		3	0,130	0,015	0,460	0,545	1,885	0,010	0	0	0,050	3,095
		4	0,065	0	0,135	0,335	0,070	0	0	0	0,015	0,620
		5	0,015	0,005	0,555	0,005	0,79	0,005	0	0	0,065	1,440
	Dóczy út	1	0,070	0	0,68	0,015	0	0	0	0	0	0,765
		2	0,040	0	0,415	0,050	0	0	0,015	0	0,005	0,525
		3	0,010	0	0,28	0,010	0	0	0	0	0	0,300
		4	0,015	0	0,605	0,050	0	0	0	0,015	0	0,685
		5	0,035	0	0,165	0,120	0	0	0	0,005	0	0,325
	Ökológia	1	0,045	0	0,51	0,015	0,685	0	0	0	0,03	1,285
		2	0,005	0,150	0,005	0,020	0,020	0	0	0,010	0	0,210
		3	0,045	0	0,080	0	1,600	0	0	0	0,005	1,730
		4	0,165	0	0,010	0	1,795	0,055	0	0,030	0,080	2,135
		5	0,245	0	0,190	0,095	0,925	0	0	0,005	0,015	1,475
Nagyerdő	1	0	0	0,035	0	0,020	0	0	0	0,040	0,095	
	2	0,025	0,005	0,205	0,005	0,040	0	0,025	0,005	0	0,310	
	3	0,010	0	0,095	0	0,140	0	0,020	0,005	0,040	0,310	
	4	0,025	0	0,005	0,005	0,210	0,005	0,015	0,010	0,030	0,305	
	5	0,035	0,020	0,155	0,020	0,265	0,010	0,015	0,045	0,090	0,655	

8. táblázat. Levélgubacsok denzitása (gubacs/levél) *Quercus robur* fákon (Debrecen, 2006).

Időpont	Hely	Fa	gubacs/levél							Összes		
			N. anthracinus	A. curvator	N. albipes	N. numismalis	quercusbacc.	C. agama	C. divisa		C. longiventris	C. quercusfolii
2006 nyár	Bot.Kert	1	0,365	0	0,675	0,010	0	0,050	0	0	0	1,100
		2	0,065	0,275	0,035	0,040	0	0	0,020	0	0	0,435
		3	0,115	0,010	0,535	0,055	1,885	0	0,005	0,005	0	2,610
		4	0,130	0,060	1,520	0,130	7,355	0,070	0,020	0,035	0	9,320
		5	0,015	0	0,255	0,010	0,320	0	0	0,005	0	0,605
	Dóczy út	1	0,295	0	0,545	0	0,030	0	0,010	0,005	0	0,885
		2	1,115	0	1,195	0	0	0	0	0	0	2,310
		3	0,240	0	0,285	0,020	0,085	0	0,015	0	0	0,645
		4	0,680	0	0,505	0,010	0,805	0	0,005	0	0	2,005
		5	0,180	0	0,305	0	3,505	0	0,025	0,025	0	4,040
	Ökológia	1	0,330	0	1,235	0	0,410	0	0	0,005	0	1,980
		2	0,090	0,005	0,045	0	4,310	0	0	0,005	0,075	4,530
		3	0,125	0,005	0,885	0,015	0	0	0,010	0	0	1,040
		4	0,055	0	0,415	0,040	0,005	0	0	0,005	0	0,520
		5	0,005	0,010	2,505	0	0,815	0	0,005	0,005	0	3,345
Nagyerdő	1	0,050	0	0,080	0,020	1,930	0,020	0	0,010	0,085	2,195	
	2	0,080	0	0,280	0,040	0	0,005	0,010	0,025	0,125	0,565	
	3	0,130	0,010	0,225	0	1,845	0	0	0,075	0,110	2,395	
	4	0,080	0,005	0,330	0,020	0,345	0	0,010	0,015	0	0,805	
	5	0,085	0	0	0,020	0,410	0,02	0,015	0,035	0,045	0,630	
2006 ősz	Bot. Kert	1	0,300	0	0,275	0	0,835	0,005	0	0,010	0	1,425
		2	0,140	0,040	0,065	0,045	0	0,020	0	0	0	0,310
		3	0,280	0	0,115	0,005	0	0,005	0,010	0,005	0	0,420
		4	0,480	0	0,590	0,010	3,560	0,005	0,010	0,010	0	4,665
		5	0,145	0,070	0,370	0,045	1,140	0	0,025	0	0	1,795
	Dóczy út	1	0,140	0,010	0,100	0	0,175	0,005	0,045	0,010	0	0,485
		2	0,450	0	0,020	0	0	0,005	0	0	0	0,475
		3	0,065	0,015	0,130	0	0,585	0	0,005	0,050	0	0,850
		4	0,060	0,005	0,060	0	0,815	0,005	0	0,025	0	0,970
		5	0,050	0	0,155	0	0,030	0,005	0,020	0,065	0	0,325
	Ökológia	1	0,005	0	1,570	0	0,145	0	0	0	0	1,720
		2	0,005	0	1,845	0	0,005	0	0	0	0	1,855
		3	0,010	0,010	0,105	0	0	0	0	0	0	0,125
		4	0,015	0	0,265	0	0	0	0	0	0	0,280
		5	0,035	0	0,170	0,190	0,340	0,025	0	0,020	0,050	0,830
Nagyerdő	1	0,015	0,005	0,035	0	0,145	0	0	0	0,030	0,230	
	2	0,045	0,050	0,145	0	0,075	0,005	0,015	0	0	0,335	
	3	0	0,015	0,165	0	0,090	0	0,005	0,010	0,035	0,320	
	4	0,045	0,015	0,350	0,095	0,020	0,105	0,010	0,065	0,175	0,880	
	5	0,040	0,015	0,150	0	0,085	0,075	0,015	0,070	0,090	0,540	

2005 nyár

Botanikus Kert (1,8 gubacs/levél) > Ökológia (0,5 gubacs/levél)
Botanikus Kert (1,8 gubacs/levél) > Nagyerdő (0,6 gubacs/levél).

2005 ősz

Botanikus Kert (2,4 gubacs/levél) > Nagyerdő (0,3 gubacs/levél)
Botanikus Kert (2,4 gubacs/levél) > Dóczy út (0,5 gubacs/levél).

Más helyeket és időpontot tekintve az esetenként meglehetősen nagy denzitásbeli különbségek ellenére sem voltak szignifikáns eltérések. Ennek valószínű oka minden bizonnyal az igen jelentős fák közötti különbségekben keresendő (lásd később).

A gubacsok összes denzitásához hasonlóan a négy domináns faj esetében a Shapiro-Wilk teszt mind az összes helyet tekintve, mind a helyeken belül szignifikáns eltérést mutatott a normál eloszlástól (Függelék 5. táblázat), a Levene-teszt pedig a varianciák helyek közötti inhomogenitását igazolta. Ebből adódóan a domináns fajok helyek közötti variációjának vizsgálata során is nem paraméteres eljárásokat alkalmaztam.

A *Neuroterus anthracinus* gubacsok denzitása mindkét évben meglehetősen alacsony volt (2005: $0,04 \pm 0,06$ gubacs/levél, 2006: $0,16 \pm 0,22$ gubacs/levél). Hasonlóan az összes gubacs esetében tapasztaltakhoz, a helyek közötti eltérések (0,03-0,21 gubacs/levél) itt is kisebbek voltak, mint amit a fák között tapasztaltunk (0-0,48 gubacs/levél). A Kruskal-Wallis teszt értelmében e faj denzitásában a helyek között összességében nem volt szignifikáns különbség ($H=4,547$, $p \leq 0,2081$) (7. ábra). A két évet külön-külön vizsgálva viszont az összes gubacs esetében tapasztaltaktól eltérően 2005-ben a helyek között nem voltak szignifikáns különbségek, 2006-ban viszont voltak (3. táblázat). A páronként elvégzett Mann-Whitney teszt eredményei itt is csak néhány esetben mutattak szignifikáns különbségeket:

2006 nyár

Dóczy út (0,50 gubacs/levél) > Nagyerdő (0,09 gubacs/levél)

2006 ősz

Botanikus Kert (0,27 gubacs/levél) és Dóczy út (0,15 gubacs/levél) >
Ökológia (Élettud.) (0,01 gubacs/levél) és Nagyerdő (0,03 gubacs/levél).

Itt meg kell azonban jegyezni, hogy szignifikáns eltérések nagyobb denzitások mellett alakultak ki.

A *Neuroterus albipes* gubacsok egyedsűrűségében helyenként is nagy eltérések voltak (0,16 – 0,71 gubacs/levél). E faj gubacsainak nagyfokú aggregációját mutatják a fák között tapasztalt igen nagy (0 – 3,5 gubacs/levél) különbségek is. A két év egészében a helyek között a denzitásokban szignifikáns

különbségeket tapasztaltunk (Kruskal-Wallis teszt: $H=13,52$, $p\leq 0,0036$) (7. ábra) és az évek között e fajnál is jelentős különbségek adódtak. 2005-ben a Kruskal-Wallis teszt a helyek között szignifikáns különbségekre utal, 2006-ban viszont ilyen különbségek nem voltak kimutathatók (3. táblázat). Annak ellenére, hogy Kruskal-Wallis teszt csak 2005-ben mutatott ki szignifikáns eltéréseket, a páronkénti Mann-Whitney tesztek egyes helyek között 2005 mellett 2006-ban is mutattak szignifikáns eltéréseket:

2005 nyár

Dóczy út (1,19 gubacs/levél) > Nagyerdő (0,19 gubacs/levél)

2005 ősz

Botanikus Kert (0,55 gubacs/levél) és Dóczy út (0,43 gubacs/levél) > Nagyerdő (0,10 gubacs/levél).

2006 nyár

Dóczy út (0,57 gubacs/levél) > Nagyerdő (0,18 gubacs/levél)

Neuroterus numismalis. A *Quercus robur* fák levelein élő gubacsképző fajegyüttes domináns fajai közül a vizsgált periódusban e faj gubacsai voltak a legkisebb denzitásban jelen. Bár a helyek között az átlagos denzitásokban nem voltak nagy különbségek (0,02 gubacs/levél – Nagyerdő, 0,13 gubacs/levél – Botanikus Kert), a fák közötti különbségek itt is nagyok voltak (0 – 0,55 gubacs/levél) és bőven meghaladták a helyek közötti eltérések mértékét. A helyek közötti különbségek a Kruskal-Wallis teszt értelmében szignifikánsnak adódtak ($H=10,36$, $p\leq 0,0157$) (7. ábra). Ennek ellenére időpontok szerint vizsgálva megállapítható, hogy ezek a különbségek csak 2005 őszi korlátozódtak. A másik három időpontra elvégzett tesztek nem mutattak szignifikáns eltéréseket (3. táblázat). A tesztekkel összefüggésben, ill. azok ellenére a Botanikus Kertben e faj gubacsainak denzitása mindkét év őszién nagyobb volt (2005: 0,25 gubacs/levél, 2006: 0,02 gubacs/levél), mint a Dóczy úton (2005: 0,02 gubacs/levél, 2006: 0 gubacs/levél) és a Nagyerdőben (2006: 0,01 gubacs/levél).

Bár a *Neuroterus quercusbaccarum* gubacsainak denzitálásában a helyek között csak kis különbségeket tapasztaltam (0,30 gubacs/levél (Dóczy út) – 1,18 gubacs/levél (Botanikus Kert)), a fák közötti különbségek itt a legnagyobbak (0 – 7,36 gubacs/levél), ami e faj gubacsainak nagyfokú aggregációjára utal. Valószínűleg ennek következtében a Kruskal-Wallis teszt a vizsgált helyek között összességében szignifikáns különbségeket nem mutatott ($H=5,835$, $p\leq 0,1199$) (7. ábra). A denzitásokat az egyes időpontokban vizsgálva is csak 2005 őszién voltak szignifikáns különbségek (3. táblázat). A páronként elvégzett Mann-Whitney tesztek ugyan mutattak ki szignifikáns különbségeket, de csak akkor, amikor az egyedsűrűség valamelyik helyen 0 gubacs/levél volt.

4.2.2. Fák közötti és fákon belüli eltérések

A levélgubacs képző fajok helyek közötti variációjának vizsgálatánál már feltűnt, hogy a gubacsos levelek részarányában és a gubacsok denzitásában sok esetben még jelentős eltérések mellett sem adódtak szignifikáns eltérések. Ennek egyik lehetséges oka a fák közötti jelentős különbségek lehetnek.

Debrecen területén a *Quercus robur* fákon felnövekvő gubacsképző fajegyüttesek négy éves vizsgálatának eredményei lehetővé teszik a gubacsos levelek arányában és a gubacsok denzitásában a fák között és fákon belül mutatkozó variáció vizsgálatát is.

9. táblázat. Fontosabb gubacsképző taxonok variációjának mértéke (variációs koefficiens (CV%)) ágak, fák és helyek között (Debrecen 1999 – 2006.).

Év	gubacs	Gubacsos levél %			Gubacs/levél		
		Ágak között	Fák között	Helyek között	Ágak között	Fák között	Helyek között
1999.	<i>N. anthracinus</i>	70,42	43,15	—	77,50	56,99	—
	<i>N. quercusbaccarum</i>	74,60	44,93	—	131,82	63,25	—
	összes	58,13	44,93	—	91,31	45,90	—
2000.	<i>N. anthracinus</i>	50,61	45,37	23,81	44,01	58,24	37,90
	<i>N. numismalis</i>	271,89	222,01	91,61	159,53	189,50	126,24
	<i>N. quercusbaccarum</i>	134,74	113,50	47,32	106,53	127,57	61,01
	összes	47,75	42,77	21,59	42,92	65,56	39,18
2005.	<i>N. anthracinus</i>	—	132,94	39,30	—	137,90	45,88
	<i>N. albipes</i>	—	81,97	49,28	—	120,60	71,41
	<i>N. numismalis</i>	—	176,21	133,30	—	204,90	141,48
	<i>N. quercusbaccarum</i>	—	156,52	65,72	—	182,60	98,35
	összes	—	53,83	30,73	—	88,43	64,75
2006.	<i>N. anthracinus</i>	—	380,24	65,77	—	132,20	78,03
	<i>N. albipes</i>	—	88,37	41,91	—	122,10	67,66
	<i>N. numismalis</i>	—	140,04	65,75	—	190,30	65,05
	<i>N. quercusbaccarum</i>	—	166,06	13,10	—	186,80	59,08
	összes	—	56,32	15,75	—	113,90	38,31

A 9. táblázat adataiból látható, a gubacsos levelek arányában és a gubacsok denzitásában is meglehetősen nagy variáció adódott.

Mint ahogy az várható volt, a nagyobb variációk kisebb egyedsűrűségeknél léptek fel. Pl. a *Neuroterus anthracinus* gubacsok esetében tapasztalt variáció 1999-ben és 2000-ben, amikor az egyedsűrűség meglehetősen nagy volt (0,365 és 2,554

gubacs/levél), sokkal kisebb volt, mint a 2005-ben és 2006-ban sokkal kisebb denzitások idején (0,008 – 0,016 gubacs/levél). Hasonló jelenséget tapasztaltam más fajok esetében is.

Ugyanakkor a variációs koefficiensek alakulásában megfigyelhetőek jellegzetes, fajtól függő különbségek is. Az előző fajjal ellentétben a *Neuroterus quercusbaccarum* gubacsai esetében kapott értékek a fákon belül és a fák között minden évben nagyok voltak (9. táblázat), sőt azokban az években, amikor a denzitás igen nagy volt (2005 és 2006), tapasztaltuk a legnagyobb variációt.

A domináns fajok és az összes gubacs esetében egyaránt megállapítható, hogy a variációs koefficiensek egy-két kivételtől (ezek a *N. anthracinus* gubacsainál voltak) eltekintve az egyedsűrűségek tekintetében voltak a nagyobbak. A gubacsos levelek arányában mutatkozó kisebb variáció valószínűleg azzal magyarázható, hogy a leveleken gyakran ugyanazon faj több gubacsa is fejlődik, de ez a gubacsos levelek arányában csak egy levélként szerepel. Ez különösen igaz a *N. quercusbaccarum* gubacsai esetében, ahol 2005-ben és 2006-ban a denzitások alapján számított értékek jóval meghaladták a gubacsos levelek aránya alapján számítottakat.

A variációk forrását összehasonlítva megállapítható, hogy ez a helyek között mind a gubacsos levelek arányában, mind a gubacsok denzitásában sokkal kisebb volt, mint a fák között tapasztaltak.

4.2.3. A levelek közötti megoszlások

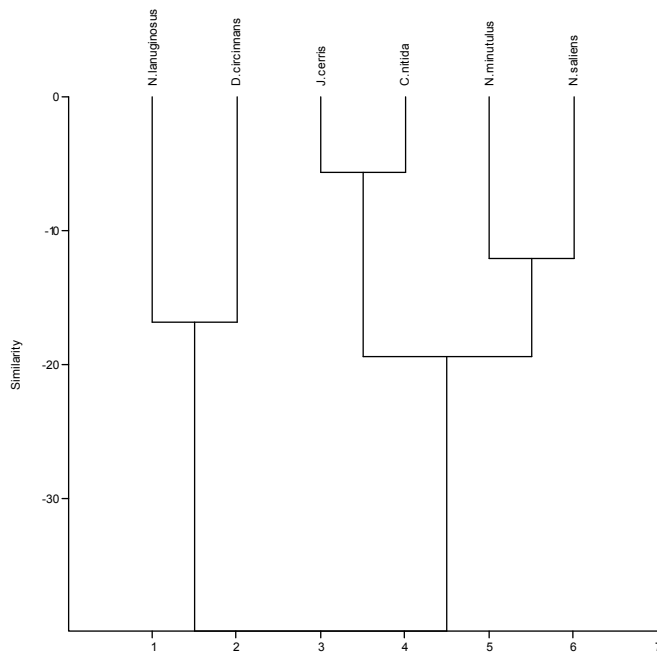
4.2.3.1. A fontosabb gubacsképző fajok levelenkénti megoszlása

A vizsgált fákon nagyobb egyedszámban jelen levő fajok gubacsainak levelenkénti megoszlásának vizsgálata információt szolgáltat a nőstény egyedek pete-, ill. tojásrakásának módjáról. Bár az irodalomban vannak utalások arra vonatkozóan, hogy a levélgubacsok megoszlása tekintetében jelentős mértékű aggregáció tapasztalható, ennek számszerű mértékéről, ill. a fajok közötti különbségekről azonban kevés információ áll rendelkezésünkre. E hiányosság mérséklésére végeztem vizsgálatokat a síkfőkúti cseres tölgyes erdő *Quercus cerris* és *Quercus petraea* fáin, valamint Debrecen és Balassagyarmat térségében található *Quercus robur* fákon.

Quercus cerris fák levelei

A csertölgyek levelein előkerült 10 faj közül azon 6 faj levelenkénti megoszlását vizsgáltam, melyek esetében az előkerült gubacsok száma elérte, vagy meghaladta a 25-öt. Ez alapján a vizsgálatba felvett fajok az egyedszám csökkenő sorrendjében a következők voltak: *Janetia cerris*, *Neuroterus saliens*, *N. lanuginosus*, *Chilaspis nitida*, *Dryomyia circinnans*.

Összességében megállapítható, hogy kisebb-nagyobb aggregáció a vizsgált fajok mindegyikénél tapasztalható. A 6 fajból nem volt egyetlen egy sem, melynél a gubacsok csak egyesével fordultak volna elő. Ugyanakkor a felmérések során négy olyan faj is előkerült (*Janetia cerris*, *Neuroterus minutulus*, *N. lanuginosus* és *Dryomyia circinnans*), melyeknél előfordultak 10-nél több gubacsot hordozó levelek.



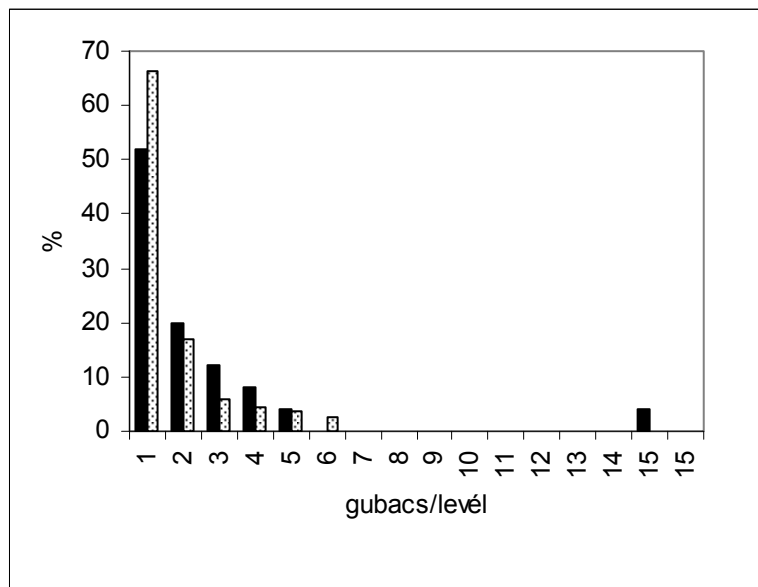
8. ábra. Gyakoribb fajok levelenkénti megoszlásának Cluster analízise (Ward - módszer).

A gubacsok levelenkénti megoszlásának vizsgálata arra is felhívja a figyelmet, hogy a levelenkénti nagyobb gubacsszámok nem tekinthetők a nagyobb egyedszámok egyszerű következményeinek. Bár a *Janetia cerris* esetében a gubacsok nagy száma (589 gubacs) együtt járt a levelenkénti kimagaslóan nagy egyedsűrűségekkel (220 gubacsos levélből 10 esetben volt az egyedsűrűség 10 gubacs/levél, vagy annál nagyobb), a sokkal kisebb egyedszámban előkerült *Neuroterus minutulus* (60 gubacs) és *Dryomyia circinnans* (68 gubacs) esetében szintén előfordultak a 10 gubacs/levél értéket meghaladó levelek. Ez egyértelműen arra utal, hogy az aggregációs hajlam – bár nyilván befolyásolja az egyedsűrűség – valószínűleg egy, a fajra jellemző tulajdonság. A gubacsképző fajok aggregációs hajlamának értékelése során azt is figyelembe kell venni, hogy a gubacsok tapasztalt

megoszlása a nőstények pete-, vagy tojásrakási viselkedésének és a lerakott peték, vagy tojások kikelési és fejlődési sikerének az eredménye.

A 6 faj esetében a levelenkénti gubacsszámokra elvégzett Cluster analízis (Ward módszer) két nagy cluster, azaz három csoport jelenlétét mutatta ki.

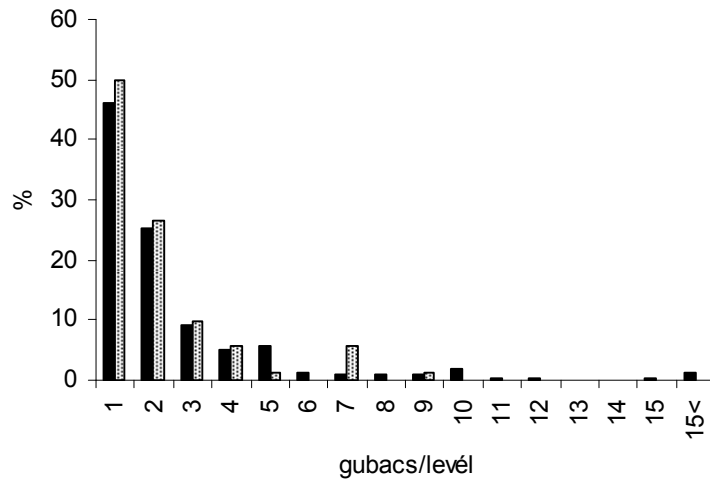
Az 1. csoportot a viszonylag kisebb aggregációs hajlammal jellemezhető fajok alkotják. A csoportot alkotó négy faj két további kisebb csoportot alkot. A *Neuroterus minutulus* és *N. saliens* gubacsokra csak kis mértékű aggregáció a jellemző. Mindkét faj esetében megfigyelhető a magányos gubacsok jelentős részaránya (52,0 – 66,5%) és 5 gubacs/levél értéknél nagyobb gubacsszámok igen kis előfordulási gyakorisága (9. ábra).



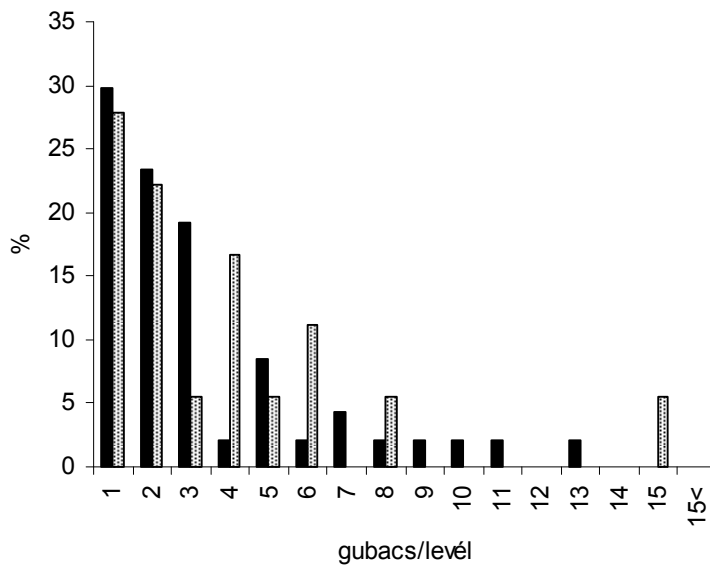
9. ábra. Gubacsok levelenkénti megoszlása *Quercus cerrisen* – 1. 1. csoport (jelölések ■ *N. minutulus*, ▨ *N. saliens*).

Az 1. csoport másik alcsoportját *Janetia cerris* és *Chilaspis nitida* fajok alkotják. E fajoknál a magányos gubacsok számának csökkenése mellett jelentősen megnövekedett az 5 gubacs/levél értéknél nagyobb denzitású levelek részesedése (10. ábra).

A 2. csoportot (11. ábra) a nagy aggregációs hajlamú *Neuroterus lanuginosus* és *Dryomyia circinnans* fajok alkotják. Az 1 gubacsot tartalmazó levelek aránya igen kicsi (27,78 – 29,79%), viszont jelentős a részesedése az 5, vagy több gubaccsal rendelkező leveleknek. Mindkét fajnál előfordultak ≥ 10 gubacs/levél értékek is.



10. ábra. Gubacsok levelenkénti megoszlása *Quercus cerrisen* – 1. 2. csoport (jelölések: ■ *Janetia cerris*, ▨ *Chilaspis nitida*).



11. ábra: Gubacsok levelenkénti megoszlása *Quercus cerrisen* – 2. csoport (jelölések: ■ *Neuroterus lanuginosus*, ▨ *Dryomyia circinnans*).

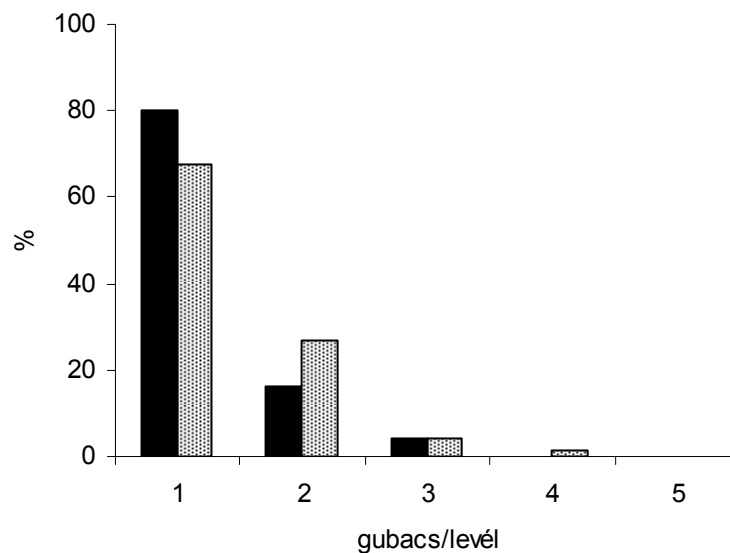
A levélméret kategóriák tekintetében a gubacsok eloszlásában nem tapasztaltunk szignifikáns eltéréseket. Kivételt ez alól egyedül a *Neuroterus*

anthracinus képez, ahol kis levelekben a megoszlás eltér a közepes és nagyméretű levelekben tapasztaltaktól. Az eltérés azonban valószínűleg ténylegesen nem áll fenn, hiszen a gubacsos kis levelek száma nagyon kicsi volt (5 db.).

***Quercus petraea* fák levelei**

A *Quercus petraea* fák levelein csak 3 faj (*Andricus curvator*, *Neuroterus quercusbaccarum* és *N. anthracinus*) gubacsai kerültek elő 25 gubacsot, vagy azt meghaladó számban.

A három faj gubacsainak levelenkénti megoszlására a csertölgyeken vizsgált fajok többségéhez képest kisebb mértékű aggregáció volt a jellemző. A gubacsok levelenkénti maximális száma az *A. curvator* esetében 4, a *N. anthracinus* esetében pedig 3 volt (12. ábra). A *N. quercusbaccarum* esetében is csak két esetben fordult elő 5 gubacsnál többet tartalmazó levél.



