



Orthoptera fajcsoportok bioakusztikai és morfometriai vizsgálata

(On the bioacoustics and morphology of some species-
groups of Orthoptera)

Doktori (PhD) értekezés

Orci Kirill Márk

Debreceni Egyetem
Természettudományi Kar
Debrecen, 2002.

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem TTK Biológiai Tudományok Doktori Iskola Biodiverzitás programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem TTK doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából. Debrecen, 2002.

.....
Orci Kirill Márk

Tanúsítom, hogy Orci Kirill Márk doktorjelölt 1997-2002 között a fent megnevezett doktori iskola Biodiverzitás programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2002.

.....
Dr. Varga Zoltán

.....
Dr. Rácz István András

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés.....	1
2. A vizsgált kérdések és irodalmi áttekintésük.....	8
2.1. Morfológiailag uniform fajcsoportok problematikus taxonómiai viszonyokkal.....	8
2.1.1. <i>Euchorthippus pulvinatus</i> és a genus többi európai faja.....	8
2.1.2. <i>Isophya modestior</i> és <i>Isophya stysi</i>	9
2.2. Hazai előfordulása, morfológiai alapon nehezen identifikálható fajcsoportok	11
2.2.1. <i>Chorthippus albomarginatus</i> -fajkör.....	11
2.2.2. <i>Isophya pyrenaica</i> -alakkör.....	13
2.3. A tudomány számára még ismeretlen énekű fajok, alfajok, geográfiai variánsok.....	14
2.3.1. <i>Isophya beybienkoi</i>	14
2.3.2. <i>Isophya modesta</i>	15
2.3.3. <i>Isophya brevipennis</i>	15
2.3.4. <i>Poecilimon fussi</i>	15
2.3.5. <i>Pholidoptera transsylvanica</i>	16
2.3.6. <i>Pholidoptera littoralis</i>	17
2.3.7. <i>Stenobothrus fischeri</i>	18
3. Anyag.....	19
3.1. A tanulmányozott hangfelvételek.....	19
3.2. A morfometriai vizsgálatok során tanulmányozott példányok.....	19
3.2.1. <i>Euchorthippus pulvinatus</i>	19
3.2.2. <i>I. modestior</i> és <i>Isophya stysi</i>	19
4. Módszer.....	20
4.1. Hangrögzítés.....	20
4.2. A hangfelvételek elemzéséhez használt módszerek.....	21
4.3. Bioakusztikai terminológia	22
4.4. A vizsgált ének-jellemzők.....	25
4.4.1. <i>Euchorthippus pulvinatus</i>	25
4.4.2. <i>Isophya modestior</i> és <i>I. stysi</i> és <i>I. brevipennis</i>	26
4.4.3. <i>Isophya kraussii</i>	26
4.4.4. <i>Isophya beybienkoi</i>	27
4.4.5. <i>Isophya modesta</i>	28
4.4.6. <i>Poecilimon fussi</i>	28
4.4.7. <i>Pholidoptera littoralis</i>	29
4.5. Hang-visszajátszás (Play-back).....	29
4.6. Morfometria.....	30
4.6.1. A morfometriai mérésekhez használt eszközök.....	30

4.6.2. A vizsgált morfológiai karakterek.....	30
4.6.2.1. <i>Euchorthippus pulvinatus</i>	30
4.6.2.2. <i>Isophya stysi</i> és <i>I. modestior</i>	31
4.7. A mérési eredmények értékeléséhez alkalmazott statisztikai módszerek.....	33
4.7.1. <i>Euchorthippus pulvinatus</i>	33
4.7.2. <i>I. modestior</i> és <i>Isophya stysi</i>	34
5. Eredmények.....	36
5.1. Összehasonlító tanulmányok.....	36
5.1.1. <i>Euchorthippus pulvinatus</i> és a genus európai fajai.....	36
5.1.1.1. Morfológiai eredmények.....	36
5.1.1.2. Hangelemzési eredmények.....	38
5.1.2. <i>I. modestior</i> és <i>Isophya stysi</i>	42
5.1.2.1. Hangelemzési eredmények.....	42
5.1.2.2. Morfológiai eredmények.....	45
5.1.2.2.1. Hímek.....	45
5.1.2.2.2. Nőstények.....	48
5.2. Identifikációs és hangelemzési eredmények.....	48
5.2.1. <i>Ch. albomarginatus</i> -fajkör.....	48
5.2.2. <i>Isophya pyrenaea</i> -alakkör.....	52
5.3. Oszcillografikus leíró hangelemzések.....	54
5.3.1. <i>Isophya beybienkoi</i>	54
5.3.2. <i>Isophya modesta</i> , adalékok az <i>I. modesta</i> és <i>I. rossica</i> viszonyának tisztázásához.....	57
5.3.2.1. Erdélyi és magyarországi példányok.....	57
5.3.2.2. Közép-ukrajnai példányok.....	61
5.3.3. <i>Isophya brevipennis</i>	62
5.3.4. <i>Poecilimon fussi</i>	64
5.3.5. <i>Pholidoptera transsylvanica</i>	69
5.3.6. <i>Pholidoptera littoralis</i>	71
5.3.7. <i>Stenobothrus fischeri</i>	74
6. Diskusszió.....	78
6.1. A tanulmányozott taxonok viszonya az eredmények alapján.....	78
6.1.1. Az Európai kontinensen előforduló <i>Euchorthippus</i> fajok.....	78
6.1.2. <i>Isophya modestior</i> és <i>Isophya stysi</i>	79
6.2. A vizsgált fajcsoportok elterjedési viszonyai.....	81
6.2.1. <i>Chorthippus albomarginatus</i> -fajkör.....	81
6.2.2. <i>Isophya pyrenaea</i> -alakkör.....	82
6.3. A vizsgált fajok, alfajok, geográfiai variánsok énekének viszonya a közeli rokon formák énekéhez.....	82
6.3.1. <i>Isophya beybienkoi</i>	82

6.3.2. <i>Isophya modesta</i> ; gondolatok az <i>I. modesta</i> és <i>I. rossica</i> viszonyának tisztázásához.....	83
6.3.3. <i>Isophya brevipennis</i> ; énekjellemzők alapján futó határozókulcs a hazai <i>Isophya</i> fajokhoz.....	85
6.3.4. <i>Poecilimon fussi</i>	88
6.3.5. <i>Pholidoptera transsylvanica</i>	90
6.3.6. <i>Pholidoptera littoralis</i>	92
6.3.7. <i>Stenobothrus fischeri</i>	93
7. Összefoglalás.....	95
8. Summary.....	99
9. Köszönetnyilvánítás.....	105
10. Irodalomjegyzék.....	107
11. Publikációs lista.....	120
12. Melléklet.....	I-XIV

Melléklet

Orthoptera fajcsoportok bioakusztikai és morfometriai vizsgálata

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

Írta Orci Kirill Márk okleveles biológus/ökológus.
Készült a Debreceni Egyetem Biológiai Tudományok Doktori Iskolája
(Biodiverzitás program) keretében

Témavezetők: Dr. Varga Zoltán

Dr. Rácz István András

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr. Borbély György

tagok: Dr. Korsós Zoltán

Dr. Barta Zoltán

A szigorlat időpontja: 2001. július 25.

Az értekezés bírálói:

Dr.

Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.

tagok: Dr.

Dr.

Dr.

Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 2002.

Orci, K. M. – Orthoptera fajcsoportok bioakusztikai és morfometriai vizsgálata

1. Bevezetés

Az egyenesszárnyúak egy közepesen kis fajszámú rovarrend (az *Ensifera* és *Caelifera* taxonok rendszintre emelése jelenleg vitatott, a probléma áttekintését lásd Rácz [2001] munkájában), zömmel fitofág és vegyestáplálkozású fajokkal (a tisztán ragadozó fajok ritkák). Első képviselőik megjelenése a középső karbon időszakra tehető (pl. Ragge 1955, Sharov 1968, Rasnytsin és Rodendorf 1980, Hennig 1981). A jelenleg ismert fajok száma 20 000 körüli (Naskrecki és Otte 1998), így a napjainkig leírt rovarfajoknak mintegy 2 %-a tartozik ehhez a rendhez (Green 1998). A fajok zöme, sok más élőlénycsoporthoz hasonlóan, a meleg égővi területeken fordul elő. Európából mindössze 974 fajt ismerünk (Heller és mtsai 1998). A hazai Orthoptera-fauna fajszáma pedig körülbelül 120 (Rácz 1998). Az, hogy ez a rovarrend már hosszú ideje intenzíven kutatott, jórészt annak köszönhető, hogy a gradációjuk esetén kialakuló sáskajárások az ember számára időről-időre érzékeny gazdasági veszteségeket okoztak (pl. Uvarov 1966, 1977; Nagy 1988, 1990; Jago 1990). Kutatásukat azonban a gazdasági érdekektől függetlenül is számos vonásuk indokolja, illetve teszi vonzó és izgalmas feladattá. Ökológiai szempontból nagy tömegességük miatt mint a gyepi élőlényközösségek táplálékhálózatának fontos elemei jelentősek, és kiválóan alkalmasak kvantitatív-ökológiai, rovar-cönológiai, populáció- illetve közösség-dinamikai problémák vizsgálatához. Az élőhely növényzeti szerkezetére és mikroklímátikus adottságaira, valamint az emberi zavarás mértékére való érzékeny reakciójuk miatt, a gyakorlati élővilágvédelem számára is fontos információkat adhat biomonitoring illetve akár csak egyszeri állapotfelmérés során történő vizsgálatuk. Emellett az egyenesszárnyúak a rovarfiziológia és neurobiológia "fehéregerei"-vé is váltak és egyre gyakoribb alanyai citológiai és molekuláris-genetikai, evolúcióbíológiai vizsgálatoknak is. Hangadásuk miatt a kabócák mellett a rovarvilág legfeltűnőbb viselkedésű tagjai (lásd pl. Herman 1876, Pierce 1948, Haskell 1961, Busnel 1963), s így a velük kapcsolatos viselkedésbíológiai kutatások is meglehetősen intenzívek.

A fenti kutatási irányok eredményes művelésének alapfeltétele a csoporttal kapcsolatos fajszintű taxonómiai problémák tisztázása. Ilyen problémákban az egyenesszárnyúak rendje – a viszonylag kis fajszám ellenére – bővelkedik (Harz 1969, 1975). Ennek gyakorlati és elméleti okai is vannak. A gyakorlati taxonómia szintjén a problémák leggyakrabban abból erednek, hogy a hagyományos morfológiai eszköztárral vizsgálható eidonómiai illetve anatómiai jellegekben a közelrokon fajok sokszor alig differenciáltak, ugyanakkor az intraspecifikus variabilitás zavaróan nagy. Ez általában két szinten okoz problémát: (i) kérdéseket vet fel az érintett fajok

érvényességével kapcsolatban, (ii) nehézségeket támaszt az adott fajcsoporthoz tartozó példányok identifikációja során. A fajok érvényességének kérdésekor mára már széles körben elfogadott vonatkoztatási alap a biológiai fajfogalom (Mayr és Ashlock 1991), amely szerint a faj egymással ténylegesen vagy potenciálisan továbbtenyésző populációk halmaza, amely más ilyen populáció-halmazoktól reprodukcióval izolált, s így egy önálló, védett génállománnyal rendelkezik. Ennek alapján tehát a fajok érvényességét illetően nem a különbözőség, hanem a különállóság mértéke a döntő. Így a fajok érvényességének vizsgálatakor olyan jellegekre célszerű koncentrálni, amelyek feltételezhetően, vagy bizonyíthatóan jelentős szerepet játszanak a közelrokon formák közötti reprodukció izoláció létrehozásában. Ez a megközelítés segíthet az identifikációs problémák megoldásában is, ugyanis várható, hogy az izoláció fenntartásában szerepet játszó jellegek alacsony intra- és nagyobb interspecifikus variabilitást mutatnak, ezért identifikációs célokra megbízhatóbban lesznek használhatóak.

A fajsztű taxonómiai problémák mögött álló legfőbb teoretikai ok a biológiai fajfogalom "dimenzió nélkülségéből" (Mayr és Ashlock 1991) adódik: csak synpatikus népségek esetén áll módunkban ténylegesen ellenőrizni, hogy van-e természetes körülmények között hibridizáció két taxon között. Ugyanakkor a fajképződés leggyakoribbnak tartott formája az allopatrikus speciáció (Varga 1985), és ennek gyakran egy olyan időbeli keresztmetszetét vizsgálhatjuk, amikor a keletkezett földrajzilag izolált formák már jelentősnek tűnő különbségeket mutatnak egymáshoz képest, de nem egyértelmű a faji szintű divergencia. Ilyen esetekben ezeket a közös őstől eredő, allopatrikus taxonokat együtt szuperspeciesnek (fajkör) nevezzük. Arra vonatkozóan, hogy egy ilyen szuperspecies tagjai elérték-e már a faji szintet, kialakult-e már közöttük örökletes jellegeken alapuló reprodukció izoláció csak (vizsgálatokon alapuló) jóslatokat tehetünk. Ezeknek a "jóslatoknak" a megalapozásához megint csak olyan jelleget érdemes vizsgálni, amelyek feltételezhetően fontos szerepet játszanak az intraspecifikus kohézió, illetve interspecifikus izoláció fenntartásában az adott élőlénycsoportnál.

Számos tanulmány rámutatott arra, hogy az egyenesszárnyú rovarok körében, a közelrokon fajok közötti reprodukció fenntartásában jelentős szerepet játszanak a hímek énekében megfigyelhető különbségek (lásd. pl. Jacobs 1953a, 1953b; Walker 1957, Perdeck 1958, Spooner 1968, Bailey és Robinson 1971, Hill és mtsai 1972, Zaretsky 1972, Ulagaray és Walker 1973, Paul 1976, 1977; von Helversen és von Helversen 1981, Heller és von Helversen 1986, Robinson 1990, Vedenina 1990, Vedenina és Zhantiev 1990, Doherty és Callos 1991, Stumpner és von Helversen 1992,

1994). A nemek közötti akusztikus kommunikáció során használt hangjelek tehát kulcsszerepet játszanak számos faj fajspecifikus párfelismerési rendszerében (Paterson 1985). Ezért tanulmányozásuk releváns és sokszor nagyon hatékony módszer a faji szintű taxonómiai kérdések vizsgálatakor (lásd bevezetés végén a történeti áttekintésnél felsorolt irodalmakat).

Az egyenesszárnyúak éneke öröklött mozgásmintázatok sztereotip végrehajtása során keletkezik. Nem ismerünk olyan esetet, ahol az ének alakulásában bármiféle tanulási folyamat felismerhető lenne. Természetesen a manifesztálódó szignál jellemzőit környezeti hatások is befolyásolják. Ezek közül a legfontosabb közvetlenül ható tényező a hőmérséklet (lásd pl. Walker 1962, Prestwich és Walker 1981, Pires és Hoy 1992). A hőmérséklet emelkedésével a ciripelő mozgást létrehozó izmok működése felgyorsul, így az énekelemek időtartama és a köztük levő szünetek megrövidülnek, ismétlési sebességük nő. Számos környezeti tényező pedig közvetve az egyed egyéb fenotípusos jellegének (pl. testméret, kondíció) alakításán keresztül hat.

Az ének szerkezetét elsősorban a hangadószervek mozgásmintázata határozza meg (lásd sáskák esetén a lábmozgás oszcillogramok és ének oszcillogramok összefüggését pl. von Helversen és Elsner (1977) munkájában illetve szöcskéknél a szárnymozgás oszcillogramok és a keletkező hang oszcillogramja közötti kapcsolatot pl. Heller (1988) könyvében). Ezért a fosszilis leletek alapján az ének nem rekonstruálható, így az ének jellegek evolúciójával kapcsolatban legfeljebb a főbb kényszertényezőkről és evolúciós mechanizmusokról spekulálhatunk (Otte 1992, von Helversen és von Helversen 1994). Más szignálokhoz hasonlóan a hangok esetén is kétféle kényszertényező-csoport határozza meg a szignál tulajdonságainak evolúciós változásait (Guilford és Dawkins 1991). Az egyik az információátvitel hatékonyságának maximalizálása irányában hat. Ennek eredménye pl. a magas redundancia (von Helversen és von Helversen 1994), a nőstény hallásküszöb görbéjének és a hím-ének spektrális adottságainak koadaptációja (Meyer és Elsner 1996, Heller és mtsai 1997), a széles frekvencia-spektrumú zörej-színképű hordozóhullám, amely kevesebb degradációval képes átvinni a ritmikus formában kódolt információt a fogadó szervezethez (Römer 1994). A másik a közvetített információ megbízhatóságának fenntartására irányul: a minőségjelző hangjellegeknek költségeseknek kell lenniük, a csalás megfékezése érdekében (Zahavi és Zahavi 1997).

A hangadásnak az egyenesszárnyúak körében – a világfaunát tekintve – igen sokféle módja alakult ki (ezeknek áttekintését lásd pl. Greenfield [1997] munkájában). A következőkben csak a jelen dolgozatban tanulmányozott fajoknál előforduló hangadási módokat tekintem át röviden, Harz (1969) és

főként Ragge és Reynolds (1998) munkáira támaszkodva. Ezeknél a fajoknál a hangadás alapmechanizmusa az, hogy egy ciripelőcsapokkal borított felszínű testrészt (*pars stridens*) dörzsölnék egy kemény peremmel rendelkező testrészhez (*plectrum*). A dolgozatban szereplő szöcskefajok elytro-elytrális stridulációval adnak hangot. Hímjeiknél a ciripelőcsapsort a bal elytrum Cu2 érének ventrális felszínén találjuk, *plectrum*-ként a jobb elytrum erősen szklerotizált bal pereme szolgál. Nyugalmi helyzetben az elytrum-oknak az a proximális része, ahol a hangképző szervek találhatóak átfedésben vannak úgy, hogy a bal szárny van felül. Ciripeléskor a szárnyak enyhén emelkednek a potroh hátlemezeiről, s alattuk egy rezonátor tér keletkezik. A ciripelés a szárnyak nyitó és záró mozgása közben jön létre. A dolgozatban vizsgált lomhaszöcskefajoknál (*Phaneropterinae*) a nőstények is képesek hangadásra. A hímekhez hasonlóan ezek is elytro-elytrális stridulációt használnak, itt azonban az alsó helyzetben lévő jobb szárny dorzális felületén elhelyezkedő serték szolgálnak *pars stridens*-ként, s ezt hangadáskor a bal szárny alsó oldalán futó kemény érhez dörzsölik. Hangadáskor a szárnyakat nem emelik meg és a szárnyak nyugalmi helyzetükből rögtön záró mozgást végezve keltik a hangot. Ilyen módon a nőstények nagyon rövid reakcióidővel, pontos időzítéssel és fajspecifikus késedelemmel képesek a hím hangjára válaszolni. A fenti különbségek alapján nyilvánvaló, hogy a két nem hangadásának hasonlósága (mind a kettő elytro-elytrális) csak felszínes analógia (Heller 1990).

A dolgozatban elemzett sáskaénekek mind elytro-femorális stridulációval keletkező hangok. Ezeknél a *Gomphocerinae* alcsaládbeli fajoknál a hangadás úgy történik, hogy az ugróláb combjának belső oldalán futó ciripelőcsapsort dörzsölik az azonosoldali, nyugalmi helyzetben lévő fedőszárny rádiusz éréhez. Ezeknél a rovaroknál tehát a hangadószerű páros.

Mind a szöcskék mind a sáskák esetén a striduláció elemi egysége az az erősen csillapított, tranzienst hangimpulzus, ami egy ciripelőcsap hatására keletkezik. Ez úgy jön létre, hogy a ciripelőcsapsorban éppen soron következő ciripelőcsap a szárny pereméhez (szöcskék) vagy a rádiusz érhez (sáskák) ütközve időlegesen megakasztja a ciripelőmozgást, ekkor a szárny ezen a helyen finoman deformálódik, s ez hamarosan a ciripelőcsap szabadulásához vezet, ekkor az összeakadás során kialakult rugalmas deformáció gyorsan csillapodó rezgést idéz elő. Ez a rezgés a szárnyon tranzverzális hullámként fut végig és állóhullámok kialakulása nélkül gyorsan megszűnik. Számos fajnál a következő ciripelőcsap impulzusa csak jóval az előző impulzusának elhalása után következik, ezek a "lassú énekesek" (pl. *Ephippiger* spp., *Isophya* spp., *Poecilimon* spp.), más fajoknál viszont az impulzusok olyan gyorsan következnek egymás után, hogy bizonyos mértékig szuperponálódnak egymásra, ezeket "gyors énekeseknek"

nevezzük (Kalmring és mtsai 1997) (pl. *Tettigonia* spp., *Pholidoptera* spp.). Ezeknek a fajoknak a hangja nem rezonáns, kényszerített rezgések nyomán keletkező rövid hangimpulzusok sorozata. A keletkező hang spektrális adottságait tekintve szélesávú zörej: a hanghullám formája igen bonyolult, periodicitást nem mutat. A hullámforma felbontásakor mindenféle frekvenciájú komponens előfordul egy széles frekvenciasávban (folyamatos színekép), és gyakran a spektrogram (intenzitás a frekvencia függvényében) olyan lapos ívű, hogy maximális amplitúdójú frekvencia-komponens csak nagyon nagy bizonytalansággal határozható körül (lásd a szöcskék esetén Heller [1988], a sáskák esetén Meyer és Elsner [1996] spektrogramjait). Vannak azonban olyan fajok is, amelyeknél a ciripelőcsap-keltette impulzusok frekvenciája eléri a szárny sajátrezgésének frekvenciáját, s az így keletkező rezonáns hang színeképe vonalas, határozott frekvencia-komponensekkel (ilyen a legtöbb tücsök, néhány szöcske (pl. *Conocephalus*-ok) és néhány sáska (pl. *Glyptobothrus biguttulus*) hangja is. A jelen dolgozatban elemzett fajok hangja mind a széles-sávú zörej típusba tartozik. Ezeknél a fajoknál a szignál amplitúdó-modulációs mintázata hordozza a faji azonosítást lehetővé tevő és a szignálózó egyed minőségére vonatkozó információt (von Helversen és von Helversen 1983, Doherty és Hoy 1985), ezért a hang spektrális elemzése taxonómiai szempontból nem informatív. Így a disszertációban csak oszcillografikus elemzések eredményeit mutatom be (az oszcillogram, spektrogram és szonogram rövid definícióit lásd a 4.2. fejezetben), az amplitúdó-modulációs mintázat feltárására ezek a legalkalmasabbak (a szonogramok időbeli felbontása a spektrális elemzéshez szükséges mintavételi idő-ablak miatt mindig pontatlanabb az oszcillogramok időbeli felbontásánál [Beecher 1988]).

Az egyenesszárnyúak a levegőben terjedő hangot tympanalis hallószervvel érzékelik. Ez az *Ensifera*-k esetén az első láb tibiájának proximális részében található, míg a *Caelifera*-knál az első potrohszelvény két oldalán helyezkedik el. Az *Ensifera*-k hallószerve tibiánként két dobhártyát tartalmaz, az egyik anterior a másik posterior irányba tekint, belső felszínükkel pedig az akusztikus trachea anterior illetve posterior ágának belső terébe csatlakoznak. Ez a két trachea-ág a test felé haladva egyesül és a tor oldalán látható akusztikus spirákulumban nyílik a külvilágra, így a dobhártyákat két irányból is érhetik hanghullámok: közvetlenül a külső hangtérből és az akusztikus spirákulumon keresztül az akusztikus tracheába jutott és azon átvezetődő hanghullámok. A hallószerv receptorait három szerv tartalmazza, melyek a dobhártyák közelében a két tracheaág közös falához fekszenek. Ezek a szubgenuális szerv, amely főként a szubsztrátumban terjedő vibrációs jeleket érzékeli; az intermediális szerv – ennek funkciója még nem tisztázott; a crista acustica – a hangérzékelő receptorok főként itt

tömörülnek. A szöcskék hallásküszöb görbéjének minimuma általában 10 kHz és 30 kHz között van (lásd pl. Römer és mtsai 1989, Kalmring és mtsai 1990, Stumpner és Heller 1992, Heinrich és mtsai 1993, Heller és mtsai 1997). Mivel a crista acustica proximo-disztális irányban csökkenő hosszúságú scolopidium-okat tartalmaz, és ezek a hosszúk csökkenésével egyre magasabb frekvencia-tartományban mutatják a legnagyobb szenzitivitást (Zhantiev és Korsunovskaya 1978, Oldfield 1982), így a szöcskék képesek lehetnek a hangmagasság érzékelésére. A sáskák egyik oldali hallószerve csak egy dobhártyát tartalmaz, amely egy szűk vagy tágabb apertúrán keresztül nyílik a külvilágra, belső oldalához csatlakozik a scolopidium-okat tartalmazó Müller-szerv és ez a dobhártyaoldal egy tracheális légzsák belső terébe nyílik. A sáskák hallásküszöb-görbéjének minimuma 5 kHz - 15 kHz között van általában (Meyer és Elsner 1996), és ezek a rovarok is képesek lehetnek a hangmagasság érzékelésére, mert a Müller-szervben négy, különböző frekvenciasávban érzékeny scolopidium-típust sikerült kimutatni (Gray 1960, Michelsen 1971).

Annak ellenére, hogy hallószervük alapján az egyenesszárnyúak képesek a hangok spektrális sajátosságainak (frekvenciájának) érzékelésére, az általuk használt hangszignálok faji azonosítóként való értékelésekor a szignál spektrális adottságai mellékesek és a ritmikus sajátosságok (amplitúdó-modulációs mintázat) játszanak lényeges szerepet (Pollack és Hoy 1979, von Helversen és von Helversen 1983, Doherty és Hoy 1985). Erre utal az általános tapasztalat, hogy a fehér zajból létrehozott ének-modellekre készségesen reagálnak a nőstények, ha a modell ritmikus paraméterei megfelelőek (Stumpner és von Helversen 1992, Dobler és mtsai 1994, Heller személyes közlése, és saját tapasztalataim). A jelen dolgozatban számos esetben milliszekundumos időtartamú énekelemek számlálásának vagy időtartam-mérésének eredményeit közlöm. Bár az ember szabad füllel nem képes ilyen finomságú részletek megfigyelésére, számos eredmény utal arra, hogy az egyenesszárnyúak hallásának időbeli felbontása sokkal finomabb, mint a miénk, és így képesek az ilyen rövid énekelemek érzékelésére is. Ezeknek az ének-elemeknek mennyisége vagy időtartama fajspecifikus jelleg lehet, amelyet a nőstények "kritikus füllel" figyelnek (Stiedl és mtsai 1991, Stumpner és von Helversen 1992, 1994; Eiriksson 1993, von Helversen és von Helversen 1994). A jelen dolgozatban vizsgált fajok esetén nincsenek információink arról, hogy az adott faj nőstényei a hímek hangjának mely jellemzőit használják faji azonosítóként. (És sajnos, ilyen kísérletek elvégzéséhez jelenleg nem áll rendelkezésemre a szükséges technikai apparátus.) Ezért az itt bemutatott oscillografikus elemzések a morfortaxonómiai vizsgálatokhoz hasonlóan szimpla fenetikus megközelítéssel vizsgálják a faji szintű taxonómiai kérdéseket. A legfőbb

előnye ennek a szonotaxonómiai megközelítésnek a morfortaxonómiaival szemben az, hogy ezeknél a rovaroknál az akusztikus szignálokon megfigyelhető divergencia gyakran sokkal erőteljesebb, mint a morfológiai jellegek esetén. Ráadásul a feltárt hangszignálbeli különbségek jó kiindulási alapul szolgálhatnak majd azokhoz a kísérletes etológiai vizsgálatokhoz, amelyek ezeknek az ének-jellemzőknek a fajspecifikus párfelismerési rendszerben betöltött szerepét fogják tesztelni.

