



**A mocsári szitakötő (*Libellula fulva* Müller, 1764)
populációdinamikája a Bihari-sík kisvízfolyásaiban**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Nagy Henrietta Beáta

Témavezető: Dr. Dévai György

**Debreceni Egyetem
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola**

Debrecen, 2010

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

Debrecen, 2010. szeptember 29.

.....
Nagy Henrietta Beáta

Tanúsítom, hogy Nagy Henrietta Beáta doktorjelölt 2004-2007 között a fent megnevezett Doktori Iskola Hidrobiológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2010. szeptember 29.

.....
Dr. Dévai György



**A mocsári szitakötő (*Libellula fulva* Müller, 1764)
populációdinamikája a Bihari-sík kisvízfolyásaiban**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Nagy Henrietta Beáta

Témavezető: Dr. Dévai György

**Debreceni Egyetem
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola**

Debrecen, 2010

Témavezető:

Dr. Dévai György

Egyetemi tanár

Debreceni Egyetem, Hidrobiológia Tanszék

**A mocsári szitakötő (*Libellula fulva* Müller, 1764) populációdinamikája a
Bihari-sík kisvízfolyásaiban**

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

Írta: Nagy Henrietta Beáta okleveles biológus

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

Témavezető: Dr. Dévai György

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr. Szabó József
tagok: Dr. Magura Tibor
Dr. Lakatos Gyula

A doktori szigorlat időpontja: 2009. november 13.

Az értekezés bírálói:

Dr.
Dr.
Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.
tagok: Dr.
Dr.
Dr.
Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 200... ..

Tartalomjegyzék

1. BEVEZETÉS	1
1.1. MOTIVÁCIÓ	1
1.2. CÉLKITŰZÉSEK	3
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	5
2.1. SZITAKÖTŐ-POPULÁCIÓK MÉRETÉNEK BECSLÉSE JELÖLÉS-VISSZALÁTÁS MÓDSZERREL ...	5
2.2. A POPULÁCIÓMÉRET VÁLTOZÁSÁNAK HATÁSA A HÍM SZITAKÖTŐK TERRITORIÁLIS ÉS PÁRZÁSI VISELKEDÉSÉRE	9
2.3. A HŐMÉRSÉKLET HATÁSA A HÍM SZITAKÖTŐK VISELKEDÉSÉRE	15
2.4. A TESTMÉRET ÉS A VISELKEDÉS KAPCSOLATA	17
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	21
3.1. A MOCSÁRI SZITAKÖTŐ (<i>LIBELLULA FULVA</i> MÜLLER, 1764) JELLEMZÉSE.....	21
3.2. VIZSGÁLATI TERÜLETEK	23
3.3. VIZSGÁLATI MÓDSZEREK	26
3.4. ADATFELDOLGOZÁSI ÉS ÉRTÉKELÉSI ELJÁRÁSOK	29
4. EREDMÉNYEK	33
4.1. TEREPI MEGFIGYELÉSEK EREDMÉNYEL.....	33
4.2. A POPULÁCIÓMÉRET BECSLÉSE ÉS A POPULÁCIÓK MÉRETÉNEK ÖSSZEHOSONLÍTÁSA	34
4.3. A POPULÁCIÓMÉRET HATÁSA A HÍMEK VISELKEDÉSÉRE	45
4.4. A HŐMÉRSÉKLET ÉS A CSAPADÉKMENNYISÉG SZEREPE A HÍM SZITAKÖTŐK VISELKEDÉSÉBEN	51
4.5. A TESTMÉRET ÉS A HÍMEK VISELKEDÉSE KÖZÖTTI ÖSSZEFÜGGÉS	61
5. KÖVETKEZTETÉSEK	69
5.1. A POPULÁCIÓK MÉRETE	69
5.2. A POPULÁCIÓMÉRET HATÁSA A HÍMEK VISELKEDÉSÉRE	71
5.3. A HŐMÉRSÉKLET ÉS A CSAPADÉK HATÁSA A HÍMEK VISELKEDÉSÉRE	73
5.4. A TESTMÉRET ÉS A HÍMEK VISELKEDÉSE KÖZÖTTI ÖSSZEFÜGGÉS	76
6. ÖSSZEFOGLALÁS	79
7. SUMMARY	87
8. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	95
9. IRODALOMJEGYZÉK	97
10. TUDOMÁNYOS TEVÉKENYSÉG JEGYZÉKE	109

1. Bevezetés

1.1. Motiváció

A szitakötők az utóbbi évtizedek kedvelt kutatási alanyaivá váltak. Ezeket a feltűnő, lenyűgöző rovarokat gyakorta használják vízminősítésre, az élőhelyek állapotában bekövetkező változások kimutatására, tanulmányozzák etológiájukat, modellként használják őket populációbiológiai vizsgálatokban.

A Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer egyik célcsoportja éppen a szitakötők, mivel a lárvák vízi fejlődése, oldott oxigénből történő légcseréje, ragadozó mivolta, viszonylag hosszú fejlődésmenete, az imágók kolonizáló képessége mind olyan kedvező sajátosság, ami különösen alkalmassá teszi őket a monitorozásra.

A szitakötők érzékenyen jelzik az élőhelyeiken bekövetkező strukturális átalakulásokat, illetve a vízminőség-viszonyoknak bizonyos abiotikus és biotikus okokra visszavezethető változásait (Dévai és mtsai. 1998). A szitakötő-fauna vizsgálatának, s ennek keretében a szitakötő-imágók minőségi és mennyiségi felmérésének eredményei kifejezetten alkalmasak az élőhelyek jellemzésére, különösen a sokféleség mértékének és változásának megítélésére, azaz a biodiverzitás feltárására és monitorozására, elsősorban az állóvizek és az alföldi vízfolyások esetében (Dévai és mtsai. 1998). Müller (2000) és mtsai. sikeresen alkalmazták a szitakötőket a Tisza-hullámtér egy szakaszán annak a megállapítására, hogy a túlzott és helytelen mértékű horgászati hasznosítás kedvezőtlen hatása a faunaösszetétel változása alapján is kimutatható.

A szitakötők az utóbbi évtizedekben a viselkedésökológiai és a kvantitatív ökológiai vizsgálatoknak is méltán népszerű szereplőivé váltak. Egyre gyakrabban használják őket modellorganizmusokként a jelölés-visszafogás módszerek kidolgozásában is. Ezek a csodálatos rovarok kiválóan alkalmasak olyan kvantitatív ökológiai vizsgálatokra, amelyeknek az alapját a jelölés-visszafogás módszer képezi. A szitakötők sokszor viszonylag kis populációkat alkotnak, amelyekben a megjelölt állatok magas visszafogási arányával számolhatunk, könnyen jelölhetők és figyelhetők, és nem utolsó sorban több fajuk erős territoriális viselkedést mutat, amelynek számos érdekes aspektusa újabb és újabb vizsgálati témát biztosít az ökológusoknak.

Az dolgozatomban az egyenlőtlen szárnyú szitakötők alrendjébe tartozó mocsári szitakötő (*Libellula fulva*, Müller, 1764) territoriális viselkedését tárom fel két kisebb és három nagyobb méretű populációban. A vizsgálatot kelet-Magyarországon végeztem jelölés-visszalátás módszerrel öt éven keresztül. Munkám egyik célja az volt, hogy megállapítsam, hogyan hat az egyedsűrűség változása a hím szitakötők viselkedésére. Számos, szitakötőkkel folytatott kutatásban kimutatták, hogy az egyedszámváltozás

jelentősen befolyásolja a hímek viselkedését, például gyakoribbá válnak a territoriális harcok, lecsökken a védelmezett territóriumok mérete, vagy nagyobb arányban fordul elő úgynevezett erőltetett kopuláció. Ehhez első lépésben mind az öt tanulmányozott állomány esetében populációméret-bebecslést végeztem.

A disszertáció második fejezetében a hímek közötti territoriális harcok gyakoriságát, a hímek párzási sikerét, és a területhűség alakulását elemzem az egyedszám tükrében. Dolgozatom harmadik fejezetében a hím szitakötők viselkedését és a hőmérséklet kapcsolatát tárgyalom. A szitakötők termoregulációs képességét, amely abban segíti őket, hogy akár kedvezőtlen időjárási körülmények között is aktívak maradjanak, elsősorban a levegő hőmérséklete, a testméretük és a viselkedésük határozza meg. Munkám során az időjárási viszonyoknak a mocsári szitakötő hímjeinek viselkedésére kifejtett hatását nem csupán önmagában szerettem volna vizsgálni, hiszen a szakirodalomban számos olyan cikket találhatunk, amelyben a hőmérséklet egyértelmű pozitív hatásáról számolnak be a szerzők. Céлом az volt, hogy kiderítsem, a hőmérséklet és a csapadék a populációmérettel együtt hogyan hat a hímekre, illetve, hogy megállapítsam, melyik tényező hat erősebben. Az értekezés negyedik, utolsó részében a potroh méret és a teljes testhossz, a testméret és az egyedsűrűség, valamint a testméret és a hímek viselkedése közötti kapcsolatot vizsgálom.

A denzitás hatásait tanulmányozó kutatások fő hiányossága abban áll, hogy ezekben a munkákban gyakran csupán egyetlen populációt tanulmányoznak, egyetlen repülési időszakban. Értekezésem átfogó képet nyújt egy öt éven át, két területen zajló kutatás eredményeiről.

1.2. Célkitűzések

Kutatómunkám során a következő célok megvalósítását tűztem ki magam elé:

1. Populációméret-becslést végezni a jelölés-visszalátás adatok alapján az öt tanulmányozott mocsári szitakötő állomány esetében.
2. Kideríteni, hogy az egyedsűrűség hogyan befolyásolja a hím szitakötők territoriális és párzási viselkedését.
3. Megállapítani, hogyan befolyásolja a hím szitakötők territoriális viselkedését a hőmérséklet és a csapadék alakulása.
4. A hímek potrohossza és teljes testhossza közötti összefüggés feltárása.
5. A potroh méret és az egyedsűrűség közötti összefüggés kiderítése.
6. A potroh méret és a párzási illetve territoriális viselkedés közötti összefüggés elemzése.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

2. Irodalmi áttekintés

2.1. Szitakötő-populációk méretének becslése jelölés-visszalátás módszerrel

A kvantitatív ökológiai vizsgálatok terén kevés gerinctelen csoport bizonyul jobb alanynak, mint a szitakötők (Moore 1953). Ezek a nagyméretű nappali ragadozó rovarok viszonylag kis populációkban élnek, ami kedvez a jelölés-visszafogásos vizsgálatoknak, mivel a néhány száz egyedből alkotott állományokban a visszafogási ráta igen magas lehet (Corbet 1999). A szitakötőket modellorganizmusokként használják a jelölés-visszafogás módszerek kidolgozásában, mivel őket tanulmányozva viszonylag rövid idő alatt nagy adathalmazok nyerhetők. A jelölés-visszafogási adatokat feldolgozó egyik, klasszikusnak számító módszert (Manly és Parr-módszer) éppen az *Ischnura elegans* kisszitakötőfaj túlélési rátájának kiszámítására fejlesztették ki (Parr 1965). A szitakötők esetében előnyt jelent, hogy könnyű őket megfogni, megjelölni, majd a jelölt egyedeket nyomon követni. Az ivarérett és a frissen kirepült egyedek térben jól elkülönülnek egymástól, és az sem elhanyagolható tény, hogy ezek a rovarok gyakran zárt populációkban vannak jelen, ahol a be- és kivándorlás elhanyagolható (Corbet 1999).

A populációökológia egyrészt a populációk méretével és összetételével, másrészt a dinamikájukat befolyásoló folyamatokkal foglalkozik, ezért az egyik legfontosabb feladata a tanulmányozott állati populációk méretének meghatározása vagy becslése (Nichols és mtsai. 2000). A populációk abundanciája jelentős térbeli és időbeli ingadozást mutathat, a populációökológia ezek közül leginkább az időbeli változásokkal és az ezek háttérben meghúzódó hatásokkal foglalkozik (Cordero-Rivera és Stoks 2008).

Ha egy szitakötő-populációról szeretnénk demográfiai adatokat gyűjteni, az első leküzdendő akadály egy olyan jelölési mód alkalmazása, amely lehetővé teszi, hogy a terepen megfigyelt állatok egyedileg felismerhetők legyenek (Cordero-Rivera és Stoks 2008). Valószínűleg Borror (1934) volt az első kutató, aki úgy tanulmányozott egy szitakötő populációt, hogy az egyedeket egyenként megjelölte. A vizsgált *Argia moesta* kisszitakötőfajból 1931 és 1932 nyarán összesen 830 egyedet jelölt meg, ezekből 178-at (21%) fogott vissza. Borror jelölés gyanánt fekete tintával különböző pontkombinációkat rajzolt a szitakötők szárnyaira. Az elmúlt évtizedekben számos új jelölési mód látott napvilágot, amelyek közül mára az alkoholos filctollal történő jelölés vált a legelterjedtebbé.

Egy populáció méretének becslésére legalkalmasabb módszer a jelölés-visszafogás. Ez a becslési módszer azon az elven alapszik, hogy ha az illető populáció egy részét valamilyen módon megjelöljük, és a jelölt egyedeket visszahelyezzük az eredeti populációba, majd az elkeveredés után egy második mintát veszünk, akkor az ebben a

második mintában levő jelölt egyedek és a második minta teljes egyedszáma között ugyanaz az arány áll fenn, mint az összes jelölt egyed és a teljes populáció között. Mivel az első három adat ismert, a negyedik kiszámítható. Ilyen módon először Petersen és Lincoln tanulmányozta a lepényhalak, illetve lúdalakúak populációját (Le Cren 1965). A módszer sikeres alkalmazásának egyik alapfeltétele az állatok olyan jelölési módja, amely lehetővé teszi, hogy sértetlen és természetes állapotban lehessen visszaereszteni őket fajtársaik közé, a jelölés a vizsgálat egész ideje alatt jól látható legyen, és ne befolyásolja az állat viselkedését.

Szitakötő-populációk egyedszámát általában a jelölt hímek és nőstények visszalátási arányából becsülik meg. Territoriális fajok esetében csupán a hímek visszalátási adatait használják fel, mivel a sokkal rejtettebb életmódot folytató nőstények visszalátási aránya sokszor elenyészően kicsi (Pajunen 1962).

A szakirodalomban számos olyan vizsgálatot találunk, amelyik szitakötő-populációk méretének becslésére irányul (Corbet 1952, Moore 1953, Moore 1962, Hamilton és Montgomerie 1989, Miura és mtsai. 1990, Anholt 1997, Cordero és Andrés 2002, Boano és Rolando 2003, Kéry és Juillerat 2004, Dolny és Matejka 2007, Macagno és mtsai. 2008 stb.). A jelölés-visszalátási adatokból többféleképpen ki lehet számolni egy adott állomány méretét. Egyes módszereket ritkán használnak, ilyen a Lincoln index (pl. Corbet 1952), vagy ennek a Bailey (1952) által módosított változata (Pajunen 1962, Higashi 1969), míg más módszerek nagy népszerűségnek örvendenek, ilyen a Cormack-Jolly-Seber (CJS) módszer (Robinson 1983, Córdoba-Aguilar 1994, Cordero 1999, Cordero-Rivera és Pérez 1998, Boano és Rolando 2003, Macagno és mtsai. 2008).

A populációméret-becslésének módszerei

I. Abszolút populációméret-becslések

a). Lincoln-index típusú módszerek

A legtöbb módszer sikeres alkalmazásához a következő feltételeknek kell teljesülniük:

1. A jelölés nem befolyásolhatja az állat élettartamát, viselkedését, és nem növelheti a predációt.
2. A jelölt egyedeknek teljesen el kell keveredniük a populációban.
3. A jelölt állat fogási valószínűségének ugyanakkorának kell lennie, mint a populáció bármely tagjának.
4. A mintavétel meghatározott időközönként történjen, és a mintavétel ideje a teljes vizsgálati időhöz képest legyen rövid.

5. A populáció legyen zárt.

6. A mintavételi időpontok között nincs bevándorlás és kivándorlás, illetve születés vagy halálozás, vagy ha igen, ezt figyelembe kell venni.

7. A fogás nem befolyásolhatja az állat egy következő alkalommal történő megfogásának valószínűségét.

- A Lincoln-index abban az esetben használható, ha a korábban felsorolt feltételek közül az első hat megvalósul.

- A Fisher–Ford-féle rácsmódszer kis mintákra ellenállóképes, és, ha a túlélési ráták viszonylag állandóak, a populáció becslése lényegében nem különbözik a Jolly–Seber-módszertől.

- A Bailey-féle háromszoros fogás módszerével a populációt nagy mintáknál úgy becsüljük, hogy vesszük az újonnan jelölt és a kettes számú napon elengedett állatok számát (a_2), a kettes számú napon fogott állatok számát (n_2), a visszafogás egyedszámát (r) (az alsó index első tagja a fogás napját, a második a jelölés napját jelenti) és ezek szorzatát törjük az egyes számú napon jelölt és kettes számú napon visszafogott (r_{21}) és az első alkalommal jelölt és harmadik alkalommal visszafogott (r_{31}) állatok számának szorzatával.

- A Jolly-Seber-módszer meglehetősen általánosnak számít, és kiindulópontként szolgál a nyitott jelölés-visszafogás modellezéshez (White és mtsai. 1982). Olyan helyzetekben is használható, amikor mind a veszteség (pusztulás vagy kivándorlás), mind a hígulás (születés vagy bevándorlás) előfordul.

- A Manly-Parr-módszer a mintavételi intenzitáson alapszik, és minden állatot úgy tekint, hogy egyforma esélye van az i -edik alkalommal történő megfogásra.

b.) Fogási gyakoriság módszerek (Schnabel-cenzus)

Ahhoz, hogy az egyenlő fogási valószínűség feltételt ellenőrizni tudjuk, feltétlenül szükséges a fogások gyakoriságát megvizsgálni. Ha a fogási gyakoriság egy kitüntetett eloszlást követ (f_1 az állatot egyszer fogtuk meg, f_2 az állatot kétszer fogtuk meg stb.), akkor az f_0 azokat az állatokat jelöli, amelyek egyáltalán nem lettek megjelölve vagy megfogva, és a gyakoriság összege a teljes populációt reprezentálja. A fogási gyakoriságokra egy nem-Poisson eloszlást illeszthetünk, amely leírja a fogási valószínűség véletlenszerűtől való eltérését.

c.) Craig módszere: az állandó fogási valószínűség

Ez egy lepkékre kidolgozott módszer, amelynek két feltétele: a populáció zártsága és a fogási valószínűség állandósága. A módszer nem csak lepkékre, hanem más mozgékony, kolóniaképző csoportra (pl. szitakötők) is használható. A módszer lényege, hogy véletlenszerű mintát veszünk, amit megjelölünk, és miután feljegyeztük, hogy az állat hányszor lett előzőleg megfogva, azonnal elengedjük. A visszafogás gyakoriságát két matematikai modellel lehet leírni, amelyek alapján hat különböző módszert lehet használni (Craig 1953). Ezek a módszerek Craig szerint hasonló eredményeket adnak.

d.) Az arányváltoztatás módszere (Kelker szelektív eltávolításos módszere)

Ez a módszer főként nagyvadak esetében ajánlott, amikor valamelyik nem vagy korosztály tagjait kell eltávolítani, kilőni. A módszer ugyanis egy populáció természetes jelöléseit használja, rendszerint a nemek közti különbséget, vagy a polimorf fajoknál a különböző alakokat. Ha meghatároztuk például a nemek közti arányt, majd az egyikből ismert számút eltávolítunk, az új arány alakulásából a teljes populáció megbecsülhető. Rovar populációkra a módszer nem alkalmas, mivel a szelektív eltávolítás és az eredményezett nem tipikus arányeltolódás komolyan zavarhatja a populáció további tanulmányozását.

II. Relatív populációméret becslési módszerek

A relatív módszerek kielégítő adatokkal szolgálnak az olyan esetekben, amikor az abszolút módszerekkel csak néhány állatot találnak. A relatív módszerek során használt csapdák többsége az egyedeket folyamatosan gyűjti, így a befektetett munka ellenére az adatok költsége alacsony. Ezeknek a becsléseknek a mértékét több tényező befolyásolja. Ezek közül néhány: az állat állapota, aktivitása, a különböző nemek és fajok csapdainger iránti érzékenysége.

Egyes vizsgálatokban populációméret helyett egyfajta egyedsűrűség becslést használnak, ami az egyedek egyszerű megszámlálásából adódik (Cordero és Andrés 2002, Contreras-Garduño és mtsai. 2009). Egy, az előbbiektől teljesen eltérő módszert használtak japán kutatók (Miura és mtsai. 1990), akik kisszitakötők (*Enallagma civile*, *Ischnura denticollis*) relatív és abszolút egyedsűrűségét határozták meg regressziós módszerrel.

A felsorolt módszerek mellett napjainkban a Cormack-Jolly-Seber (CJS) módszer a legelterjedtebb, mivel egy nyílt populációra kifejlesztett modell, amely sokkal kevesebb követelményt támaszt, mint a zárt populációs modellek; ezen kívül, ha zárt populációra

alkalmazzuk, akkor sem ad elfogult becslést, mint az a zárt populációs modell, amelyet nyílt populációra használunk. Ugyanakkor a módszer által kiszámolt populációméretetek kevésbé pontosak, mint a zárt populációsak (Sutherland 2006).

A fentebb felsorolt vizsgálatok érdekessége, hogy többségük kisszítakötőfajokkal foglalkozik (Hamilton és Montgomerie 1989, Miura és mtsai. 1990, Anholt 1997, Cordero és Andrés 2002 stb.), és csupán néhány irányul nagyszítakötő-állományok becslésére (Boano és Rolando 2003, Kéry és Juillerat 2004, Dolny és Matejka 2007, Macagno és mtsai. 2008).

Egy adott víztér melletti populáció egyedszámának ismerete egy repülési időszakban nem csak az illető élőhely biodiverzitásának ismeretéhez járul hozzá, hanem az átlagos és a maximális élettartammal együtt, alapvető információkat nyújt az intra- és interspecifikus kompetíció, valamint az egyedsűrűség versengésre kifejtett hatásának megértéséhez (Corbet 1999).

2.2. A populációméret változásának hatása a hím szítakötők territoriális és párzási viselkedésére

2.2.1. A szítakötők territoriális viselkedése

A „Fajok eredete” című könyvében Darwin a következőképpen ír a szexuális szelekcióról: „nem a létért való küzdelem jellemzi, hanem a hímeknek a nőstény birtoklásáért folytatott harca; a harc végén egyik fél sem hal meg, de a vesztesnek kevesebb ivadéka lesz, vagy teljesen utód nélkül marad” (Darwin 1859). Az állatvilágban számos faj territoriális viselkedéssel igyekszik növelni reprodukciós sikerét. A szakirodalomban a territoriális viselkedésnek több értelmezése látott már napvilágot, melyek közül a legáltalánosabban elfogadott definíció szerint (pl. Brown és Orians 1970) territórium alatt egy meghatározott területet értünk, amelytől a betolakodó egyedeket a határok jelzése, fenyegetés és támadás, illetve ezek kombinációja tartja távol, így a territóriumtartó egyed számára ez egy kizárólagosan használt területté válik. Territoriális magatartást találunk a madaraknál és emlősöknél, valamint az államalkotó rovaroknál. Több rovarfaj hímjei territóriumot védenek, ahol detektálnak minden betolakodó hímet és nőstényt. A terület birtoklásának ideje alatt az azt védő hím megközelít minden berepülő fajtársat. Ennek a megközelítésnek a szerepe az, hogy a hím megvédje territóriumát, és megszerezze a fajtárs nőstényt, ez pedig fontos szerepet játszik a párzási siker növelésében (Thornhill és Alcock 1983).

Ilyenek például a szítakötők, ahol főleg a nagyméretű Anisoptera fajok hímjei jellemezhetők erős territoriális viselkedéssel (Corbet 1999). A szítakötő hímek territorialitásán elsősorban a párzó-, és tojásrakóhelyeknek, mint erőforrásnak, a védelmét

értjük. Számukra az elfoglalt territórium az a hely, ahol az azt védelmező hímnak, az ott található erőforrások hozzáférésehez abszolút elsőbbsége van a fajtárs hímekkel szemben (Kaufmann 1983). A territóriumon belül a hímek nem keresnek táplálékot, de ha mégis berepül egy zsákmányul szolgáló rovar, azt elkapják és elfogyasztják (Clausnitzer 1996). A hímek a reggeli órákban repülnek az éjszakázó helyről a víz mellé, ahol egyedsűrűségük a déli órákban a legnagyobb (Moore 1952). A szitakötő hím territóriumválasztása az élőhely minőségétől függ (Tsubaki és Ono 1986, Koenig 1990). Ezt viszont olyan adottságok határozzák meg, mint a nőstények számára megfelelő tojásrakó helyek (Alcock 1987), ragadozóktól való védelem (Switzer 1997a), napsütötte pihenőhelyek (Corbet 1999), és nem utolsó sorban az ott korábban elért párzási siker (Tsubaki és Ono 1995).

A territoriális hímek alapvetően kétféle repülési taktikával élhetnek: megkülönböztetünk ún. repülő (flier) és kiülő (percher) típusú fajokat. A repülő típusú fajok (Aeshnidae, Corduliidae család) csak ritkán szállnak le a növényzetre, gyakorlatilag megállás nélkül végzik járőröző, felkutató repülésüket, így jelölve ki területük határait. A kiülő fajok megtelepednek a terület egy kimagasló pontján (növényen, faágon), és onnan szemrevételezik a territóriumot (Libellulidae).

Miután a hím szitakötő elfoglal egy területet, gyakran újabb hím jelenik meg, behatol a területre, és igyekszik azt megkaparintani magának. Ismeretes olyan faj, a *Leucorrhinia hudsonica*, amely rendelkezik azzal a képességgel, hogy meg tudja különböztetni fajtársait más faj egyedeitől. Megfigyelték, hogy amennyiben fajtárs repül a területére, igyekszik kiűzni, ám ha egy másik faj híme jelenik meg, nem kezdeményez harcot (Hilton 1984). Ezt a jelenséget a mocsári szitakötő (*Libellula fulva*) esetében is megfigyelték, a territóriumtartó hímek a betolakodó fajtárs hímeket nagyobb távolságról támadták meg, mint a más fajhoz tartozókat (Boano és Rolando 2003).

A területen belül a hímek közötti interakció kétféle lehet: erőfitogtatás, magamutogatás – amikor a territoriális hím úgy űzi el a betolakodót, hogy testének bizonyos részeit mutogatja – vagy harc. A szitakötők közötti harc inkább intra-, mint interspecifikus jelenség. Energetikai szempontból nagyon veszteséges, mivel gyakran az állatok sérülésével, az egyedek elpusztulásával végződnek (Corbet 1999). A harc többnyire a betolakodó menekülésével ér véget, azonban ritkán megtörténik, hogy ez utóbbi űzi el a territórium eredeti tulajdonosát. Amennyiben a betolakodó nőstény, a hím megpróbál vele párzani. Moore (1952) szerint a territórium tartó hím közeledése bármely szitakötőhöz, amelyik az általa őrzött területre berepül, párosodási szándékkal történik, és csak másodlagosan válhat agresszívvé. Ez a közeledés tehát eredendően szexuális. A szerző ezt a következtetést terepi megfigyeléseiből vonta le, miután megfigyelt olyan tandem párokat, amelyekben egy hím egy másik faj hímjével (pl. *Anax imperator* és *Aeshna juncea*) alkot tandem párt, vagy két különböző fajhoz tartozó hím és nőstény kapcsolódik össze. Terepmunkám során én is feljegyeztem olyan tandemet, amelyet egy *Libellula fulva* hím és

egy *Orthetrum albistylum* hím alkotott. Amennyiben azonos fajhoz tartozó nőtény repül be a területre, az egyedek párzókerékbe kapcsolódnak.

Párzás után a hím őrzi a nőtényt. Egyes hímek fogva tartják a nőtényt tojásrakás közben (contact guarding), míg mások röpködnek a nőtény felett, vagy kiülnek a növényzetre, és onnan tartják szemmel (non-contact guarding). Erre azért van szükség, mert megjelenhetnek a szatellit hímek, amelyek gyakran arra várnak, hogy a párzókerék szétváljon, és elragadják a nőtényt. Terepen gyakori jelenség, hogy a növényzeten pihenő párzókerék mellett (néha alig 1-2 cm távolságra) ül egy magányos hím. Egyes szerzők ezeket az egyedeket nevezik repülő típusúnak (pl. Sandell és Liberg 1992). Más szerzők szerint szatellit hímekről van szó (Convey 1989, Fincke 1985, Moore 1989, Nagy és mtsai. 2008). A szatellit hímek nagyrészt a territoriális hímek által őrzött növényzeti foltban ülnek és rejtőzködnek, kihasználva minden alkalmat, hogy a berepülő nőtényekkel párzást kezdeményezzenek. A szatellit hímek minden esetben kihasználják a gazda által monopolizált erőforrásokat (Convey 1989, Sandell és Liberg 1992). Egyes szitakötő fajok hímjei gyakran folyamodnak alternatív reprodukciós taktikákhoz. A *Calopteryx maculata* faj hímjei idősebb korban gyakran használják az ún. surranó taktikát (sneaker tactic), míg fiatalabb fajtársaik territóriumtartók (Forsyth és Montgomerie 1987). A nem-territoriális *Enallagma hageni* hímjei kétféle párkereső alternatív taktikát használnak: egyesek aktívan keresik a nőtényeket, míg mások a víz alatti tojásrakóhelyek mellett várakoznak a nőtények felbukkasására (Fincke 1985). A territoriális *Erythemis simplicicollis* faj azon hímjei, amelyek egy-egy harcból vesztesen kerülnek ki, gyakran szatellitként ott maradnak a győztes fajtárs territóriumán (Mcvey 1988). A territóriumukról elűzött *Nannophya pygmaea* hímek 42%-a új, szabad területet keres magának, 33%-a ún. surranó magatartást vesz fel, 25%-a pedig eltűnik a területről (Tsubaki és Ono 1986). Ha sikerül a nőtényt elkapni, a szatellit eltávolítja az előző hím spermáját, így ő fogja a nőtényt megtermékenyíteni, tehát reproductíve ő lesz sikeres, ezt a jelenséget nevezzük spermakompetíciónak (Córdoba-Aguilar és mtsai. 2003).

A szitakötők territoriális viselkedését több tényező befolyásolhatja, mint pl. az egyed mérete, kora, időjárás, sőt az is befolyásoló tényező, hogy az illető egyed lárvakorban mennyire volt territoriális (Fincke 1992, Harvey és Corbet 1985, Tsubaki és Ono 1987, Gribbin és Thompson 1991).

Területhűség a szitakötőknél

Az állatok többsége több élőhelyet is választ élete folyamán. A költöző madarak évente egyszer elhagyják a költőhelyeiket (Howard 1920), a territoriális rovarok naponta választanak új territóriumot (Alcock 1983). A területhűség egy állatnak egy már előzőleg elfoglalt területre való visszatérési hajlamát jelzi (Jakob és mtsai. 2001, Switzer 1997),

amely csökkenti annak a kockázatát, hogy az illető egyed esetleg nem talál új, megfelelő territóriumot magának (Jakob és mtsai. 2001). Az az időtartam, amíg egy egyed hűséges a territóriumához néhány perctől akár több egymást követő napig terjedhet (Corbet 1999) és elsősorban a terület minősége határozza meg (Switzer 1997b).

A hím szitakötő territóriumhoz való ragaszkodását Switzer (1997b) tanulmányozta a *Perithemis tenera* (Anisoptera, Libellulidae) fajjal végzett terepkísérlet során. Ennek a fajnak a nőstényei növények szárába rakják a tojásaikat. A territóriumon levő természetes tojásrakóhelyeket Switzer botokkal cserélte ki, amelyeket elmozdított, amint egy hím és egy nőstény leszállt rá. Így megakadályozta a kísérletes hímeket a pázásban. Ezt követően, ezeknek a hímeknek a viselkedését kontroll egyedek viselkedésével vetette össze, amelyeket semmilyen módon nem manipulált. A pázásban megzavart hímek nagyobb eséllyel hagyták el a territóriumot, és foglaltak újat.

A territóriumhoz való ragaszkodást, vagyis a területhűséget Parr (1980) mérte, a lokalizációs index (LI) segítségével. A területhűség azt az időtartamot jelöli (ennek hossza pár perctől néhány egymást követő napig változhat), amely alatt egy hím ugyanahhoz a territóriumhoz ragaszkodik. A lokalizációs index egy olyan tört, melynek számlálójában azon esetek száma szerepel, amikor az egyedet a saját territóriumán látták, a nevezőben pedig az összes olyan eset száma, amikor az egyedet visszalátták a terület egészén, a patak vagy vízfolyás mentén. Az index értéke 0-1 között mozoghat, így minél inkább közelít 1-hez annál területhűbb az illető egyed. Parr ezt az indexet egy afrikai faj, az *Orthetrum julia* (Kirby, 1900) (Anisoptera, Libellulidae) hímjeinél használta. Territóriumként egy 10 m átmérőjű kört szabott meg. Megfigyelései alapján a hímek territóriumtartó idejük 75%-át a kör mintegy 2,5 m²-es központi részén töltötték. 197 hímét látott vissza legalább kétszer a jelölés után. Azoknál a hímeknél, amelyeket 6-nál több alkalommal látott vissza, a lokalizációs index értéke 0,50 és 0,93 között mozgott. A hímeknek 84,55%-át 5-nél kevesebb alkalommal sikerült újra megfigyelni. Ezeknek a 31,47%-a 0,39-nél kisebb lokalizációs indexel rendelkezett.

A *Libellula fulva* fajjal végzett terepi vizsgálatok során Nagy és mtsai. (2005) írták le azt a jelenséget, hogy néhány erősen területhű hím egyszerre két vagy három territóriumot is képes védelmezni. Ezeknek a hímeknek a területhűségét az ún. területhűségi index (TI) bevezetésével mérték. A területhűségi indexet (TI) úgy számolták ki, hogy az egy területen belül észlelt visszalátások számának összegét elosztották azon esetek számával, amikor az egyedet a vizsgálati szakasz egészén visszalátták (Nagy és mtsai 2005).

A különböző szitakötőfajok által használt pázási taktikák között jelentős eltérés tapasztalható. Az alternatív pázási taktikák akkor kerülnek előtérbe, amikor a szaporodási sikert olyan tényezők befolyásolják, mint az állatok kora (Tsubaki és Ono 1987), testmérete (Serrano-Meneses és mtsai. 2007), a populáció mérete (Pajunen 1966 Waage

1979, Fincke 1985, Convey 1989, Cordero 1999, Cordero és Andrés 2002), az izmokban tartalékolt zsír mennyisége (Marden és Waage 1990 Plaistow és Siva-Jothy 1996), vagy a parazitáltság (Marden és Cobb 2004). Minden olyan, az udvarlással, párzással, párőrzéssel kapcsolatos viselkedési mintázat, amely eltér az illető populációban az egyedek többsége által használt mintázattól, alternatív párzási viselkedésnek tekinthető (Corbet 1999).

2.2.2. Az egyedsűrűség hatása a hímek viselkedésére

Az állati és növényi populációk méretének változásai különböző fizikai, kémiai és biológiai limitáló tényezők hatásainak következményei. Állati populációk esetén ilyen korlátozó tényezők lehetnek a rendelkezésre álló erőforrások, búvóhelyek, időjárási viszonyok. A populáció méretének növekedésével az egyedek által felhasználható erőforrások mennyisége csökken. Az egyedek ezt úgy tudják kiküszöbölni, túlélni, hogy egyrészt megnövekszik a diszperzió, másrészt az erőforrások megszerzésére irányuló harcok intenzitása és gyakorisága fokozódik. A diszperzió növekedésének következtében egy populáció egyedeinek száma egy optimumhoz közelít, mivel a kivándorlás és a bevándorlás aránya nagy lesz. Az intraspecifikus harcok következtében a populációban csak a legnagyobb fitnessszel rendelkező egyedek maradnak meg, a gyengébbek elpusztulnak, vagy elvándorolnak.