12. ábra. Gubacsok levelenkénti megoszlása *Quercus petraean* (jelölések: ■ *Neuroterus anthracinus*, ▨ *Andricus curvator*).

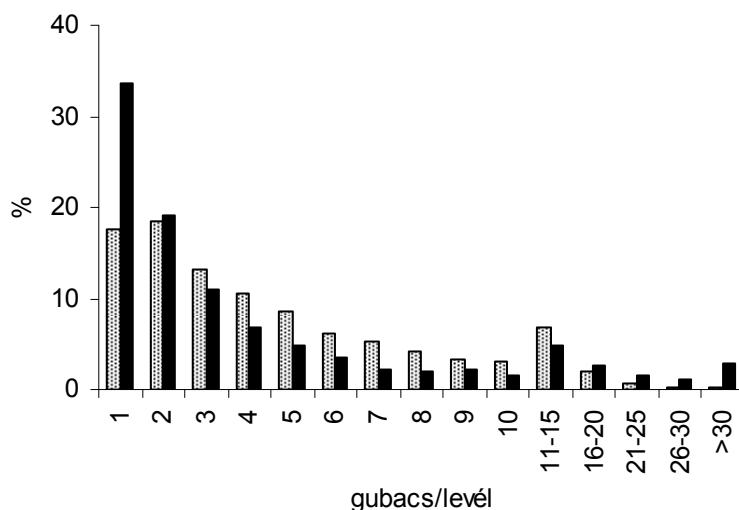
A két utóbbi esetben tapasztaltak azért is meglepőek, mert a debreceni és balassagyarmati *Quercus robur* fák levelein mindkét faj gubacsainak igen erőteljes aggregációját tapasztaltam (lásd később). Bár az előkerült gubacsok száma

lényegesen kisebb volt (31 és 78 gubacs), a megoszlásbeli eltérések valószínűleg az eltérő, egyébként kevésbé preferált tápnövényrel is magyarázhatók.

Quercus robur fák levelei

A *Quercus robur* fák levelein felnövekvő gubacsképző fajegyüttes meghatározó fajainál és alakjainál nagyfokú aggregációt tapasztaltam.

2005-ben és 2006-ban a fajegyüttes meghatározó fajainak megoszlása nagy hasonlóságot mutatott. A domináns fajok szinte midegyikénél előfordultak 10 gubacs/levél értéket meghaladó levelek is. Ez különösen igaz a *Neuroterus anthracinus* és *N. quercusbaccarum* esetében, ahol ezek a levelek meglehetősen nagy számban voltak jelen (13. ábra).

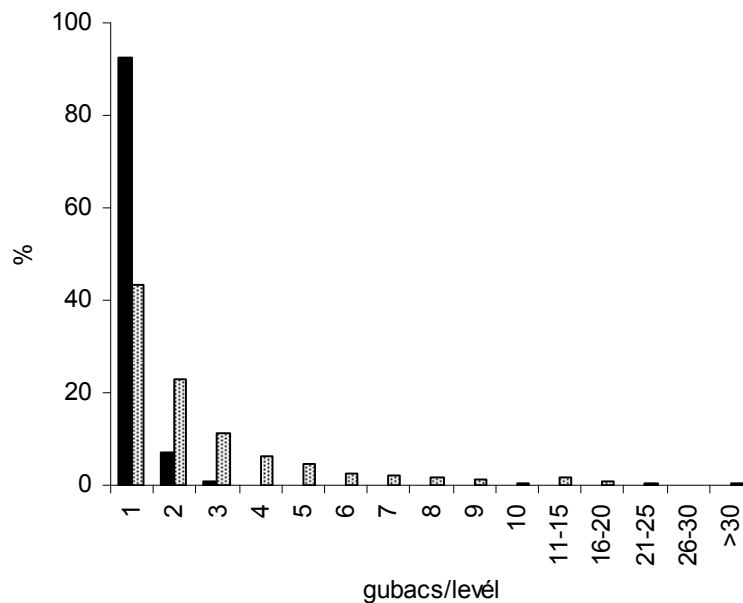


13. ábra. A *Neuroterus anthracinus* és *N. quercusbaccarum* gubacsos levelek megoszlása (Debrecen, 2000 – 2006., jelölések: ■ *N. quercusbaccarum*, ▨ *N. anthracinus*).

A síkfőkúti erdő *Quercus petraea* fáin is jelentősebb számban előkerült fajok (*N. anthracinus*, *N. quercusbaccarum*) esetében valószínűleg a nagyobb egyedsűrűség és az eltérő tápnövény következtében a levelenkénti megoszlások lényegesen eltértek, megjelentek és relatíve jelentős számban voltak jelen a nagyobb gubacs/levél értékek (13. ábra).

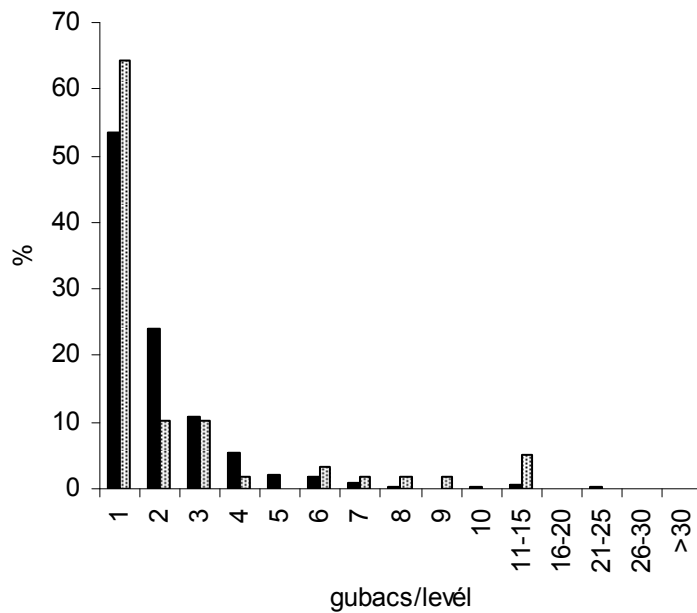
A felmérések során két olyan faj gubacsai kerültek elő, melynek ivaros és agam alakja egyaránt levélgubacsot képez. Az adatok azt mutatják, hogy a két generáció a gubacsok számában és levelenkénti megoszlásában egyaránt jelentősen eltért.

A *Neuroterus albipes* ivaros nemzedéke az egyedsűrűséget tekintve gyenge, ivartalan nemzedéke viszont feltűnően erős volt. Annak ellenére, hogy a gyengébb ivaros nemzedék gubacsai is jelentős számban kerültek elő, e nemzedékre az a jellemző, hogy a gubacsok többnyire egyedül fejlődnek és a 3 gubacs/levél értékek is igen ritkák. Ezzel szemben a feltűnően erős ivartalan nemzedék gubacsai lognormál eloszlás mellett sokszor igen nagy aggregációban is előfordultak (14. ábra).



14. ábra. *Neuroterus albipes* két nemzedékének levelenkénti megoszlása (Debrecen, 2005 – 2006., jelölések: ■ ivaros nemzedék, ▨ ivartalan nemzedék).

Az előző fajjal ellentétben a *N. numismalis* esetében az ivaros nemzedék is erős volt, gyakran meglehetősen nagy levelenkénti gubacsszámokkal (15. ábra). Az ivartalan nemzedék gubacsai nem sokkal több kerültek elő mint a *N. laeviusculus* esetében. Ennek ellenére a gubacsok megoszlásában lényeges eltérés tapasztalható, hiszen lényegesen nagyobb volt a több gubacsot tartalmazó levelek száma, sőt előfordultak 10 gubacs/levél értéket meghaladó levelek is. A két faj gyengébb nemzedéke gubacsainak eltérő megoszlása arra is felhívja a figyelmet, hogy a gubacsok levelenkénti számának növekedése nem csak a nagyobb egyedsűrűség eredménye, hanem jelentősek lehetnek a pete-, vagy tojásrakó nőstények stratégiájában mutatkozó eltérések is.



15. ábra. *Neuroterus numismalis* két nemzedékének levelenkénti megoszlása (Debrecen, 2005 – 2006., jelölések: ■ ivaros nemzedék, ▨ ivartalan nemzedék).

4.2.3.2. Az időpontok közötti különbségek

A 2005-ben és 2006-ban végzett felmérések lehetőséget nyújtottak annak vizsgálatára is, hogy a domináns fajok gubacsainak megoszlásában vannak-e a két év, ill. az évszakok között különbségek. Ennek során az időpontokra kapott megoszlás adatokat χ^2 próbával hasonlítottam össze (10. táblázat).

A gyakoribb fajok közül a *Neuroterus anthracinus*, a *N. numismalis* ivaros és agam nemzedéke, valamint a *N. albipes* ivaros nemzedéke esetében a megoszlásokban az évek, ill. az időpontok tekintetében szignifikáns eltérések nem, vagy csak néhány esetben adódtak.

A *N. anthracinus* gubacsok levelenkénti megoszlásában csak 2006 nyári időszakában volt különbség. A 2005 nyarán tapasztalt igen kis egyedsűrűség (0,03 gubacs/levél) 2006 nyarára jelentősen megnövekedett (0,212 gubacs/levél), ami együtt járt a levelenkénti nagyobb gubacsszámú levelek megjelenésével (5,66%) és feltételezhetően ez is hozzájárult a megoszlásokban mutatkozó szignifikáns eltérés kialakulásához.

A *N. numismalis* esetében csak az ivaros nemzedék gubacsában mutatkozott két alkalommal szignifikáns eltérés. Csak 2006 ősze tért el ez év nyaratól és 2005

10. táblázat. Domináns fajok levelenkénti megoszlásának összehasonlítása időpontok szerint (Chi² próbák, vastagítva a szignifikáns eltérések).

N. anthracinus

Időpontok		Chi ²			
		2005 nyár	2005 ősz	2006 nyár	2006 ősz
p<	2005 nyár		3,16	19,57	12,07
	2005 ősz	0,53		16,84	11,72
	2006 nyár	0,02	0,05		12,65
	2006 ősz	0,15	0,16	0,18	

N. quercubaccarum

Időpontok		Chi ²			
		2005 nyár	2005 ősz	2006 nyár	2006 ősz
p<	2005 nyár		28,29	75,56	38,57
	2005 ősz	0,01		62,11	20,82
	2006 nyár	0	0		28,52
	2006 ősz	0	0,11	0,01	

N. albipes ivaros

Időpontok		Chi ²			
		2005 nyár	2005 ősz	2006 nyár	2006 ősz
p<	2005 nyár		-	-	-
	2005 ősz	-		1,65	0,38
	2006 nyár	-	0,44		3,61
	2006 ősz	-	0,54	0,17	

N. albipes ivartalan

Időpontok		Chi ²			
		2005 nyár	2005 ősz	2006 nyár	2006 ősz
p<	2005 nyár		82,19	45,50	52,16
	2005 ősz	0		33,09	26,62
	2006 nyár	0	0,001		24,49
	2006 ősz	0	0,005	0,02	

N. numismalis ivaros

Időpontok		Chi ²			
		2005 nyár	2005 ősz	2006 nyár	2006 ősz
p<	2005 nyár		15,04	6,46	17,25
	2005 ősz	0,13		9,16	12,68
	2006 nyár	0,78	0,24		11,14
	2006 ősz	0,07	0,05	0,05	

N. numismalis ivartalan

Időpontok		Chi ²			
		2005 nyár	2005 ősz	2006 nyár	2006 ősz
p<	2005 nyár		1,33	6,11	3,28
	2005 ősz	0,72		2,63	2,25
	2006 nyár	0,41	0,76		6,11
	2006 ősz	0,77	0,90	0,63	

őszétől. Ez minden bizonnyal összefüggésben van azzal, hogy 2006 őszén az egyedsűrűség nagyon kicsi volt (0,015 gubacs/levél) és 5 gubacs/levél értéket meghaladó levelek nem kerültek elő, míg 2005 nyarán lényegesen nagyobb denzitás (0,059 gubacs/levél) mellett ezek részesedése 10,23% volt. Azt, hogy a nagy gubacsszámú levelek részesedése nem csak az egyedsűrűség függvénye aláhúzni látszik az a tény, hogy ezek részaránya 2006 nyarán igen kis denzitás (0,011 gubacs/levél) mellett is viszonylag nagy (6,67%) volt. Az ivartalan nemzedék gubacsainak kis száma is szerepet játszhatott abban, hogy a megoszlásokban szignifikáns eltérések nem mutatkoztak.

A *N. albipes* ivaros nemzedékében sem tapasztaltam a megoszlásokban szignifikáns különbségeket. Ez 2005 nyarán és 2006 nyarán nem is meglepő, hiszen az egyedsűrűségek igen kicsik voltak (0,002 és 0,009 gubacs/levél). Az a tény viszont, hogy 2006 őszén a jelentősen megnövekedett egyedsűrűség (0,025 gubacs/levél) ellenére sem volt eltérés és 5 gubacs/levél értékek nem fordultak elő, ismét csak azt sugallja, hogy a gubacsok megoszlásában az egyedsűrűség csak kisebb szerepet játszik.

A *N. albipes* ivartalan nemzedéke, valamint a *N. quercusbaccarum* nagy egyedsűrűségben jelen levő gubacsainak eloszlásában viszont az időpont tekintetében jelentős különbségek mutatkoztak.

A *N. quercusbaccarum* gubacsainak megoszlására jellemző, hogy minden időszakban nagy volt az 5 gubacsnál többet hordozó levelek részaránya (7,79 – 32,21%). Ez különösen igaz 2006 nyarára (32,21%), amikor az egyedsűrűség is feltűnően nagy volt (1,203 gubacs/levél). Az adatok alapján úgy tűnik, hogy az egyedsűrűség növekedése e fajnál elsősorban a nagyobb gubacsszámú levelek részesedésének növekedésével járt együtt.

A *N. albipes* ivartalan nemzedéke gubacsainak megoszlásában az előző fajhoz hasonló jelenség tapasztalható, bár a nagy gubacsszámú levelek részaránya – feltehetően a kisebb egyedsűrűségek (0,307 – 0,806 gubacs/levél) eredményeként is – kisebb (6,13 – 17,63%) volt.

4.2.3.3. A helyek közötti különbségek

A vizsgált helyeken található *Quercus robur* fák eltérő korából és eltérő fiziológiai állapotából (eltérő mértékű zavarás) adódóan fellépő élőhelybeli különbségek feltételezhetően a gyakoribb fajok megoszlásában is megmutatkoznak. Ez alapján a 2005 – 2006 évek adatai alapján elvégeztem a legfontosabb fajok levelenkénti megoszlásában a négy vizsgált hely összehasonlítását is (11. táblázat).

A *N. anthracinus* gubacsos levelek megoszlása tekintetében szignifikáns eltérések csak a Dóczy út és a Botanikus Kert, valamint Ökológia esetében voltak. Ez minden bizonnyal abból adódik, hogy az 5-nél több gubacsot tartalmazó levelek aránya a Dóczy út fáin lényegesen nagyobb volt (6,80%), mint a másik két helyen (1,02-1,35%).

11. táblázat. Domináns fajok levelenkénti megoszlásának összehasonlítása helyek szerint (Chi² próbák, vastagítva a szignifikáns eltérések).

N. anthracinus

Helyek		Chi ²			
		Bot.Kert	Dóczy út	Ökológia	Nagyerdő
p<	Bot.Kert	25,21	7,55	3,13	
	Dóczy út	0	22,34	16,57	
	Ökológia	0,27	0,01		7,56
	Nagyerdő	0,79	0,06	0,27	

N. quercusbaccarum

Helyek		Chi ²			
		Bot.Kert	Dóczy út	Ökológia	Nagyerdő
p<	Bot.Kert		18,05	62,88	136,16
	Dóczy út	0,20		31,26	54,51
	Ökológia	0	0,01		68,89
	Nagyerdő	0	0	0	

N. albipes ivaros

Helyek		Chi ²			
		Bot.Kert	Dóczy út	Ökológia	Nagyerdő
p<	Bot.Kert		2,84	2,07	3,87
	Dóczy út	0,24		5,92	0,02
	Ökológia	0,35	0,01		5,57
	Nagyerdő	0,14	0,90	0,02	

N. albipes ivartalan

Helyek		Chi ²			
		Bot.Kert	Dóczy út	Ökológia	Nagyerdő
p<	Bot.Kert		33,08	35,68	99,92
	Dóczy út	0		34,41	146,29
	Ökológia	0	0		131,56
	Nagyerdő	0	0	0	

N. numismalis ivaros

Helyek		Chi ²			
		Bot.Kert	Dóczy út	Ökológia	Nagyerdő
p<	Bot.Kert		5,08	9,00	6,54
	Dóczy út	1,00		5,21	5,59
	Ökológia	0,53	0,52		3,24
	Nagyerdő	0,77	0,35	0,69	

N. numismalis ivartalan

Helyek		Chi ²			
		Bot.Kert	Dóczy út	Ökológia	Nagyerdő
p<	Bot.Kert		1,09	5,02	15,60
	Dóczy út	0,98		1,67	0,31
	Ökológia	0,66	0,80		16,52
	Nagyerdő	0,03	0,96	0,01	

A *N. quercusbaccarum* gubacsok megoszlásában szinte minden párosításban szignifikáns eltérések mutatkoztak. Ez arra utalhat, hogy e faj nőstényei az eltérő környezeti adottságokra reagálva eltérő peterakási stratégiával jellemezhetők. Egyedül a Botanikus Kert és a Dóczy út fáin volt hasonló megoszlás, ez viszont feltehetően nem az élőhelyek különbözőségével magyarázható. E két helyen voltak a legkisebbek az átlagos denzitások és ezzel párosulva itt voltak a legnagyobbak az 5 gubacsnál többet hordozó levelek részarányai (30,11 – 39,03%).

A *N. albipes* ivaros és agam alakja esetében a megoszlások területek közötti alakulásában eltérő tendencia tapasztalható. Az ivaros nemzedék gubacsai esetében max. 3 gubacs/levél értékek fordultak elő, az átlagos denzitások kicsik voltak. Csak az Ökológia tért el szignifikánsan a Nagyerdőtől és a Dóczy úttól. Ez egyértelműen annak tulajdonítható, hogy az Ökológia fáin csak magányos gubacsok kerültek elő.

Az ivartalan nemzedék gubacsainak megoszlása viszont nagyobb átlagos egyedsűrűségek mellett a helyek között igen jelentős különbségeket mutatott. A nagy eltéréseket húzza alá az is, hogy az 5 gubacsnál több gubacsot hordozó levelek részarányában is igen nagy eltérések voltak (Nagyerdő: 1% - Dóczy út: 16,17%). A nagy gubacsszámú levelek zavarásnak erősebben kitett élőhelyeken tapasztalt nagyobb részesedése arra is utalhat, hogy feltételezhetően kevesebb a lárvák fejlődéséhez megfelelő levél, így a nőstények a peterakás során a kevesebb megfelelő levélbe nagyobb számú petét raknak.

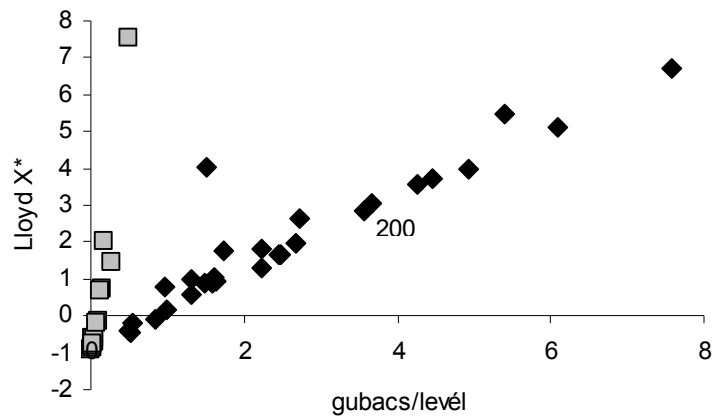
A *N. numismalis* erősebb, ivaros nemzedéke gubacsainak megoszlásában a helyek között szignifikáns eltérések nem mutatkoztak. Ennek ellenére feltűnő, hogy az 5-nél több gubacsot hordozó levelek részesedésében az előző fajéval ellentétes tendenciát tapasztaltam: addig amíg a Dóczy úton ilyen levelek nem kerültek elő, a Nagyerdőben volt ezek részesedése a legnagyobb (10,00%). Az ivartalan nemzedéket tekintve néhány esetben szignifikáns eltérések voltak, de ezeket nagyon óvatosan kell kezelni. A Botanikus Kert, a Dóczy út és az Ökológia fáin az átlagos egyedsűrűség kicsi volt, ami a gubacsos levelek igen kis számával járt együtt (1 – 11 levél). 1-2 nagyobb gubacsszámú levél felbukkanása ez által aránytalanul nagy részesedést okoz (>5 gubacs levél, Ökológia: 33,33% , Botanikus Kert: 27,27%).

Összességében úgy tűnik, hogy a meghatározó fajok a lárvák megoszlását tekintve eltérően reagálhatnak a fák korából és zavarásának mértékéből adó eltérő fiziológiai állapotára.

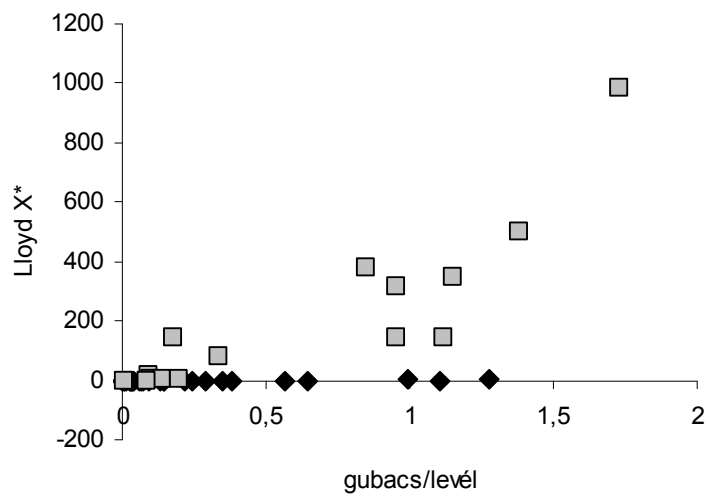
4.2.3.4. A megoszlások egyedsűrűség függése

Ismert, hogy az egyedek aggregációjának egyik mértéke lehet a Lloyd féle zsúfoltsági index. A debreceni 2000. és 2005-2006. évi adatok alapján úgy tűnik, hogy a meghatározó, nagyobb egyedsűrűségben jelen levő fajok eltérő aggregációval jellemezhetők. A *Neuroterus anthracinus* és *N. numismalis* gubacsai aggregációja kisebb mértékű (Lloyd X < 15), ezzel szemben a *N. quercusbaccarum* és *N. albipes* esetében a zsúfoltság igen nagy (a Lloyd X maximális értéke > 300).

N. anthracinus



N. quercusbaccarum



16. ábra. A *Neuroterus anthracinus* és *N. quercusbaccarum* gubacsok Lloyd féle zsúfoltsági indexének változása az egyedsűrűség növekedésével (Debrecen, jelölések: ◆ 2000., □ 2005-2006.).

megállapítható, hogy a 2005 – 2006 időszakban a zsúfoltság, és ezzel együtt az aggregáció mértéke jóval nagyobb volt.

12. táblázat. Levélgubacsok %-os megoszlása a denzitás függvényében (Debrecen, 2005-2006.).

	denz.kateg. (gubacs/levél)	összes levél (db)	gubacs/levél					
			1	2-5	6-10	11-15	16-20	21-
N. anthracinus	0,01-0,10	238	62,18	37,82	0	0	0	0
	0,11-0,50	473	49,26	47,99	2,54	0,21	0	0
	0,51-	146	41,10	50,00	8,22	0,68	0	0
	összes	857	51,46	45,51	2,80	0,23	0	0
N. numismalis	0,01-0,10	125	71,20	25,60	2,40	0,80	0	0
	0,11-0,50	102	50,00	47,06	2,94	0	0	0
	0,51-	83	32,53	59,04	6,02	1,20	1,20	0
	összes	310	53,87	41,61	3,55	0,65	0,32	0
N. quercusbacc.	0,01-0,10	70	62,86	35,71	1,43	0	0	0
	0,11-0,50	312	51,92	41,03	4,49	0,96	0,64	0,96
	0,51-1,00	210	30,48	44,29	10,95	4,76	2,86	6,67
	1,01-2,00	347	25,36	42,36	15,27	4,32	3,46	9,22
	2,01-	544	18,38	42,46	14,89	9,19	4,60	10,48
	összes	1483	30,88	42,08	11,60	5,26	3,03	7,15
N. albipes	0,01-0,10	33	72,73	24,24	3,03	0	0	0
	0,11-0,50	583	57,98	38,42	3,09	0,51	0	0
	0,51-1,00	762	38,58	48,56	9,97	1,18	0,79	0,92
	1,01-2,00	520	35,38	51,54	10,19	2,31	0,38	0,19
	2,01-	269	19,33	46,10	19,70	4,83	2,97	7,06
	összes	2167	41,16	45,87	9,28	1,71	0,74	1,25

A *Neuroterus anthracinus* gubacsainak zsúfoltsága a denzitás növekedésével mindkét évben nőtt, de ennek mértékében a két időszakban igen lényeges eltérést tapasztaltunk. Addig amíg 2000-ben igen nagy egyedsűrűség mellett a zsúfoltsági index értékei fokozatosan növekedtek, a 2005-2006-os időszakban ez az érték sokkal kisebb egyedsűrűség mellett igen drasztikusan növekedett (16. ábra). Ugyanakkor a gubacsos levelek részesedése 2000-ben 30,55-44,93% között változott, szemben a 2005-2006 évekből tapasztaltakkal, amikor a részesedés általában 20%-nál kisebb volt, és csak két fa esetében tapasztaltam ennél nagyobb értéket (4. és 5. táblázat). Ezek alapján úgy tűnik, hogy a nőstények a tojásrakás során 2005-ben és 2006-ban a levelek között sokkal nagyobb mértékben szelektáltak, mint 2000-ben. A 12. táblázat adatai arra is utalnak, hogy denzitás növekedésével a magányos gubacsok

számának csökkenésével a 2-10 gubacsot tartalmazó levelek részesedése növekedett meg.

A *Neuroterus numismalis* gubacsok zsúfoltsága mindkét időszakban, de különösen 2000-ben igen kicsi volt. Ez adódott abból, hogy kis denzitások mellett az e faj gubacsjaival fertőzött levelek részesedése is általában 5% alatt volt (4. és 5. táblázat). E tekintetben csak 2005-ben fordult elő néhány fán 10-20% közötti érték, de a Lloyd index ezeknél is kisebb volt, mint 15. Az előző faj esetében megfigyelt tendencia itt is érvényes, hiszen 2000-ben az index értéke még viszonylag nagy egyedsűrűségek esetén is igen kicsi volt, ugyanakkor 2005-ben és 2006-ban sokkal kisebb egyedsűrűségek mellett is jelentős aggregációt tapasztaltunk (17. ábra). Az utóbbi időszakban a zsúfoltság növekedését a magányos gubacsok részesedésének az előző fajénál jóval nagyobb mértékű csökkenése, a 6-10 gubacsot tartalmazó levelek részesedésének nagyobb mértékű növekedése és a >10 gubacsot tartalmazó levelek közel 1%-os részesedése eredményezte (12. táblázat).

A zsúfoltság mértéke egyértelműen a *Neuroterus quercusbaccarum* gubacsai esetében volt a legnagyobb, de a két időszak tekintetében itt is az előző fajokhoz hasonló, de igen markáns tendenciát tapasztaltam (16. ábra). Annak ellenére, hogy a denzitások 2000-ben jóval kisebbek voltak, mint 1 gubacs/levél és a gubacsos levelek részesedése is igen kicsi volt (3,06-6,25%), előfordultak olyan fák, melyeknél az egyedsűrűség viszonylag nagy, a 2005-2006 időszakban tapasztaltakhoz hasonló volt. Ennek ellenére a Lloyd index értéke minden esetben igen kicsi volt (16. ábra), ami arra utal, hogy ekkor a gubacsok nagy része magányosan, vagy levelenként csak kis számban fejlődött. Ennek ellenére az ábra a lépték miatt nem teljesen reális, mert bár az index értékei igen kicsik, ezek a denzitás növekedésével nőttek. A 16. ábráról az is megállapítható, hogy a 2005-2006 időszakban a zsúfoltság még hasonló denzitások mellett is lényegesen nagyobb volt, sőt nagy egyedsűrűségek esetén igen nagy volt. Ebben az időszakban a nagyobb denzitások mellett a gubacsos levelek %-os részesedése is jóval nagyobb volt (átlagosan 10 és 20% közötti, de voltak 50%-nál nagyobb részesedések is – 4. és 5. táblázat). Mindezek alapján úgy tűnik, hogy e faj esetében az egyedsűrűség növekedése az aggregáció mértékének növekedésében és a rendelkezésre álló levelek jobb kihasználásában (gubacsos levelek részesedésének növekedése) egyaránt megvalósul. A denzitás növekedésével a magányos gubacsok részesedése igen nagymértékben csökkent, a 2-5 gubacsot tartalmazóké gyakorlatilag nem, vagy alig változott, míg a nagyobb gubacsszámú levelek aránya igen nagymértékben növekedett (12. táblázat).