Az egyenesszárnyúak hangjának taxonómiai célú vizsgálata már a XIX. század közepén elkezdődött Európában Yersin (1852, 1853, 1854) Amerikában pedig Scudder (1868a, 1868b, 1893) úttörő munkássága nyomán. Ők hangjegyeket alkalmazva megpróbálták az egyes fajok énekét lejegyezni, sok esetben az énekbeli különbségek diagnosztikus értéke már így is nyilván való volt (pl. a *Glyptobothrus biguttulus* fajcsoport fajainak megkülönböztetéséhez [Yersin 1852]). A területen való előrelépést erősen lassította a jó minőségű terepi felvételekhez is alkalmas hangfelvevő és a felvételek analizálásához használható technikai apparátus hiánya. Még száz évvel később, Jacobs (1950b, 1953a) és Faber (1953a) orthoptera-bioakusztikában mérföldkönek számító munkáiban is csak szóbeli leírások és sematikus diagrammok mutatják be a fajok énekét. Az oszcillo- és spektrogramok használata az 1950-es évektől kezdett elterjedni a rovar-bioakusztikában (Alexander 1956, 1957b, Thomas és Alexander 1957, 1962, Walker 1962, 1963, Spooner 1968). Az európai Orthoptera-fauna problematikus fajcsoportjainak oszcillografikus elemzésen alapuló bioakusztikai vizsgálata azonban még ezek után is sokáig késett. Ragge és Reynolds (1998) szerint ennek főként az a magyarázata, hogy a legtöbb problémás csoport a déli félszigeteken él, az ott dolgozó orthopterológusok viszont nem éltek a hangelemzés kínálta lehetőségekkel. Így végül a dél-európai területeken is angol (David R. Ragge, William J. Reynolds), német (Dagmar von Helversen, Otto von Helversen, Klaus-Gerhard Heller, Gerhard H. Schmidt) és svájci (Sigfried Ingrisch) kutatók munkája nyomán tisztázódott számos addig kezelhetetlen probléma. A hazai orthoptera-fauna bioakusztikai kutatásával eddig kevesen foglalkoztak (lásd pl. Herman 1876, Szentesi 1971). A jelen értekezés előtt a taxonómiai célú hangelemzéses vizsgálatok mindössze néhány példányon alapuló, szórványelemzésekre korlátozódtak (Schmidt 1990, Stumpner és von Helversen 1994). Emellett jelentős mennyiségű publikálatlan megfigyelést végzett és hangfelvételt gyűjtött Nagy Barnabás, és számos jó minőségű hangfelvételt készített és publikált Ország Mihály (1982). Munkámmal a hazai orthopterológia ezen hiányosságának pótlásához szeretnék hozzájárulni.

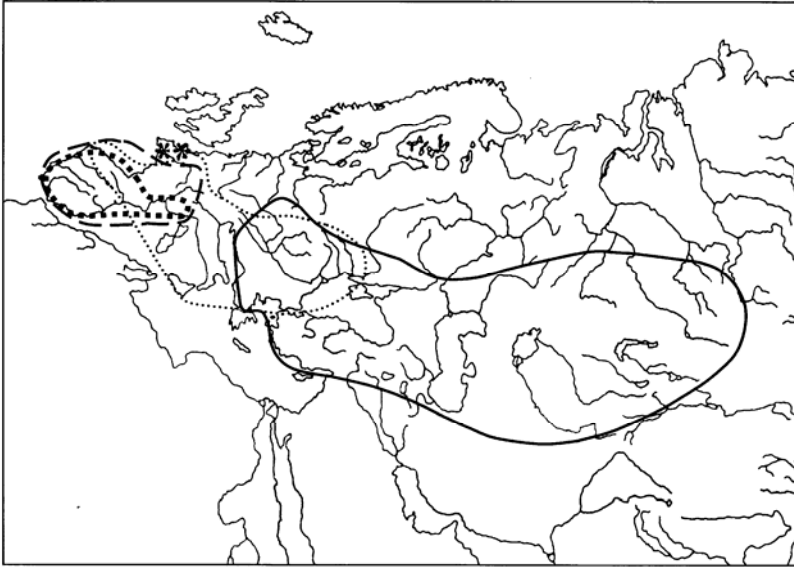
2. A vizsgált kérdések és irodalmi áttekintésük

2.1. Morfológiailag uniform fajcsoportok problematikus taxonómiai viszonyokkal

2.1.1. *Euchorthippus pulvinatus* és a genus többi európai faja

Az *Euchorthippus* genus a *Gomphocerinae* alcsalád többi nemétől könnyen megkülönböztethető az ide tartozó fajok *gracilis* alkata, jellegzetes szalmasárga-barna csíkos mintázatuk, fejükhöz képest aránylag nagy szemük, egyenes vonalú pronótális oldalgerinceik és a hímek jellegzetesen csúcsbাহুত subgenitális lemeze alapján. A genus-on belül azonban sokszor igen nehéz az egyes fajokat megkülönböztetni, mivel közöttük mindössze finom, testméret-aránybeli és finom alakbeli különbségek fedezhetőek fel (Harz 1975). Ráadásul ebben a genus-ban a hímek szokványos éneke is igen hasonló fajról-fajra, így ezek taxonómiai szempontú tanulmányozását sokáig haszталannak gondolták. Az első olyan munka, amely felhívta a figyelmet ezen állatok szonotaxonómiai vizsgálatának hasznára 1984-ben látott napvilágot. Ebben Ragge és Reynolds (1984) kimutatta, hogy a genus nyugat-európai fajainak hangja között jelentős, diagnosztikus értékkel bíró különbségek vannak a szimpatrikus fajok estében.

Az *Euchorthippus pulvinatus* (Fischer de Waldheim, 1846) a genus európai képviselői közül a legszélesebb elterjedésű (2.1.1. ábra). Josef Mařan 1957-ben leírt egy nyugat-európai elterjedésű taxont, amelyről úgy találta, hogy morfológiai szempontból jelentősen különbözik a kelet-európai, ázsiai elterjedésű tipikus *E. pulvinatus*-tól, de sok szempontból, ahhoz igen hasonló, ezért a nyugat-európai formát, mint új alfajt *E. pulvinatus gallicus* néven írta le (a továbbiakban eredményeinknek megfelelően: *E. elegantulus gallicus*). Azóta ennek a nyugat-európai taxonnak és a többi nyugat-Európában előforduló *Euchorthippus* fajnak már igen részletesen ismerjük a morfológiáját és hangjuk jellegzetességeit (Ragge és Reynolds 1984). Ugyanakkor az *E. pulvinatus pulvinatus*-ról csak kevésbé részletes morfometriai (Faber 1953, Litvinova 1972, Harz 1975) és hangtani (Faber 1953, Schmidt és Schach, 1978, Bukhvalova és Zhantiev 1993, Ragge és Reynolds 1998) információk váltak hozzáférhetővé, amelyek alkalmatlanok arra, hogy az *E. pulvinatus pulvinatus* és nyugat-európai rokonainak taxonómiai viszonyát megítélhessük. Ezért társszerzőimmel úgy éreztük, hogy egy átfogó összehasonlító tanulmány elkészítéséhez hasznos lenne az *E. pulvinatus pulvinatus* morfológiáját és hangját is a nyugat-európai fajokhoz hasonló mélységben, azonos módszerekkel tanulmányozni.



2.1.1. ábra. Az *Euchorthippus pulvinatus* (—), *E. elegantulus elegantulus* (*), *E. elegantulus gallicus* (---), *E. chopardi* (▪▪), *E. declivus* (••) elterjedési területe Harz (1975), Ragge és Reynolds (1984) és Rácz (1993) alapján.

Kíváncsiak voltunk arra, hogy melyek azok a morfometriai és hangmintázati jellegek, amelyekben az *E. elegantulus gallicus* eltér az *E. pulvinatus*-tól, és adataink alapján újvizsgáltuk, hogy az *E. pulvinatus*-hoz valóban az *E. elegantulus gallicus* áll-e a legközelebb. Ezek a jelen munka fő céljai, emellett reméljük, hogy az itt közölt eredmények használhatóak lesznek majd egy esetleges még szélesebb körű, a többi ázsiai fajt is magába foglaló tanulmány elkészítésekor.

2.1.2. *Isophya modestior* és *Isophya stysi*

Az *Isophya* genus egyike a legfajgazdagabb (Heller és mtsai 1998) és legtöbb taxonómiai problémával terhelt szöcske genus-oknak Európában (pl. Ramme 1951, Harz 1969). Az ide tartozó rövidült szárnyú, nehézkes mozgású, szinte kizárólag növényi táplálékon élő szöcskefajok példányainak a morfológiai alapú identifikációja sokszor a legelszántabb orthopterológus számára is kétes eredményre vezető, megoldhatatlanak tűnő feladat. A genus magas fajsámához hozzájárul számos bizonytalan státuszú lokális taxon [pl. *I. beybienkoi* Maran, 1958; *I. pienensis* Maran, 1954; *I. camptoxypha* (Fieber, 1853); *I. harzi* Kis, 1960; *I. dobrogensis* Kis, 1993], melyek faji státuszának indokoltságáról a jelenleg rendelkezésre álló információk alapján nehéz

határozott álláspontot kialakítani. A másik oka a taxonómiai bizonytalanságoknak, hogy nem történt meg a genus keleti és nyugati taxonjainak az alapos összevetése, így például kérdéses az *I. zubowskii* Bey-Bienko, 1954 – *I. kraussii* Brunner von Wattenwyl, 1878 vagy az *I. rossica* Bey-Bienko, 1854 – *I. modesta* Frivaldsky, 1867 fajpárok különállósága. Ezeknek a problémáknak a megoldásához komoly segítséget jelenthet a hímek szokványos énekének tanulmányozása, mivel ebben a genus-ban a hímek szokványos énekének oszcillográfikus mintázata igen változatos (Heller 1988). Az általános bevezetőben vázolt okok miatt ezeknek az akusztikus szignáloknak kulcs szerepe lehet az egymástól morfológiailag alig differenciált fajpárok, fajcsoportok fajai esetében a reprodukzív izoláció fenntartásában. Így ezeknek a szignáloknak az elemzése nem csak azzal a haszonnal járhat, hogy a morfometriai jellegeknél biztonságosabban használható identifikációs lehetőséghez jutunk, hanem azzal is, hogy a finom morfológiai különbségek háttérében álló, izolációt okozó különbségekre találhatunk rá.

A genus-szal kapcsolatos taxonómiai problémák megoldása és a könnyebb, biztosabb identifikáció elősegítése nem pusztán mint zoológiai alap kutatás fontos. A fajok egy része mezőgazdasági kártevőként van számontartva (a 46 Európában előforduló faj közül 9, Heller és mtsai 1998) így taxonómiájuk tisztázása gazdasági szempontból is kívánatos. Ugyanakkor mivel ezek a nehézkes mozgású, röpképtelen állatok érzékenyek az emberi zavarásra és nagyon nehezen képesek új területeket kolonizálni, illetve egy helyi kipusztulás után a fennmaradt élőhelyet rekolonizálni, ezért azokon a területeken, ahol a fajok csak kis izolált népségekből élnek, a napjainkban egyre növekvő anthropogén zavarás hatására fennmaradásuk veszélyeztetetté vált. A hazánkból máig kimutatott 6 faj közül 5 potenciálisan veszélyeztetett vöröskönyves faj (Varga 1990). Így ezen fajok taxonómiai viszonyainak tisztázása és a biztosabb identifikáció lehetővé tétele élővilágvédelmi szempontból is fontos és sürgető.

A jelen tanulmányban két, egymáshoz morfológiai szempontból igen közelálló, hazánkban potenciálisan veszélyeztetett faj (Varga 1990), az *I. modestior* Brunner von Wattenwyl, 1882 és *I. stysi* Cejchan, 1957 vizsgálatára koncentráltunk. A később leírt *I. stysi*-t Cejchan (1957) az eredeti fajleírásban és egy későbbi munkájában is (Cejchan 1958) az *I. modesta*-hoz és *I. rossica*-hoz hasonlítja, és nem ad meg differenciális bélyegeket az *I. modestior*-tól való megkülönböztetéshez. A két faj "kényelmetlen" hasonlóságát Harz (1969) ismeri fel, és az *I. stysi*-t az *I. modestior* alfajaként értékeli arra hivatkozva, hogy a két faj típusai között mindenféle átmeneti alak megtalálható. Azonban a két faj hímjeinek szokványos énekéről közölt oszcillogramok (*I. stysi*: Zhantiev és Dubrovin

1977; *I. modestior*: Heller 1988 és Ingrisch 1991, Fontana 1998, Ingrisch és Pacicevic kézirat) jelentős különbséget mutattak a két taxon syllabus-ainak pulzus-ismétlési mintázatában, időtartamában és a pulzus-sorozat amplitúdó-modulációjában. Erre hivatkozva Heller (1988) visszahelyezte az *I. stysi*-t eredeti faji státuszába. Heller ezen lépése jórészt intuitív alapokon állt, hiszen akkor még szinte semmit nem tudtunk az *I. stysi* énekének variabilitásáról, így a két faj énekében mutatkozó különbségek megbízhatóságáról. A másik probléma, ami minket a jelen tanulmány elkészítésére motivált az az, hogy a jelenleg hozzáférhető határozókulcsok segítségével továbbra is komoly nehézséget jelentett a két faj morfológiai alapú identifikációja. Ezért elhatároztuk, hogy a két faj típuslelőhelyei közötti területről (Magyarország és Erdély) gyűjtünk példányokat a fajok intraspecifikus ének-variabilitásának feltárása, és az esetleges konzisztens differenciák megállapítása végett, valamint énekük alapján identifikált példányok morfometriai vizsgálatával megpróbálunk a morfológiai alapú identifikációhoz megbízhatóan használható különbségeket találni.

2.2. Hazai előfordulású, morfológiai alapon nehezen identifikálható fajcsoportok

2.2.1. *Chorthippus albomarginatus*-fajkör

A *Chorthippus albomarginatus*-fajkör jelenleg négy európai fajtát ismerjük: *Ch. albomarginatus* (De Geer, 1773), *Ch. karelini* (Uvarov, 1910), *Ch. lacustris* La Greca et Messina, 1975 és *Ch. oschei* O. von Helvesen, 1986. Ezek a fajok könnyen megkülönböztethetőek a *Chorthippus* nem többi fajától, mivel ennél a fajcsoportnál az első szárnyak radius-ere jellegzetesen "S" alakban görbül a radius-mező szárnyközépi hirtelen kiszélesedése miatt (Harz 1975). Emellett a *Chorthippus*-okra általában jellemző precostális fülecske az első szárny ventrális (kiterjesztett állapotban anterior) szegélyén alig vehető észre és a pronotum oldalgerincei az *Euchorthippus*-okra emlékeztetően egyenesek. A fajkör könnyű felismerhetőségével szemben az ide tartozó fajok morfológiailag oly mértékben differenciálatlanok, hogy a jelenlegi határozókulcsok és leírások alapján identifikációjuk igen problematikus. A morfológiai uniformitással szemben a fajok által használt akusztikus szignálok jól felismerhető, a példányok identifikációja során biztonsággal használható különbségeket mutatnak (von Helvesen 1986). A *Chorthippus* genus más fajcsoportjaival szemben a *Chorthippus albomarginatus*-fajkör hímjei esetén nem a szokványos énekben, hanem az udvarlóénekükben alakultak ki jelentős különbségek. Otto von Helvesen

1986-os munkája alapján a következőképpen vázolható a fajkörben leírt udvarlóhangok szerkezete. Mind a négy faj hímjei igen bonyolult, több fázisból felépülő összetett udvarlóéneket produkálnak, amelyet jellegzetes testmozgásokkal kísérve adnak elő. Mind a négy faj esetén az udvarlóének egy előkészítő (I) és egy befejező rész (II) ciklikus váltakozásából áll és az előkészítő rész maga is két fázis (a, b) ciklikus váltakozásából épül fel, a feltűnőbb különbség a négy faj között a befejező rész felépítésében és a befejező rész egy cikluson belüli ismétlés-számában van. A négy faj udvarlóéneke a következőképpen formulázható (az énekben ismétlődő alap mintázatot (ének-ciklus) félkövér kiemelés jelzi:

- Ch. albomarginatus*: I(a,b,a,b,a,b,a,b...,ab) - II(c1, c2) - I(a,b,a,b,a,b,a,b...,ab) - II(c1, c2) -....
- Ch. oschei*: I(a,b,a,b,a,b,a,b...,ab) - II(c1, c2, c3, c4, c5) - I(a,b,a,b,a,b,a,b...,ab) - II(c1, c2, c3, c4, c5) - ...
- Ch. karelini*: I(ab,ab,ab,a) - II(c1, c2, c3, c4, c5) - II(c1, c2, c3, c4, c5) - I(ab,ab,ab,a) - II(c1, c2, c3, c4, c5) - II(c1, c2, c3, c4, c5) -...
- Ch. lacustris*: I(ab,ab,ab...ab) - II(c1, c2, c3, c4) - II(c1, c2, c3, c4) - II(c1, c2, c3, c4) - I(ab,ab,ab...ab) - II(c1, c2, c3, c4) - II(c1, c2, c3, c4) - II(c1, c2, c3, c4) -

A *Ch. albomarginatus* és a *Ch. oschei* esetén a ciklusonkénti "II" részek számában nincs különbség, de ezek belső felépítése és a közben végzett testmozgás jelentősen eltér: míg a *Ch. albomarginatus*-nál a "II" rész csak két ének-elemből (c1, c2) áll, és nem kíséri "fejenállásos" ugróláb-levegőberúgás, addig a *Ch. oschei* esetén 5 ének-elemből épül fel és közben a hím az első négy lábán állva, potrohát felemelve ("fejenállás") az ugrólábaival a magasba rúgva, hamvas fehér tarsus-aival egy "tarsus-intést" végez.

Otto von Helversen a *Ch. oschei*-t 1986-ban írta le Észak-Görögországból és azóta a fajcsoport fajainak elterjedésével kapcsolatban a Kárpát-medence térségét illetően nem publikáltak hangtani vizsgálatokkal alátámasztott adatokat. A hazai állományok pontos taxonómiai helyzetének tisztázása pedig igen fontos, hiszen a *Ch. albomarginatus* (sensu lato) a hazai szikesek és mezofil legelők Orthoptera-együtteseinek jellemző, domináns tagja (Nagy 1944, 1947, 1983; Rácz 1998), sőt szórványosan középhegységi gyepeinkben is megtalálható (Nagy és Rácz 1996, Nagy és Szövényi 1997, Nagy és mtsai 1999). A következő néhány vizsgálati eredménnyel a hazai orthopterológia ezen hiányosságának pótlásához szeretnék hozzájárulni.

2.2.2. *Isophya pyrenaea*-alakkör

Az *Isophya kraussii* Brunner von Wattenwyl, 1878, *I. camptoxypha* (Fieber, 1853), *I. brevicauda* Ramme, 1931 és *I. pienensis* Maran, 1954 fajokat Harz (1969) morfológiai alapon szinonimizálta a genus típusfajával az *Isophya pyrenaea*-val (Serville, 1839). Harz ezen döntését az európai orthopterológusok hosszú időn keresztül elfogadták, mivel valóban nem voltak ismereteseek olyan morfológiai különbségek, amelyek a fenti fajok elkülönítéséhez differenciális bélyegként használhatóak lettek volna. Az utóbbi évtizedek bioakusztikai kutatásai azonban olyan eredményeket hoztak (Heller 1988, Zhantiev és Korsunovskaya 1990, Ingrisich 1991, Ragge és Reynolds 1998), amelyek alapján az *I. kraussii*, az *I. pienensis* és az *I. brevicauda* önálló, faji státuszba való visszahelyezése indokoltá vált. Az *I. camptoxypha*-t viszont Heller (1988) csehországi példányokon végzett ciripelőcsapsor-vizsgálatai alapján továbbra is az *I. pyrenaea* szinonimjának kell tekintenünk. Az idézett munkák eredményeit összefoglalva a szóban forgó fajok hangjáról a következő jellemzés adható: mind a négy faj éneke egy fő pulzus-sorozatot és ezután néhány (0-4) utó-klikket tartalmazó syllabus ismételtetéséből áll. (Az *I. pienensis* esetén az utó-klikkek megléte kérdéses).

Az *I. pyrenaea* syllabus-ai relatíve rövidek, fő pulzus-sorozatuk 70-120 ms-ig tart, amit 80-250 ms szünet után követ 1-2 utó-klikk (Ragge és Reynolds 1998). A syllabus ismétlési sebesség 0.5-0.7 syllabus/s (Heller 1988), így a syllabus-okat saját hosszukhoz képest igen hosszú szünetek választják el egymástól. A ciripelőcsapsor kevesebb, mint 100 csapot tartalmaz.

Az *I. kraussii* syllabus-ai az előző fajéhoz képest hosszúak: fő pulzus-sorozatuk 250-330 ms-ig tart, az utó-klikkek 70-130 ms-mal ezután következnek (Ragge és Reynolds 1998). A syllabus ismétlési sebesség 2 syllabus/s körüli (Heller 1988, Ragge és Reynolds 1998), tehát határozottan nagyobb, mint az *I. pyrenaea*-nál, így a syllabus-ok közötti szünetek a syllabus-okhoz képest rövidek, s ezért az ének egy folyamatos syllabus-sorozatnak tűnik. A ciripelőcsapsor több, mint 200 csapot tartalmaz.

Az *I. pienensis* énekéről igen keveset tudunk az előző két faj hangjához képest, mivel az összes publikált információ, amit erről tudni lehet az annyi, amennyit annak az egyetlen syllabus-nak az oscillogramja mutat, amelyet Zhantiev és Korsunovskaya (1990) minden további jellemzés nélkül közölt. Ez alapján a faj éneke kb. 300-350 ms hosszú fő pulzus-sorozatot tartalmazó syllabus-okból áll, amelyeket legalább fél másodperces szünetekkel ismételtethetnek ennek a fajnak a hímjei. Ez ugyan nagyon kevés, de azt már jól

mutatja, hogy ez az ének a másik három fajtól jelentősen eltér: kb. olyan hosszú syllabus-ok mint az *I. kraussii* syllabus-ai, de sokkal lassabb ismétlési sebességgel.

Az *I. brevicauda* éneke a syllabus-ok felépítését, hosszát és ismétlési sebességét tekintve igen hasonló az *I. kraussii*-éhoz, de attól és a másik két előző faj énekétől eltér abban, hogy itt az ének egy jellegzetesen rövid syllabus-sorozatból áll, amelynek során végig megfigyelhető a hangerő fokozása (Ingrisch 1991). Szemben az előző fajokkal, ahol a syllabus-sorozatok hossza határozatlan (zavartalan körülmények mellett akár több száz syllabus-ból is állhatnak) és hangerőfokozó rész csak az első néhány "iniciális" syllabus során figyelhető meg.

A fentiek alapján lehetővé vált ennek a morfológiailag nehezen kezelhető fajcsoportnak a hangelemzésen alapuló, biztosabb identifikációja, és az egyes fajok elterjedési területének pontosabb feltérképezése. Következő eredményeimmal, ehhez az area-újrarájzoló munkához szeretnék hozzájárulni néhány hazai, hangelemzéssel alátámasztott adattal.

2.3. A tudomány számára még ismeretlen énekű fajok, alfajok, geográfiai variánsok

2.3.1. *Isophya beybienkoi*

Az *I. beybienkoi*-t Josef Mařan (1958) a Szlovák-karszt két szomszédos fennsíkjáról, a Szádelői- és Pelsőci-fennsíkról írta le. A faj ezen a két területen kívül azóta sehonnán nem került elő, a típuslelőhellyel szomszédos területeken folyó intenzív orthopterológiai kutatások ellenére sem (Cejchan 1959; Chládek 1988, 1994; Nagy et al. 1998a, 1998b; Orci 1997; Varga és mtsai 2000). Ilyen szűk elterjedésű endemizmus ritkaság a Kárpát-medence szöcske faunájában. A fajleírásban megadott rajzok és diagnózis alapján a faj érvényességével kapcsolatban nehéz volt egyértelmű álláspontra helyezkedni. A faj énekét eddig senki nem tanulmányozta. Heller (1988) alapvető munkájában is mindössze egy ciripelőcsapsor kép szerepel az *I. beybienkoi*-val kapcsolatban, amely Heller szerint igen hasonló az *I. pyrenaea* ciripelőcsapsorához. Mivel a genus-ra jellemző a hímek szokványos énekének erős differenciáltsága szemben a fajok morfológiai uniformitásával, úgy gondoltuk, hogy a faj énekének tanulmányozása fontos eredményeket hozhat a faj érvényességének kérdésében. A faj énekének ismerete fontos kiegészítésül szolgálhat a taxonnal kapcsolatos esetleges filogenetikai tanulmányokhoz, és alapinformációkat nyújthat további viselkedésbiológiai vizsgálatok tervezéséhez.

2.3.2. *Isophya modesta*

Az *Isophya modesta* típuslelőhelye Erdély. Elterjedési területe Erdélytől déli irányban a Balkán-félsziget észak-keleti részéig, keletre Dobrudzsán keresztül a Podóliai-hátságig terjed (Harz 1969). Áréájának nyugati határát pedig a magyarországi, kicsiny, reliktum jellegű, izolált populációi képezik (Nagy 1974, 1981). Valójában a faj elterjedésének keleti határára vonatkozó ismereteink igen bizonytalanok, mivel az *I. modesta*-t morfológiai alapon jelenleg nem tudjuk megkülönböztetni az *I. rossica*-tól, amelyet Bey-Bienko (1951) a Közép-ország-hátság déli lábánál fekvő Kupjanszk mellől írt le. A két faj nagyfokú hasonlóságát már Kis (1960) és Harz (1969) is további vizsgálatokat igénylő problémaként említi. Az *I. rossica* leírásakor Bey-bienko által megadott differenciális bélyegek ugyanis mind jól illenek az *I. modesta*-ra is. Az *I. rossica* hímjeinek szokványos énekéről és a nőstényválaszának időzítéséről már vannak publikált eredmények (Zhantiev és Dubrovin 1977, Zhantiev és Korsunovskaya 1986), az *I. modesta* bioakusztikai vizsgálatával azonban még nem foglalkozott senki. A jelen tanulmány célja ennek a hiányosságnak a pótlása.

2.3.3. *Isophya brevipennis*

Az *Isophya modesta* mellett az *I. brevipennis* Brunner von Wattenwyl, 1878 az a másik, hazánk területén is előforduló *Isophya* faj, amelynek az énekéről eddig még nem közöltek részletes, oscillografikus elemzésen alapuló leírást (Heller 1988). A jelen tanulmányban a faj hangjának leírásával ezt a hiányosságot szeretném pótolni.

Az *I. brevipennis* fő elterjedési területe a Kárpátok vonulatai és Erdély, hazánkban az ország nyugati, délnyugati részéből ismerjük (Nagy és Szövényi 1997, Nagy és mtsai előkészületben). Vöröskönyves faj (Varga 1990).

A faj hangjának leírása azért is fontos, mert így az összes hazai *Isophya*-faj énekének ismeretében megadható egy ének jellegeken alapuló határozó kulcs, ami ebben a morfológiailag nagyon nehezen kezelhető genus-ban nagy segítség lehet a példányok identifikálásakor.