Az agresszív viselkedés és a hímek egyedsűrűsége között fennálló kölcsönös függőséget egyes kutatók egy sűrűségfüggő szabályozó mechanizmus alapjának tekintik (Corbet 1999). A territoriális fajok esetében a nagy egyedsűrűség befolyásolhatja a párválasztás során fellépő intraspecifikus kompetíciót (Metcalfé és Monaghan 2001). Ezzel a jelenséggel gyakorta találkozhatunk szitakötőknél. Azoknál a fajoknál, ahol a hímek közötti versengés verekedésben nyilvánul meg, az egyedsűrűségnek a párzási viselkedésre és a párzási sikerre kifejtett hatása arra készteti a kisméretű hímeket, hogy párkeresésüket a kis egyedsűrűségű területekre korlátozzák, (Lawrence 1987, McLain és Boromisa 1987, Goldsmith és Alcock 1993), vagy lecsökkenti a nagyméretű hímek párzási előnyét az erőforrások védelmének összeomlása által (McLain 1992), esetleg megnöveli a hímek általi zavarást (Conner 1989).

A hímek közötti versengést az egyedsűrűség növekedése (Fincke és mtsai. 1997) az ivararányon keresztül is kiélezheti (Fincke 1994a). Mindemellert a hímek párzási sikerének napi ingadozása jellemzően nagyobb, mint az egész életük során tapasztalt ingadozás (Fincke 1982, Fincke 1988, Banks és Thompson 1985, Koenig és Albano 1987, McVey 1988), ezért azok a vizsgálatok, amelyek az egész élettartamra vonatkozó párzási sikert tanulmányozzák, kiválóan alkalmasak a populációméretnek az egyedek párzási sikerére kifejtett hatásainak tanulmányozására.

A hím szitakötők viselkedése a populációméret növekedésével, vagy csökkenésével jelentősen (Campanella 1975, Moore 1987) változhat. A vizsgálatok nagy többsége a hímek viselkedésére fókuszál (Moore 1952, Uéda 1979, Pajunen 1966) annak ellenére, hogy a hímek egyedsűrűsége a megváltozott ivararányon keresztül, a nőstények viselkedését is befolyásolhatja (Moore 1989). Dolgozatomban én szintén a hímek viselkedésére összpontosítok, mivel az általam tanulmányozott mocsári szitakötő olyan territoriális faj, ahol a nőstények rejtett életmódot folytatnak, és visszalátási arányuk elenyészően kicsi.

Az egyedszám változásának következményeit tanulmányozták egy *Calopteryx h. hamemorrhoidalis* populációt alkotó hím és nőstény egyedek párzási viselkedésének aspektusain keresztül. A vizsgálatot egy folyó két olyan szakaszán végezték, ahol szignifikáns különbség volt a populációméretben. Az eredményekből kiderült, hogy magas egyedszámnál a párzások többsége ún. „erőltetett kopuláció” (forced copulation), míg alacsonyabb egyedszámnál gyakoribb volt a párzást megelőző udvarló viselkedés. Az udvarlósos párzások rövidebbek voltak nagy egyedszámnál, ugyanakkor az egyedsűrűség nem befolyásolta az erőltetett kopulációk időtartamát (Cordero és Andrés 2002). Szintén ennél a fajnál mutatta ki Cordero (1999), hogy magas egyedszámnál gyakoribb a párzás utáni párórzés (mate guarding). Ha egy hím otthagya a nőstényt párzás után, nagy valószínűséggel egy közelben levő rivális azonnal elragadta a nőstényt, és párzott vele (Cordero 1999). Két nagyszitakötő fajnál (*Paltothemis lineatipes* és *Libellula pulchella*) is azt találták, hogy az abundancia növekedésével nő a hímek közötti interakciók száma, és csökken a védelmezett territóriumok mérete (Alcock 1989, Pezalla 1979).

Az *Ischnura e. elegans* kisszitakötő hímjei alacsony egyedsűrűség mellett kevesebbet verekszenek, mint nagy egyedsűrűségnél (Hinnekint 1987). A *Libellula quadrimaculata* nagyszitakötő hímjei szatellitként kezdtek viselkedni azokon a helyeken, ahol a populációméret lokálisan nagy volt (Convey 1989). Amikor a *Cercion calamorum* hímjeinek denzitása megnő, több hím ún. útonállóvá válik, és akkor kapja el a nőstényeket, amikor azok a párzóhelyek felé repülnek, ilyen módon lecsökkentik a víz mellett tartózkodó fajtársak kopulációs rátáját (Uéda 1980).

Magas hím denzitásnál gyakori jelenség a védelmezett territóriumok méretének csökkenése (Corbet 1999). Az az arány, amely a hímek száma és a territóriumok mérete között fennáll, minden faj esetében (függetlenül attól, hogy territoriális vagy sem) egy egyensúlyi állapot felé tart. Azt az egyedsűrűséget, amelynél az egyensúlyi állapot beáll, Moore (1962, 1964) a legnagyobb kiegyensúlyozott denzitásnak (highest steady density, HSD) nevezte. Ez az érték számos faj esetében fordítottan arányos az illető faj testméretével (Moore 1983, 1991). Némely esetben a territórium mérete úgy tűnik független a hímek denzitásától (Thompson 1990), ugyanakkor az ilyen fajok közül például

a *Plathemis lydia* hímjei magas egyedsűrűségnél kevesebb időt töltenek a territóriumukon (Koenig 1990).

Egyértelmű, hogy a sűrűség növekedésére adott válaszok igen változatosak (Corbet 1999). Például amikor a *Cordulia aenea amurensis* hímjeinek egyedsűrűsége eléri egy bizonyos értéket, a hímek által járőrözött repüléssel ellenőrzött területek mérete lecsökken, de járőrözés fordulójának időtartama nem változik (Ubukata 1975). Az *Aeshna cyanea* esetében Kaiser és Poethke (1984) azt találta, hogy a hímek egyedsűrűségét a járőrözött területen az összecsapások szabályozzák. A sűrűség növekedésével a *Brachythemis contaminata* hímjeinek egymással szomszédos territóriumai nagymértékben átfedtek (Mathavan 1975), míg a *Calopteryx cornelia* esetében a betolakodó hímek új territóriumokat „ékeltek be” a már meglévők közé (Higashi és Uéda 1982).

Nagyon magas egyedsűrűségnél megnő az az idő, amit egy hím repüléssel tölt – ami viszont jelentős energia-befektetést igényel (Fried és May 1983). Ez az energiatöbblet és a territoriális harcokba fektetett energia olyan magas lehet, hogy csökkentheti a hímek párzási sikerét (Buskirk és Sherman 1985). A hímek által elért párzások száma tehát jelentősen függ az élőhelyen jelenlevő hímek egyedsűrűségétől (Pajunen 1966, Parr 1983, Sherman 1983, Wolf és Waltz 1984).

Számos kutatás bizonyítja, hogy a territorialitás növekszik az egyedsűrűség növekedésével, ugyanakkor több kutató ennek az ellenkezőjét állítja, miszerint az abundancia növekedésével csökken a territorialitás intenzitása. Lehetséges, hogy az egyedsűrűség növekedése növeli a territórium védelmezésével eltöltött időt, de csak addig, amíg a párzások száma el nem kezd csökkenni (De Marco és mtsai. 2002). Általánosan elfogadott tény, hogy az imágók egyedszámát jelentősen befolyásolhatják a lárvakori viselkedési mintázatok, hatások (Harvey és Corbet 1985). Ugyanakkor az imágók viselkedése szintén befolyásolhatja a faj hosszú távú átlagos abundanciáját (De Marco és mtsai. 2002).

2.3. A hőmérséklet hatása a hím szitakötők viselkedésére

A szitakötő imágó kénytelen meghatározott tartományban tartani a testhőmérsékletét, amelynek nagymértékben függetlennek kell lennie a környező hőmérséklettől, ahhoz, hogy a reprodukciós fitnessét meghatározó aktivitását fenn tudja tartani – ezt hívják termoregulációnak (Corbet 1999). A szitakötők termoregulációs képességét, amely abban segíti őket, hogy akár kedvezőtlen időjárási körülmények között is aktívak maradjanak, elsősorban a levegő hőmérséklete, a testméretük és a viselkedésük határozza meg (Corbet 1999). Az időjárási körülmények tehát jelentősen befolyásolják a szitakötők aktivitását (Hilton 1984). Hőmérsékleti optimumuk 30 °C fok körül van, 25 °C foknál alacsonyabb hőmérsékletnél viszont csökken az aktivitásuk (Jacobs 1955). Meleg

nyári napokon, amikor szélcsend van, nagy az egyedsűrűség a víz mellett, következésképpen gyakoriak a territoriális harcok is.

Ha a hőmérséklet alacsony, vagy esik az eső a hímek nem jelennek meg a tojásrakó helyek közelében. Ilyenkor megbújnak egy olyan helyen, ahol elég sűrű a növényzet ahhoz, hogy védve legyenek, esetleg az éjszakázó helyen maradnak. A víz mellett eltöltött idő változik a hímek és nőtények esetében. A hímek megfelelő időjárási körülmények mellett már a reggeli órákban megjelennek a víz mellett, territóriumot foglalnak, és a nap folyamán végig ott maradnak, egészen a késő délutáni órákig, vagyis addig, míg el nem kezd lehűlni a levegő. Időnként elhagyják a területet, hogy táplálkozzanak, de mindig csak rövid időre. A nőtények csak párzani jönnek a vízhez, és tojásrakás után elrepülnek onnan (Corbet 1999).

A *Plathemis lydia* nagyszitakötő esetében azt találták, hogy mind a nőtények, mind a hímek viselkedését jelentősen befolyásolja a hőmérséklet alakulása. A tanulmányozott tavacska mellett naponta megjelenő nőtények száma egy elég széles skálán mozgott (20-tól 114-ig), amire egyértelműen a hőmérséklet ingadozása volt a magyarázat. Szignifikáns összefüggést mutattak ki a napos órák száma és a víz mellett megjelenő nőtények száma között. A hímek viselkedésére ugyanez az összefüggés volt érvényes, a víz melletti jelenlétük pozitívan korrelált a hőmérséklettel (Koenig és Albano 1985).

Cordero (1999) a *Calopteryx haemorrhoidalis* kisszitakötőnél szintén pozitív összefüggést talált a hímek víz melletti egyedsűrűsége és a hőmérséklet között. Ugyanakkor szignifikáns negatív korrelációt talált a hőmérséklet és a párzások időtartama között.

A szitakötők három olyan tulajdonsággal rendelkeznek, amely jelentősen befolyásolja a termoregulációs képességüket: jellemzően nappali rovarok, számos aktivitásukhoz gyors, erős repülőképesség szükséges és nagyméretűek (Corbet 1999).

Az előző fejezetben már szó volt a hímek eltérő territóriumtartó viselkedéséről, nevezetesen arról, hogy míg egyes hímek (repülő hímek) szinte megállás nélkül végzik felkutató és járőröző repülésüket a víz fölött, és csupán párzáskor láthatjuk őket letelepedni egy-egy növényre, addig mások idejük nagy részében megtelepednek a terület egy kimagasló pontján, és onnan szemrevételezik a territóriumot (kiülő hímek). Ezek az eltérő viselkedésformák nem véletlenül jöttek létre. A repülő típusú hímek egy olyan háti véredénnyel rendelkeznek, amelynek segítségével egész testükön belül képesek a tor izomzata által felmelegített hemolimfa eloszlását szabályozni. Alacsony hőmérséklet esetén ezek a fajok úgy emelik meg a toruk hőmérsékletét, hogy csapkodnak a szárnyaikkal és becsukják ezt a bizonyos háti vénát (Heinrich és Casey 1978), így koncentrálnak a meleg hemolimfát a torukban. Amikor a levegő felmelegszik, kinyitják a háti vénát, miközben a levegőben szitáló mozgást végeznek, így segítik elő a potrohon keresztüli gyors hőleadást (May 1977, Heinrich és Casey 1978).

A kiülő típusú fajok termoregulációja elsősorban a naphoz igazított testtartásuktól (May 1976, 1977), a választott mikrohabitáttól (Clausnitzer 1996, De Marco 1998) és a fizikai aktivitásuktól függ (May 1980, De Marco és Resende 2002). Éppen emiatt ezeknek a fajoknak az aktivitása sokkal jobban függ a levegő hőmérsékletétől. De nem csak a hideg jelent számukra problémát, hanem a déli hőség is, mert ilyenkor a tor izomzata túlhevülhet (May 1991, De Marco és Resende 2002). May (1976) szerint bizonyos testtartások, mint például a lecsüngő szárnyakkal való üldögélés (amikor a tor szembenéz a nappal) arra való, hogy felmelegítse a tor izmait, míg az ún. „obeliszk” póz (szárnyak széttárva a test mellett, a potroh vége felemelkedik) minimálisra csökkentheti a túlmelegedést.

A hőmérséklet hatása a kiülő fajokon belül sem egyforma. Egyes teóriák azt feltételezik, hogy a fajok termoregulációs viselkedési mintázatában jelentős különbségek vannak, amelyek elsősorban a testmérettel hozhatók összefüggésbe (May 1977, De Marco 1998). A nagyobb rovarok alacsony hőmérséklet mellett is sokkal hatékonyabban sütkérezhetnek a napon, mert a napsugárzás általi felmelegedés képessége a testmérettel együtt nő (May 1979, 1991). Ugyanakkor a kisméretű, nagyobb felület/térfogat aránnyal rendelkező kiülő fajok sokkal jobban függenek a levegő hőmérsékletétől.

A szitakötők fő aktivitása a víz mellett a territórium védelmezése és a párzás. Annak ellenére, hogy a Libellulidae családba tartozó fajok jelentős viselkedésbeli flexibilitással rendelkeznek a territorialitás terén (Parr 1983), a territórium védelmezése főként agresszív összecsapásokkal történik, a párzást pedig összetett udvarló repülés előzi meg (Jacobs 1955, Wildermuth 1991, 1994). Ezek a tevékenységek hatalmas metabolikus erőfeszítést igényelnek, ami viszont a tor hőmérsékletét a túlhevüléshez közeli határon tartják (De Marco és mtsai. 2005).

De Marco és munkatársai (2005) 10 nagyszitakötő fajt tanulmányoztak Dél-kelet Brazíliában. Azt a hipotézist tesztelték, miszerint a nagyobb fajok több időt képesek eltölteni territóriumvédelmezéssel, és azt találták, hogy a nagyobb, jobb termoregulációs képességgel rendelkező fajok több időt fordítanak reprodukciós tevékenységekre.

2.4. A testméret és a viselkedés kapcsolata

Evolúciós szempontból nézve a testméret napjainkban is egyike a legfontosabb mérhető jellegeknek, mivel erősen korrelál számos élettani jelleggel és fitneszmutatóval (Blanckenhorn 2000). Sok ektoterm élőlény esetében a nagyobb nőstények több tojást képesek létrehozni (Wootton 1979, Honek 1993), ugyanakkor sok faj hímjeinél bebizonyosodott már, hogy a nagy méretű hímek sikeresebbek kisebb fajtársaikkal szemben, ha verekedésre kerül a sor, és a nőstények is őket preferálják inkább (Andersson 1994).

Számos olyan vizsgálat látott napvilágot az utóbbi néhány évtizedben, amely a szitakötők testmérete és egyéb fitneszkomponensei (pl. párzási siker, élettartam) között

keres összefüggést (Fincke 1984, Tsubaki és Ono 1987, Fincke 1988, Anholt 1991 stb.). Mint általában az állatvilágban, a szitakötőknél is a nagyobb méretű hímek sikeresebbek. Ezt a tényt több tanulmány is alátámasztja (Fraser és Herman 1993, Marden és Waage 1990, Tsubaki és Ono 1987). A nagyobb méret elsősorban az egyenlőtlen szárnyú szitakötőknél előny, ami nyilvánvalóan azzal magyarázható, hogy ezeknél a fajoknál figyelhetjük meg a legintenzívebb territoriális harcokat.

Sokolovska és munkatársai (2000) arra vállalkoztak, hogy egy 33 vizsgálatot átfogó tanulmányt készítsenek. Azt találták, hogy általában szignifikáns pozitív korreláció van a testméret és a napi, valamint az egész élettartamra vonatkozó párzási siker (lifetime mating success) között. Gyenge, de szintén pozitív korreláció mutattak ki a testméret és a túlélési siker között. Ugyanakkor megállapították, hogy szignifikáns különbség van a testméret és a párzási siker, élettartam, a teljes élettartamra vonatkozó párzási siker közötti kapcsolat terén a territoriális és nem-territoriális fajok esetében. A testméret hatása minden felsorolt fitness komponensre szignifikáns volt a territoriális fajok esetében, de a nem-territoriális fajoknál csupán az élettartammal és az egész élettartamra vonatkozó párzási sikerrel mutatott szignifikáns kapcsolatot. Véggkövetkeztetésként megállapították, hogy a nagyobb testmérettel rendelkező szitakötők rátermettsége nagyobb, mint kisebb fajtársaiké.

Thompson és Fincke (2002) mintegy válaszként a fent említett összefoglaló jellegű cikkekre, megjelentett egy tanulmányt, amelyben nagyjából cáfolja „a nagyobb mindig jobb a szitakötőknél” elméletet. A szerzők szerint, bár a viselkedésokológiában gyakran találkozunk a nagyobb mindig jobb elmélettel, ezt nem lehet általánosítani, mert ha ezt feltételeznénk, az állatok egyre nagyobbra és nagyobbra nőnének. Úgy tűnik a természetes és a szexuális szelekció testméretre gyakorolt nyomását a kis mérettel járó előnyök kiegyensúlyozzák.

Szerintük külön kellene kezelni a párzási sikert és a reprodukciós sikert. Míg az előbbi a sikeres kopulációk számát jelöli, az utóbbi a nőstény által lerakott megtermékenyített tojásokra vonatkozik. A legtöbb fajnál azonban nem vizsgálják külön ezt a két fitnesskomponenst. Példaként Fincke és Hadrys (2001) vizsgálatát említi, amelyet egy territoriális kisszitakötővel a *Megaloprepus coerulatus* fajjal végeztek. Ennél a fajnál a hímek testméretére erős szexuális szelekció hat. Azt találták, hogy sem a hímek fertilizációs sikere, sem a nőstények által lerakott tojások száma nem volt megfelelő rátermettségi mutató a párzó egyedek esetében. Ugyanakkor felhívják a figyelmet arra, hogy a stabilizáló szelekciót sem szabad figyelmen kívül hagyni. Eddig csak néhány rovarnál sikerült a testméretre ható stabilizáló szelekciót kimutatni, ezek mind szitakötők (Fincke 1982, Fincke 1988, Banks és Thompson 1985, Stoks 2000).

A legtöbb vizsgálat szerint minél nagyobb egy hím, annál sikeresebb a párzásban. A nagy méret azoknál a fajoknál fontos leginkább, ahol a hímek verekedőképessége döntő szerepet játszik a territóriumtartásban, és így a párzásban is.

Tsubaki és Ono (1987) a *Nannophya pygmaea* faj hímeinél mutatták ki, hogy a jó minőségű territóriumokért, amelyek több nőtényt vonzottak, mint mások, hevesebb harcok folytak, és ezeket aztán a nagyobb hímek foglalták el. Ugyanakkor a nagyobb hímek több napig tudtak védelmezni egy-egy ilyen territóriumot, mint a kisebbek, ennek következtében az előbbieknél nagyobb párzási sikerük volt, mint kisebb fajtársaiknak.

Pozitív korrelációt mutattak ki a testméret és a párzási siker között a *Coenagrion puella* (Harvey és Walsh 1993), a *Pyrrhosoma nymphula* (Harvey és Corbet 1985), a *Sympetrum danae* (Mickiels és Dhondt 1991) fajoknál. Más szitakötőfajok esetében (*Orthetrum chrysostigma*, Miller 1983; *Megaloprepus coeruleus*, Fincke 1984) az eredmények azt igazolták, hogy a nagyobb testméret előnyt jelent a territórium foglalásában és védelmében.

A kisebb testméret általában a Zygopteráknál előnyös, mivel ezek a rovarok nem tartanak territóriumot, a hímek ún. túlekedő harcban (scramble competition) szereznek párt maguknak, így itt sokkal fontosabb a manőverező képesség, mint a testméret. Anholt (1991) szintén a kisebb hímek sikerességét mutatta ki *Enallagma boreale* esetében, ahol a kis hímeknek nagyobb volt a párzási sikere, mint nagy méretű fajtársaiké. A *Lestes disjunctus*-nál a párzó és a magányos hímek között nincs szignifikáns méretbeli különbség, sőt a párzó egyedek átlagos testmérete kisebb, mint magányos társaiké (Anholt 1997).

Az egyenlőtlen szárnyú szitakötőknél is találunk azonban olyan fajt, ahol a kisebb méret előnyösebb. A *Libellula quadrimaculata* esetében Convey (1989) szerint a kisebb hímek sikeresebbek, ezek tartanak territóriumot, a nagyok azonban nem mutatnak agresszív viselkedést. A szerző ezt azzal magyarázta, hogy a kisebb hímek repülőizomzatának aránya nagyobb a testtömegükhöz képest, így ezek mozgékonyabbak, fordulékonyabbak, tehát eredményesebben küzdhetnek egy területért, a nagyobb hímek pedig, éppen ezen okok miatt, képtelenek territóriumot tartani.

És végül a már említett stabilizáló szelekció jegyében említem meg a következő vizsgálatokat. Banks és Thompson (1985) a nem-territoriális *Coenagrion puella* hímeinél mutatta ki, hogy a közepes méretű egyedek a legsikeresebbek. A nagyok általában tovább élnek, a kis termetűekre azonban a magasabb napi párosodási ráta jellemző. Így a szaporodás sikeressége szempontjából a közepes méret a legelőnyösebb. Ezt a jelenséget, a stabilizáló szelekció hatását példásan illusztrálja Fincke (1982) *Enallagma hageni*-vel végzett vizsgálata is. Stoks (2000) a *Lestes sponsa* kisszitakötő hímeinél állapított meg stabilizáló szelekciót.

A nagy méret fiziológiai alapját boncolgatja egy a *Hetaerina americana* fajjal foglalkozó kutatás (Serrano-Meneses és mtsai. 2007). A cikk szerzői azt találták, hogy felhalmozódott zsír együtt nőtt a testhosszal a territoriális hímeinél, de nem volt kapcsolat a zsírmennyiség és a testhossz között a nem-territoriális hímek esetében. Ugyanakkor

A *Libellula fulva* populációdinamikája

szignifikáns pozitív korrelációt mutattak ki a territórium birtoklás és az egy hímre eső verekedések száma, valamint a testhossz között.

3. Anyag és módszer

3.1. A mocsári szitakötő (*Libellula fulva* Müller, 1764) jellemzése

A mocsári szitakötő az Anisoptera alrendbe, a Libellulidae családba és a *Libellula* nembe tartozik. A nőstények és a frissen kirepült hímek hasonlóan néznek ki, a tor és a potroh színe mély sárgásbarna, 4-10 potrohszelvényük háti részén háromszög alakú fekete folt van, az utolsó potrohszelvény teljes egészében fekete. Az ivarérett hímek tora sötétbarna, a potroh első két szelvénye sötétbarna, a többi hamvas szürkés-kék (Askew 2004). A szemek szürkéses. A szárnyak alapi részén egy sötétbarna folt van, mely a záróívig (arculus) húzódik. A nőstény szárnya elülső részén narancssárgás, a szárny csúcán kis barna folt található, a hártýácska (membranula) szürke. A nőstény és a fiatal hím sárgásbarna, sötét foltokkal, az ivarérett hím potroha hamvas kék, az utolsó három potrohszelvény fekete. Hossza 40-42 mm (Újhelyi 1957).

A lárva általában két évig fejlődik, a félig bomlott növényi törmelék között mászkál, vagy a vízi növények szárába kapaszkodik. A Libellulidae család többi képviselőitől a potroh hátoldalán található, jól látható tüskék segítségével különíthető el. A lárva ragadozó életmódot folytat, apró vízi gerincteleneket fogyaszt.

Szinkronizált kirepülésű faj (saját megfigyeléseim alapján a kirepülés 6 napig tart), a repülési időszak rövid, májustól július elejéig tart. Kirepüléskor a lárva főleg a nád (*Phragmites australis*) szárába kapaszkodik, 0,5-1 m magasságban a víz fölé. Az immatúr egyedek néhány óra alatt színeződnek ki, ezalatt a magasabb parti növényzeten és a környező fák koronaszintjében tartózkodnak. A fiatal egyedek egy hét alatt válnak ivaréretté.

Territoriális, a hím a reggeli órákban foglalja el a területet, amelyet a nap során őriz a betolakodóktól. A párzás általában 15 percig tart (Brooks 2004), a párzókerék a növényi szárak alsó részén ül. A nőstény a nyílt vízbe rakja ragacsos tojásait (Robert 1958), melyek az üledékben maradnak a prolárva kikeléséig.

A mocsári szitakötő Európában széles körben elterjedt, lokálisan gyakori faj, megtalálható a Mediterráneumtól Anglia déli részéig és Finnországig (Askew 2004). Magyarországon ritka, általában lassú áramlású kisvízfolyásokra jellemző (Újhelyi 1957). Védett faj melynek eszmei értéke 2000 forint.



1. ábra. Mocsári szitakötő nőstény



2. ábra. Jelölt mocsári szitakötő hím



3. ábra. Jelölt hím és jelölt nőstény párzókerékben

3.2. Vizsgálati területek

A Kutas főcsatorna jellemzése

A Kutas-főcsatorna ökológiai értelemben vett környéke az ökológiai szemléletű tájföldrajzi besorolás szerint a Tiszai-alföldhöz, mint nagytájhoz, a Berettyó-Körös-vidékhez, mint résztájhoz, illetve a Körös-vidékhez mint kistájcsoporthoz, azon belül pedig a Bihari-síknak nevezett kistájhoz tartozik. Ez a kistáj genetikailag egy hordalékkúpnak tekinthető, melyet a Sebes-Körös épített. A természetföldrajzi viszonyokat átfogóan tükröző tájtípus-tipológia szerint a térség mentesített ártérnek tekinthető, holtmedrekkel, réti talajosodó öntésföldekkel, illetve mocsári erdőtalajokkal. Domborzati szempontból 100-103 m tengerszint feletti magasságú alföldi jellegű terület, tökéletes síkság, annak pedig az alacsonyártéri, ármentes altípusa viszonylag kedvező lefolyással.

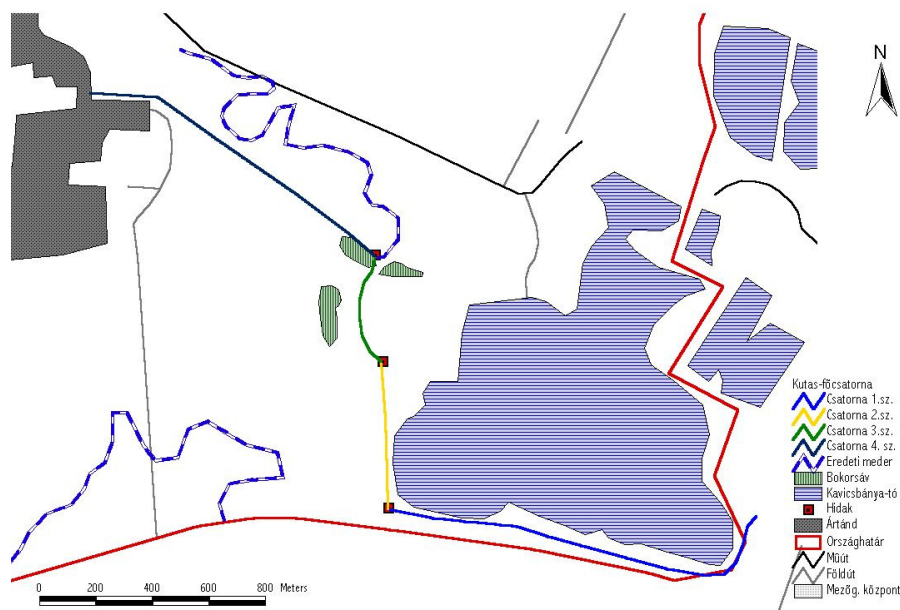
Korábban a terület vízhálózata igen gazdag volt, a Sebes-Körös gyakran változtatta helyét a hordalékkúpján, aminek emlékét a többnyire erősen feltöltődött, de még ma is jól felismerhető holtmedrek őrzik. A térség legjelentősebb felszíni vízfolyása, a Kutas-főcsatorna (régiben Kutas), amely a Sebes-Körös egyik régi medrében fut, sajnos ma már erősen módosított, csatornázott kisvízfolyásnak tekinthető. A területen régebben is csordogáltak alföldi erek, melyek vizüket az erdélyi Réz-hegységből kapták és főleg közephegységi és hegylábi forrásokból táplálkoztak. A Romániában elvégzett vízrendezési munkálatok eredményeként azonban az ereknek az eredeti vízgyűjtő felőli vízutánpótlása megszűnt, vízjárásuk egyenetlenné, vízháztartásuk asztatikussá vált, többségük nyár végére, de legkésőbb ősz elejére kiszárad (Dévai és mtsai. 1998).

A Magyar Honvédség Tóth Ágoston Térképészeti Intézete által készített 1970-es kiadású 1: 25 000 méretarányú térképsorozat 511-41 térképlapja szerint az Ártándi Kavicsbánya Kft. területén fekvő mai bányató déli részén folyt a Csíkos-ér, klasszikusan meanderezve. A Csíkos-ér Románia területéről lépett magyar területre és futása végigkísérhető Ártánd község keleti részéig, majd a műúton és a vasúton túl ÉNy-i irányban haladva egészen a Zomlini-csatornába történő betorkolásáig. Az 1970-es vízrendezési munkálatok során azonban jelentősen változott a táj arculata. A Kutas-főcsatorna megépítésével csaknem teljesen kiváltották a Csíkos-ér belvízelvezető funkcióját. Az eredeti érnek már csak egy darabja maradt meg a Kutas-főcsatorna részeként (350 m), a többi – egészen Ártánd keleti határáig – három ázott, egyenes lefutású mederszakaszból áll (Dévai és mtsai. 1998).

A K-Ny-i futású 1-es szakasz a főcsatorna ásott medre az országhatártól a bányató déli partja mentén egészen a meder közel derékszögű északi irányú töréséig tart. Az É-D-i irányú 2-es szakaszon is ásott mederben fut a víz, egészen a hídig. Az eredeti meder maradványa a bányató és a híd között lévő enyhén S alakúan görbült, K-Ny-i irányú darabból (3) áll. A 4-es jelű, DK-ÉNy-i irányú szakasz szintén ásott medernek számít és teljesen egyenes lefutású. A főcsatorna felső szakaszának vize a bányatóból származó alapvetően talajvíz eredetű víz, melynek oldott oxigéntartalma a mérések szerint általában magas (Dévai és mtsai. 1998). A jelölt egyedek párzási és territoriális viselkedésének megfigyelése a 3-as és 4-es szakaszon történt.

A Csíkos-ér eredeti, a Kutas-főcsatornába beépített szakaszán fajgazdag vizes élőhelykomplex található, a növényzet kifejezett zonációjával és mozaikosságával. Azonosítható élőhelytípusok a vízfelszínen kiterülő hínaras, vízparti (csetkákás, hídörös) mocsár, nem zombékoló magassásrét, valamint az üde sík- és dombvidéki rétek és rétlápok kategóriájába tartozó mocsárrét. A néhány m²-es nyílt foltokban a hínárfajok, különösen a békatutaj van jelen. A mederoldalban fajgazdag, dús mocsárinövényzet, magassásos és mocsárrét alakult ki, *Cirsio cani-Festucetum* társulással.

A mesterséges, ásott szakaszon a növényzet gyébrebb, de nem fajszegényebb: ágas békabuzogány (*Sparganium erectum*), vízi harmatkása (*Glyceria maxima*) a mederoldal növényzete szárazföldi gyep jellegű. A vízrendezési munkálatok során a hasonló jellegű kisvízfolyások szinte teljesen megszűntek Magyarország területén.



4. ábra. A Kutas-főcsatorna és környéke.

A terület állapotának természetvédelmi és ökológiai szempontú értékelését a szitakötő-fauna alapján Dévai és munkatársai végezték el 1998-ban. Az itt előforduló fajok közül kettő a hazánkban védett fajok közé tartozik (*Anaciaeschna isosceles* és *Libellula fulva*), egy (*Somatochlora flavomaculata*) szerepel az IUCN által 1996-ban kiadott, a veszélyeztetett fajokat tartalmazó jegyzékben.

A Kis-Körös jellemzése

A Kis-Körös a Bihari-síkon helyezkedik el, amely a Sebes-Körös hordalékkúpja. A vízfolyás vízgyűjtőjére jellemző tengerszint feletti magasság: 90-100 m. A terület Ny-i részén a vízszabályozások előtt sok volt a bizonytalan lefolyású terület, a peremen ugyanis a nagy ős-szamosi folyóhát általi elgátolás megakadályozta a Sebes-Körösből táplálkozó egykori fattyúágak vízének szabad lefutását. Az országhatár felé eső része az alacsony, ármentes síkság, a Ny-i részek az ártéri szintű síkságok orográfiai domborzattípusába sorolhatók. A jellemző felszíni formák a fattyúágak, morotvaroncsok és a hozzájuk kapcsolódó parti dűnesorok.

A felszín és a felszín közelében csak holocén és felső pleisztocén üledékek fordulnak elő; együttes vastagságuk helyenként a 30-50 m-t is eléri. Az üledékanyag a felszínhez közeledve finomodik. Potenciálisan aszeizmikus terület. A terület éghajlata mérsékelt meleg-száraz, de a K-i részek inkább mérsékelt meleg-mérsékelt szárazak. Az évi napfénytartam kb. 2000 óra, a nyári évnegyed napsütéses óráinak száma 810 óra körül, a téli 185 óra körül van. A hőmérséklet évi és vegetációs időszaki átlaga 10,2 és 17,0-17,2 °C.

A Kis-Körös és mellékvizeinek vízgyűjtőjét ÉNY-on a Berettyó határolja. A Berettyón a kora nyári árvizek a jelentősebbek, míg a helyi csatornahálózat medrei leggyakrabban hóolvadáskor duzzadnak meg. Az év második fele kisvízű. Sűrű csatornahálózat vezeti le az időszakos vízállásokat.

A nagyszámú artézi kút átlagos mélysége meghaladja a 200 m-t, de a vízhozamok mérsékelték, 100 l/p alatt maradnak.

A főcsatorna természetközeli állapotúnak tekinthető, gazdag mocsárinövényzettel rendelkezik (*Mentha aquatica*, *Typha angustifolia*, *Phragmites australis*). Az itt előforduló szitakötőfajok közül kettő a hazánkban védett fajok közé tartozik (*Anaciaeschna isosceles* és *Libellula fulva*), egy (*Somatochlora flavomaculata*) szerepel az IUCN által 1996-ban kiadott, a veszélyeztetett fajokat tartalmazó jegyzékben. A vízfolyást a vízügyi ágazat főcsatornaként üzemelteti, medrét rendszeresen karbantartják, ami főként az üledék kotrásából és a növényzet gyérítéséből áll.