A 2000-ben igen kis, 2005 és 2006 években viszont jelentős számban jelenlevő *Neuroterus albipes* gubacsok esetében tapasztaltak több szempontból is eltéréket az előző három fajtól. 2000-ben az igen kis egyedsűrűségek következtében a zsúfoltsági indexek arra utalnak, hogy e faj gubacsai nagyrészt magányosan fordultak elő. Ezzel szemben 2005 és 2006 években amikor a denzitások már jelentősek voltak (max. 0,71 gubacs/levél) és gubacsos levelek részesedése is igen nagy volt (20-69,5%, 4. és 5. táblázat), a zsúfoltság mértéke is nagy volt (17. ábra). Addig, míg a másik három fajnál a zsúfoltsági index többé-kevésbé egyenletesen növekedett, itt kb. 1 gubacs/levél egyedsűrűség értékig gyakorlatilag alig változott, ennél nagyobb denzitásoknál viszont jelentősen megnövekedett (17. ábra). Ezt a

gubacsos levelek igen jelentős részesedésével összevetve úgy tűnik, hogy e faj esetében az egyedsűrűség növekedése elsősorban a gubacsos levelek számának növekedésével járt együtt. Erre utal a nagyobb egyedsűrűségű leveleknek a *N. quercusbaccarum* esetében tapasztaltaknál megfigyelt jóval kisebb részesedése is (12. táblázat).

4.3. Levélnagyság preferencia

A levélgubacsok levelek közötti variációja szempontjából nagy jelentőségű lehet a levelek mérete, mert:

- a nagyobb felület levelenként több gubacs kifejlődését teheti lehetővé és nagyobb gubacsszámok esetén a nagyobb távolságok eredményeképpen a lárvák közötti kompetíció mértéke is kisebb lehet.
- az eltérő méretű levelek tápanyagtartalma és tápanyag ellátottsága eltérő lehet. A különböző méretű levelek eltérhetnek a szilárdító elemek mennyiségében, a szekunder védekező anyagok koncentrációjában.

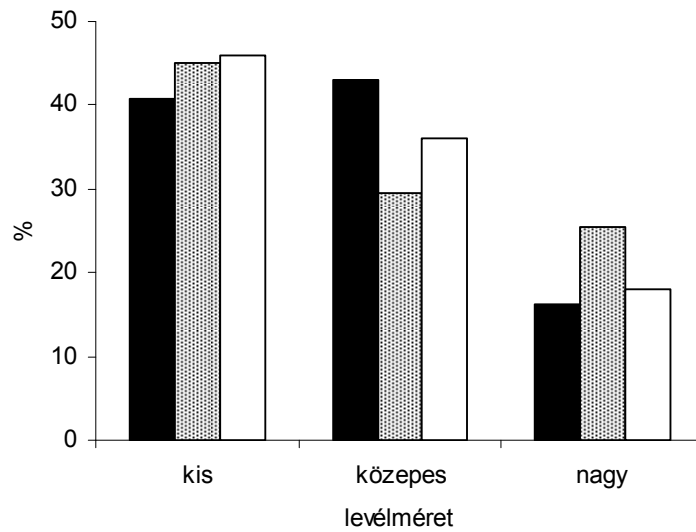
A lárvák szesszilis életmódjából adódóan az esetleg fennálló levélméret preferencia tulajdonképpen a petező, vagy tojást rakó nőstények viselkedésére vezethető vissza.

A levélnagyság preferencia vizsgálata során természetesen nem elegendő csak az adott faj gubacsainak eltérő méretű levelekben történő előfordulását vizsgálni, hanem tesztelni kell, hogy a gubacsok megoszlása mennyire tér el a különböző méretű levelek megoszlásától. A megoszlások összehasonlítását χ^2 próbával végeztem a Síkfőkútról, Debrecenből és Balassagyarmatról származó levélgubacsok esetében. Mivel a tápnövények különbözőek voltak, az eredmények ismertetését növényfajonként végzem.

Levélnagyság preferencia *Quercus cerris* leveleken

A csertölgy levelei esetében a levélnagyság tekintetében meglehetősen nagy méret szerinti variáció tapasztalható és méret szerinti megoszlás eltért más tölgyfajoktól (lásd később). A felmérések adatai szerint a cseres-tölgyes erdő *Quercus cerris* fáin a kis levelek gyakorisága (46%) lényegesen nagyobb volt, mint a közepes (36%) és nagy méretűeké (18%).

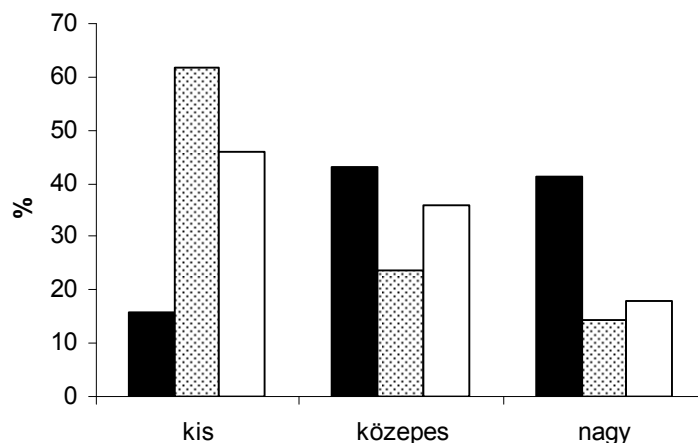
A gubacsképző fajok levélméret preferenciájának vizsgálatába csak azokat a fajokat vettem bele, melyek esetében a gubacsos levelek száma meghaladta a 20-at. Ebből adódóan 8 faj egyedeinek megoszlását vizsgáltam.



18. ábra. Levélgubacsok levélméret szerinti megoszlása - nincs preferencia (Síkfőkút, 1981 – 1985., jelölések: ■ *Janetia cerris*, ▨ *Chilaspis nitida*, □ *Q. cerris* levél).

A vizsgálatok során 5 faj esetében ilyen preferenciát nem tapasztaltam ($\text{Chi}^2 = 1,70 - 5,83$ $p \leq 0,43 - 0,054$). Annak ellenére, hogy az *Eriophyes cerreus* gubacsai a kis levelekben (61,19%), a *Janetia cerris* és *Neuroterus minutulus* gubacsai a közepes méretű levelekben (42,95% és 50%), a *Chilaspis nitida* és *Dryomyia circinnans* gubacsai pedig a nagy levelekben (25,49% és 32,35%) fordultak elő az adott levélméret kategóriánál nagyobb gyakorisággal, a különbségek nem voltak szignifikánsak (18. ábra). Figyelembe véve azt a tényt, hogy e fajok gubacsainak száma nagy volt, ill. nem volt feltűnően kicsi, feltételezhető, hogy ezeknél a növények a pete-, vagy tojásrakás során nem tesznek különbséget a különböző méretű levelek között.

A 8 vizsgált fajból 3 esetében feltételezhető nagy valószínűséggel levélnagyság preferencia. A levelek aszimmetrikus megoszlása (legnagyobb a kis méretű levelek részesedése volt) ellenére a nagy méretű levelek preferálása csak 1 faj esetében mutatható ki, míg 2 faj a közepes méretű leveleket preferálta.



19. ábra: Gubacsképző fajok levélméret preferenciája: a kis és nagy méretű levelek előnyben részesítése (Sikfőkút, 1981 – 1985., jelölések: ■ *Neuroterus lanuginosus*, ▨ *Eriophyes cerreus*, □ *Q. cerris* levél).

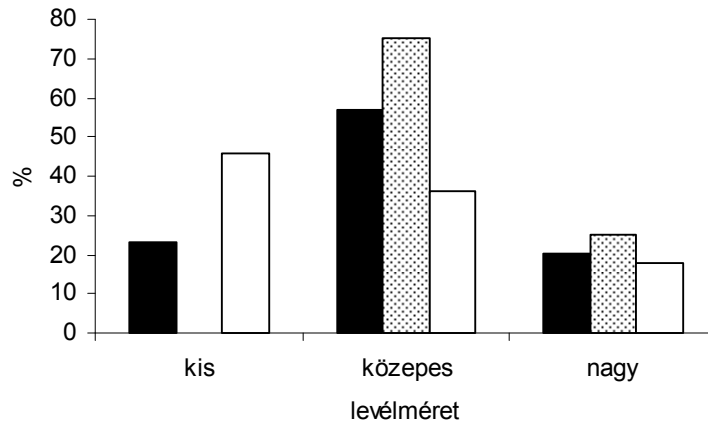
A kis méretű levelek esetében szignifikáns preferenciát egyik fajnál sem tapasztaltam. Az *Eriophyes cerreus* gubacsok kis levelekben tapasztalt gyakorisága ugyan jóval meghaladta a levelek gyakoriságát, ennek ellenére a különbség nem volt szignifikáns (19. ábra).

A közepes méretű leveleket előnyben részesítő két faj is különbözik abból a szempontból, hogy a preferencia mely kategória rovására történik.

A *Neuroterus saliens* esetében a közepes méretű levelek preferálása (56,87%, $\chi^2 = 20,57$ $p \leq 3,41E-05$) mellett a kis levelek kisebb mértékű kerülése (23,03%) a jellemző (20. ábra). A közepes méretű levelek legerőteljesebb előnyben részesítését (75%) a *Contarinia subulifex* esetében tapasztaltuk ($\chi^2 = 18,29$ $p \leq 1,10E-04$), ami a kis levelek teljes elkerülésével járt együtt.

A *Neuroterus lanuginosus* gubacsdarázs fajnál (20. ábra) egyértelműen a kicsik rovására (15,82%) a nagy levelek előnyben részesítése (41,14%) tapasztalható ($\chi^2 = 31,21$ $p \leq 1,67E-07$).

Bár az irodalomban az endofág lárvájú fajok esetében vannak arra utaló adatok, hogy bizonyos nagyságú levelek előnyben részesítése jelentős mértékben függ a denzitás nagyságától, e vizsgálatok eredményei arra utalnak, hogy a levélméret preferencia valószínűleg egy fajra jellemző sajátosság. A nagy számban (>100 gubacs) előkerült négy faj közül kettőnél (*Neuroterus saliens*, *N. lanuginosus*) kimutatható, kettőnél (*Janetia cerris*, *Chilaspis nitida*) nem mutatható ki levélméret preferencia. A kisebb egyedszámban előkerült fajoknál hasonló tendencia tapasztalható. Az utóbbiaknál viszont a kisebb egyedszámok miatt még az esetleges szignifikáns preferencia jelenlétét is óvatosan kell kezelni.



20. ábra. Gubacsképző fajok levélméret preferenciája: a közepes méretű levelek előnyben részesítése (Sikfőkút, 1981 – 1985., jelölések: ■ *Neuroterus saliens*, ▨ *Contarinia subulifex*, □ *Q. cerris* levél).

Az eltérő nagyságú levelek esetében az előkerült fajok számában és a fajegyüttes diverzitásában is különbségek tapasztalhatók.

Annak ellenére, hogy a kis méretű levelek preferálása csak ritkán fordult elő, feltehetően ezek nagy részarányából (46%) adódóan az előkerült fajok száma (10 faj) itt a nagyobb, mint a közepes méretű (8 faj) és nagy (8 faj) leveleken.

A Shannon és Simpson diverzitások a levélméret növekedésével, ha kis mértékben is, de nőttek (Shannon: 1,82; 1,903; 1,956, Simpson: 0,736; 0,786; 0,822), de a Shannon diversitásokra páronként elvégzett t-próbák nem mutattak szignifikáns különbségeket ($t = 0,751 - 1,921$; $p \leq 0,055 - 0,453$). Ennek ellenére a faj- és egyedszámok alapján elvégzett χ^2 próbák a fajegyüttesek összetételében szignifikáns különbségeket mutattak ki ($\chi^2 = 44,083 - 121,68$; $p \leq 1,48E-5 - 7,37E-18$).

A fentiek alapján az eltérő méretű levek lényegesen eltérő fajegyüttesek eltartásában játszanak szerepet, amiben jelentős szerepet játszhat a fajok eltérő levélméret preferenciája és a különböző méretű levelek relatív gyakorisága.

Levélméret preferencia *Quercus robur* leveleken

A leveleken gubacst képező fajok levélméret preferenciájának vizsgálata Debrecen területén 1998-ban és 1999-ben, Balassagyarmaton pedig 2005-ben történt. Mivel az előkerült fajok jelentős része csak kis számban fordult elő, a vizsgálatokat Debrecenben a *Neuroterus quercusbaccarum*, Balassagyarmaton pedig

az előbbi, valamint a *Neuroterus anthracinus* és *N. numismalis* esetében végeztem el.

A *Quercus robur* levelek méretkategóriák szerinti megoszlása (%) a két területen a következő volt:

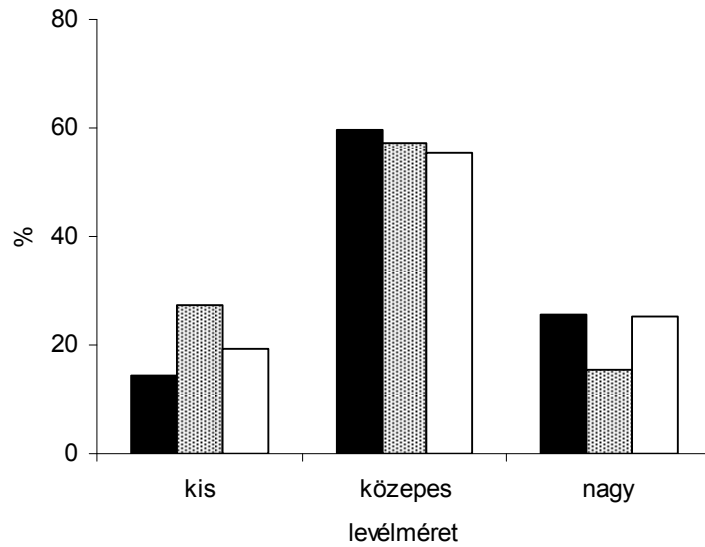
	Kis levél	Közepes levél	Nagy levél
Debrecen	14,44	59,79	25,78
Balassagyarmat	24,00	51,00	25,00

A χ^2 próba értelmében a két helyen a levelek méret kategória szerinti megoszlásában szignifikáns eltérés nem tapasztalható ($\chi^2= 3,108$ $p\leq 0,211$), ezért a levélméret preferencia vizsgálata során a két hely együtt is kezelhető. Ennek ellenére látható, hogy a nagy levelek részesedése a két helyen közel azonos, a kis levelek aránya viszont Debrecenben kisebb.

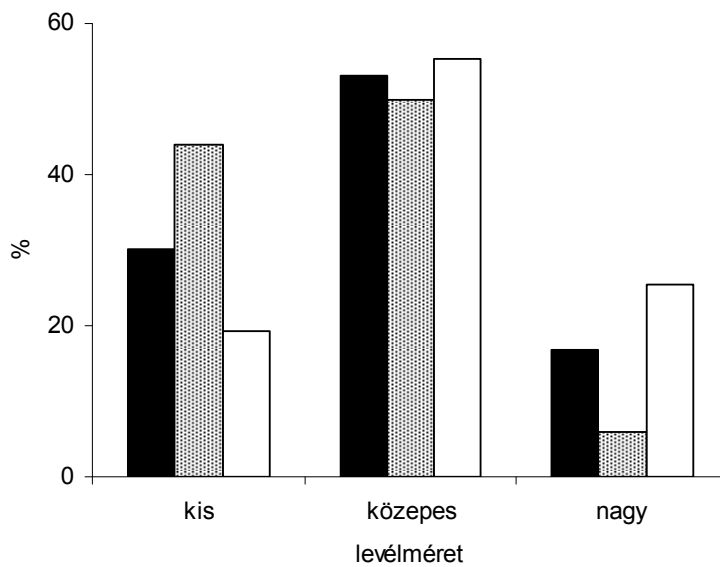
A vizsgált években csak a *Neuroterus quercusbaccarum* gubacsai fordultak mind a két helyen jelentős mennyiségben elő. Az összes gubacsot tekintve egyik helyen sem lehetett levélméret preferenciát kimutatni. A gubacsok eltérő nagyságú levelek közötti megoszlás sem Debrecenben ($\chi^2=4,578$, $p\leq 0,083$), sem Balassagyarmaton ($\chi^2= 2,703$, $p\leq 0,259$) nem tért el szignifikánsan a levelek megoszlásától (21. ábra). Ezen adatok alapján úgy tűnik, hogy e fajnál levélméret szerinti preferencia nem tapasztalható. Ennek ellenére a két hely között szignifikáns eltérés volt ($\chi^2=6,525$ $p\leq 0,038$): a balassagyarmati populáció nőtényei a tojásrakás során a nagy levelek rovására nagyobb mértékben használták ki a kis leveleket, mint a debreceni populáció egyedei .

A *Neuroterus anthracinus* gubacsok tekintetében a balassagyarmati fák levelein levélméret preferencia nem volt kimutatható ($\chi^2= 2,342$, $p\leq 0,310$) (22. ábra). Figyelembe véve azt a tényt, hogy az előző faj megoszlása eltérő helyen és eltérő időben gyakorlatilag nem különbözött, feltételezhető, hogy a gubacsképzők különböző méretű levelekhez való kötődése hely és idő szerint számottevően nem változott. Ezek alapján joggal feltételezhető, hogy a *N. anthracinus* levélméret preferenciájában mutatkozó különbözősége az eltérő tápnövénnyel magyarázható.

A *Quercus robur* fák levelein nagyobb számban előkerült fajok közül csak a *N. numismalis* gubacsok esetében tapasztalható levélméret preferencia (22. ábra). E faj nőtényeinél a kis levelek erőteljes preferálása (44,07%) és a nagy méretű levelek elkerülése (5,93%) tapasztalható ($\chi^2= 22,118$, $p\leq 1,57E-5$).



21. ábra. *Neuroterus quercusbaccarum* gubacsok megoszlása különböző méretű leveleken (jelölések: ■ Debreceen, 1998-1999., ▨ Balassagyarmat, 2005., □ *Q. robur* levelek).



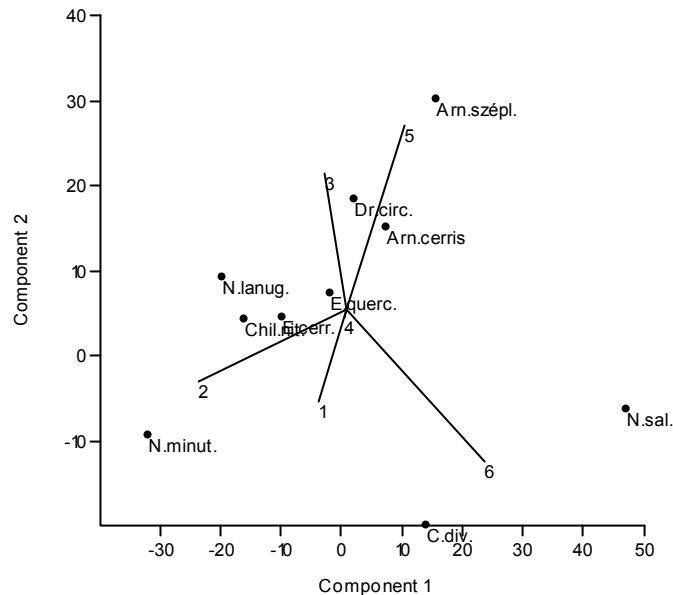
22. ábra. Gubacsok megoszlása különböző méretű *Quercus robur* levelek között (Balassagyarmat, 2005., jelölések: ■ *N. anthracinus*, ▨ *N. numismalis*, □ *Q. robur* levelek).

4.4. Gubacsok megoszlása a levéllemez különböző részein

4.4.1. Gubacsok előfordulási gyakorisága a levéllemez különböző részein

Gubacsok előfordulási gyakorisága *Quercus cerris* levelek különböző helyein

A felmérések adatai szerint a leveleken gubacsot képező fajok nem azonos mértékben használják ki a levéllemez különböző részeit. A különböző fajok levélen belüli helyzetek közötti megoszlásokra elvégzett főkomponens analízis eredménye azt mutatja, hogy a fajok a helyzetek kihasználásában többé-kevésbé jól elkülönülnek (23. ábra).



23. ábra. A *Quercus cerris* leveleken előkerült fajok levélen belüli megoszlására elvégzett főkomponens analízis eredménye és biplotja.

Az analízis során az 1. és 2. főkomponens az összes variáció 86,27%-át fedte le. Az analízisben szereplő 1. főkomponens (az összes variáció 60,74%-a) főleg a levéllemez belső (5-ös és 6-os helyzetek) és középső (2-es helyzet) területeivel, a 2. főkomponens (az összes variáció 25,53%-a) pedig a 3. és 5., valamint a 6. helyzetekkel mutat szoros kapcsolatot. A biplot ugyanakkor arra is

felhívja a figyelmet, hogy az ordinációban a belső-középső és belső-váli helyzetek (5. és 6. helyzet), valamint a külső-középső rész (2. helyzet) játsszák a fő szerepet, az 1. és 3. helyzetek kisebb jelentőségűek, a belső-csúcsi rész (4. helyzet) pedig szinte elhanyagolható. A PCA és a fajok relatív gyakorisága alapján az egyes fajokra, ill. fajcsoportokra a következő megállapítások tehetők:

- a gyakoribb fajok közül a *Janetia cerris* és *Neuroterus saliens* (a két leggyakoribb faj) gubacsai elsősorban az 5-ös és 6-os helyzetekből kerültek elő (*J. cerris* 56,02%, *N. saliens* 96,26%). Ugyanakkor az előbbire jellemző, hogy inkább az 5-ös helyzetben (40,96%), az utóbbiak viszont inkább a 6-os helyzetben (58,33%) fordultak elő.
- a szintén gyakori *Neuroterus lanuginosus* és *Chilaspis nitida* gubacsai a 2-es és 3-as helyzetekben (rendre 51,24 és 46,87%) voltak a legnagyobb arányban.
- a közepes gyakoriságú (41-100 gubacs) fajok közül az *Eriophyes cerreus* gubacsai főleg a levél tövéhez közeli (2. és 3. helyzetek) területekre voltak jellemzőek (rendre 44,78 és 46,66%). A *Neuroterus minutulus* gubacsai viszont főleg a külső- középső (2. helyzet) kerültek elő (52,83%). E csoport többi fajától lényegesen eltért a *Dryomyia circinnans* gubacsok megoszlása, mert ezek elsősorban a belső-középső (5. helyzet) és külső-váli (3. helyzet) levélrészektől kerültek elő (47,50%).
- a ritkább fajok (*Janetia szépligetii*, *Eriophyes quercus* és *Andricus curator*) esetében kapott eredményeket éppen a kis esetszámok miatt óvatosan kell kezelni. Ennek ellenére úgy tűnik, hogy a leveleken belüli helyzetek kihasználása terén e fajok is jól elkülönülnek (23. ábra).

Gubacsok előfordulási gyakorisága *Quercus petraea* levelek különböző helyein

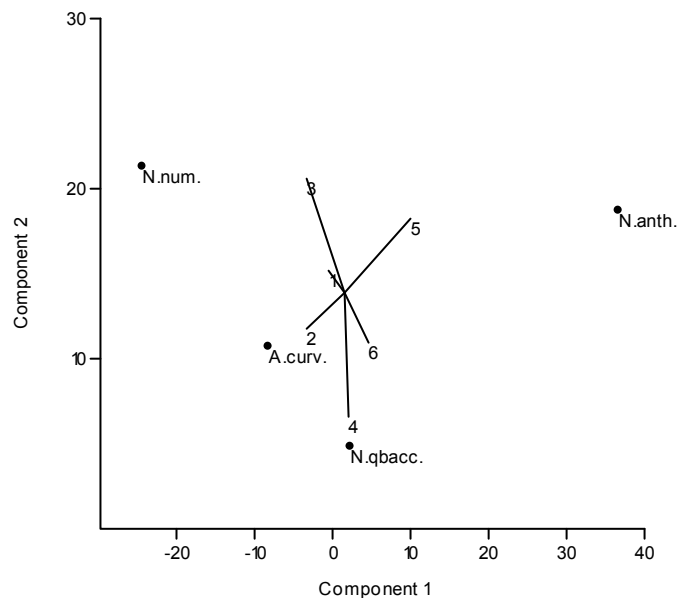
Annak ellenére, hogy a síkfőkúti erdő *Quercus petraea* fái a gubacsok denzitása a csertölgyeken tapasztaltakkal összevetve sokkal kisebb volt, az itt felnövekvő fajok levéllemezen belüli megoszlásában is tapasztalhatók különbségek (23. ábra).

Az analízis során az 1. és 2. főkomponens az összes variáció 87,14%-át lefedte. Az 1. főkomponens (az összes variáció 62,86%-a) főleg a levéllemez belső (5-ös és 6-os helyzetek) területeivel, a 2. főkomponens (az összes variáció 24,27%-a) pedig a 3. és 5. helyzetekkel, valamint a 4. helyzettel mutat szoros kapcsolatot. A biplot ugyanakkor arra is felhívja a figyelmet, hogy a *Quercus cerrisen* felnövekvő fajokkal ellentétben, az ordinációban a külső-váli helyzet (3. helyzet) és a belső helyzetek (4-6. helyzetek játsszák a fő szerepet, a külső-középső (2.) helyzet kisebb jelentőségű, a külső-csúcsi rész (1. helyzet) pedig szinte elhanyagolható. A PCA és a fajok relatív gyakorisága alapján az egyes fajokra, ill. fajcsoportokra a következő megállapítások tehetők:

- az ordináció eredményei azt mutatják, hogy a viszonylag nagy gyakorisággal előkerült *Andricus curator* és *Neuroterus quercusbaccarum*

gubacsok levélen belüli helyzet kihasználása nagyon hasonló volt. Addig, amíg a *N. quercusbaccarum* gubacsok a levéllemez középső részének külső és belső területéről hasonló arányban kerültek elő (28,57 és 26,19%), az *Andricus curvator* gubacsai a külső-középső (35,22%) és belső-középső (20,13%) rész mellett a külső-válli levélrészén is jelentős arányban (23,9%) fordultak elő. A fentieknek kissé ellentmondani látszik, hogy az ordinációban a *N. quercusbaccarum* gubacsok elválása a belső-csúcsi régió (4. helyzet) alapján történik (21. ábra). Ennek oka valószínűleg abban keresendő, hogy itt e faj relatív gyakorisága viszonylag nagy (11,90%), szemben a másik három fajéval (0 – 3,77%).

- A kisebb gyakorisággal előforduló *Neuroterus anthracinus* gubacsai nagyrészt a belső-középső (5. helyzet, 56,41%) és belső-válli (6. helyzet, 17,95%) a jellemzőek. Az igen kis számban előkerült *N. numismalis* gubacsok ilyen megoszlása nem értékelhető.



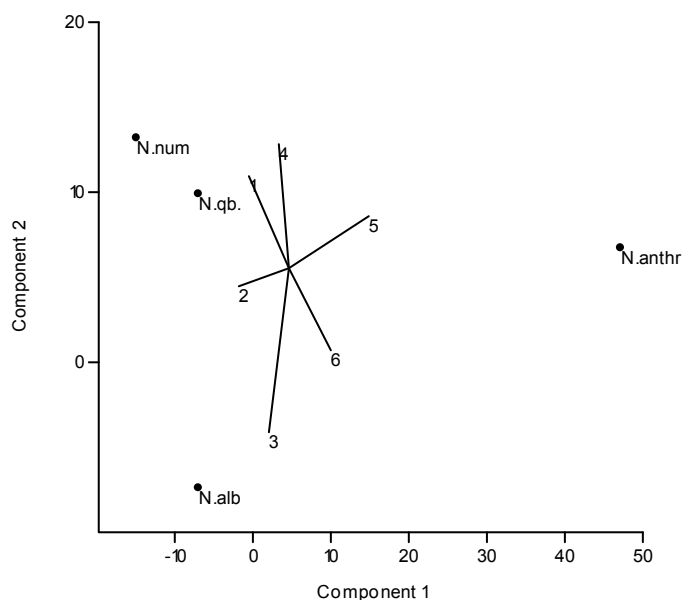
24. ábra. A *Quercus petraea* leveleken előkerült fajok levélen belüli megoszlására elvégzett főkomponens analízis eredménye és biplotja.

Gubacsok előfordulási gyakorisága *Quercus robur* levelek különböző helyein

Az analízis során Debrecen (1998 és 2000), valamint Balassagyarmat (2005) 4 gyakoribb fajára vonatkozó adatait használtuk fel.

Az analízisben az 1. és 2. főkomponens az összes variáció 99,26%-át lefedte. Az 1. főkomponens (az összes variáció 90,26%-a) főleg a levéllemez belső (5-ös és 6-os helyzetek) területeivel, a 2. főkomponens (az összes variáció 9,04%-a) pedig az 1., 3. és 4. helyzetekkel mutat szoros kapcsolatot. Mint a 24. ábrából is látszik az ordinációban minden helyzet körülbelül azonos arányban vett részt. A PCA és a fajok relatív gyakorisága alapján az egyes fajokra, ill. fajcsoportokra a következő megállapítások tehetők:

- a főkomponens analízis eredményei és a relatív gyakoriságok ugyanazt az eredményt adják.



25. ábra. A *Quercus robur* leveleken előkerült fajok levélen belüli megoszlására elvégzett főkomponens analízis eredménye és biplotja.