2.3.4. *Poecilimon fussi*

A *Poecilimon* genus 72 Európából kimutatott fájával a legfajgazdagabb európai szöcske nem (Heller és mtsai 1998). Az *Isophya*-khoz hasonlóan ebbe a genus-ba is csupa rövidült szárnyú, lassú mozgású, növényevő

szöcske tartozik. A fajok morfológiailag gyakran alig differenciáltak, s így a genus-on belül sok a taxonómiai bizonytalanság. Ezek felszámolásához már eddig is jelentősen hozzájárult a genus fajainak bioakusztikai vizsgálata: Heller (1984) 35 európai faj énekét és morfológiáját (különös tekintettel a hímek ciripelőcsapsorára) vizsgálva 15 faj szinonimizálását látta szükségesnek (7 fajjal) és egy új alfajt írt le. Főként Heller munkássága nyomán az európai fajok nagy részénél már ismerjük a hímek énekének oszcillografikus szerkezetét és azt, hogy mely fajoknál képesek a nőstények válasz éneket produkálni, és melyek azok, ahol néma fonotaxissal közelítik meg a választott hímet (Heller 1984, 1988, 1990; Heller és von Helversen 1986, Heller és mtsai 1997; Zhantiev és Korsunovskaya 1986, Ragge és Reynolds 1998). A hímek szokványos énekének szerkezete meglehetősen változatos (áttekintésüket lásd a 6.3.4. fejezetben).

Ennek ellenére az Európai fajok között még mindig van 21, amelyeknek az akusztikus szignáljairól nincs semmilyen publikált eredmény. Ezek egyike a *Poecilimon fussi* Brunner von Wattenwyl, 1878. Ennek a fajnak a tipikus formája Erdélyben és a Balkán-félsziget északkeleti részén él (Harz 1969). Hazánkban néhány, kicsiny, izolált népessége fordul elő (Nagy 1991). A faj elterjedési területéhez kapcsolhatóak a *Poecilimon matisi* Maran, 1952 (Délkelet-Szlovákia) és a *P. ukrainicus* Bey-Bienko, 1951 (Dél-Ukrajna, Moldávia, Lengyelország) elterjedési területei is, mivel ezt a két taxont morfológiájuk alapján a *P. fussi* szubjektív szinonimjaként kezelik (Harz 1969, Otte és Naskrecki 1998). A jelen tanulmányban a tipikus forma szokványos énekének és nőstény válasz énekének oszcillografikus leíró jellemzését adom, magyarországi és erdélyi példányok énekének elemzése alapján (Orci 2000). Eredményeimmel szeretnék hozzájárulni egy jövőbeli, az említett három taxon akusztikus szignáljait összehasonlító tanulmányhoz, amely igen hasznos eredményeket hozhat taxonómiai helyzetük tisztázásához.

2.3.5. *Pholidoptera transsylvanica*

A *Pholidoptera* genus tizenhat Európából kimutatott fajával (Heller és mtsai 1998) a közepes fajszerű szöcske nemek közé tartozik. Néhány Európa szerte elterjedt faja meglehetősen közönségesnek mondható (*Ph. griseoptera*, *Ph. fallax*). A legtöbb faj idejének nagy részét gyepek alfű szintjében vagy cserjés, bokros erdőszélek gyepszintjében a talajfelszínen mozogva, bujkálva tölti. A legtöbb Európában előforduló faj énekének alapos bioakusztikai elemzése már megtörtént. Ezek összefoglalását Heller (1988,) valamint Ragge és Reynolds (1998) munkáiban találhatjuk. A Heller (1988) által publikált spektrum-elemzési eredményekből látható, hogy a

Pholidoptera-k hangja intenzív összetevőket tartalmaz az emberi fül számára hallható tartományban. Így a fajok hangjának ismerete igen sokat segíthet az állatok terepi detektálásában az avatott fülű orthopterológus számára. Európában mindössze három olyan fajról tudunk, amelyeknek a hangjáról semmilyen hangelemzési eredmény nem került még közlésre: *Ph. ebneri* Ramme, 1931, *Ph. ganevi* Harz, 1986, *Ph. transsylvanica* (Fischer, 1853).

A *Ph. transsylvanica* áréája alig terjed a Kárpát-medencén kívül (Harz 1969; Észak-Szerbiából jelezte Us és Matvejev [1967]), így kárpát-medencei szubendemizmusnak tekinthető. Mint dácikus faunaelem, biogeográfiai szempontból a magyar Orthoptera fauna egyik értékes színező eleme (Rácz 1993, Varga 1999). Hazánkban mindössze három térségből ismerjük előfordulását [Kaszonyi-hegy (Varga és Rácz publikálatlan), Zemplén (Varga 1984, Nagy és mtsai 1998), Aggteleki-karszt (Nagy és mtsai 1999)]. Vörös könyves faj (Varga 1990). Hangjának ismerete fontos lehet az esetleges további populációk felfedezéséhez és a meglévők populációnagyság becsléséhez, metapopulációs szerkezetük vizsgálatához (Jordán és mtsai, kézirat). Jelenleg nem ismerem a *Ph. transsylvanica*-val kapcsolatos hang alapján kezelhető taxonómiai problémát, de ha ilyenek a jövőben felmerülnek, akkor azok megoldásához is segítséget nyújthatnak a jelen tanulmányban közölt eredmények.

2.3.6. *Pholidoptera littoralis*

A *Pholidoptera littoralis* (Fieber, 1853) szöcskefajt Nagy és Szövényi mutatták ki hazánk faunájára újként (Nagy és Szövényi 1998, 1999, Szövényi és Nagy 1999) a Körös-Maros Nemzeti Park (KMNP) által indított és az állattársulásokra is kiterjedő konzerváció-ökológiai kutatások keretében. Ezt az óvatos, jól rejtőző szöcskét legkönnyebben magasan csengő, hangos ciripelése alapján észlelhetjük. A faj hangjának ismerete azonban nem csak az esetleges további hazai populációk megtelepedéséhez nyújthat segítséget, hanem a hazai populáció finomtaxonómiai helyzetének tisztázásához is. Bár a faj hangjáról már több tanulmányban is olvashattunk (Krauss 1878, Rheinlaender és Kalmring 1973, Kalmring és mtsai. 1985, Heller 1988, Ragge és Reynolds 1998) a magyarországi populáció és a hozzá földrajzi elterjedését tekintve legközelebb álló *Ph. littoralis similis* alfaj hangját tudomásunk szerint még nem vizsgálták. Ez ösztönzött bennünket arra, hogy bemutassuk néhány hazai, illetve erdélyi hím példány hangjának elemzését és összevessük eredményeinket a nyugat-európai kutatók által közölt eredményekkel.

2.3.7. *Stenobothrus fischeri*

A *Stenobothrus* genus több fajánál igen bonyolult, több fázisból álló, komplex, hang és mozgás elemeket tartalmazó udvarló viselkedés figyelhető meg (pl. *S. lineatus* (Panzer, 1796), *S. fischeri* (Eversmann, 1848), *S. nigromaculatus* (Herrich-Schaffer, 1840), *S. rubicundulus* Kruseman et Jeekel, 1967). Ezeknek a komplex szignáloknak a szóbeli leírását már Faber (1953) munkájában megtalálhatjuk és az ének (Ragge 1987, Ragge és Reynolds 1998) valamint az azt létrehozó lábmozgás (Waeber 1989) oszcillografikus elemzése is megtörtént már. Ugyanakkor keveset tudunk ezeknek a szignáloknak a földrajzi variabilitásáról, ami azért is kutatásra érdemes, ígéretes téma, mert ezek az udvarlóénekek már csak bonyolultságuknál fogva is több lehetőséget adhatnak különféle variánsok létrejöttére.

A *Stenobothrus fischeri* elterjedési területe a Pireneusi-félszigettől Mongóliáig nyúlik (Harz 1975). Hazánkban a Nyírség és Kiskunság homokgyepeiből ismert (Rác 1986, Nagy szóbeli közlése). A jelen munkában közép- és dél-görögországi valamint hazai kiskunsági hímek udvarlóénekének összevetésével egy véletlen felfedezés eredményeit szeretném bemutatni. A megvizsgált anyag kis mennyisége alapján ez a munka előtanulmány nevet érdemelne, de az eredmények – véleményünk szerint (Orci és von Helversen 2001) – már most is érdemesek a bemutatásra.

3. Anyag

3.1 A tanulmányozott hangfelvételek

Lásd a melléklet 1. táblázatát.

3.2. A morfometriai vizsgálatokhoz során tanulmányozott példányok

3.2.1. *Euchorthippus pulvinatus*

Az *E. pulvinatus pulvinatus* esetén összesen 71 hímen és 51 nőtényen végeztem morfometriai méréseket. Ezen az anyagon belül 44 hímét és 40 nőtényt az Aggteleki-karsztról (Nagyoldal és az Alsóhegy mészkőlejtősztyeppjéről) valamint 27 hímét és 11 nőtényt a Kiskunságból (a Dabas és Tatárszentgyörgy közötti lőtér homokpusztairól) gyűjtöttem 1998-ban. Az *E. elegantulus gallicus*, *E. chopardi* és *E. declivus* esetén Ragge és Reynolds (1984) morfo- és szonometriai adatait használtuk.

3.2.2. *I. modestior* és *Isophya stysi*

Összesen 84 hím és 68 nőtény példányt vizsgáltunk meg, amelyeket a két faj 9 populációjából gyűjtöttünk (3.2.2. táblázat).

Gyűjtési régiók	Faj	Alap-sorozat		Teszt-sorozat	
		Hím	Nőtény	Hím	Nőtény
1	s	16	15	3	1
2	s	7	6	11	7
3	s	1	-	3	-
4	s	7	9	6	9
5	m	2	7	5	1
6	m	10	8	2	-
7	m	2	-	1	1
8	m	2	1	-	-
9	m	-	-	6	3

3.2.2. táblázat. A vizsgált példányok lelőhely szerinti megoszlása. Gyűjtési régiók kódjai és a hozzájuk tartozó lelőhelyek: (1) Szatmárberegi-sík, Kaszonyi-hegy; (2) Zemplén, Telkibánya, Regéc, Rostalló; (3) Körös-Maros Köze, Gyula; (4) Erdélyi-szigethegység, Kolozsvár, Kisbánya, Torockó; (5) Villányi-hegység, Villánykövesd; (6) Mecsek, Pécs, Mánfa, Kovácsszénája, Abaliget, Zobákpuszt, Pécsvárad; (7) Kőszegi-hegység, Kőszeg; (8) Vértes, Gánt; (9) Bécsi-medence, Mödling; fajnév-rövidítések: s - *Isophya stysi*, m - *Isophya modestior*

Ezen az anyagon belül 47 hím és 46 nőtényt az elmúlt két év során gyűjtöttünk (NB, OKM, RIA, SZG, VZ; a rövidítéseket lásd a melléklet 1. táblázatánál) 8 populációból és ezeket élve hazaszállítottuk, hogy a hímek énekéről felvételeket készíthessek (végül 43 hím hangját sikerült felvenni). Ezt a jelenleg gyűjtött, friss részét a vizsgálati anyagnak 70%-os etilalkoholban konzerváltuk és a továbbiakban "alap-sorozat" névvel fogok ezekre a példányokra hivatkozni. A további 37 hím és 22 nőtény példányt, a "teszt-sorozat", Nagy Barnabás, Kis Béla és Varga Zoltán gyűjtötte 1962 és 2000 között. Ezek feltűzött, szárazra preparált példányok, melyek Nagy Barnabás gyűjteményében (MTA-NKI) vannak elhelyezve. Az alap-sorozatban a hímeket hangjuk alapján határoztuk meg, alap-referenciaként használva a Zhantiev és Dubrovin (1977) által közölt nyugat-ukrajnai *I. stysi*, valamint a Heller által publikált szerbiai *I. modestior* oszcillogramot és az általunk vizsgált szonometriai jellegek szórás-diagramjait. A nőtényeket az együtt előforduló más *Isophya* fajok nőtényeitől (*I. costata*, *I. kraussii*, *I. brevipennis*, *I. modesta*) szárnyhosszuk, tojócsőhosszuk és tojócsőalakjuk alapján különböztettük meg. Mivel az *I. stysi* és *I. modestior* hímjeit sohasem találtuk szimpatrikusan, így a nőtényeket az azonos populációból gyűjtött hímekkel konspecifikusnak tekintettük. A teszt-sorozat példányait pedig az ugyanabból a régióból származó alap-sorozati példányokkal azonos fajként kezeltük.

4. Módszer

4.1. Hangrögzítés

A disszertációban elemzett hangfelvételeket készítésekor egy Monacor ECM-920-as vagy egy Shure BG 4.1-es kondenzátor mikrofont használtam. Ezeknek a mikrofonoknak a gyártó nem adja meg az egyedi frekvencia-átviteli karakterisztikáját, hanem csak tájékoztató jelleggel a kis csillapítással átvitt frekvencia sáv határait közlik. Ez a Monacor mikrofon esetén 20 Hz-től 18 kHz, a Shure mikrofon esetén pedig 20 - 16 kHz. Ennek ellenére mind a két mikrofon jól használható jeleket adott egészen 24 kHz-ig (sőt a Monacor mikrofon 48 kHz-ig is). A mikrofonnal a felvételi alanyt általában 5-15 cm-nyire közelítettem meg (magas hangú, kis testű fajoknál ez lehetett csupán 2 cm is, míg nagy hangerejű állatoknál 50 cm), így sem parabolatükörre, sem pedig superkardoid iránykarakterisztikára (puskamikrofon) nem volt szükségem. A mikrofonról érkező jelet digitális formában rögzítettem egy Sony TCD-D7-es hordozható DAT-magnóval (Digital Audio Taperecorder, a digitalizáláshoz 48 kHz-es mintavételi frekvenciát és 16-bites amplitúdó felbontást alkalmaztam), vagy egy SEK'D SIENNA nagysebességű

hangkártyával (96 kHz, 16 bit) felszerelt személyi számítógéppel. A DAT-tal készített felvételeket is átjátszottam a PC-re, ahol a felvételek készítésének körülményeiről naplót vezettem és ezt a felvételekkel együtt időről-időre kiírtam CD-ROM-ra. A gyűjtési naplóban legalább a következő adatok szerepelnek: a példány lelőhelye, a gyűjtő személye (ha az nem én vagyok), a gyűjtés időpontja, a felvétel helye, a felvétel időpontja, a felvételhez használt mikrofon és hangrögzítő berendezés (alapértelmezés Monacor ECM 920, Sony TCD-D7), a levegőhőmérséklet (terepen árnyékban) a felvétel készítésekor. Ezen felül, ha szükségesnek láttam, leírtam röviden a viselkedési kontextust, aminek során az állat az éneket produkálta, a felvételi érzékenységet, a mikrofon távolságát a példánytól és hogy milyen irányból irányítottam az állatra, sáskáknál, hogy meg volt e mind a két ugróláb, ahol morfológiai méréseket is terveztem ott a példány egyedi felismerését lehetővé tevő leírást adtam, vagy a példányra festéssel készített egyedi jelölést adtam meg. A felvételek során a hőmérsékletet egy külső szenzorral is rendelkező, digitális kijelzőjű termo-higrométerrel mértem. A terepi felvételek napsütéses, szélsőséges tiszta időben készültek. A zárttéri felvételekhez nem használtam süketszobát. Egy szokásos módon berendezett nappali szoba teremakusztikai sajátosságai teljesen megfelelőnek bizonyultak visszhangmentes tiszta felvételek készítéséhez.

4.2. A hangfelvételek elemzéséhez használt módszerek

A bioakusztikai elemzések során az állathangok grafikus megjelenítésének három alapvető formája van: az oszcillogram, a szonogram és a spektrogram (Hopp és mtsai 1998). Az oszcillogram esetén a vízszintes tengelyen az idő van feltüntetve, a függőleges tengelyen pedig a mikrofonról érkező jel nagysága (ez nyomásérzékeny mikrofon esetén a mikrofon membránjára nehezedő levegőnyomás pillanatnyi értékével arányos, sebességérzékeny mikrofon esetén pedig a mikrofon membránját "bombázó" levegőrészecskék sebességével). Tehát az oszcillogram a hanghullám idő-amplitúdó függvényének rajza, ezért erről közvetlenül frekvencia információ nem olvasható le, de az oszcillogramban benne van minden adat, amely a frekvencia-összetevők kiszámításához szükséges (egy egyszerű szinuszos hang esetén ehhez elég a hullámhossz lemérése, bonyolult hullámforma esetén Fourier-analízis, zero crossing vagy más módszerek kellenek a spektrális jellemzők kiszámításához). A másik elterjedt grafikus hangrepresentáció a szonogram. Ezen is az idő látható a vízszintes tengelyen, de a függőleges tengelyen a frekvencia van feltüntetve, az amplitúdót pedig különböző színek, vagy egy szín különböző intenzitása jelzi. A spektrogram kifejezést sajnos gyakran használják a szonogrammal szinonimként (főleg

amerikai szerzők), de szűkebb értelemben a spektrogram a szonogram egy időbeli metszete, ahol tehát nincs idő tengely. Itt a vízszintes tengelyen a frekvenciát szokás ábrázolni, míg a függőleges tengelyen valamilyen intenzitással kapcsolatos mennyiséget, pl. hangenergiát, hangintenzitást, amplitúdót. Ennek az ábrázolási módnak az az előnye a szonogrammal szemben, hogy itt az egyes frekvenciakomponensek intenzitása pontosabban látható, ezért cserében viszont elveszik az időbeli változások bemutatásának lehetősége. Az oszcillogramokat amplitúdó-modulált szignálok vizsgálatára célszerű alkalmazni, míg a szonogram a frekvencia-modulált jelek esetén informatív. Spektrogramot pedig akkor célszerű készíteni, ha egy amplitúdó-modulált jel hordozó-frekvenciájára, vagy egy frekvencia-modulált jel konstansfrekvenciájú szakaszának pontos spektrális jellemzőire vagyunk kíváncsiak.

Mivel a disszertációban tanulmányozott fajok mindegyike amplitúdó-modulált hangszignálokat használ így a dolgozatban kizárólag oszcillografikus elemzési eredmények találhatóak. Spektrális információkat két okból nem vizsgáltam. Egyrészt ezek kevéssé fajspecifikusak s így taxonómiai szempontból kevéssé informatívak, másrészt a számomra rendelkezésre álló mikrofonok ismeretlen frekvencia-átviteli karakterisztikája miatt az általam készített felvételek szinképe torzított az eredeti hanghoz képest. Az oszcillografikus elemzések elvégzéséhez a Cool Edit Pro nevű szoftvert (<http://www.syntryllium.com>) használtam. A szél-okozta zaj szűréséhez Bessel típusú felülatéresztő szűrést végeztem (szintén a Cool Edit Pro-val), a vágási frekvenciát a felvétel szonogramja alapján úgy állítottam be, hogy az elemzésre kerülő ének ne sérüljön. Bár a hullámforma az ilyen szűrések során változik a különböző frekvenciakomponensek különböző fáziskésése miatt, ez a változás azon az időskálán, ahol a méréseket végeztem, illetve az oszcillogramokat készítettem nem okoz észlelhető változást. Az eddig publikált kísérleti eredmények alapján nincs értelme milliszekundumnál finomabb skálán végezni a méréseket (pl. von Helversen és von Helversen 1994).

4.3. Bioakusztikai terminológia

A dolgozatot alkotó tanulmányokban a Ragge és Reynolds (1998) által használt terminológiát követtem:

Pulzus: egyetlen, erősen csillapított, osztatlan hanghullám-sorozat, amely egyetlen ciripelőcsap hatására keletkezik.

Syllabus: a hangadószervek egyetlen mozgásciklusa (szöcskékénél a szárnyak egy nyitó-záró mozgása, sáskáknál pedig az ugróláb combjának egy teljes felle mozgása) során keletkező hang. Ez két hemisyllabus-ból állhat.

Szöcskékénél nyitó-hemisyllabus-ból (ez a szárnyak nyitásakor keletkezik), és záró-hemisyllabus-ból (ez a szárnyak zárása során keletkező hang). Sáskákánál felvonó-hemisyllabus-ból (az ugróláb emelkedő mozgása során keletkezik), és levonó-hemisyllabus-ból (az ugróláb lefelé irányuló mozgása során keletkező hang).

Echeme: a syllabus-ok elsőrendű csoportosulása (a csoporton belül a syllabus-ok közötti szünet általában rövidebb, mint maguk a syllabus-ok).

Echeme-sorozat: az echeme-k elsőrendű csoportosulása

Funkcionális ének-egység: az ének azon legkisebb része, amely megfelelő sorrendben tartalmazza mindazon énekelemeket, amelyek a faj nőtényeinek válaszreakciója kiváltásához szükségesek.

Az állatok kommunikációja során használt szignálok az általuk hordozott információ szerint 4 csoportba sorolhatóak (Liker 2002): azonosítók, minőségjelzők, motivációt jelzők és a külső környezettel kapcsolatos információt közvetítők. Az egyenesszárnyúak hangjelzéseit azonban, nem a hordozott információ típusa, hanem a viselkedési kontextus alapján szokás tipizálni (lásd pl. Ragge és Reynolds 1998), ami két szempontból is praktikus: (i) a legtöbb esetben nem ismerjük pontosan a szignál által közvetített információ jellegét, (ii) egy adott szignál a fenti információ típusok közül többet is hordozhat. A viselkedési kontextus alapján számos énektípust írtak le az egyenesszárnyúaknál (Faber 1953a, Jacobs 1953a, Harz 1957), de ezek közül csak a következő három típust szokták taxonómiai céllal vizsgálni, mivel a többit vagy csak nagyon ritkán produkálják az állatok, és/vagy ezek szerkezete kevésbé fajspecifikus. A fajok által legáltalánosabban használt, és taxonómiai szempontból legfontosabb ének típus a szokványos ének (calling song, solitary song, ordinary song), ez az a hangszignál, amit egy magányos hím spontán módon produkál. A szokványos ének a fenti információ-típusok közül hármát is hordozhat. Legáltalánosabban bizonyított és talán legfőbb funkciója, hogy faji azonosítóként szolgál a hallótávon belül lévő nőtények számára (lásd az előbbieken már idézett irodalmak közül a következőket: Jacobs 1953a, 1953b; Walker 1957, Perdeck 1958, Zaretsky 1972, Ulagaray és Walker 1973, Paul 1976, 1977; Vedenina 1990, Vedenina és Zhantiev 1990, Stumpner és von Helvesen 1992, 1994, valamint Dobler és mtsai 1994). Minőség jelző funkcióját is több esetben bizonyították, aminek egyrészt a konspecifikus nőtények párválasztásakor van nagy szerepe (Gwynne 1982, Simmons 1988, Stiedl és mtsai 1991, Ritchie és mtsai 1995), másrészt pedig a hímek egymás erejének, testméretének a felbecsülésében (Bailey és Thiele 1983, Latimer és Schatral 1986, Römer és Bailey 1986, Simmons 1988). S bár a fajok jó részénél az agresszív interakciókhoz speciális énektípus alakult ki, a szokványos éneknek is van egyfajta agresszív színezete az azonos fajú hímek számára. Ez alakítja ki

számos faj esetén az éneklő hímek szabályos térbeli eloszlását (Meixner és Shaw 1979, Thiele és Bailey 1980, Bailey és Thiele 1983; Latimer 1980, 1981). A fajok egy részénél megfigyelhető egy külön a hímek közötti agresszív interakciók során használt rivalizálóének (rivarly song), ami tartalmát tekintve motivációt jelző és minőségjelző szignál-típusnak tekinthető (Greenfield és Minckley 1993). Ez vagy a szokványos ének egy rövidebb és hangosabb változata, amit jellegzetes alternáló időzítéssel adnak elő a rivalizáló felek (pl. *Glyptobothrus brunneus*), vagy egy a szokványos énektől teljesen eltérő szerkezetű szignál (pl. *Chorthippus parallelus*). A harmadik jellegzetes és magasan fajspecifikus ének típus az udvarlóének (courtship song). Ez az az ének, amelyet a hím egy nőstény közvetlen közelében ad elő. Ilyenkor a két állat nemcsak, hogy látótávolságon belül van, hanem gyakran csápjakkal meg is érintik egymást. Sok faj esetén az udvarlóének a szokványos ének halkabb, sűrűn ismételt változata (pl. *Chorthippus dorsatus*, *Chorthippus mollis*), azonban számos sáskafaj esetén az udvarlóének meglepően bonyolult, komplex hangszignál, amelyet gyakran vizuális szignálok (jellegzetes testmozgások és pózolás) is kísérik (pl. *Gomphocerippus rufus*, *Myrmeleotettix maculatus*, *Chorthippus oschei*). Ennek az énektípusnak az információtartalmával kapcsolatosan konkrét eredményeket tudomásom szerint nem publikáltak még, de a komplexitás és a viselkedési kontextus alapján feltételezhető, hogy fajazonosító, minőségjelző és motiváció jelző funkciója is lehet (von Helversen és von Helversen 1994).

4.4. A vizsgált ének-jellemzők

4.4.1. *Euchorthippus pulvinatus*

A következő ritmikai jellemzőket mértem (4.4.1. ábra).

Az echeme-sorozat időtartama (d_{sq}): az iniciális echeme végétől a terminális echeme végéig eltelt idő hossza.

Az echeme rangja (r_e): az echeme időbeli sorszáma, úgy hogy az iniciális echeme-et nem számítjuk bele (tehát az a nulladiknak számít)

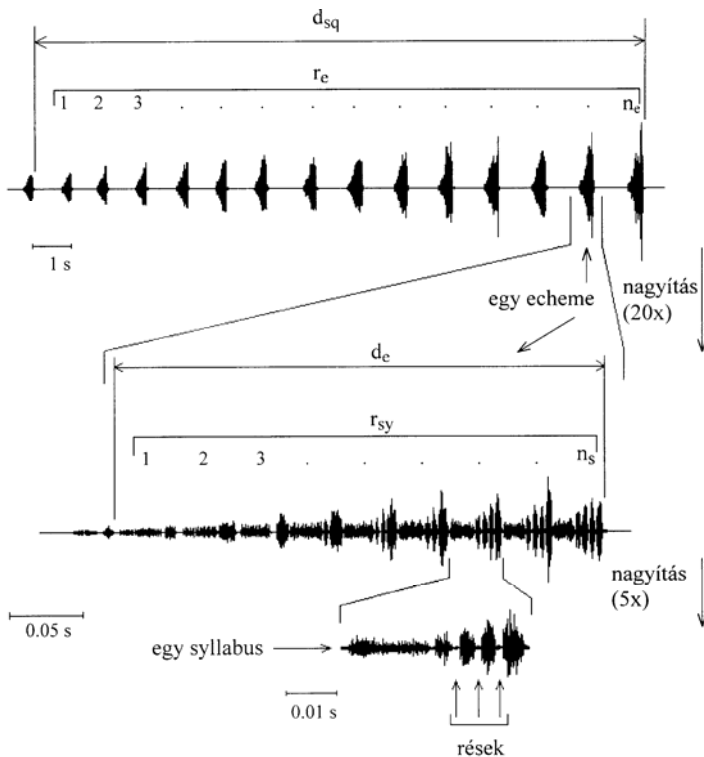
Echeme ismétlési sebesség (err): az echeme-ek száma (n_e) az adott echeme-sorozatban osztva az echeme-sorozat időtartamával

Az echeme időtartama (d_e): az echeme iniciális syllabus-ának végétől a terminális syllabus-ának végéig eltelt idő.

A syllabus-ok átlagos időtartama (d_s): az echeme időtartama (d_e) osztva az echeme syllabus-számával (n_s).

Rés: rövid, pillanatnyi szünet (legalább 1.25 ms időtartamú) a syllabus hangosabb, második része során.