5. ábra. A Kis-Körös Bojt határában

3.3. Vizsgálati módszerek

Kutatásomat öt repülési időszakban (2002, 2003, 2005, 2006 és 2007) végeztem. Minden évben a vízfolyásoknak ugyanazon az előre kijelölt szakaszán (2002, 2003: 650 méter; 2005, 2006, 2007: 385 méter) tanulmányoztam a szitakötők viselkedését jelölés-visszalátás módszerrel. Ennek a módszernek az a lényege, hogy jelölés után többször nem fogom be az állatokat, csupán megfigyelem őket. A jelölt szitakötők már kiszíneződött állatok voltak, így a nemek meghatározása a potroh színezete alapján már befogás előtt megtörtént. A jelölés során két- és háromjegyű számokat írtam a szitakötők jobb első és hátsó szárnyaira piros és kék alkoholos filctollal (Edding 750). A jelölések a vizsgálat teljes ideje alatt jól láthatók voltak. Az öt év során összesen 1484 hím és 224 nőstény szitakötőt jelöltem meg (1. táblázat).

Amikor egy szitakötőt befogtam, digitális tolmérővel lemértem a potroh teljes hosszát, emellett 2007-ben az állatok teljes testhosszát is lemértem. A jelölést és a jelölt egyedek visszalátását minden nap reggel 9 és délután 15 óra között végeztük, a szitakötők ugyanis ebben a napszakban jellemezhetők a legnagyobb aktivitással. Minden visszalátáskor feljegyeztük a jelölt egyed számát, helyzetét a területen belül, reprodukciós állapotát (egyedül van vagy párzókerékben), viselkedési sajátosságait (harcol, járőröző repülést végez, őrzi a nőstényt tojásrakás közben) és a visszalátás pontos időpontját. Egy

észlelést akkor tekintettünk visszalátásnak, ha legalább 60 perc eltelt az előző észleléstől számítva. A jelölések és a visszalátások adatait diktafonra rögzítettük. A jelölt egyedek mozgását és viselkedését 8x40-es nagyítású távcső segítségével követtük nyomon. Annak érdekében, hogy a szitakötők territóriumtartási szokásait és mozgását minél pontosabban fel tudjuk jegyezni, minden vizsgálati időszak elején, a vízparton 5-5 méterenként számozott karókat szúrtunk le.

2002-ben, 2006-ban és 2007-ben napi egyedszámlálást is végeztünk, amely úgy történt, hogy minden nap 12,00 és 13,00 óra között megszámloltuk az ér teljes tanulmányozott szakaszán a hímeket (mind a jelölt, mind pedig a jelöletlen egyedeket).

A jelöléseket és a megfigyeléseket párhuzamosan végeztük, így az idő múlásával egyre több jelölt egyedet tudtunk nyomon követni. A jelöléseket és a méréseket végig ugyanaz a személy végezte, a jelölt állatok megfigyelését, és a déli egyedszámlálást két ember hajtotta végre.

A területhűség vizsgálatakor azokat a hímeket tekintetem területhűnek, amelyek legalább háromszor visszatértek ugyanarra a 15 méteres partszakaszra. Ez a távolság abból adódott, hogy terepi megfigyelések szerint a mocsári szitakötő hímjei ekkora területen tartanak territóriumot. Minden nap feljegyeztem az időjárási viszonyokat, hőmérsékletet, de az adatfeldolgozásnál a pontosság kedvéért az Országos Meteorológiai Szolgálat hivatalos adatait használtam (az OMSZ engedélyével).

A vizsgálat utolsó évében, 2007-ben végigkövettem a mocsári szitakötő állomány szinkronizált kirepülését. Ahhoz, hogy később meg tudjam becsülni, hány egyed repült ki az ér általam vizsgált szakaszán, a hat napig tartó kirepülés minden napján hat darab 5 méteres partszakaszon összegyűjtöttem az exuviumokat. Ezeket a szakaszokat úgy választottam ki, hogy hűen képviseljék az egész tanulmányozott területet. Ennek érdekében minden 5 méteres szakaszon feljegyeztem a növényzeti borítást, így voltak náddal teljesen benőtt részek, növényzettel félig borítottak, és nyíltvízes részek. A kiválasztott részekről a kirepülés minden napján két személy összeszedte az összes exuviumot, majd megszámláltuk ezeket. A kapott értékeket átlagoltam és felsoroztam a többi 5 méteres szakasszal, így végül megkaptam a teljes vizsgálati területen összesen kirepült mocsári szitakötő egyedek számát. A típusonkénti kvadrátokban található exuviumok átlagait csupán az első négy nap esetén vettem figyelembe, mivel az ötödik és a hatodik napon (ezek négy, illetve öt nappal később követték a szinkronizált kirepülést) elenyésző számú exuviumot találtam.

A statisztikai elemzéshez a napi párzások és verekedések számát úgy adtam meg, hogy összeszámloltam minden év minden vizsgálati napjára az összes feljegyzett párzást és

A *Libellula fulva* populációdinamikája

verekedést, majd ezt a számot elosztva a becsült napi egyedszámokkal, minden napra megkaptam az egy egyedre eső napi párzások és verekedések számát. A területhűség számszerűsítése egyrészt a területhű hímek számának megadásával, másrészt a területhű hímek százalékos arányának kiszámolásával történt. A hímek potrohméretének összehasonlításakor három potrohméret-csoportot hoztam létre. Mivel a hímek több, mint 99,19%-a 25 mm és 30 mm közötti potrohhosszal rendelkezett, ezt az intervallumot osztottam fel három egyenlő részre. A hármas felbontás révén megfelelő csoportgyakoriságokat kaptam, vagyis egyetlen csoport sem rendelkezett 5-nél kisebb gyakorisággal.



6. ábra. Az exuviumba kapaszkodó, frissen kirepült mocsári szitakötő

1. táblázat. Az évenkénti megjelölt egyedek száma.

<i>Év</i>	<i>Terület</i>	<i>Jelölt hímek</i>	<i>Jelölt nőstények</i>
2002	Ártánd	168	0
2003	Ártánd	185	39
2005	Bojt	315	61
2006	Bojt	377	25
2007	Bojt	439	99

3.4. Adatfeldolgozási és értékelési eljárások

Modell szelekció és populációméret-becslés

A populációméret-becslés elemzéseit az R statisztikai nyelv és környezetbe (R Development Core Team 2010) beépített RMark csomag (Laake és Rexstad 2008) segítségével végeztem, amely a MARK program (White és Burnham 1999) számításmeneteit használja fel.

Az illeszkedés-vizsgálatot (GOF-teszt: Test2 és Test3) a `release.gof` parancs segítségével végeztem, amely a Release program (Burnham és mtsai. 1987) számításmenetét használja. A CJS modell szerkezete $\Phi_p t$ volt, ahol a túlélés (Φ) és a visszafogási valószínűség (p) külön paramétereként szerepelt. Ez utóbbi két paraméter értékei az idő (t) függvényében változtak. Mivel a Test2 olyan eltéréseket mutatott, amelyek az általános GOF tesztben szignifikáns eltéréshez vezettek (Test2 és Test3) (2. táblázat), túlszóródásra kellett kontrollálnom. Ezért a modellválasztáskor a Laake és Rexstad (2008) valamint Choquet és mtsai. (2009) által javasolt módon használtam és becsültem meg a variancia inflációs faktort (\hat{c}) (Hines 1996). A variancia inflációs faktor (\hat{c}) a medián \hat{c} eljárással is becsülhető, mivel azonban ez utóbbi jelenleg az RMark által nem támogatott eljárás, a \hat{c} -et úgy számoltam ki, hogy a Pearson-féle χ^2 -et elosztottam a szabadsági fokokkal. Habár nem létezik olyan egyértelmű szabály, amely eldöntené, hogy egy észlelt túlszóródásból adódó illeszkedéshiány miként kezelhető, egy elfogadható hozzávetőleges megközelítés a következő lenne: ha a \hat{c} minden modellre nagyobb, mint 1, és nincs olyan modell amely esetében ez a \hat{c} érték egynél jelentősen nagyobb (>2), a modellszelekciós eljárásba bevezethető a variancia inflációs faktor (\hat{c}) (Choquet és mtsai. 2009). Ez az eljárás nem tökéletes, ennek ellenére általában jól működik, egészen addig, amíg az általános arány nem nagyobb, mint 3 (Burnham és Anderson 2002). Azok a kis strukturális eltérések, amelyek 1 és 3 közötti \hat{c} -t eredményeznek zajként kezelhetők, és beépíthetők a túlszóródásba (Choquet és mtsai. 2009). Esetemben a \hat{c} értéke 1 és 2 között változott, és figyelembe véve a kiszámolt \hat{c} -t, minden esetben kezelhető a túlszóródás. A túlszóródás kontrollálásához az RMark `adjust.chat` függvényét használtam, amely \hat{c} értékét vagy a megfelelő egyedi modellekbe illeszti, vagy az összes modellhez illeszti egy `marklist`-ből.

Az illeszkedés-vizsgálat során a vizsgálati alkalmakra lebontott Test2 szignifikanciái és a kimaradt vizsgálati napok száma esetében a függetlenséget χ^2 -teszttel elemeztem.

Az adatokhoz a modelleket szintén az RMark segítségével illesztettem (White és Burnham 1999, Cooch és White 2006). A legmegfelelőbb modell nem az Akaike

információs kritérium (AIC), hanem a módosított Akaike információs kritérium (QAICc) alapján lett kiválasztva (Akaike 1973, Lebreton és mtsai. 1992, Anderson és mtsai. 1994, Burnham és Anderson 2002). A QAICc egy objektív megközelítési módja a legkevesebb paramétert használó modell kiválasztásának a fogási és/vagy túlélési valószínűségek heterogenitása esetén (Burnham és mtsai. 1995).

A becsült napi egyedszámoknak a területek közötti összehasonlítására négyzetgyök transzformáció alkalmazása után: 1). a területenkénti éves összevont adatokra Welch-tesztet, illetve 2). az évek hatására kontrollálva kevert lineáris modellt – ahol a kimeneti változó a napi becsült populáció-méret, a rögzített hatás a két terület és a véletlen hatás az évek voltak – használtam.

A déli egyedszámlálásoknak a napi becsült populációméretekkel való összehasonlítására Welch-tesztet és kevert lineáris modellt használtam. A Welch-teszt esetében az egyik mintát a megfelelő évben kapott napi becslések alkották, a másik mintát a déli egyedszámlálások. Összesen három év (2002, 2006, 2007) adatait tudtam felhasználni az ötből. A kevert lineáris modell esetében a kimeneti változót a sorba rendezett napi becsült egyedszámok és déli egyedszámlálások értékek képezték, a rögzített magyarázó változó a két módszer volt (1. szint: CJS módszer, 2. szint: déli egyedszámlálás), míg a véletlen hatásokat a területek és a vizsgálati évek szolgáltatták.

A populációméret hatása a hímek viselkedésére

A hímek viselkedésének vizsgálatához a következő viselkedési elemeket jegyeztem fel: napi verekedések száma, napi párzások száma, évenkénti területhű egyedek száma és a megjelölt hímekhez viszonyított aránya.

A napi verekedések és a napi párzások számának, valamint a becsült napi egyedszámoknak az esetében négyzetgyök transzformációt alkalmaztam azért, hogy az adatok megfeleljenek a normalitási követelményeknek. Az adatok normalitását Kolmogorov–Smirnov teszt segítségével vizsgáltam ($p < 0,05$), míg a varianciák homogenitásának vizsgálatára a Levene-tesztet alkalmaztam ($p < 0,05$). A négyzetgyök transzformálás után a verekedések és párzások száma már normál eloszlást mutatott, ezért olyan lineáris modelleket használtam, amelyek hibaeloszlása ennek megfelelő. A modellekben a kategorikus rögzített változó a terület volt, az öt vizsgálati év pedig véletlen hatásként szerepelt. A kimeneti változó az egyik modellben az egy hímre eső napi verekedések száma, a másikban az egy hímre eső napi párzások száma volt. Tehát a populációméretnek a hímek reprodukciós viselkedésére kifejtett hatását lineáris kevert modellel vizsgáltam. Mivel az adatok varianciájának homogenitása nem teljesült, a két modellben a varIdent funkciót használtam (Pinheiro és Bates 2000). Az elemzéseket az R statisztikai nyelv és környezetben végeztem (R Development Core Team 2010).

A *Libellula fulva* populációdinamikája

A területhűség vizsgálata esetében függetlenségvizsgálatot (χ^2 -teszt) használtam, hogy megállapítsam, függetlenek-e a becsült éves populációméret a területhű hímek számától, illetve arányától. Spearman rang-korrelációt használtam a területhű hímek egyedszámának és arányának az éves populációmérettel való összefüggésének vizsgálatára. Ahhoz, hogy a kapcsolatot linearizáljam, logaritmus transzformációt végeztem, majd az így kapott értékek esetében lineáris regresszióval állapítottam meg, hogy milyen mértékben prediktálható a területhűség a populációméret alapján.

A hőmérséklet és a csapadék hatása a hímek viselkedésére

Az adatok normalitásának tesztelésére Kolmogorov-Smirnov tesztet, a varianciák homogenitásának vizsgálatára Bartlett-tesztet használtam. A hőmérséklet és a csapadékmennyiség adatainak a területek közötti összehasonlítására Wilcoxon-tesztet, míg ezeknek az évek közötti összehasonlítására Kruskal-Wallis tesztet használtam. A Kruskal-Wallis teszt esetében a szignifikáns eltérések után Wilcoxon-féle páronkénti összehasonlítást végeztem az eltérés forrásának megállapítására. A becsült napi populációméretnek a hőmérséklettől és csapadékmennyiségtől való függését többszörös általánosított legkisebb négyzetek (GLS) alapú regresszióval vizsgáltam. A napi pázásoknak és verekedéseknek a hőmérséklettől és napi becsült populációmérettől való függését szintén többszörös általánosított legkisebb négyzetek (GLS) alapú regresszióval vizsgáltam. A hőmérsékletnek (kovariáns), a területnek (rögzített hatás), valamint az éveknek (véletlen hatás) az egy hímre eső napi pázásokra és verekedésekre gyakorolt hatásának vizsgálatára egy kovariánsú lineáris kevert modellt használtam. Pearson-korrelációval vizsgáltam a hőmérsékleti értékek és az egy hímre eső pázások és verekedések közötti összefüggést. A területhűségre gyakorolt hatásokat Spearman rang-korrelációval elemeztem.

A testméret és a hímek viselkedése közötti összefüggés

Az adatok normalitásának tesztelésére Kolmogorov-Smirnov és Shapiro-Wilk tesztet használtam. A varianciák homogenitását F-teszt (két minta) és Bartlett-teszt (>2 minta) segítségével teszteltem. A normalitást feltételező statisztikai tesztek esetében a nem normál eloszlású adatsorokat transzformáltam, illetve az esetleges heterogén varianciákra kontrolláltam.

A testhossz és a potrohossz kapcsolatának elemzésére lineáris regressziót használtam. Kevert lineáris modelleket (LMM) alkalmaztam a potroh méret és a területek, illetve a potroh méret és az évek közötti összefüggések kimutatására.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

A potrohméretcsoport-gyakoriságoknak a területektől és az évektől való függetlenségét χ^2 -teszt segítségével vizsgáltam. A potrohméretcsoportok előfordulásainak az arányai és az egy hímre eső napi pázások, illetve verekedések száma, valamint a területhűség közötti összefüggéseket Pearson korrelációval vizsgáltam. A területhűség esetében logaritmus transzformációt is alkalmaztam, mivel az összefüggés nem volt lineáris.

4. Eredmények

4.1. Terepi megfigyelések eredményei

Az öt vizsgálati évben összesen 99 napot töltöttem terepmunkával, ezalatt 1484 mocsári szitakötő hímet jelöltem meg. A jelölt egyedek visszalátási aránya (azok a jelöltek, amelyeket legalább egyszer visszaláttunk a jelölést követően) 2003-ban volt legmagasabb, míg 2005-ban a legalacsonyabb (2. táblázat).

2. táblázat. A terepi napok száma, a jelölt hímek és ezek visszalátási arányai az öt vizsgálati évben.

Év	Terület	Terepi napok száma	Jelölt hímek	Visszalátási arány (%)
2002	Ártánd	17	168	70
2003	Ártánd	16	185	75
2005	Bojt	22	314	34
2006	Bojt	23	378	47
2007	Bojt	21	439	54

A leghosszabb időszak, ami egy egyed megjelölése és utolsó észlelése között eltelt, mindkét vizsgálati területen 17 nap volt. Az ártándi populációk esetében mindkét évben 13 különböző napon láttunk legtöbbször vissza egy jelölt egyedet, ez a szám Bojton 11 volt. Ártándon két év alatt összesen 220 párázást és 242 intraspecifikus összecsapást figyeltünk meg, míg Bojton három vizsgálati időszakban 436 párázást és 660 verekedést jegyeztünk fel. Az öt év alatt viszonylag ritkán figyeltünk meg szatellit viselkedést a hímek részéről. Ártándon mindössze 39 alkalommal, Bojton 108 alkalommal észleltünk szatellit hímeket.

4.2. A populációméret becslése és a populációk méretének összehasonlítása

4.2.1. A fogási és túlélési valószínűségek elemzése illeszkedés vizsgálattal (GOF)

Az öt vizsgálati évben az egyedek fogási valószínűsége eltérő (Test2) volt, a túlélési valószínűségek azonban nem tértek el szignifikánsan (Test3) (3. táblázat). A Test3 egyetlen évben sem mutatott szignifikáns eltérést az illeszkedésben, a Test2 azonban mind az öt vizsgálati évben szignifikáns eltéréseket mutatott. Az általános teszt (Test2+Test3) 2002-ben és 2005-ben nem mutatott szignifikáns eltérést az illeszkedésben, ugyanakkor a Test2 szerinti illeszkedéshiány miatt, a fennmaradó években ez is szignifikáns eltéréseket mutatott.

3. táblázat. A GOF-teszt eredményei. A teszt statisztika, szabadsági fok és az elsőfajú hiba valószínűsége mellett a túlszóródás mértéke is látható.

		χ^2	df	p	\hat{c}
2002	Test2	37,45	23	0,02	1,63
	Test3	27,50	25	0,33	1,10
	Total	64,95	48	0,05	1,35
2003	Test2	70,92	31	0,00	2,29
	Test3	15,17	26	0,95	0,58
	Total	86,09	57	0,01	1,51
2005	Test2	44,63	30	0,04	1,49
	Test3	25,27	31	0,76	0,82
	Total	69,9	61	0,20	1,15
2006	Test2	74,67	33	0,00	2,26
	Test3	24,22	30	0,76	0,81
	Total	98,90	63	0,00	1,57
2007	Test2	58,15	32	0,00	1,82
	Test3	19,64	26	0,81	0,76
	Total	77,79	58	0,04	1,34

Miből adódhattak a tapasztalt eltérések? A Test3.SR az első vizsgálati évben (2002) a második és negyedik alkalom esetén mutatott szignifikáns eltéréseket (3.SR2: $p = 0,02$; 3.SR4: $p < 0,01$), míg a Test3.Sm csupán a 13. alkalom esetében (3.Sm13: $p = 0,02$). A második vizsgálati évben (2003) úgy a Test3.SR, mint a Test3.Sm elsőfajú hibájának valószínűségei magasabbak voltak 0,05-nél. A harmadik évben (2005) a Test3.SR két

alkalommal mutatott szignifikáns eltéréseket (3.SR6: $p = 0,02$; 3.SR15: $p = 0,03$), míg a Test3.Sm csupán egy alkalommal (3.Sm5: $p = 0,04$). A negyedik év (2006) esetében egy alkalommal találtam szignifikáns eltérést (3.SR9: $p = 0,03$), míg a Test3.Sm minden esetben 0,05-nél magasabb elsőfajú hiba valószínűséget mutatott. Az utolsó évben (2007) hasonló volt az eredmény, egy alkalommal találtam szignifikáns eltérést (3.SR12: $p = 0,01$), míg a Test3.Sm minden esetben 0,05-nél magasabb elsőfajú hiba valószínűséget mutatott. Ami a Test2.C-t illeti, első évben (2002) két alkalommal (2.C4: $p = 0,02$; 2.C14: $p = 0,02$), második évben pedig szintén két alkalommal (2.C4: $p < 0,01$; 2.C12: $p < 0,01$) találtam szignifikáns eltérést. A második populációban (Bojt) ezek az eltérések több alkalommal mutatkoztak. A harmadik vizsgálati évben (2005) csupán egy alkalommal (2.C10: $p = 0,04$); a negyedik évben azonban (2006) hat alkalommal (2.C5: $p < 0,01$; 2.C12: $p < 0,01$; 2.C15: $p < 0,01$; 2.C17: $p = 0,02$; 2.C18: $p = 0,02$; 2.C19: $p = 0,01$), az ötödikben pedig három alkalommal (2.C6: $p = 0,03$; 2.C8: $p < 0,01$; 2.C10: $p = 0,01$) találtam szignifikáns eltérést.

Az eltéréseket adó alkalmak függetlenek voltak az időjárási viszonyokban beállt változások által okozott néhány napos kieséstől (4. táblázat, 5. táblázat).

4.2.2. Modellszelekciós eljárások

A túlszóródás mértékét az átfogó GOF teszt (Test2+Test3) teszt-statisztikájának és szabadsági fokának aránya adja meg (3. táblázat). Megfigyelhető, hogy ezek az értékek a 0-3 intervallumban mozogtak (átlag = 1,36; sd = 0,51; min. = 0,58; max. = 2,29). Ilyen mértékű túlszóródás esetén a modellszelekciós eljárásban figyelembe vettem a túlszóródás együttthatóját (\hat{c}).

Az évenkénti négy modell a következő volt: 1) időfüggő túlélési valószínűség, időfüggő visszafogási valószínűség ($\phi(\sim t)p(\sim t)$); 2) konstans (idő-független) túlélési valószínűség, időfüggő visszafogási valószínűség ($\phi(\sim 1)p(\sim t)$); 3) időfüggő túlélési valószínűség, konstans visszafogási valószínűség ($\phi(\sim t)p(\sim 1)$); 4) konstans túlélési valószínűség, konstans visszafogási valószínűség ($\phi(\sim 1)p(\sim 1)$).

4. táblázat. Az illeszkedésvizsgálat tesztjeiben (Test3.SR, Test3.Sm, Test2.C) tapasztalt szignifikáns eltérések (+) az évekre lebontott vizsgálati napok (legfelső és legalsó sorok) közötti kimaradt időszakok függvényében. Az évszámokkal egy sorban feltüntetett értékek az előző vizsgálati naptól való napokban kifejezett távolságot adják meg.

Alkalmak	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	
2002		1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	3	1	1	2	8							
Test3.SR	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-							
Test3.Sm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-							
Test2.C	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-							
2003		1	1	1	3	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1								
Test3.SR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-								
Test3.Sm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-								
Test2.C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-								
2005		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	8	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Test3.SR	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Test3.Sm	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Test2.C	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2006		2	1	1	1	1	1	1	1	1	6	8	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	8
Test3.SR	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Test3.Sm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Test2.C	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-
2007		1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	4	1	2	1	2	9			
Test3.SR	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Test3.Sm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Test2.C	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Alkalmak	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.	14.	15.	16.	17.	18.	19.	20.	21.	22.	23.	

Ha a túlszóródás mértékét figyelembe vettem, a QAICc alapján a legjobban illeszkedő modellnek a második modell bizonyult, amely konstans túlélési valószínűséget és időfüggő visszafogási valószínűséget feltételezett (6. táblázat).

5. táblázat. A függetlenségvizsgálat eredményei a kihagyott vizsgálati napokra és az illeszkedésvizsgálatban talált szignifikáns eltérésekre (χ^2 -teszt). NA: nem voltak szignifikáns eltérések az illeszkedésben.

	χ^2	df	p
2002			
Test3.SR eltérés vs. kihagyott napok	0,94	4	0,91
Test3.Sm eltérés vs. kihagyott napok	7,96	4	0,09
Test2.C eltérés vs. kihagyott napok	0,94	4	0,91
2003			
Test3.SR eltérés vs. kihagyott napok	NA	NA	NA
Test3.Sm eltérés vs. kihagyott napok	NA	NA	NA
Test2.C eltérés vs. kihagyott napok	NA	NA	NA
2005			
Test3.SR eltérés vs. kihagyott napok	0,22	2	0,89
Test3.Sm eltérés vs. kihagyott napok	0,10	2	0,94
Test2.C eltérés vs. kihagyott napok	0,10	2	0,94
2006			
Test3.SR eltérés vs. kihagyott napok	0,36	4	0,98
Test3.Sm eltérés vs. kihagyott napok	NA	NA	NA
Test2.C eltérés vs. kihagyott napok	2,10	4	0,71
2007			
Test3.SR eltérés vs. kihagyott napok	0,64	4	0,95
Test3.Sm eltérés vs. kihagyott napok	NA	NA	NA
Test2.C eltérés vs. kihagyott napok	2,15	4	0,70

4.2.3. A két populáció méreteinek becslése CJS-módszerrel

A becsült bruttó populációméret (N*-hat) az ártándi állományok esetében alacsonyabbak voltak, mint a bojti állományok esetében (7. táblázat). Ártádon a populáció mérete mindkét évben száz-as nagyságrendűnek bizonyult, míg Bojton ezer körül mozgott. Az éves naponkénti egyedszámbecslések egy kezdetben nagyobb egyedszámú populációt mutatnak, amely a vizsgálat vége felé fokozatosan csökken (7. ábra).

A *Libellula fulva* populációdinamikája

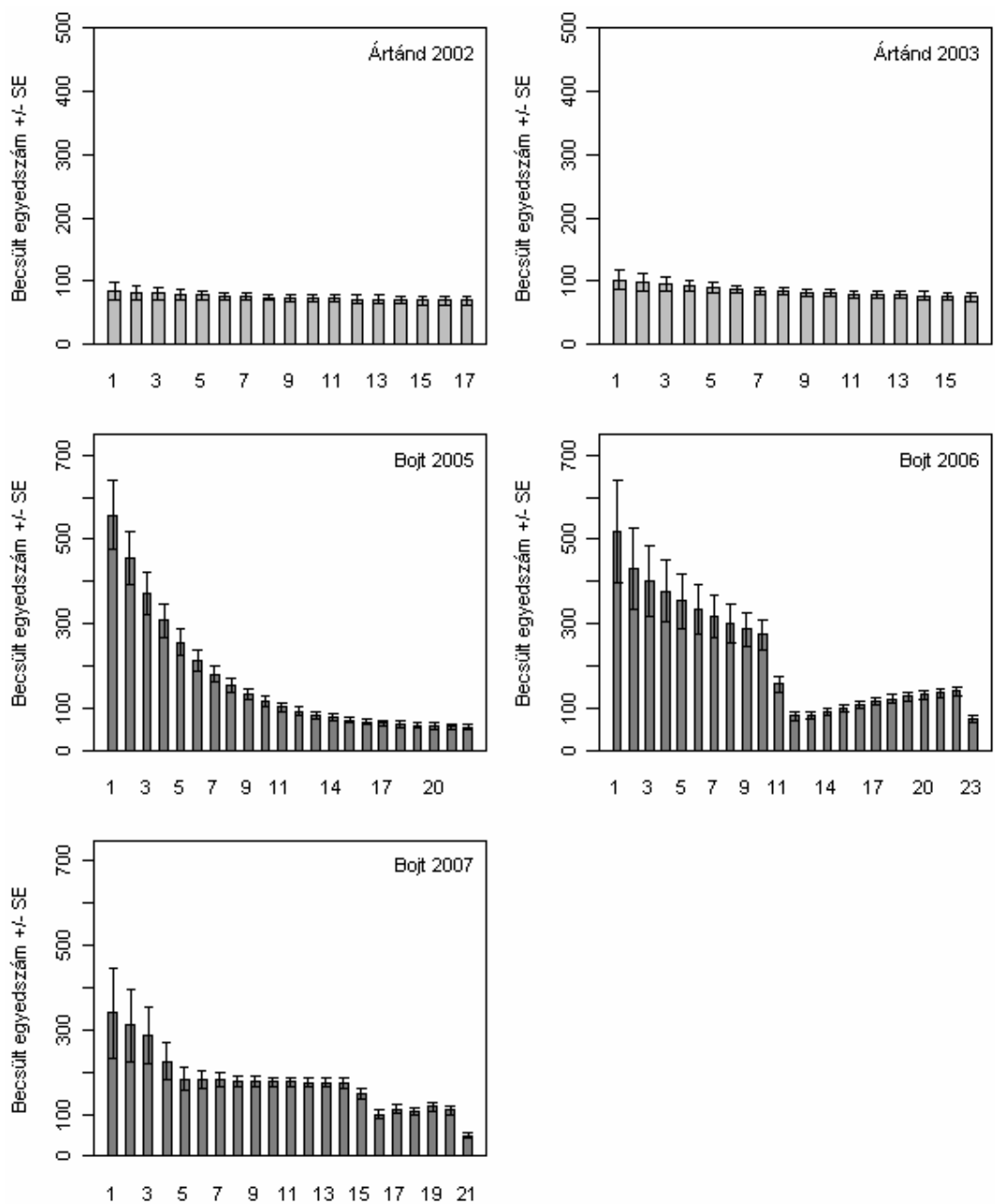
6. táblázat. A populációméret becsléshez használható modellek közötti szelekciós eljárás eredményei a QAICc alapján. K a becsült paraméterek számát jelöli. A túlszóródás mértékét a \hat{c} jelöli. Dólt karakterekkel van megjelölve a legjobban illeszkedő modell.

	modell	K	QAICc	QAICc súly	\hat{c}
2002	2 <i>Phi(~1)p(~time)</i>	17	1112,25	1,00	1,35
	1 Phi(~time)p(~time)	32	1131,68	0,00	1,35
	3 Phi(~time)p(~1)	17	1148,46	0,00	1,35
	4 Phi(~1)p(~1)	2	1182,90	0,00	1,35
2003	2 <i>Phi(~1)p(~time)</i>	16	1137,69	0,89	1,51
	4 Phi(~1)p(~1)	2	1141,92	0,11	1,51
	3 Phi(~time)p(~1)	16	1149,49	0,00	1,51
	1 Phi(~time)p(~time)	30	1151,83	0,00	1,51
2005	2 <i>Phi(~1)p(~time)</i>	22	1320,03	1,00	1,14
	1 Phi(~time)p(~time)	42	1339,07	0,00	1,14
	4 Phi(~1)p(~1)	2	1370,57	0,00	1,14
	3 Phi(~time)p(~1)	22	1375,77	0,00	1,14
2006	2 <i>Phi(~1)p(~time)</i>	23	1242,13	1,00	1,57
	1 Phi(~time)p(~time)	44	1258,62	0,00	1,57
	3 Phi(~time)p(~1)	23	1283,41	0,00	1,57
	4 Phi(~1)p(~1)	2	1305,34	0,00	1,57
2007	2 <i>Phi(~1)p(~time)</i>	21	1831,98	1,00	1,34
	1 Phi(~time)p(~time)	40	1848,92	0,00	1,34
	3 Phi(~time)p(~1)	21	1870,58	0,00	1,34
	4 Phi(~1)p(~1)	2	1885,48	0,00	1,34

7. táblázat. Az éves bruttó populációméretnek becsült értékei (N*-hat) a konstans túlélési valószínűségeket és időfüggő visszafogási valószínűségeket alkalmazó CJS-modell alapján. A populációméreten túl láthatóak a standard hibák, valamint az alsó és felső 95%-os konfidenciaintervallum-határok.

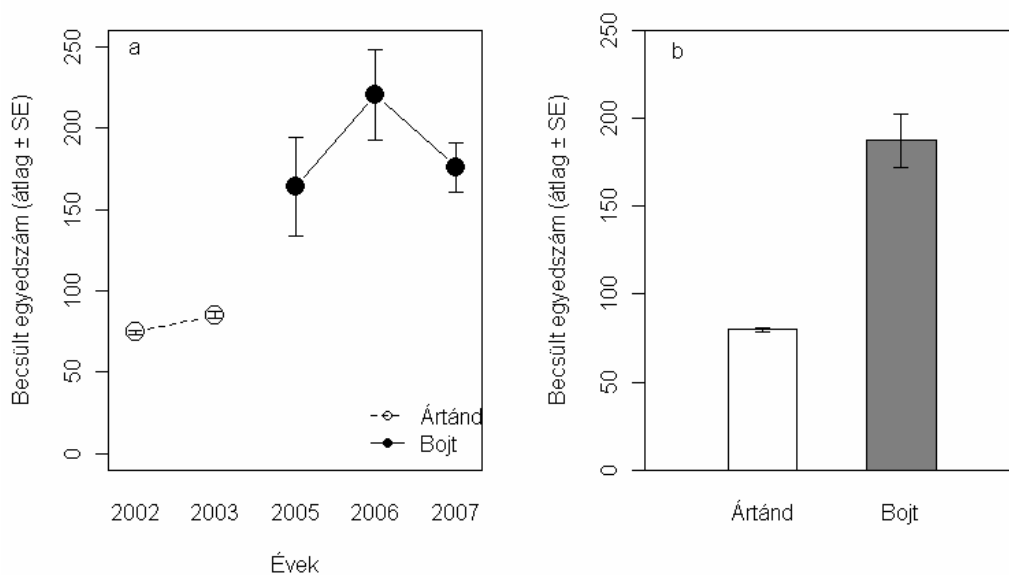
Évek	N*-hat	SE	alsó 95% CI	felső 95% CI
2002	219,97	8,98	202,37	237,57
2003	233,40	9,35	215,08	251,72
2005	801,91	69,60	665,49	938,32
2006	979,96	101,10	781,81	1178,11
2007	1058,24	77,96	905,44	1211,03

A *Libellula fulva* populációdinamikája



7. ábra. A CJS-módszerrel becsült napi egyedszámok (N-hat) az ártándi és a bojti populációk esetében

A *Libellula fulva* populációdinamikája



8. ábra. A becsült napi egyedszámok (N-hat) összehasonlítása a két populáció között. a) évenként; b) területenként.

Az ártándi populáció esetében a napi egyedszámok száz körül mozogtak, míg a bojti populáció esetében legkevesebb ennek kétszeresét mutatták, csupán a vizsgálat vége felé értek el száz körüli egyedszámot.

8. táblázat. A vizsgálati területek mérete, az éves bruttó egyedszám és a területenkénti egyedsűrűség

Év	Terület	Terület mérete (m ²)	Bruttó éves egyedszám	Egyedsűrűség (egyed/m ²)
2002	Ártánd	1300	219,97	0,17
2003	Ártánd	1300	233,4	0,18
2005	Bojt	1540	801,91	0,52
2006	Bojt	1540	979,69	0,64
2007	Bojt	1540	1058,24	0,69

A *Libellula fulva* populációdinamikája

9. táblázat. A déli egyedszámlálások alkalmával megfigyelt egyedszámok, ezeknek átlagai és standard hibái három vizsgálati évben.