- a *Neuroterus anthracinus* és *N. albipes* a levélen belüli helyzetek kihasználása terén igen erősen elválnak egymástól és a másik két fajtól. A

Quercus petraea leveleken tapasztaltakhoz hasonlóan a *N. anthracinus* gubacsai itt is belső-középső (5. helyzet, 57,11%) és belső-vállli (6. helyzet, 27,39%) területeken fordultak elő. A *N. albipes* gubacsok jelenléte viszont a külső-középső (2. helyzet, 29,45%) és külső-vállli (3. helyzet, 20,25%) helyzeteken a jellemző.

- a *N. quercusbaccarum* és *N. numismalis* gubacsok viszont nagyon hasonló előfordulásúak (25. ábra). Mindkét faj gubacsai főleg a 2. helyzetben fejlődtek (30,03 és 30,42%), de míg a *N. numismalis* gubacsok az 1. helyzetben lényegesen nagyobb arányban (27,38%) kerültek elő, mint az 5. helyzetben (14,07%), addig a *N. quercusbaccarum* gubacsok esetében e két helyen az előfordulási gyakoriság közel azonos volt (19,04 – 20,55%).

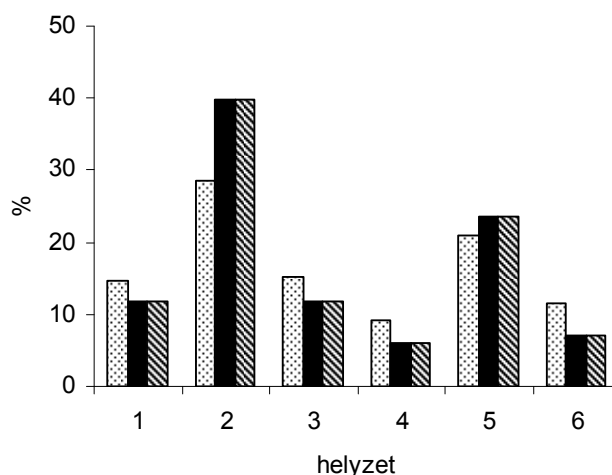
4.4.2. A levélen belüli helyzetek területi részesedései

Mint ahogy az az előzőekből is kitűnt, a gubacsok levelenkénti száma még az egyébként aggregációra nem hajlamos fajok esetében is igen gyakran meghaladja az egyet és gyakran előfordul, hogy ugyanazon levélen több faj gubacsai is megtalálhatóak. Ebből adódóan a lárvák fejlődési sebességét, túlélésük esélyét, azaz a lárvák teljesítményét nagy mértékben befolyásolhatja, hogy a levéllemez melyik részén fejlődnek. Ugyanakkor a kis méretű gubacsokban fejlődő lárvák kompetícióját, vagy együttélését jelentős mértékben befolyásolhatja az, hogy mennyire képesek egymás között felosztani a rendelkezésre álló forrásokat.

A levéllemez felosztása során kapott helyzetek a felosztás jellegéből adódóan természetesen nem azonos területűek, ill. eltérő a levéllemez összes területéből vett részesedésük. Joggal feltételezhető, hogy a nagyobb területű helyzetekben a gubacsok előfordulásának valószínűsége is nagyobb, ezért a gubacsokképző fajok levélen belüli helyzet preferenciájának vizsgálatához ismerni kell az egyes helyek területi részesedését is.

A három tölgyfaj levelein belül a helyzetek területét vizsgálva megállapítható, hogy a 2-es (28,47 – 39,79%) és az 5-ös (21,02 – 23,64%) helyzetek részesedése a legnagyobb. Ez a 2-es helyzet esetében adódik abból, a levélkaréjok nagy része erre a területre esik. A levelek csúcsán és vállán található helyzetek részesedése sokkal kisebb (26. ábra).

Az ugyanazon *Quercus* sectioba tartozó *Quercus petraea* és *Quercus robur* levelek esetében egy adott helyzet egész levélhez viszonyított %-os részesedése gyakorlatilag azonos volt. Ezzel szemben a *Quercus cerris* levelei lényegesen karcsúbbak, ebből adódóan az egyes helyzetek %-os részesedésében is lényeges eltérések adódtak. A karcsúbb levelekből adódóan a középső levélrészek részesedése (2-es helyzet: 28,47%; 5-ös helyzet: 21,02%) részesedése lényegesen kisebb, mint a másik két faj esetében. Ez különösen feltűnő a 2-es helyzet esetében, melynek részesedése a *Quercus robur* és *Quercus petraea* esetében csaknem 40%.



26. ábra. Levélen belüli helyzetek területi részesedése (jelölések: ▨ Quercus cerris, ■ Quercus petraea, ▩ Quercus robur).

4.4.3. Gubacsképző fajok levélen belüli helyzet preferenciája

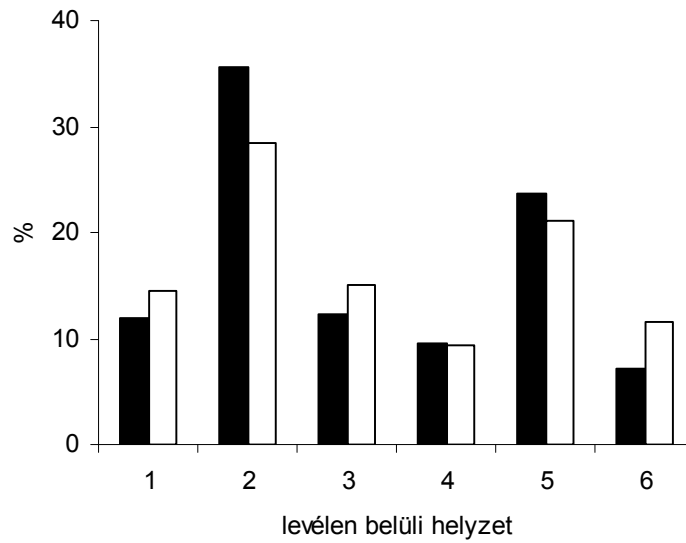
A levélgubacsok levélen belüli helyzetek szerinti megoszlását a következőkben tápnövény fajok alapján tárgyalom.

Helyzetpreferencia *Quercus cerris* leveleken

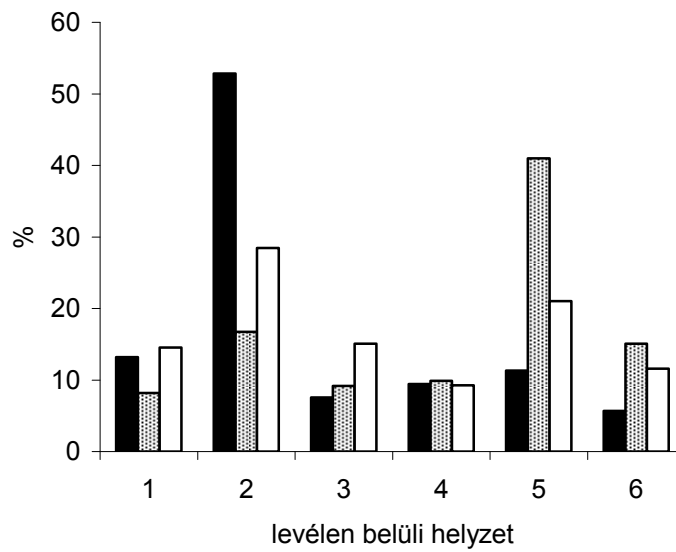
A vizsgálatok során 6 gyakoribb, nagyobb egyedsűrűségben jelen levő faj megoszlás viszonyait vettem össze a levélen belüli helyzetek területi részesedésével.

A vizsgált 6 fajból 2 esetben nem tapasztaltam ilyen jellegű preferenciát. A *Chilaspis nitida* ($\chi^2 = 2,575$, $p \leq 0,765$) gubacsok helyzet szerinti megoszlása gyakorlatilag teljesen megfelel a helyzetek területi megoszlásának (27. ábra). A *N. lanuginosus* ($\chi^2 = 8,929$, $p \leq 0,112$) esetében ugyan nem tapasztalható preferencia, de megfigyelhető a 2-es helyzet előnyben részesítése (38,02%) a levélváll 6-os helyzet rovására (2,48%).

A vizsgált fajokból 4 faj esetében mutatható ki helyzet preferencia. A *Neuroterus minutulus* (az összes gubacs 3,86%-a) esetében erős preferencia tapasztalható ($\chi^2 = 14,821$; $p \leq 0,011$), amely a 2-es helyzet egyértelmű előnyben részesítését (52,83%) jelenti (28. ábra).



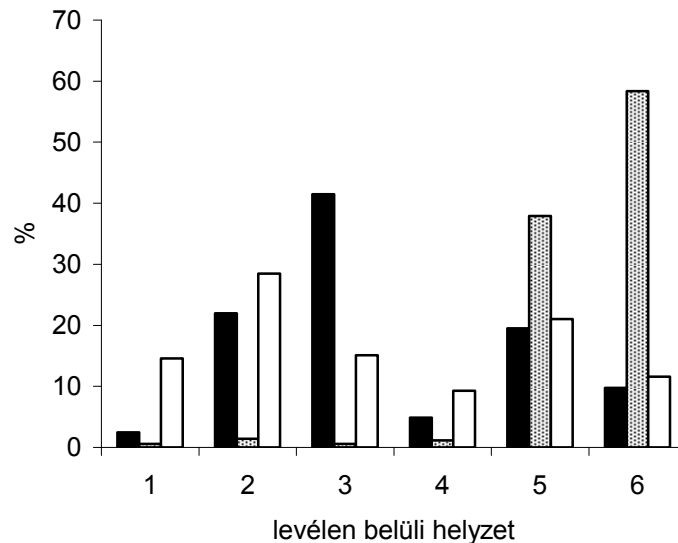
27. ábra. Levélgubacsok megoszlása a levéllemez különböző részein: nincs preferencia (jelölések: ■ *Chilaspis nitida*, □ *Quercus cerris* levél).



28. ábra. Levélgubacsok megoszlása a levéllemez különböző részein: 2. és 5. helyzet preferálása (jelölések: ■ *Neuroterus minutulus*, ▨ *Janetia cerris*, □ *Quercus cerris* levél).

A gubacsok jelentős hányadát (37,90%) képező *Janetia cerris* egyértelműen levelek középső-belső részét (5-ös helyzet) preferálja (40,96%, $\text{Chi}^2=13,176$, $p \leq 0,022$) (28. ábra).

További 2 faj képviselőinél a levél tövi része irányába mutató preferenciát tapasztaltam. A jelentős részesedéssel jelen levő (20,14%) *Neuroterus saliens* egyedei egyértelműen levélváll belső részét (6-os helyzet) részesítették előnyben (58,32%; $\text{Chi}^2=93,292$; $p \leq 1,37E-18$) (29. ábra). A jóval kisebb részesedésű (4,38%) *Dryomyia circinnans* egyedei, ha kisebb mértékben is, de a 3-as és 5-ös helyzetet preferálták ($\text{Chi}^2= 11,163$ $p \leq 0,048$).



29. ábra. Levélgubacsok megoszlása a levéllemez különböző részein: 3. és 6. helyzet preferálása (jelölések: ■ *Andricus curvator*, ▨ *Neuroterus saliens*, □ *Quercus cerris* levél).

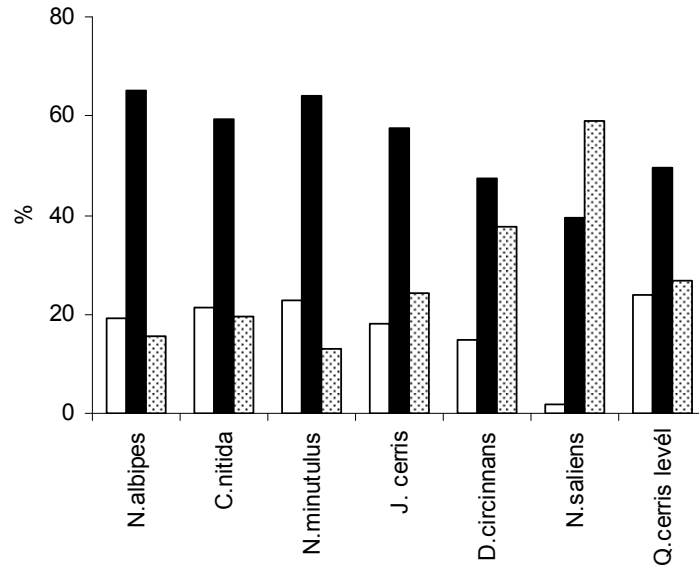
Összességében úgy tűnik, hogy a *Quercus cerris* leveleken előforduló fontosabb fajok levél belüli helyzet preferenciája nem, vagy csak kis mértékben függ az adott faj denzitásától.

A relatív kis denzitással előkerült fajok közül a *Neuroterus minutulus* és *Dryomyia circinnans* fajoknál viszont szignifikáns preferencia mutatható ki.

A fajegyüttesben magukat jelentős részesedéssel képviseltető fajok gubacsai közül a *Neuroterus lanuginosus* és a *Chilaspis nitida* esetében levél belüli helyzetek előnyben részesítését nem tapasztaltam, a *Janetia cerris* és *Neuroterus saliens* fajoknál viszont erős helyzetpreferencia adódott.

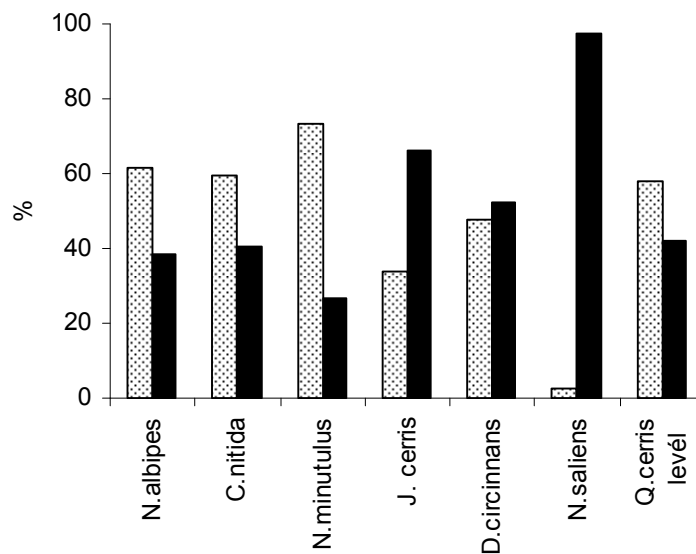
A levélen belüli helyzetek összevonása alapján képet kaphatunk arról, hogy az egyes fajok különbséget tesznek-e a levéllemez helyei között a levél hossz tengelye, ill. a lemez külső és belső részei között.

Mint ahogy az a 30. ábrán is látható, a vizsgált fajok többségénél a lárvák a levél hossz tengelye mentén értelmezett középső részén (2 és 5 helyzetek) nevelkedtek fel. Ez egyáltalán nem meglepő, hiszen ez a két helyzet teszi ki a levéllemez területének nagy részét (49,49%). Kivételt ez alól az *Andricus curator* és *Neuroterus saliens* gubacsai képezte, melyek nagy része a levél válli részén (3 és 6 helyzetek) fejlődött (30. ábra).



30. ábra. Levélgubacsok megoszlása a levéllemez csúcsi (1+4), középső (2+5) és válli (3+6) részei között (jelölések: □ 1+4, ■ 2+5, ▨ 3+6).

A helyzetek levélen belüli részesedését a gubacsok %-os megoszlásával összevetve a fajok többségénél nem tapasztaltam szignifikáns preferenciát ($\chi^2 = 0,0479 - 6,1509$; $p \leq 0,0619 - 0,9763$). Ezzel szemben a *Neuroterus minutulus* esetében a levéllemez középső részének a válli részek ellenében történő előnyben részesítését tapasztaltam ($\chi^2 = 6,471$; $p \leq 0,0393$). Az *Andricus curator* ($\chi^2 = 17,218$; $p \leq 0,0002$) és a *Neuroterus saliens* ($\chi^2 = 32,436$; $p \leq 9,05E-8$) esetében a csúcsi helyzetek kerülése mellett a válli helyzetek (3 és 6 helyzet) igen erőteljes preferálása tapasztalható (31. ábra).



31. ábra. Levélgubacsok megoszlása a levéllemezeken külső (1+2+3) és belső (4+5+6) részei között (jelölések: ▨ 1+2+3, ■ 4+5+6).

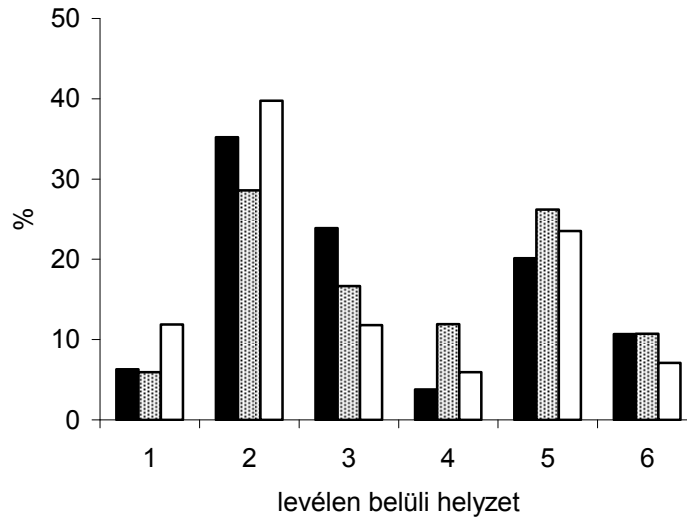
A 9 gyakoribb fajból 6 esetében a levéllemez külső és belső területeinek kihasználása csak kissé tér el, ami adódhat a levélterületek különbözőségéből is (külső levélrész 58,13%; belső 41,87%). A 6 faj megoszlása szignifikánsan nem tér el a levéllemez részeinek %-os részesedésétől ($\chi^2 = 0,0330 - 2,2655$; $p \leq 0,1323 - 0,8558$). Mint ahogy a 31. ábrán is látható, a *Neuroterus minutulus* egyedei a levéllemez külső (1-3 helyzetek) részeit preferálták ($\chi^2 = 5,3139$; $p \leq 0,0212$), a *Janetia cerris* ($\chi^2 = 11,616$; $p \leq 0,0007$) és *Neuroterus saliens* ($\chi^2 = 72,954$; $p \leq 1,33E-17$) egyedei pedig kifejezetten a belső (4-6 helyzetek) területeket részesítették egyértelműen előnyben.

Helyzetpreferencia *Quercus petraea* leveleken

A *Quercus petraea* fák levelein négy gyakoribb faj gubacsainak levéllemezen belüli megoszlását vizsgáltam.

Annak ellenére, hogy az *Andricus curvator* gubacsok relatív gyakorisága a külső-vállsi részen (3-as helyzet), a *Neuroterus quercusbaccarum* gubacsoké pedig a belső-csúcsi részen (4-es helyzet) volt nagyobb a vártnál (32. ábra), a levélrészek területi megoszlásával összevetve a gubacsok megoszlásában egyik fajnál sem adódtak szignifikáns eltérések: *Andricus curvator*: $\chi^2 = 7,582$, $p \leq 0,181$;

Neuroterus quercusbaccarum: $\chi^2 = 7,506$, $p \leq 0,186$. A két faj gubacsainak megoszlása nem tér el a *Quercus cerris* levelek esetében tapasztaltaktól (lásd fentebb).



32. ábra. Levélgubacsok megoszlása a levéllemez különböző részein: nincs preferencia (jelölések: ■ *Andricus curvator*, ▨ *Neuroterus quercusbaccarum*, □ *Quercus petraea* levél).

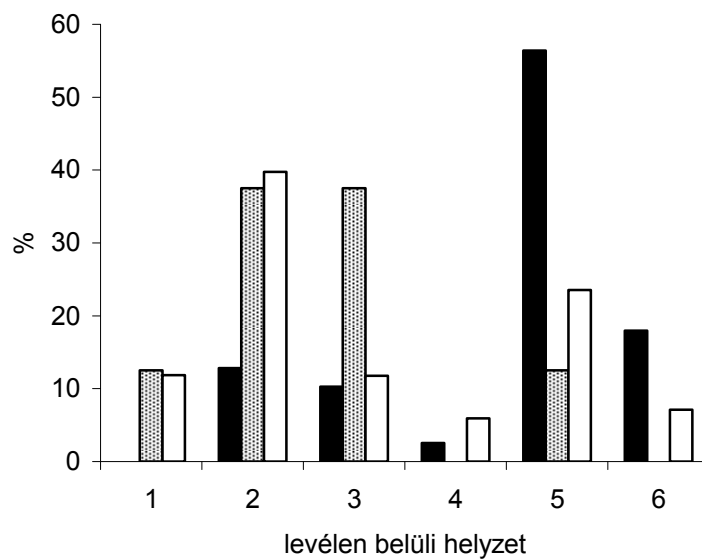
A fenti két gyakoribb fajjal ellentétben a ritkább, magukat kisebb részesedéssel (2,30 – 8,91%) képviseltető fajok esetében szignifikáns helyzet preferenciát tapasztaltam.

A *Neuroterus anthracinus* egyedei nagyjából (56,41%) az 5-ös, kisebb részt a 6-os (17,95%) helyzetet preferálták ($\chi^2 = 45,336$; $p \leq 1,24E-8$), az 1-es helyzetből pedig teljesen hiányoztak (33. ábra).

A *Neuroterus numismalis* esetében szintén tapasztalható helyzet preferencia a levélváll 3-as helyzet egyértelmű előnyben részesítésével és a levéllemez belső részének elkerülésével ($\chi^2 = 29,939$; $p \leq 1,52E-5$).

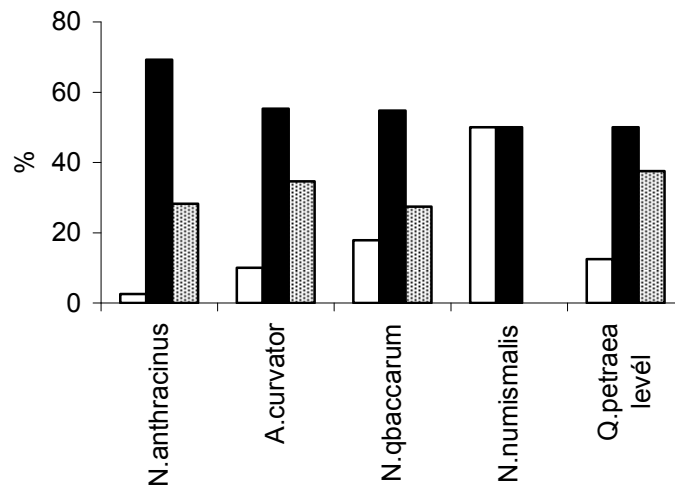
A fentiekhez hasonló, ill. csak némileg eltérő lépet kapunk akkor, ha a levéllemez tőtől számított távolságát és a főértől való távolságot vesszük alapul.

A levél tövétől vett távolságot tekintve az *Andricus curvator* és *Neuroterus quercusbaccarum* nőtényei nem tettek különbséget a levelek különböző részei között ($\chi^2 = 0,6519 - 2,7453$; $p \leq 0,7218 - 0,2534$). Ezzel szemben a *Neuroterus anthracinus* nőtényei egyértelműen a levelek középső részeit részesítették előnyben ($\chi^2 = 10,97$; $p \leq 0,0041$), míg a *N. numismalis* ($\chi^2 = 60,007$; $p \leq 9,33E-14$) esetében a levél csúcsi részeinek (1 és 4 helyzetek) egyértelmű preferálása és välli részek kerülése figyelhető meg (34. ábra).

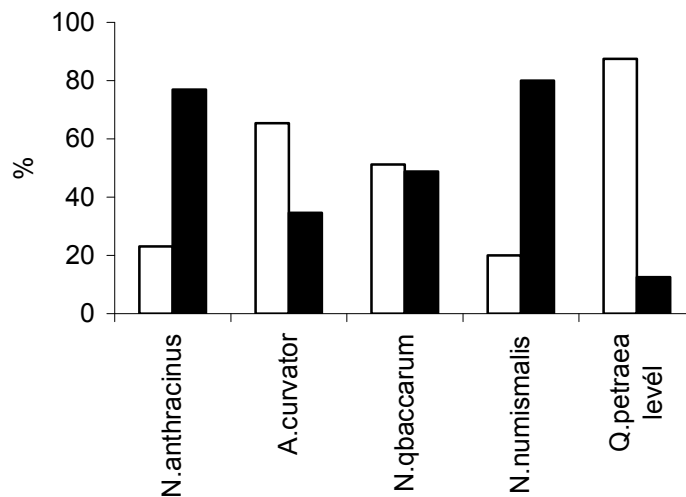


33. ábra. Levélgubacsok megoszlása a levéllemez különböző részein:
 3. és 5-6. helyzetek preferálása (jelölések: ■ *Neuroterus anthracinus*,
 ▨ *Neuroterus numismalis*, □ *Quercus petraea* levél).

A fentiekkel ellentétben mind a négy gyakoribb faj esetében a kis területi részesedés ellenére szignifikáns preferencia tapasztalható a levelek belső, a főérhez közelebbi részeinek irányába ($\chi^2 = 13,555 - 91,648$; $p \leq 0,0002 - 1,04E-21$). A preferencia ellenére az *Andricus curvator* gubacsok nagy része (65,41%) a levéllemez külső területen fordult elő, a *Neuroterus quercusbaccarum* és *N. lanuginosus* gubacsok pedig közel azonos részarányban fordultak elő a két helyen. A *Neuroterus anthracinus* és *N. numismalis* esetében ez a preferencia viszont olyan mértékű, hogy a gubacsok nagy része (76,92 és 80,00%) is itt fejlődött ki (35. ábra).



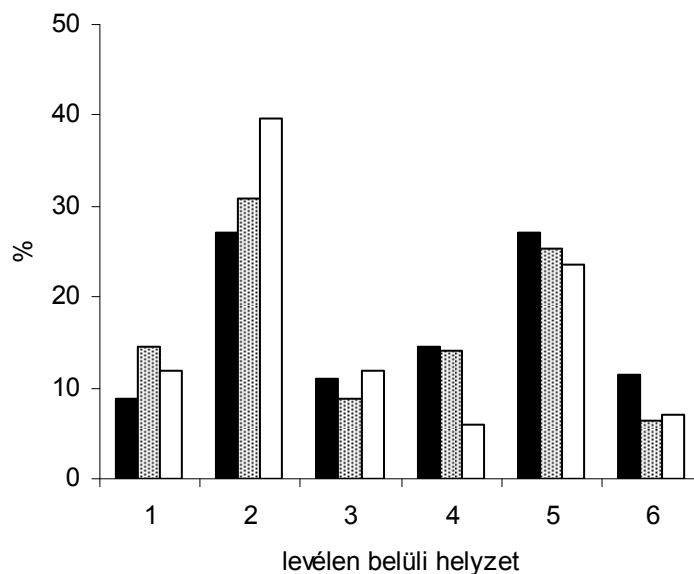
34. ábra. Levélgubacsok megoszlása a levéllemez csúcsi (1+4), középső (2+5) és vállai (3+6) részei között (jelölések: □ 1+4, ■ 2+5, ▨ 3+6).



35. ábra. Levélgubacsok megoszlása a levéllemezeken külső (1+2+3) és belső (4+5+6) részei között (jelölések: □ 1+2+3, ■ 4+5+6).

Helyzetpreferencia *Quercus robur* leveleken

A vizsgált helyeken csak a fajegyüttes három meghatározó fajának (*Neuroterus quercusbaccarum*, *N. numismalis* és *N. anthracinus*) gubacsai voltak olyan denzitásban jelen, hogy a levélen belüli megoszlásokat vizsgálni lehetett.

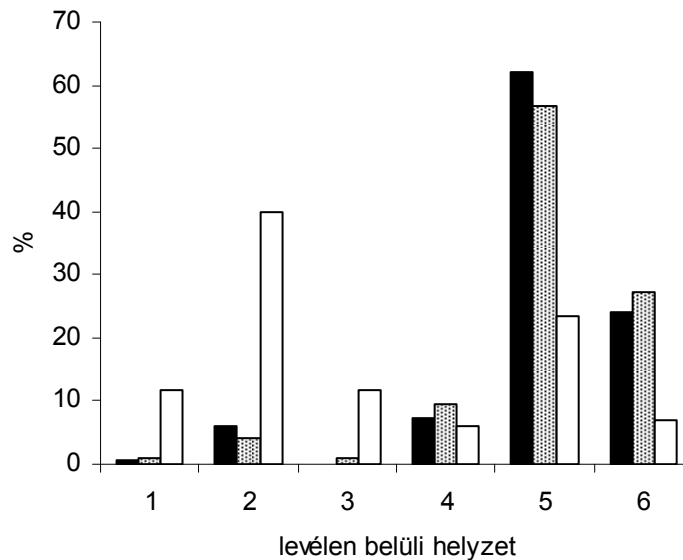


36. ábra. *Neuroterus quercusbaccarum* gubacsok megoszlása *Quercus robur* levelek különböző helyzetei között (jelölések: ■ Balassagyarmat, ▨ Debrecen, □ *Q. robur* levél).