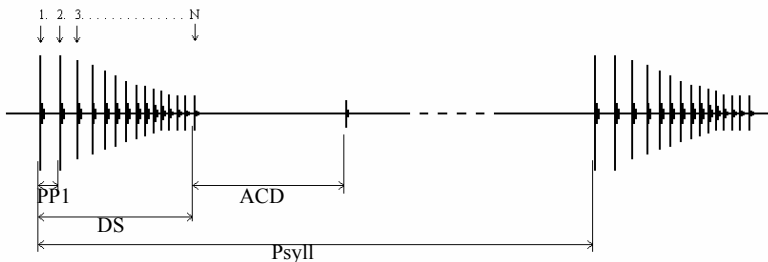
Echeme-enkénti rész-szám: az echeme gyors-oszcillogramján megfigyelhető rések össz-száma.



4.4.1. ábra. Az *Euchorthippus pulvinatus* szokványos énekén mért szonometrikus jellemzők és mérési pontjaik (a rövidítések magyarázatát lásd a szövegben).

4.4.2 *Isophya stysi*, *I. modestior* és *I. brevipennis*

A következő szonometrikus jellemzőket mértem (ezeket és mérési pontjaikat lásd a 4.4.2. ábrán). A syllabus-ok periódushossza (P_{syll}): a syllabus első pulzusától a következő syllabus első pulzusáig eltelt idő hossza. A syllabus időtartama (DS): a syllabus fő pulzus-sorozatának első pulzusától utolsó pulzusáig eltelt idő. A syllabus pulzus-száma (N): a syllabus fő pulzus-sorozatát alkotó pulzusok száma. Pulzus-periódus: egy adott pulzus kezdetétől a következő pulzus kezdetéig eltelt idő (lásd első pulzus-periódus (PP1)). Utó-klikk késés (ACD): a syllabus fő pulzus-sorozatának utolsó pulzusától az első utó-klikkig eltelt idő. Minden példány esetén 5 syllabus-on mértem le ezeket a jellemzőket, és ez alapján a példányra adódott átlagot vettük figyelembe egy független adatként a statisztikai számítások elvégzésekor.



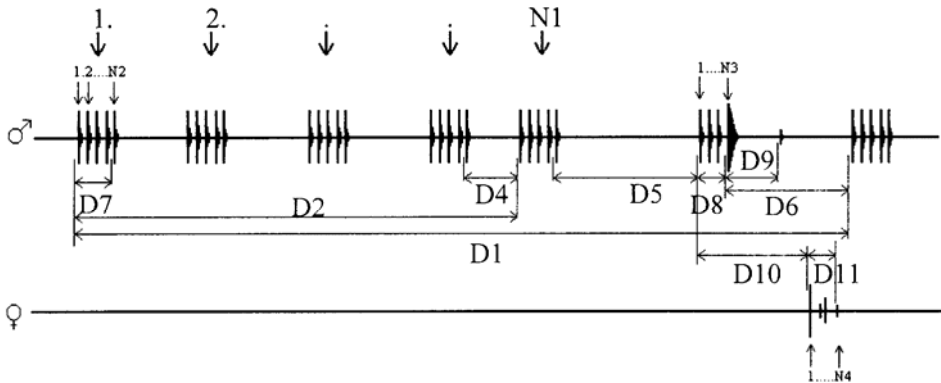
4.4.2. ábra. Az *Isophya stysi* és *I. modestior* szokványos énekén mért szonometrikus jellemzők és mérési pontjaik (sematikus oszcillogram; a rövidítések magyarázatát lásd a szövegben).

4.4.3. *Isophya kraussii*

A következő ritmikai jellemzőket vizsgáltam: DS, N, ACD, P_{syll}; ezek leírását lásd a 4.4.2-nél és a 4.4.2. ábrán. Az első három jellemzőt 10 példány 3-5 syllabus-án mértem, a syllabus-periódust pedig mind a 15 példánynál kb. 20-25 syllabus összhossza alapján számítottam.

4.4.4. *Isophya beybienkoi*

A következő szonometrikus jelleget mértem (a zárójelben feltüntetett változók az adott jelleg 4.4.4. ábrán és az 5.3.1.1. valamint az 5.3.1.2. táblázatban használt jelölését adják meg). A syllabus-ok hosszát (D7, D8) első pulzusuk kezdetétől az utolsó kezdetéig mértem, a syllabus pulzus-számába (N2) az utolsó pulzust is beleszámoltam, a "B" syllabus-ok utó-klikkekeit viszont nem (N3). Az utó-klikk-késést (D9) a "B" syllabus fő pulzus-sorozatának utolsó pulzuskezdetétől az első utó-klikk kezdetéig mértem. A syllabus-közi intervallumokat (D3, D4, D5, D6) az intervallumot megelőző syllabus utolsó pulzusának kezdetétől a következő syllabus első pulzusának kezdetéig mértem. Az "AAA...A" sorozatok hosszát (D2) az első syllabus kezdetétől az utolsó syllabus kezdetéig, a feltételezett funkcionális-énekegység hosszát (D1) pedig a hozzá tartozó első syllabus kezdetétől a következő egység első syllabus-ának kezdetéig. A nőstény-válasz késedelmét (D10) az azt megelőző "B" syllabus kezdetétől a nőstény válasz első pulzusáig mértem. A nőstényválasz hosszát (D11) annak első pulzusától az utolsóig mértem, a pulzus-számába az utolsó pulzust is beleszámolva (N4).

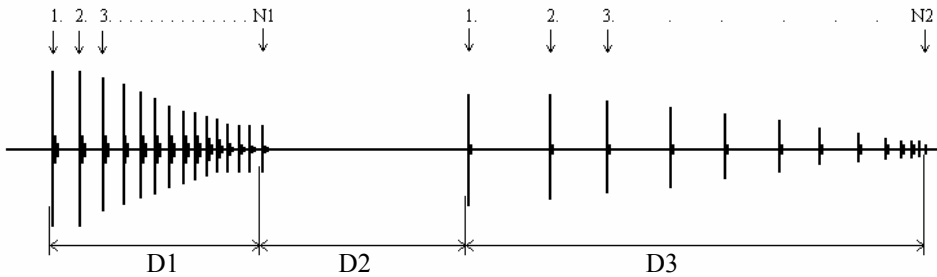


4.4.4. ábra. Az *Isophya beybienkoi* hímek szokványos énekén és nőstény válasz énekén mért jellemzők és mérési pontjaik (sematikus oszcillogram; a jellemzők bővebb leírását lásd a szövegben).

4.4.5. *Isophya modesta* és *I. rossica*

A következő jellemzőket mértem (4.4.5. ábra). A fő pulzus sorozat időtartama (D1): a pulzus-sorozat első pulzusától az utolsó kezdetéig. A fő pulzus-sorozat pulzus-száma (N1): az összes észlelhető pulzus száma beleszámítva az utolsót is. A fő pulzus-sorozat és az utó-pulzus-sorozat közötti szünet hossza (D2): a fő pulzus-sorozat utolsó pulzusának kezdetétől az utó pulzus-sorozat első pulzusának kezdetéig. Az utó pulzus-sorozat hossza (D3): a pulzus-sorozat első pulzusának kezdetétől az utolsó kezdetéig. Az utó pulzus-sorozat pulzus-száma (N2) az utolsó pulzust is beleszámítva.

A nőstényválasz késedelmét az azt megelőző hím pulzus-sorozat utolsó pulzusának kezdetétől a nőstény válaszánek első pulzusának kezdetéig mértem.



4.4.5. ábra. Az *Isophya modesta* és *I. rossica* hímek syllabus-ain mért oscillografikus jellemzők és mérési pontjaik (sematikus oscillogram).

4.4.6. *Poecilimon fussi*

A következő jellemzőket mértem: az "A" syllabus hossza (DA) és pulzus-száma (NA), a "B" syllabus hossza (DB), pulzus-száma (NB) és utó-klikk-késése (ACD), az I. fázis hossza (DI), syllabus-száma (NSI) és syllabus-ismétlési sebessége (SRR1), a II. fázis hossza (DII), syllabus-száma (NSII) és syllabus-ismétlési sebessége (SRR2). A syllabus-ok hosszát első észrevehető pulzusuk kezdetétől az utolsó kezdetéig mértem. A syllabus-ok pulzus-számának megállapításakor csak a fő pulzus-sorozatot alkotó pulzusokat vettem figyelembe, ezek közül viszont az összeset, amit csak a felvételen észlelni lehetett. Ezek alapján számítottam az "A" és "B" syllabus-ok pulzus-ismétlési sebességét ($PRRA=NA/DA$, $PRRB=NB/DB$). Az utó-klikk késést a fő pulzus-sorozat utolsó pulzusának kezdetétől az első utó-klikk kezdetéig mértem. A fázisok hosszát az első syllabus-uk kezdetétől a következő fázis első syllabus-ának kezdetéig mértem. A syllabus-ok ismétlési sebességéhez syllabus-kezdetől syllabus-kezdetig jelöltem ki egy szakaszt, ennek időtartama és syllabus-száma alapján számoltam egy átlagos syllabus-

ismétlési sebességet. A fázisok syllabus-számát az átlagos syllabus-ismétlési sebesség és a fázis-hossz ismeretében számítottam.

Hímenként 3 "A" és 3 "B" syllabus pulzus-számát, időtartamát, a "B" syllabus-oknál utóklíkk késését számoltam illetve mértem le, s ezek átlagait használtam független adatpontokként a további számításokhoz. A syllabus-ismétlési sebesség megállapításához minden hímnél, fázisonként egy legalább 30 syllabus-t tartalmazó szakasz hosszát mértem le és ezzel osztottam a szakasz syllabus-számát. A fázisok hosszára vonatkozóan hímenként annyi mérést végeztem, amennyit a rendelkezésre álló felvételi anyag engedett (1-6 fázis-pár hímenként).

A nőstény válasz-ének esetén a pulzus-csoportok pulzus-száma a megszámlálható, jól kikülönült pulzusok számát jelenti, a pulzus-csoportok hosszát, azok első látható pulzusától az utolsóig mértem. Az egyes pulzus-csoportok közötti "késést" a megelőző pulzus-csoport első pulzusától, a következő első pulzusáig mértem. A hím fő pulzus-sorozatához képest az "X" és "Y" pulzus sorozat késését, a hím fő pulzus-sorozatának utolsó pulzusától a nőstény adott pulzus-csoportjának első pulzusáig mértem.

4.4.7. *Pholidoptera littoralis*

Az ének ritmikus szerkezetének numerikus jellemzéséhez a következő kvantitatív jelleget mértem az oscillogramokon: echeme hossz (dE) – az első syllabus végétől az utolsó syllabus végéig; a syllabus-ok száma echemenként (nSE) – beleértve az első syllabus-t is; syllabus-ok száma az echeme elején mutatkozó crescendo során (nSCr). Ezek alapján echemenként kiszámítottuk a syllabus ismétlési sebességet ($S_{rr} = nSE/dE$), valamint a crescendo alatti syllabus-szám és a teljes syllabus-szám arányát ($nSCr/nSE$).

4.5. Hang-visszajátszás (Play-back)

A nőstényválaszok előidézéséhez vagy egy élő, azonosfajú hím éneke szolgált stimulusul (*Poecilimon fussi*) vagy hangvisszajátszást alkalmaztam. A play-back kísérletek során a visszajátszáshoz vagy egy PCM-1-es Sony DAT-magnót használtam, vagy a hangmintát közvetlenül a számítógépemről játszottam vissza. A manipulált hangmintákat a Cool Edit Pro-val készítettem. Hangforrásként az *I. beybienkoi* nőstények válaszénekének stimulálásához egy AROWANA DC-691, az *I. modesta* és *I. brevipennis* esetében egy ALTEC LANSING ACS22 hangdobozt használtam (ezekhez szintén nem közöl a gyártó frekvencia-átviteli karakterisztikát csak annyit, hogy 20-18 000 Hz-ig terjedő sávban képesek hangot sugározni). A visszajátszáskor a kísérleti alanyt vagy egy tápnövénycokorra helyeztem,

vagy ha az nagyon gyorsan igyekezett a hangforrás irányába, akkor egy erősen elágazó, leveleitől megfosztott orgonahajtás tetejére tettem, amiről a sok elágazás miatt csak nagyon lassan tudtak a nőstények a földre jutni, s így a hangdoboztól való távolságuk (80 cm) nem változott a felvétel során. A visszajátszások során a nőstények válaszhangját egy közvetlenül a nőstényre irányított mikrofonnal vettem fel. A play-back anyag ismeretében még egyidejű hangadás esetén is biztosan lehetett tudni, hogy az elkészült monó felvételen mely pulzusok származnak a nősténytől és melyek a hímtől.

Az *Isophya modesta* nőstény válaszének időzítésének tanulmányozása céljából egy eredeti és öt féle manipulált utó pulzus-sorozatú syllabus típust játszottam vissza (5.3.2.1.3. ábra). Az eredeti syllabus (1-es syllabus típus) utó pulzus-sorozata 1384 ms időtartamú volt, ezt 1666 ms-ra (2-es syllabus típus), 1951 ms-ra (3-mas syllabus típus) illetve 2614 ms hosszúságúra (4-es syllabus-típus) növeltem úgy, hogy a pulzus-sorozat középső, közepes pulzus-ismétlési sebességű részén egy-egy szakaszt megdupláztam; a pulzus-sorozat középső részének kivágásával előállítottam egy 600 ms-os rövidített, de természetesen sűrű végű változatot (5-ös syllabus típus) és a végső szakasz törlésével egy vég-sűrűsödés nélküli rövid változatot is (6-os syllabus típus). A play-back anyagot ezekből random módon, visszatevés nélküli mintavétellel állítottam össze (minden syllabus-típusból 5 volt a "kalapban"). A visszajátszás során a hangerő konstans volt.

4.6. Morfometria

4.6.1 A morfometriai mérésekhez használt eszközök

Az összes mérést egy okulár-mikrométerrel ellátott MBC-10 és egy Amplival (Zeiss) sztereómikroszkóppal végeztem, kivéve a ciripelőcsapok számlálását, amihez egy Studar M-típusú mikroszkópot használtam, aminek tolómérővel felszerelt, mozgatható tárgyasztala van. A ciripelőcsapsor hosszának mérésekor hagytam, hogy a szárny megtartsa eredeti domborultságát. A ciripelőcsapsor hosszát a két legtávolabbi csap között mértem. Az elektronmikroszkópos felvételek az ELTE Növény-szervezettani Tanszékén Dr. Kristóf Zoltán segítségével készültek egy Hitachi S-2360N készülékkel aranyfüstel bevont szárított szárnyakról.

4.6.2. A vizsgált morfometriai karakterek

4.6.2.1. *Euchorthippus pulvinatus*

Ugyanazokat a morfometriai jellegeket vizsgáltam az *E. pulvinatus*

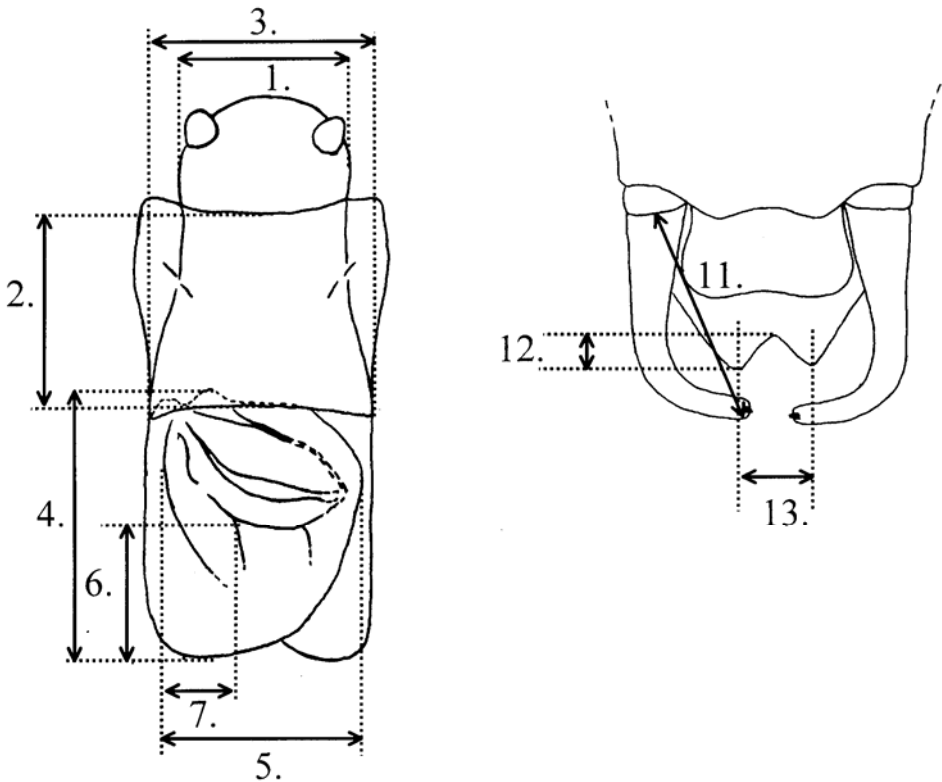
pulvinatus esetén, mint amelyeket Ragge és Reynolds (1984) mért a Nyugat-Európában is elérhető másik három taxonnál. A mérések során szigorúan követtem az általuk megadott metodikai leírást, hogy adataink teljesen kompatibilisek legyenek. A jelen vizsgálat során frissen gyűjtött, 70% etilalkoholban konzervált példányokon végeztem a méréseket, de a vizsgált jellemzők általában könnyen mérhetőek a múzeumi gyűjteményekben szokásos tűzött, szárazpreparátumokon is, és kevésbé változnak a szárítás során végbemenő zsugorodás hatására.

A következő morfometriai jellegeket vizsgáltuk. Fejhossz: ezt felülnézetben a fej középvonala mentén mértük a fejcsúcstól a pronotum elülső szegélyéig; az összes következő, szárnyakra vonatkozó méretet úgy mértük, hogy a szárnyak a nyugalmi helyzetüknek megfelelően a test oldalaihoz simulva nyugodtak; első szárny hossza: a szárnycsúcstól addig a pontig, ahol a fuzionált subcosta, radius és media erek belépnek a pronotum alá; a hátsó szárny hossza: a szárnycsúcstól (hogy ez látható legyen, az első szárnyat kicsit elmozdítottam, de a hátsó szárny maradt eredeti helyzetében) a pronotum-discus hátsó szegélyének középső pontjáig; első szárny projekció: az első szárny és a hátsó szárny csúca közötti távolság, ezt negatívnak vettük, ha a hátsó szárny ért túl az elsőt; stigma-szárnycsúcs távolság: ez az első szárnyon lévő stigma (fehér színű érhálózat-sűrűsödés) középpontjától (ami biztosabban érzékelhető mint a széle, ami többnyire igen diffúz) a szárnycsúcsig (főleg nőstények esetén a stigma gyakran alig volt látható, mert a fehér színezet hiányzott, ilyenkor, ha az érhálózat-sűrűsödés elég egyértelműen mutatta a helyét, akkor a mérést elvégeztük és az adatot felhasználtuk); ciripelőcsapok száma: a ciripelőcsapok számlálásakor minden csapot, tüskét és sertét ciripelőcsapként vettük számba, ha az a csapsor két vége közé esett. A csapsor végeit úgy állapítottuk meg, hogy azt a csapot tekintettük terminálisnak, amely esetén már az utána következő (középtől kifelé haladva) szomszéd kétszer olyan távol volt, mint az előtte levő szomszédja. A ciripelőcsapsor hosszát a két terminális csap között mértük. Az ugróláb femur-jának hosszát, annak két legtávolabbi pontja között mértük. A 9+10-es potrohi hátlemez hosszát, annak vetrális szegélye mentén, a test hossz tengelye irányában, annak legelülső és leghátsó pontja között mértük; a subgenitalis lemez hosszát, annak csúcsától proximális, dorzális pereméig, vagy ha ez nem volt látható, akkor a supra-analis lemez leghátsó pontjáig (a fent részletezett karakterek mérési pontjairól Ragge és Reynolds (1984) munkájában található ábra).

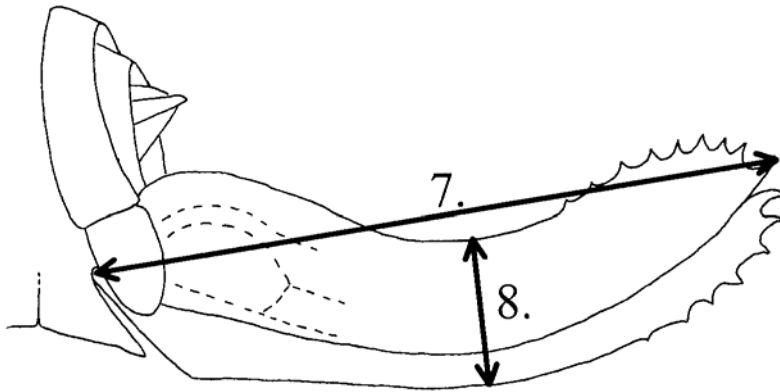
4.6.2.2. *I. modestior* és *Isophya stysi*

A hímeknél 13, a nőstényeknél 8 morfometriai jelleget vizsgáltunk. Olyan

karaktereket választottunk, amelyeket pontosan lehet mérni, kevésbé változnak a szárazpreparátumok száradása közben fellépő zsugorodás hatására és az anyag előzetes áttekintése alapján hasznosnak tűnt mérésükkel foglalkozni. A legtöbb vizsgált jelleg mérési pontjait a 4.6.2.2.1. és 4.6.2.2.2. ábra mutatja be. A nőstények ciripelősertéit úgy számoltuk meg, hogy először rajzoltunk egy vázlatot a jobb elytrum ciripelősertét viselő ereinek és erecskéinek hálózatáról, majd erre a rajzra beírtuk az egyes ereken, erecskéken talált ciripelőserték számát és a végén összeadtuk a rajzra beírt számokat. Az ugróláb combjának hosszát, annak két legtávolabbi pontja között mértük.



4.6.2.2.1. ábra. Az *Isophya styasi* és *I. modestior* hímeken mért morfológiai jellemzők: 1. fejszélesség, 2. pronotum-hossz, 3. pronotum-szélesség, 4. szárnyhossz, 5. szárny szélesség, 6. "6-os karakter", 7. "7-es karakter", 8. ciripelőcsapok száma (lásd a szövegben), 9. ciripelőcsapok sor hossza (lásd a szövegben), 10. ugróláb combjának hossza (lásd a szövegben), 11. cercus-hossz, 12. "12-es karakter" (sugenitalis lemez bevágásának mélysége), 13. "13-mas karakter" (a subgenitalis lemez csúcsainak távolsága)



4.6.2.2.2. ábra. Az *Isophya stysi* és *I. modestior* nőstényeken mért morfológiaia jellegek: 1. fejszélesség (4.6.2.2.1. ábra), 2. pronotumhossz (4.6.2.2.1. ábra), 3. pronotumszélesség (4.6.2.2.1. ábra), 4. szárnyhossz (4.6.2.2.1. ábra), 5. ciripelőserték száma (lásd a szövegben), 6. ugróláb combjának hossza (lásd a szövegben), 7. tojtócsóhossz, 8. tojtócsó minimális szélessége

4.7. A mérési eredmények értékeléséhez alkalmazott statisztikai módszerek

4.7.1. *Euchorthippus pulvinatus*

Ahhoz, hogy megállapítsuk, mely morfometriai jellegek esetén van statisztikailag szignifikáns különbség az *E. pulvinatus* valamint az *E. elegantulus gallicus* ibériai és franciaországi populációja között az egyes jellegekre taxononként/populációnként kapott átlagok eltérését teszteltük. Mivel a szórások gyakran szignifikánsan eltértek kétmintás t-próba helyett Welch-próbát számoltunk. A többszörös összehasonlítások miatt (pl. Chandler 1995) megnövekedett táblázati szintű elsőfajú hiba kontrolálása érdekében szekvenciális Bonferroni korrekcióval módosítottuk a tesztek szignifikancia szintjét (Holm 1979, Rice 1989).

Ahhoz, hogy megvizsgáljuk, morfometriai adataink alapján milyen viszonyban áll az *E. pulvinatus* és a többi, európai kontinensen előforduló taxon hierarchikus cluster-analízist végeztünk a hímeknél vizsgált 11 és a nőstényeknél mért 7 jelleg alapján. A számításokhoz a Statistica 5.0 nevű program-csomagot használtuk (<http://www.statsoft.com>). Az analízis során a cluster-ezendő objektumok az egyes taxonok földrajzilag (feltételezésünk szerint) izolált populációi voltak. A morfometriai jellegek átlagait egy mátrixba rendeztük, ahol az oszlopok (i) voltak az objektumok (taxon-

populációk) és a sorok (j) a változók (morfometriai jellegek). Hogy elkerüljük bizonyos jellegeknek a túl illetve alul súlyozását (ami az őket jellemző mérőszám különböző nagyságrendjéből adódna) az összes változót standardizáltuk a tartományával (lásd pl. Podani 1998):

$$X'_{(i,j)} = (X_{(i,j)} - \min_{(j)}) / (\max_{(j)} - \min_{(j)})$$

ahol $X_{(i,j)}$ az i -edik adat a j -sorban, $\min_{(j)}$ a j -sor minimuma, $\max_{(j)}$ a j -sor maximuma. A távolság mátrix számításakor euklidészi távolságot használtunk, fúziós módszerként pedig az egyszerű lánc módszert.

A mért hang-jellegek esetén először az adott példány hangján végzett számos mérés eredménye alapján kiszámítottuk az adott példányra jellemző átlagos értéket és ezt mint egy, független adatot használtuk fel az egyes taxonok hangját jellemző leíró statisztikák számolásakor. Számos szonometriai jellemző esetén az *E. pulvinatus* összehasonlíthatatlan volt a többi taxonnal, mert míg azoknál a legtöbb jelleg egy átlagos érték körül ingadozott, addig az *E. pulvinatus* esetén tendenciózusan változott az ének során. Ezekben az esetekben a különbség minőségi volt s így tesztelésére sem szükség, sem lehetőség nem volt. Egyedül két szonometrikus jellemző esetén lehetett közvetlen összehasonlítást tenni. Ezek esetén úgy találtuk, hogy egy egyszerű két dimenziós szórás-diagram elég tisztán mutatja a taxonok közötti viszonyt és a kis mintaszám miatt numerikus teszteknek túl kicsi lenne a statisztikai ereje a különbségek kimutatásához.

4.7.2. *Isophya stysi* és *I. modestior*

A példányok identifikációjához megbízhatóan használható szonometrikus jellegek megtalálása céljából az egyes jellegek leíró statisztikáit vetettük össze, valamint vizsgáltuk eloszlásukat a hőmérséklet függvényében. További numerikus módszerek alkalmazását szükségtelennek találtuk.

A két taxon nagy fokú hasonlósága miatt a morfometriai adatok összevetésekor nem tudtuk elkerülni sokváltozós módszerek igénybevételét. Elvégeztük a példányok ordinációját sokdimenziós skálázás (MDSC) segítségével, hogy lássuk mutatnak-e adataink alapján valamiféle csoport szerkezetet. Ezt az analízist a változók tartományukkal való standardizálása után (lásd az előző fejezetet), euklidészi távolságok alapján számított távolságmátrix alapján végeztük. Standard diszkriminancia-analízist alkalmaztunk abból a célból, hogy megállapítsuk, milyen mértékben támogatják morfometriai adataink a hangalapú identifikáció eredményeit, és melyek azok a morfometriai jellegek, amelyek a két taxon elkülönítéséhez nagy mértékben járulnak hozzá. Ennek az analízisnek az eredményeként

olyan klasszifikációs függvényekhez jutottunk, amelyek segítségével, újabb, az analízisbe eddig be nem vont példányok identifikációjára is kísérletet lehetett tenni. A klasszifikációs függvények számításához az alap-sorozat példányinak adataira támaszkodtunk és a kapott klasszifikációs függvények megbízhatóságának teszteléséhez használtuk a teszt-sorozat példányainak adatait. Az összes fenti számítást a Statistica 5.0 program-csomaggal végeztük.