	2002	2006	2007
1.nap	73	78	
2.nap	44	16	16
3.nap	32	302	62
4.nap	37	325	116
5.nap	6	498	247
6.nap	29	212	211
7.nap	9	312	214
8.nap	14	76	335
9.nap	49	40	362
10.nap	40	1	203
11.nap	24	120	399
12.nap	24	213	407
13.nap	24	133	126
14.nap	5	148	305
15.nap	0	124	220
16.nap	0	136	221
17.nap	0	7	122
18.nap		157	172
19.nap		129	144
20.nap		124	122
21.nap		97	76
22.nap		87	
23.nap		43	
Átlag	24,11	146,86	204,00
SE	4,95	24,89	25,02

Összehasonlítva a becsült napi egyedszámokat (N-hat), szignifikáns eltérést találtam a két populáció között (8.a. ábra), abban az esetben is, ha az évek véletlen hatására kontrolláltam (négyzetgyök transzformált becslés értékek, kevert lineáris modell-LMM: $t = 7,06$; $df = 3$; $p = 0,005$). Amikor az egyedszámokat a két terület között hasonlítottam össze (8.b. ábra) szintén szignifikáns eltérést kaptam (négyzetgyök transzformált-becslés értékek, Welch t-teszt: $t = -7,91$; $df = 68,12$; $p < 0,001$). Az eredmények alapján, amint az a 8. ábrán is látszik, az ártándi populációk szignifikánsan kisebbek voltak, mint a bojti állományok.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Az első két vizsgálati évben a Kutas-főcsatorna 650 méteres előre kijelölt szakaszán dolgoztam, az utolsó három évben a Kis-Körös 385 méteres szakaszán végeztem a megfigyeléseket. A Kutas-főcsatorna átlagos szélessége 2 méter volt, a Kis-Körös vízének átlagos szélessége 4 méter volt. A megfelelő számítások elvégzése után kiderül, hogy 1300 m²-en dolgoztunk a Kutas mentén, és 1540 m²-en a Kis-Körös mentén. Ártádon az egy négyzetméterre eső egyedek száma 0,17 illetve 0,18 volt, Bojton minden évben 0,5 fölötti volt (8. táblázat).

4.2.4. A két populáció méretének vizsgálata déli egyedszámlálással

A déli egyedszámlálások alkalmával megfigyelt egyedszámok az ártándi populáció vizsgálatának első évében kisebbek voltak, mint a bojti populáció vizsgálatának utolsó két évében (9. táblázat). A 2002-es ártándi populáció egyedszámai mintegy hatszor voltak kisebbek a 2006-os bojti populáció egyedszámainál és mintegy nyolcszor voltak kisebbek a 2007-es bojti populáció egyedszámainál.

Összehasonlítva a CJS-módszerrel kapott napi egyedszámbecslések átlagait a déli egyedszámlálások átlagaival (9. ábra) látható, hogy a déli számlálások átlagai kisebbek voltak 2002-ben és 2006-ban a becsléseknél, míg 2007-ben ennél magasabb értékeket kaptam.

A napi becsléseket (CJS-módszer) összehasonlítva a déli egyedszámlálásokkal, szignifikáns eltérést kaptam két esetben (2002 – Welch t-teszt: $t = 9,95$; $df = 17,51$; $p < 0,001$; 2007 – Welch t-teszt: $t = 12,41$; $df = 16,62$; $p < 0,001$). A bojti második vizsgálati évben nem volt szignifikáns az eltérés a populációméret becslés és a déli számlálások értékei között (2006 – kétmintás t-test: $t = 1,95$; $df = 44$; $p = 0,05$).

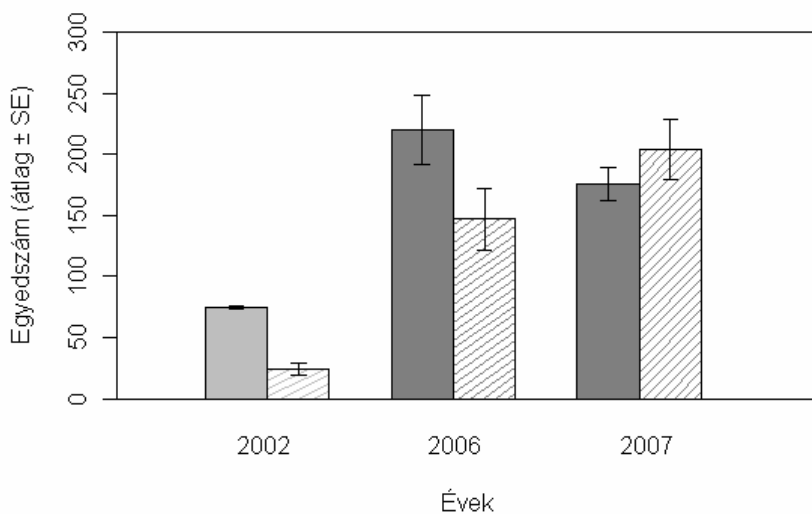
A két módszer eredményei szignifikáns eltérést mutattak abban az esetben is, ha a területekre és évekre, valamint az eltérő varianciákra is kontrolláltam (kevert lineáris modell – LMM: $t = -9,80$; $df = 116$; $p < 0,001$).

A bojti egyedszámok a két utolsó évben magasabbak voltak, mint az első ártándi évben, függetlenül attól, hogy melyik módszert használtam, abban az esetben is, ha kontrolláltam az évekkel (kevert lineáris modell – LMM: $t = 5,09$; $df = 3$; $p = 0,01$).

4.2.5. A populáció méretének vizsgálata a kirepüléskor megszámlált exuviumok segítségével

A bojti populáció vizsgálatának harmadik évében (2007) végigkövettem a négy napig tartó szinkronizált kirepülést. A tömeges kirepülés utolsó napjától számított negyedik és ötödik napon újabb szitakötők repültek ki, de a szinkronizált kirepüléshez képest elenyésző számban, ezért ezeknek a napoknak az adatait nem vettem figyelembe.

A *Libellula fulva* populációdinamikája



9. ábra. A CJS-módszerrel kapott napi egyedszámbecslések (sötét oszlopok) és a déli számlálások (vonalkázott oszlopok) átlagainak összehasonlítása (\pm SE) három évben.

A mintavételi kvadrátokban talált exuviumok száma a tömeges kirepülés alkalmával nagyobb volt, mint a fennmaradó két alkalommal (10. táblázat). Úgyis látható, hogy a kisebb borítottsággal rendelkező kvadrátokban kevesebb exuviumot találtam (10. táblázat).

10. táblázat. A begyűjtött exuviumok darabszáma a kijelölt mintavételi kvadrátokban (kvd). Az 1. típus a 100%-os, a 2. típus az 50%-os, illetve a 3. típus a 0%-os növényzeti borításnak felel meg.

	1. típus (100%)		2. típus (50%)			3. típus (0%)
Nap / No. kvd	51	62	-3	13	76	20
2007.05.05	59	65	2	4	3	2
2007.05.06	131	115	2	9	16	12
2007.05.07	102	71	3	5	13	4
2007.05.08	59	32	0	4	7	0
2007.05.13	18	17	3	8	5	3
2007.05.17	28	2	0	0	9	1

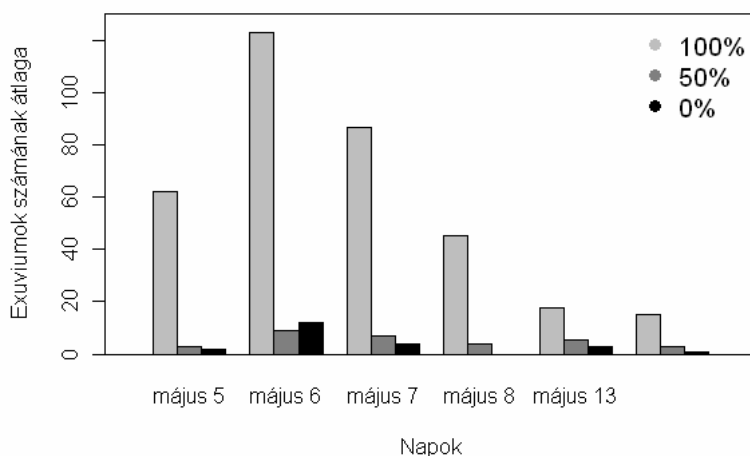
A *Libellula fulva* populációdinamikája

11. táblázat. A típusonkénti mintakvadrátokról begyűjtött exúviumok számának átlagai, és a belőlük számolt típusonkénti összegeyszám.

	1. típus (100%)	2. típus (50%)	3. típus (0%)
2007.05.05	62,00	3,00	2,00
2007.05.06	123,00	9,00	12,00
2007.05.07	86,50	7,00	4,00
2007.05.08	45,50	3,67	0,00
Összeg	317,00	22,67	18,00
Típusonkénti egyedszám	9827,00	702,67	558,00

Az első típus két kvadrátjában az első négy napon átlagosan 80 egyed repült ki (átlag = 79,25; SE = 16,84). A második típus három kvadrátjában első négy napon átlagosan mintegy hat egyed repült ki (átlag = 5,67; SE = 1,41). Az utolsó típus egyetlen kvadrátjában átlagosan mintegy 5 egyed repült ki (átlag = 4,50; SE = 2,64). Összesítve a négy nap egyedszámait (11. táblázat) a vizsgálati területen mintegy 11088 (becsült érték = 11087,67) egyed repülhetett ki a tömeges kirepüléskor.

A kirepülések a legnagyobb egyedszámot a második napon mutatták, ezt követően a talált exúviumok száma csökkenni kezdett (10. ábra). A tömeges kirepülések utáni két alkalommal összegyűjtött exúviumok száma 20 darab alá csökkent mindhárom kvadrát-típusban.

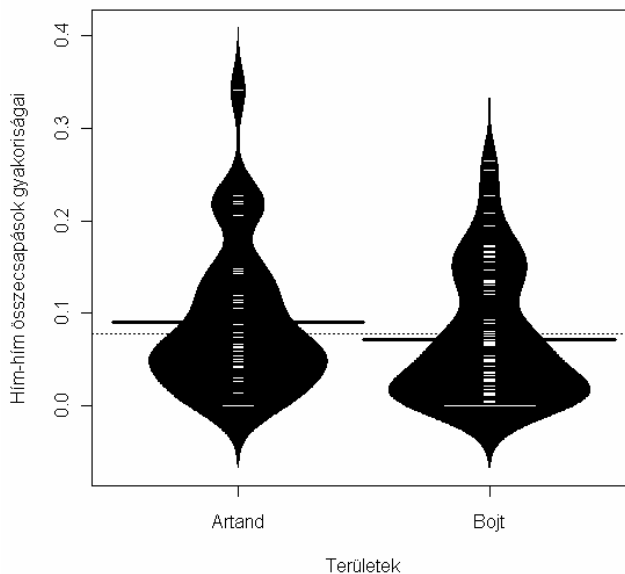


10. ábra. Az eltérő típusú kvadrátokban begyűjtött exúviumok száma.

4.3. A populációméret hatása a hímek viselkedésére

4.3.1 A hím szitakötők napi verekedési rátája

Az ártándi populációban az egy hímre eső napi verekedések két éves átlaga 0,089 volt (SE = 0,013; I. kvart. = 0,040; med = 0,063; III. kvart. = 0,119), míg a bojti populáció három éves átlaga 0,071 volt (SE = 0,008; I. kvart. = 0,013; med = 0,047; III. kvart. = 0,129) (11. ábra).

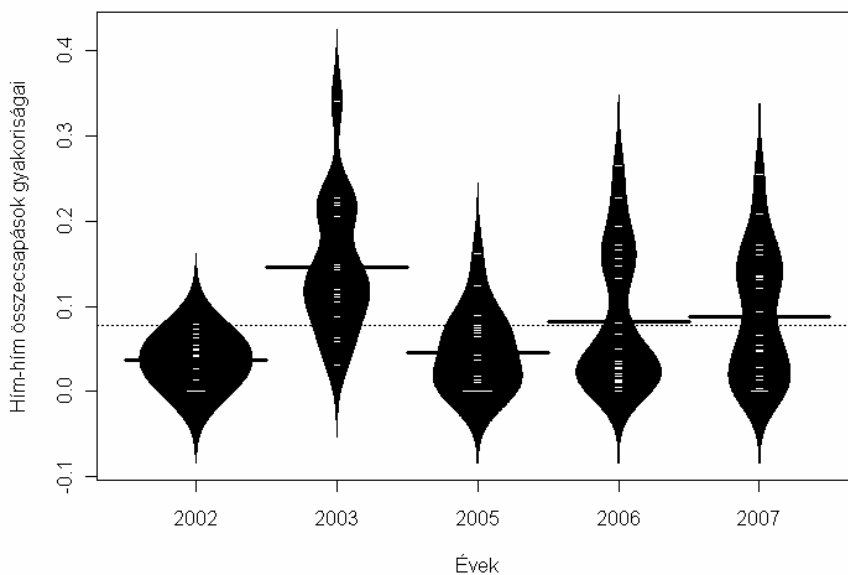


11. ábra. Az ártándi és bojti populációkban megfigyelt hím-hím összecsapások mediánjai és eloszlásai.

A hímek napi összecsapásainak évenkénti lebontású átlagai és standard hibái alapján látható, hogy az ártándi első év (2002) és a bojti első év (2005) hasonlóak, valamint, hogy az ártándi második év (2003) kiugró értéket mutat és, míg a bojti második (2006), illetve harmadik (2007) évek ismét hasonlóak (12. táblázat, 12. ábra).

12. táblázat. A hímek közötti összecsapások gyakoriságainak éves lebontású középérték- és szóródásmutatói.

	átlag	SE	Ikvart	medián	IIIkvart
2002	0,037	0,006	0,014	0,041	0,054
2003	0,146	0,020	0,101	0,131	0,209
2005	0,045	0,009	0,011	0,039	0,074
2006	0,082	0,017	0,019	0,035	0,151
2007	0,088	0,017	0,017	0,066	0,135

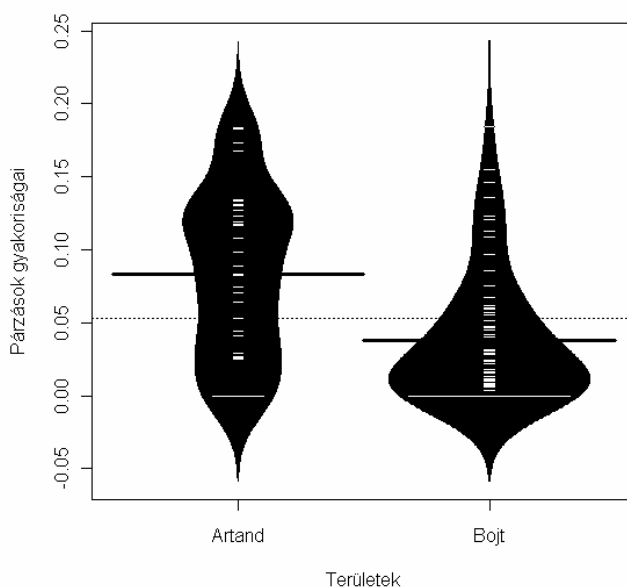


12. ábra. Az ártándi és bojti populációkban megfigyelt hím-hím összecsapások évenkénti lebontású mediánjai és eloszlásai.

A 11. és 12. ábrán látható, hogy a verekedések eloszlásai két kivételtől eltekintve eltérnek a normál eloszlástól. Az évenkénti lebontásban a 2002-es és 2005-ös évben normál eloszlásokat mutatnak. Az adatok varianciái szignifikáns eltéréseket mutatnak.

4.3.2. A hím szitakötők napi párzási rátája

Az ártándi populációban az egy hímre eső napi lebontású párzások két éves átlaga 0,083 volt (SE = 0,009; I. kvart. = 0,029; med = 0,083; III. kvart. = 0,127), míg a bojti populáció három éves átlaga 0,037 volt (SE = 0,005; I. kvart. = 0,003; med = 0,022; III. kvart. = 0,056) (13. ábra).

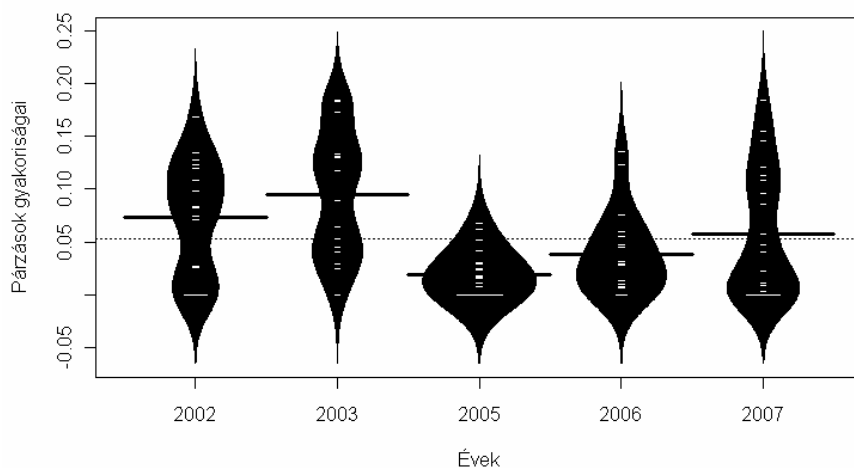


13. ábra. Az ártándi és bojti populációkban megfigyelt párzások gyakoriságainak mediánjai és eloszlásai.

Az ártándi és bojti populáció párzásainak éves lebontású átlagai és standard hibái alapján látható, hogy az ártándi évek (2002, 2003) magasabb mediánokkal rendelkeznek, mint a bojti évek (2005, 2006, 2007). Ebben a tekintetben az ártándi első év (2002) a kisebb értékeket mutató erről a területről, de ez is magasabb mediánnal rendelkezik, mint a bojti harmadik (2007) év, amely viszont a bojti évek közül a legmagasabb mediánnal rendelkezik (13. táblázat, 14. ábra).

13. táblázat. A hímek párzási gyakoriságainak éves lebontású középérték- és szóródásmutatói.

	átlag	SE	Ikvart	medián	IIIkvart
2002	0,073	0,013	0,026	0,083	0,119
2003	0,095	0,015	0,044	0,103	0,132
2005	0,019	0,004	0,000	0,016	0,028
2006	0,038	0,008	0,009	0,029	0,057
2007	0,057	0,013	0,000	0,040	0,109



14. ábra. Az ártándi és bojti populációkban megfigyelt párzások éves lebontású mediánjai és eloszlásai.

A 13. és a 14. ábrán látható, hogy párzások eloszlásai két kivételtől eltekintve eltérnek a normál eloszlástól. Az éves lebontásban a 2005-ös és 2006-os év adatai normál eloszlásokat mutatnak. Az adatok varianciái szignifikáns eltéréseket mutatnak.

4.3.3. A hímek területhűsége

Az ártándi területen a megjelölt hímek száma mindkét évben 200 alatt volt, míg a bojti populációban 300 fölött. A területhű hímek száma, ezzel ellentétben, az ártándi

A *Libellula fulva* populációdinamikája

területen volt magasabb, hús fölötti egyedszám mindkét évben, míg a Bojton ez hús alatt maradt mindhárom évben (14. táblázat). A területhű hímek aránya a megjelölt hímekhez képest Bojton mindhárom évben 5% körüli volt, ellentétben az ártándi hímekkel, ahol ez 15% fölöttinek bizonyult.

14. táblázat. A hímek területhűsége a két populációban az öt vizsgálati évben.

Évek	Jelölt hímek	Területhű hímek	Területhű hímek százalékos aránya (%)
2002	168	26	15,48
2003	185	46	24,86
2005	315	16	5,08
2006	377	16	4,24
2007	400	14	3,50

4.3.4. A hímek napi verekedési és párzási rátájának összevetése a populációméretekkel

Az egy hímre eső napi verekedési ráták nem tértek el szignifikánsan a két vizsgálati terület között (négyzetgyök transzformált értékek, kevert lineáris modell (LMM): $t = -0,65$; $df = 3$; $p = 0,55$).

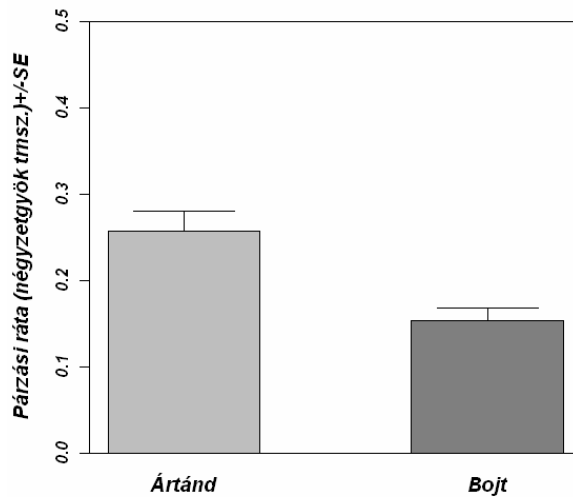
A hímenkénti napi párzási ráták szignifikánsan eltértek a két terület között (négyzetgyök transzformált értékek, kevert lineáris modell (LMM): $t = -3,49$; $df = 3$; $p = 0,03$). Az egy hímre eső napi párzások száma az ártándi populációban szignifikánsan magasabbnak bizonyult, mint a bojti populáció esetében (kétmintás t-teszt: $t = 3,89$; $df = 97$; $p < 0,001$). Tehát a kisebb populáció magasabb párzási rátával rendelkezett, mint a nagyobb (15. ábra).

4.3.5. A populációméret és területhűség kapcsolata

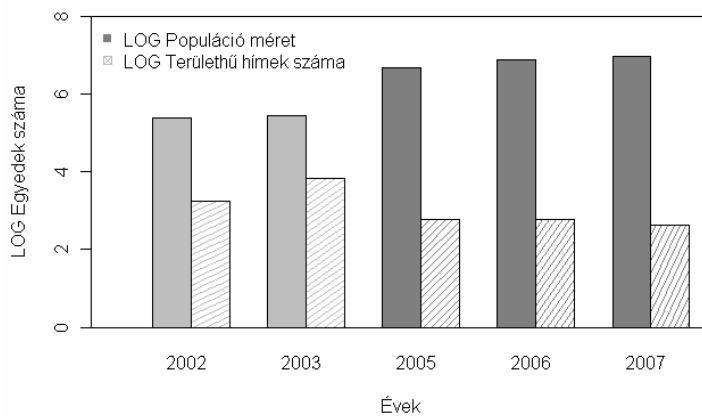
Megvizsgálva a két populáció hímjeinek területhűségét azt találtam, hogy a területhű hímek száma szignifikánsan függött a populációmérettől (χ^2 -teszt: $\chi^2 = 209,41$; $df = 4$; $p < 0,001$) (16. ábra). Ugyanakkor a populációméret szignifikánsan befolyásolta a területhű hímek százalékos arányát is (területhű hímek és megjelölt hímek aránya) (χ^2 -teszt: $\chi^2 = 168,12$; $df = 4$; $p < 0,001$).

A területhű hímek egyedszáma és a populációméret között erős negatív, marginálisan szignifikáns összefüggést találtam (Spearman rang-korreláció: $\rho = -0,87$; $S = 37,44$; $p = 0,05$). A területhű hímek aránya és a populációméret között szintén erős negatív, nem szignifikáns összefüggést találtam (Spearman rang-korreláció: $\rho = -0,90$; $S = 38$; $p = 0,08$).

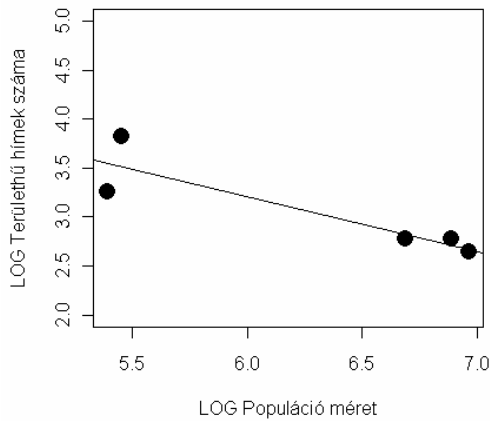
A *Libellula fulva* populációdinamikája



15. ábra. A párizási ráta (napi pázások számának és a becsült napi populációméretnek az aránya) a két vizsgálati területen.



16. ábra. A CJS-módszerrel becsült populációméretnek és a területhű hímek egyedszámainak (természetes alapú logaritmus transzformációk) összehasonlítása.



17. ábra. A logaritmus transzformált populációméret és területhű hímek számának összefüggése (meredekség = $-0,56$; metszéspont = $6,58$; Pearson $r = -0,97$; $p=0,003$).

Mivel sem a becsült éves populációméret logaritmusai (Kolmogorov-Smirnov-teszt: $D = 0,29$; $p = 0,66$; $N = 5$), sem pedig a területhű hímek számának logaritmusai (Kolmogorov-Smirnov-teszt: $D = 0,31$; $p = 0,70$; $N = 5$) nem tértek el szignifikánsan a normál eloszlástól, a kettő közötti viszonyt normál hibaeloszlású lineáris modellel is megvizsgáltam, és közepesen erős, negatív szignifikáns összefüggést találtam (normál LM: $t = -3,51$; $p = 0,03$; $R^2 = 0,80$). Minél nagyobb volt a populáció mérete, annál kisebb lett a területhű hímek száma (17. ábra).

4.4. A hőmérséklet és a csapadékmennyiség szerepe a hím szitakötők viselkedésében

A napi hőmérsékleti értékek 2007-ben voltak a legmagasabbak, míg 2006-ban bizonyultak a legalacsonyabbaknak. A mediánjaik 2003-ban, 2005-ben és 2007-ben 20°C fölött, míg 2002-ben és 2006-ban 20°C alatt voltak (18.a. ábra).

A csapadékmennyiségek csupán 2003-ban és 2007-ben haladták meg az átlagos $1,46 \text{ mm/m}^2\text{-t}$. Míg 2002-ben és 2005-ben általában kevés csapadék hullott, addig a fennmaradó években kimagaslóan magas értékeket is mértek (18.b. ábra).

A hőmérséklet és csapadékmennyiség értékei között szignifikáns gyenge negatív összefüggés mutatható ki az 5 év adatainak összességére (Spearman rang-korreláció: $S = 216703,5$; $p < 0,001$; $\rho = -0,34$). Minél magasabbak voltak a hőmérsékleti értékek, annál kisebb volt a mért csapadékmennyiség.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

A két terület között nem találtam szignifikáns eltérést sem a hőmérsékleti értékekben (Wilcoxon rangösszeg-teszt: $\chi^2 = 0,90$; $df = 1$; $p = 0,34$), sem a csapadékmennyiségekben (Wilcoxon rangösszeg-teszt: $\chi^2 = 0,13$; $df = 1$; $p = 0,71$).

A vizsgálati évek között szignifikáns eltérést találtam a hőmérsékleti értékekben (Kruskal-Wallis teszt: $\chi^2 = 12,67$; $df = 4$; $p = 0,01$), a csapadékmennyiség esetében azonban az eltérés nem volt szignifikáns (Kruskal-Wallis teszt: $\chi^2 = 3,91$; $df = 4$; $p = 0,41$).

A páronkénti összehasonlításokból látható, hogy a szignifikancia az öt év hőmérsékleteinek összehasonlításában a két alacsonyabb és a legmagasabb mediánú évek eltéréseiből adódott: a 2007-es év 2002-től (páronkénti Wilcoxon rangösszeg-teszt: $p = 0,03$), illetve a 2007-es és a 2006-tól (páronkénti Wilcoxon rangösszeg-teszt: $p = 0,04$) tértek el szignifikánsan. Ezek az eltérések megfigyelhetőek a 18.a. ábrán is.

4.4.1. A napi populációméreték összefüggése a hőmérséklettel és csapadékmennyiséggel

A csapadékmennyiségek között szignifikáns eltéréseket találtam a varianciák tekintetében az évek (Bartlett-teszt: Bartlett-féle K-négyzet = 47,46; $df = 4$; $p < 0,001$) és területek (Bartlett-teszt: Bartlett-féle K-négyzet = 6,91; $df = 1$; $p = 0,008$) között. A hőmérsékleti adatok varianciái mind az évek (Bartlett-féle K-négyzet = 2,35; $df = 1$; $p = 0,67$), mind a területek (Bartlett-féle K-négyzet = 0,44; $df = 1$; $p = 0,50$) tekintetében homogének voltak. A napi populációméreték között is szignifikáns eltéréseket találtam a varianciák tekintetében az évek (Bartlett-teszt: Bartlett-féle K-négyzet = 155,37; $df = 4$; $p < 0,001$) és területek (Bartlett-teszt: Bartlett-féle K-négyzet = 130,77; $df = 1$; $p < 0,001$) között.

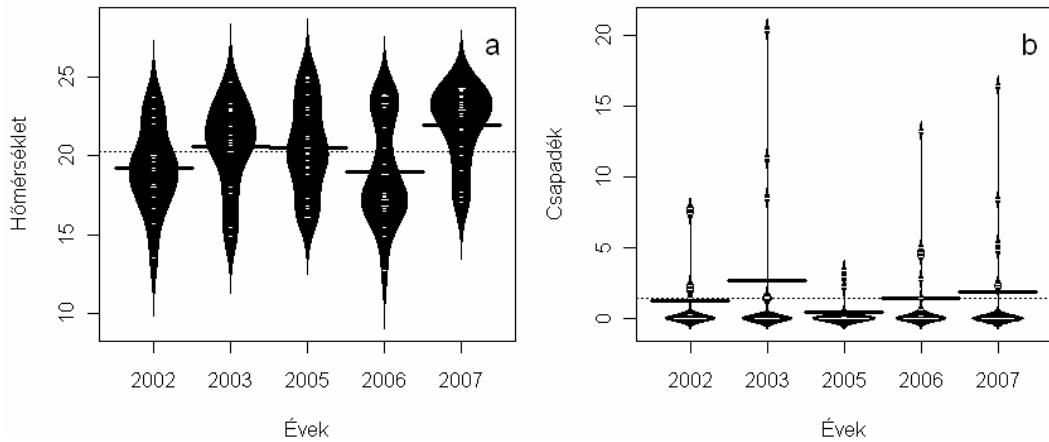
Az évek és területek szerinti variancia heterogenitásra kontrolláltam (az általánosított legkisebb négyzetek módszerbe (Generalized Least Squares, GLS) beépített varIdent függvény segítségével).

A hőmérséklet ($F_{1, 96} = 0,00$; $p = 0,94$) és a csapadékmennyiség ($F_{1, 96} = 1,95$; $p = 0,16$) nem magyarázza szignifikánsan a napi populációméreték változásait (15. táblázat).

A 19. ábrán az is látható, hogy sem a hőmérséklet és a napi populációméretékhez illesztett egyenes, sem a csapadékmennyiség és a napi populációméretékhez illesztett egyenes nem rendelkezik meredekséggel (15. táblázat).

4.4.2. A napi verekedések és párzások számának összefüggése az időjárási viszonyokkal

Mind a verekedések napi gyakoriságai (Spearman rang-korreláció: $S = 111573$; $p = 0,001$; $\rho = 0,31$), mind pedig a párzások napi gyakoriságai (Spearman rang-korreláció: $S = 120046,3$; $p = 0,01$; $\rho = 0,25$) szignifikáns gyenge pozitív összefüggést mutattak a napi hőmérsékleti értékekkel. A magasabb napi hőmérsékleti értékek több esetben is egybeestek a verekedések (20. ábra) és a párzások (21. ábra) gyakoriságának maximumával.



18. ábra. Az éves a). hőmérsékleti értékek (°C) és b). csapadékmennyiségek (mm) mediánjai és eloszlásai (forrás: OMSZ) a vizsgálati időszakokra.

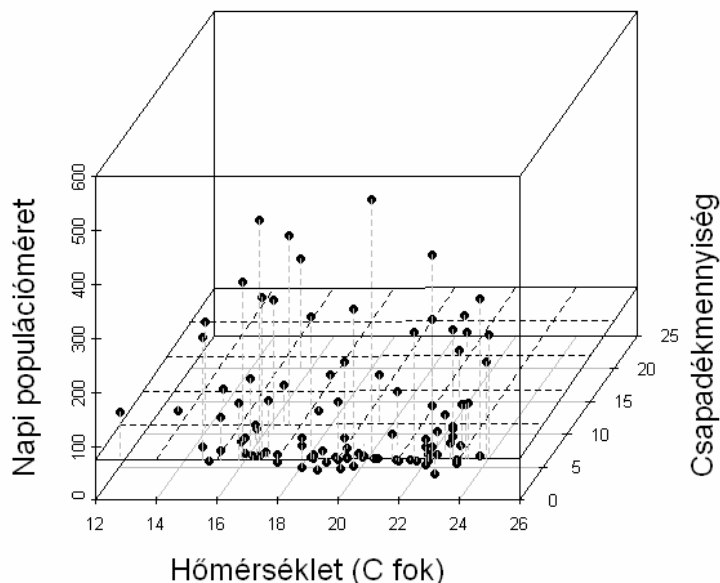
15. táblázat. Az általánosított legkisebb négyzetek módszerével (GLS) végzett többszörös regresszió becslései (metszéspont, meredekségek), a hozzájuk tartozó tesztstatisztikák és elsőfajú hibák valószínűségértékei, a hőmérséklet és a csapadékmennyiség napi populációméretekre gyakorolt hatásáról.

	Becslés	Standard hiba	t	p
Metszéspont	73,47	9,53	7,71	0,000
Hőmérséklet	0,15	0,48	0,32	0,746
Csapadékmennyiség	0,52	0,37	1,40	0,165

Nem találtam szignifikáns összefüggést a napi csapadékmennyiség és a verekedések gyakoriságai (Spearman rang-korreláció: $S = 178306,0$; $p = 0,31$; $\rho = -0,10$), illetve a napi csapadékmennyiség és a párzások gyakoriságai (Spearman rang-korreláció: $S = 181168,0$; $p = 0,23$; $\rho = -0,12$) között.

4.4.3. A területhűség és az időjárási viszonyok közötti összefüggés

A területhű hímek százalékos aránya nem mutatott szignifikáns összefüggést sem a hőmérsékleti értékekkel (Spearman rang-korreláció: $S = 22$; $p = 0,95$; $\rho = -0,10$) sem a csapadékmennyiséggel (Spearman rang-korreláció: $S = 32,64$; $p = 0,25$; $\rho = -0,63$).



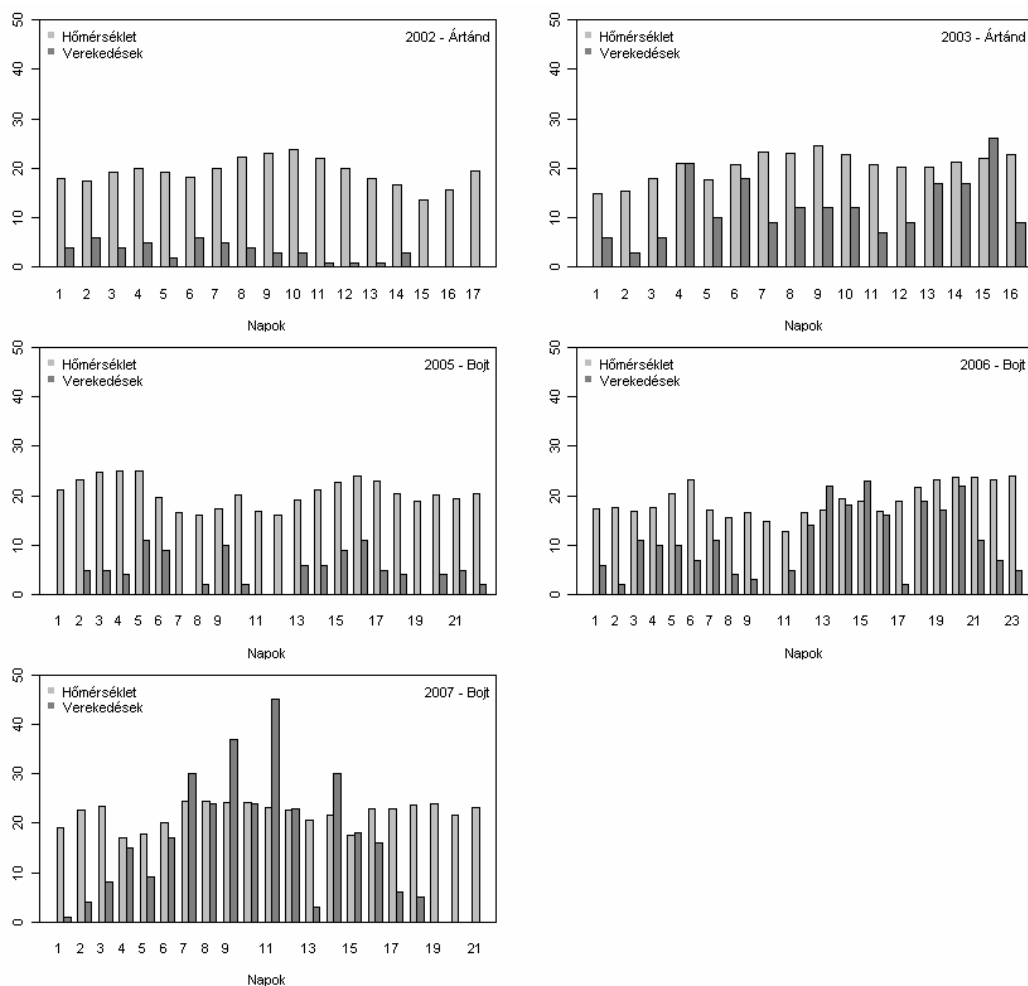
19. ábra. Háromdimenziós szórásdiagram a hőmérsékletnek és a csapadékmennyiségnek a napi populációméretekkkel mutatott kapcsolatáról.