A *Neuroterus quercusbaccarum* esetében egyik helyen és egyik évben sem lehetett szignifikáns helyzet preferenciát kimutatni. Ennek ellenére mindenütt a levéllemezen belül a 4-es hely (azaz a levél csúcsának belső része) gyenge előnyben részesítése tapasztalható (36. ábra). Ez leginkább debreceni fákön 2000-ben volt kifejezett és együtt járt az 1-es helyzet gyenge előnyben részesítésével is. Ekkor a területek részesedésétől való eltérés is csaknem szignifikánsnak adódott ($\text{Chi}^2=11,065$; $p\leq 0,0501$). Balassagyarmaton hasonló jelenséget tapasztaltam ($\text{Chi}^2=7,795$; $p\leq 0,168$), de itt a 4-es helyzet mellett a levéllemez belső részének másik két helyzetében (5-ös és 6-os helyzetek) is meghaladta a gubacsok előfordulási gyakorisága a helyzetek területi részesedését.

A vizsgált két helyen a *N. quercusbaccarum* gubacsok megoszlása igen hasonló volt, szignifikáns különbség nem adódott ($\text{Chi}^2= 3,383$ $p\leq 0,641$),

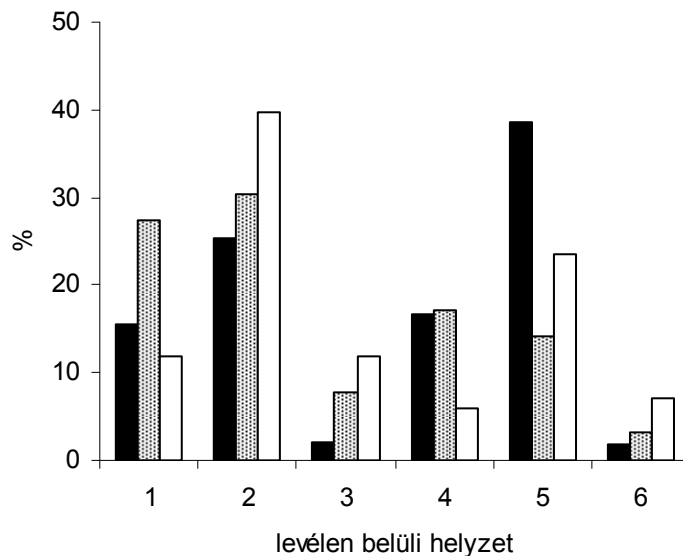
ugyanakkor a *Quercus petraea* fákon tapasztalt megoszlással összevetve sem balassagyarmati ($\text{Chi}^2= 2,114$ $p \leq 0,833$), sem a debreceni ($\text{Chi}^2= 7,446$ $p \leq 0,190$) populációban nem voltak szignifikáns eltérések (36. ábra). Mindezek alapján úgy tűnik, hogy e faj nőstényei peterakás során nem tesznek különbséget a levéllemez különböző részei között, és a különböző populációk esetében a peték lerakása ugyanazon mechanizmus alapján történik.



37. ábra. *Neuroterus anthracinus* gubacsok megoszlása *Quercus robur* levelek különböző helyzetei között (jelölések: ■ Balassagyarmat, ▨ Debrecen, □ *Q. robur* levél).

A *Neuroterus anthracinus* gubacsoknál mindenütt igen erőteljes helyzet preferenciát tapasztaltam (Balassagyarmat: $\text{Chi}^2=73,812$; $p \leq 1,65E-14$; Debrecen: $\text{Chi}^2=73,658$ $p \leq 1,78E-14$). Mint ahogy az a 37. ábráról is látható, az 5-ös és 6-os helyzetek irányában nagyon erős a preferencia. Ez egyáltalán nem meglepő, hiszen ismert, hogy e faj gubacsai elsősorban a levél főerén jelennek meg. Ennek ellenére mindkét helyen ha kis számban is, de a levéllemez külső területein (1-3 helyzetek) is előkerültek. A balassagyarmati és debreceni populáció között a gubacsok megoszlásában nem volt szignifikáns eltérés ($\text{Chi}^2= 2,032$ $p \leq 0,845$), de mindkét populáció megoszlása szignifikánsan eltért a *Quercus robur* leveleken tapasztaltaktól (Balassagyarmat: $\text{Chi}^2= 16,878$ $p \leq 0,0047$ és Debrecen: $\text{Chi}^2= 19,404$ $p \leq 0,0016$). A megoszlások két tápnövényen tapasztalt különbözősége elsősorban abból adódott, hogy a *Quercus petraea* fák levelein a 2. és 3. helyzetekben jelentős

arányban fordultak elő gubacsok, míg a *Quercus robur* fákön ezekről a helyekről szinte teljesen hiányoztak (32. és 37. ábrák).



38. ábra. *Neuroterus numismalis* gubacsok megoszlása *Quercus robur* levelek különböző helyzetei között (jelölések: ■ Balassagyarmat, ▨ Debrecen, □ Q.robur levél).

A *Neuroterus numismalis* gubacsok levélen belüli megoszlása is szignifikánsan eltért a helyzetek területi részesedésétől (Balassagyarmat: $\chi^2=22,529$ $p\leq 0,0004$; Debrecen: $\chi^2=17,428$ $p\leq 0,0038$). Mindkét helyen a levél csúcsi belső részének előnyben részesítése a legkifejezettebb, de e mellett Debrecenben az 5-ös, Balassagyarmaton az 1-es helyzetek preferálása is megfigyelhető (38. ábra).

A *Quercus robur* fákön felnövekvő két populáció gubacsainak levélen belüli megoszlásában lényeges eltérések voltak ($\chi^2= 18,919$ $p\leq 0,002$). Addig, amíg a balassagyarmati populáció nőstényei a peték lerakása során egyértelműen a levelek középső-belső részét (5.helyzet) részesítették előnyben, Debrecenben a preferencia elsősorban a csúcsi-külső levélterületek felé irányult (38. ábra).

A gubacsok megoszlásában a helyek és a tápnövény esetében itt voltak a legnagyobbak a különbségek. A *Quercus robur* leveleken a gubacsok megoszlása szignifikánsan eltér a *Quercus petraean* tapasztaltaktól (Balassagyarmat: $\chi^2= 46,378$ $p\leq 7,62E-9$ és Debrecen: $\chi^2= 66,292$ $p\leq 6,05E-13$). Ez elsősorban a külső-levélváll (3.) helyzetből adódik, ami a *Quercus petraean* erősen preferált, a *Quercus robur* viszont a 6-os helyzet mellett a levélrész területéhez viszonyítva itt volt a legkevesebb gubacs (32. és 38. ábrák).

Hasonló jelenség a *N. anthracinus* esetében is megfigyelhető. Addig, amíg a *Quercus robur* és *Quercus petraean* a gubacsok levélen belüli megoszlása gyakorlatilag azonos, a *Quercus cerrisen* ettől lényegesen eltérő (az utóbbinál a 2-es helyzet előnyben részesítése a jellemző).

A három meghatározó faj esetében a levéllemez helyeinek összevonásával is lényegesen eltérő képet kaptunk. Addig amíg a *Neuroterus quercusbaccarum* gubacsainak megoszlásában sem a levéltőtől való távolság ($\text{Chi}^2 = 3,375$; $p \leq 0,1850$), sem a főértől vett távolság ($\text{Chi}^2 = 1,740$; $p \leq 0,187$) tekintetében nem tapasztaltunk preferenciát, a *N. numismalis* a levél csúcsi részét ($\text{Chi}^2 = 13,262$; $p \leq 0,0013$), a *N. anthracinus* pedig a belső részeket részesíti előnyben ($\text{Chi}^2 = 71,659$; $p \leq 2,56E-17$).

Balassagyarmat területén 2005-ben a *Neuroterus quercusbaccarum*, *N. numismalis* és *N. anthracinus*, Debrecen területén pedig 1998-ban a *N. quercusbaccarum* gubacsai megoszlásának levélen belüli változását a levélméret kategóriák függvényében is vizsgáltam.

Debrecenben a kis és közepes méretű levelekben a *Neuroterus quercusbaccarum* gubacsok megoszlása gyakorlatilag megegyező volt. Annak ellenére, hogy a nagy levelekben a gubacsok jóval nagyobb hányada található a 2-es helyzetben (44,73%), mint a közepes és kis levelekben (32,39 – 33,87%), az 5-ös helyzetben pedig jóval kisebb hányada (25,74%), mint a másik kettőben (32,7% - 37,1%), a Chi^2 próbák értelmében a megoszlásokban nem voltak szignifikáns eltérések ($\text{Chi}^2 = 3,369 - 9,181$ $p \leq 0,102 - 0,643$).

Ugyanezen faj balassagyarmati populációjában a fentiekől némileg eltérő viszonyokat tapasztaltam. Itt a kategóriák közötti különbségek jóval nagyobbak voltak. Ezt az is bizonyítja, hogy bár a kis és közepes, valamint közepes és nagy levelek között szignifikáns különbségek nem adódtak, a Chi^2 értékek meglehetősen nagyok (9,94 – 10,72), a szignifikancia szintek pedig meglehetősen alacsonyak (0,057 – 0,075) voltak. Abból adódóan, hogy a gubacsok a 4-es helyzetben jóval nagyobb relatív gyakorisággal fordultak elő a kis levelekben (26,23%), mint a nagyokban (7,14%) és kisebb gyakorisággal (22,95%) az 5-ös helyzetben, mint a nagyokban (35,71%), a két kategóriában a megoszlások szignifikánsan különböztek ($\text{Chi}^2 = 23,136$ $p \leq 0,003$).

A *N. numismalis* gubacsok esetében a kis és közepes méretű leveleken belül a megoszlások gyakorlatilag azonosnak tekinthetők ($\text{Chi}^2 = 2,699$ $p \leq 0,746$). A nagy leveleken belüli megoszlások viszont szignifikánsan eltértek a közepes ($\text{Chi}^2 = 42,833$ $p \leq 3,99E-8$) és kis ($\text{Chi}^2 = 43,981$ $p \leq 2,34E-8$) leveleknél tapasztaltaktól. A szignifikáns eltérések elsősorban annak köszönhetőek, hogy a nagy leveleknél az 1-es és 4-es helyzetekben előkerült gubacsok részaránya nagyobb, és az 5-ös helyzetben a gubacsok előfordulási gyakorisága sokkal kisebb volt (4,26%), mint a kis (36,70%) és közepes (40,79%) méretű leveleknél.

A gubacsok levélen belüli megoszlásában mutatkozó különbségek a *N. anthracinus* esetében voltak a legnagyobbak. A három kategóriában a megoszlások szignifikánsan különböztek egymástól ($\text{Chi}^2 = 11,56 - 28,06$ $p \leq 0,021 - 7,39E-6$). A különbség kialakulása három helyzet eltérő mértékű előnyben részesítésével magyarázható:

- a nagy levekben az 5-ös helyzetben a gubacsok jóval kisebb arányban (40,82%) kerültek elő, mint a kis (66,67%) és közepes (75,00%) levekben.
- a 2-es helyzetben a nagy levekben a gyakoriság nagyobb (14,29%) volt, mint a kicsikben (0%) és közepes méretűekben (2,94%).
- a közepes méretű leveken a 6-os helyzetben sokkal kisebb (14,71%) arányban fordultak elő gubacsok, mint a kicsiken (30,56%) és nagyokon (32,65%).

4.4.4. Levélen belüli helyzetkihasználás a levélméret függvényében

A fontosabb fajok gubacsainak levélméret kategóriák szerinti megoszlását tekintve a legtöbb faj esetében kisebb-nagyobb eltéréseket, vagy sok esetben határozott preferenciát tapasztaltam.

Abból adódóan, hogy a levélméret szerint vannak kevésbé, vagy jobban előnyben részesített levelek, feltételezhető, hogy az eltérő fajszámok és gubacsszámok következtében a levéllemez kihasználásában is különbségek adódhatnak.

Az ezzel kapcsolatos vizsgálatokat a síkfőkúti cseres-tölgyes erdőből származó *Quercus cerris*, *Quercus petraea* és a balassagyarmati *Quercus robur* fák esetében vizsgáltam.

Az egyes levélméret kategóriákban a gubacsok levéllemezen belüli megoszlásának összehasonlítása során elvégzett Chi²-próbák eredményei azt mutatják, hogy a fajok gubacsai a helyzetkihasználás tekintetében mindhárom tölgyfaj esetében jól elkülönülnek egymástól (13 – 15. táblázatok)

A *Quercus cerris* fák levelein a megoszlások elkülönülésének mértéke a levélméret kategóriák szerint jellegzetes eltérést mutatott :

- A kis méretű leveken a legnagyobb a fajok megoszlásának hasonlósága. Ezt jól mutatja az a tény is, hogy hat fajpár esetében a megoszlások nagyon hasonlóak (köztük szignifikáns eltérés nem tapasztalható). Ilyen szempontból feltűnő, hogy az *Eriophyes cerreus* gubacsok két másik faj gubacsával gyakorlatilag azonos megoszlásúak (*Neuroterus lanuginosus*, *Chilaspis nitida*). Hasonló jelenség tapasztalható a *Neuroterus lanuginosus* gubacsai esetében is, hiszen a megoszlásuk nem különbözött szignifikánsan a másik négy faj (*Neuroterus minutulus*, *Chilaspis nitida*, *Janetia cerris* és *Eriophyes cerreus*) gubacsainak megoszlásától. A fajok kis leveleken belüli megoszlásában tapasztalható kisebb mértékű szegregációját mutatja az is, hogy több párosítás esetén a szignifikancia szintek 1-5% közöttiek (4, ill. 2 pár). Az adatok ugyanakkor arra is felhívják a figyelmet, hogy a fajegyüttes meghatározó tagjai ilyen szempontból eltérően viselkedtek. Addig, míg a *Neuroterus saliens* gubacsok megoszlása más fajoktól igen nagymértékben

eltért, a *Janetia cerris*, de különösen a *Neuroterus lanuginosus* gubacsok megoszlása hasonló volt, vagy alig tért el volt más fajok megoszlásától (13. táblázat).

13. táblázat. Levélgubacsok levélen belüli megoszlásának összehasonlítása *Quercus cerrisen* (Sikfőkút, Chi²-próbák, FG=5).

p≤0,001 | p≤0,01 | p≤0,05 | NS

Kis levelek

	N.sal.	N.lanug.	N.min.	Ch.nit.	J.cerr.	Dr.circ.	E.cerr.
N.sal.	-	98,40	89,27	98,51	101,45	87,38	79,71
N.lanug.		-	10,01		7,57	21,89	8,78
N.min.			-	13,04	20,68	12,85	16,29
Ch.nit.				-	4,90	19,10	10,54
J.cerr.					-	29,66	17,52
Dr.circ.						-	16,62
E.cerr.							-

Közepes levelek

	N.sal.	N.lanug.	N.min.	Ch.nit.	J.cerr.	Dr.circ.	E.cerr.
N.sal.	-	138,13	177,98	141,02	74,09	71,98	103,58
N.lanug.		-	31,41	16,20	29,34	52,35	38,50
N.min.			-	16,31	82,55	68,95	58,70
Ch.nit.				-	45,31	40,44	70,68
J.cerr.					-	47,95	23,15
Dr.circ.						-	79,46
E.cerr.							-

Nagy levelek

	N.sal.	N.lanug.	N.min.	Ch.nit.	J.cerr.	Dr.circ.	E.cerr.
N.sal.	-	88,47	189,63	123,93	37,22	42,95	88,85
N.lanug.		-	123,49	21,58	30,90	21,04	26,29
N.min.			-	66,80	144,48	137,23	96,00
Ch.nit.				-	51,16	43,31	32,24
J.cerr.					-	7,59	51,11
Dr.circ.						-	28,07
E.cerr.							-

- A közepes méretű leveleken az eloszlások minden párosításban szignifikáns eltérést mutattak. Ezekon a leveleken még azok a fajok is szegregálódtak, melyek a kis leveleken nem (13. táblázat). A megoszlások a legtöbb esetben 0,1% szignifikancia szinten különböztek és jelentősen csökkent a kisebb mértékű elkülönülést (1%) mutató párok száma is (1 pár).
- A gubacsképzők levélen belüli szegregációja a nagy méretű *Quercus cerris* leveleken volt a legnagyobb. A megoszlások minden esetben 0,1% szignifikancia szinten különböztek egymástól (13. táblázat).

Abból adóan, hogy a síkfőkúti erdőben a levélgubacs képző fajok száma, ill. denzitása a *Quercus petraea* fákön a csertölgyekhez képest sokkal kisebb volt, csak négy faj esetében került elő elegendően nagyszámú gubacs ahhoz, hogy a különböző méretű leveleken tapasztalt megoszlásokat statisztikailag összehasonlítsam.

Az analízisek eredményei egyértelműen arra utalnak, hogy a domináns fajok levélen belüli megoszlása itt is lényegesen eltérő, és hasonlóan az előző fajnál tapasztaltakhoz a szegregáció a levélméret növekedésével itt is növekszik (14. táblázat). Ugyanakkor a fajok tekintetében különbségek itt is adódnak. A *Neuroterus anthracinus* gubacsok megoszlása még a kis leveleken is lényegesen eltér a másik háromtól, ugyanakkor az *Andricus curvator* gubacsok megoszlása nagyobb mértékű átfedést mutat a *Neuroterus quercusbaccarum* és *N. numismalis* gubacsok megoszlásával.





14. táblázat. Levélgubacsok levélen belüli megoszlásának összehasonlítása *Quercus petraean* (Síkfőkút, χ^2 -próbák, FG=5).

P ≤ 0,001 p ≤ 0,01 p ≤ 0,05 NS



Kis levelek					Közepes levelek				
	N.anth.	N.qbac.	N.num.	A.curv.		N.anth.	N.qbac.	N.num.	A.curv.
N.anth.	-	45,4	70,14	70,93	N.anth.	-	41,72	119,36	42,4
N.qbac.		-	21,02	11,83	N.qbac.		-	71,85	11,2
N.num.			-	11,98	N.num.			-	50,42
A.curv.				-	A.curv.				-

Nagy levelek				
	N.anth.	N.qbac.	N.num.	A.curv.
N.anth.	-	93,33	44,19	-
N.qbac.		-	42,21	-
N.num.			-	-
A.curv.	-	-	-	-




15. táblázat. Levélgubacsok levélen belüli megoszlásának összehasonlítása *Quercus robur*on (Balassagyarmat, Chi²-próbák, FG=5).

 $P \leq 0,001$
  $p \leq 0,01$
  $p \leq 0,05$
  NS




Kis levelek

	N.anth.	N.qbac.	N.num.
N.anth.	-	100,1	81,48
N.qbac.		-	9,34
N.num.			-

Közepes levelek

	N.anth.	N.qbac.	N.num.
N.anth.	-	63,84	56,91
N.qbac.		-	24,74
N.num.			-

Nagy levelek

	N.anth.	N.qbac.	N.num.
N.anth.	-	22,27	113,25
N.qbac.		-	76,53
N.num.			-

A *Quercus robur*on a három nagy egyedszámban előforduló faj gubacsai megoszlásának összehasonlítása teljes mértékben alátámasztja a másik két tölgyfajon tapasztaltakat (15. táblázat). Itt azonban igen feltűnő, hogy a *Neuroterus quercusbaccarum* és *N. numismalis* gubacsok megoszlásának szegregációja a levélméret növekedésével növekszik.

Összességében tehát megállapítható, hogy a három tölgyfaj levelein felnövekvő gubacsképző fajegyüttes meghatározó fajai a levéllemezen elfoglalt helyük szerint is jól szétválnak és ez a levelek nagyságának növekedésével egyre kifejezettebb. E szegregáció lehetővé teszi a fajok együttélését, a fajok közötti kompetíció lehetőségének csökkenését.

5. Az eredmények értékelése és megvitatása

5.1. A fajegyüttesek összetétele és évenkénti változása

A három tölgyfaj levélgubacs képző fajegyütteseinek 4-4 éves vizsgálata során összesen 25 faj gubacsai kerültek elő. Mindhárom tápnövényen faj- és egyedszámok tekintetében egyaránt a gubacsdarazsak (Cynipidae) voltak a meghatározóak, de részesedésük tápnövény és évek szerint is lényegesen változott.

A három tápnövény faj egyedein felnövekvő fontosabb, leveleken gubacsot képező taxonok jelentőségében lényeges eltérések tapasztalhatók. A csertölgyek levelein a Cynipidae és Cecidomyiidae családok képviselőinek részesedése csaknem azonos, ugyanakkor a kocsánytalan és kocsányos tölgyeken a gubacsdarazsak abszolút dominanciáját tapasztaltuk (*Quercus petraea* 98,9%, *Quercus robur* 99,9%). A két eltérő sectioba tartozó tölgyek esetében igen feltűnő, hogy míg a *Quercus cerrisen* a Cecidomyiidae család képviselőinek az összegyedszámból való részesedése igen jelentős (48,5%), a *Quercus petraean* egyetlen e családba tartozó gubacs sem került elő.

A Cynipida fajok gubacsképző fajegyüttesben tapasztalható dominanciája összefüggésben van e taxon képviselőinek *Quercus* fajok irányába mutató igen erős fidelitásával. Számos vizsgálat adatai uralnak arra, hogy a Cynipidae család fajainak túlnyomó többsége tölgyfélékhez kötődik (Abrahamson és Weis 1987, Abrahamson et al. 1998). Ez a hűség olyan nagy mértékű, hogy felhasználható a tölgyek rokonsági viszonyainak vizsgálatára is (Abrahamson et al., 1998).

A csertölgyek levelein előkerült fajok túlnyomó többsége az ország területén gyakran tömegesen is előfordulhat. Ennek ellenére a Cynipidae család képviselői közül említést érdemel a *Neuroterus minutulus*, a Cecidomyiidae család képviselői közül pedig a *Janetia szépligetii* fajok előfordulása. Az utóbbi előfordulását Moesz (1938) a Börzsönyből említi.

Annak ellenére, hogy a síkfőkúti erdőben a *Quercus petraea* fák aránya lényegesen meghaladta a *Quercus cerris* fákét (Jakucs, 1985), az utóbbiakon a fajszámok (10 faj) és az egyedszámok (1446 gubacs) lényegesen nagyobbak voltak, mint a *Quercus petraean* (7 faj, 456 gubacs) (1. táblázat). Itt azonban meg kell azt is jegyezni, hogy a kocsánytalan tölgyek ez időszakban (1979 – 1985) megfigyelt igen jelentős mértékű száradása nagy szerepet játszhatott a levélgubacs képző fajegyüttesek összetételében és a két tölgyfaj esetében tapasztalt különbségek alakulásában.

A fajszámokban mutatkozó különbségek nagy valószínűséggel a csertölgyek szkleromorf jellegével magyarázhatók. Fernandes és Price (1992) úgy véli, hogy száraz habitatokban a gubacsképzők fajszáma és a populációk nagysága nagyobb, mint mezofil habitatokban. Ugyanakkor arra is felhívják a figyelmet, hogy a szkleromorf növények ellenálló levelekkel rendelkeznek, kicsi a tápanyagtartalmuk (amit a gubacsképzők manipulálni tudnak) és nagy a fenolok koncentrációja.

Bronner (1977) vizsgálatai szerint a tanninok akkumulálódnak a gubacsokban. Ez azért is érdekes, mert ismert, hogy a tanninok a gombákra növekedésgátló hatást fejtenek ki (Matta 1971, Janzen 1977) és ezáltal megvédik a gubacsot és a lárvákat a gombáktól és más herbivóroktól (Janzen 1977, Price et al. 1987). Valószínűleg ezzel függ össze, hogy Taper és Case (1987) pozitív korrelációt tapasztalt a levelek tannintartalma és a gubacsdarázs fajok száma között.

Mendonca (2001) felhívja a figyelmet arra, hogy a xeromorf növények még akkor is nagyobb gubacsképző fajgazdagsággal rendelkeznek, ha mezofil viszonyok között nőnek. Ez mindenképpen arra utal, hogy a síkfőkúti cseres-tölgyes erdőben tapasztaltak értelmezhetők a fentiek alapján.

A Debrecen térségében található kocsányos tölgy fákon szintén nagy fajszámok (13 faj) a jellemzőek, ami adódhatott a felmérés kiterjedtebb voltából, az előkerült gubacsok igen nagy számából is. A levélgubacsok túlnyomó többségét (97,8%-át) négy faj egyedei adták: *Neuroterus anthracinus* (51,2%), *N. quercusbaccarum* (28,3%), *N. albipes* (15,0%) és *N. numismalis* (3,2%). Ugyanakkor csak e fákról kerültek elő a *Macrodidiplosis volvens* és a *M. dryobia* gubacsai, melyek szinte minden őshonos és nem őshonos tölgyünkön előfordulnak (Csóka 1997), valamint öt olyan faj (*Cynips agama*, *C. disticha*, *C. quercusfolii*, *Neuroterus albipes* és *N. tricolor*) egyedei, melyek irodalmi források szerint kocsányos és kocsánytalan tölgyön egyaránt előfordulnak (Ambrus 1974, Csóka 1997).

Csóka és Hirka (2000-2001) szerint az eurázsiai tölgyek két sectionjára (Cerris és Robur) jellemző gubacsképző fajok élesen elkülönülnek egymástól. Ezzel összefüggésben a három tölgyfaj levelein kialakuló fajegyüttesek összetételében is lényeges eltérések tapasztalhatók. Négy gubacsdarázs faj (*Chilaspis nitida*, *Neuroterus lanuginosus*, *N. saliens* és *N. minutulus*), öt gubacsszúnyog faj (*Arnoldia sp.*, *Contarinia subulifex*, *Dryomyia circinnans*, *Janetia cerris* és *J. szépligetii*), valamint az *Eriophyes cerreus* gubacsatka gubacsai csak a *Quercus cerrisen* fordultak elő. Ez egyáltalán nem meglepő, hiszen ezek a fajok eddig is kizárólag *Quercus cerris*ről kerültek elő (Moesz 1938, Ambrus 1974, Csóka 1994, 1997). Ezzel szemben az *Andricus curvator* *Cynips divisa*, *Neuroterus numismalis*, *N. quercusbaccarum* és a *Neuroterus anthracinus* gubacsai a *Quercus petraea* és *Quercus robur* fákon egyaránt megtalálhatók voltak.

A vizsgált négy -négy év alapján lehetőség nyílik az egyes tölgyfajokon élő fajegyüttesek jellemzésére is, ami a fentiek alapján az alábbiakban adható meg:

***Quercus cerris*:**

Neuroterus saliens – *N. lanuginosus* – *Chilaspis nitida* – *N. minutulus* fajegyüttes

***Quercus petraea*:**

Andricus curvator – *Neuroterus quercusbaccarum* – *N. anthracinus* – *N. numismalis* fajegyüttes

***Quercus robur*:**

Neuroterus anthracinus – *N. quercusbaccarum* – *N. albipes* –

N. numismalis fajegyüttes.

Abból adódóan, hogy a csertölgyek és kocsánytalan tölgyek vizsgálata ugyanazon helyen és időben történt, lehetőség nyílt arra, hogy a két fajon felnövekvő fajegyüttesek diverzitását is összehasonlítsuk. A ritka fajokra érzékeny Shannon és a gyakori fajokra érzékeny Simpson diverzitási függvények értékei egyaránt a csertölgyön nagyobbak (Shannon H: 1,555 és 1,948; Simpson: 0,6804 és 0,7889). A Shannon diverzitásokra elvégzett t-próba eredménye szerint a különbség szignifikáns ($t = 5,977$, $p \leq 0,0001$). Ez a különbség akkor is fennáll, ha csak a Cynipidae család fajait vizsgáljuk (Shannon H: 1,458 és 1,688; Simpson: 0,6654 és 0,7685; $t(\text{Shannon}) = 3,7053$, $p \leq 0,0002$). Ez utóbbi azért is fontos, mivel a *Quercus cerris* esetében fajegyüttes sokféleségéhez nyilvánvalóan a csak itt előforduló gubacsszúnyogok is hozzájárulnak (de nem ezek okozzák a szignifikáns eltéréseket).

Összességében tehát megállapítható, hogy a síkfőkúti cseres-tölgyes erdő csertölgyei – a lényegesen kisebb részesedésük ellenére – a levélgubacs képző fajok nagyobb számát, nagyobb egyedszámát tartják el, mint a kocsánytalan tölgyek. Mindezek mellett a csertölgyek levelein felnövekvő fajegyüttes diverzitása úgy a gubacsdarázs fajok, mint az összes levélgubacs tekintetében is szignifikánsan nagyobb volt.

A fentebb említett általános tendenciák mellett a fajösszetételben az évek tekintetében is mutatkoztak eltérések. A síkfőkúti erdő két tölgyfajára jellemző, hogy volt 1-1 olyan faj, mely ugyan eltérő egyedsűrűségek mellett, de részesedését tekintve minden évben meghatározó volt.

A csertölgyeken a *Janetia cerris* részesedése minden évben meglehetősen nagy volt (31,0-68,5%), mellette nagy egyedsűrűségű években (1981, 1983) a *Neuroterus saliens*, kis egyedsűrűségű években pedig a *Chilaspis nitida*, *Neuroterus lanuginosus* és *Dryomyia circinnans* fajok részesedése haladta meg a 10%-ot.

A kocsánytalan tölgyeken minden évben jelentős arányban kerültek elő az *Andricus curvator* gubacsai (30,5 – 78,7%). Mellette nagy egyedszámú években növekedett meg a *Neuroterus quercusbaccarum* és a *N. anthracinus* gubacsok jelentősége (25,3 – 26,5%).