5. Eredmények

5.1. Összehasonlító tanulmányok

5.1.1. *Euchorthippus pulvinatus* és a genus európai fajai

5.1.1.1. Morfometriai eredmények

A vizsgált morfometriai karakterek alapvető statisztikai jellemzőit lásd a melléklet 2. táblázatában. Nem találtunk szignifikáns eltérést egyetlen vizsgált jelleg esetén sem az *E. elegantulus gallicus* két, földrajzilag izolált népessége között, ugyanakkor az *E. pulvinatus* különbözött mind a kettőtől a hímek esetén 6 jellegben, a nőstények esetén 3 jellegben (5.1.1.1. táblázat).

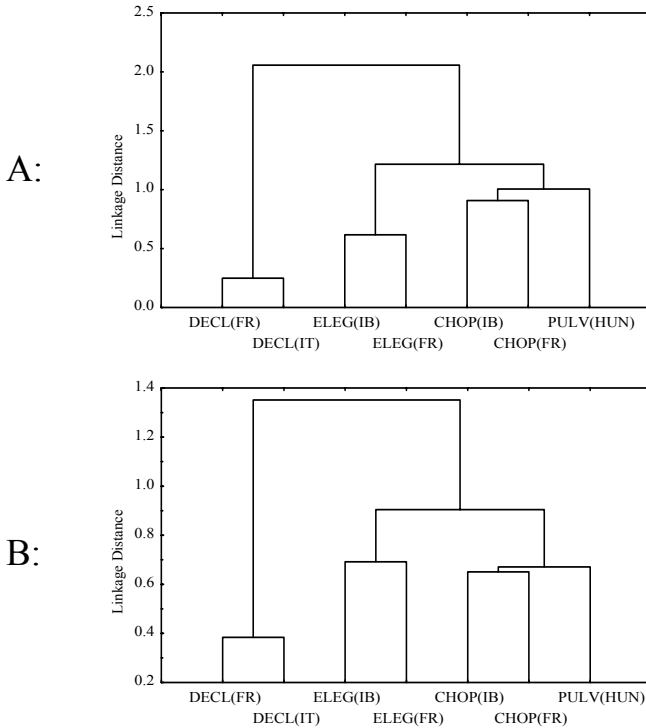
		pulv-eleg(Fr)	pulv-eleg(Ib)	eleg(Fr)-(Ib)
Fejhossz	hímek	***	**	-
	nőstények	-	-	-
pronotum-hossz	hímek	-	-	-
	nőstények	-	-	-
A stigma távolsága a szárnycsúcstól	hímek	***	***	-
	nőstények	***	***	-
A subgenitalis lemez hossza	hímek	***	***	-
	a 9+10. abdominalis tergít hossza	hímek	-	-
Mennyivel ér túl az elsőszárny csúcsa a hátsó szárny csúcsán	hímek	***	-	-
	nőstények	-	-	-
Az ugróláb combhossza	hímek	***	***	-
	nőstények	-	-	-
A ciripelőcsapok száma	hímek	-	-	-
A ciripelőcsapsor hossza	hímek	-	-	-
Az elsőszárny hossza	hímek	***	***	-
	nőstények	***	***	-
A hátsószárny hossza	hímek	***	***	-
	nőstények	***	***	-

5.1.1.1. táblázat. Az *E. pulvinatus* és *E. elegantulus* összehasonlítása a vizsgált morfometriai jelegek átlagos értékei alapján. (Welch-próba, szekvenciális Bonferroni korrekció).

Rövidítések: pulv - *E. pulvinatus pulvinatus* (Magyarország); eleg (Fr) - *E. elegantulus gallicus* (Franciaország); eleg (Ib) - *E. elegantulus gallicus* (Spanyolország); "-": a táblázati szintű I. fajú hiba valószínűsége nagyobb mint 0.05 ($p > 0.05$); " ** ": $p < 0.01$; " *** ": $p < 0.001$

Ezeket a statisztikailag szignifikáns különbségeket mutató jelegeket két csoportba lehet sorolni. Az egyik csoportba olyan jelegek vannak, amelyeknél az átlagok alig különböznek, variabilitási tartományuk pedig szélesen átfed. Ebbe a csoportba sorolható a fejhossz, ugróláb femur-hossz, a

subgenitalis lemez hossza a hímeknél. Ezeknek a jellegeknek az eltérése statisztikailag ugyan szignifikáns, taxonómiai szempontból azonban az eltérések jelentősége erősen kérdéses. A másik csoportba viszont olyan jellegek tartoznak, amelyeknél az átlagok különbsége nagyobb és variabilitási tartományuk alig fed át a két taxont tekintve. Ebbe a második csoportba sorolható az első és hátsó szárnyak hossza és a stigma-szárnycsúc távolság. Ezeket a jellegeket taxonómiai szempontból értékes differenciális jellegeknek tekinthetjük, hiszen bármelyikük segítségével nagy biztonsággal elkülöníthető a két taxon.



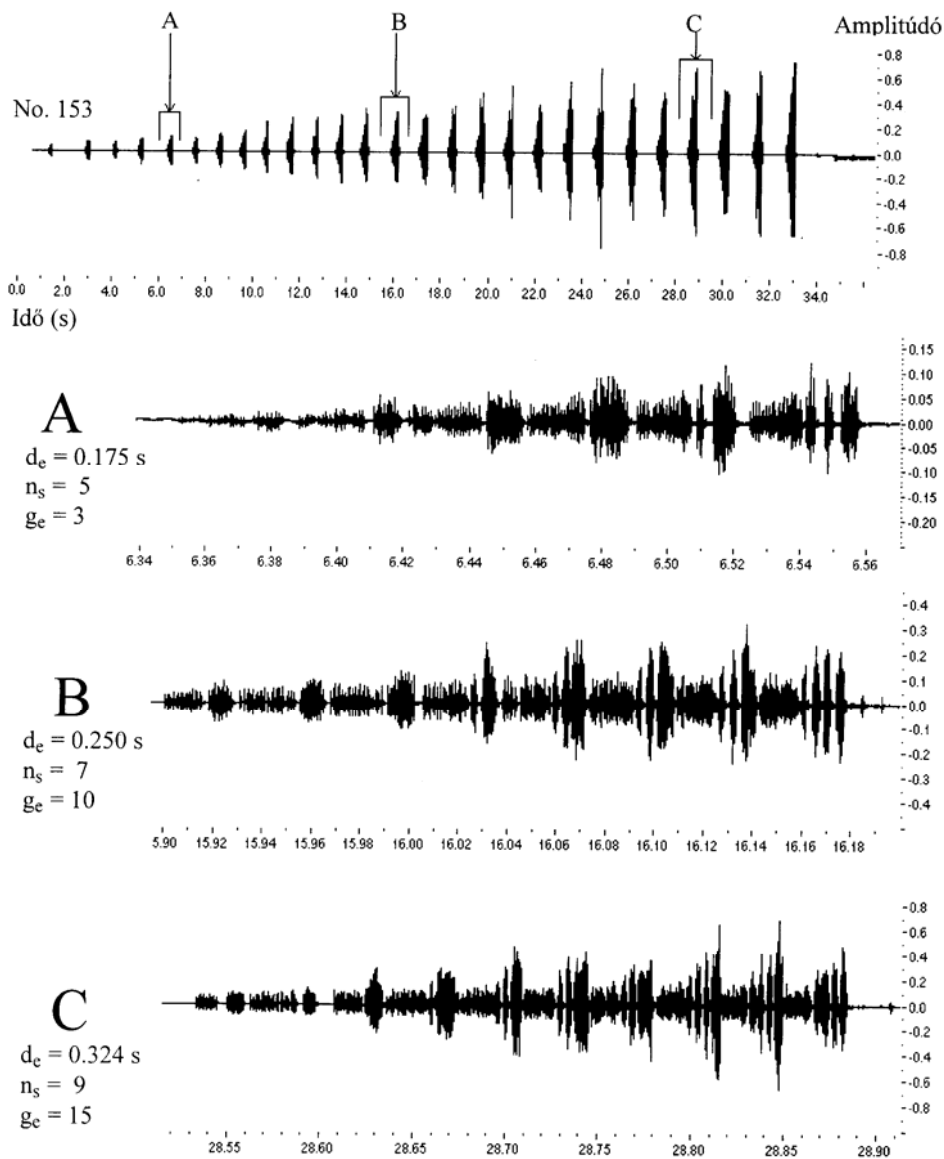
5.1.1.1. ábra. Az európai kontinensen előforduló *Euchorthippus* fajok viszonya a vizsgált morfológiai jellegek alapján. A – hímek, B – nőstények; rövidítések: DECL(FR) – *E. declivus* (Franciaország), DECL(IT) – *E. declivus* (Olaszország), ELEG(IB) – *E. elegantulus gallicus* (Spanyolország), ELEG(FR) – *E. elegantulus gallicus* (Franciaország), CHOP(IB) – *E. chopardi* (Spanyolország), CHOP(FR) – *E. chopardi* (Franciaország), PULV(HUN) – *E. pulvinatus* (Magyarország)

Cluster-analízis eredményei szerint (5.1.1.1. ábra) a taxonok földrajzilag különálló populációi minden taxon esetén közelebb állnak egymáshoz, mint akármely más taxonhoz. Az analízis legérdekesebb eredménye az, hogy a vizsgált morfológiai jellegek alapján az *E. pulvinatus*-hoz nem az *E. elegantulus gallicus* áll a legközelebb – melyet korábban vele alfaji kapcsoltságban lévőnek tekintettek –, hanem az *E. chopardi*. És ez az

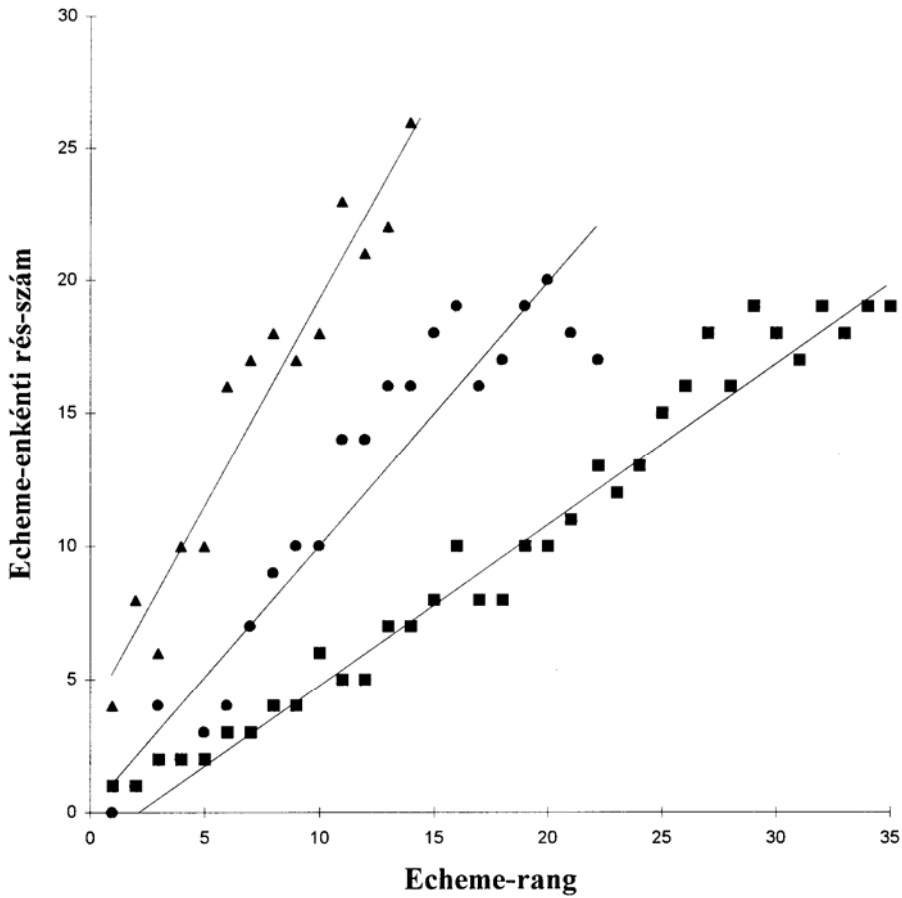
eredmény mind a hímek mind a nőtények esetén tisztán látható. Morfológiai szempontból a legelkülönültebb fajnak a nőtények és a hímek esetén is az *E. declivus* bizonyult.

5.1.1.2. Hangelemzési eredmények

Az *E. pulvinatus* szokványos éneke ugyan azokból az alapelemekből épül fel, mint az *E. elegantulus*, *E. chopardi* és *E. declivus* éneke. A többiekhez hasonlóan a szokványos ének itt is egy echeme-sorozat, amelyben minden egyes echeme syllabus-ok sorozatát tartalmazza (4.4.1. ábra). Az egyes syllabus-ok két részből állnak: az első egy relatíve halk, folyamatos zajszerű rész, míg a második egy hangosabb szakasz, amelyet rövid szünetek (rések) szakítanak meg. Emellett az alapfelépítésbeli hasonlóság mellett azonban alapvető különbség van az *E. pulvinatus* és a másik három taxon éneke között abban, ahogy az echeme-ek változnak az echeme-sorozat folyamán. Míg az *E. elegantulus*, *E. chopardi* és *E. declivus* echeme-sorozata során az echeme-ek hangereje, syllabus-száma, időtartama és rés-száma véletlenszerűen ingadozik egy átlagos érték körül (lásd Ragge és Reynolds [1984, 1998] eredményeit), addig ezek a jellemzők mind echeme-ről echeme-re tendenciózusan növekednek az *E. pulvinatus* echeme-sorozata során (5.1.1.2.1 ábra). Ezért ezeket a hang jellegeket tekintve az *E. pulvinatus* éneke minőségileg tér el a többi faj énekétől. A fentiek miatt ezek a hang jellegek az *E. pulvinatus* esetén inkább az echeme-ranggal mutatott regressziós koefficiensükkel mintsem az egész echeme-sorozatra számított átlagos értékükkel jellemezhetőek (5.1.1.2.2. táblázat). Ezen felül pedig az echeme-sorozat időtartama az *E. pulvinatus*-nál egy karakterisztikus ének-jellemző, szemben a másik három fajjal, ahol az ének zavartalan körülmények között folyamatos, "végtelenített", így annak időtartam inkább a külső zavaró tényezőktől, vagy belső, az éneklést véletlen szerűen megszakító motivációk közbelépésétől függ. Az *E. pulvinatus* esetén az echeme-rang és rés-szám közötti regressziós koefficiens nagysága negatív korrelációt mutatott az echeme-sorozat echeme-számával ($r = -0.72$, $p = 0.002$) (5.1.1.2.2. ábra). Szemben a morfometriai eredményekkel, szokványos ének jellemzőit tekintve nem az *E. declivus*, hanem az *E. pulvinatus* mutatkozik a legegységibbnek a vizsgált négy taxon közül.



5.1.1.2.1. ábra. Az *Euchorthippus pulvinatus pulvinatus* szokványos énekének oszillogramja (a legfelső oszillogram egy teljes echeme-szekvencia). A, B, és C egy-egy syllabus finomabb felbontású oszillogramja. (d_c , n_s és g_c leírását lásd a 4.4.1-es fejezetnél).

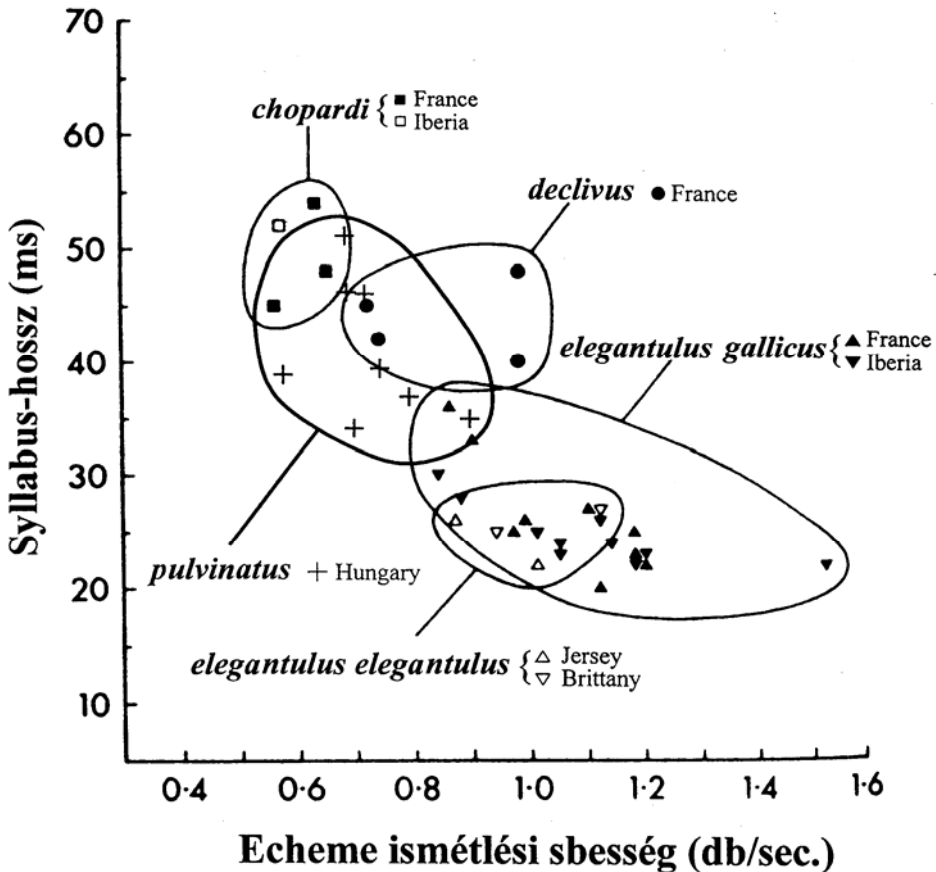


5.1.1.2.2. ábra. Az echeme-enkénti rés-szám tendenciózus növekedése az *E. pulvinatus pulvinatus* echeme-sorozatai során. (A három szimbólum három példány egy-egy énekének elemzéseit eredményit mutatja)

Ének-jelleg	Átlag	Minimum	Maximum	Std.Dev.
d_{sq} (in sec.)	31.83	20	44.34	9.995
n_e	22.98	13	36.5	9.024
d_s (in ms)	40.943	34.214	51.143	6.037
err	0.709	0.576	0.882	0.092
regressziós koeficiens:				
r_e és n_g között	0.902	0.455	1.560	0.382
r_e és n_s között	0.445	0.179	0.933	0.242
r_e és d_e között	19.825	6.797	45.850	12.029

5.1.1.2. táblázat. Leíró statisztikák az *Euchorthippus pulvinatus* szokványos énekének jellemzéséhez (a táblázatban használt jelöléseket lásd az 4.4.1. ábrán és a szövegben)

Az átlagos syllabus-időtartam és az echeme-ismétlési sebesség volt az a két karakter, amely nem mutatott tendenciózus változást az *E. pulvinatus* echeme-sorozata során sem, s így ezt a két karaktert tekintve lehetőség volt a vizsgált négy taxon közvetlen összehasonlítására. Mivel mind a két karakter erősen hőmérsékletfüggő, fontos megjegyezni, hogy a felvételek készítése során a levegőhőmérséklet az összes taxon esetén hasonló tartományban variált. A legtöbb vizsgált példány esetén az *E. pulvinatus* syllabus-ai átlagosan hosszabbak, echeme-ismétlési sebessége pedig kisebb volt az *E. elegantulus* példányokéhoz képest. Az 5.1.1.2.3. ábrán látható, hogy az átlagos syllabus-hosszt és echeme-ismétlési sebességet tekintve az *E. pulvinatus* egyrészt jelentősen átfed a másik három taxon mindegyikével másrészt pedig köztes helyzetet foglal el közöttük. Ezek az eredmények megintcsak nem adnak okot arra, hogy az *E. pulvinatus* legközelebbi rokonának az *E. elegantulus gallicus*-t tekintsük.

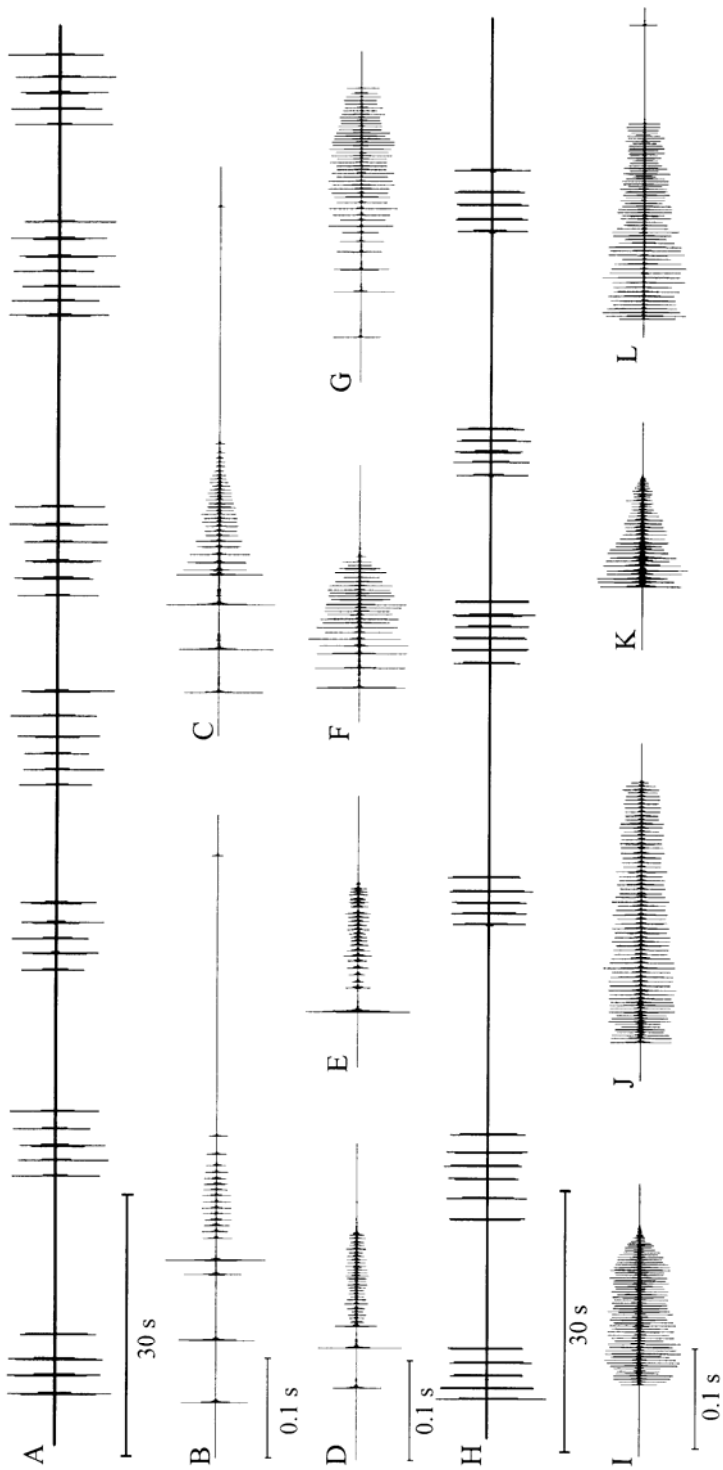


5.1.1.2.3. ábra. Az európai kontinensen előforduló *Euchorthippus* fajok viszonya syllabus-hosszuk és syllabus-ismétlési sebességük alapján.

5.1.2. *I. modestior* és *Isophya stysi*

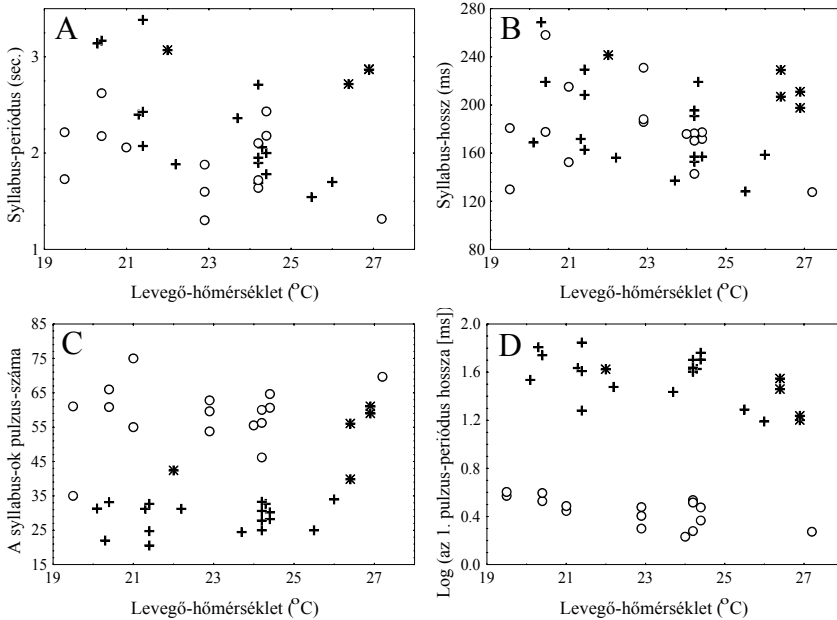
5.1.2.1. Hangelemzési eredmények

Mind a két faj hímjeinek szokványos éneke magányos syllabus-ok ismételtetéséből áll. (A syllabus-ok olyan értelemben magányosak, hogy a közöttük lévő szünetek jóval hosszabbak, mint maguk a syllabus-ok.) Általában (2)-4-6-(8) syllabus ismétlése után hosszabb 1-2 perces szünet következik, de mind a két faj esetén megfigyelhető volt, olykor igen hosszú (több mint 30 syllabus-t tartalmazó) sorozatok előadása is. Ezeknek a rövid vagy hosszú syllabus-sorozatoknak a során a syllabus-ismétlési sebesség igen hasonló volt a két fajt tekintve (5.1.2.1.1./A és H ábra, melléklet 3. táblázat). Maguk az egyes syllabus-ok egy fő pulzus-sorozatból és egy, ritkábban kettő vagy három utó-klikkből állnak (gyakran az utókliszek teljesen hiányoznak, ezért a syllabus időtartamánál és pulzus-számánál csak a fő pulzus-sorozatot vettük figyelembe). A syllabus-ok időtartama között nem mutatkozott különbség a két fajt tekintve (5.1.2.1.1. ábra, melléklet 3. táblázat). A két faj énekének ezen közös sajátosságai miatt syllabus-sorozatuk meglehetősen hasonlóan mutatkozik a lassú-oszcillogramokon (5.1.2.1.1./A és H ábra) és nagyon hasonlóan hangzik az emberi fül számára. A két faj éneke közötti különbség csak a gyorsabb oszcillogramokon válik láthatóvá, amelyeknek az időbeli felbontása már elég finom ahhoz, hogy a syllabus-ok fő pulzus-sorozatának pulzus-ismétlési ritmikáját megfigyelhetővé tegyék. Ezeken az oszcillogramokon látható (5.1.2.1.1./B-G és I-L ábrák), hogy míg az *I. modestior* esetén a fő pulzus-sorozat során a pulzus-ismétlési sebesség nagyjából konstans, addig az *I. stysi* fő pulzus-sorozata mindig néhány kikülönült, lassan ismételt pulzussal kezdődik (nevezzük ezt lassú-fázisnak) majd a pulzus-sorozat további részében az *I. modestior*-hoz hasonló gyors ismétlési sebesség figyelhető meg (legyen ennek a neve gyors-fázis). Emellett az általánosan érvényesülő különbség mellett az *I. stysi* syllabus-ai igen variábilisnak mutatkoztak. A gyors- és lassú-fázis időtartamának aránya igen változó volt (vesd össze az 5.1.2.1.1. ábrán a B és E oszcillogramot), a két fázis között az átmenet többnyire hirtelen volt (5.1.2.1.1./B, C, D, E ábra), de néhány példány esetén fokozatosan gyorsult a pulzus-ismétlési sebesség a lassú-fázistól a gyors felé haladva (5.1.2.1.1./F, G ábra). A fő pulzus-sorozat pulzusainak amplitúdó-modulációja szintén jelentős variabilitást mutatott: többnyire a lassú-fázis pulzusai voltak a hangosabbak (5.1.2.1.1./B, D, E ábra), de néhány példány syllabus-ai esetén nem volt különbség a lassú- és gyors-fázist alkotó pulzusok amplitúdójában (5.1.2.1.1./G ábra). Többnyire a pulzusok amplitúdója hirtelen változott a lassú és gyors



5.1.2.1.1. ábra. Az *Isophya stysi* (A-G) és *I. modestior* hímek szokványos énekét bemutató lassú (A, H) és gyors (B-G, I-L) oszcillogramok. (A felvételi körülményeket és a példányok gyűjtésével kapcsolatos információt lásd a melléklet I. táblázatát.)

fázis között (5.1.2.1.1./B, D, E ábra), de bizonyos példányok syllabus-ai esetén egy fokozatos decrescendo vezetett át a lassú-fázisból a gyorsba (5.1.2.1.1./C, F ábra). Az *I. modestior* syllabus-ainak kevésbé volt változatos a pulzus-ismétlési ritmikája, bár a syllabus időtartama és a fő pulzus-sorozat során megfigyelhető decrescendo erőssége ennél a fajnál is erősen variált (vesd össze az 5.1.2.1.1. ábra J és K oszcillogramját).