4.4.4. A napi populációméret és a hőmérséklet együttes kapcsolata a napi párási gyakoriságokkal

A páráások gyakoriságainak tekintetében szignifikáns eltéréseket találtam a varianciák szempontjából az évek (Bartlett-teszt: Bartlett-féle K-négyzet = 27,41; $df = 4$; $p < 0,001$) és területek (Bartlett-teszt: Bartlett-féle K-négyzet = 10,06; $df = 1$; $p = 0,001$) között. Az előbbi esethez hasonlóan évek és területek szerinti variancia heterogenitásra kontrolláltam.

A napi populációméret ($F_{1, 96} = 5,47$; $p = 0,02$) és a hőmérséklet ($F_{1, 96} = 13,05$; $p < 0,001$) egyaránt szignifikánsan hozzájárultak a páráások számának növekedéséhez (16. táblázat). Az is látható (22. ábra), hogy a hőmérséklet és a páráások számához illesztett egyenes meredeksége nagyobb, mint a napi populációméret és a páráások számához illesztett egyenes meredeksége (16. táblázat).

A *Libellula fulva* populációdinamikája

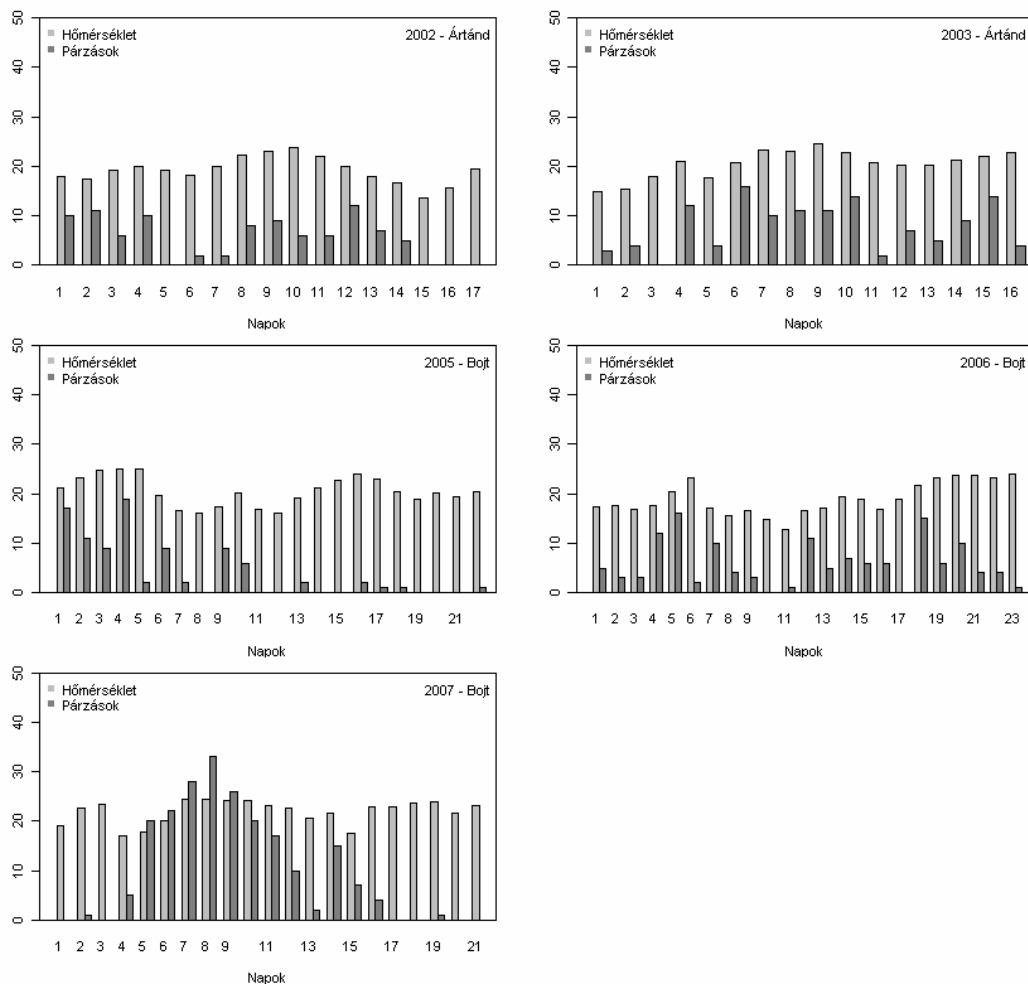


20. ábra. A napi hőmérsékleti értékek és a verekedések napi gyakoriságai az öt vizsgálati évben.

4.4.5. A bruttó populációméret és a hőmérséklet kapcsolata az egy hímre eső napi párzási gyakoriságokkal

Az egy hímre eső napi párzási gyakoriságok szignifikáns gyenge pozitív korrelációt mutattak a napi átlaghőmérséklettel (Pearson $r = 0,25$; $t = 2,65$; $df = 97$; $p = 0,009$) (23. ábra). Ahogy az előző fejezetben láhattuk, a bruttó populációméret, vagyis a két terület szerint Bojton (nagyobb populációméret) szignifikánsan alacsonyabb volt a napi egy hímre eső párzások gyakorisága, mint Ártádon (kisebb populációméret).

A *Libellula fulva* populációdinamikája

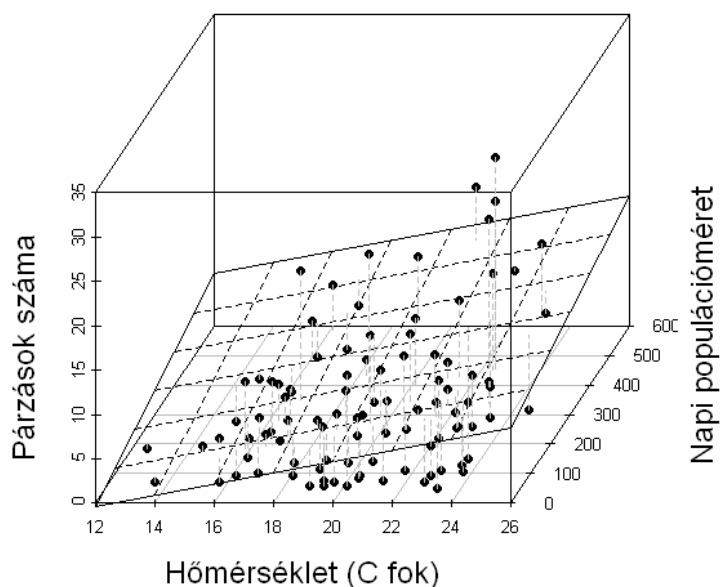


21. ábra. A napi hőmérsékleti értékek és a párázások napi gyakoriságai az öt vizsgálati évben.

A két hatást magába foglaló modell szerint $(\sqrt[n]{n \text{ párázás} / 1 \text{ hím} / 1 \text{ nap}}) = [\text{napi átlagos hőmérséklet}] + [\text{bruttó populációméret}] - [\text{év-hatás}]$ mindkét magyarázó változó hatása szignifikáns, de míg a hőmérséklet meredeksége igen alacsony, addig a bruttó populációméret meredeksége nagyobb (17. táblázat). Továbbá a két hatás együttes metszéspontja nem tér el szignifikánsan 0-tól (17. táblázat).

4.4.6. A napi populációméret és a hőmérséklet együttes kapcsolata a napi verekedési gyakoriságokkal

A verekedések gyakoriságainak tekintetében szignifikáns eltéréseket találtam a varianciák szempontjából az évek (Bartlett-teszt: Bartlett-féle K-négyzet = 59,58; $df = 4$; $p < 0,001$) és területek (Bartlett-teszt: Bartlett-féle K-négyzet = 5,89; $df = 1$; $p = 0,01$) között. Az előbbi esetekhez hasonlóan évek és területek szerinti varianciaheterogenitásra szintén kontrolláltam.

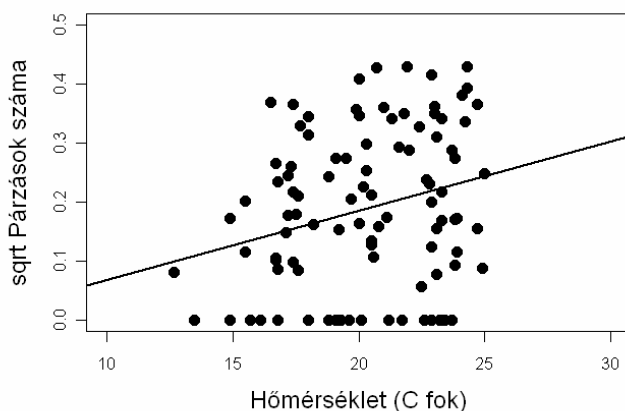


22. ábra. Háromdimenziós szórásdiagram a hőmérsékletnek és napi populációméretnek a párizások számával mutatott kapcsolatáról.

A napi populációméret ($F_{1, 96} = 0,03$; $p = 0,84$) nem magyarázta szignifikánsan a verekedések számának növekedését, azonban a hőmérséklet ($F_{1, 96} = 11,24$; $p = 0,001$) igen (18. táblázat). A 24. ábrán az is látható, hogy míg a hőmérséklet és a verekedések számához illesztett egyenesnek van meredeksége, addig a napi populációméret és a verekedések számához illesztett egyenes nem rendelkezik meredekséggel (18. táblázat).

16. táblázat. Az általánosított legkisebb négyzetek módszerével (GLS) végzett többszörös regresszió becslései (metszéspont, meredekségek) és a hozzájuk tartozó tesztstatisztikák, valamint elsőfajú hibák valószínűségértékei a párzások gyakoriságaira.

	Becslés	Standard hiba	t	p
Metszéspont	-7,95	3,48	-2,28	0,025
Hőmérséklet	0,63	0,17	3,70	0,0004
Napi populációméret	0,01	0,00	2,34	0,021



23. ábra. Lineáris regresszió a hőmérsékletnek (°C) és az egy hímre eső napi párzások számának a kapcsolatára ($R^2 = 0,06$; $F_{1, 97} = 7,03$; $p = 0,009$).

17. táblázat. A lineáris kevert modellel (LMM) végzett elemzés becslései (metszéspont, meredekségek) és a hozzájuk tartozó tesztstatisztikák, valamint elsőfajú hibák valószínűség értékei az egy hímre eső napi párzások gyakoriságaira (négyzetgyök transzformált).

	Becslés	SE	df	t	p
Metszéspont	-0,006	0,079	93	-0,075	0,941
Hőmérséklet	0,013	0,004	93	3,610	0,001
Területek (bruttó populációméret)	-0,119	0,033	3	-3,596	0,037

18. táblázat. Az általánosított legkisebb négyzetek módszerével (GLS) végzett többszörös regresszió becslései (metszéspont, meredekségek), és a hozzájuk tartozó tesztstatistikák, valamint elsőfajú hibák valószínűségértékei a verekedések gyakoriságára.

	Becslés	Standard hiba	t	p
Metszéspont	-6,1	3,2	-1,9	0,058
Hőmérséklet	0,5	0,2	3,3	0,001
Napi populációméret	-0,0	0,0	-0,2	0,844

4.4.7. A bruttó populációméret és a hőmérséklet kapcsolata az egy hímre eső napi verekedési gyakoriságokkal

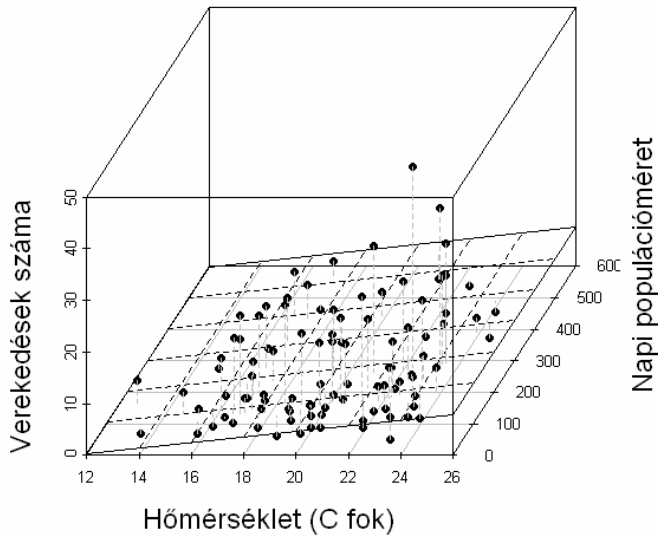
Az egy hímre eső napi verekedési gyakoriságok szignifikáns gyenge pozitív korrelációt mutattak a napi átlaghőmérséklettel (Pearson $r = 0,30$; $t = 3,18$; $df = 97$; $p = 0,001$) (25. ábra).

Az eredmények előző fejezetében azt találtam, hogy Bojton az egy hímre eső verekedések napi gyakorisága nem tért el szignifikánsan az Ártádon tapasztalt gyakoriságoktól. Ezeket az eredményeket a két hatást magába foglaló modell ($\sqrt[n]{\text{verekeedés}/1 \text{ hím}/ 1 \text{ nap}} = [\text{napi átlagos hőmérséklet}] + [\text{bruttó populációméret}] - [\text{év-hatás}]$) szintén alátámasztja. A modell szerint ugyanis csupán a hőmérséklet hatása szignifikáns, azonban meredeksége igen alacsony (19. táblázat). Továbbá a két hatás együttes metszéspontja nem tér el szignifikánsan 0-tól (19. táblázat).

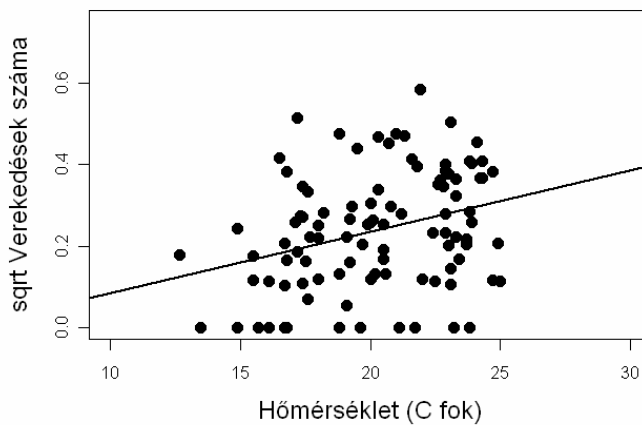
19. táblázat. A lineáris kevert modellel (LMM) végzett elemzés becslései (metszéspont, meredekségek) és a hozzájuk tartozó tesztstatistikák, valamint elsőfajú hibák valószínűség értékei az egy hímre eső napi verekedések gyakoriságaira (négyzetgyök transzformált).

	Becslés	SE	df	t	p
Metszéspont	-0,051	0,095	93	-0,541	0,590
Hőmérséklet	0,016	0,004	93	3,886	<0,001
Területek (bruttó populációméret)	-0,054	0,062	3	-0,873	0,447

A *Libellula fulva* populációdinamikája



24. ábra. Háromdimenziós szórásdiagram a hőmérsékletnek és napi populációméretnek a verekedések számával mutatott kapcsolatáról.

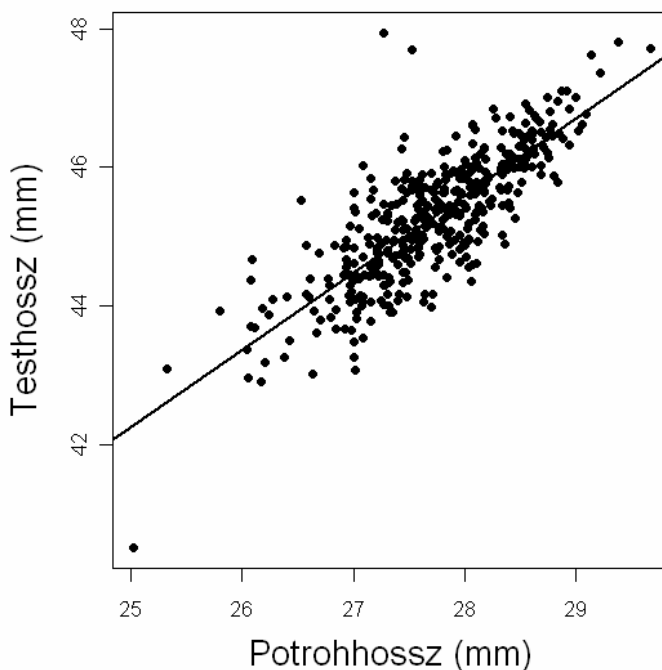


25. ábra. Lineáris regresszió a hőmérséklet (°C) és az egy hímre eső napi verekedések számára ($R^2 = 0,09$; $F_{1,97} = 10,15$; $p = 0,001$).

4.5. A testméret és a hímek viselkedése közötti összefüggés

4.5.1. A testméret és a potrohméret közötti összefüggés

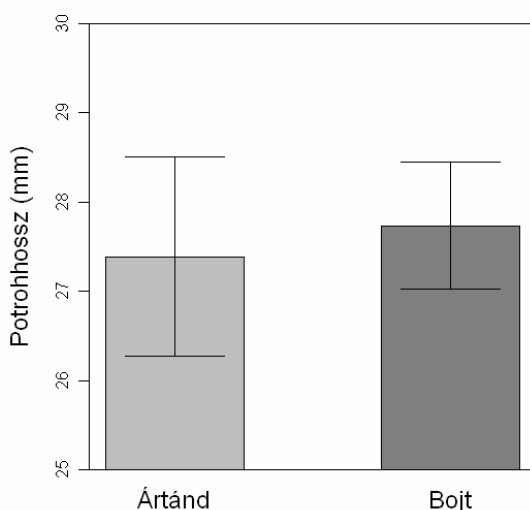
A teljes testhossz és a potrohossz közötti összefüggést a bojti populáció vizsgálatának 2007-es évében elemeztem, ugyanis csak ebben az évben mértem mindkét változót minden egyes hím egyeden. A két változó eloszlása nem tért el szignifikánsan a normál eloszlástól (Kolmogorov-Smirnov teszt – potrohossz: $D = 0,03$; $p = 0,62$; teljes testhossz: $D = 0,03$; $p = 0,75$). A két változó között szignifikánsan erős pozitív összefüggést találtam ($r = 0,80$; $t = 28,42$; $p < 0,001$; $N = 432$) (26. ábra). A regresszióelemzés alapján pedig, a potrohossz ismeretének függvényében, a teljes testhossz 65%-os pontossággal prediktálható ($R^2 = 0,65$; $F_{1,427} = 807,8$; $p < 0,001$).



26. ábra. A potrohossz és a teljes testhossz közötti összefüggés a 2007-es bojti populáció esetében ($N = 432$).

4.5.2 A hímek potrohmeretének összehasonlítása a két vizsgálati területen

A potrohosszak a két terület (Ártánd, Bojt) szerinti felbontásban nem tértek el a normál eloszlástól (Kolmogorov-Smirnov teszt: Ártánd: $D = 0,03$; $p = 0,72$; $N = 348$; Bojt: $D = 0,02$; $p = 0,32$; $N = 1131$), a varianciák azonban szignifikáns eltérést mutattak (F-teszt: $F_{347, 1130} = 2,48$; $p < 0,001$). Az ártándi terület populációiban a hímek potrohmérete szignifikánsan kisebb volt, mint a bojti terület három populációjában (Welch t-teszt: $t = -5,49$; $df = 436,28$; $p < 0,001$) (27. ábra).



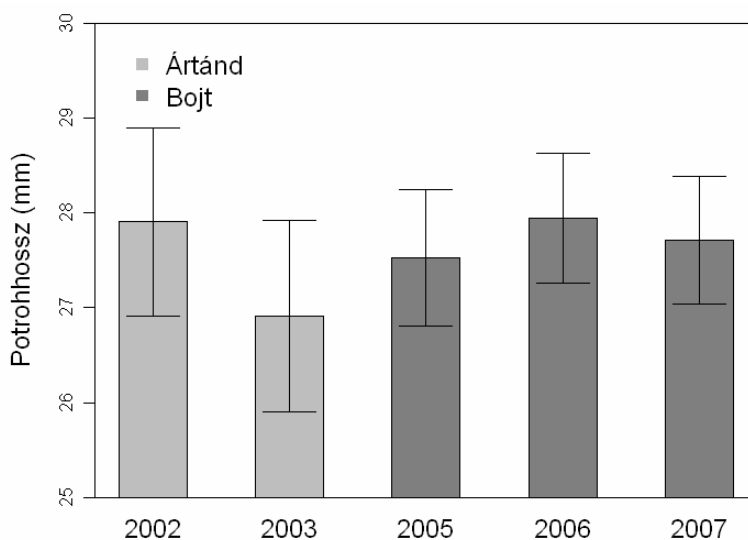
27. ábra. A hímek potrohmereteinek összehasonlítása a két vizsgálati terület között.

Felmerül ugyanakkor a kérdés, hogy összeilleszthetők-e a területenkénti éves adatsorok. A válasz az, hogy nem, mivel annak ellenére, hogy a varianciákban nincsenek szignifikáns eltérések (Ártánd – F-teszt: $F_{165, 181} = 0,97$; $p = 0,87$; Bojt – Bartlett-teszt: Bartlett-féle K-négyzet = 1,44; $df = 2$; $p = 0,48$), a területi lebontás tekintetében az átlagokban szignifikáns eltéréseket találtam az évek között (lásd következő fejezet).

Ezért a potrohmeretekben való eltérést egy lineáris kevert modell segítségével is megvizsgáltam, hogy kiderüljön, ha leveszem az évek hatását, megmarad-e a területek közötti eltérés. A modellben a függő változót a potrohmeret, a rögzített magyarázó változót a terület, a véletlen magyarázó változót pedig az évek képezik; továbbá az eltérő varianciákra is kontrolláltam. Ebben az esetben már eltűnt a két terület közötti szignifikáns

A *Libellula fulva* populációdinamikája

eltérés, ami a potrohméreteket illeti (kevert lineáris modell (LMM): $F_{3, 1} = 0,63$; $p = 0,48$). Tehát a Welch t-teszt szerinti szignifikáns eltérés nem tekinthető reálisnak.



28. ábra. A hímek potrohméreteinek összehasonlítása az öt év között.

4.5.3. A hímek potrohméretének összehasonlítása az öt vizsgálati évben

A potrohméretek az öt év szerinti felbontásban nem tértek el szignifikánsan a normál eloszlástól (Kolmogorov-Smirnov teszt: 2002 – $D = 0,05$; $p = 0,71$; $N = 166$; 2003 – $D = 0,05$; $p = 0,56$; $N = 182$; 2005 – $D = 0,05$; $p = 0,28$; $N = 323$; 2006 – $D = 0,06$; $p = 0,13$; $N = 376$; 2007 – $D = 0,03$; $p = 0,62$; $N = 432$), a varianciák azonban szignifikáns eltéréseket mutattak (Bartlett-teszt: Bartlett-féle K-négyzet = 84,29; $df = 4$; $p < 0,001$).

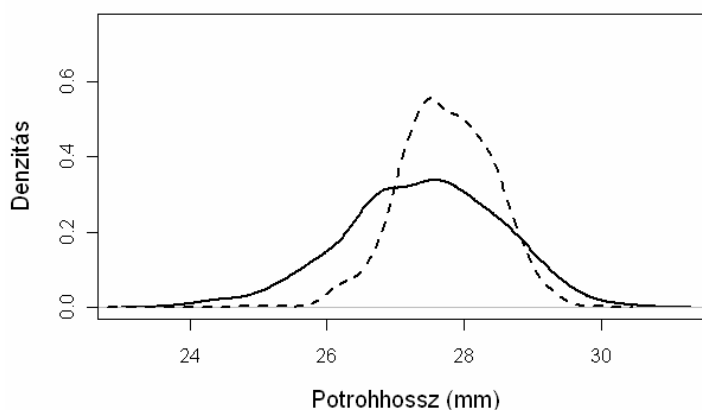
Szignifikáns eltérést találtam az öt év jelölt hímjeinek potrohméretei között (kevert lineáris modell (LMM): $F_{4, 1473} = 38,69$; $p < 0,001$). A modellben itt az évek szerepeltek rögzített, illetve a területek véletlen magyarázó változóként, az eltérő varianciákra szintén kontrolláltam. A szignifikancia a 2002-es és 2003-as évek közötti eltérésből adódik ($z = -9,24$; adjusztált $p < 0,001$) (28. ábra).

4.5.4. Potrohméretcsoportok

Mivel a két terület potrohméreteinek eloszlásai szignifikánsan eltértek egymástól (Kolmogorov-Smirnov teszt homogenitás vizsgálatra: $D = 0,25$; $p < 0,001$) (29. ábra), annak ellenére, hogy ezek átlagai nem tértek el szignifikánsan, három potrohméretcsoportot hoztam létre minden egyes évre. Amíg az ártándi hímek

A *Libellula fulva* populációdinamikája

potrohmeretei normál eloszlást mutattak (Shapiro-Wilk teszt: $W = 0,99$; $p = 0,29$), addig a bojtí hímek potrohmeretei balra ferde, a normál eloszlástól szignifikánsan eltérő eloszlással rendelkeztek (Shapiro-Wilk teszt: $W = 0,97$; $p < 0,001$). A 20. táblázat tartalmazza az évenkénti, míg a 21. táblázat a területenkénti csoportgyakoróságokat.



29. ábra. Az ártándi (folytonos görbe) és a bojtí (szaggatott görbe) hímek potrohmereteinek sűrűségfüggvény-görbéi.

20. táblázat. A potrohmeretcsoportok szerinti gyakoriságok az öt vizsgálati évben.

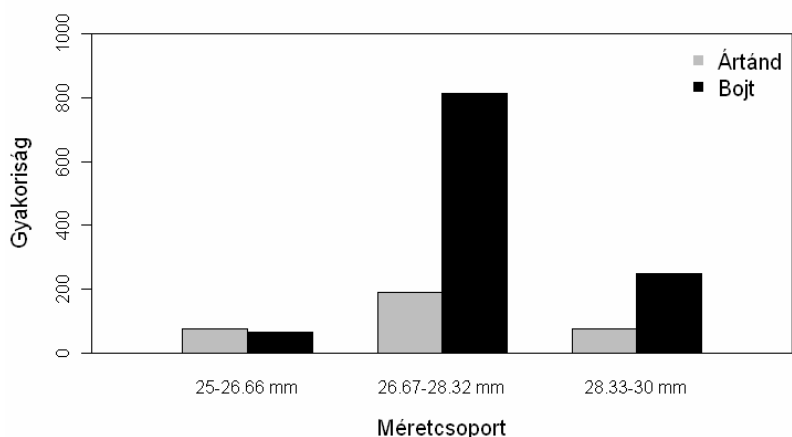
	kicsi	közepes	nagy
2002	20	82	62
2003	56	106	12
2005	25	262	34
2006	15	233	128
2007	25	320	87

21. táblázat. A potrohmeretcsoportok szerinti gyakoriságok a két vizsgálati területen.

	kicsi	közepes	nagy
Ártánd	76	188	74
Bojt	65	815	249

4.5.5. A hímek potrohméretcsoport-gyakoriságainak összehasonlítása a két vizsgálati területen

A hímek potrohméretcsoport-gyakoriságai szignifikáns függőséget mutattak a két vizsgálati területtől (χ^2 teszt: $\chi^2 = 86,17$; $df = 2$; $p < 0,001$), ami azt jelenti, hogy az ártándi terület gyakoriságai eltértek a bojti terület gyakoriságaitól (30. ábra). Amíg Ártándon a közepes és kis potrohméretű hímek aránya 2,47 volt, addig Bojton ugyanez az arány 12,53 volt. Amíg Ártándon a nagy és kis potrohméretű hímek aránya 0,97 volt, addig Bojton ugyanez az arány 3,83 volt. Tehát Bojton sokkal gyakrabban fordultak elő nagy és közepes mérettartományba eső potrohméretű hímek, mint Ártándon, ahol a nagy mérettartomány gyakoriságai közel megegyeztek a kis mérettartomány gyakoriságaival. Így elmondható, hogy annak ellenére, hogy a két terület hím potrohméreteinek átlagai nem tértek el szignifikánsan, a Bojti területen sokkal gyakrabban fordultak elő nagyobb potrohú hímek.



30. ábra. A két vizsgálati terület potrohméretcsoportjainak gyakoriságai.

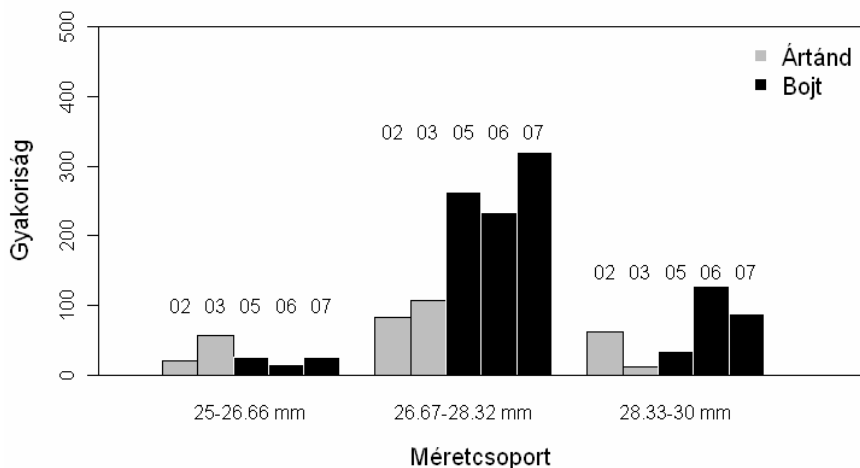
4.5.6. A hímek potrohméretcsoport-gyakoriságainak összehasonlítása az öt vizsgálati évben

A hímek potrohméretcsoport-gyakoriságai szignifikáns függőséget mutattak az öt vizsgálati évtől (χ^2 teszt: $\chi^2 = 216,53$; $df = 8$; $p < 0,001$), ami azt jelenti, hogy az egyes csoportok gyakoriságai eltértek az évek között (25. ábra). A közepes / kis, nagy / kis és nagy + közepes / kis csoportok gyakoriságainak arányai a 22. táblázatban láthatók.

22. táblázat. A különböző potrohméretcsoportok gyakoriságainak arányai az öt vizsgálati évben.

	közepes / kis	nagy / kis	közepes + nagy / kis
2002	4,10	3,10	7,20
2003	1,89	0,21	2,10
2005	10,48	1,36	11,84
2006	15,53	8,53	24,06
2007	12,80	3,48	16,28

Tehát az utolsó három évben (Bojton) sokkal gyakrabban fordultak elő közepes mérettartományba eső hímek, mint az első kettőben (Ártándon), így noha a nagy mérettartomány gyakoriságai nem voltak egyértelműen nagyobbak az utolsó három évben, a nagy és közepes mérettartomány összesített gyakoriságai is nagyobbaknak adódtak ezekre az évekre. Így elmondható, hogy annak ellenére, hogy az öt vizsgálati év potrohméreteinek átlagai nem tértek el szignifikánsan, az utolsó három évben (Bojt) gyakrabban fordultak elő nagyobb potrohú hímek (31. ábra).



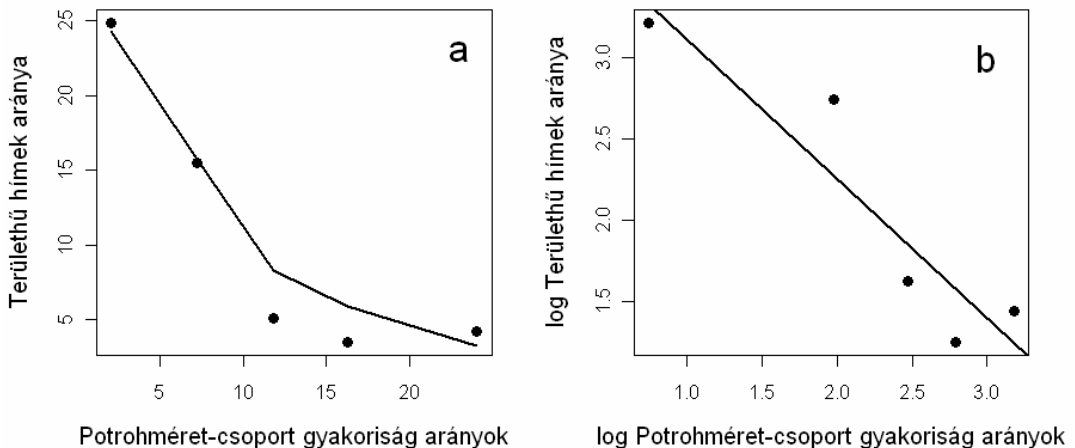
31. ábra. Az öt vizsgálati év potrohméretcsoportjainak gyakoriságai lebontva a két vizsgálati területre.

4.5.7. Összefüggés az egy hímre jutó napi párzások száma és a potrohméretcsoport-gyakoriságok között

Az öt vizsgálati évben az egy hímre eső napi párzások átlagai nem mutattak szignifikáns eltérést a normál eloszlástól (Shapiro-Wilk teszt: $W = 0,96$; $p = 0,86$). Hasonlóképpen, a potrohméret-csoportok gyakoriság arányai (közepes + nagy / kis; 3. táblázat) sem tértek el szignifikánsan a normál eloszlástól (Shapiro-Wilk teszt: $W = 0,99$; $p = 0,98$). Megvizsgálva a két változó közötti kapcsolatot, nem találtam szignifikáns összefüggést közöttük (Pearson-korreláció: $t = -0,94$, $df = 3$, $p = 0,41$; $r = -0,47$).

4.5.8. Összefüggés az egy hímre jutó napi verekedések száma és a potrohméretcsoport-gyakoriságok között

Az öt vizsgálati évben az egy hímre eső napi verekedések átlagai nem tértek el szignifikánsan a normál eloszlástól (Shapiro-Wilk teszt: $W = 0,92$; $p = 0,53$). A potrohméretcsoport gyakoriságainak arányai és az egy hímre jutó napi verekedések száma között nem találtam szignifikánsan összefüggést (Pearson-korreláció: $t = -0,02$, $df = 3$, $p = 0,98$; $r = -0,01$).



32. ábra. A potrohméretcsoportok kapcsolata a területhűséggel, a). nem lineáris összefüggés nem-transzformált adatokra, b). lineáris összefüggés logaritmus transzformált adatokra.

4.5.9. A területhűség és a potrohméretcsoport-gyakoriságok kapcsolata

Az öt vizsgálati évre kiszámított területhűség érték-arányok (területhű hímek száma / a megfelelő évben jelölt hímek száma) normál eloszlásúak voltak (Shapiro-Wilk teszt: $W = 0,82$; $p = 0,11$). A két változó közötti összefüggés nem szignifikáns (Pearson-korreláció: $t = -2,92$, $df = 3$, $p = 0,06$; $r = -0,86$), azonban nem is lineáris (32.a. ábra). Az összefüggés linearizálásához logaritmus transzformációt használtam mindkét változóra. A logaritmus transzformált változók közötti összefüggés szignifikáns erős negatív volt (Pearson-korreláció: $t = -4,27$, $df = 3$, $p = 0,02$; $r = -0,92$) (32.b. ábra.). A logaritmus transzformált adatokra végzett lineáris regresszió alapján a területhű hímeknek a jelölt hímekhez viszonyított aránya a potrohméretcsoport-arányok alapján 85%-os pontossággal megbecsülhető ($R^2 = 0,82$; metszéspont = 3,95; meredekség = $-0,85$; $p = 0,02$).