Az előzőektől eltérő tendencia tapasztalható a Debrecen területén található kocsányos tölgy fákon. Itt nem volt olyan faj, melynek részesedése minden vizsgált évben nagy lett volna. 1999 és 2000 években egyértelműen a *Neuroterus anthracinus* gubacsok dominanciája volt a jellemző (39,1 – 86,7%), a 2005 – 2006 években viszont e faj visszaszorulása mellett a *N. quercusbaccarum* (46,1 – 52,7%) és *N. albipes* (30,4 – 40,6%) gubacsok igen nagy részaránya volt a jellemző.

Az egyedsűrűségek tekintetében is megnyilvánultak a tápnövény fajok, ill. területek közötti különbségek.

Általában megállapítható, hogy a domináns fajok egyedsűrűségeiben évente igen nagy különbségek adódtak. Ez alól csak a debreceni fákon nagy jelentőségű *Neuroterus quercusbaccarum* mutatott kivételt, mivel egyedsűrűsége évente csak viszonylag kis mértékű ingadozást mutatott.

Az egyedszámban, ill. egyedsűrűségben tapasztalható igen nagy fokú ingadozás nem ismeretlen a gubacsképző fajok körében. Hails és Crawley (1991) az *Andricus quercuscalicis* fajjal 10 éven keresztül végzett felméréseinek eredményei

azt mutatták, hogy a szexuális generációt tekintve hatszoros, az agam generációkat tekintve tízszeres ingadozások fordultak elő. Ismert tény, hogy a gubacsképző fajok nőstényei a pete-, ill. tojásrakás során igen érzékenyen reagálnak a levelek kémiai jellemzőire, ami hatással lehet a gubacsképző fajegyüttesek szerveződésére is (Abrahamson et al. 2003). Számos munka eredményei utalnak arra, hogy a levelek jellemzői jelentős szezonalitást mutatnak (Osier et al. 2000) ugyanakkor az egyes jellemzők igen jelentős mértékben különbözhetnek évenként is (Laitinen et al. 2000). Ezt támasztja alá az is, hogy az egymást követő években a tápnövény preferenciában is gyakran jelentős fluktuációk tapasztalhatóak (Cronin et al. 2001).

A felmérések adatai szerint a két területen a domináns fajok évek szerinti változása eltérő képet mutatott. A síkfőkúti erdőben a *Quercus petraea* és *Quercus cerris* fák levelein a domináns fajok egyedsűrűsége tápnövényenként azonos módon változott. Ez nagy valószínűséggel arra utal, hogy az adott időszak környezeti tényezői e fajok populációira hasonló módon hathattak. A két tápnövényen tapasztalt igen hasonló tendenciák pedig a hatások általános érvényűségét mutatják.

A debreceni kocsányos tölgyeken viszont az uralkodó fajok egyedsűrűsége egymástól függetlenül változott, ami arra utal, hogy a környezeti tényezők hatása fajtól függően nagy mértékben változik, ill. hogy az élőhely mikroklimatikus hatásai igen nagy jeletőséggel bírhatnak.

5.2. A gubacsos levelek arányának és a gubacsok denzitásának helyek közötti változása

A Debrecenben ugyanazon területeken elvégzett vizsgálatok alapján képet kaphatunk a gubacsképző fajegyüttesek összetételének és egyedsűrűségének relatíve kis skálán történő változásáról (a mintavételi helyek a város északi részén, egymástól kis távolságokra voltak), valamint az évek (3 év) közötti különbségekről.

A vizsgált területeken a gubacsos levelek %-os részesedése 2000-ben (45,26%) és 2006-2006 években (35,48%) csak kissé tért el. Ez a tapasztalat azért is figyelemre méltó, mert a gubacsok összes denzitásában a két időszak között tapasztalt eltérések sokkal nagyobbak voltak (2000: 1,73 – 4,51 gubacs/levél, 2005-2006: 0,335 – 2,814 gubacs/levél). A jelenség oka valószínűleg a gubacsképző és a tápnövény között kialakuló igen szoros kapcsolatban (Shorthouse 1982) keresendő. Számos vizsgálat eredményei utalnak arra, hogy az endofág, és ezen belül a gubacsképző fajok nőstényei a pete-, ill. tojásrakás során erősen szelektálnak a levelek között (Bultman és Faeth 1986, Quiring és McNeil 1987, Akimoto 1990, Faeth 1991, Thompson és Pellmyr 1991, stb.). Ezek alapján feltételezhető, hogy a gubacsképző fajok számára a fákon található leveleknek csak egy korlátozott száma jelent megfelelő forrást, ezért az egyedszám növekedése inkább az aggregáció növekedése révén valósul meg (lásd később).

Tulajdonképpen az utóbbival függ össze az is, hogy a gubacsos levelek %-os értékeire, valamint a gubacsok denzitására kapott adatok az esetek többségében nem

normál eloszlásúak (lásd Shapiro-Wilk tesztek eredményei). Ennek ellenére a vizsgált két periódusban az adatok megoszlását tekintve különbségek is tapasztalhatók. Addig, amíg 2005-ben és 2006-ban a denzitás adatok szinte minden esetben eltértek a normál eloszlástól, 2000-ben az összes gubacs és a *Neuroterus anthracinus* megoszlásában sajátos jelenséget tapasztaltam. E két esetben a denzitások a helyeken belül normál eloszlást mutattak, az összes helyet együtt kezelve viszont már szignifikánsan eltértek a normál eloszlástól. Ez egyértelműen arra utal, hogy ekkor a normalitástól való eltérésért a helyek közötti különbségek a felelősek. A másik két fajnál (*N. quercusbaccarum* és *N. numismalis*) viszont ezek már helyeken belül is megfigyelhetők. Feltételezve azt, hogy a normál eloszlástól való szignifikáns eltérés az aggregáció eredménye, a fentiek arra is utalnak, hogy a legtöbb faj a denzitástól függetlenül nagyfokú aggregációra hajlamos, ugyanakkor a *N. anthracinus* esetében ez kisebb mértékű.

Az összes gubacsot tekintve a gubacsos levelek %-os részesedése és a gubacsok denzitása terén itt is eltérések tapasztalhatók. Addig, amíg a denzitás adatok minden évben szignifikánsan eltértek a normál eloszlástól, a %-os részesedés adatok esetében már sajátos jelenség tapasztalható. A kisebb zavarásnak kitett, ugyanakkor idősebb, nagyobb fákat tartalmazó helyeken (Botanikus Kert és Nagyerdő) a %-os megoszlások mindkét időszakban normál eloszlást mutattak, ezzel szemben a Dóczy út menti és az Ökológia melletti fákon a megoszlások szignifikánsan eltértek a normál eloszlástól. Az eltérések értelmezésére a vizsgálatok nyilván nem adnak magyarázatot, viszont feltételezhető, hogy az eltérő mértékű zavarás mellett ebben a fák eltérő nagysága, kora is szerepet játszhat.

A vizsgálatok eredményei arra utalnak, hogy az eltérő mértékű zavarásnak kitett, eltérő termőhelyi viszonyok között növekvő és eltérő korú *Quercus robur* fákon felnövekvő fajegyüttesek mennyiségi viszonyaiban az élőhelyen belül a fák között is lényeges eltérések állnak fenn. Minden bizonnyal ezzel is magyarázható, hogy a varianciák szinte minden időpontban lényegesen eltértek, a Levene-teszt értelmében inhomogéneknek tekinthetők. Ez természetesen azt eredményezte, hogy a helyek közötti különbségek csak Kruskal-Wallis és Mann-Whitney tesztek révén voltak értékelhetők. Kivételt ez alól a 2005-2006 időszakban a gubacsos levelek %-os részesedése adatai képeztek, ahol a varianciák homogenitásának feltétele teljesült, így a kétutas ANOVA alkalmazható volt.

A gubacsos levelek nagyobb részesedése és a nagyobb denzitások ellenére 2000-ben a területek között az összes gubacs tekintetében szignifikáns különbségek nem mutatkoztak (Kruskal-Wallis tesztek eredményei), ennek ellenére a páronként elvégzett Mann-Whitney tesztek egyes párosításokban szignifikáns eltéréseket mutattak.

2005 és 2006 években viszont a kisebb egyedsűrűségek ellenére a gubacsos levekre elvégzett ANOVA és a denzitásokra elvégzett Kruskal-Wallis teszt a területek között egyaránt szignifikáns eltéréseket mutatott. A két évet külön vizsgálva a gubacsos levelek tekintetében csak az őszi időszakban voltak szignifikáns eltérések, a denzitásokban viszont évek szerint (2005-ben igen, 2006-ban nem).

A gubacsos levelek %-os arányának és a gubacsok denzitásának helyek közötti összehasonlítása azt is mutatja, hogy ezen értékek minden időpontban az

Ökológia és a Botanikus Kert fái voltak a legnagyobbak és a Nagyerdőben a legkisebbek. Ez alátámasztani látszik a fák korának a jelentőségét. Számos vizsgálat eredményei utalnak arra, hogy a fiatalabb fákon nagyobb a gubacsok denzitása, ami nyilván adódik abból is, hogy a gubacsok elsősorban a fiatal, még növekvő, reaktív növényi részekben fejlődnek (Abrahamson és Weis 1986, Weis et al. 1988). Ugyanakkor az évek tekintetében konzekvensen fellépő különbségek alátámasztják azokat a megfigyeléseket is, hogy a fák közötti különbségek hosszú távon fennállhatnak (Ambrus 1974, Hails és Crawley 1991, Hartley és Lawton 1992), ami feltehetően egy-egy élőhelyre is igaz. Ez hosszabb távon a források heterogenitása révén ökológiailag és genetikusan különböző csoportok, az ún. demek (Edmunds és Alstadt 1978) kialakulásához is vezethet.

Az, hogy a gyakoribb fajok által fertőzött levelek %-os részesedése, ill. denzitása mennyire tér el az egyes területek tekintetében, arról adhat felvilágosítást, hogy az egyes fajok mennyire tekintik homogénnek a területet.

A *Neuroterus anthracinus* és *N. quercusbaccarum* fajok esetében a területek között egyik jellemző tekintetében sem tapasztaltam szignifikáns eltéréseket. Ez egyaránt adódhat a fák közötti jelentős különbségekből és abból, hogy e két faj egyedei kevésbé érzékenyek a zavarás, ill. a tápnövény egyedek életkorából adódó különbségekre. A gubacsos levelek %-os részesedésének és a gubacsok denzitásának ebből a szempontból úgy tűnik nincs jelentős hatása. Pl. a *N. anthracinus* esetében sem igen nagy denzitások mellett (2000), sem kis denzitásoknál (2005-2006) nem adódtak a területek között szignifikáns eltérések.

A *Neuroterus albipes* és *N. anthracinus* gubacsok esetében viszont szignifikáns eltérések tapasztalhatók. Az évek, ill. az egyedsűrűség hatását húzza viszont alá, hogy ezek a különbségek mindkét fajnál 2005-ben léptek fel.

Akár az összes gubacsot tekintve, akár fajonként vizsgálva gubacsos levelek %-os értékeinek összehasonlító vizsgálata két dologra hívja fel a figyelmet. Egyrészt a fákon a gubacsos levelek részaránya még egymáshoz közeli területeken is lényegesen eltérő lehet; másrészt 2005 és 2006 években a különbségek elsősorban az őszi időszakokra alakultak ki.

Az eredmények ugyanakkor arra is utalnak, hogy a területek összehasonlítása során igen nagy jelentőséggel bírnak az egyes területeken belül a fák között megnyilvánuló sokszor igen nagy eltérések is. Feltételezhetően ezzel magyarázható az a jelenség, hogy a gubacsos levelek részesedésében megmutatkozó sokszor igen nagy különbségek ellenére sem adódtak szignifikáns eltérések.

5.3. Fák közötti és fákon belüli különbségek

A levélgubacs képző fajegyüttesek szerveződésének vizsgálatát igen megnehezítik a gubacsos levelek arányában és a denzitásokban fák között és fákon belül fellépő, sokszor igen jelentős különbségek.

A Debrecenben végzett felmérések adatai arra utalnak, hogy a gubacsképző fajok esetében az adatok különösen nagy szórásával kell dolgozni, ami egyértelműen megmutatkozik a variációs koefficiensek (CV%) nagyságában.

A vizsgálatok eredményei azt mutatják, hogy e fajok nőstényei a legkevésbé a területek között tesznek különbséget. A CV% értékek itt a legkisebbek, általában 100%-nál kisebbek. Ez alól a *Neuroterus numismalis* gubacsok megoszlása képez kivételt, hiszen a gubacsos levelek arányában 2005-ben, a denzitásokban pedig 2000-ben és 2005-ben volt 100%-nál nagyobb CV% érték. A területek közötti kisebb CV% értékelésében azonban figyelembe kell venni azt is, hogy ekkor a számítás alapját átlagértékek képezik.

Mint ahogy az várható volt, a vizsgált fajok többségénél a fák közötti és a fákon belüli variáció mértéke igen nagy mértékben függ a denzitásoktól. Ez különösen igaz a *Neuroterus anthracinus* esetében, ahol nagy denzitásoknál a variációs koefficiensek sokkal kisebbek, mint kis egyedsűrűségek esetén. Ezzel szemben a *Neuroterus quercusbaccarum* gubacsok esetében kisebb és nagyobb denzitások esetén egyaránt nagy CV% értékek adódtak. Ez minden bizonnyal e faj nagy aggregációs hajlamával magyarázható.

A felmérések eredményei azt is mutatják, hogy – egy-két esettől eltekintve – a denzitásokban tapasztalható variáció mértéke meghaladja a gubacsos levelek arányában tapasztalhatóét.

Az 1999. és 2000. évi felmérések eredményei ugyanakkor arra is utalnak, hogy a domináns taxonok és az összes gubacs tekintetében a fákon belüli variáció a fák közöttit is meghaladja (2005-ben és 2006-ban a fákon belüli variáció mértékét nem vizsgáltuk). Ezek az eredmények alátámasztják a Whitham (1983) által tapasztaltakat, miszerint a gubacsképző levéltetvek gubacsai esetén a fákon belül tapasztalt variáció mértéke meghaladta a fák közöttit.

Több vizsgálat eredményei utalnak arra, hogy a tápnövényvel alkotott igen szoros kapcsolat következtében a gubacsképzők érzékenyek a növényi genotípusokban megmutatkozó kis különbségekre is, és a tápnövény faj populációján belül különbséget tehetnek az egyedek között (Askew 1962, Fritz és Price 1988, Schowalter és Haverta 1989, Akimoto 1990). A vizsgálataim során a fák között tapasztalt nagy variáció alátámasztani látszik ezeket a megfigyeléseket.

A fák között a gubacsképzők tekintetében azonban tartósan fennálló különbségek is tapasztalhatók. Már Ambrus (1974) felhívta a figyelmet, hogy a Cynipidae család fajainak gubacsai egyes fákon állandóan nagy számban találhatók, míg másokról rendszeresen hiányoznak. Hails és Crawley (1991) az *Andricus quercuscalicis* gubacsok megoszlásában a tölgyfák között extrém nagy variációt tapasztalt, ami független volt a makkok adott fákon tapasztalt számától. Hartley és Lawton (1992) a fák között évről évre hosszú ideig fennálló variációt közölt a *Neuroterus quercusbaccarum* gubacsok esetében.

Abból adódóan, hogy a fák egyedei többé-kevésbé nagyok és az egyes ágak sokszor eltérő víz- és tápanyag ellátottságúak, az egyedek közötti vizsgálatok eredményei, ha kisebb mértékben is, de felhasználhatók a fákon belüli megoszlások értelmezésében is.

A fák közötti különbségek kialakulásában szerepet játszhatnak olyan faktorok, mint a tápnövény fenológiája, fiziológiája, ill. az adott növényi részek

kémiai jellemzői (Homer és Abrahamson 1992, 1999; Craig et al. 1993, 2000; How et al. 1993). Tulajdonképpen ezzel összefüggésben többen rámutatnak arra, hogy a tápnövény egyedei között lényeges variáció tapasztalható a levelek nitrogéntartalma és a szekunder anyagcsere termékek koncentrációja tekintetében (Howard, 1990; Laitinen et al. 2000, Oier et al. 2000). Price et al. (2004) 5 területen 6 tölgyfaj kémiai jellemzőinek, elterjedésének és magasságának vizsgálata során stepwise regressziós analízist alkalmazva rámutatott, hogy a gubacsképző fajok száma és a gubacsok száma negatív korrelációt mutatott a levelek hemicellulóz tartalmával (a variáció 81%-a), elterjedésével (16%) és magasságával (2%).

Vannak közlemények, melyek a fák fenológiájában keresik a variáció elsődleges okát. Askew (1962) megállapítása szerint a *Neuroterus quercusbaccarum* és *N. numismalis* gubacsok nagyobb számban találhatók a korán hajtó fákön. Csóka (1994) pedig negatív korrelációt tapasztalt az *Andricus quercuscalicis* gubacsok száma és a fák fenológiai állapota között. A fák közötti különbségek kialakulásában jelentős lehetnek a tápnövény preferenciájában évek között mutatkozó különbségek is (Cronin et al. 2001).

A fenti hatások kialakulásában igen jelentősek lehetnek a tápnövény egyedek vízellátottságában mutatkozó különbségek. Több vizsgálat eredményei utalnak arra, hogy a gubacsképző fajegyüttesekben a fajok száma és a gubacsok mennyisége növekszik a hygrotermális stressz növekedésével (Cornell 1985, 1986; Leather 1986; Taper és Case 1987) és, hogy a populáció nagyságok nagyobbak szigorúbb környezetben (Tschardtke 1988; Waring és Price 1999). Fernandes és Price (1991) a habitat páratartalma és a gubacsképző fajok populáció nagysága közötti összefüggéseket vizsgálva megállapította, hogy a legtöbb faj populációjának nagysága nagyobb volt száraz habitatokban, mint mezofilban. Ugyanakkor az *Eurosta solidaginis* (Cecidomyiidae) gubacsok megoszlásával kapcsolatos vizsgálatok arra utalnak, hogy a nőstények a tojásrakás során előnyben részesítik a jó vízellátottságú egyedeket és ezeken belül a jobb vízellátottságú rameteket.

Az egyedsűrűségben megmutatózó különbségek azonban más tényezők hatására is kialakulhatnak. Abból adódóan, hogy a gubacsképzők és aknázók igen szoros kapcsolatban vannak tápnövényükkel, a forrás tápanyagtartalma, bizonyos kémiai jellemzői jelentős hatással lehetnek e fajok egyedeinek tápnövény egyedek közötti és egyedeken belüli (ágak szerinti) megoszlására. Több vizsgálat eredményei utalnak arra, hogy a levelek nitrogén és szekunder metabolit tartalma fajon belül és az egyedek között is jelentős mértékben változhat (Howard 1990, Suomela és Ayres 1994, Laitinen et al. 2000, Osier et al. 2000). Ugyanakkor a levélszövetek minősége populáción belül változhat a genotípusok szerint (Glinu et al. 2004), és olyan eltérő környezeti tényezők hatására, mint a talajviszonyok (Niinemets és Kull 2003), vagy a fényviszonyok (Larsson et al. 1986, Henriksson et al. 2003). Ilyen szempontból Hollinger (1989) jelentős különbségeket tapasztalt a fény- és árnyéklevelek között is. Ismert, hogy a levélszövetek kémiai összetétele megváltozhat a herbivórok rágása hatására is (Wratten et al. 1984, Karban és Myers 1989).

A fitofág fajok vizsgálata során több munka is igazolja a populációk közötti és populáción belüli jelentős a genetikai variáció. Alstadt és Corbin (1990) vizsgálatai ugyanakkor arra is utalnak, hogy ez a variáció felléphet egy fa különböző ágai között is.

5.4. Levelek közötti megoszlás

A gubacsos levelek aránya és a gubacsok denzitása között fennálló viszony (lásd fentebb), valamint a gubacsok levelenkénti megoszlása egyaránt arra utal, hogy a nőstények pete-, vagy tojásrakási stratégiája olyan, ami fajtól és tápnövénytől függően a gubacsok kisebb-nagyobb aggregációját eredményezi.

A megoszlások vizsgálata, ill. az eredmények értékelése során viszont minden képen figyelembe kell venni, hogy a gubacsok fejlődése két potenciális tényezőtől függ (Stone et al. 2002):

- a nőstény tojásrakása során a lárvák fejlődési helyének egyértelmű megválasztása
- a lárvák sikeressége, a gubacs fejlődésének indikálása.

A síkfőkúti erdőben és a Debrecen területén végzett vizsgálatok eredményei arra utalnak, hogy a gubacsok levelenkénti megoszlásában gubacsképzőtől és tápnövénytől függően lényeges eltérések tapasztalhatók.

A síkfőkúti erdő csertölgyein a hat gyakoribb faj megoszlásának összevetése (Cluster-analízis, Ward módszer) két csoport jelenlétét mutatta ki. A *Janetia cerris*, *Chilaspis nitida*, *Neuroterus saliens* és *N. minutulus* fajok kisebb, ill. közepes mértékű, a *Neuroterus lanuginosus* és *Dryomyia circinnans* fajok viszont kifejezetten nagy mértékű aggregációval jellemezhetőek. A kocsánytalan tölgyek levelein fejlődő gubacsok aggregációja viszont, valószínűleg a kisebb denzitásokból is adódóan, kis mértékű. Négy, vagy több gubacsot tartalmazó levelek nem, vagy alig fordultak elő.

A *Quercus robur* fák levelein viszont a meghatározó fajok gubacsai szinte kivétel nélkül nagyfokú aggregációt mutattak. Mind a négy vizsgált fajnál (*Neuroterus anthracinus*, *N. quercusbaccarum*, *N. albipes* és *N. numismalis*) gyakran fordultak elő akár tíznél több gubacsot tartalmazó levelek is.

A kocsányos tölgyek levelein két olyan gubacsdarázs faj fordult elő, melynek ivaros és ivartalan nemzedéke egyaránt a leveleken képez gubacsot. A megoszlásokat tekintve köztük lényeges különbségek adódtak. A *Neuroterus albipes* esetében az egyedsűrűségek alapján az ivartalan nemzedék volt az erősebb, itt volt jelentős aggregáció is, az ivaros nemzedék viszont jóval gyengébb, aggregáció gyakorlatilag alig tapasztalható. Ezzel szemben a *Neuroterus numismalis* mindkét nemzedéke erős volt és a gubacsok aggregációja mindkét nemzedék esetében jelentős volt.

Az adatok tehát arra utalnak, hogy a fajok többségénél a nőstények a pete-, vagy tojásrakás során erősen szelektálnak. Gyakran egy-egy levélre akkor is több petét, vagy tojást raknak, ha még bőséges a rendelkezésre álló levelek száma. Ennek az értelmezése viszont több tényezővel is magyarázható.

Thompson és Pellmyr (1991) vizsgálatai szerint a herbivórok, és különösen az aknázók és a gubacsképzők esetében központi jelentőségű a petézési preferencia és az utódok teljesítménye közötti viszony. Úgy tűnik, hogy a szelekció olyan petézési preferencia irányába hat, ami maximalizálja az utódok teljesítményét. Ez

vonatkozik a növény fajok közötti, populáción belüli egyedekre és a növényen belüli modulokra egyaránt. Ezzel összefüggésben Folliot (1964) *Andricus* fajokkal végzett vizsgálatai szerint a gubacsok egyes esetekben kifejlődhetnek akkor is, ha a nőtény a petéket, ill. tojásokat nem a megfelelő növényi részre rakja le. Ez arra utal, hogy a gubacsok megoszlását elsődlegesen a nőtények tojásrakási viselkedése eredményezi (elméletileg az is lehetséges lenne, hogy a kikelő lárva a nem megfelelő helyen nem tud gubacsképződést indikálni és elpusztul).

Fákon belül a levelek kémiai analízisének vizsgálatai arra utalnak, hogy bizonyos jellemzők jelentős hatást gyakorolhatnak a gubacsképző fajok lárváinak jelenlétére és megoszlására. Ismert, hogy a fiatal levelek lágyabbak és tápanyagban gazdagabbak, a korral pedig keményebbek és tápanyagban szegényebbek lesznek (Feeny 1970, Wint 1983). Ugyanakkor a levelek kémiai jellemzői jelentős szezonális változást mutatnak (Osier et al. 2000) és különbözhetnek évenként is (Laitinen et al. 2000). Ezzel összefüggésben Abrahamson et al. (2003) 6 tölgyfajon végzett átfogó vizsgálatai egyértelműen azt mutatták, hogy egy gubacsképző faj megjelenése egyértelműen függ a levelek kémiai összetételétől.

A gubacsok levelek közötti variációja kialakulásában nagy jelentőségű lehet azok szekunder védekező anyag tartalma. Számos közlemény utal arra, hogy a fitofág fajok rágásával szemben a levelekben felhalmozódó tanninok jelentős védelmet biztosíthatnak (pl. Feeny 1970, Wratten et al. 1984, Karban és Myers 1989, stb.). Ezzel szemben Taper és Case (1987) pozitív korrelációt tapasztalt a levelek tannin tartalma és a *Cynipida* gubacsok fajszáma, abundanciája és túlélése között. Bronner (1977) kimutatta, hogy a tanninok akkumulálódhatnak a gubacsok szöveteiben. Figyelembe véve azt a tényt, hogy a tanninok a gombákra növekedést gátló hatást fejtenek ki (Matta 1971, Janzen 1977), úgy tűnik, hogy ez megvédené a gubacs szöveteit és a lárvát a gombáktól és a herbivór fogyasztóktól (Janzen 1977, Cornell 1983, Price et al. 1987, Taper és Case 1987). Ugyanakkor Müller et al. (1987) közölték, hogy a növények víz-stresszével nő a levek tannin tartalma.

Az endofág lárvális fejlődésű fajok nőtényei a levelek között nem csak a kémiai jellemzők tekintetében szelektálhatnak. Az aknázó rovarlárvákkal kapcsolatos vizsgálatok arra utalnak, hogy a szelekció megnyilvánulhat a levélnagyság (Bultman és Faeth 1986, Faeth 1990), a levelek lehullásra való hajlama (Bultman és Faeth 1986, Simberloff és Stilling 1988), az előzetes levélkárosodás (Faeth 1986) és a levelek kora (Quiring és McNeil 1987) tekintetében.

A fentiek alapján az is feltételezhető, hogy az eltérő mikroklimatikus és talajviszonyok hatására a tápnövény egyedek és az egyedeken belül az egyes modulok kémiai jellemzőiben megmutatkozó mintázat is eltérő lehet. Ez is szerepet játszhat abban, hogy egyes fajoknál (*Neuroterus quercusbaccarum*, *N. albipes* ivartalan nemzedéke) a gubacsok levelek közötti megoszlása helyenként szignifikánsan különbözött. Más esetekben viszont (*Neuroterus numismalis*, *N. albipes* ivaros nemzedéke) ilyen különbségeket nem tapasztaltam. Ez viszont adódhat abból is, hogy e fajoknál, ill. alakoknál az egyedsűrűségek meglehetősen kicsik voltak.

A megoszlások az időpont tekintetében is különbözhetnek, ami viszont ismét fajtól függően változhat. A *Neuroterus anthracinus*, *N. numismalis* és a *N. albipes* ivaros nemzedékének megoszlásában ilyen szempontból nem voltak

különbségek (itt is szerepe lehet a kisebb denzitásoknak). A sokkal nagyobb egyedsűrűségben jelenlevő *Neuroterus quercusbaccarum* és *N. albipes* ivartalan nemzedéke esetében viszont a megoszlások lényegesen különböztek.

A fentek alapján úgy tűnik, hogy a megoszlások hely- és időbeli különbözősége az egyedsűrűségektől függ, a különbségek nagy egyedsűrűségben jelen levő fajok, ill. nemzedékek esetében léptek fel.

A megoszlások időpontok és helyek szerinti különbözősége mellett felmerül a kérdés, hogy milyen mértékű az egyedsűrűség hatása. Az egyedszám, egyedsűrűség növekedése elméletileg két úton valósulhat meg:

- egyrészt a gubacsos levelek számának növekedésével, ami nem feltétlenül jár együtt az aggregáció növekedésével.
- másrészt a gubacsos levelek számának, aránya növekedése helyett, vagy mellett a levelenkénti gubacsszámok (aggregáció) növekedésével.

A levelek közötti megoszlások másik jellemzője lehet az, hogy a populációk egyedeinek milyen mértékű a zsúfoltsága, ami adódhat az adott faj aggregációs hajlamából és az egyedsűrűségből egyaránt.

A Lloyd féle zsúfoltsági indexek alátámasztják a fentebb leírtakat, de az egyedek (gubacsok) megoszlásának más aspektusára is rámutatnak. Általánosságban megállapítható, hogy a *Neuroterus anthracinus* és *N. numismalis* gubacsok zsúfoltsága kicsi, a *N. albipes* és *N. quercusbaccarum* gubacsok esetében viszont ez nagy. A két csoport között az index értékei igen lényeges különbséget mutattak.

Mint ahogy várható volt, a zsúfoltsági indexek és a denzitások összevetése alapján megállapítható, hogy a denzitás növekedésével a zsúfoltság és ezzel összefüggésben az aggregáció mértéke növekszik.