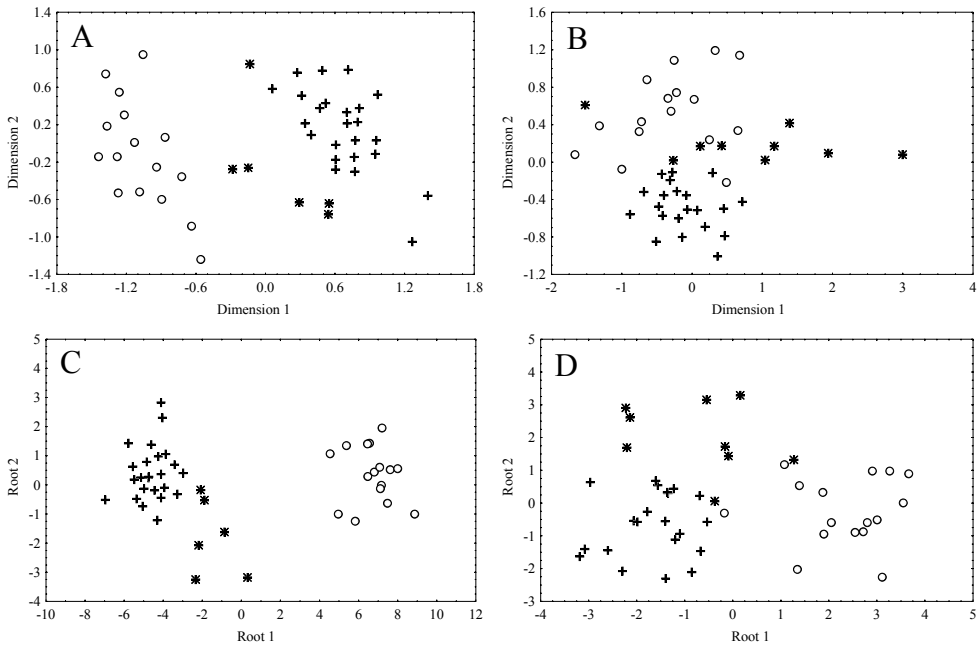
5.1.2.1.2. ábra. Négy ének-jellemző szórásdiagramja. (+ – *Isophya stysi* (Magyarország), * – *I. stysi* (Erdély), O – *I. modestior*)

A fent részletezet variabilitás ellenére úgy találtuk, hogy a két faj syllabus-ai nagy biztonsággal megkülönböztethetők egymástól az első pulzus-periódus hossza alapján, amely az *I. stysi* esetén mindig hosszabbnak bizonyult 15 ms-nál, szemben az *I. modestior*-ral ahol ez sohasem haladta meg az 5 ms-ot 19.5 és 27.2 °C között. Ez volt a legmegbízhatóbb szonometriai karakter a két faj elkülönítéséhez (5.1.2.1.2. ábra). Bár a syllabus-ok pulzus-száma általában magasabb volt az *I. modestior* esetén ez a jelleg mutatott bizonyos mértékű átfedést a két fajt tekintve (5.1.2.1.2./C ábra). A kis mintaszámok és magas példányok-közötti variabilitás miatt adataink nem alkalmasak arra, hogy a vizsgált populációk közötti esetleges ének-differenciákat kimutassuk, mindazonáltal adataink azt sugallják, hogy az *I. stysi*-n belül az erdélyi populáció hangja magas syllabus-onkénti pulzus-számával jelentősen eltér a többi populációtól.

5.1.2.2. Morfometriai eredmények

5.1.2.2.1. Hímek

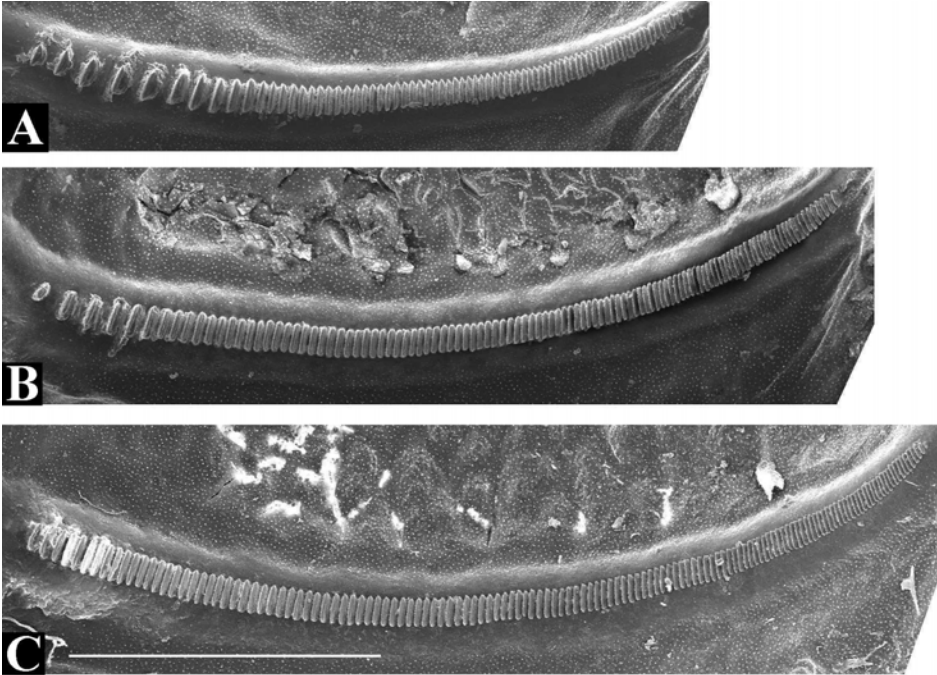
A standard diszkriminancia-analízis eredményei azt mutatták, hogy a két faj hímjei a vizsgált morfometriai jellegek alapján hangalapú identifikációjuknak 100%-ban megfelelően csoportosíthatóak. Ezt a sokdimenziós skálázás eredményei is megerősítik, hiszen az eljárás a két faj hímjeit külön-külön térrészbe, egymástól elkülönülő pontfelhőbe csoportosítva rendezte (5.1.2.2.1.1. ábra).



5.1.2.2.1.1. ábra. Énekük alapján identifikált *Isophya stysi* és *I. modestior* példányok ordinációja a mért morfometriai jellegek alapján. Sokdimenziós skálázás: A – hímek, B – nőstények; diszkriminancia analízis: C – hímek, D – nőstények (+ – *I. stysi* (Magyarország), * – *I. stysi* (Erdély), O – *I. modestior*).

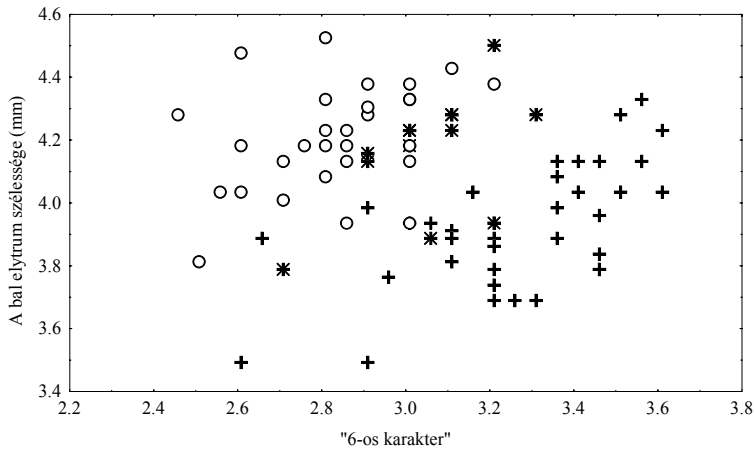
Ugyanakkor a melléklet 4. táblázatát szemügyre véve láthatjuk, hogy önmagában egyik vizsgált jelleg sem alkalmas arra, hogy segítségével a két fajt elkülönítsük, mert mindegyik esetén mutatkozott bizonyos fokú átfedés a két fajt tekintve. A legkisebb átfedést a ciripelőcsapok számánál tapasztaltuk és ennek a karakternek volt a legnagyobb diszkriminatív értéke (melléklet 6. táblázat). Az *I. stysi*-nek általában kevesebb ciripelőcsapja volt, mint az *I. modestior*-nak. Ezen felül feltűnő különbséget találtunk a két faj ciripelőcsapjainak a csapok elhelyezkedésének mintázatában is. Míg az *I. stysi* ciripelőcsapjainak disztális végén 4-8 nagyobb, egymástól széles

résekkel elválasztott ciripelőcsap áll (5.1.2.2.1.2./A ábra), addig az *I. modestior* esetén a ciripelőcsapsor disztális végén egymáshoz szorosan illeszkedő csapokat találunk, a csapok mérete pedig fokozatosan csökken proximális irányban és a disztális csapok nagyobb mérete kevésbé kifejezett (5.1.2.2.1.2./C ábra). Az *I. stysi*-n belül a ciripelő csapsor morfológiáját tekintve is határozott különbség mutatkozott a hazai és az erdélyi példányok között. Az erdélyi példányok csapsora ugyanis hosszabb volt, több csapot tartalmazott és kevesebb erősen elkülönült csapot találtunk a disztális végén (5.1.2.2.1.2./B ábra).



5.1.2.2.1.2. ábra. Az *Isophya stysi* (A, B) és *I. modestior* (C) ciripelőcsapsora. A, *I. stysi* - Észak-Kelet Magyarország (Kaszonyi-hegy); B, *I. stysi* - Erdélyi-szigethegység (Torockói-hegység); C, *I. modestior* - Villányi-hegység (Fekete-hegy) (A "C" ábránál megadott lépték 1 mm és ez érvényes mind a három fotóra; disztális irány: balra)

A hosszabb ciripelőcsapsornak megfelelően az erdélyi példányok szárny szélesség/szárnyhossz aránya is nagyobb, mint a hazai példányoké. Ez látható az 5.1.2.2.1.3. ábrán, ahol a szárnyhossz helyett az azzal erősen korreláló "6-os karakter" ($r=0.869$, $p<0.000$) (amely szárazgyűjteményi példányokon is könnyen mérhető) függvényében ábrázoltuk a szárny szélességet. Ezeket a jellegeket tekintve az erdélyi populáció köztes helyzetet foglal el a magyarországi *I. stysi* és *I. modestior* között.



5.1.2.2.1.3. ábra. Az *I. stysi* és *I. modestior* hímek szárnyalakja (a 6-oskarakter és a szárny szélesség alapján). Jelölések: + - *Isophya stysi* - Kelet-Magyarország, * - *I. stysi* - Erdélyi-szigethegység, O - *I. modestior* (Dél-, Nyugat-Magyarország, Bécsei-medence)

Ugyanakkor az *I. modestior* valamint az *I. stysi* hazai és erdélyi példányainak elkülönítését célzó diszkriminancia-analízis eredményei szerint a két *I. stysi* forma között jelentősen kisebb a különbség, mint közöttük és az *I. modestior* között (5.1.2.2.1.1./C ábra), ha az összes vizsgált morfológiai jelleget figyelembe vesszük.

Sajnos a ciripelőcsapsor vizsgálatához a példányok bal elytrum-át le kell metszeni, azután példányokon egy sor intakt állapotban mérhető jelleg már nem lesz vizsgálható egy esetleges későbbi tanulmány során (pl. a bal elytrum jobb csúcsának és a pronotum-discus hátsó jobb sarkának viszonylagos helyzete). Ezért megpróbáltunk módot találni arra, hogy a ciripelőcsapsor vizsgálata nélkül elkülönítsük a két faj hímjeit. Azt találtuk, hogy diszkriminancia-analízis segítségével az alap-sorozatbeli hímek már pusztán négy, intakt módon mérhető jelleg alapján is 100%-os helyességgel elkülöníthetőek. Ennek az analízisnek az eredményeként a következő klasszifikációs függvényeket kaptuk:

$$S = (230.14 * \text{fejszélesség} + 9.62 * \text{elytrum-szélesség} + 70.48 * \text{cercus-hossz} + 90.28 * \text{subgenitalis lemez bevágásmélysége}) - 582.184$$

$$M = (197.39 * \text{fejszélesség} + 35.22 * \text{elytrum-szélesség} + 50.25 * \text{cercus-hossz} + 67.67 * \text{subgenitalis lemez bevágásmélysége}) - 501.043$$

S és M értékét egyaránt ki kell számítani egy adott példány esetén, és ha $S > M$ akkor a példány valószínűleg *I. stysi*, ellenkező esetben *I. modestior*. Ez

után a fenti klasszifikációs függvények megbízhatóságának vizsgálata céljából kiszámoltuk, hogy a teszt-sorozat hímjeit, hogyan osztályozná ez a függvény és azt tapasztaltuk, hogy az eredmény 97%-ban helyes volt (a teszt-sorozat 37 hímje közül mindössze 1-et identifikáltunk tévesen a fenti függvénnyel, 4 hím esetén a subgenitalis lemez deformált volt).

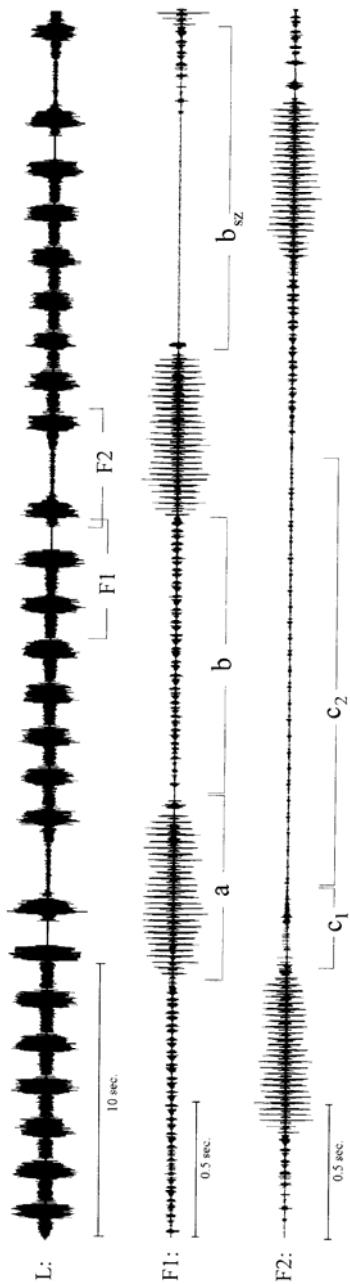
5.1.2.2.2. Nöstények

A vizsgált jellegek mindegyike jelentős mértékű átfedést mutatott a két taxon között (melléklet 5. táblázat) és nem találtunk semmi olyan megfigyelhető, alakbeli vagy mintázati különbséget sem, amely alapján a két faj nöstényei megkülönböztethetők lennének. Bár a diszkriminancia-analízis képes volt a két faj szeparálására az alap-sorozat példányai esetén, az így nyert klasszifikációs függvények a teszt-sorozat példányainak identifikálásakor igen gyenge eredményeket hoztak: mindössze 70%-ban identifikálták helyesen a sorozat 22 nöstényét. A NMSC is erősen átfedő pontfelhőkbe rendezte a két faj nöstényeit. Az erdélyi és hazai *I. stysi* példányok valamint a két faj elkülönítését célzó diszkriminancia-analízis eredményei azt sugallják, hogy a két faj nöstényei között nincs lényegesen nagyobb a különbség, mint az *I. stysi* két geográfiai formája (erdélyi és hazai) között a vizsgált morfológiai jellegek tekintetében (5.1.2.2.1.1./D ábra).

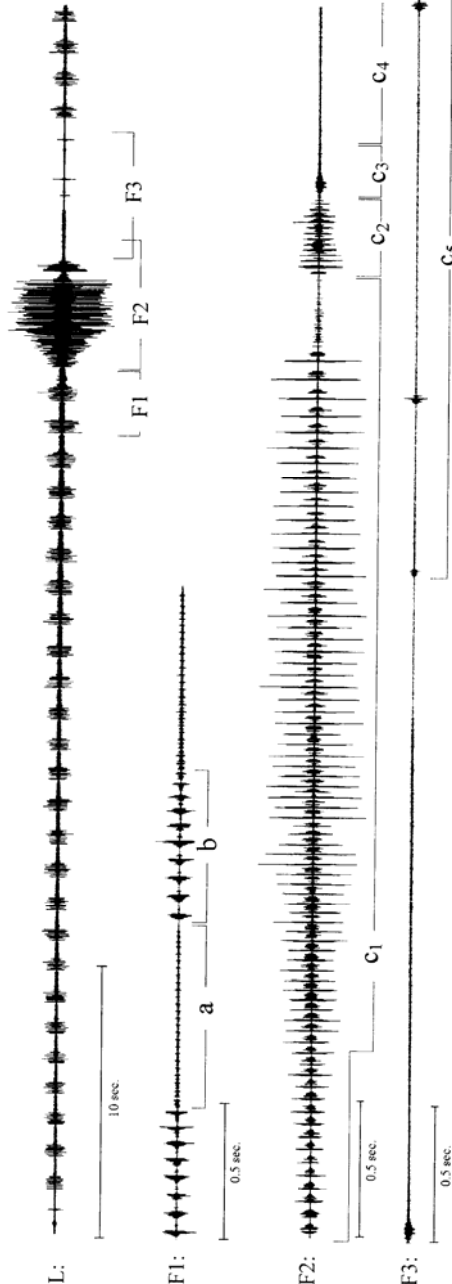
5.2. Identifikációs és hangelemzési eredmények

5.2.1. *Ch. albomarginatus*-fajkör

A kiskunsági és hortobágyi példányok éneke ciklusonként egy "II" részt tartalmazott és ez a "II" rész a *Ch. oschei*-re jellemző 5 ének-elemből épült fel, ahogy ez az 5.2.1.2. ábrán látható (vesd össze von Helversen 1986). A c3-mas ének-elem során mindig jól megfigyelhető volt a fejenállásos ugróláb-levegőberúgás is. Teljes udvarlóhangokat felvenni a példányok megzavarása nélkül nehéz, egyrészt a nöstény ébersége jelent problémát, illetve annak kiszámíthatatlan viselkedése, másrészt az ének hosszú, és így előadása közben nagyobb valószínűséggel fordulnak elő a felvételt megzavaró események, ezért a viszonylag kevés felvétel. Emellett azonban mind a kiskunsági, mind a hortobágyi lelőhelyen élő populációban számos további hím udvarlását figyeltem meg, főként a "II" részek észlelhetőek már messzebből is (5-10 m). Megfigyeléseim alapján az említett két populációt tisztán *Ch. oschei*-nek tartom. Dunakiliti falu határában, ahol csak megfigyeléseket végeztem szintén tiszta *Ch. oschei* populációt találtam.

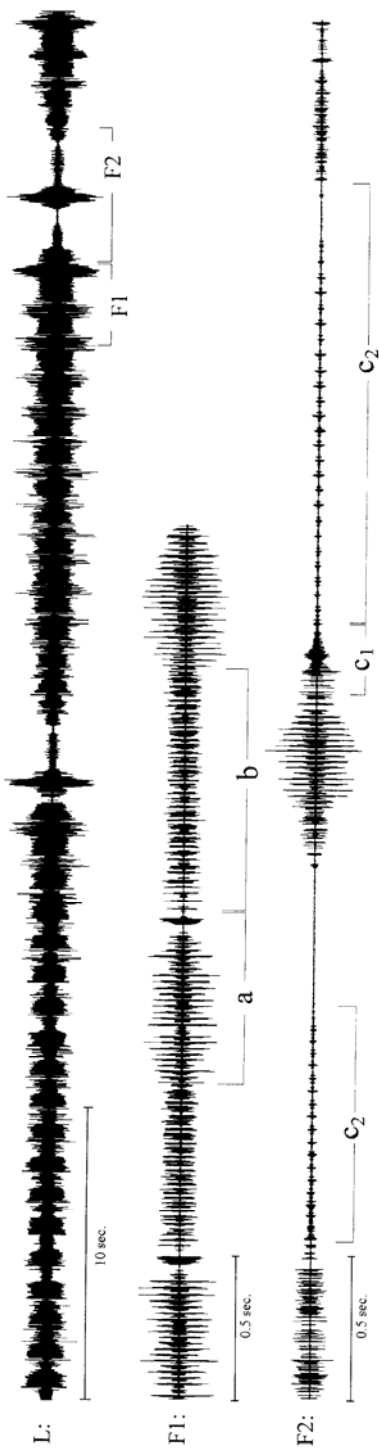


5.2.1.1. ábra. A fenti oszcillogramok egy fertőrákosi *Chorhippus albomarginatus* udvariőnénekét mutatják. Három teljes ének-ciklust bemutató lassú oszcillogram (L) és ennek két részlete (F1, F2) finomabb időfelbontással., F1 és F2 oszcillogramokon a von Helversen (1986) által leírt ének-elemek vannak megjelölve (a, b, c1, c2).

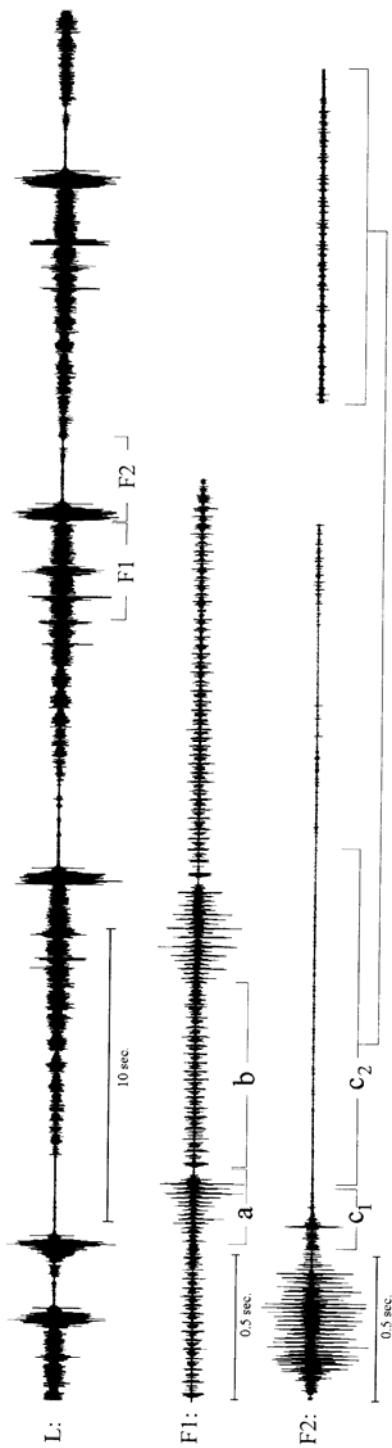


5.2.1.2. ábra. A fenti oszcillogramok egy horobágyi *Ch. oschei* him udvariőnénekét mutatják: 1 teljes énekciklus (L) és ennek részei (F1, F2, F3) a von Helversen által leírt ének-elemekkel (a, b, c1, c2, c3, c4, c5)

A három fertőrákosi példány közül egy tipikus *Ch. albomarginatus* udvarlóéneket produkált (5.2.1.1. ábra) míg a másik kettő éneke komoly szabálytalanságokat mutatott (5.2.1.3. és 5.2.1.4. ábrák). Ezek a példányok időnként saját énektípusukat sem ismételték pontosan. Az egyik példány a "II"-es részt megelőző utolsó b-elembeni szünetben időnként előadott egy c2-es elemet. A másik példány pedig soha nem tartott az "II"-es részt megelőző utolsó b-ben szünetet, ami a *Ch. albomarginatus*-nál egyébként törvényszerűen megvan, hanem ott egy extra-hosszú b-elemet produkált. Mindezek ellenére ezek a példányok éneküket tekintve, az "I"-es rész a- és b-elemeinek szerkezete, valamint a "II"-es részben a c3, c4, c5-elemek hiánya alapján egyértelműen közelebb állnak a *Ch. albomarginatus*-hoz mint a *Ch. oschei*-hez. A Fertő-tó osztrák oldalán tiszta *Ch. albomarginatus* populáció él (Otto von von Helversen személyes közlése). Így feltételezhető, hogy a szóban forgó fertőrákosi populáció a két "fiatal" faj área-határán lévő hibridzónához tartozik és a példányok egy részének udvarló viselkedése ezért atipikus. Ilyen hibridgyanús példányokat talált Ukrajnában Varja Vedenina is (Vedenina és von Helversen 2001).



5.2.1.3. ábra. Az egyik fertőrákosi hibrid-gyánus példány udvarló énekének lassú oszcillogramja (L) és egyes részei finomabb lépték mellett (F1, F2).