5. Következtetések

5.1. A populációk mérete

Az öt tanulmányozott mocsári szitakötő populációról nem lehetett teljes biztonsággal eldönteni, hogy nyíltak-e vagy zártak. Terepi körülmények között teljesen zárt szitakötő-populációról nem beszélhetünk, mivel ha ki- és bevándorlás nem is létezik, elhalálozás, és a tömeges kirepülést követő kirepülés természetesen előfordul. Az Ártándi populáció esetében nem volt olyan vizes élőhely a vizsgálati terület környékén, ahová az egyedek elvándorolhattak volna, Bojton pedig, a néhány km-re levő vizes élőhelyeket több egymás utáni napon meglátogattam, de jelölt szitakötőt nem láttam. Mindezek ellenére a populációméreteket nyílt populációkra alkalmazható modellel becsültem, mert amennyiben zárt populációkra nyílt modellt használunk, sokkal pontosabb becslést kapunk, mint amikor egy nyílt populációra zárt modellt alkalmazunk.

A kapott populációméretek alapján egyértelműen kijelenthető, hogy az ártándi állomány szignifikánsan kisebb volt, mint a bojti. Ártándon mindkét vizsgálati évben a napi egyedszám 100 körül mozgott és végig ezen a szinten maradt (7. ábra), az éves populációméret pedig 220 egyed volt 2002-ben, és 213 egyed 2003-ban (7. táblázat). Bojton a napi egyedszám fokozatosan csökkent az első két évben nagyjából 500-ról 100 egyed alá, az utolsó évben pedig nagyjából 350-ről 100 egyed alá (7. ábra), míg az éves populációméret 650 egyed fölötti volt mindhárom évben (7. táblázat). Az Kutas-főcsatorna mentén jóval nagyobb volt tehát a mocsári szitakötő populáció, mint a Kis-Körös mentén. Ha nem csupán az egyedszámokat vesszük figyelembe, hanem az egyedsűrűséget, vagyis az egy négyzetméterre eső egyedek számát, a helyzet nem változik. Míg Ártándon az egy négyzetméterre eső egyedek száma a 0,2-öt sem érte el, addig Bojton ez a szám mindhárom évben 0,5 fölött volt (8. táblázat). A 7. ábrán látható, hogy az ártándi állományok esetében a napi egyedszámok a vizsgálat egész ideje alatt szinte változatlanok voltak, míg Bojton a kezdeti nagy egyedszám mindhárom évben folyamatosan csökkenve érte el a minimumát. Ez az eltérés abból adódik, hogy amíg Bojton kirepülés után azonnal elkezdtük a jelöléseket, és addig folytattuk, amíg drasztikusan lecsökkent az egyedszám, addig Ártándon a repülési időszak legelső és legutolsó néhány napja kimaradt a vizsgálatból. A 2006-os év egyedszámait bemutató ábrán látható, hogy a vizsgálat felénél a szitakötők egyedszáma drasztikusan lecsökkent, ami azzal magyarázható, hogy a szóban forgó időszakban 13 napon át igen hideg, csapadékos volt az időjárás, ez pedig ilyen hosszú távon az állatok tömeges pusztulását eredményezi.

Alternatív módszerként három évben déli egyedszámlását végeztem, ily módon szerettem volna kontrollálni a CJS módszer által kapott eredményeket. Az állatok ilyen

A *Libellula fulva* populációdinamikája

módon történő megszámlálása ugyan nagyságrendileg nem adta ugyanazt az eredményt, amit a CJS módszer, a populációk közötti méretbeli különbségeket azonban jól tükrözi. A 2002-ben feljegyzett átlagos egyedszám hatszor kisebb, mint a 2006-os, és több mint nyolcszor kisebb, mint a 2007-es (9. táblázat).

Exuviumszámlálást egyetlen évben végeztem, ennek eredményeként elmondható, hogy 2007-ben a Kis-Körös mentén mintegy tízezer mocsári szitakötő repült ki. A legnagyobb számban a náddal teljesen beborított kvadrátokban gyűjtöttem be exuviumokat (10. ábra), ami várható volt, mivel nyílt vizes területen a lárváknak nincs mire kimászniuk. A szinkronizált kirepülés csúcspontja a második napon volt, utána fokozatosan csökkent a kirepültek száma (10. ábra). Ebben az évben az egész repülési időszakra számított bruttó egyedszám 1058 volt, amiből arra lehet következtetni, hogy az egyedek 90%-a elpusztult, mielőtt reprodukciós tevékenységét elkezdhette volna. A kirepülés alatti mortalitásnak három terepen megfigyelhető oka lehet: az állat valamiért nem képes teljesen kibújni az exuviumból, a frissen kirepült imágó nem tudja megfelelően felpumpálni a testét és a szárnyait, és végül a predáció (Corbet 1999). Ideális időjárási körülmények között a kirepüléskor fellépő mortalitás 8% és 30% között van (Corbet 1999). Az alacsony hőmérséklet azonban jelentősen megnövelheti a mortalitást (Corbet 1999), akár minden félig vagy teljesen kirepült egyed elpusztulhat (Rokuyama 1963). 2007-ben a tömeges kirepülés napjaiban az időjárás meglehetősen kedvezőtlen volt (a napi átlaghőmérséklet 16 °C körül alakult, és két napon is jelentős csapadék esett), ami nagyon lelassította a frissen kirepült egyedek száradását, így megnőtt az az idő, ami a lárvából való kimászása, és az imágó biztonságos helyre történő repülése között eltelt. Ez idő alatt jelentős madarak általi predációt figyeltem meg, és sok félig kirepült egyed pusztulását tapasztaltam. Tovább csökkentette a szitakötők túlélési esélyeit a kirepülést követő napok hideg, csapadékos időjárása. A hideg miatti pusztulás és a madarak okozta predáció mellett, az imágók elvándorlása is csökkenthette a későbbi egyedszámot.

A szakirodalomban három olyan vizsgálatot találtam, amelyben mocsári szitakötő állományok méretét becsülték. Mindhárom tanulmány az utóbbi hét évben született. Dolný és Matějka (2007) az egyetlen ismert Csehországban található *Libellula fulva* populáció méretét Schnabel censzus (Krebs 1998) segítségével becsülte. A szerzők két vizsgálati évben összesen 190 hím szitakötőt jelöltek meg, ezekből 81-et láttak viszont legalább egyszer. A becsült egyedszám 123 egyed volt az első évre, és 188 egyed a második évre. A vizsgálat során elenyésző számú nőstény is megjelöltek, de ezek visszalátási adatait nem használták fel a populációméret becsléshez. Ugyanakkor a szerzők nem térnek ki arra, hogy a populáció nyílt-e vagy zárt, illetve nem indokolják meg azt sem, hogy miért éppen a Schnabel censzust használták, amely zárt populációkra használatos.

Macagno és mtsai (2008) négy év során tanulmányoztak az olaszországi Po folyó két holtágán két mocsári szitakötő populációt. Ez idő alatt összesen 1341 egyedet jelöltek

A *Libellula fulva* populációdinamikája

meg, ebből 440 nőstény volt. A populációméret-becsléshez a nőstények visszalátási adatait is felhasználták. Az egyes állományok méretét Cormack-Jolly-Seber módszerrel becsülték meg. A szerzők nem tesznek említést arról, hogy a szitakötő állományok nyíltak vagy zártak voltak-e, ugyanakkor megjegyzik, hogy a legnagyobb távolság, ahol még jelölt egyedeket észleltek, a vizsgált vizezertől 1 km-re volt. A populációméret a négy évre a következők voltak: 2164 egyed (39,6% nőstény) 1997-ben, 525 egyed (32% nőstény) 2004-ben, 499 egyed (52,1% nőstény) 2005-ben és 894 (61% nőstény) 2006-ban.

Boano és Rolando (2003) 1996 és 1999 között vizsgáltak egy mocsári szitakötő populációt a Po folyó egy alföldi, mocsaras szakaszán. A szerzők a Jolly-Seber modellt használták a populációméret becsléshez, és végeredményként néhány száz egyedből álló állományokat találtak.

Más szitakötő fajokkal végzett vizsgálatokban szintén gyakran használják a CJS, nyílt populációs modellt (Córdoba-Aguilar 1994, Cordero 1999, Cordero-Rivera és Pérez 1998 stb). Amikor nem a tulajdonképpeni egyedszám a lényeges, hanem két populáció közötti méretbeli különbség, a szerzők alternatív megoldásokat is használhatnak, különösen, ha egyedszámbecslésre valamiért nincs lehetőségük. Erre kitűnő példa Cordero és Andrés 2002-es vizsgálata, amelyben egy ún. „abundancia indexet” vezettek be, amit az egy óra leforgása alatt megjelölt szitakötők számából számoltak ki. Mivel az egyik vizsgálati területen jóval több egyedet sikerült egy óra alatt jelöléssel ellátni, mint a másikon, a szerzők arra következtettek, hogy az előbbi területen nagyobb az egyedsűrűség, mint az utóbbin, és a továbbiakban már csak az egyedsűrűség hatásait tanulmányozták. A fenti módszert felhasználva két vizsgálati évet figyelembe véve sikerült kimutatnom, hogy a 2003-as ártándi populáció szignifikánsan kisebb volt, mint a 2005-ös bojti populáció (Nagy és mtsai. 2006).

5.2. A populációméret hatása a hímek viselkedésére

Számos kutató szerint az a kölcsönhatás, amely gyakran jelen van a hímek agresszív viselkedése és a víz melletti egyedsűrűségük között, képezheti az alapját egy sűrűségfüggő szabályozó mechanizmusnak (Corbet 1999). A szitakötők víz melletti egyedszámának növekedésére a hímek gyakran megváltozott viselkedéssel reagálnak. A nagy abundancia leginkább a hímek agressziójára, és az általuk védelmezett territóriumok méretére hat. A hímek közötti összecsapások számának növekedéséről számoltak be az *Ischnura elegans* (Hinnekint 1987), *Paltothemis lineatipes* (Alcock 1989), *Libellula pulchella* (Pezalla 1979) fajok esetében.

Az általam vizsgált mocsári szitakötő esetében a megváltozott egyedsűrűség nem befolyásolta a hímek agresszióját. Ennek egy lehetséges magyarázata az, hogy nagyon magas egyedsűrűségnél megnő az az idő, amit egy hím repüléssel tölt – ami viszont

A *Libellula fulva* populációdinamikája

jelentős energia-befektetést igényel (Fried és May 1983). Egyes fajoknál ez az előbbi energiátöbblet és a territoriális harcokba fektetett energia olyan magas lehet, hogy csökkentheti a hímek párzási sikerét (Buskirk és Sherman 1985). Az egyedsűrűség növekedése tehát csak addig növeli a territórium védelmezésével eltöltött időt, amíg a párzások száma el nem kezd csökkenni (De Marco és mtsai. 2002). Kutatásom során nem mértem a hímek által járőröző repüléssel megtett távolságok hosszát, de elképzelhető, hogy intenzívebben járőröztek a nagyobb populációban, mint a kisebbben.

Magas egyedsűrűség mellett ugyanakkor várható, hogy gyakoribbá váljon a párzás utáni párörzés, ahogy azt Cordero (1999) a *Calopteryx h. haemorrhoidalis* kisszítakötő faj hímjeinél leírta. Vizsgálatomban ezzel a jelenséggel nem foglalkoztam, bár számos esetben megfigyeltem, hogy miként őrzi a hím a nőtényt tojásrakás közben, nem követtem következetesen ezeket az őrzéseket. A mocsári szítakötő hímjeinél nem ritka a szatellit viselkedés, sőt, korábbi vizsgálatokban már bizonyítást nyert, hogy azok a hímek a legsikeresebbek, amelyek a területhűséget (mint taktikát) és a szatellit viselkedést felváltva használják (Nagy és mtsai. 2008). Mindezek tükrében lehetségesnek tartom, hogy nagy egyedsűrűség mellett a hímek gyakrabban és hosszabban őrzik a megtermékenyített nőtényt, és így próbálják maximalizálni a párzási sikerüket.

Eredményeim szerint a populációméret szignifikáns hatással van a hímek párzási frekvenciájára. Nagyobb populációban, vagyis nagyobb egyedsűrűség mellett a mocsári szítakötő hímjei kevesebbet párzanak, mint kisebb egyedsűrűségénél. Ennek logikus magyarázata az volna, hogy a nagyobb populációban a hímek több időt töltenek verekedéssel, így kevesebb idejük és kevesebb energiájuk marad párzásra. Mint azt azonban az előzőekben tárgyaltam, a mocsári szítakötő hímjeinél nem erősödik az intraspecifikus kompetíció nagyobb egyedszám mellett. Lehetséges viszont, hogy éppen a feltételezett intenzívebb párörzés adná meg erre a jelenségre is magyarázatot. Ha a hímek a párörzésre és/vagy az intenzívebb felkutató- és járőröző repülésre fordítják energiájuk nagy részét, kevesebbet tudnak párzani. Alonso-Pimentel és Papaj (1996) a *Rhagoletis juglandis* légyfajnál mutatta ki, hogy az egyedsűrűségnek nem volt hatása a kopuláció időtartamára.

A hímek párzási sikerét egyik jelentősen befolyásoló tényező a területhűség, mivel egy jó minőségű (megfelelő tojásrakóhelyek) territóriumot tartósan birtokló hímnek több alkalma adódik a párzásra, mint egy gyengébb minőségű terület birtokosának (Plaiستow és Siva-Jothy 1996). Eredményeim szerint a nagyobb populációban kevésbé területhűek a hímek, mint a kisebb populációban. Akkor tekintettünk egy hím szítakötőt területhűnek, ha legalább háromszor láttuk ugyanazon a 15 méteres vízszakaszon territóriumot védelmezni. Míg Ártádon a hímek 20%-a bizonyult területhűnek, addig Bojton csupán alig valamivel több, mint 4%-uk. A hímek területhűségét elsősorban az életkor, a territórium minősége, a párzási siker, a kompetíció intenzitása befolyásolhatja (Newton és Marquiss 1982, Shields 1984). Az állatok korát nem vettük figyelembe, mivel a kirepüléstől azok pusztulásáig

A *Libellula fulva* populációdinamikája

végeztem a vizsgálatokat, így a kor, mint lehetséges faktor, csak akkor lett volna fontos, ha azt vizsgálom, hogy több-e a területhű egyed a vizsgálat vége felé, mint az elején. Hasonlóan a territórium minőségének befolyásoló erejét abban az esetben volna érdemes figyelembe venni, ha egymástól eltérő jellegű élőhelyeken dolgoztam volna, a Kutas-főcsatorna és a Kis-Körös habitusa azonban hasonló volt. Ha egy hím szitakötő sikeresen párzik a territóriumán, nagyobb eséllyel tér oda vissza. Korábbi vizsgálatban Nagy és mtsai. (2008) sikeresen kimutatták, hogy a területhű hímek párzási sikere nagyobb, mint azoké a fajtársaké, akik nem mutatnak területhűséget. Eredményeimből kiderül, hogy Ártádon többet párzottak a hímek, mint Bojton. Elképzelhető, hogy a hímek sikeres kopulációi növelték a területhűségre való hajlamot. Alcock (1993) hártvásszárnyúakkal végzett vizsgálatában azt feltételezte, hogy a területhűség alacsonyabb abban az esetben, ha a territóriumokért folyó versengés intenzív, ezzel ellentétben Switzer (1997a) kimutatta, hogy a területhűség nő a versengés növekedésével. A jelen vizsgálat szerint a mocsári szitakötő esetében a versengésnek feltételezhetően nem volt semmilyen hatása a területhűségre, mivel a hímek közötti összecsapások gyakorisága nem függött az egyedsűrűségtől.

A fenti eredményektől eltérőek születtek, amikor csupán egy-egy év adatsorát hasonlítottam össze. Összevettem a 2002-es évet a 2006-os évvel, valamint a 2003-as évet a 2005-ös évvel. Mindkét vizsgálatban egy nagyobb és egy kisebb populáció hímjeinek viselkedését hasonlítottam össze. Az első esetben (2002-2006) nem találtam összefüggést a populációméret és a hímek viselkedése között (Nagy és mtsai. 2009), míg a második esetben (2003-2005) eredményeim azt mutatták, hogy a hímek többet párzanak, és többet verekszenek a nagyobb populációban (Nagy és mtsai. 2006).

Ezek az eltérő eredmények kiemelik a több évig tartó kutatások fontosságát. Erre hívják fel a figyelmet Suhonen és mtsai. (2008), akik szerint a denzitás hatásait vizsgáló kutatások fő hiányossága éppen abban áll, hogy ezekben a munkákban gyakran csupán egyetlen populációt tanulmányoznak, egyetlen repülési időszakban. A szerzők azt sugallják, hogy a jövőben nagyobb energiát kell fordítani a több évig tartó, több populációt vizsgáló tanulmányokra, ahhoz, hogy reális képet kapjunk a denzitásnak az egyedek viselkedésére kifejtett hatásáról.

5.3. A hőmérséklet és a csapadék hatása a hímek viselkedésére

Eredményeim szerint sem a hőmérséklet, sem a csapadék nem magyarázza szignifikánsan a napi populációméretetek változásait. 2002-ben és 2003-ban a napi populációméretetek alig változtak a vizsgálat során, az egyedszámok nagyon lassan csökkentek. Az első két év esetében tehát nem igazán releváns ez az összefüggés. Ami a bojti három évet illeti, mivel ezekben az években a kirepülés pillanatától a repülési időszak

A *Libellula fulva* populációdinamikája

végéig tartott a terepmunka, itt már láthatóan eltértek a napi egyedszámok egymástól, a 2006-os évet kivéve azonban itt is viszonylag egyenletes volt a csökkenés. 2006-ban a vizsgálat felénél a szitakötők egyedszáma drasztikusan lecsökkent, ami azzal magyarázható, hogy a szóban forgó időszakban, 13 napon át igen hideg, csapadékos volt az időjárás, ez pedig, ilyen hosszú távon az állatok tömeges pusztulását eredményezi. A hőmérsékletnek és a csapadéknak ez utóbbi három évben sem volt hatása a napi egyedszámokra. Ez azzal magyarázható, hogy a kapcsolat keresésekor csak azoknak a napoknak az időjárási adatait vettem alapul, amikor terepmunka folyt, ezeken a napokon viszont, bár időként változtak az időjárási feltételek, alapvetően meleg, száraz, szitakötőbarát idő volt. Esős, vagy nagyon hideg, borús napokon ezek a rovarok nem mozognak, így a terepmunka is értelmét veszti. Ebben az esetben tehát a kapcsolat hiányát valószínűleg a nem megfelelő kérdésfeltevés okozta.

Boano és Rolando (2003) szintén a mocsári szitakötővel folytatott vizsgálat során azt találta, hogy az esős napok nem csökkentették a szitakötők túlélési esélyeit, sőt akár javíthatja is a túlélési esélyüket. Ezt Córdoba-Aguilar (1994) azzal magyarázza, hogy esős időben a szitakötők nem mozognak, így kevésbé vannak kitéve a ragadozóknak, vagy más mortalitásnövelő tényezőnek. Ennek ellenére Boano és Rolando kételkedik az eső túlélést növelő hatásában (ezt egyébként a négy éves vizsgálatnak csupán egyetlen évében sikerült kimutatniuk) mivel az általuk vizsgált időszakban nagyon kevés esős nap volt, és azokon a napokon is nagyon kevés csapadék esett. Véleményem szerint a bojti három vizsgálati év során az egyedek folyamatos pusztulása okozta a lassú egyedszám-csökkenést, az időjárásnak lényeges hatása úgy tűnik 2006-ban volt, amikor a szitakötők jelentős része elpusztult a hideg, esős idő miatt.

A párzások és a verekedések napi száma szignifikáns gyenge pozitív korrelációt mutatott a napi hőmérsékleti átlagokkal, de a csapadékmennyiség nem volt ezekre hatással. A magasabb napi hőmérsékleti értékek több esetben is egybeestek a verekedések és a párzások gyakoriságának maximumával. A területhű hímek százalékos aránya nem mutatott szignifikáns összefüggést sem a hőmérsékleti értékekkel, sem a csapadékmennyiséggel. A napi populációméret és a hőmérséklet együttes hatását elemezve a párzások és verekedések napi számára, azt kaptam, hogy a hőmérséklet erősebben befolyásolja a párzások napi számát, mint a napi egyedszám, a verekedések számának alakulását pedig csakis a hőmérséklet befolyásolta, a napi egyedszám nincs rá hatással.

Az egy hímre eső napi párzási gyakoriságok szignifikáns gyenge pozitív korrelációt mutattak a napi átlaghőmérséklettel. Ahogy az előző fejezetben láthattuk, a bruttó populációméret szintén befolyásolta a hímenkénti napi párzási frekvenciát, ami nagyobb populációban kisebb volt. Megvizsgáltam ennek a két tényezőnek az együttes hatását, és azt találtam, hogy a bruttó populációméret erősebben befolyásolja a hímek párzási rátáját, mint a hőmérséklet. A napi átlaghőmérséklet ugyanakkor szignifikáns, bár

A *Libellula fulva* populációdinamikája

gyenge hatással van az egy hímre jutó napi verekedési rátára is, amit viszont nem befolyásol a bruttó populációméret.

A szitakötők aktivitását a levegő hőmérséklete jelentősen befolyásolja. Termoregulációs képességüket elsősorban a levegő hőmérséklete, a testméretük és a viselkedésük határozza meg (Corbet 1999). Eredményeim szerint a napi átlaghőmérséklet szignifikánsan befolyásolta mind a pázások, mind pedig a territoriális harcok gyakoriságát. A mocsári szitakötő tipikusan kiülő (percher) faj, az ilyen fajok termoregulációja elsősorban a naphoz igazított testtartásuktól (May 1976, 1977), a választott mikrohabitáttól (Clausnitzer 1996, De Marco 1998) és a fizikai aktivitásuktól függ (May 1980, De Marco és Resende 2002). Éppen emiatt ezeknek a fajoknak az aktivitása sokkal jobban függ a levegő hőmérsékletétől.

Az *Ischnura pumilio* kisszitakötő fajnál a napi pázások száma pozitívan korrelált a napi maximum hőmérséklettel (Cordero-Rivera és Andrés 1999). Lehetséges, hogy a jelen vizsgálatban is erősebb korreláció született volna a hőmérséklet és a pázások/verekedések száma között, ha nem átlagos, hanem maximális napi hőmérsékleti értékeket veszek figyelembe, erre azonban a megfelelő adatok hiányában nem volt lehetőségem. A *Calopteryx haemorrhoidalis* faj esetében a napi hőmérséklet emelkedésével egyre több hím jelent meg a víz mellett (Cordero 1999). Ugyanakkor létezik ellenpélda is, éppen a mocsári szitakötővel folytatott vizsgálat során a szerzők azt találták, hogy a napi átlaghőmérséklet, illetve csapadék nem befolyásolta szignifikánsan a hímek agresszióját (Boano és Rolando 2003).

Munkám során az időjárási viszonyoknak a mocsári szitakötő hímjeinek viselkedésére kifejtett hatását nem csupán önmagában szerettem volna vizsgálni, hiszen a szakirodalomban számos olyan cikket találhatunk, amelyben a hőmérséklet egyértelmű pozitív hatásáról számolnak be a szerzők. Céлом az volt, hogy kiderítsem, a hőmérséklet és a csapadék a populációmérettel együtt hogyan hat a hímekre, illetve, hogy megállapítsam melyik tényező hat erősebben. Eredményeim megerősítették a hőmérséklet pozitív hatását a hímek aktivitására a mocsári szitakötő esetében, bár a napi átlagos csapadékmennyiség nem volt hatással a hímek viselkedésére. Ez utóbbi eredmény azzal magyarázható, hogy amint a diszkusszió előző fejeztében említettem, esős napokon nem dolgoztunk, a csapadékra vonatkozó adatokból pedig nem derül ki, hogy napközben (az éjszakai eső nyilván nincs hatással a szitakötők nappali aktivitására) volt-e eső, és ha esett, pontosan mikor. A hímek viselkedését a hőmérséklet szignifikánsan ugyan, de csak gyengén befolyásolta. Ez az eredmény azt sugallja, hogy a napi átlaghőmérséklet helyett talán érdemesebb a napos órák számát figyelembe venni, ehhez azonban nem voltak megfelelő adataim. Erre a következtetésre jutott a mocsári szitakötővel folytatott terepvizsgálat során Boano és Rolando (2003), akik többek között a hímek agresszióját figyelték, és ezt az időjárási viszonyok alakulásával vetették össze. A három vizsgálati év

közül, csupán egyetlen évben rendelkeztek órára lebontott hőmérsékleti adatokkal. Eredményeik szerint a hímek agresszivitását sem a napi átlaghőmérséklet, sem a csapadék nem befolyásolta. A fény intenzitása (watt/m^2) azonban szignifikáns hatással volt a hímek támadási távolságára (arra a távra, amiről a territórium gazdája a betolakodót megtámadta). Minél nagyobb volt a fényintenzitás, annál nagyobb távolságról támadták meg a hímek a betolakodókat.

5.4. A testméret és a hímek viselkedése közötti összefüggés

A hím szitakötők teljes testhossza és potrohossza közötti összefüggés vizsgálatok szignifikáns erős pozitív korrelációt kaptam. Eredményeim szerint a potroh méretének ismeretében a teljes testhossz 65%-os pontossággal prediktálható. Ennek a látszólag egyértelmű összefüggésnek a kimutatása azért volt lényeges, mert egyes szerzők szerint (Serrano-Meneses és mtsai. 2007) a potroh méret nem megfelelő fitnessmutató, helyette a teljes testhosszat kell inkább figyelembe venni, ami viszont a torban raktározott zsírmennyiségre utalhat. A szerzők a *Heaterina americana* kisszitakötő hímjeinél mutatták ki, hogy a nagyobb testmérettel rendelkező territoriális hímek több raktározott energiával (zsírral) rendelkeztek, mint a kisebbek. A szitakötő hímek a kirepülés után kezdik meg a zsírraktározást, és ezek a raktárak a territoriális harcok és a párzási aktivitás során fokozatosan ürülnek ki (Plaistow és Siva-Jothy 1996). Valószínű, hogy a frissen kirepült hímek között azok, amelyek nagyobb testmérettel rendelkeznek, több zsírt képesek raktározni, és több repülőizomzatot képesek előállítani (Plaistow és Siva-Jothy 1996). A *Heaterina americana* esetében az is bizonyítást nyert, hogy a nagyobb hímek több repülőizomzattal rendelkeznek, mint kisebb méretű fajtársaik (Serrano-Meneses és mtsai. 2007). Egy olyan erősen territoriális faj esetében, mint a mocsári szitakötő mind a zsírraktáraknak, mind pedig a repülőizomzat fejlettségének hatalmas szerepe lehet az intenzív territoriális harcok során. A testméret tehát reálisan jelezheti egy szitakötő energiatartalékainak nagyságát. Jelen vizsgálat során bizonyossá vált, hogy az általam vizsgált faj esetében a potroh méret pozitívan és erősen korrelál a teljes testhosszal, tehát megfelelő minőségjelző lehetne. Ugyanakkor a mocsári szitakötővel végzett több éves vizsgálat során az derült ki, hogy a potroh méret nem függ össze a hímek párzási sikerével (Szállassy és mtsai. 2002). Véleményem szerint a hímek zsírtartalékait és repülőizomzatának a tömegét is össze kellene hasonlítani, mert nem tudhatjuk biztosan, hogy ennél a fajnál is nagyobb tartalékokkal illetve több izommal rendelkeznek-e a nagyobb méretű egyedek.

Eredményeim szerint Bojton sokkal gyakrabban fordultak elő nagy és közepes mérettartományba eső potroh méretű hímek, mint Ártádon, ahol a nagy mérettartomány gyakoriságai közel megegyeztek a kis mérettartomány gyakoriságaival. Így elmondható,

A *Libellula fulva* populációdinamikája

hogy annak ellenére, hogy a két terület hím potrohméreteinek átlagai nem tértek el szignifikánsan, a nagyobb populációban nagyobb arányban fordultak elő nagyobb méretű hímek. Ennek okai valószínűleg lárvakorban keresendők, mivel az utolsó stádiumú lárva mérete határozza meg a későbbi imágó méretét. Az egyértelműen kiderült, hogy Bojton nagyobb mocsári szitakötő populáció volt jelen, mint Ártádon. Ebből adódóan valószínű, hogy a lárvakori kompetíció is nagyobb volt Bojton, ami azt eredményezhette, hogy kiszelektálódtak a kisebb méretű lárvák, és megmaradtak a közepesek s a nagyobbak. A szitakötőlárvák agresszív viselkedése közismert tény. Harvey és Corbet (1985) laboratóriumi vizsgálatok során kimutatták, hogy a lárvák között intenzív versengés folyik a táplálékért. Fincke (1994b) többek között a limitált élelemforrások miatt kialakuló kannibalizmust vizsgálta egy panamai kisszitakötő fajnál.

Ellentétes eredmények születtek arról, hogy változik-e a szitakötő imágók testmérete a repülési időszak előrehaladtával. Ez utóbbi ténytet tesztelték a már említett *Heaterina americana* fajjal végzett laborkísérlet során, amikor bizonyos ideig rendszeresen etetett illetve éheztetett egyedek testméretének változását figyelték, és azt találták, hogy egyik csoportban sem változtak a szitakötők testméretei (Serrano-Meneses és mtsai. 2007). Több vizsgálat ellenben azt mutatja, hogy az idő előrehaladtával az imágók testmérete csökkent (Mickiels és Dhondt 1989, Anholt 1990, Falck és Johansson 2000). A mocsári szitakötő esetében Szállassy és mtsai (2002) négy repülési időszakból csupán egyben mutatta ki, hogy az imágók potrohának hossza csökkent a vizsgálat ideje alatt. A teljesen egyértelmű eredményekhez tehát arra volna szükség, hogy kizárólag frissen kirepült, korban egymáshoz minél közelebb álló egyedek méreteit hasonlítsuk össze.

A hímek potrohméretcsoportjai és a párzások napi gyakoriságát összehasonlítva azt találtam, hogy minél többen voltak a közepes és nagyobb hímek, annál kevesebbet párzottak, de ez az összefüggés nem volt szignifikáns. A hímek közötti interakciók gyakoriságát nem befolyásolta, hogy nagyobb vagy kisebb méretű egyedek alkották-e a populációt. Ezek az eredmények, mint ahogyan várható volt, nagyjából megegyeznek a populációméretnek a viselkedésre kifejtett hatásaival, kivéve, hogy a nagyobb populációban szignifikánsan kevesebbet párzanak a hímek. Eredményeim alapján feltételezhető, – bár nem volt szignifikáns a különbség – hogy a kis és közepes méretű hímek többet párzanak, mint a nagyobbak. Erre a következtetésre jutottak Szállassy és mtsai. (2002) is, akik összehasonlítva a párzó (legalább egyszer látták párzókerékben) és a nem párzó hímek potroh méretét azt találták, hogy az átlagos párzások száma a közepes méretű (24-26 mm potroh hosszúságú) hímek esetében a legnagyobb.

A testméret és a párzási siker közötti összefüggést intenzíven kutatják, az eredmények azonban ellentmondásosak. Pozitív korrelációt mutattak ki a testméret és a párzási siker között a *Coenagrion puella* (Harvey és Walsh 1993), a *Pyrrhosoma nymphula* (Harvey és Corbet 1985), a *Sympetrum danae* (Mickiels és Dhondt 1991) fajoknál. A

A *Libellula fulva* populációdinamikája

kisebb testméret általában a Zygopteráknál előnyös, mivel itt sokkal fontosabb a manőverező képesség, mint a testméret. (Anholt 1997). Az egyenlőtlen szárnyú szitakötőknél is találunk azonban olyan fajt, ahol a kisebb méret előnyösebb. A *Libellula quadrimaculata* esetében Convey (1989) szerint a kisebb hímek sikereesebbek, ezek tartanak territóriumot, a nagyok azonban nem mutatnak agresszív viselkedést. A szerző ezt azzal magyarázta, hogy a kisebb hímek repülőizomzatának aránya nagyobb a testtömegükhöz képest, így ezek mozgékonyabbak, fordulékonyabbak, tehát eredményesebben küzdhetnek egy területért, a nagyobb hímek pedig, éppen ezen okok miatt, képtelenek territóriumot tartani. És végül a már említett stabilizáló szelekció jegyében említem meg a következő vizsgálatokat. Banks és Thompson (1985) a nem-territoriális *Coenagrion puella* hímeknél mutatta ki, hogy a közepes méretű egyedek a legsikereesebbek. A nagyok általában tovább élnek, a kis termetűekre azonban a magasabb napi párosodási ráta jellemző. Így a szaporodás sikeressége szempontjából a közepes méret a legelőnyösebb. Ezt a jelenséget, a stabilizáló szelekció hatását példásan illusztrálja Fincke (1982) *Enallagma hageni*-val végzett vizsgálata is. Stoks (2000) a *Lestes sponsa* kisszitakötő hímjeinél állapított meg stabilizáló szelekciót.

A populáció méretbeli összetétele nem befolyásolta a hímek közötti interakciók frekvenciáját, amelyre eredményeim szerint csupán a hőmérséklet volt hatással. Ugyanakkor a nagyobb populációban, ahol több nagyobb méretű imágó fordult elő, kevésbé voltak területhűek a territoriális hímek. Mivel mind az egyedsűrűség, mind pedig a testméret hatással lehetett a területhűségre, felmerül a kérdés, hogy valójában mi befolyásolta az egyedek territóriumhoz való ragaszkodását. A mocsári szitakötővel végzett korábbi vizsgálatok során nem találtunk eltérést a területhű és nem területhű hímek potrohmérete között (Nagy és mtsai. 2008), ami arra enged következtetni, hogy jelen esetben valódi hatása az egyedsűrűségnek volt, nem a populációk méretbeli összetételének.

6. Összefoglalás

6.1 Bevezetés és célkitűzések

Kevés gerinctelen csoport bizonyul jobb alanynak a kvantitatív ökológiai vizsgálatok terén, mint a szitakötők (Moore 1953). Ezek a nagyméretű nappali ragadozó rovarok viszonylag kis populációkban élnek, ami kedvez a jelölés-visszafogásos vizsgálatoknak, mivel a néhány száz egyedből alkotott állományokban a visszafogási ráta igen magas lehet (Corbet 1999).

A szitakötőket modellorganizmusokként használják a jelölés-visszafogás módszerek kidolgozásában, mivel őket tanulmányozva viszonylag rövid idő alatt nagy adathalmazok nyerhetők. A jelölés-visszafogási adatokat feldolgozó egyik, klasszikusnak számító módszert (Manly és Parr-módszer) éppen az *Ischnura elegans* kisszitakötőfaj túlélési rátájának kiszámítására fejlesztették ki (Parr 1965). A szitakötők esetében előnyt jelent, hogy könnyű őket megfogni, megjelölni, majd a jelölt egyedeket nyomon követni. Az ivarérett és a frissen kirepült egyedek térben jól elkülönülnek egymástól, és az sem elhanyagolható tény, hogy ezek a rovarok gyakran zárt populációkban vannak jelen, ahol a be- és kivándorlás elhanyagolható (Corbet 1999).