A vizsgálatok egyik nem várt és figyelemre méltó eredménye viszont az, hogy a növekedés ütemében az évek tekintetében igen lényeges eltéréseket tapasztaltunk. A környezeti tényezők eltérő voltából, valamint a nőtények pete- és tojásrakási stratégiájából adódóan az egyes években ugyanolyan denzitások mellett teljesen eltérő volt a zsúfoltság és ezzel összefüggésben az aggregáció mértéke.

Ebből a szempontból 2000 és a 2005-2006 évek lényegesen különböztek. 2000-ben a denzitás növekedésével zsúfoltsági index minden vizsgált fajnál csak lassan növekedett. Ez arra utal, hogy ekkor az egyedsűrűség növekedése nagyrészt a fertőzött levelek számának növekedése révén valósult meg. 2005 és 2006 években viszont már viszonylag kis denzitások mellett is nagy volt a zsúfoltság. Ez arra utal, hogy ebben az időszakban az egyedsűrűség növekedése nagyrészt az egy levélre lerakott peték, ill. tojások számának növekedése, tehát az aggregáció mértékének növekedése révén valósult meg.

Az általunk is tapasztalt intraspecifikus aggregáció elterjedt a rovarközösségekben (Prokopy és Roitberg 2001), ugyanakkor az is megfigyelhető, hogy a gubacsok térbeli megoszlása hatással van a parazitoidok támadási patternjére (Hails és Crawley 1992, Lill 1998). Ezzel szemben Ito és Hijii (2004) az *Andricus moriokae* gubacsok esetében azt tapasztalta, hogy a lárvák mortalitására nem volt hatása a gubacsok abundancia patternjének.

Minden esetre több közlemény eredményei is arra utalnak, hogy az aggregáció előnye az lehet, hogy nagy denzitásoknál csökkentheti az ellenség általi mortalitás kockázatát (Parrish és Edelstein-Keshet 1999, Stephens et al. 1999, Hunter 2000). Tulajdonképpen ezt támasztja alá az is, hogy a gazda-parazita interakciók 30%-ában inverz sűrűségfüggés tapasztalható (Lessels 1985, Stilling 1987, Rohlfs és Hoffmeister 2004).

5.5. Levélméret preferencia

A *Quercus cerris* és *Quercus robur* fák levelein felnövekvő fajegyüttes levélméret kategóriák szerinti vizsgálatainak eredményei arra utalnak, hogy a levelek nagysága egy jelentős tényező lehet a gubacsok levelek közötti, többnyire nagy variációjának kialakulásában.

Annak ellenére, hogy a levélgubacs képző fajok mindkét tölgyfajon jelentős számban fordultak elő, a rendelkezésre álló levelek kihasználása tekintetében jelentős különbséget tapasztaltam. A *Quercus cerris* fákön 3 faj, a *Quercus robur* fákön viszont csak 1 faj esetében adódott szignifikáns levélméret preferencia.

Figyelemre méltó, hogy mindkét tápnövényen a legnagyobb egyedszámban előkerült fajok – a *Quercus cerrisen* a *Janetia cerris* (37,41%), a *Quercus roburon* a *Neuroterus anthracinus* – esetében levélnagyság preferenciát nem tapasztaltam. Mivel e fajok a fajegyüttesek minden évben meghatározó tagjai feltételezhető, hogy talán ez jelent számukra előnyt, hiszen a rendelkezésre álló források kevésbé tekinthetők limitálóknak.

Általában megállapítható, hogy a csertölgy fajegyüttesének tagjai méret szerint sokkal inkább felosztják egymás között a rendelkezésre álló leveleket. A *Quercus cerris* leveleken fejlődő 8 gyakoribb fajból 3 esetében mutatható ki valamely levélméret irányába mutató preferencia, ezzel szemben a *Quercus roburon* 4 fajból csak 1 esetben. A csertölgyek levelein tapasztaltak kialakulásában az esetleges faji jellemzők mellett szerepe lehet az itt felnövekvő fajok nagyobb számának is.

A gubacsképzőkkel foglalkozó nagy számú munka ellenére viszonylag kevés azon közlemények száma, melyek a levelek közötti megoszlásokkal ilyen szempontból foglalkoznak. Ez azért is érdekes, mert már Abrahamson és Weis (1987) is felhívja a figyelmet arra, hogy a gubacsképző fajok szaporodása és a lárvák túlélése igen nagy mértékben függ a növényi szövetekbe történő pete-, vagy tojásrakás sikerességétől. Ugyanakkor Thompson (1988) rámutat arra, hogy a nőstények tojásrakási preferenciája és a lárvák teljesítménye (performanciája) közötti viszony meghatározó a herbivórok evolúciós ökológiájában. E mellett a petézési preferencia igen fontos voltára utalnak azok a vizsgálatok, melyek szerint a gubacsszűnyogok esetében pozitív korreláció van a nőstények preferenciája és a lárvák performanciája között (Cornelissen et al. 1997, Fernandes 1998). A két jellemző közötti viszonyt azonban egyes tényezők befolyásolhatják. Ilyenek

lehetnek olyan top-down hatások, mint a természetes ellenségek (Bernays és Graham 1988), vagy bottom-up hatások, mint a környezeti variáció (White 1978) és a tápanyag limitáció (Price 1990).

A gubacsképzők preferenciájára vonatkozó vizsgálataim eredményei azt mutatják, hogy kifejezetten a kis méretű levelek előnyben részesítése a két tápnövényen csak 1 faj esetében tapasztalható. A *Quercus cerris* leveleken, annak ellenére, hogy a kis levelek gyakorisága volt a legnagyobb (46%), ezek irányába mutató szignifikáns preferenciát nem tapasztaltam. Az *Eriophyes cerreus* gubacsok előfordulási gyakorisága levélméret kategóriák gyakoriságánál nagyobb volt ugyan, de az eltérés nem adódott szignifikánsnak. A *Quercus robur* leveleken a *Neuroterus numismalis* gubacsok esetében mutatható ki csak a kis levelek preferálása. Itt kell megjegyezni, hogy ezen a tölgyfajon ez volt az egyetlen eset, amikor preferencia volt kimutatható.

A kis levelek preferálásának ritka volta ellentmondani látszik a szintén endofág aknázó rovarlárvaik esetében tapasztaltaknak. Quiring és McNeil (1987) kimutatták, hogy az *Agromyza frontella* aknázó légyfaj nőtényei a petezés során előnyben részesítették a lucerna kisebb, fiatalabb leveleit. A tölgyfák levelein felnövekvő *Cameraria* (Lepidoptera) lárvaik szintén a kis méretű leveleket preferálták és a túlélésük is ezekben volt a legnagyobb (Bultmann és Faeth 1986, Faeth 1987, 1991). A kis méretű levelek előnyben részesítése valószínűleg azzal van összefüggésben, hogy ezek lágyabbak, tápanyagban gazdagabbak, a méret növekedésével és a korrallal viszont keményebbek és tápanyagban szegényebbek lesznek (Feeny 1970, Wint 1983).

A gubacsképző fajok levélméret szerinti szegregálódására vonatkozó adatok elsősorban a nagy levelek, ill. növényi modulok előnyben részesítésére utalnak (a gubacsdarazsak esetében: Cauette és Price 1989, Pires és Price 2000, a gubacsképző levéltetveknél Mitchell 1983, Whitham 1978, 1983, Zucker 1982, Price 1991). Ez valószínűleg összefüggésben van azzal, hogy ezek általában a fotoszintetikus termékek nagyobb mennyiségével rendelkeznek (Parkhurst és Loucks 1972). A jobb tápanyag ellátottság miatt vastagabb falú gubacsok fejlődnek, ami csökkenti a parazitoidok sikeres támadásának valószínűségét (Weis és Abrahamson 1985). Ezzel is összefüggésben több munka is utal arra, hogy a nagy leveleken fejlődő lárvaik relatív fitnese jobb (Raupp és Denno 1983, Whitham 1978, 1983).

Annak ellenére, hogy a *Quercus cerrisen* ezek a levelek voltak jelen a legkisebb részesedéssel (18%), a *Neuroterus lanuginosus* esetében mi is a nagy levelek egyértelmű preferálását tapasztaltuk (a kicsik rovására). Két másik, viszonylag nagyobb részesedéssel jelenlevő faj (*Chilaspis nitida* – 9,68% és *Dryomyia circinnans* – 4,37%) gubacsai a nagy leveleken szintén nagyobb arányban fordultak elő a vártnál, de a különbség nem volt szignifikáns.

Figyelembe véve az erdőben a csertölgyeken végzett korábbi vizsgálatokat (Virágh és Précsényi 1985) a kis levelek elkerülése a fénylevelek elkerülését, a nagy, vagy nagyobb levelek preferálása egyúttal az árnyék levelek előnyben részesítését is jelenti.

Bár *Quercus cerris* fákon a közepes méretű levelek részesedése (36%) kisebb volt, mint a kis méretűeké (46%), három faj esetében (a nagy részesedéssel jelen levő *Neuroterus saliens* (20,51%) és a sokkal ritkább *Contarinia subulifex* (

1,52%)) is ezek egyértelmű preferálását tapasztaltuk. A közepes méretű leveleken a vártnál nagyobb gyakorisággal fordultak elő a *Janetia cerris* és a *Neuroterus minutulus* gubacsai is, de a különbség itt sem volt szignifikáns.

Az a tény, hogy a kis levelek előnyben részesítése ritka, és hogy a közepes, vagy nagy levelek előnyben részesítése többnyire a kicsik elkerülésével jár együtt, arra utal, hogy a kis levelek jelentik a legkedvezőtlenebb forrást a leveleken gubacsot képező fajok többsége esetében.

5.6. Levélgubacsok megoszlása levéllemezen belül – levélen belüli helyzetpreferencia

A gubacs képző fajok leveleken belüli megoszlására elvégzett főkomponens analízisek eredményei arra utalnak, hogy a gyakoribb fajok mindhárom tölgyfaj esetében jól elkülönülnek, ami arra utal, hogy felosztják egymás között a levéllemez különböző részeit. A levéllemez helyzet szerinti kihasználásában azonban a három tölgyfaj esetében lényeges eltérések adódtak.

A gyakoribb fajok levélen belüli előfordulási gyakoriságaiban mutatkozó különbségek talán a *Quercus cerris* leveleken a legkifejezettebbek. A *Janetia cerris* és a *Neuroterus saliens* gubacsai nagyrészt a belső-középső (5-ös helyzet) és belső-vállli (6-os helyzet) preferálták, a *N. minutulus* gubacsok pedig főleg a külső-középső (2-es helyzet) részekről kerültek elő. Az adatok arra is utalnak, hogy a levelek külső-középső helyén fordul elő a gubacs képzők legtöbb faja és gubacsa. Ezt támasztja alá az is, hogy további három faj (*N. lanuginosus*, *Chilaspis nitida*, és *Dryomyia circinnans*) gubacsai is a külső-vállli helyzet mellett itt kerültek elő a legnagyobb gyakorisággal.

A *Quercus petraea* leveleken élő gubacs képző fajok többsége viszont legnagyobb gyakorisággal a külső-vállli (3-as helyzet) és a levéllemez belső részeiről (4-6 helyzetek) kerültek elő. Feltűnő, hogy a fajegyüttes két meghatározó fajának (*Andricus curvator* és *Neuroterus quercusbaccarum*) helyzetkihasználása nagyon hasonló, ami akár kompetíció kialakulását is eredményezheti.

A fenti két tápnövénytől lényegesen eltérő képet tapasztaltam a *Quercus robur* fák levelein. Itt a legfontosabb fajok helyzetek szerinti előfordulásában az előzőhöz hasonló tendenciák nem mutatkoztak. Ennek ellenére a *Neuroterus anthracinus* gubacsok elsősorban a belső-középső (5-ös helyzet) és belső-vállli (6-os helyzet), a *N. albipes* gubacsok pedig a külső-középső (2-es helyzet) és külső-vállli (3-as helyzet) kerültek elő. A *N. quercusbaccarum* és *N. numismalis* gubacsok jelentős része a külső-középső (2-es helyzet) területről kerültek elő, viszont az előbbinek a külső-csúcsi (1-es helyzet), az utóbbinak pedig az 1-es helyzet mellett a belső-középső (5-ös helyzet) területeken volt nagy a gyakorisága. A kocsányos tölgy levelein tapasztaltak a versengés lehetőségére utalnak.

A fenti megoszlás viszonyok kialakulásában lényeges lehet az, hogy a nőstények a pete-, vagy tojásrakás során a levéllemez mely részeit részesítik előnyben.

A csertölgyek levelein hat faj esetében elvégzett vizsgálatok eredményei szerint négy fajnál tapasztalható szignifikáns helyzet preferencia. Az adatok arra utalnak, hogy a *Neuroterus minutulus* a külső-középső (2-es helyzet), a *Janetia cerris* a belső-középső (5-ös helyzet), a *Neuroterus saliens* a belső-vállli (6-os helyzet), a *Dryomyia circinnans* pedig a külső-vállli (3-as helyzet) és belső-középső (5-ös helyzet) levélterületeket részesítette előnyben. Ugyanakkor a szintén gyakori *Chilaspis nitida* esetében nem tapasztaltam helyzet preferenciát.

A kocsánytalan tölgyeken a vizsgált négy fajból kettőnél (*Andricus curvator*, *Neuroterus quercusbaccarum*) nem tapasztaltam helyzet preferenciát, a kisebb egyedsűrűségben jelen levő *N. anthracinus* viszont a belső-középső (5-ös helyzet) és belső-vállli (6-os helyzet), a *N. numismalis* viszont a külső-vállli (3-as helyzet) területeket részesítette előnyben.

A kocsányos tölgyeken abszolút domináns *Neuroterus quercusbaccarum* esetében szignifikáns helyzet preferenciát sem Debrecenben, sem Balassagyarmaton nem lehetett kimutatni. A *Neuroterus anthracinus*-nál a preferencia ugyanúgy valósult meg, mint a kocsánytalan tölgy esetében (5-ös és 6-os helyzetek előnyben részesítése). A *N. numismalis* esetében viszont a kocsánytalan tölgyön tapasztaltakkal szemben mindkét helyen a levéllemez belső-csúcsi részének (4-es helyzet) egyértelmű előnyben részesítése a jellemző.

Az, hogy a lárva a levéllemez mely részén fejlődik, az esetlegesen fellépő kompetíció és a parazitoidokkal szembeni védelem, tehát a lárva túlélése szempontjából nagy jelentőségű lehet. Whitham (1978) gubacsképző levéltetvek levélen belüli megoszlását vizsgálva a gubacsok levéltőhöz közeli nagyobb előfordulási gyakoriságát tapasztalta, amit a gubacsok jobb tápanyag ellátottságával, ezáltal vastagabb falával magyarázott (itt minden a levélbe bejutó és onnan kijutó tápanyag áthalad). Ha a tápanyag ellátottság jobb, akkor a fejlődő gubacs fala vastagabb lesz, ami csökkenti a parazitoidok sikeres támadásának valószínűségét (Weis és Abrahamson, 1985).

Vizsgálataink arra utalnak, hogy a nőstények a pete-, vagy tojásrakás során a levéllemez fajtól függő részét igyekeznek előnyben részesíteni, ami a lárvák jobb túlélését eredményezheti. Ez a tendencia oda vezethet, hogy a gubacsképző fajok a levéllemezen belüli helyzet tekintetében jól elkülönülnek. Ez egyúttal azt is jelenti, hogy a levélen belüli megoszlás nem egyszerűen a levél tövétől vett távolság függvénye.

Az eredmények ugyanakkor azt is mutatják, hogy a levélen belüli megoszlások fajtól függően, de sokszor függenek a levelek méretétől.

Egyes fajoknál a levélen belüli megoszlások levélmérettől függetlenül igen jelentősen különböztek. Ezt tapasztaltam a csertölgyek levelein a két leggyakoribb faj, *Arnoldia cerris* és *Neuroterus lanuginosus*, a kocsánytalan és kocsányos tölgyeken a *Neuroterus anthracinus* és a *N. quercusbaccarum*, valamint a *N. anthracinus* és a *N. numismalis* megoszlása levélmérettől függetlenül szignifikánsan különbözött egymástól. Ez a kompetíció elkerülésére és a koegzisztencia lehetőségére utal.

A gyakoribb fajok többségénél mindhárom tölgyfaj esetében a megoszlásában mutatkozó szegregáció a levelek méretének növekedésével növekedett (a megoszlások közötti különbségek mindhárom tölgyfaj esetében nőttek a levelek méretének növekedésével).

Az, hogy a kis méretű leveken a gyakoribb fajok többségénél a szegregáció kisebb mértékű, valószínűleg összefüggésben van azzal, hogy e leveleknek kisebb a tápanyag ellátottsága (Parkhurst és Loucks 1972, Zucker 1982). Zucker (1982) megállapította, hogy a kis méretű levelekben, melyek nagyobb mennyiségű fenolokat tartalmaznak, a levéllemez egyes részei nem különböznek ezek koncentrációjában. A kis levelek különböző részeiben a tápanyagok koncentrációja is kisebb mértékben változhat (Whitham 1978). A fentiek azt eredményezik, hogy a gubacs képzők itt kevésbé tesznek különbséget a levéllemez részei között.

A levélen belüli a legtöbb faj esetében a megoszlások a levélméret növekedésével egyre nagyobb mértékben különböztek. Ez nyilvánvalóan adódik a rendelkezésre álló levélterület és ezzel összefüggésben a helyzetek területének igen erőteljes növekedésével. Ezzel összefüggésben úgy tűnik, hogy a levélrészek fenol és tápanyag koncentrációja függ a levelek nagyságától (Whitham 1978, Zucker 1982).

6. Összefoglalás

A növényeken élő endofág, de különösen a gubacsképző fajok egyedei igen szoros kapcsolatban fejlődnek tápnövényükkel. E csoport képviselői nagy diverzitásúak (több ország sok taxonjából kerülnek ki képviselőik), ugyanakkor vizsgálatuk is egyszerűbb, a kapott eredmények is megbízhatóbbak, adódóan a lárvák helyhez kötött életmódjából és abból, hogy a gubacsok hosszú ideig megmaradók és tanulmányozhatóak. Minden bizonnyal ezzel is magyarázható, hogy a gubacsképző fajok egyedeit gyakran használják közösség szintű vizsgálatok során, elméletek és hipotézisek igazolására, vagy éppen cáfolására. Ennek ellenére a leveleken gubacsokat indukáló fajegyüttesek megoszlásának vizsgálatára eddig viszonylag kis hangsúlyt fektettek. Ezen hiányosság mérséklése céljából készült ez a munka, mely három tölgyfaj egyedein felnövekvő levélgubacsot képző együttesek a faunisztikai vizsgálata mellett elsősorban az egyedsűrűség és megoszlás viszonyokat tárgyalja.

1. Faunisztikai vizsgálatok

A faunisztikai vizsgálatok arra utalnak, hogy a legnagyobb fajszám a *Quercus robur* leveleken (13 faj, 55816 gubacs) mutatkozott. Ennél kevesebb faj került elő a *Quercus cerris* levelekről (10 faj, 1446 gubacs) és a legkisebb fajszámmal a *Quercus petraea* fák levelei jellemezhetőek (7 faj, 456 gubacs). A tápnövények között különbségek adódtak az előkerült taxonok jelentőségében is. A levélgubacs képző fajegyüttes tekintetében legdiverzebb csertölgyön a Cynipidae és Cecidomyiidae gubacsok részesedése közel azonos volt (53,54 és 44,43%), ezzel szemben a kocsánytalan és kocsányos tölgyeken a gubacsdarazsak (Cynipidae) abszolút dominanciája volt jellemző (98,45 – 99,87%). A gubacsatkák a *Quercus petraea* fákön minimális részesedésűek voltak (1,55%), a *Q. robur* fákön viszont teljesen hiányoztak. A gubacsszünnyogok (Cecidomyiidae) esetében viszont éppen fordított helyzet adódott.

A vizsgálatok alapján megállapítható, hogy a három tölgyfaj az alábbi fajegyüttesekkel jellemezhető:

Quercus cerris: *Neuroterus saliens* – *N. lanuginosus* – *Chilaspis nitida*

Quercus petraea: *Andricus curvator* – *Neuroterus quercusbaccarum* – *N. anthracinus* – *N. numismalis*

Quercus robur: *Neuroterus anthracinus* – *N. quercusbaccarum* – *N. laeviusculus* – *N. numismalis*

2. A levélgubacsok mennyiségi viszonyai és ezek hely- és időbeli változása

A fajösszetételben mutatkozó különbségek mellett a tölgyfajok közötti különbségek a gubacsos levelek arányában és a gubacsok denzitálásában is megmutatkoztak. A legnagyobb egyedsűrűségek a kocsányos tölgyeken alakultak ki (49,5 – 2443,8 gubacs/1000 levél). A csertölgyeken a nagy fajszaok mellett közepes denzitások voltak a jellemzőek (51,1 – 262,4 gubacs/1000 levél), a legkisebb egyedsűrűségek pedig a kocsánytalan tölgyeken adódtak (0,8 – 28,6 gubacs/1000 levél).

A felmérések eredményei azt mutatják, hogy úgy a gubacsok összes denzitálásában, mint az egyes fajok egyedsűrűségében az egyes években igen jelentős különbségek tapasztalhatók (ez megegyezik néhány hasonló jellegű vizsgálat eredményeivel). Ugyanakkor viszont úgy tűnik, hogy az adott években uralkodó környezeti viszonyok a tölgyfajok gubacsokképző fajegyütteseire eltérően hatnak. A vizsgálatok eredményei azt mutatják, hogy a csertölgyek fajegyüttese meghatározó tagjaira a környezeti tényezők hasonlóan hatnak (az egyedség évi változásának tendenciái megegyezők). Ezzel szemben a kocsányos tölgy meghatározó tagjai egyedsűrűségének változása fajtól függően eltérő.

A Debrecenben négy helyen végzett több éves felmérések adatai szerint az egymáshoz viszonylag kis távolságra levő helyeken található fákban a fajösszetétel hasonló, ugyanakkor a gubacsos levelek arányában és a meghatározó fajok egyedsűrűségében szignifikáns különbségek léphetnek fel.

3. A gubacsos levelek arányában és gubacsok denzitálásában a fák közötti és a fákban belüli variáció mértéke.

A vizsgálatok eredményei arra is utalnak, hogy a fenti jellemzők tekintetében a fák között és fákban belül is igen nagy eltérések mutatkoznak.

A variáció relatív mértékéről felvilágosító variációs koefficiensek a gubacsos levelek arányát tekintve azt mutatják, hogy a variáció mértéke a helyek között a legkisebb (13,1 – 130,3%), lényegesen nagyobb a fák között (42,8 – 222,0%) és a legnagyobb a fákban belül az ágak között (47,8 – 271,9%).

A meghatározó fajok gubacsainak denzitálásában viszont ilyen egyértelmű tendencia nem tapasztalható, bár itt is a helyek közötti variáció a legkisebb (38,3 – 141,5%), a fák közötti és fákban belüli variáció egymáshoz viszonyított nagysága viszont fajtól függően változik. Ez utóbbi minden bizonnyal a fajok eltérő aggregációs hajlamának eredménye.

4. A gubacsok levelek közötti variációja

A gyakoribb gubacs képző fajok gubacsainak levelek közötti megoszlásának vizsgálata azt mutatja, hogy kisebb-nagyobb aggregáció szinte minden fajnál megfigyelhető. Ebből adódóan a levelek közötti megoszlások minden vizsgált fajnál (*Quercus cerris* – 6 faj, *Quercus petraea* – 3 faj, *Quercus robur* – 4 faj) lognormál eloszlást mutattak.

A csertölgyön az aggregáció mértéke szerint két csoport elkülönítése látszik indokoltnak. Kis mértékű aggregáció jellemző 4 fajra (*Janetia cerris*, *Chilaspis nitida*, *Neuroterus saliens* és *N. minutulus*), nagy mértékű aggregációs hajlammal pedig 2 faj (*Neuroterus lanuginosus*, *Dryomyia circinnans*) jellemezhető. Ezzel szemben a kocsánytalan tölgyön az *Andricus curvator*, a *Neuroterus quercusbaccarum* és a *N. anthracinus* fajok esetében is csak kis mértékű az aggregáció.

A kocsányos tölgy levelein mind a 4 vizsgált faj nagyfokú aggregációval jellemezhető, meglehetősen nagy gyakorisággal fordultak elő 10-nél több gubacsot tartalmazó levelek is. A gyakoribb fajok közül két olyan volt, melynek ivaros és ivartalan nemzedéke egyaránt leveleken képez gubacsot. A *Neuroterus albipes* ivaros nemzedéke gyenge és a gubacsok csak igen kis aggregációt mutattak, ezzel szemben az ivartalan nemzedék erős, nagyfokú aggregációval. A *Neuroterus numismalis* ivaros és ivartalan nemzedéke egyformán erős, az ivaros nemzedék közepes mértékű, az ivartalan nemzedék viszont nagyfokú aggregációval.

A vizsgálatok eredményei azt mutatják, hogy a *Quercus robur* leveleken a gubacsok megoszlása egyes esetekben az idő és hely függvényében is eltéréseket mutatott. A *Neuroterus quercusbaccarum*, valamint a *N. albipes* ivartalan nemzedékének gubacsai esetében levelenkénti megoszlások az idő és a hely szerint is szignifikánsan eltérőek voltak, míg más fajoknál, ill. alakoknál ilyen különbségek nem, vagy csak ritkán fordultak elő.

5. Levélnagyság preferencia

A levelek közötti variáció egyeik jelentős összetevője lehet az, hogy a fajok nőstényei a pete, vagy tojásrakás során mennyire tesznek különbséget a különböző méretű levelek között.

A csertölgyeken ilyen szempontból vizsgált 11 fajból 6 faj esetében ilyen preferencia nem tapasztalható. Annak ellenére, hogy a fákon a kisméretű levelek előfordulási gyakorisága volt a legnagyobb, ezek preferálását csak egy esetben (*Andricus curvator*) tapasztaltuk. Szintén egy faj (*Neuroterus lanuginosus*) mutatott preferenciát a sokkal kisebb részarányban jelen levő nagyméretű levelek irányába. Az előzőekkel szemben három faj esetében (*Neuroters saliens*, *N. anthracinus* és

Contarinia subulifex) egyértelműen a közepes méretű levelek előnyben részesítése tapasztalható.

A kocsányos tölgyeken a gubacsok túlnyomó többségét adó *Neuroterus quercusbaccarum*, valamint *N. anthracinus* fajok esetében levélnagyság preferenciát nem tapasztaltunk. Egyedül a *Neuroterus numismalis* esetében tapasztalható a nagyméretű levelek elkerülése mellett a kicsik előnyben részesítése.

6. Levélgubacsok előfordulási gyakorisága a levéllemez különböző helyein és helyzet preferencia

A gubacskepző fajok leveleken belüli megoszlására elvégzett főkomponens analízisek eredményei arra utalnak, hogy a gyakoribb fajok mindhárom tölgyfaj esetében jól elkülönülnek, ami arra utal, hogy felosztják egymás között a levéllemez különböző részeit.

Ez az elkülönülés mindenképpen függ attól, hogy az egyes fajok nőtényei a pete-, vagy tojásrakás során a levéllemez mely részesítik előnyben, ill. mely részeket kerülnek el.

A csertölgyek levelein 6 faj esetében elvégzett vizsgálatok eredményei szerint négy faj esetében tapasztalható szignifikáns helyzet preferencia. Az adatok arra utalnak, hogy a *Neuroterus minutulus* a külső-középső, a *Janetia cerris* a belső-középső, a *Neuroterus saliens* a belső-vállli, a *Dryomyia circinnans* pedig a külső-vállli és belső-középső levélterületeket részesítette előnyben.

A kocsánytalan tölgyeken a vizsgált négy fajból kettőnél (*Andricus curvator*, *Neuroterus quercusbaccarum*) nem tapasztaltam helyzet preferenciát, a kisebb egyedsűrűségben jelen levő *N. anthracinus* viszont a belső-középső és belső-vállli, a *N. numismalis* viszont a külső-vállli helyzeteket részesítette előnyben.

A kocsányos tölgyeken abszolút domináns *Neuroterus quercusbaccarum* esetében szignifikáns helyzet preferencia sem Debrecenben, sem Balassagyarmaton nem mutatkozott. A *Neuroterus anthracinus* a preferencia ugyanúgy valósult meg, mint a kocsánytalan tölgy esetében. A *N. numismalis* esetében viszont a kocsánytalan tölgyön tapasztaltakkal szemben mindkét helyen a levéllemez belső-csücsi részének egyértelmű előnyben részesítése a jellemző.

A levéllemez területének felosztása azt eredményezi, hogy a fajok helyzetek közötti megoszlása mindhárom tölgyfaj esetében az esetek (fajpárok) túlnyomó többségében szignifikánsan különbözik. A megoszlások különbözősége a levélnagyság növekedésével egyre nagyobb mértékű.

7. Köszönetnyilvánítás

Hálás köszönettel tartozom témavezetőmnek, **Dr. Tóthmérész Béla** professzor úrnak a lehetőségért, hogy ez a dolgozat megszülessen, szakmai tanácsaiért és javaslataiért.