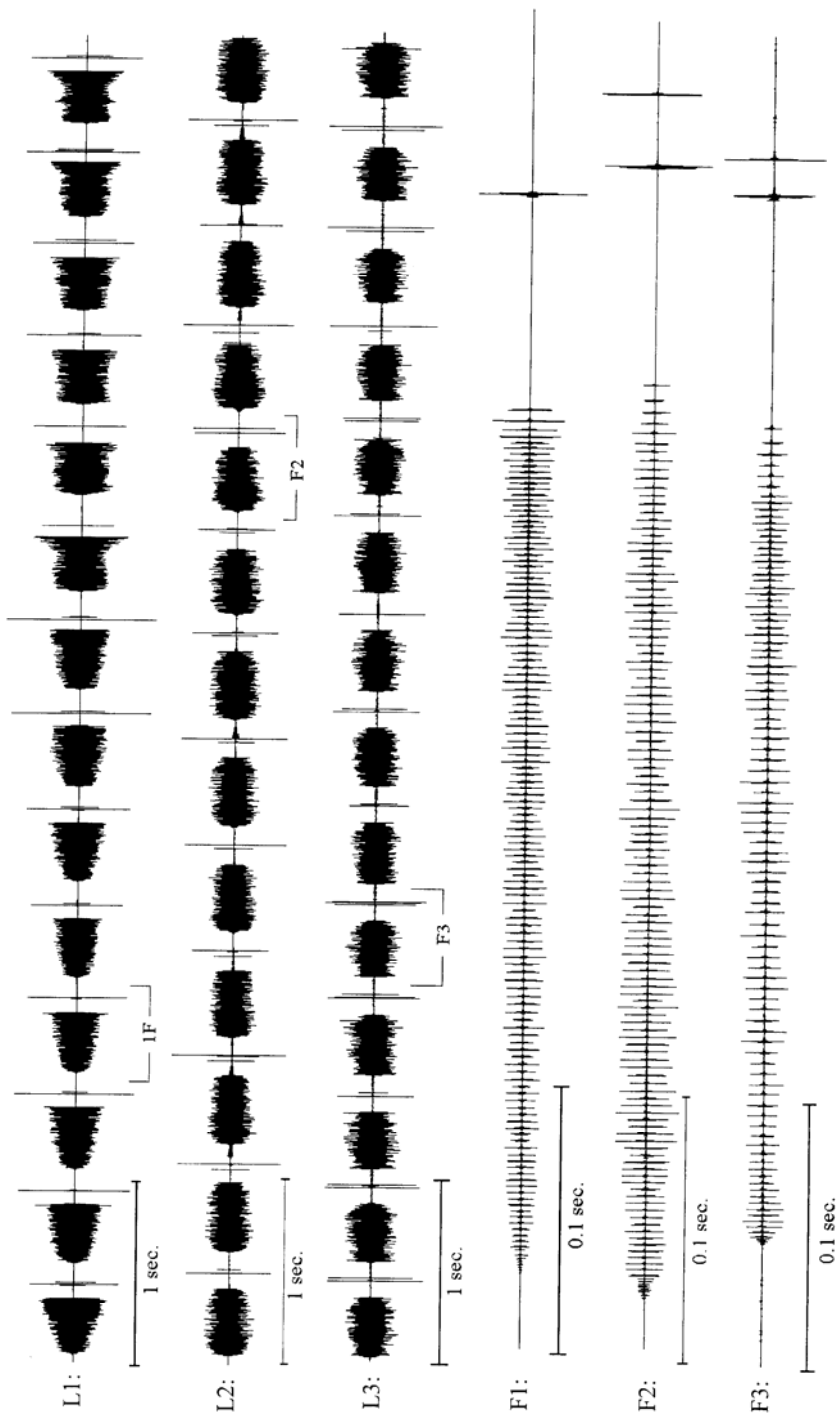
5.2.1.4. ábra. A másik fertőrákosi hibrid-gyánus példány udvarlóénekének lassú oszcillogramja (L) és egyes részei finomabb lépték mellett (F1, F2).

5.2.2. *Isophya pyrenaea*-alakkör

Énekük szerkezete és a ciripelőcsapsoruk morfológiája alapján az összes általam vizsgált példány egyértelműen *Isophya kraussii*-nak bizonyult. Nem találtam lényeges (taxonómiai szempontból figyelemre méltó) különbséget a nyugat- és északkelet-magyarországi példányok énekének oszcillografikus mintázata között (5.2.2.1. ábra). Így az összes vizsgált példány hangját együtt kezeltem a hangjuk ritmikai paramétereit leíró statisztikák számításakor (5.2.2. táblázat). A syllabus-ok fő pulzus-sorozatának pulzus-számára vonatkozóan eddig még nem közöltek számszerű eredményeket, így a jelen adatok új információt jelentenek a faj hangjának ismeretéhez. A többi mért jellemző jó egyezésben van a nyugat-európai példányok hangjáról közölt adatokkal (vesd össze az 5.2.2. táblázat adatait a bevezetésben leírtakkal). A három fénymikroszkópos ciripelőcsap-számlálás eredménye 295, 296 298 db csap, a kőszegi példány ciripelőcsapsor fotóján pedig 263 csapot számoltam (melléklet 1. ábra). Ezek az eredmények szintén jó egyezésben vannak a Heller (1988) és Ragge és Reynolds (1998) által közölt adatokkal.

	N	Átlag	Minimum	Maximum	Std.Dev.
DS	10	307.37	256.33	363.67	26.40
N1	10	109.13	85	123.67	13.23
ACD	10	83.19	62.33	111.33	13.53
N2	10	1.77	1	2.33	0.47
Psyll	15	506.24	458.29	562.87	30.36

5.2.2. táblázat. Az *Isophya kraussii* szokványos énekének néhány ritmikai jellemzője, hazai példányok vizsgálata alapján (20.3-24.1 °C). (a rövidítéseket lásd a 4.4.3. fejezetben)



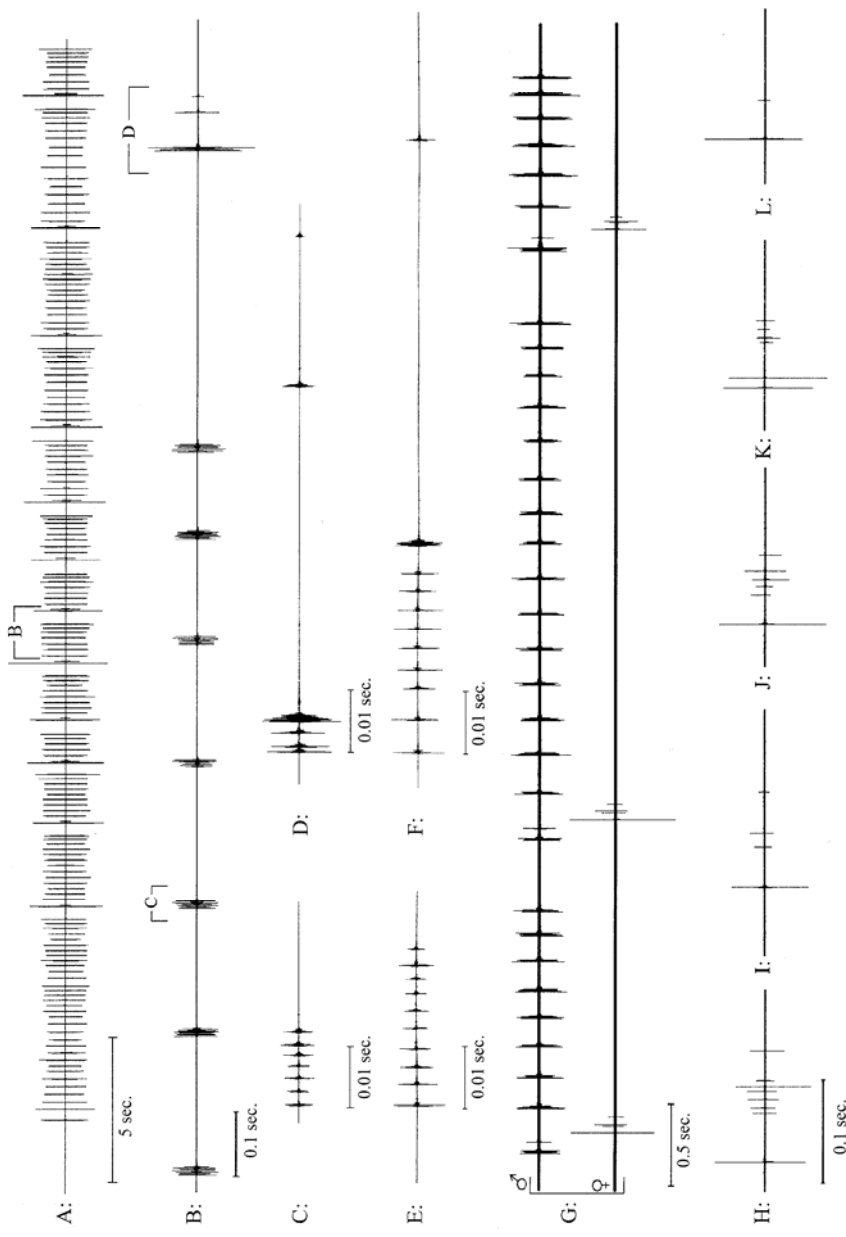
5.2.2.1. ábra. Az *Isophya kraussii* szokványos énekének durvább (L1, L2, L3) és finomabb (F1, F2, F3) időléptékű oszcillogramjai. L1, F1 – egy közzeget-hegységnyi példány éneke; L2, F2 – egy aggteleki-karszti példány éneke; L3, F3 – egy zemplényi példány éneke.

5.3. Oszcillografikus leíró hangelemzések

5.3.1. *Isophya beybienkoi*

Az *I. beybienkoi* szokványos éneke egy hosszú syllabus-sorozat, amelyben két syllabus-típus figyelhető meg (5.3.1.1. ábra). Az egyik syllabus-típus, nevezzük ezt "A" syllabus-nak, 5-13 rövid pulzusból állt, amelyek közül az utolsó nem hosszabb, mint a többiek és a pulzus-sorozatot nem követi utó-klikk (5.3.1.1./C és E ábra). A másik syllabus-típus, legyen a neve "B" syllabus, egy fő pulzus-sorozatból és az azt követő utó-klikk(ek)ből áll (5.3.1.1./D és F ábra). A fő pulzus-sorozat 2-9 rövid pulzusból (ezek megközelítőleg 0.5 ms időtartamúak) és egy terminális hosszabb pulzusból (ez 1.25 ms körüli időtartamú) áll. Az utó-klikkek száma 1 és 3 között variált: legtöbbször 1 ritkábban 2 és egész ritkán 3 volt megfigyelhető. Szabadszemmel végzett megfigyelésem alapján mind a két syllabus-típus záró-hemisyllabus. A két syllabus-típust jellegzetes rendben és ritmusban következik egymás után, úgy hogy az ének a következőképpen formulázható: "AAA...A - BAAA...A - BAAA...A - BAAA...A" és így tovább, végül a zárlat " - BAAA...A". Ahol a "-" a többihez képest hosszabb syllabus-közi szünetet jelent, a "..." pedig változó számú "A" syllabus-t jelöl. Az "AAA...A" sorozatok során a syllabus ismétlési sebesség bizonytalan ingadozása figyelhető meg, végül azonban felgyorsul, úgy hogy rendszerint a legutolsó AA intervallum a legrövidebb (5.3.1.1./A és B ábra). A syllabus-ok száma az "AAA...A" sorozatokban 4 és 32 között látszólag véletlenszerűen variált az egész ének folyamán. A hímek délután 6-7 óra táján kezdtek énekelni, de ekkor még csak ritkán szólaltak meg és rövidebb syllabus-sorozatokat adtak elő, a ciripelés fő időszaka éjszakára esik, amikor zavartalan körülmények között a hímek hosszú percek át folyamatosan énekelnek. Az ének végtelenítettnek tűnik véletlenszerű befejezéssel. Ezért a teljes syllabus-sorozat hossza szélesen variál, s nehéz lenne egy átlagosan jellemző értéket megadni. Az ének néhány szonometrikus jellemzőjének leíró statisztikáit az 5.3.1.1. táblázat tartalmazza.

A hímek szokványos énekére a nőstények rövid válasz-énekekkel felelnek. Ezek a válasz-énekek egy rövid pulzus-sorozatból állnak, amelynek a pulzus-száma és pulzus-imétlési mintázata igen variábilis (5.3.1.1./H-L ábrák), de általában levezethető a következő sémából: egy különálló, hangos iniciális pulzust egy 2-6 pulzusból álló pulzus-csoport követ majd tőlük kissé leszakadva egy terminális pulzus zárja az éneket. Néha két hangos, iniciális pulzus figyelhető meg (5.3.1.1./K ábra), és olykor az ezt követő pulzus-csoport mindössze egy pulzusra redukálódik (5.3.1.1./L ábra), a terminális pulzus pedig hiányozhat (5.3.1.1./K, L ábra). (A nőstények válaszénekét



5.3.1.1. ábra. Az *Isophya beybienkoi* szokványos énekének (A-F), him-nőstény duejének (G) és nőstény válasz énekének (H-L) oszcillogramjai. A – durva időfelbontású oszcillogram, amin jól látható a him szokványos ének változatos szyllabus-ismétlési ritmikája, B – egy funkcionális ének-egység közepes időfelbontással, C – egy „A”-típusú szyllabus pulzus-ismétlési mintázata, D – egy „B”-típusú szyllabus pulzus-ismétlési mintázata, E – megint egy „A”-szyllabus, de egy másik him énekéből, F – egy „B”-szyllabus, ez is ettől a másik himtől, G – him-nőstény duet, H-L – finom időfelbontástú oszcillogramok, amelyekben jól látható a nőstény válasz ének változókéony pulzus-ismétlési mintázata

jellemző néhány szonometriai jelleg leíró statisztikáit lásd az 5.3.1.2. táblázatban).

A nőstények válaszéneket mindig a "B"- syllabus-t közvetlenül követő syllabus-közi intervallum során bocsátják ki (5.3.1.1./G ábra). S így a nőstény-válasz időzítése alapján a hímek énekét a következő képpen bonthatjuk funkcionális egységekre: [AAA...A - B][AAA...B][AAA...B] szemben az ének ritmikája miatt mutatózó "BAAA...A" syllabus-csoportokkal.

	Jele	Ne	Átlag	Min.	Max.	IntraSV	InterSV
Az [AAA...A-B] ének-egység hossza	D1	105	2163	1006	4605	604.78	407.27
Az "AAA...A" sorozatok syllabus-száma	N1	105	8.9	4	32	3.15	1.87
Az "AAA...A" sorozatok hossza	D2	105	1434.4	339	3882	602.89	372.52
Az "A-A" syllabus-közi intervallum hossza	D4	167	186.6	88	376	34.22	22.82
Az utolsó "A-A" syllabus-közi intervallum hossza	D4	21	136.9	88	169	20.37	9.43
Az "A-B" syllabus-közi intervallum hossza	D5	105	421.7	312	560	24.74	46.62
A "B-A" syllabus-közi intervallum hossza	D6	21	281	229	339	17.59	31.12
Az "A" syllabus hossza	D7	104	17.4	10	32	1.88	4.89
Az "A" syllabus pulzus-száma	N2	104	8.8	5	13	0.7	2.2
A "B" syllabus hossza	D8	105	17.2	4	68	4.56	9.49
A "B" syllabus pulzus-száma	N3	105	6.6	3	10	0.7	2.13
Az 1. utó-klikk késedelme	D9	105	56.9	38	73	4.52	4.96

5.3.1.1. táblázat. Leíró statisztikák az *Isophya beybienkoi* hímek szokványos énekének ritmikái jellemzéséhez. (az első oszlop rövidítései az 4.4.4. ábrára utalnak; Ne: a lemért ének-elemek száma [összesen a 7 hímek tekintve]; IntraSV: az adott jellemző átlagos egyeden belüli szórása; InterSV: az adott jellemző egyedenkénti átlagának szórása)

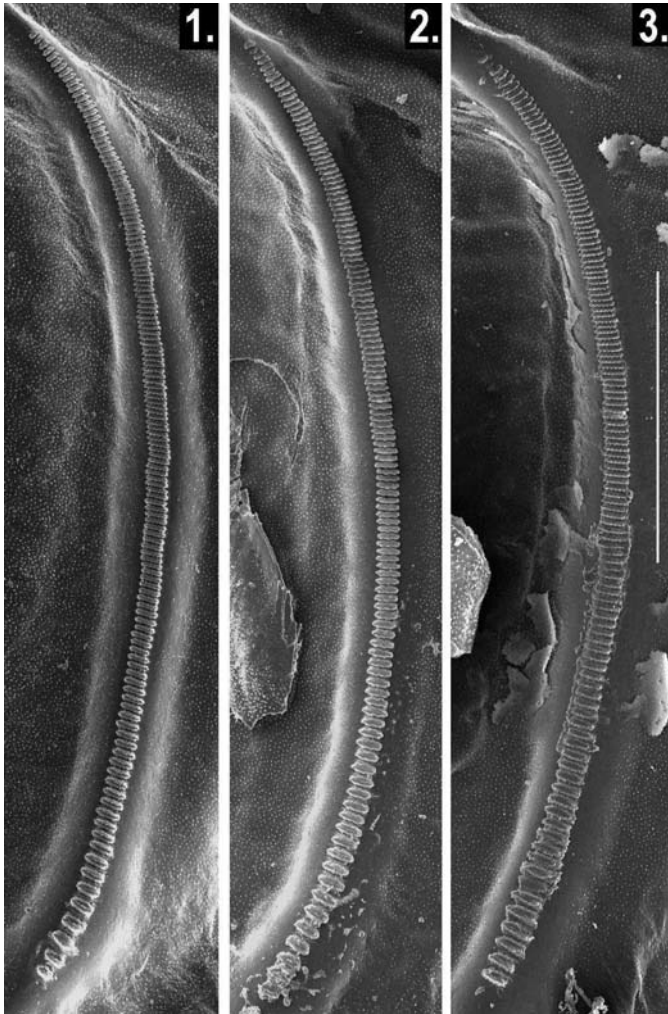
	Jele	Mean	Min.	Max.	IntraSV
A nőstény válasz késedelme	D10	131.67	84	158	13.4
A válasz-ének időtartama	D11	74.69	31	116	17.85
A válasz-ének pulzus-száma	N4	4.56	2	9	0.78

5.3.1.2. táblázat. Leíró statisztikák az *Isophya beybienkoi* nőstények válaszénekeinek ritmikái jellemzéséhez (három nősténytől példányonként 15 válasz elemzése alapján) (az I. oszlop jelölései az 4.4.4. ábrára utalnak)

5.3.2. *Isophya modesta*, adalékok az *I. modesta* és *I. rossica* viszonyának tisztázásához

5.3.2.1. Erdélyi és magyarországi példányok

A vizsgált hímek ciripelőcsapsora 3.1-3.65 mm hosszú volt (átlag = 3.39, n = 11) és 124-143 ciripelőcsapot tartalmazott (átlag = 134, n = 11). A ciripelőcsapok mérete proximális irányban egyenletes fokozatossággal csökkent és a sűrűségük fokozatosan nőtt (5.3.2.1.1./1. és 2. valamint melléklet 1. ábra).



5.3.2.1.1. ábra. Az *Isophya modesta* (1., 2.) és *I. rossica* (3.) ciripelőcsapsora. 1. *I. modesta*, Mecsek-hegység, Remete-rét, 2. *I. modesta* – Erdély, Torockói-hegység, 3. *I. rossica* – Ukrajna, Kanev Erdőrezervátum (Kiev közelében)(leg. K.-G. Heller). A 3. képnél megadott lépték 1 mm, ez érvényes a másik két fotóra is.

Az *I. modesta* hímek szokványos éneke magányos syllabus-okból áll, amelyeket a hímek zavartalan körülmények mellett is csak igen lassan ismételnék (20-25 °C-on 0.5 - 2 percenként egy syllabus). Az egyes syllabus-ok egy fő és egy utó-pulzus-sorozatból állnak (5.3.2.1.2./A, B, C ábra). A fő pulzus-sorozat 19 - 49 gyorsuló, vagy közel egyenletes ritmusban ismételt pulzusból állt (átlag = 35.33, n = 15). Ezt egy 4-8 másodperces szünet után követi az utó-pulzussorozat, amely 7-49 pulzusból állt (átlag = 25.84, n = 15). Az utó-pulzussorozat kezdetén a pulzusismétlési sebesség igen alacsony, majd fokozatosan nő a sorozat végéig, ugyanakkor csökken az amplitúdó. A fő pulzus-sorozat időtartama (D1), az azt követő szünet hossza (D2) és az utó-pulzus-sorozat időtartama (D3) hőmérsékletfüggő (15 hím példány alapján):

$$D1 = - 12.02 * T + 466.60; r = - 0.843, p < 0.000$$

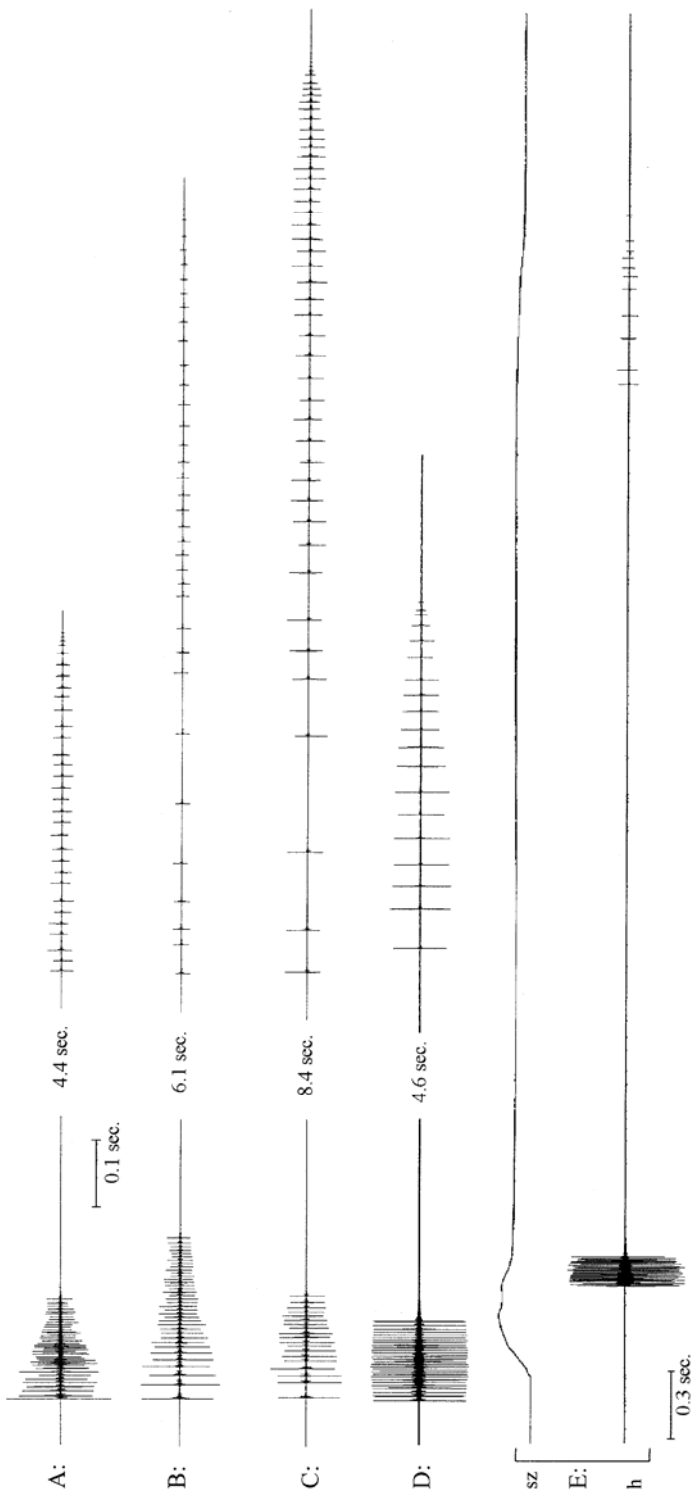
$$D2 = - 498.2 * T + 18695; r = - 0.773, p = 0.001$$

$$D3 = - 174.9 * T + 5075.8; r = - 0.7843, p = 0.001$$

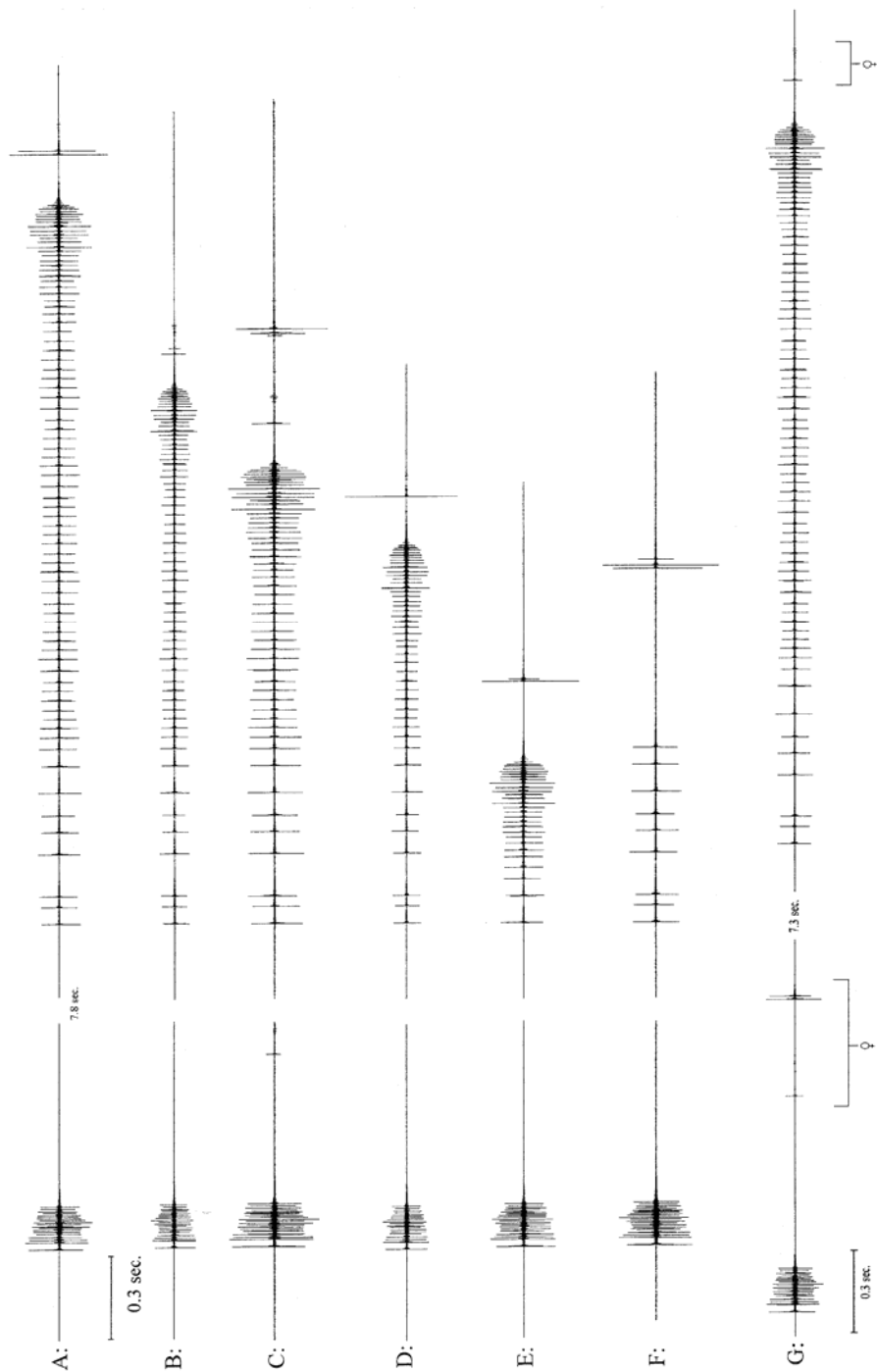
Ahol T a levegőhőmérséklet °C-ban. Az összefüggések a 19 - 27.2 °C-os hőmérséklet-tartományra érvényesek.

Az éneket létrehozó szárnymozgás meglehetősen lassú, s így a mozgás főbb elemei szabad szemmel is jól megfigyelhetőek. Az erdélyi és magyarországi példányok esetén is megfigyelhető volt, hogy közvetlenül a syllabus előtt az állat a szárnyait hangtalanul szétnyitja, majd a fő pulzus-sorozatot a szárnyak részleges zárása során hozza létre, s a fő pulzus-sorozatot követő szünet során a szárnyak ebben a félig szétnyitott pozícióban várakoznak, s végül a záró mozgás folytatódik létrehozva az utó pulzus-sorozatot. A Kiev mellől származó példányok szárnymozgásáról készült oszcillogramok is hasonló mozgásmintázatot mutatnak (5.3.2.1.2./E ábra). A hímek főként késődelután és este ciripelnek.