A populációökológia egyrészt a populációk méretével és összetételével, másrészt a dinamikájukat befolyásoló folyamatokkal foglalkozik, ezért az egyik legfontosabb feladata a tanulmányozott állati populációk méretének meghatározása vagy becslése (Nichols és Mtsai. 2000). A populációk abundanciája jelentős térbeli és időbeli ingadozást mutathat, a populációökológia ezek közül leginkább az időbeli változásokkal és az ezek háttérben meghúzódó hatásokkal foglalkozik (Cordero-Rivera és Stoks 2008).

Az agresszív viselkedés és a hímek egyedsűrűsége között fennálló kölcsönös függőséget egyes kutatók egy sűrűségfüggő szabályozó folyamat alapjának tekintik (Corbet 1999). A territoriális fajok esetében a nagy egyedsűrűség befolyásolhatja a párválasztás során fellépő intraspecifikus kompetíciót (Metcalfé és Monaghan 2001). Szitakötők esetében a megváltozott egyedsűrűség hatására gyakoribbá válhatnak a territoriális harcok és a párzás utáni párőrzés, elterjedtebb lehet az erőltetett kopuláció, vagy éppen csökkenhet a védelmezett territóriumok mérete.

Az egyedsűrűség mellett az időjárás is jelentősen befolyásolja a szitakötők territoriális viselkedését. Ezeknek a rovaroknak a termoregulációs képességét, amely abban segíti őket, hogy akár kedvezőtlen időjárási körülmények között is aktívak maradjanak, elsősorban a levegő hőmérséklete, a testméretük és a viselkedési típusuk határozza meg (Corbet 1999). Hőmérsékleti optimumuk 30 °C fok körül van, 25 °C foknál alacsonyabb hőmérsékletnél viszont csökken az aktivitásuk (Jacobs 1955). Meleg nyári napokon,

A *Libellula fulva* populációdinamikája

amikor szélcsend van, nagy az egyedsűrűség a víz mellett, következésképpen gyakoriak a territoriális harcok is.

A hímek territorialitását befolyásoló és általam szintén tanulmányozott harmadik tényező az állatok mérete. Az utóbbi néhány évtizedben számos olyan vizsgálat látott napvilágot, amely a szitakötők testmérete és egyéb fitnesskomponensei (pl. párzási siker, élettartam) között keres összefüggést (Fincke 1984, Tsubaki és Ono 1987, Fincke 1988, Anholt 1991 stb.). A viselkedésökológiában elterjedt álláspont, hogy az ivari szelekció a nagyobb méretű egyedek kiválogatódásának irányába hat, főleg olyan fajok esetében, ahol a nagy testméret előnyt jelent a hímeknél a párosodásban és a nőstényeknél a termékenységben. Evolúciós szempontból nézve a testméret napjainkban is egyike a legfontosabb mérhető jellegeknek, mivel erősen korrelál számos élettani jelleggel és fitnessmutatóval (Blanckenhorn 2000).

A mocsári szitakötővel végzett kutatómunkám során az alábbi célkitűzések megvalósítására törekedtem.

- A populációk bruttó méretének és a napi populációméreteknek a becslése CJS módszerrel.
- Az egyedsűrűség hatásának tanulmányozása a hím szitakötők territoriális és párzási viselkedésére.
 - Annak kiderítése, hogyan hat az időjárás a hímek viselkedésére.
 - A hím szitakötők testméretének az egyedsűrűség függvényében történő elemzése, ill. a testméret és a hímek viselkedése közötti kapcsolat feltárása.

6.2. Anyag és módszer

Kutatómunkámat a 2002 és 2007 között eltelt öt éves időszakban végeztem, két, egymástól tíz km-re található alföldi kisvízfolyás mentén a Bihari-síkon, Hajdú-Bihar megyében. Az első két repülési időszakban az Ártánd melletti Kutas-főcsatorna mentén tanulmányoztam a mocsári szitakötő populációt, a következő három évben pedig a Bojt határában lévő Kis-Körös mentén.

A tanulmányozott faj, a mocsári szitakötő (*Libellula fulva* Müller, 1764), az *Anisoptera* alrendbe, a *Libellulidae* családba, a *Libellula* nembe tartozik. A nőstény és a fiatal hím sárgásbarna, sötét foltokkal, az ivarérett hím potroha hamvas kék, az utolsó három potrohszelvény fekete. Lassan-folyó erek, árkok, kisebb folyók mentén él, rendszerint nagy kolóniákban. Előnyben részesíti a dús emez növényzettel borított, tápanyagokban gazdag víztereket, kerüli azonban a nagyon árnyékos részeket. Lárvája általában két évig fejlődik, a félig bomlott növényi törmelék között mászkál, vagy a vízi növények szárába kapaszkodik. Szinkronirepülésű faj, a repülési időszak rövid, májustól július elejéig tart. A fiatal egyedek egy hét alatt válnak ivaréretté. Territoriális viselkedésű,

A *Libellula fulva* populációdinamikája

a hím a reggeli órákban foglalja el a területet, amelyet egész nap őriz a betolakodóktól. A párzás általában hosszú, a nőstény a nyíltvízbe rakja ragacos tojásait, melyek az üledékben maradnak az előlárva kikeléséig. Magyarországon ritka, általában lassú áramlású kisvízfolyásokra jellemző.

Minden vizsgálati szezonban az ér mentén repülő hímeket jelöltem meg, a jobb szárnyakra alkoholos filctollal (Edding 750) írt számokkal. Az öt év során összesen 1484 hím szitakötőt jelöltem meg. Amikor egy szitakötőt befogtam, digitális tolómérővel lemértem a potroh teljes hosszát, emellett 2007-ben az állatok teljes testhosszát is. A jelölést és a jelölt egyedek visszalátását minden nap reggel 9 és délután 15 óra között végeztük, a szitakötők ugyanis ebben a napszakban jellemezhetőek a legnagyobb aktivitással. Minden visszalátáskor feljegyeztük a jelölt egyed számát, helyzetét a területen belül, reprodukciós állapotát (egyedül van vagy párzókerékben), viselkedési sajátosságait (harcol, járőröző repülést végez, őrzi a nőstényt tojásrakás közben) és a visszalátás pontos időpontját. Annak érdekében, hogy a szitakötők territóriumtartási szokásait és mozgását minél pontosabban fel tudjuk jegyezni, minden vizsgálati időszak elején, a vízparton 5-5 méterenként számozott karókat szúrtunk le.

A területhűség vizsgálatakor azokat a hímeket tekintetem területhűnek, amelyek legalább háromszor visszatértek ugyanarra a 15 méteres partszakaszra. Ez a távolság abból adódott, hogy terepi megfigyelések szerint a mocsári szitakötő hímjei ekkora területen tartanak territóriumot. Minden nap feljegyeztem az időjárási viszonyokat, a hőmérsékletet, de az adatfeldolgozásnál a pontosság érdekében az Országos Meteorológiai Szolgálat hivatalos adatait használtam (az OMSZ engedélyével).

A vizsgálat utolsó évében, 2007-ben, végigkövettem a mocsári szitakötő-állomány szinkronizált kirepülését. Ahhoz, hogy később meg tudjam becsülni, hány egyed repült ki az ér általam vizsgált szakaszán, a hat napig tartó kirepülés minden napján hat 5 méteres partszakaszon összeszedtem az exuviumokat. Ezeket a szakaszokat úgy választottam ki, hogy hűen képviseljék az egész tanulmányozott vízfolyásszakaszt. A kiválasztott részekről minden kirepülési nap délutánján két személy összeszedte az összes exuviumot, majd ezeket megszámláltuk.

Dolgozatom első részében Cormack-Jolly-Seber (CJS) módszer segítségével megbecsültem minden vizsgálati napra az egyedszámokat, valamint minden repülési időszakra a bruttó populációméretet, annak érdekében, hogy a két terület szitakötő-állományainak méretét össze tudjam hasonlítani. A populációméret-beclsés elemzését az R statisztikai nyelv és környezetbe (R Development Core Team 2010) beépített RMark csomag segítségével végeztem, amely a MARK program számításmeneteit használja fel.

Doktori értekezésem második részében arra kerestem választ, hogy miként hat az egyedsűrűség a hímek viselkedésére. Ennek kiderítése érdekében minden vizsgálati napra megállapítottam az egy hímre jutó verekedések és párzások számát, úgy, hogy az egy-egy

A *Libellula fulva* populációdinamikája

napon feljegyzett összes párzások és verekedések számát osztottam a becsült napi egyedszámmal, majd az így kapott verekedési és párzási gyakoriságokat az éves bruttó populációméretnek függvényében hasonlítottam össze. Az adatok normalitását Kolmogorov-Smirnov teszt segítségével tanulmányoztam, míg a varianciák homogenitásának elemzésére a Levene-tesztet alkalmaztam. A populációméretnek a hímek reprodukciós viselkedésére kifejtett hatását lineáris kevert modellel tártam fel. Az elemzéseket az R statisztikai nyelv és környezetben végeztem (R Development. Core Team 2010). A területhűség vizsgálata esetében függetlenségvizsgálatot (χ^2 -teszt) használtam, hogy megállapítsam, függetlenek-e a becsült éves populációméretnek a területhű hímek számától, illetve arányától. Spearman-rangkorrelációt használtam annak a kérdésnek az elemzésére, hogy a területhű hímek egyedszáma és aránya hogyan függ az éves populációmérettől.

A dolgozat harmadik részében arra kerestem választ, hogyan hat a hőmérséklet és a csapadék a napi egyedsűrűsége, a hímek verekedési és párzási szokásaira, valamint a területhűsége. Az adatok normalitásának tesztelésére Kolmogorov-Smirnov tesztet, a varianciák homogenitásának vizsgálatára pedig Bartlett-tesztet használtam. Az elemzéseket többszörös általánosított legkisebb négyzetek (GLS) alapú regresszióval végeztem. Egy kovariánsú lineáris kevert modellt használtam annak kimutatására, hogy a hőmérséklet (kovariáns), a terület (rögzített hatás) és az évek (véletlen hatás) együttesen milyen mértékben hatnak az egy hímre eső napi párzásokra és verekedésekre. A hőmérsékleti értékeknek valamint az egy hímre jutó párzásoknak és verekedéseknek a kapcsolatát Pearson-korrelációval tanulmányoztam. A területhűsége gyakorolt hatásokat Spearman-rangkorrelációval elemeztem.

Az értekezés negyedik részében azt vizsgáltam, hogy van-e eltérés a kisebb, illetve a nagyobb populációban élő egyedek testmérete között, s hogy milyen összefüggés mutatható ki a testméret és a hímek viselkedése között. A hímek potroh méretének összehasonlításakor három potroh méret csoportot hoztam létre. Mivel a hímek több, mint 99,19%-ának a potrohossza 25 mm és 30 mm közötti volt, ezt az intervallumot osztottam fel három egyenlő részre. A hármas felbontás révén megfelelő csoportgyakoriságokat kaptam, vagyis egyetlen csoportban sem fordult elő 5-nél kisebb gyakoriság. Az adatok normalitásának tesztelését Kolmogorov-Smirnov és Shapiro-Wilk tesztelést végeztem. A varianciák homogenitásának tesztelésére F-tesztet (két minta) és Bartlett-tesztet (>2 minta) használtam. A normalitást feltételező statisztikai tesztek esetében a nem normál eloszlású adatsorokat transzformáltam, illetve az esetleges heterogén varianciákra kontrolláltam. A potroh méreteknek a területektől és évektől való függését kevert lineáris modellel (LMM) elemeztem. A potroh méret-csoport gyakoriságok területektől és évektől való függetlenségének vizsgálatára χ^2 -tesztet használtam.

6.3. Eredmények és értékelésük

A CJS módszer segítségével sikeresen becsültem minden terepi napra a víz mellett lévő egyedek számát, valamint minden évre a bruttó populációméretet. Az ártándi populációk szignifikánsan kisebbek voltak, mint a bojti állományok. A populációk napi egyedszáma Ártándon mindkét vizsgálati évben 100 körül mozgott, és végig ezen a szinten maradt, a bruttó éves populációméret pedig 220 egyed volt 2002-ben és 213 egyed 2003-ban. Bojton a napi egyedszám fokozatosan csökkent az első két évben 500 körüliről 100 egyed alá, az utolsó évben pedig 350 körüliről 100 egyed alá. Ez utóbbi területen a bruttó populációméret mindhárom évben 650 egyed fölött volt.

Az utolsó vizsgálati évben elvégzett exuviumszámlálás azt mutatta, hogy a Kis-Körös általam tanulmányozott szakaszán 2007-ben nagyjából tízezer mocsári szitakötő repült ki. Ezt az eredményt a jelölés-visszalátás alapján történt populációméret becsléssel összevetve elmondható, hogy az egyedek 90%-a elpusztult, zsákmányul esett vagy elvándorolt a kirepülés után. A nagyobb arányú elhullásnak az lehet a magyarázata, hogy a szinkronizált kirepülés napjaiban igen hideg, csapadékos volt az időjárás, ami nagyon lelassította a frissen kirepült egyedek száradását, így megnőtt annak az időnek a hossza, ami a lárva vízből való kimászása, és az imágó biztonságos helyre történő repülése között eltelt. Ez idő alatt jelentős madarak általi predációt figyeltem meg, és sok félig kirepült egyed pusztulását tapasztaltam.

A populációméret nem befolyásolta a hímek agresszióját. Ennek az lehet a magyarázata, hogy nagyon magas egyedsűrűségnél megnő annak az időnek a hossza, amit egy hím felkutató repüléssel tölt, és hosszabb lehet a párzás utáni párörzés is, ami jelentős energiabefektetést igényel (Fried és May 1983). Nagyobb populációban, vagyis nagyobb egyedsűrűség mellett a mocsári szitakötő hímjei kevesebbet párzanak, mint kisebb egyedsűrűségnél. Lehetséges, hogy a gyakoribb felkutató repülés az intenzívebb párörzés ad erre a jelenségre is magyarázatot. Ha ugyanis a hímek a párörzésre és/vagy az intenzívebb felkutató és járöröző repülésre fordítják energiájuk nagy részét, kevesebbet tudnak párzani.

A nagyobb populációban kevésbé voltak területhűek a hímek, mint a kisebb populációban. A hímek párzási sikerét jelentősen befolyásoló egyik tényező a területhűség, mivel egy jó minőségű (megfelelő tojásrakóhelyű) territóriumot tartósan birtokló hímnek több alkalma adódik a párzásra, mint egy gyengébb minőségű terület birtokosának (Plaistow és Siva-Jothy 1996), ugyanakkor a hímek területhűségét a párzási siker szintén befolyásolja. Korábbi vizsgálatban Nagy és mtsai. (2008) sikeresen kimutatták, hogy a területhű hímek párzási sikere nagyobb, mint azoké a fajtársaké, akik nem mutatnak területhűséget, s ugyanakkor az is bizonyítást nyert, hogy Ártándon többet párzottak a

A *Libellula fulva* populációdinamikája

hímek, mint Bojton. Elképzelhető, hogy a hímek sikeres kopulációi növelték a területhűségre való hajlamot.

A pázások és a verekedések napi száma szignifikáns gyenge pozitív korrelációban volt a hőmérséklet napi átlagaival, a csapadékmennyiség hatását viszont nem lehetett kimutatni. A magasabb napi hőmérsékleti értékek több esetben is egybeestek a verekedések és a pázások gyakoriságának maximumával. A területhű hímek százalékos aránya nem mutatott szignifikáns összefüggést sem a hőmérsékleti értékekkel, sem a csapadékmennyiséggel. A naponkénti populációméret és a hőmérséklet együttes hatását elemezve a pázások és verekedések naponkénti számára, azt kaptam, hogy a hőmérséklet erősebben befolyásolja a pázások számát, mint az egyedszám, a verekedések számának alakulását viszont csakis a hőmérséklet befolyásolta, az egyedszámnak nem volt rá hatása.

Az egy hímre eső napi pázási gyakoriságok szignifikáns gyenge pozitív korrelációt mutattak a napi átlaghőmérséklettel. Ahogy az előző fejezetben láthattuk, a bruttó populációméret szintén befolyásolta a hímenkénti napi pázási frekvenciát, ami nagyobb populációban kisebb volt. Megvizsgáltam ennek a két tényezőnek az együttes hatását, és azt találtam, hogy a bruttó populációméret erősebben befolyásolja a hímek pázási rátáját, mint a hőmérséklet. A napi átlaghőmérséklet ugyanakkor szignifikáns, bár gyenge hatással van az egy hímre jutó napi verekedési rátára is, amit viszont nem befolyásol a bruttó populációméret. A szitakötők aktivitását a levegő hőmérséklete jelentősen befolyásolja. Termoregulációs képességüket elsősorban a levegő hőmérséklete, a testméretük és a viselkedésük határozza meg (Corbet 1999). Eredményeim szerint a napi átlaghőmérséklet szignifikánsan befolyásolta mind a pázások, mind pedig a territoriális harcok gyakoriságát. A mocsári szitakötő tipikus kiülő (percher) faj, az ilyen fajok termoregulációja elsősorban a naphoz igazított testtartásuktól (May 1976, 1977), a választott mikrohabitatától (Clausnitzer 1996, De Marco 1998) és a fizikai aktivitásuktól függ (De Marco és Resende 2002). Éppen emiatt ezeknek a fajoknak az aktivitása sokkal jobban függ a levegő hőmérsékletétől.

Eredményeim szerint a potroh méretének ismeretében a teljes testhossz 65%-os pontossággal prediktálható. Egyes szerzők szerint (Serrano-Meneses és mtsai. 2007) a potroh méret nem megfelelő fitnessmutató, helyette a teljes testhosszat kell inkább figyelembe venni, ami viszont a torban raktározott zsírmennyiségre utalhat. A szerzők a *Heaterina americana* kisszitakötő hímjeinél mutatták ki, hogy a nagyobb testmérettel rendelkező territoriális hímek több raktározott energiával (zsírral) rendelkeztek, mint a kisebbek. Eredményeim szerint Bojton sokkal gyakrabban fordultak elő nagy és közepes mérettartományba eső potroh méretű hímek, mint Ártádon, ahol a nagy mérettartomány gyakoriságai közel megegyeztek a kis mérettartomány gyakoriságaival. Ennek oka valószínűleg lárvakorban keresendő, mivel az utolsó stádiumú lárva mérete határozza meg a későbbi imágó méretét. Vizsgálataimból egyértelműen kiderült, hogy Bojton nagyobb

A *Libellula fulva* populációdinamikája

méretű mocsári szitakötő-populáció volt jelen, mint Ártándon. Ebből adódóan lehetséges, hogy a lárvakori kompetíció is nagyobb volt Bojton, ami azt eredményezhette, hogy kiszelektálódtak a kisebb méretű lárvák, s megmaradtak a közepesek és a nagyobbak.

Minél többen voltak a közepes és a nagyobb hímek, annál kevesebbet pározottak, de ez az összefüggés nem volt szignifikáns. A hímek közötti interakciók gyakoriságát nem befolyásolta, hogy nagyobb vagy kisebb méretű egyedek alkották-e a populációt. A nagyobb populációkban, ahol több nagyobb méretű imágó fordult elő, kevésbé voltak területhűek a territoriális hímek. Mivel mind az egyedsűrűség, mind pedig a testméret hatással lehetett a területhűsége, felmerül a kérdés, hogy valójában mi befolyásolta az egyedeknek a territóriumhoz való ragaszkodását. A mocsári szitakötővel végzett korábbi vizsgálatok során nem találtunk eltérést a területhű és nem-területhű hímek potrohmérete között (Nagy és mtsai. 2008), ami arra enged következtetni, hogy ebben az esetben valódi hatása az egyedsűrűségnek volt, nem a populációk méretbeli összetételének.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

7. Summary

7.1. Introduction and aims

In quantitative ecology few invertebrates are better study targets than dragonflies and damselflies (Moore 1953). These large sized predator insects live in relatively small populations, which feature enhances their study with mark-recapture methods, because their recapture rates in populations formed by a few hundred individuals could be relatively high (Corbet 1999).

Dragonflies were used as model organisms in the development of mark-recapture methods, because their study yielded in a relatively short period large amount of data. The Manly-Parr method, which is a classic mark-recapture method, was developed for the estimation of survival probability of the damselfly *Ischnura elegans* (Parr 1965). In the case of dragonflies it is an advantage that they can be caught, marked and resighted easily. Adult and freshly emerged individuals are well separated in space, and another, not negligible characteristic of their populations is that they are often closed (Corbet 1999).

Population ecology on one hand deals with the size and composition of populations, on the other deals with those factors that influence their dynamics. Therefore, one of its major goals is the estimation and determination of the size of studied animal populations (Nichols et al. 2000). There is a large variation in the abundances of animal populations in space and time. Population ecology studies cover mostly changes in population size in time, and the mechanisms behind them (Cordero-Rivera and Stoks 2008).

The reciprocal dependence between aggressive behaviour and density of males is considered by several authors the foundation of a density dependent regulatory process (Corbet 1999). In the case of territorial species the high density of individuals can influence the intraspecific competition during mate finding (Metcalf and Monaghan 2001). In dragonflies, as the result of density changes territorial fights, mate guarding, and forced copulations may become more frequent, or even there may be a decrease in the size of the defended territories.

Besides density of individuals weather may be another influencing factor upon the territorial behaviour of dragonflies. The thermoregulatory abilities, which help these insects in staying active even in unfavourable weather conditions, are mainly determined by air temperature, body size and behavioural pattern (Corbet 1999). Their optimal ambient temperature is around 30 °C, while below 25 °C their activity decreases (Jacobs 1955). On warm summer days, when the wind is calm the density of individuals around the water body is high, and, as consequence, territorial fights are frequent.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

A third variable which may affect the territorial behaviour of males and it is also subject of several studies is the body size of these males. Several studies which attempted to describe the relationship of the body size with other fitness components such as mating success or longevity appeared in the last decades (Fincke 1984, Tsubaki and Ono 1987, Fincke 1988, Anholt 1991). The opinion that sexual selection favours larger body size is widespread in behavioural ecology, especially for species in which larger body size is advantageous. In the case of males yields higher mating success, while in the case of females higher fecundity. From the point of view of evolutionary studies, body size is one of the most important measurable characters, because it is in strong correlation with physiological traits and fitness indices (Blackenhorn 2000).

During my studies regarding the *Libellula fulva* I aimed to achieve the following objectives:

- Estimation of yearly and daily population sizes at the two study sites with the CJS method.
- Analysis of the effect of male density on males' territorial and mating behaviour.
- How and to what extent do certain weather conditions affect the males' behaviour?
- Examination of the relationship between the body size and behaviour of males; analysis of the males' body size in the function of their density.

7.2. Study sites, surveyed species and methods

I carried out my studies on two sites located near two lowland creeks, with a distance of 10 km between them, in the Bihar Plain, Hajdú-Bihar County, Hungary between 2002 and 2007. In the first two years I studied a *Libellula fulva* population along the Kutas-Main Channel near village Ártánd, while in the next three years along the Kis-Körös creek in the vicinity of village Bojt.

The studied species, the scarce chaser (*Libellula fulva* Müller, 1764), belongs to the suborder *Anisoptera* (dragonflies), family *Libellulidae* and genus *Libellula*. The female and the freshly emerged male's abdomen are yellow-brown with patches of black. The mature male has a bright blue abdomen, with the last three segments black. It lives usually in greater colonies along slowly flowing lowland streams, floodplains, marshes and smaller rivers. Prefers water bodies covered with dense vegetation characterized by abundant nutrients, but avoids shady places. Its larvae usually develop through two years. Larvae are searching for prey among decaying debris or rest on the underwater stems of the aquatic vegetation. This species emerges synchronized, the flying period is short, and lasts

A *Libellula fulva* populációdinamikája

between May and July. Freshly emerged adults mature during a week. The males are territorial, they occupy the territories during the morning hours and defend them whole day long against any kind of intruders. Mating is usually long; the female oviposits on clear water surfaces. The sticky eggs remain in the debris until the prolarvae hatches. It is a rare species in Hungary, usually is characteristic to slowly flowing small water bodies.

In each study season and site I marked the males with consecutive numbers on their right wings with a permanent marker (Edding 750). During the five years I marked a total number of 1484 males. I measured each marked male's abdomen length with a digital calliper. Besides the abdomen length, in 2007 I measured the total body length too. The mark and the resight of the marked individuals were carried out between 9.00 AM and 3.00 PM, because dragonflies are the most active in this period of the day. At each resight I noted the number of the marked individual, its exact place in the study site, mating status (alone or in mating wheel), behavioural characteristics (in fight, patrolling flight or mate guarding) and the exact time. I began each year of study with placing numbered sticks along the creek every 5 meters in order to achieve precise data regarding territorial habits and exact movement patterns of the dragonflies.

When studying site fidelity of males I considered a male faithful to a defended site when it returned at least three times to the same 15 meter long shore section. This latter distance was based on field observations, namely that scarce chaser males hold territories with this size on the study sites. I recorded each day the weather conditions and the temperature, but for enhanced precision data analysis I used the data provided by the Hungarian Meteorological Service.

In the last year of the study, in 2007, I monitored the synchronized emergence of the *Libellula fulva* population. During each day of the 6 day long emergence I collected the larval cases on six different shore sections. I choose these six sections to represent the whole studied water body.

In the first part of my dissertation I estimated the population sizes for each study day and year with the Cormack-Jolly-Seber (CJS) method, for the comparison of the two populations studied at the two sites. The estimation of population sizes was made with 'RMark' package incorporated into the R language and environment for statistical computing (R Development Core Team 2010) which uses custom scripts to call program MARK.

In the second part of the dissertation I analysed the effect of males' density on their mating behaviour. For this analysis I determined the number of assessed matings (mating frequency) and fights (fight frequency) per individual from the daily number of matings which was divided by the daily estimated population sizes. Then I compared the mating and fight frequency in the function of the yearly population sizes between the two sites. Normality of data was assessed trough Kolmogorov & Smirnov-tests. Homogeneity of

variances was analysed with Levene-test. The effect of population density on the mating behaviour was analysed with linear mixed models. For the data analysis I used the R language and environment for statistical computing (R Development Core Team 2010). For the analysis of site fidelity, for determining if the number and ratio of site faithful males are independent of population densities, I used chi-square test for independence. To answer the question regarding the correlation between the yearly population size and number of site faithful males I used Spearman-rank correlation.

In the third part I studied how the temperature and rainfall affected daily male density, their fight and mating habits and site fidelity. Normality of data was surveyed with Kolmogorov-Smirnov tests. Homogeneity of variances was verified with Bartlett-test. Analyses were carried out with Generalised Least Squares (GLS) regressions. I used a linear mixed effect model with one covariate to examine whether temperature (covariate), sites (fixed effect) and years (random variable) altogether to which degree could affect the mating and fight frequency of males per day. For the analyses of correlations of temperature with mating and fight frequency I used Pearson correlation coefficient, while with site fidelity I used Spearman rank correlation coefficient.

In the fourth part of the dissertation I analysed whether there could be a discrepancy between the body size of males in the smaller and larger populations; and whether there could be any correlation between the body size and behaviour of males. For the comparison of the abdomen length I divided all studied males in three groups, based on their abdomen length. Because more than 99.19% of the males were between 25 mm and 30 mm, I divided this range in three equal parts. As the result of this division I obtained three groups with proper frequencies, namely all three groups had no frequencies below five. Normality of data was assessed through Kolmogorov-Smirnov and Shapiro-Wilk-tests. Homogeneity of variances was verified with F-tests for comparison of two variances and Bartlett-tests for comparison of more than two variances. For the statistical analyses which assume normal distribution of data, I used transformations in the case of deviation from normality, and in the case of heteroscedasticity I controlled on heterogenic variances. The relationship of abdomen length with sites and years was analysed with linear mixed effect models (LMM). The independence of the abdomen-size group frequencies from sites and years was analysed with chi-square test.

7.3. Results and discussion

I estimated successfully the *Libellula fulva* population along the creek sections for each day and year by applying the CJS method. The populations near Ártánd were significantly smaller than the populations near Bojt. The daily estimated population sizes near Ártánd varied around 100 individuals, though it didn't exceed this number in years. In

A *Libellula fulva* populációdinamikája

2002 the yearly population consisted of 220 individuals while in 2003 included 213. At the site near Bojt the estimated daily population sizes gradually decreased below 100 during the first two years (500, and 350 males initially). At the site near Bojt the yearly population exceeded 650 individuals during all three years. When examining the larval cases in the last year of the study (2007) I have found that the scarce chaser population at the creek section included approximately 10,000 individuals. Comparing this value with the population size estimation it can be concluded that 90% of the emerged individuals died, became prey or dispersed after emergence. Considering this high percent of loss I have presumed that, at the time of the synchronized emergence, the maturing of freshly emerged individuals was considerably slowed down by the daily low temperatures and the rainy weather, which thus lengthened the period between emergence and arrival to a secure place for maturation. During this period I observed both significant bird predation and loss among the partially emerged individuals.

The density of males did not affect their intraspecific aggression. The explanation may be due to the lengthening of the period spent by a male on patrolling and mate guarding at higher individual densities, which assumes also a higher energy investment and involves the decrease of fight frequency, as compared to lower densities (Fried and May 1983). This way the fight frequencies in the case of both high and low densities will have similar/equal values. At higher population densities males mate less than at lower ones. This phenomenon may be due to both the increase in frequency of the patrolling flights and to the intensity of mate guarding. Males will mate less if they invest more energy in more intensive mate guarding and/or in patrolling flights.

In the case of the larger population the site fidelity of males decreased as compared to the smaller population. Site fidelity is one of the main factors influencing the mating success of males, because a male defending a better territory (with adequate oviposition sites) for a longer period has more opportunities to mate than another male defending a territory with inferior qualities (Plaistow and Siva-Jothy 1996). At the same time, the site fidelity of males is also influenced by their mating success. In a previous study, Nagy *et al.* (2008) demonstrated that the mating success was higher in the case of site-faithful males in the case of those which did not show site fidelity at all. Furthermore, they gave evidence of the fact that at the site near Ártánd males mated more than on the site near Bojt. It can be supposed that the successful copulations of males increased their inclination to site fidelity.

The frequencies of matings and fights showed a weak significantly positive correlation with the daily mean temperatures; there was no significant correlation with rainfall. In many cases, the daily mean temperature values coincided with the maxima of frequencies of mating and fights. The percentage of site-faithful males did not show significant correlations with neither daily temperature values nor with rainfall quantity. Analysing the joint effect of the daily estimated population sizes and the mean

A *Libellula fulva* populációdinamikája

temperatures on the mating and fight frequencies, I have found that temperature had a higher impact on mating frequency than population size. In the case of fights only the temperature showed a significant effect, while population size didn't matter. Mating frequency per one male also showed weak but significant positive correlation with daily mean temperatures. As presented in the previous section, the yearly population size also affected the mating frequency per one male, which was lower in the larger population. When analysing the joint effects of these both factors I found that mating frequency per one male is more influenced by yearly population size than by temperature values. Furthermore, the daily mean temperature has a weak, but significant effect on the fight frequency per one male, while the yearly population size has no effect at all in this regard.

The activity of dragonflies is considerably affected by the air temperature. Their thermoregulation depends on air temperature, their body size and behaviour (Corbet 1999). According to my results, the daily mean temperature had a significant effect on the frequencies of mating and territorial fights. The scarce chaser is a typical percher dragonfly species; as such, its thermoregulation depends the following: their sun position-related body posture (May 1976, 1977), the occupied microhabitat (Clausnitzer 1996, De Marco 1998) and the intensity or frequency of moving activities (De Marco and Resende 2002). Because of these factors, the activity of the species depends on the air temperature to a greater extent.

According to my findings the abdomen size predicts the whole body length with a 65% precision. Regarding Serrano-Meneses et al. (2007) the abdomen length is not an adequately measurable fitness component. Instead of abdomen length, they propose the total body length, which may point to the thoracic fat reserves (energy resources). They showed that in the case of the damselfly *Heaterina americana* larger territorial males have more fat reserves than smaller ones. The number of larger and medium sized males was higher in the site near Bojt than near Ártánd, where the frequency of larger males corresponded with the frequency of smaller ones. The reason for this difference may be due to the fact that the body size of the adults is defined by those of the last instar larvae. Based on my studies it is obvious that the site near Bojt consisted of a larger *Libellula fulva* population than the site near Ártánd. The difference may be due to the fact that the competition between larvae at the site near Bojt favoured the selection of larger and medium sized males. This is the reason why we found so few smaller sized adults on site.

With regard to the effect of body size on male behaviour I have found that the size had a negative but not significant correlation with mating frequency. With regard to abdomen-size group frequencies, body size did not alter the frequency of intraspecific interactions. Territorial males were less site-faithful in the larger populations, where larger males occurred. Because both male density and body size may have an effect on site fidelity, the question is which of the factors may have a bigger influence on site fidelity.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Previous studies revealed no discrepancies between the abdomen size of site-faithful and unfaithful males (Nagy *et al.* 2008); this leads us towards the conclusion that in the actual study density may have a higher impact than the body size composition of the populations.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

8. Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom férjemnek, dr. László Zoltánnak, a terepmunkában és az adatelemzésben nyújtott pótolhatatlan segítségéért, valamint a biztató szavaiért.

Köszönöm témavezetőmnek, dr. Dévai György professzor úrnak a munkámba vetett bizalmat. Az ő személyének meghatározó szerepe volt ökológiai szemléletmódom alakulásában és szakmai fejlődésemben.

Külön köszönet illeti dr. Szállassy Noémit, aki a szitakötők csodálatos világába bevezetett, és az évek során mindig mellettem állt hasznos tanácsaival. Az általam is használt vizsgálati módszert Bárdosi Erikával ketten fejlesztették ki, a mocsári szitakötővel Ártándon több éven át folytatott kutatómunkájuk során.

Nagy hálával tartozom Tóth Adriennek a terepmunkában nyújtott segítségért, és az erkölcsi támogatásért. Köszönet illeti Varga Zoltán Ádámot aki nagyszerű, lelkes szakdolgozóm volt, és akinek segítségével a terepmunkám során pótolhatatlannak bizonyult. Szeretném kifejezni köszönetemet az Orosz családnak és a Pető családnak, akik a terepmunka alatt a szállásomról gondoskodtak.

Szeretnék köszönetet mondani továbbá a Hidrobiológiai Tanszék minden munkatársának, külön kiemelve a doktorandusz hallgatókat. És nem utolsósorban szeretnék köszönetet mondani a szüleimnek, akik útnak indítottak, és az úton végig bíztattak, segítettek.

Kutatásaimhoz és tanulmányaimhoz támogatást nyújtott az Universitas Alapítvány, a Magyar Köztársaság Oktatási Minisztériuma és az Erdélyi Magyar Ösztöndíj Tanács.

Az időjárás adatokat az Országos Meteorológiai Szolgálat szolgáltatta.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

9. Irodalomjegyzék

Akaike, H. (1973): Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Pp. 267–281. *In*: B. N. Petrov és F. Csaki (szerk.): Second International Symposium on Information Theory. Budapest: Akadémiai Kiadó.

Alcock, J. (1983): Territoriality by hilltopping males of the great purple hairstreak, *Altides halesus* (Lepidoptera, Lycaenidae): convergent evolution with a pompilid wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 57–62.

Alcock, J. (1987): The effects of experimental manipulation of resources on the behavior of two calopterygid damselflies that exhibit resource-defence polygyny. *Canadian Journal of Zoology* 65: 2475–2482.

Alcock, J. (1989): Annual variation in the mating system of the dragonfly *Paltothemis lineatipes* (Anisoptera: Libellulidae). *Journal of Zoology* 218: 597–602.

Alcock, J. (1993): Differences in site fidelity among territorial males of the carpenter bee *Xylocopa varipuncta* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Behaviour* 125: 199–217.

Alonso-Pimentel, H., Papaj, D. R. (1996): Operational sex ratio versus gender density as determinants of copulation duration in the walnut fly, *Rhagoletis juglandis* (Diptera: Ephritidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 171–180.