Köszönetem fejezem ki annak a három tanáromnak és kollégámnak, akik elindítottak pályámon. **Dr. Varga Zoltán** professzor úrnak és **Dr. Lakatos Gyula** docens úrnak, akik annak idején figyelmemet a fitofág ízeltlábúak irányába terelték és szakmai fejlődésemet elősegítették. Néhai **Dr. Jakucs Pál** professzor úrnak, aki lehetőséget biztosított, hogy bekapcsolódjak a Síkfőkút Project keretében folyó intenzív vizsgálatokba és folyamatosan támogatóan figyelte munkámat.

Külön köszönettel tartozom **Dr. Dévai György** professzor úrnak, aki mindvégig figyelemmel kísérte és segítette munkámat, ellátott tanácsaival, és megtanított a több lábbon állás fontosságára.

Köszönetemet fejezem ki a tanszéken és a társ tanszékeken dolgozó kollégáimnak a munkám során nyújtott segítségért: **Dr. Tóth János Attila** docens úrnak, hogy lehetőséget biztosított az avarládák anyagának feldolgozására, **Dr. Tóth Albert** adjunktus úrnak az adatok értékelése során nyújtott segítségéért és tanácsaiért, **Hegedűs Ildikó** és **Koncz Csabáné** vegyésztechnikusoknak a minták feldolgozásában nyújtott segítségéért.

Köszönettel tartozom azon egyetemi hallgatóknak, akik a mintavételek és adatfeldolgozás során segítettek: **Bana Nórának**, **Bibók Beátának**, **Bíró Ferencnek** és **Szakács Évának**.

Végül, de nem utolsó sorban köszönetemet fejezem ki **feleségemnek**, aki biztosította az eredményes munkához feltétlenül szükséges nyugodt családi hátteret.

8. Irodalomjegyzék

- Abrahamson, W. G. - Melika, G. - Scrafford, R. – Csóka, GY.** (1998): Gall-inducing insects provide insights into plant systematic relationships. - *Am. J. Bot.* 85: 1159 - 1165.
- Abrahamson, W.G. – Hunter, M.D. – Melika, G. – Price, P.W.** (2003): Cynipid gall-wasps communities correlate with oak chemistry – *Journal of Chemical Ecology*, 29(1): 209 - 223.
- Abrahamson, W.G. - Weis, A. E.** (1987): Nutritional ecology of arthropod gall makers, pp. 235 – 258, - In: Slansky, F. JR. - Rodriguez, J. G. (eds.): *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders, and Related Invertebrates*. John Wiley & Sons, New York.
- Akimoto, S.** (1990): Local adaptation and host race formation of a gall-forming aphid in relation to environmental heterogeneity. – *Oecologia*, 83: 162 – 170.
- Ambrus, B.** (1974): *Cynipid galls*. - Academic Press, Budapest, Hungary. 119 pp.
- Askew, R. R.** (1962): The distribution of galls of *Neuroterus* (Hymenoptera: Cynipidae) on oak. – *J. of Anim. Ecology*, 31: 439 – 455.
- Askew, R. R.** (1984): The biology of gall-wasps. – In: Ananthakrishnan, T. N. (ed.): *The Biology of Galling Insects*, New Delhi: Oxford and IBH Publ. 324 pp.
- Báldi A. – Jordán F.** (2004): Közösségi ökológia: évszázados nehézségek és új utak. – *Magyar Tudomány*, 2004/1: 27 – 36.
- Bernays, E. – Graham, M.** (1988): On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. – *Ecology*, 69: 886-892.
- Béres, Cs. - Fenyvesi, A. - Jakucs, P. - Mahunka, I. - Kovács, Z. - Molnár, T. - Szabó, L. - Ditrói, F.** (1988): Application of an MGC cyclotron and methods of radioecology in solution of problems of forestry and wood industry - *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B43*: 101-103.
- Blanche, K. R. – Westoby, M.** (1996): The effect of the taxon and geographic range size of host eucalypt species on the species richness of gall-forming insects. – *Aust. J. Ecol.*, 21: 332 – 335.
- Boecklen, W. J. – Simberloff, D.** (1986): Area-based extinction models in conservation. P. 247 – 276. – In: Elliott, D. K. (ed.): *Dynamics of extinction*. Wiley, New York.
- Bronner, R.** (1977): Contribution à l'étude histochimique des tissus nourriciers des zoocécidies. - *Marcellia* 40: 1 - 34.
- Bulthman, T. L. – Faeth, S. H.** (1986): Leaf size selection by leaf-mining insects on *Quercus emoryi* (Fagaceae). – *Oikos*, 46: 311 – 316.
- Caouette, M. R. – Price, P. W.** (1989): Growth of Arizona rose and attack and establishment of gall wasps *Diplolepis fusiformans* and *D. spinosa* (Hymenoptera: Cynipidae). – *Environ. Entomol.*, 18: 822 – 828.
- Chodjai, M.** (1980): Study of the gall forming cynipid Hymenoptera of Iranian oak forests. – *Entomol. Soc. Iran Special Suppl.* No 3.

- Cook, J. M. – Rokas, A. – Pagel, M. – Sione, G. N.** (2002): Evolutionary shifts between host oak sections and host-plant organs in *Andricus* gall wasps. – *Evolution*, 56(9): 1821 – 1830.
- Cornelissen, T. G. – Madeira, B. G. – Allain, L. R.** (1997): Multiples responses of insect herbivores to plant vigor. – *Cienc. Cult.*, 49: 285 – 288.
- Cornell, H. V.** (1983): The secondary chemistry and complex morphology of galls formed by the Cynipinae (Hymenoptera): why and how? - *Am. Midl. Nat.* 110: 225 - 232.
- Cornell, H.V.** (1985): Local and regional richness of cynipine gall wasps on California oaks. - *Ecology* 66: 1247 - 1260.
- Craig, T. P. - Itami, J. K. - Abrahamson, W. G.- Horner, J. D.** (1993): Behavioral evidence for host-race formation in *Eurosta solidaginis*. - *Evolution* 47: 1696 - 1710.
- Cronin, J. T. – Abrahamson, W. G. – Craig, T. P.** (2001): Temporal variation in herbivore host-plant preference and performance: constraints on host-plant adaptations. – *Oikos*, 93: 312 – 320.
- Csóka, Gy.** (1993): Variation in *Quercus robur* susceptibility to galling wasps (Hymenoptera: Cynipidae) linked to tree phenology. – In: Price, P. W. – Mattson, W. J. – Baranchikov, Y. N. (eds.): *Proceeding of The Ecology and Evolution of Gall-forming Insects.*, p. 148 – 152.
- Csóka GY.** (1994): Adatok a tölgyeken élő gubacsdarazsak (Hymenoptera: Cynipidae) magyarországi elterjedésére és tápnövényválasztására vonatkozóan. – *Erdészeti Kutatások* 84: 139 - 156.
- Csóka Gy.** (1997): *Gubacsok – Plant galls* - AGROINFORM Kiadó és Nyomda Kft., Budapest, 160 pp.
- Csóka GY.** (1998): A magyarországi honos tölgyek herbivór rovarregyüttése. – *Erdészeti Kutatások*, 88: 311-318.
- Csóka GY. – Hirka A.** (2000-2001): Adatok a Magyarországon nem őshonos tölgyeken felnövekvő herbivór rovarok ismeretéhez. – *Erdészeti Kutatások*, 90: 195 – 204.
- Csóka, GY. – Stone, G. N. – Melika, G.** (2005): The biology, ecology and evolution of gall wasps. – In: Raman, A. – Schaefer, C. W. – Withers, T. M. (eds.): *Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods.*, Enfield, New Hampshire: Science Publishers, p. 753 – 642.
- De Bruin, L.** (1995): Plant stress and larval performance of a dipterous gall former. – *Oecologia*, 101: 461 – 466.
- De Bruin, L. – Chairs, J. – Verhagen, R.** (2002): Nutrient stress, host plant quality and herbivore performance of a leaf-mining fly on grass. – *Oecologia*, 130: 594 – 599.
- Denno, R.F. – McClure, M.S. – Ott, J.R.** (1995): Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. – *Ann. Rev. Entomol.* 40:297 – 331.
- Faeth, S. H.** (1986): Indirect interactions between temporally separated herbivores mediated by the host plant. – *Ecology*, 67: 479 – 494.
- Faeth, S. H.** (1990): Aggregation of a leafminer *Cameraria* sp. Nov. (Davis): consequences and causes – *Journal of Animal Ecology*, 59: 569 – 586.

- Feeny, P.** (1970): Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. – *Ecology* 51: 565 - 581.
- Fenyvesi, A. - Kovács, Z. - Mahunka, I. - Béres, CS. - Jakucs, P. - Szabó, L. - Molnár, T.** (1988): Application of an MGC cyclotron and methods of radioecology in solution of problems of forestry and wood industry – *Bulletin of the American Physical Society*, 33/8/: 1737.
- Fernandes, G. W. – Price, P. W.** (1991): Comparisons of tropical and temperate galling species richness: the roles of environmental harshness and plant nutrient status. - In: Price, P. W. – Lewinson, T. M. – Fernandes, G. W. – Benson, W. W. (eds): *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. Wiley, New York, pp 91 - 115.
- Fernandes, G. W. - Price, P.W.** (1992): The adaptive significance of insect gall distribution :survivorship of species in xeric and mesic habitats – *Oecologia* 9(1): 14 - 20.
- Fernandes, G. W.** (1998): Hypersensitivity as a phenotypic basis of plant induced resistance against a galling insect (Diptera: Cecidomyiidae). – *Environ. Entomol.*, 27: 260 – 267.
- Folliot, R.** (1964): Contribution a l'étude de la biologie des Cynipides gallicoles (Hymenoptera: Cynipoidea). – *Ann. Sci. Nat.* 6: 407–564.
- Fritz, R. S. – Price, P. W.** (1988): Genetic variation among plants and insect community structure: willow and sawflies. – *Ecology*, 69: 845 – 856.
- Glynn, C. - Rohnberg-Wastljung, A. C. - Julkunen-Tiitto, R. - Weih, M.** (2004): Willow genotype, but not drought treatment, affects foliar phenolic concentrations and leaf-beetle resistance. – *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 113: 1-14.
- Gratton, C. – Welter, S. C.** (1999): Does „enemy-free space” exist? Experimental host shifts for an herbivorous fly. – *Ecology*, 80: 773 – 785.
- Hails, R. S. – Crawley, M. J.** (1991): The Population Dynamics of an Alien Insect: *Andricus quercucalycis* (Hymenoptera: Cynipidae) – *The Journal of Animal Ecology*, 60(2): 545 – 561.
- Hails, R. S. – Crawley, M. J.** (1992): Spatial density dependence in populations of cynipid gall-former *Andricus quercuscalycis*. – *J. Anim. Ecol.*, 61: 567-583.
- Hartley, S. E.** (1998): The chemical composition of galls: Are levels of nutrients and secondary compounds controlled by the gall-former? – *Oecologia*, 113: 492 – 501.
- Hartley, S. E. – Lawton, M. J.** (1992): Host-plant manipulation by gall-insects: a test of the nutrition hypothesis. – *J. of Anim. Ecology*, 61: 113 – 119.
- Hawkins, B. A. – Lawton, J. H.** (1987): Species richness for parasitoids of British phytophagous insects. – *Nature*, 236: 788 – 790.
- Henriksson, J. - Haukioja, E. - Ossipov, V. - Ossipova, S. - Sillanpaa, S. - Kapari, L. - Pihlaya, K.** (2003): Effects of host shading on consumption and growth of the geometrid *Epirrita autumnata*: interactive roles of water, primary and secondary compounds. – *Oikos*, 103: 3 - 16.

- Horner, J. D. - Abrahamson, W. G.** (1992): Influence of plant genotype and environment on oviposition preference and offspring survival in a gallmaking herbivore. – *Oecologia* 90: 323 - 332.
- Horner, J. D. - Abrahamson, W. G.** (1999): Influence of plant genotype and early-season water deficits on oviposition preference and offspring performance in *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae). – *Am. Midl. Nat.* 142: 162 - 172.
- How, S. T. - Abrahamson, W. G. - Craig, T. P.** (1993): Role of host plant phenology in host use by *Eurosta solidaginis* (Diptera: Tephritidae) on *Solidago* (Compositae). – *Environ. Entomol.* 22: 388 - 396.
- Howard, J. J.** (1990): Infidelity of leafcutting ants to host plants: resource heterogeneity or defense induction? – *Oecologia*, 82: 394–401.
- Hunter, A. F.** (2000): Gregariousness and repellent defences in the survival of phytophagous insects. – *OIKOS*, 91: 213 – 224.
- Ito, M. – Hijii, N.** (2004): Relationships among abundance of galls, survivorship and mortality factors in cynipid wasp, *Andricus moriakae* (Hymenoptera: Cynipidae). – *J. For. Res.*, 9: 355 – 359.
- Jakucs, P.** (1985): Ecology of an oak forest in Hungary. Results of 'Sikfőkút Project' 1. – Akadémiai Kiadó, Budapest, 546 pp.
- Janzen, D. H.** (1968): Host plants as islands in evolutionary and contemporary time. – *American Naturalist*, 102: 592 – 595.
- Jefferies, M. J. – Lawton, J. H.** (1984): Enemy-free space and the structure of biological communities. – *Biol. J. Linn. Soc.*, 23: 269 – 286.
- Karban, R. - Myers, J. H.** (1989): Induced plant responses to herbivory. – *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20: 331 - 348.
- Laitinen, M. L. - Julkunen-Tiitto, R. – Rousi, M.** (2000): Variation in phenolic compounds within a birch (*Betula pendula*) population. – *Journal of Chemical Ecology*, 26: 1609-1622.
- Larsson, S.** (1989): Stressful times for the plant stress-insect performance hypothesis. – *Oikos*. 56: 277 - 283.
- Larsson, S. - Wirén, A. - Lundgren, L. - Ericsson, T.** (1986): Effects of light and nutrient stress on leaf phenolic chemistry in *Salix dasyclados* and susceptibility to *Galerucella lineola* (Coleoptera). – *Oikos*, 47: 205 - 210.
- Lawton, J. H.** (1983): Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. – *Ann. Rev. Of Entomology*, 28: 23 – 39.
- Leather, S. R.** (1986): Insect species richness of the British Rosaceae: the importance of host range, plant architecture, age of establishment, taxonomic isolation and species-area relationships. – *J. Anim Ecol.*, 55: 841 - 860.
- Lessells, C. M.** (1985): Parasitoid foraging: should parasitism be density dependent? – *J. Anim. Ecol.*, 54: 27 -41.
- Liljeblad, J. – Ronquist, F.** (1998): A phylogenetic analysis of higher-level gall wasp relationships (Hymenoptera: Cynipidae). – *Systematic Entomology*, 23: 229 – 252.

- Lill, J. T.** (1998): Density-dependent parasitism of the hackberry nipplegall maker (Homoptera: Psyllidae): a multi-scale analysis. – *Environ. Entomol.*, 27: 657 – 661.
- Mac Arthur, R. H. – Wilson, E. O.** (1967): The theory of island biogeography. – Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Mani, M. S.** (1964): Ecology of Plant Galls. – Dr. W. Junk Publishers, The Hague.
- Matta, A.** (1971): Microbial penetration and immunization of uncogonial host plants. – *Ann. Rev. Phytopathol.*: 387-410.
- Mattson, W. J. – Haack, R. A.** (1987): The role of drought stress in provoking outbreaks of phytophagous insects. - *In* Barbosa, P. – Schultz, J. C. (eds.), Insect outbreaks. Academic, Inc., San Diego, CA.
- Melika, G. – Abrahamson, W.G.** (2003): Review of the World Genera of Oak Cynipid Wasps. – In: Melika, G. – Thúróczy, Cs.(eds): Parasitic Wasps: Evolution, Systematics, Biodiversity and Biological Control, 151-190.
- Melika, G. – Csóka, GY. – Pujade-Villar, J.** (2000): Check-list of oak gall wasps of Hungary: with some taxonomic notes (Hymenoptera: Cynipidae, Cynipinae, Cynipini). – *Ann. Hist. Nat. Mus. Hung.*, 92: 265 – 296.
- Melika G. – Péntes Zs. – Mikó I. – Bihari P. – Ács Z. – Somogyi K. – Bozsóki Z. – Szabó K. – Bechtold M. – Fári K. – Fehér B. – Fülöp D. – Csóka Gy. – Stone, G. N.** (2007): A Kárpát-medence tölgyön élő gubacsdarazsai – A Kárpát-medence állatvilágának kialakulása, 1 – 10.
- Mendonca, M. S. Jr.** (2001): Galling insect diversity patterns: the resource synchronization hypothesis. – *Oikos*, 95(1): 171 – 176.
- Mitchell, R.** (1983): Effects of host-plant variability on the fitness of sedentary herbivorous insects., 343 – 374. – In: Denno, R. F. – McClure, M. S. (eds): Variable plants and herbivores in natural and managed systems., Academic Press, New York.
- Moesz G.**: Magyarország gubacsai. – Kir. Magyar Természettudományi Társulat, Budapest, 110 pp.
- Müller, R. N. – Kalisz, P. J. – Kimmerer, T. W.** (1987): Intraspecific variation in production of astringent phenolics over a vegetation-resource availability gradient. – *Oecologia* 72: 211- 215.
- Nieves-Aldrey, J. L.** (2001): Hymenoptera: Cynipidae. – Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid.
- Niinemets, Ü. - Kull, K.** (2003): Leaf structure vs. nutrient relationships vary with soil conditions in temperate shrubs and trees. – *Acta Oecologica*, 24: 209-219.
- Osier, T. L. – Hwang, S. Y. - Lindroth, R. L.** (2000): Within- and between-year variation in early season phytochemistry of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clones. – *Biochemical Systematics and Ecology*, 28: 197-208.
- Paine, R.T.** (1966): Food web complexity and species diversity. – *American Naturalist* 100: 65-75.
- Parkhurst, D. F. – Loucks, O. L.** (1972): Optimal leaf size in relation to environment. – *J. Ecol.*, 60(2): 505 – 537.
- Parrish, J. K. – Edelstein-Keshet, L.** (1999): Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. – *Science*, 284: 99 – 101.
- Platt, J.R.** (1964): Strong inference. – *Science* 146: 347 – 352.

- Pires, C. S. S. – Price, P. W.** (2000): Patterns of host plant growth and attack and establishment of gall-inducing wasp (Hymenoptera: Cynipidae). – *Environ. Entomol.*, 29: 49 – 54.
- Price, P. W. – Abrahamson, W. G. – Hunter, M. D. – Melika, G.** (2004): Using Gall Wasps on Oaks to Test Broad Ecological Concepts. – *Conservation Biology* 18(5): 1405 - 1416.
- Price, P. W. – Fernandes, G. W. – Waring, G. L.** (1987): Adaptive nature of insect galls. – *Environ. Entomol.* 16: 15 - 24.
- Price, P. W. – Roininen, H. – Ohgushi, T.** (1999): Comparative plant-herbivore interactions involving willows and three gall-inducing sawfly species in the genus *Pontania* (Hymenoptera: Tenthredinidae). – *Ecoscience*, 6: 41 – 50.
- Price, P. W. – Roininen, H. – Tahvanainen, J.** (1987): Plant age and attack by the bud galler, *Euura mucronata*. – *Oecologia*, 73: 334 – 337.
- Price, P. W.** (1990): Evaluating the role of natural enemies in latent and eruptive species: new approaches in life table construction. – In: Watt, A. D. – Leather, S. R. – Hunter, M. D. et al. (eds): *Population dynamics of forest insects.*, Intercept, Andover, UK.
- Price, P. W.** (1991): The plant vigor hypothesis and herbivore attack. – *Oikos*, 62: 244 – 251.
- Price, P. W. – Fernandes, G. W. – Lara, A. C.** (1998): Global patterns in local number of insect galling species. – *J. Biogeog.*, 25: 581 – 591.
- Prokopy, R. J. – Roitberg, B. D.** (2001): Joining and avoidance behavior in non social insects. – *Annu. Rev. Entomol.*, 46: 631 – 665.
- Quiring, D. T. – McNeil, J. N.** (1987): Foraging behavior of a dipteran leaf miner on exploited and unexploited hosts. – *Oecologia*, 73: 7-15.
- Raupp, M. J. – Denno, R. F.** (1983): Leaf age as a predictor of herbivore distribution and abundance. – In: Denno, R. F. – McClure, M. S. (eds): *Variable plants and herbivores in natural and managed systems.*, Academic Press, New York.
- Rehill, B. J. – Schultz, J. C.** (2001): *Hormaphis hamamelidis* and gall size: a test of the plant vigor hypothesis. – *Oikos*, 95: 94 – 104.
- Rohlf, M. – Hoffmeister, T. S.** (2004): Spatial aggregation across ephemeral resource patches in insect communities: an adaptive response to natural enemies? – *Oecologia*, 140: 654 – 661.
- Ronquist, F.** (1999): Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. – *Zoologica Scripta*, 28: 139 – 164.
- Samways, M. J.** (1994): *Insect Conservation.* – Chapman and Hall, London.
- Shorthouse, J. D.** (1982): Resource exploitation by gall wasps of the genus *Diplolepis*, pp. 193 – 198 – In: Visser, J. H. - Minks, A. K. (eds.): *Proceedings of the Fifth International Symposium of Insect-Plant Relationships.* Pudoc, Wageningen, The Netherlands.
- Schowalter, T. D. – Haverty, M. I.** (1989): Influence of host genotype on Douglas-fir seed losses to *Contarinia oregonensis* (Diptera: Cecidomyiidae) and *Megastigmus spermotrophus* (Hymenoptera: Torymidae) in western Oregon. – *Environ. Entomol.*, 18: 94 – 97.
- Simberloff, D. – Stiling, P.** (1987): Larval dispersal and survivorship in a leaf-mining moth. – *Ecology*, 68: 1646 – 1657.

- Soulé, M. E. – Wilcox, B. A.** (1980): Conservation biology: its scope and its challenge. P. 1 – 8. – In: Soulé, M. E. – Wilcox, B. A. (eds.): Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Stamp, N. E.** (2001): Enemy-free space via host plant chemistry and dispersion: assessing the influence of tri-trophic interactions. – *Oecologia*, 128: 153 – 163.
- Stephens, P. A. – Sutherland, W. J. – Freckleton, R. P.** (1999): What is the Allee effect? – *Oikos*, 87: 185 -190.
- Stiling, P. D.** (1987): The frequency of density dependence in insect host-parasitoid systems. – *Ecology*, 68: 844 -856.
- Stone, G. N. – Cook, J. M.** (1998): The structure of cynipid oak galls: patterns and evolution of an extended phenotype. – *Proc. R. Soc. London Ser. B* 265: 979 – 988.
- Stone, G. N. - Schörogge, K. - Atkinson, R. J. - Bellido, D. - Pujade-Villars, J.** (2002): The population biology of oak gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). – *Annual Review of Entomology*, 47: 633 - 668.
- Suomela, J. - Ayres, M. P.** (1994): Within-tree and among-tree variation in leaf characteristics of mountain birch and its implications for herbivory. – *Oikos*, 70: 212-222.
- Szabó, L.** (1981): Methodological problems of the matter circulation investigations on mining Lepidoptera larvae – *Acta Biol. Debrecina*, 18: 43-51.
- Szabó, L.** (1982): The role of *Antispilla treitschkeella* F. R. (Lepidoptera : Heliozelidae) in matter circulation of *Quercetum petraeae-cerris* forest (North-Hungary) – *Folia Entomol. Hung.*, XLII(1): 159-164.
- Szabó, L.** (1988a): Fitofág Lepidoptera lárvák ürülékének szerepe a Sikfőkút Project erdejében lejátszódott faszáradás menetében – I. Magyar Ökológus Kongresszus Előadáskivonatok és poszter összefoglalók, 173.
- Szabó, L.** (1988b): Fitofág Lepidoptera lárvák ürülékének hatása a csapadék kémhatására – I. Magyar Ökológus Kongresszus Előadáskivonatok és poszter összefoglalók, 174.
- Szabó, L.** (1989): Faunistical study of Arthropods in the Austrian oak - sessile oak forest stand of Sikfőkút Project. I. The fauna list – *Acta Biol. Debrecina*, 21: 121-144.
- Szabó, L.** (1992): Interleaf and intraleaf distribution of gall formers on *Quercus cerris*: the organization of the leaf galling community – *Acta Oecologica*, 13(3): 269-277.
- Szabó L.** (2001): Lombfogyasztó rovarlárvaik mennyiségi viszonyainak, közösség szerveződésének és anyagforgalmi szerepének vizsgálata – In: Borhidi A. – Botta-Dukát Z. (eds): Ökológia az ezredfordulón I. – Magyar Tudományos Akadémia, p. 235-238.
- Szabó L. - Varga Z. - Lakatos Gy.** (1983): Lombfogyasztó lepkehernyók szerepe a sikfőkúti cseres-tölgyes ökoszisztémában – *Állattani Közlemények*, LXX: 73-81.
- Taper, M. L. - Case, T. J.** (1987): Interactions between oak tannins and parasite community structure: unexpected benefits oftannins to cynipid gall-wasps. – *Oecologia* 71: 254 – 261.

- Thompson, J. N.** (1988): Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. – Entomol. Exp. Appl., 47: 3 – 14.
- Thompson, J. N. – Pellmyr, O.** (1991): Evolution oviposition behavior and host preference in Lepidoptera – Annu. Rev. Entomol., 36: 65 – 89.
- Tscharntke, T.** (1988): Variability of the grass *Phragmites australis* in relation to the behavior and mortality of the gall-inducing midge *Giraudiella inclusa* (Diptera: Cecidomyiidae). – Oecologia 76: 504 – 512.
- Virágh, K. – Précsényi, I.** (1985): Leaf growth investigations on trees. – In: Jakucs, P. (ed.): Ecology of fan oak forest in Hungary. Results of Sikfőkút Project 1., Akadémiai Kiadó, Budapest, 231 – 260.
- Waring, G. L. – Price, P. W.** (1990): Plant water stress and gall formation (Cecidomyiidae: *Asphondylia* spp.) on creosote bush. – Ecol Entomol 15 : 87-95.
- Weis, A. E. – Abrahamson, W. G.** (1985): Potential selective pressures by parasitoids on a plant-herbivore interaction. – Ecology, 66(4): 1261 – 1269.
- Weis, A. E. - Walton, R. - Crego, C. L.** (1988): Reactive plant tissue sites and the population biology of gall makers. – Ann. Rev. Ent. 33: 467 - 486.
- Weld, L. H.** (1957): Cynipid Galls of the Pacific Slope. Privately Printed, Ann. Arbor, Michigan.
- Weld, L. H.** (1959): Cynipid Galls of the Eastern United States. – Privately Printed, Ann. Arbor, Michigan.
- Weld, L. H.** (1960): Cynipid Galls of the Southwest. – Privately Printed, Ann. Arbor, Michigan.
- White, T.C.R.** (1969). An index to measure weather-induced stress of trees associated with outbreaks of psyllids in Australia. – Ecology. 50: 905 - 909.
- White, T. C. R.** (1978): The importance of relative shortages of food in animal ecology. – Oecologia, 33: 71 – 86.
- Whitham, T. G.** (1978): Habitat selection by Pemphigus aphids in response to resource limitation and competition. – Ecology, 59: 1164 – 1176.
- Whitham, T. G.** (1983): Host manipulation of parasites: Within-plant variation as a defense against rapidly evolving pests. - In: Denno, R. F. – McClure, M. S. (eds): Variable plants and herbivores in natural and managed systems., Academic Press, New York.
- Wint, G. R. W.** (1983): The effect of foliar nutrients upon growth of a lepidopteran larva. - In: Lee J.A., McNeill S. & Rorison I.H. (eds) Nitrogen as an Ecological Factor. Symp. Brit. Ecol. Soc. 22: 301 - 320.
- Wratten, S. D. - Edwards, P. J. - Dunn, I.** (1984): Wound induced changes in the latability of *Betula pubescens* and *B. pendula*. – Oecologia, 61: 372 - 375.
- Woods, J. O. – Carr, T. G. – Price, P. W.** (1996): Growth of coyote willow and the attack and survival of a mid-rib galling sawfly, *Euura* sp. – Oecologia, 108: 714 – 722.
- Zucker, W. V.** (1982): How aphids choose leaves: The roles of phenolics in host selection by a galling aphid. – Ecology, 63(4): 972 – 981.

**GUBACSKÉPZŐ FAJEGYÜTTESEK SZERVEZŐDÉSÉNEK
VIZSGÁLATA TÖLGY FAJOK (*QUERCUS SPP.*) LEVELEIN**

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

Írta: *Dr. Szabó László József* okleveles biológia-kémia szakos tanár

Készült a Debreceni Egyetem *Környezettudományi* doktori iskolája
(*Kvantitatív és terresztris ökológia* programja) keretében

Témavezető: *Dr. Tóthmérész Béla*

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: *Dr. Varga Zoltán*.....
tagok: *Dr. Szép Tibor*.....
Dr. Tóth Albert.....

A doktori szigorlat időpontja:

Az értekezés bírálói:

Dr. Csóka György.....
Dr. Rácz István.....
Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: *Dr. Dévai György*.....
tagok: *Dr. Lakatos Gyula*.....
Dr. Nagy Sándor Alex.....
Dr. Müller Zoltán.....
Dr. Magura Tibor.....

Az értekezés védésének időpontja: 200... ..