Anderson, D. R., Burnham, K. P., White, G. C. (1994): AIC model selection in overdispersed capture-recapture data. *Ecology* 75: 1780–1793.

Andersson, M. (1994): Sexual selection. Princeton (NJ): Princeton University Press, New Jersey.

Anholt, B. R. (1990): Size-biased dispersal prior to breeding in a damselfly. *Oecologia* 83: 385–387.

Anholt, B. R. (1991): Measuring selection on a population of damselflies with a manipulated phenotype. *Evolution* 45(5): 1091–1106.

Anholt, B. R. (1997): Sexual size dimorphism and sex-specific survival in adults of the damselfly. *Ecological Entomology* 22: 127–132.

Askew, R. R. (2004): The dragonflies of Europe, revised edition. Harley Books, Colchester, England, 160 pp.

Bailey, N. T. J. (1952): Improvements in the interpretation of recapture data. *Journal of Animal Ecology* 21: 120–127.

Banks, M. J., Thompson, D. J. (1985): Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour* 33: 1175–1183.

Blanckenhorn, W. U. (2000): The evolution of body size: what keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology* 75(4): 385–407.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Boano, G., Rolando, A. (2003): Aggressive interactions and demographic parameters in *Libellula fulva* (Odonata, Libellulidae). Italian Journal of Zoology 70: 159–166.

Borror, D. J. (1934): Ecological studies of *Argia moesta* Hagen (Odonata: Coenagrionidae) by means of marking. Ohio Journal of Science 34: 97–108.

Brooks, S. (2004): Field guide to the dragonflies and damselflies of Great Britain and Ireland. British Wildlife Publishing, 138 pp.

Brown, J. L., Orians, G. H. (1970): Spacing patterns in mobile animals. Annual Review of Ecological Systems 1: 239–262.

Burnham, K. P., Anderson, D. R. (2002): Model selection and inference: a practical information-theoretic approach, 2nd ed. Springer.

Burnham, K. P., Anderson, D. R., White, G. C., Brownie, C., Pollock, K. P. (1987): Design and analysis of methods for fish survival experiments based on release–recapture. American Fisheries Society Monograph 5: 1–437.

Burnham, K. P., White, G. C., Anderson, D. R. (1995): Model selection strategy in the analysis of capture recapture data. Biometrics 51: 888–898.

Buskirk, R. E., Sherman, K. J. (1985): The influence of larval ecology oviposition and mating strategies in dragonflies. The Florida Entomologist 68: 39–51.

Campanella, P. J. (1975): The evolution of mating systems in temperate zone dragonflies (Odonata: Anisoptera) II. *Libellula luctuosa* (Burmeister). Behaviour 54: 278–310.

Choquet, R., Lebreton, J. D., Gimenez, O., Reboulet, A. M., Pradel, R. (2009): U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPTURE-REcapture data. Ecology 80: 1071–1074.

Clausnitzer, V. (1996): Territoriality in *Notiothemis robertsi* Fraser (Anisoptera: Libellulidae). Odonatologica, 25: 335–345.

Conner, J. (1989): Density-dependent sexual selection in the fungus beetle, *Bolitotherus cornutus*. Evolution 43: 1378–1386.

Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano, J., Jiménez-Cortés, G. J., Juárez-Valdez, N., Lanz-Mendoza, H., Córdoba-Aguilar, A. (2009): Spatial and temporal population differences in male density and condition in the American rubyspot, *Hetaerina americana* (Insecta: Calopterygidae). Ecological Research 24: 21–29.

Convey, P. (1989): Influences on the choice between territorial and satellite behaviour in male *Libellula quadrimaculata* Linn. (Odonata: Libellulidae). Behaviour 109: 125–141.

Cooch, E., White, G. (2006): Program MARK: A Gentle Introduction. Fifth Edition. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Corbet, P. S. (1952): An adult population study of *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer): (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Animal Ecology* 21: 206–222.

Corbet, P. S. (1999): *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester.

Cordero, A. (1999): Forced copulations and female contact guarding at a high male density in a calopterygid damselfly. *Journal of Insect Behavior* 12 (1): 27–37.

Cordero Rivera, A., Pérez, F. J. E. (1998): Mating frequency, population density and female polychromatism in the damselfly *Ischnura graellsii*: an analysis of four natural populations. *Etología* 6: 61–67.

Cordero, A. és Andrés, J. A. (1999): Lifetime mating success, survivorship and synchronized reproduction in the damselfly *Ischnura pumilio* (Odonata: Coenagrionidae). *International Journal of Odonatology* 2(1): 105–114.

Cordero, A. és Andrés, J. A. (2002): Male coercion and convenience polyandry in a calopterygid damselfly. *Journal of Insect Science* 2.14.

Cordero-Rivera, A., Stoks, R. (2008): Mark–recapture studies and demography. *In: Córdoba-Aguilar, A. (szerk.): Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research* ed. Oxford University Press, Oxford.

Córdoba-Aguilar, A. (1994): Adult survival and movement in males of the damselfly *Hetaerina cruentata* (Odonata: Calopterygidae). *Florida Entomologist* 77: 256–264.

Córdoba-Aguilar, A., Uhía, E., Cordero Rivera, A. (2003): Sperm competition in Odonata (Insecta): the evolution of female sperm storage and rivals' sperm displacement. *Journal of Zoology* 261: 381–398.

Craig, C. C. (1953): On the utilization of marked specimens in estimating populations of flying insects. *Biomterika* 40: 170–176.

Darwin, C. (1859): *The origin of the species*. Facsimile of the first edition, 1964. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

De Marco Jr., P. (1998): The Amazonian Campina dragonfly assemblage: Patterns in microhabitat use and behavior in a foraging habitat. *Odonatologica* 27: 239–248.

De Marco Jr., P., Resende, D. C. (2002): Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica* 31: 129–138.

De Marco Jr., P., Latini, A., Ribeiro, P. H. E. (2002): Behavioural ecology of *Erythemis plebeja* (Burmeister) at a small pond in Southeastern Brazil (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 31(3): 305–312.

De Marco Jr., P., Latini, A. O., Resende, D. C. (2005): Thermoregulatory constraints on behavior: patterns in a neotropical dragonfly assemblage. *Neotropical Entomology* 34(2): 155–162.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Dévai, Gy., Miskolczi, M., Olajos, P. (1998): Biodiverzitás-monitorozás szitakötőkkel (Odonata). Hidrológiai Közlöny 78(5-6): 369–371.

Dévai, Gy., Tóth, A., Nagy, S., Wittner, I., Miskolczi, M. (1998): Vélemény és javaslat ökológiai és természetvédelmi szempontból a Kutas-főcsatorna áthelyezéséről az ártándi kavicsbánya bővítéséhez. Kézirat. KLTE TTK Ökológiai Tanszéke, Élővilágvédelmi és Konzervációökológiai Részleg, Debrecen, 12 pp., 5 térkép, 5 táblázat, 6 fényképtábla.

Dolný, A., Matějka, P. (2007): A contribution to population biology of *Libellula fulva* (Odonata: Libellulidae) on coal sludge sedimentation pond (Karviná - The Czech Republic). Ekológia 26: 341–351.

Falck, J., Johansson, F. (2000): Patterns in size, sex ratio and time at emergence in a south swedish population of *Sympetrum sanguineum* (Odonata). Aquatic Insects 22(4): 311–317.

Fincke, O. M. (1982): Lifetime mating success in a natural population of the damselfly, *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae). Behavioral Ecology and Sociobiology 10: 293–302.

Fincke, O. M. (1984): Giant damselflies in a tropical forest: reproductive biology of *Megaloprepus coerulatus* with notes on *Mecistogaster* (Zygoptera: Pseudostigmatidae). Advances in Odonatology 2: 13–27.

Fincke, O. M. (1985): Alternative mate-finding tactics in a non-territorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). Animal Behaviour 33: 1124–1137.

Fincke, O. M. (1988): Sources of variation on lifetime reproductive success in a nonterritorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). Pp. 24–43. In: Clutton-Brock, T.H. (szerk.): Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems. University of Chicago Press, Chicago.

Fincke, O. M. (1992): Consequences of larval ecology for territoriality and reproductive success of a neotropical damselfly. Ecology 73: 449–462.

Fincke, O. M. (1994a): On the difficulty of detecting density-dependent selection on polymorphic females of the damselfly *Ischnura graellsii*: failure to reject the null hypothesis. Evolutionary Ecology 8: 328–329.

Fincke, O. M. (1994b): Population regulation of a tropical damselfly in the larval stage by food limitation, cannibalism, intraguild predation and habitat draying. Oecologia 100: 118–127.

Fincke, O. M., Waage, J. K., Koenig, W. D. (1997): Natural and sexual selection components of odonate mating patterns. Pp. 58–74. In: Choe, J. C. és Crespi, B. J. (szerk.): The evolution of mating systems in insects and arachnids. Cambridge University Press, Cambridge, England.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Fincke, O. M., Hadrys, H. (2001): Unpredictable offspring survivorship in the damselfly *Megaloprepus coerulatus* shapes parental strategies, constrains sexual selection, and challenges traditional fitness estimates. *Evolution* 55: 653–664.

Forsyth, A., Montgomerie, R. D. (1987): Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21: 73–81.

Fraser, A. M., Herman, T. B. (1993): Territorial and reproductive behavior in a sympatric species complex of the neotropical damselfly *Cora selys* (Zygoptera: Polythoridae). *Odonatologica* 22: 411–429.

Fried, C. S., May, M. L. (1983): Energy expenditure and food intake of territorial male *Pachydiplax longipennis* (Odonata: Libellulidae). *Ecological Entomology* 8: 283–292.

Goldsmith, S. K., Alcock, J. (1993): The mating chances of small males of the cerambycid beetle *Trachyderes mandibularis* differ in different environments (Coleoptera, Cerambycidae). *Journal of Insect Behavior* 6: 351–60.

Gribbin, D., Thompson, D. J. (1991): The effects of size and residency on territorial disputes and short term mating success in the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulger) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Animal Behavior* 41: 689–695.

Hamilton, L. D., Montgomerie, R. D. (1989): Population demography and sex ratio in a Neotropical damselfly (Odonata: Coenagrionidae) in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 5: 159–171.

Harvey, I. F., Corbet, P. S. (1985): Territorial behavior of larvae enhances mating success of male dragonflies. *Animal Behavior* 33: 561–565.

Harvey, I. F., Walsh, K. J. (1993): Fluctuating asymmetry and lifetime mating success are correlated in males of the damselfly *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecological Entomology* 18(3): 198–202.

Heinrich, B., Casey, T. M. (1978): Heat transfer in dragonflies: 'Fliers' and 'perchers'. *Journal of Experimental Biology* 74: 17–36.

Higashi, K. (1969): Territoriality and dispersal in the population of dragonfly, *Crocothemis servilia* Drury (Odonata: Anisoptera). *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)* 5: 95–113.

Higashi, K., Uéda, T. (1982): Territoriality and movement pattern in a population of *Calopteryx cornelia* (Selys) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 11(2): 129–137.

Hilton, D. F. J. (1984): Reproductive behavior of *Leucorrhinia hudsonica* (Odonata: Libellulidae). *Journal of Kansas Entomological Society* 57: 580–590.

Hines, J. E. (1996): RDSURVIV User's Manual. Biological Resources Division, USGS, Laurel, MD, USA.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Hinneking, B. O. N. (1987): Population dynamics of *Ischnura e. elegans* (Vander Linden) (Insecta: Odonata) with special reference to morphological colour changes, female polymorphism, multiannual cycles and their influence on behaviour. *Hydrobiologia* 146: 3–31.

Honek, A. (1993): Intraspecific variation in body size and fecundity in insects – a general relationship. *Oikos* 66: 483–492.

Howard, E. H. (1920): *Territory in Bird Life*. New York: Atheneum.

Jacobs, M. E. (1955): Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology* 36: 566–586.

Jakob, E. M., Porter, A. H. és Uetz, G. W. (2001): Site fidelity and the costs of movement among territories: an example from colonial web-building spiders. *Canadian Journal of Zoology* 79: 2094–2100.

Kaiser, H., Poethke, H. J. (1984): Analyse und simulation eines Paarrungssystems von Libellen. I. Beobachtungsdaten und Simulationsmodell. *In: Corbet, P. S. (1999): Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester.

Kaufmann, J. H. (1983): On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Reviews* 58: 1–20.

Kéry, M., Juillerat, L. (2004): Sex ratio estimation and survival analysis for *Orthetrum coerulescens* (Odonata, Libellulidae). *Canadian Journal of Zoology* 82: 399–406.

Koenig, W. D. (1990): Territory size and duration in the white-tailed skimmer *Plathemis lydia* (Odonata: Libellulidae). *Journal of Animal Ecology* 59: 317–334.

Koenig, W. D., Albano, S. S. (1985): Patterns of territoriality and mating success in the white-tailed skimmer *Plathemis lydia* (Odonata: Anisoptera). *American Midland Naturalist* 114: 1–12.

Koenig, W. D., Albano, S. S. (1987): Lifetime reproductive success, selection, and the opportunity for selection in the white-tailed skimmer *Plathemis lydia* (Odonata: Libellulidae). *Evolution* 41: 22–36.

Krebs, C. J. (1998): *Ecological Methodology* (2nd edition). Addison-Wesley.

Laake, J., Rexstad, E. (2008): RMark {an alternative approach to building linear models in MARK. *In: Cooch, E., White, G. C. (szerk.): Program MARK: A Gentle Introduction*.

LeCren, E. D. (1965): A note on the history of mark-recapture population experiments. *Journal of Animal Ecology* 34: 453–454.

Lawrence, W. S. (1987): Dispersal: an alternative mating tactic conditional on sex ratio and body size. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21: 367–373.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Lebreton, J. D., Burnham, K. P., Clobert, J., Anderson, D. R. (1992): Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs* 62: 67–118.

Macagno, A. L. M., Boano, G., Palestini, C., Stassi, M., Rolando, A. (2008): Movement and demographics of *Libellula fulva* (Odonata, Libellulidae). *Environmental Entomology* 37(5): 1145–1153.

Marden, J. H., Cobb, J. R. (2004): Territorial and mating success of dragonflies that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. *Animal Behaviour* 68: 657–665.

Marden, J. H., Waage, J. K. (1990): Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour* 39: 954–959.

Mathavan, S. (1975): Ecophysiological studies in chosen insects (Odonata: Anisoptera). DrT, Madurai Univ., India. In: Corbet, P. S. (1999): *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books, Colchester.

May, M. L. (1976): Thermoregulation in adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs* 46: 1–32.

May, M. L. (1977): Thermoregulation and reproductive activity in tropical dragonflies of the genus *Micrathyria*. *Ecology* 58: 787–798.

May, M. L. (1979): Insect thermoregulation. *Annual Review of Entomology* 24: 313–349.

May, M. L. (1980): Temporal activity patterns of *Micrathyria* in Central America (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 9: 57–74.

May, M. L. (1991): Thermal adaptations of dragonflies, revisited. *Adv. Odonat.* 5: 71–88.

McLain, D. K. (1992): Population density and the intensity of sexual selection on body length in spatially or temporally restricted natural populations of a seed bug. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 30: 347–356.

McLain, D. K., Boromisa, R. D. (1987): Male choice, fighting ability, assortative mating and the intensity of sexual selection in the milkweed longhorn beetle *Tetraopes-Tetraophthalmus* (Coleoptera Cerambycidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20: 239–246.

McVey, M. E. (1988): The opportunity for sexual selection in a territorial dragonfly, *Erythemis simplicollis*. Pp. 44–58. In: Clutton-Brock, T.H. (szerk.): *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems*. University of Chicago Press, Chicago.

Metcalf, N. B., Monaghan, P. (2001): Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology and Evolution* 16: 254–260.

Mickiels, N. K., Dhondt, A. A. (1989): Effects of emergence characteristics on longevity and maturation in the dragonfly *Sympetrum danae* (Anisoptera: Libellulidae). *Hydrobiologia* 171: 149–158.

Mickiels, N. K., Dhondt, A. A. (1991): Differences in male and female activity patterns in the dragonfly *Sympetrum danae* (Sulzer) and their relation to mate-finding (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 18(4): 349–364.

Miller, P. L. (1983): The duration of copulation correlates with other aspects of mating behaviour in *Orthetrum chrysostigma* (Burmeister) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 12: 227–238.

Miura, T., Takahashi, R. M., Stewart, R. J. (1990): Estimation of absolute numbers of damselfly nymphs (Odonata: Coenagrionidae) by dipper sampling in California rice fields with seasonal, spatial distributions and vegetation association. *Journal of the American Mosquito Control Association* 6(3): 490–495.

Moore, A. J. (1987): The behavioral ecology of *Libellula luctuosa* (Burmeister) (Anisoptera: Libellulidae): I. Temporal changes in the population density and the effects on male territorial behavior. *Ethology* 75: 246–254.

Moore, A. J. (1989): The behavioral ecology of *Libellula luctuosa* (Burmeister) (Odonata: Libellulidae): III. Male density, OSR, and male and female mating behavior. *Ethology* 80: 120–136.

Moore N. W. (1952): On the so-called territories of dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Behavior* 4: 85–99.

Moore, N. W. (1953): Population density in adult dragonflies (Odonata-Anisoptera). *Journal of Animal Ecology* 22 (2): 344–359.

Moore, N. W. (1962): Population density and atypical behaviour in male odonata. *Nature* 194: 503–504.

Moore, N. W. (1964): Intra- and interspecific competition among dragonflies (Odonata). *Journal of Animal Ecology* 33: 49–71.

Moore, N. W. (1983): Territorial behaviour in the genus *Megalagrion* (McLachlan) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 12: 87–92.

Moore, N. W. (1991): The development of dragonfly communities and the consequences of territorial behavior: A 27 year study on small ponds at Woodwalton Fen, Cambridgeshire (England), UK. *Odonatologica* 20(2): 203–232.

Müller, Z., Dévai, Gy., Miskolczi, M., Kiss, B., Tóth, A., Nagy, S., Grigorszki, I., Jakab, T. (2000): A szitakötők, mint az élőhelyi heterogenitás indikátorainak vizsgálata a Tisza-hullámtér Tiszabercel és Gávavencsellő közötti szakaszán. *Hidrológiai Közöny* 80 (5-6): 373–376.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Nagy, B., Székely, A., Szállassy, N. (2005): Site fidelity and fluctuating asymmetry in males of *Libellula fulva* (Odonata: Libellulidae). *Entomologica Romanica* 10: 59–64.

Nagy, H. B., Szállassy, N., Tóth, G., László, Z., Székely, A., Dévai, Gy. (2006): Az egyedsűrűség növekedésnek hatása a mocsári szitakötő (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae) hímjeinek viselkedésére. *Hidrológiai Közlöny*, 86(6): 79–81.

Nagy, H. B., Szállassy, N., Dévai, Gy. (2008): Site fidelity, satellite tactics and mating success in *Libellula fulva* Müller (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 37(3): 203–211.

Nagy, H. B., Varga, Z., László, Z., Szállassy, N., Dévai, Gy. (2009): Impact of different population size on male behaviour in *Libellula fulva* (Odonata: Libellulidae). *Proceedings of the International Association of Theoretical and Applied Limnology*. 30(8): 1242–1244.

Newton, I., Marquiss, M. (1982): Fidelity to breeding area and mate in sparrowhawks *Accipiter nisus*. *Journal of Animal Ecology* 51: 327–341.

Nichols, J. D., Hines, J. E., Lebreton, J. D., Pradel, R. (2000): Estimation of contributions to population growth: a reverse-time capture–recapture approach. *Ecology* 81(12): 3362–3376.

Pajunen, V. I. (1962): Studies on the population ecology of *Leucorrhinia dubia* V. d. Lind. (Odonata: Libellulidae). *Annales Zoologici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae „Vanamo”* 24(4): 1–79.

Pajunen, V. I. (1966): The influence of population density on the territorial behaviour of *Leucorrhinia rubicunda*. *Annales Zoologici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae* 3: 40–52.

Parr, M. J. (1965): A population study of a colony of imaginal *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Odonata: Coenagrionidae) at Dale, Pembrokeshire. *Field Study* 2: 237–282.

Parr, M. J. (1980): Territorial behavior of the african libellulid *Orthetrum julia* Kirby (Anisoptera). *Odonatologica* 9: 75–99.

Parr, M. J. (1983): An analysis of territoriality in libellulid dragonflies (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 12: 39–57.

Pezalla, V. M. (1979): Behavioral ecology of the dragonfly *Libellula pulchella* Drury (Odonata: Anisoptera). *American Midland Naturalist* 102: 1–22.

Pinheiro, J. C., Bates, D. M. (2000): Mixed-Effects Models. *In: S and S-PLUS, Statistics and Computing Series*, Springer-Verlag, New York, NY.

Plaistow, S. J., Siva-Jothy, M. (1996): Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 236: 1233–1239.

R Development Core Team (2010): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.

Robert, P. A. (1958): Les Libellules (Odonates). Delachaux et Niestlé, Neuchatel & Paris, 364 pp.

Robinson, J. V. (1983): Effects of water mite parasitism on the demographics of an adult population of *Ischnura posita* (Hagen) (Odonata: Coenagrionidae). American Midland Naturalist 109(1): 169–174.

Rokuyama, M. (1963): Late season emergence of *Pentala flavescens* Fabricius. IJ ES, Tombo 6:11. In: Corbet, P. S. (1999): Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. Harley Books, Colchester.

Sandell, M., Liberg, O. (1992): Roamers and stayers: a model on male mating tactics and mating systems. The American Naturalist 139: 177–189.

Serrano-Meneses, M. A., Córdoba-Aguilar, A., Méndez, V., Layen, S. J., Székely, T. (2007): Sexual size dimorphism in the American Rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. Animal Behaviour 73(6): 987–997.

Sherman, K. J. (1983): The adaptive significance of postcopulatory mate guarding in a dragonfly, *Pachydiplax longipennis*. Animal Behaviour 31: 1107–1115.

Shields, W. M. (1984): Factors affecting nest and site fidelity in Adirondack barn swallows (*Hirundo rustica*). Auk 101: 780–789.

Sokolovska, N., Rowe, L., Johansson, F. (2000): Fitness and body size in mature odonates. Ecological Entomology 25: 239–248.

Stoks, R. (2000): Components of lifetime mating success and body size of males of a scrambling damselfly. Animal Behaviour 59: 339–348.

Suhonen, J., Rantala, M. J., Honkavaara, J. (2008): Territoriality in odonates. In: Córdoba-Aguilar, A. (szerk.): Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research, Oxford Univ. Press, Oxford.

Sutherland, W. J. (2006): Ecological Census Techniques. Second edition. Cambridge University Press. Cambridge.

Szállassy, N., Szabó, D. Z., Bárdosi, E., Szép, T., Dévai, Gy. (2002): Survival, fluctuating asymmetry and mating success in male *Libellula fulva* (Anisoptera: Libellulidae). Odonatologica 32(2): 143–151.

Switzer, P. V. (1997a): Past reproductive success affects future habitat selection. Behavioral Ecology and Sociobiology 40: 307–312.

Switzer, P. V. (1997b): Factors influencing the site fidelity of a territorial animal, *Perithemis tenera*. Animal Behaviour 43(4): 865–877.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Thompson, D. J. (1990): On the biology of the damselfly *Nososticta kalumburu* Watson and Theischinger (Zygoptera: Protoneuridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 40(4): 347–356.

Thompson, D. J., Fincke, O. M. (2002): Body size and fitness in Odonata, stabilizing selection and a meta-analysis too far? *Ecological Entomology* 27: 378–384.

Thornhill, R., Alcock, J. (1983): *The evolution of insect mating systems*. Cambridge, Massachusetts Harvard University Press.

Tsubaki, Y., Ono, T. (1986): Competition for territorial sites and alternative mating tactics in the dragonfly *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Behaviour* 97: 234–252.

Tsubaki, Y., Ono, T. (1987): Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Animal Behavior*, 35:518–525.

Tsubaki, Y., Ono, T. (1995): On the cue for male territorial site selection in the dragonfly, *Nannophya pygmaea*: A field experiment. *Journal of Ethology* 13: 105–111.

Ubukata, H. (1975): Life history and behavior of a corduliid dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys. II. Reproductive period with special reference to territoriality. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. ser. VI. Zoology.* 19: 812–833.

Uéda, T. (1979): Plasticity of the reproductive behaviour in a dragonfly, *Sympetrum parvulum* Barteneff, with reference to the social relationship of males and the density of territories. *Researches on Population Ecology* 21: 135–152.

Uéda, T. (1980): Males' site selection process and mating success in a damselfly, *Cercion calamorum*. *Abstr. Pap. 16th Int. Cong. Entomol., Kyoto: 140. (OdA 2957.)*

Újhelyi, S. (1957): Szitakötők (Odonata): in *Magyarország Állatvilága (Fauna Hungariae)*. V. kötet, 6. füzet, Akadémiai Kiadó, Budapest, 45 pp.

Waage, J. (1979): Adaptive significance of postcopulatory guarding of mates and nonmates by male *Calopteryx maculata* (Odonata). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6: 147–154.

Welch, H. E. (1960): Effects of protozoan parasites and commensals on larvae of the mosquito *Aedes communis* (DeGeer) (Diptera: Culicidae) at Churchill, Manitoba. *Journal of Insect Pathology* 2: 386–395.

White, G. C., Anderson, D. R., Burnham, K. P., Otis, D. L. (1982): Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations. Technical report LA-8787-NERP of Los Alamos National Laboratory, Los Alamos, New Mexico.

White, G. C., Burnham, K. P. (1999): Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 (Suppl.): 120–139.

Wildermuth, H. (1991): Behaviour of *Perithemis mooma* Kirby at the oviposition site (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 20: 471–478.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Wildermuth, H. (1994): Reproductive behaviour of *Diastatops intensa* Montgomery (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 23: 183–191.

Wolf, L. L., Waltz, E. C. (1984): Dominions and site-fixed aggressive behavior in breeding male *Leucorrhinia intacta* (Odonata: Libellulidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14: 107–115.

Wootton, R. J. (1979): Energy cost of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *Symposium Zoological Society of London* 44: 133–159.

10. Tudományos tevékenység jegyzéke

10.1. Az értekezés témakörében megjelent referált publikációk jegyzéke

- Szállassy, N., Szabó, D. Z., Nagy, H. B. (2009): Survival of dragonfly *Libellula fulva* males according to their mating status: a four year study. *Entomologica Romanica* 14: 13–17.
- Nagy, H. B., Varga, Z. Á., László, Z., Szállassy, N., Dévai, Gy. (2009): Impact of different population sizes on male behaviour in *Libellula fulva* (Odonata: Libellulidae). *Proceedings of the International Association of Theoretical and Applied Limnology* 30(8): 1242–1244.
- Nagy, H. B., Szállassy, N., Dévai, Gy. (2008): Site fidelity, satellite tactics and mating success in *Libellula fulva* (Müller, 1764) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 37(3): 203–211. IF: 0,551
- Nagy, H. B., Varga, Z. Á., László, Z., Dévai, Gy. (2007): Populációméret-becslés különböző módszerekkel a mocsári szitakötő (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae) Kis-körös menti állományánál. *Hidrológiai Közlöny* 7: 100–101.
- Nagy, H. B., Szállassy, N., Tóth, G., László, Z., Székely, A., Dévai, Gy. (2006): Az egyedsűrűség növekedésnek hatása a mocsári szitakötő (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae) hímjeinek viselkedésére. *Hidrológiai Közlöny* 86(6): 79–81.
- Nagy, B., Székely, A., Szállassy, N., László, Z., Dévai, Gy. (2005): A kondíció hatása a stressztűrésre a mocsári szitakötő (*Libellula fulva* Müller, 1764) hímjeinél. *Hidrológiai Közlöny* 6: 100–101.
- Nagy, B., Székely, A., Szállassy, N. (2005): Site fidelity and fluctuating asymmetry in males of *Libellula fulva* (Odonata: Libellulidae). *Entomologica Romanica* 8: 119–124.
- Nagy, B., Szállassy, N., Székely, A., Dévai, Gy. (2004): A mocsári szitakötő (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae) hímek territóriumtartó képessége. *Hidrológiai Közlöny* 84: 92–93.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Szállassy, N., **Nagy, B.**, Szabó, D. Z., Bárdosi, E., Dévai, Gy. (2003): Territorialitás és párzási siker a mocsári szitakötőnél (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae). Hidrológiai Közlöny 83: 161–163.

10.2. Az értekezés témakörében közlésre benyújtott publikációk jegyzéke:

Nagy, H. B., László, Z., Kövér, Sz., Szállassy, N., Dévai, Gy. Population size effects on the behaviour of *Libellula fulva* (Odonata, Libellulidae) males, a five year study. North-Western Journal of Zoology

10.3. Egyéb referált publikációk jegyzéke

Gyulavári, H. A., **Nagy, H. B.** (2007): A vitatott taxonómiai helyzetű *Chalcolestes viridis* (Van der Linden, 1825) egyik magyarországi populációjának jellemzése. Hidrológiai Közlöny 7: 100–101.

10.4. Az értekezés témakörében elhangzott előadások jegyzéke

Nagy, H. B., Kövér, Sz., Peregovits, L., Szállassy, N., László, Z. (2007): The impact of population size on behaviour of males of *Libellula fulva* (Odonata: Libellulidae). 8th Behavioral Ecology Meeting (Cluj Napoca) 8-11 November 2007.

Szállassy N., Szabó, D. Z., **Nagy, H. B.** (2005): Differences in survival in mated and unmated males of *Libellula fulva*: a four year study. 4-th WDA International Symposium of Odonatology, 2005. 07. 25-31. Pontevedra, Spain.

Nagy, H. B., Tóth, G., László, Z., Székely, A., Dévai, Gy. (2005): Populációbiológiai jellemzők összehasonlítása a mocsári szitakötő (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae) két állományánál. XLVII. Hidrobiológus Napok, 2005. október 5-7. Tihany.

Nagy, B., Székely, A. (2003): Területhűség és fluktuáló aszimmetria a mocsári szitakötő (*Libellula fulva*) hímeknél. VI. Erdélyi Tudományos Diákköri Konferencia, 2003. december 5-6. Kolozsvár.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

- Nagy, B.**, Szállassy, N., Székely, A., Dévai, Gy. (2003): A mocsári szitakötő (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae) hímek territóriumtartó képessége. XLV. Hidrobiológus Napok, 2003. október 1-3. Tihany.
- Nagy, B.**, Szállassy, N., Székely, A., Dévai, Gy. (2003): A mocsári szitakötő (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae) hímek territóriumtartó képessége. Erdélyi Múzeum Egyesület Természettudományi és Matematikai Szakosztályának 2003. Évi Tudományos Ülésszaka, 2003. október 25. Kolozsvár.
- Nagy, B.**, Szállassy, N., Szabó, D. Z. (2003): Területhűség és párválasztás a mocsári szitakötő hímeknél (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae). IV. Kolozsvári Biológus Napok, 2003. március 28-29. Kolozsvár.
- Székely, A., Szállassy, N., **Nagy, B.**, Szabó, D. Z. (2003): A fluktuáló aszimmetria és a testméret hatása a mocsári szitakötő (*Libellula fulva*) hímek párzási sikerére. Erdélyi Múzeum Egyesület Természettudományi és Matematikai Szakosztályának 2003. Évi Tudományos Ülésszaka, 2003. október. 25. Kolozsvár.
- Szállassy, N., **Nagy, B.**, Szabó, D. Z., Bárdosi, E., Dévai, Gy. (2002): Territorialitás és párzási siker a mocsári szitakötőnél (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae). XLIV. Hidrobiológus Napok, 2002. október 2-4. Tihany.
- Szállassy, N., **Nagy, B.**, Szabó, D. Z., Bárdosi, E., Dévai, Gy. (2002): Fitness és testméret a mocsári szitakötő hímeknél (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae). Kvantitatív Ökológiai Szimpozium (KÖSZI), 2002. október 23-24. Debrecen.
- Szállassy, N., **Nagy, B.**, Szabó, D. Z., Bárdosi, E., Dévai, Gy. (2002): Fitness és territorialitás a mocsári szitakötő hímeknél (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae). Erdélyi Múzeum Egyesület éves felolvasó ülései, 2002. október 25. Marosvásárhely.
- Szállassy, N., **Nagy, B.**, Bárdosi, E. (2002): A mocsári szitakötő (*Libellula fulva*) és a kék pástör (*Orthetrum coerulescens*) párzási és territoriális viselkedésének aspektusai. III. Erdélyi Biológus Napok, 2002. április 12-13. Kolozsvár.

10.5. Egyéb előadások jegyzéke

László, Z., Nagy, B. (2003): Cynipidae gubacsok életközösségeinek vizsgálatában használatos módszer tesztelése és adatok két gubacs életközösségéhez. IV. Kolozsvári Biológus Napok, 2003. március 28-29. Kolozsvár.

10.6. Az értekezés témakörében készült poszterelőadások jegyzéke

Nagy, H. B., Varga, Z., László, Z., Szállassy, N., Dévai, Gy. (2007): Impact of different population sizes on male behaviour in *Libellula fulva* (odonata: Libellulidae). 30th Congress of the International Association of Theoretical and Applied Limnology, (SIL) 12-18 August 2007, Montreal, Canada.

Nagy, H. B., Varga, Z. Á., László, Z. (2006): Populációméret-becslés különböző módszerekkel a mocsári szitakötő (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae) Kis-Körös menti állományánál. XLVIII. Hidrobiológus Napok, 2006. október 4-6. Tihany.

Nagy, H. B., László, Z., Dévai, Gy. (2006): A mocsári szitakötő (*Libellula fulva*, Odonata: Libellulidae) Kis-Körös-menti populációjának vizsgálata. „7. Magyar Ökológus Kongresszus – Ökológia: XXI. Század értékörző tudománya” a Budapesti Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar, Biológiai Intézet Tanszékeinek szervezésében. 2006. szeptember 4-6. Budapest, Poszterverseny II. díj.

Nagy, H. B., Dévai, Gy. (2006): Comparative study on the size of two populations of *Libellula fulva* (Odonata: Libellulidae). I. European Congress of Conservation Biology, 22-26 August 2006, Eger, Hungary.

Nagy, H. B., László, Z., Szállassy, N., Székely, A., Dévai, Gy., (2005): Site fidelity, mating success and reproductive strategies in males of *Libellula fulva* (Odonata, Libellulidae). 4-th WDA International Symposium of Odonatology, 25-31 July 2005, Pontevedra, Spain.

Nagy, B., Székely, A., Szállassy, N., László, Z., Dévai Gy. (2004): A kondíció hatása a stressztűrésre a mocsári szitakötő (*Libellula fulva* Müller, 1764) hímjeinél. XLVI. Hidrobiológus Napok, 2004. október 6-8. Tihany.

A *Libellula fulva* populációdinamikája

Szállassy, N., Bárdosi, E., Szabó, D. Z., **Nagy, B.**, Dévai, Gy. (2002): Survivor and mating success in males of *Libellula fulva* Müller, 1764. 21. Jahrestagung der deutschsprachigen Odonatologen, 2002. 03. 22-24. Worms, Germany.

10.7. Egyéb poszterelőadások jegyzéke

Gyulavári, H. A, **Nagy, H. B.** (2008): The characterization of one hungarian population of *Chalcolestes viridis* possessing a controversial taxonomical status. 27. Jahrestagung der GDO, 2008 März 7-9. Potsdam, Germany.

Gyulavári, H. A, **Nagy, H. B.** (2007): A vitatott taxonómiai helyzetű *Chalcolestes viridis* (Van der Linden, 1825) egyik magyarországi populációjának jellemzése. XLIX. Hidrobiológus Napok, 2007. október 3-5. Tihany.