A nőtények válasz éneke (5.3.2.1.3. ábra) egy rövid pulzus-sorozat, ami 1-14 pulzusból állt (átlag 4.9, n=3 , nőtényenként 15 válasz) és 1-120 ms-ig tartott (átlag 46.7, n=3, nőtényenként 15 választ elemeztem). A pulzus-sorozat 1 ritkábban 2 nagy amplitúdójú pulzussal kezdődik, amit változó számú halkabb pulzus követ igen változatos ismétlési ritmikával. Esetenként ezt az első válaszhangot 300-500 ms késéssel egy újabb válaszhang követi, amelyet 2-3 nagy amplitúdójú pulzus alkot (5.3.2.1.3./C és G). A nőtények válasz éneke a hím syllabus fő és utó-pulzus-sorozata után is következhet, esetenként a nőtények egy adott syllabus mindkét pulzus-sorozatára válaszoltak (5.3.2.1.3./G). Leggyakrabban azonban az utó-pulzus-sorozat után következett a nőtény-válasz (5.3.2.1.3./A-F; a C-nél látható egy



5.3.2.1.2. ábra. Az *Isopya modesta* (A, B, C) és *I. rossica* (D, E) szokványos éneke. A, *I. modesta* – Erdély, Torockói-hegység, B, *I. modesta* – Mátra-hegység, C, *I. modesta* – Mecsek-hegység; D, *I. rossica* – Ukrajna, Kanévi Erdőrezervátum (K.-G. Heller felvétele), E, szintén *I. rossica* a Kanévi Erdőrezervátumból, de itt a felső oszcillogram (sz) a szárny-mozgást ábrázolja (a görbe felfelé-ívelése a szárnyak nyitó mozgását jelenti) az alsó pedig a keletkező hangot (h) (K.-G. Heller felvétele)



5.3.2.1.3. ábra. Az *Isophya modesta* him-nőstény duettje. 4-es (A), 3-mas (B), 2-es (C), 1-es (D), 5-ös (E) és 6-os (F) típusú (lásd a 4.5-nél) visszajátszott him syllabus és az ezeket követő nőstény válasz ének; G, 4-es típusú him syllabus, amelynek mind a fő mind az utó pulzus-sorozatát nőstény válasz követi.

gyenge nőtény-válasz a fő pulzus-sorozat után is), méghozzá a hím syllabus-ának utolsó pulzusa után 102 - 215 ms késéssel (az 1-es [eredeti hosszú] playback syllabus típus (5.3.2.1.3./D) után adott válaszok alapján az átlagos késés 162.83 ms volt, n = 3, nőtényenként 15-30 válasz késését mértem, T = 21.3 °C). A ritkább, fő pulzus-sorozat utáni válaszok késése a fő pulzus-sorozat utolsó pulzusához képest 463-708 ms késéssel következett (átlag = 578.28, n = 3, nőtényenként 5-10 válasz késését mértem, T = 21.3 °C). A manipulált utó-pulzus-sorozatú syllabus-okra adott nőtény-válaszok késése (5.3.2.1.3./B-F) (3 nőtény válasza alapján, nőtényenként 10-30 válasz):

2-es típus: átlag = 154.3, minimum = 85, maximum = 229;

3-mas típus: átlag = 171.9, minimum = 116, maximum = 234;

4-es típus: átlag = 170.3, minimum = 67, maximum = 237;

5-ös típus: átlag = 329.25, minimum = 210, maximum = 434;

6-os típus: átlag = 487.71, minimum = 362, maximum = 647;

A 2-es, 3-mas és 4-es típus utáni késés nem tér el jelentősen az eredeti (1-es típus) utáni késés hosszától, ami azt mutatja, hogy a nőtények válaszukat a pulzus-sorozat végéhez időzítik. Ugyanakkor az erősen rövidített sorozatok esetén (5-ös, 6-os típus) a válasz késedelem növekedése volt megfigyelhető.

5.3.2.2. Közép-ukrajnai példányok

A kanev-i erdőrezervátumból származó *I. rossica* hímek közül csupán egy példány ciripelőcsaport volt módunkban tanulmányozni; ez 3.2 mm hosszú volt és 127 ciripelőcsapot tartalmazott és a ciripelőcsapok elhelyezkedési mintázata nem tért el lényegesen a hazai illetve erdélyi *I. modesta*-kétől (5.3.2.1.1./3. ábra). A hímek cercus-ai és fastigium-a is teljesen hasonló volt, mint a kárpát-medencei *I. modesta*-ké (Klaus-Gerhard Heller megfigyelései).

A hímek (8 példány) szokványos énekének oszcillografikus szerkezete sem mutatott lényeges eltérést a hazai és erdélyi *I. modesta* hímek énekéhez képest (5.3.2.1.2./D, E ábrák). Ezek a példányok is magányos syllabus-okból álló éneket produkáltak, ahol az egyes syllabus-ok egy több másodperces szünettel elválasztott fő és utó-pulzus-sorozatból állnak. Mind a két pulzus-sorozat valamivel kevesebb pulzust tartalmazott (fő pulzus-sorozat pulzusszáma: átlag = 22.31, minimum = 16, maximum = 32; utó-pulzus-sorozat pulzusszáma: átlag = 16.82, minimum = 2, maximum = 34) mint a hazai és erdélyi *I. modesta*-k esetében. A fő pulzus-sorozat (D1), az azt követő szünet és az utó-pulzus-sorozat hossza és a levegőhőmérséklet (T) közötti összefüggést az alábbi regressziós egyenesek írják le (8 példány alapján):

$$D1 = - 14.07 * T + 463.28; r = - 0.8309, p = 0.011$$

$$D2 = - 474.5 * T + 15989; r = - 0.8454, p = 0.008$$

$$D3 = - 152.1 * T + 4334.8; r = - 0.92, p = 0.001$$

A kanev-i populáció esetén nem állt módunkban a nőstények válaszenekét tanulmányozni, az *I. rossica* nőstényeinek válaszenekével kapcsolatban egyedül Zhantiev és Korsunovskaya (1986) eredményeire támaszkodhatunk.

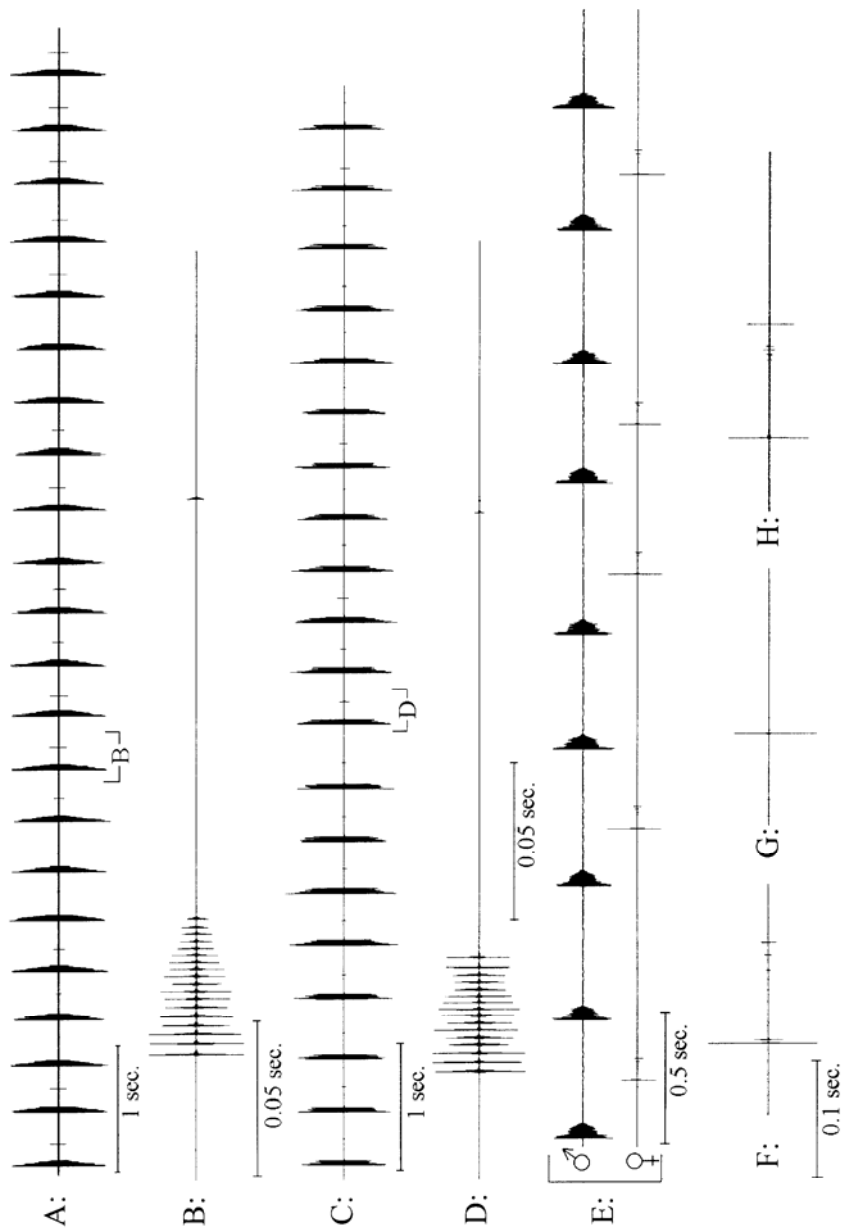
5.3.3. *Isophya brevipennis*

A hímek szokványos éneke egy bizonytalan hosszúságú, akár több percig is folyamatosan tartó, syllabus-sorozat, amelyet egy syllabus-típus alkot, s amely során a syllabus-ok egymástól csak finom, véletlenszerű eltéréseket mutatnak (5.3.3.1./A-D ábra). A syllabus-ismétlés ritmusa egyenletes. A syllabus-ismétlési periódus hossza ($r = -0.22$, $p = 0.350$, $n = 20$) és a syllabus-ok időtartama ($r = -0.14$, $p = 0.556$, $n = 20$) a levegőhőmérséklettel nem mutatott szignifikáns korrelációt. A syllabus-ok egy közel egyenletes pulzus-ismétlési sebességű fő pulzus-sorozatból és az ezt követő 1-4 utó-klikkből állnak. Az ének néhány szonometriai jellemzőjét körvonalazó leíró-statisztikákat lásd az 5.3.3.1. táblázatban. A többi hazai *Isophya* fajhoz hasonlóan az *I. brevipennis*-nél is az éjszaka a hangadás fő időszaka. Az egymás közelében éneklő hímekre a szinkron kórusozás a jellemző.

Nem találtam taxonómiai szempontból figyelemreméltó különbséget a mecseki és kőszegi-hegységi hímek éneke között. A 5.3.3.1./B ábrán látható kőszegi-hegységi példánytól származó syllabus esetén a fő pulzus-sorozat erősebb decrescendo-t mutat, mint a D ábrán látható a mecseki példányé, ennek a jellegnek azonban egy-egy populáción belül is nagy volt a variabilitása.

	n	Átlag	Minimum	Maximum	Std.Dev.
DS	20	37.77	26.6	46.2	5.786
N	20	19.81	8.2	26.4	4.653
ACD	10	111.98	56	151	29.107
Psyll	20	431.59	368.7	672.73	65.990

5.3.3.1. táblázat. Leíró statisztikák az *Isophya brevipennis* hím szokványos énekének néhány szonometrikus jellemzőjéről (a jellemzők rövidítését lásd az 4.4.2-es fejezetben).



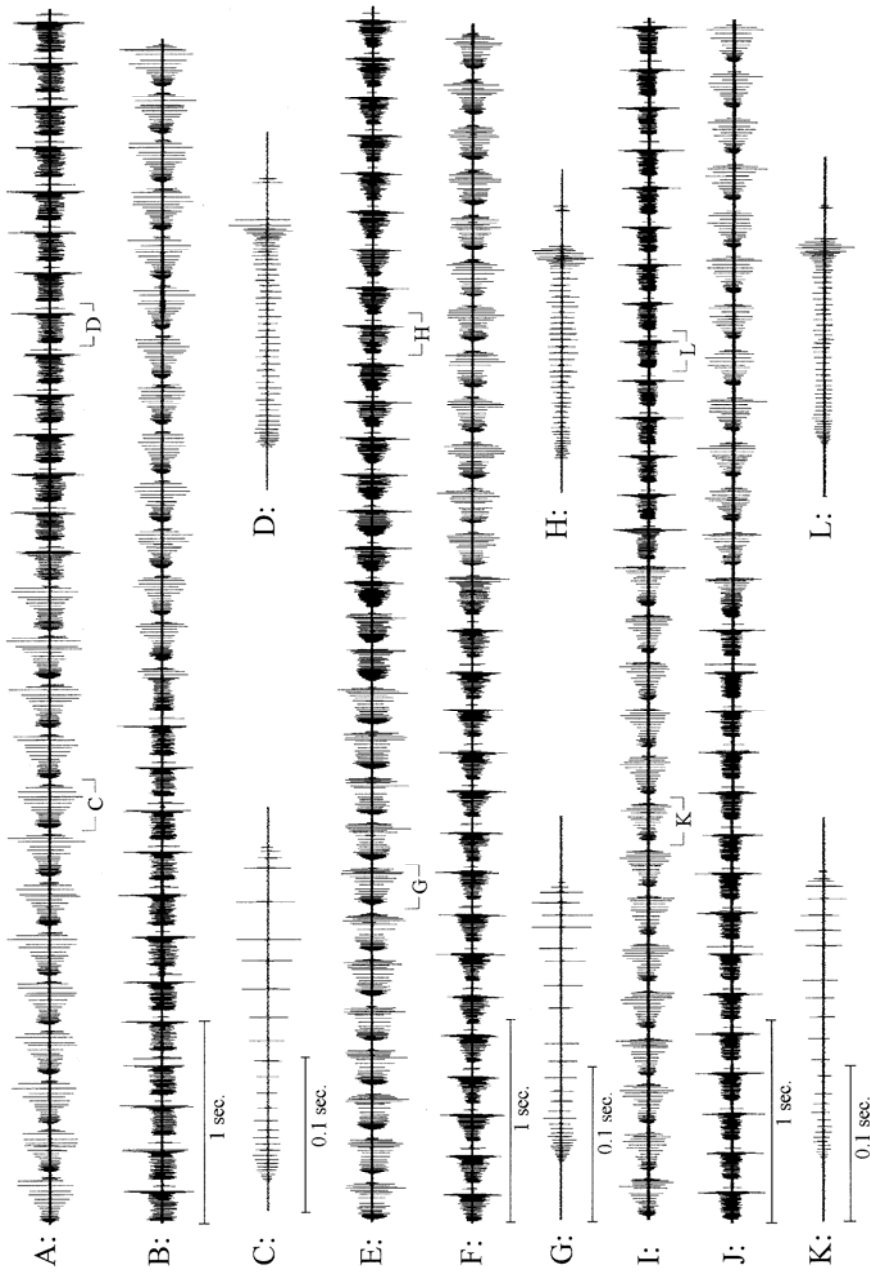
5.3.3.1. ábra. Az *Isophya brevipedis* hím szokványos énekének (A-D), hím-nöstény duettjének (E) és nöstény válasz énekének (F-H) oszcillogramjai. A, egy közzei-hegységi példány éneke; B, és ebből egy szilabus finomabb időléptékű oszcillogramja; C, egy mecskei példány éneke; D, és ebből egy szilabus finomabb időléptékű oszcillogramja; E, hím-nöstény duett; F, egy mecskei nöstény válasz éneke finomabb időlépték mellett; G és H egy másik mecskei nösténytől két válasz ének (azonos időléptékkel).

Három hím ciripelőcsapsorát vizsgáltam ezek 2, 2.1 és 2.5 mm hosszúak voltak és 69, 71 valamint 80 ciripelőcsapot tartalmaztak. A ciripelőcsapok mérete fokozatosan csökkent sűrűségük pedig nőtt proximális irányban (melléklet 1. ábra)

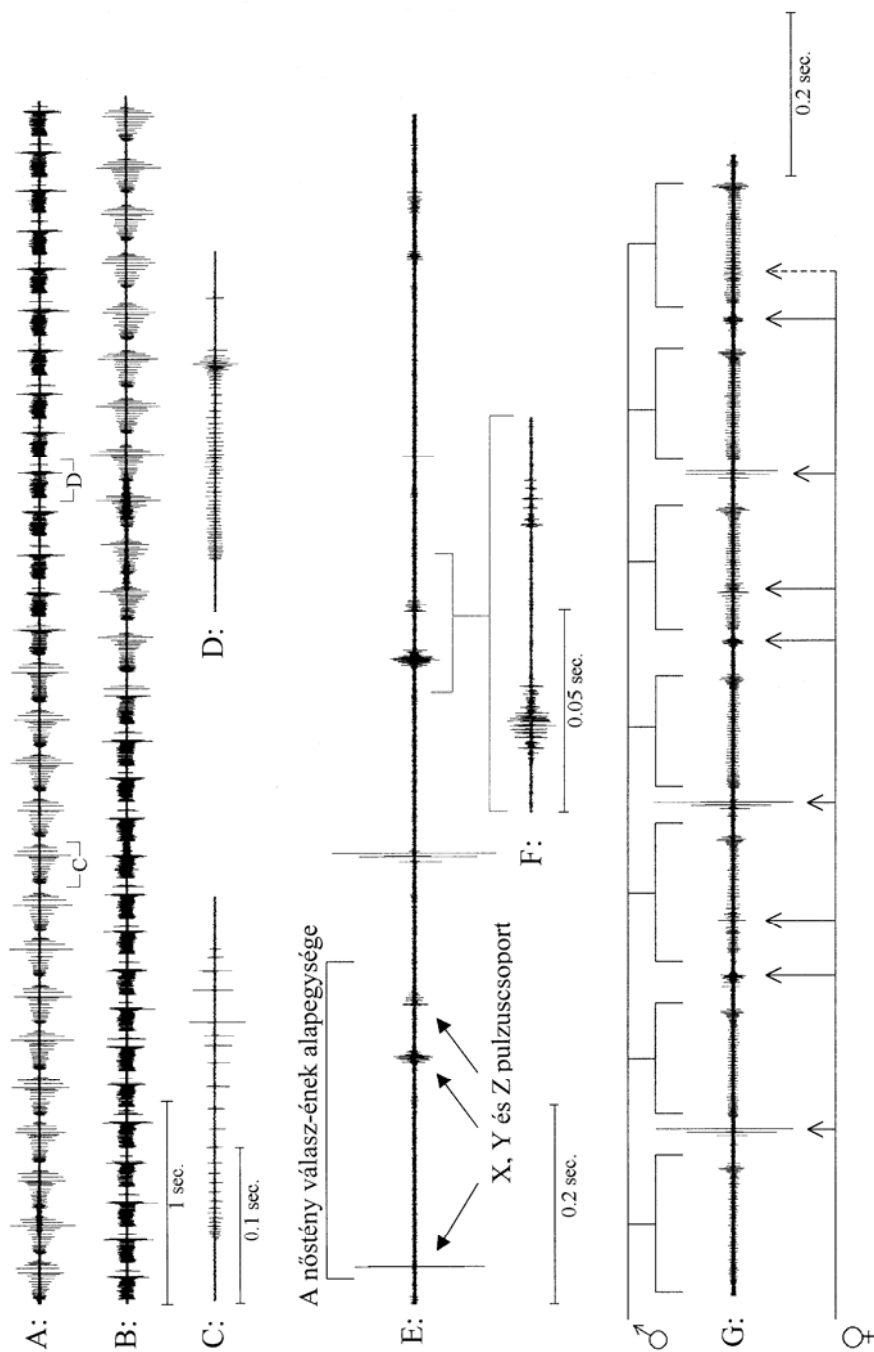
A nőtények válaszéneke ennél a fajnál is egy rövid, általában (1) - 70-100 - (150) ms időtartamú pulzus-sorozatból áll, amelynek a pulzus-száma (1-12) és pulzus-ismétlési ritmikája is igen variábilis (5.3.3.1./F-H ábra). Általában két pulzus-csoport ismerhető fel, s az első csoport első pulzusa a legnagyobb amplitúdójú. A nőtény válaszének késése a hím syllabus fő pulzus-sorozatának utolsó pulzusa után a két általam vizsgált nőtény esetén 151 és 218 ms között variált és átlagos értéke 177.4 illetve 167.0 ms volt (nőtényenként 15 válaszéneket elemeztem). A nőtények időnként képesek voltak minden hím-syllabus-ra választ adni, de gyakoribb volt az az eset, hogy a hímnek csak minden második syllabus-a után következett egy nőtény-válasz (5.3.3.1./E ábra).

5.3.4. *Poecilimon fussi*

A hímek szokványos éneke határozatlan hosszúságú, gyakran több percre tartó syllabus-sorozat (5.3.4.1. és 5.3.4.2. ábra). Ennek során két syllabus-típus figyelhető meg. Az "A" típus csak egy fő pulzus-sorozatból áll, amelyet sohasem követ utó-klikk (5.3.4.1./C, G, K valamint 5.3.4.2./C ábrák). A pulzus-sorozat halk kezdete után pulzusok amplitúdója folyamatosan nő, pulzus-ismétlési sebességük pedig csökken a pulzus-sorozat 2/3-áig vagy 3/4-éig, ahol pulzusok a lehangosabbak és a leglassabban ismétlődnek. Ezután a pulzusok amplitúdója gyorsan csökken, ismétlési sebességük pedig nő a sorozat végéig. A "B" típusú syllabus-ok ezzel szemben egy fő pulzus-sorozatból és az azt követő néhány (1-3) utó-klikkből állnak (8.3.4.1./D, H, L valamint 8.3.4.2./D ábrák). A fő pulzus-sorozat itt is gyorsan ismétlődő pulzusokkal kezdődik, majd valamelyest lassul a pulzus-ismétlési sebesség, de sohasem csökken annyira le, mint az "A" syllabus-ok esetén és az amplitúdó közel konstans marad, majd végül, a pulzus-sorozat utolsó negyedében a pulzus-ismétlés újra felgyorsul, és itt a pulzusok amplitúdójában is egy hirtelen növekedés figyelhető meg. A "B" típus esetén az átlagos pulzus-ismétlési sebesség mindig magasabb, mint az "A" syllabus-ok esetén. (lásd 5.3.4.1. táblázat: PRRA - PRRB). A fő pulzus-sorozat időtartama erős korrelációt mutatott a levegőhőmérséklettel. Összefüggésük az 5.3.4.3./ B ábrán megadott regressziós egyenletekkel írható le. Látható, hogy az "A" syllabus-ok fő pulzus-sorozata azonos hőmérséklet mellett mindig hosszabb ideig tart, mint a "B" syllabus-oké.



5.3.4.1. ábra. A *Poecilimon fussi* hím szokványos énekének oszcillogramjai. Részletek egy erdélyi-szigethegységi (A-D), egy aggteleki-karszti (E-H) és egy budai-hegységi (I-L) példány szokványos énekéből. Durvább időfelbontással láthatjuk, hogy hogyan vált az I-es fázis II-esbe (A, E, I) illetve a II-es I-esbe (B, F, J). Finomabb időfelbontással az "A"-típusú (C, G, K) illetve "B"-típusú (D, H, L) szilabus-ok pulzus-ismétlési mintázatát.



A nőstény válasz-ének alapegysége

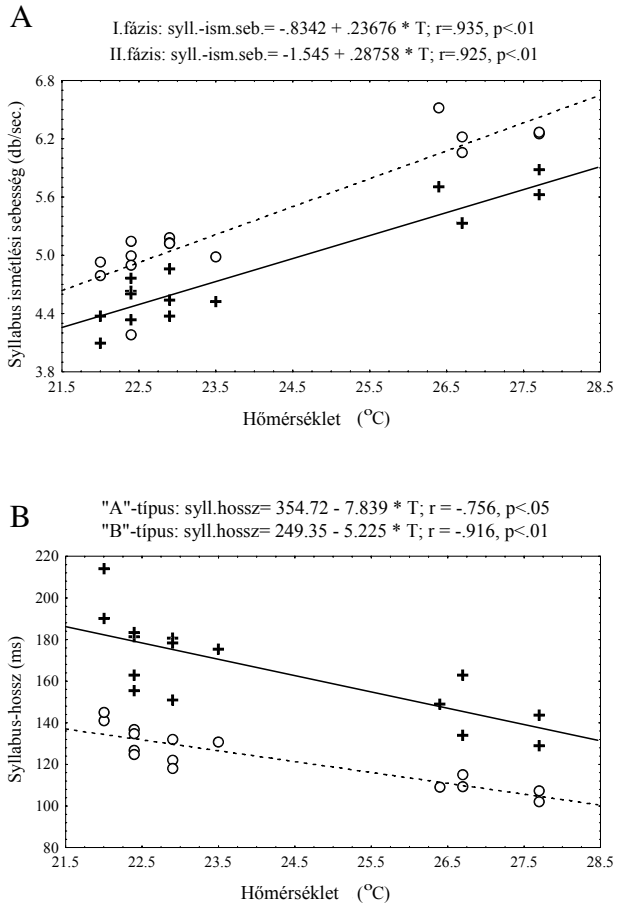
X, Y és Z pulzuscsoport

5.3.4.2. ábra. A-D, részletek egy mecskei *Poecilimon fuscus* hím szokványos énekéből (A: I-II fázisváltás, B: II-I fázisváltás, C: "A"-típusú szillabus, D: "B"-típusú szillabus). Egy erdélyi-szigethegységi nőstény válasz énekének oscillogramjai (E, F) és ennek a nősténynek egy hímrel közös duettje (G, ez egy monó oscillogram, a két állat hangja időnként átfed [lásd a jelöléseket], ezért nem tudtam őket szétválasztani).

Az éneket alkotó syllabus-sorozat két fázis váltakozására bontható. Az "I"-es fázis csak "A" típusú, a "II"-es fázis csak "B" típusú syllabus-okból áll (5.3.4.1. és 5.3.4.3. ábrák). Mind a két fázis során a syllabus-ok sűrű sorozatot alkotva ismétlődnek, a syllabus-ok közötti szünetek jóval rövidebbek, mint maguk a syllabus-ok. Az általam megfigyelt énekek mindig az "I"-es fázissal kezdődtek. A fázisok közötti váltás igen hirtelen történik, általában legfeljebb egy átmeneti szerkezetű syllabus figyelhető meg. A fázisok hossza 10-20 másodperc között variált. A fázisok syllabus ismétlési sebessége szignifikáns korrelációt mutatott a levegőhőmérséklettel. Az 5.3.4.3./A ábrán látható, hogy azonos hőmérséklet mellett általában a "II"-es fázis során nagyobb a syllabus-ismétlési sebesség. A fázisok előrehaladtával semmilyen, a syllabus-ok szerkezetében bekövetkező változást nem észleltem, ami alapján a fázisok közötti váltás időpontja előre megjósolható lenne.

5.3.4.3. ábra. A syllabus-ismétlési sebesség és a syllabus-hossz hőmérséklet-függése a *Poecilimon fussi* hímek szokványos énekénél. Rövidítések, jelek: A, egy adott hím átlagos syllabus-ismétlési sebessége az I-es (+) illetve a II-es (O) fázis során, az adott hőmérséklet mellett; B, egy adott hím esetén az "A"-típusú (+) illetve a "B"-típusú (O) syllabus-ok átlagos hossza az adott hőmérséklet mellett.

(A korrelációs koefficiensre vonatkozó p-érték a táblázati szintű első fajú hibára vonatkozik. [szekvenciális Bonferroni korrekció])



Az vizsgált négy populáció hímjeinek énekében nem tapasztaltam szisztematikusan ismétlődő, taxonómiai szempontból jelentősnek tekinthető különbséget (vesd össze az 5.3.4.1. és 5.3.4.2. ábrák oszcillogramjait). Finomabb, dialektus-szerű eltérések kimutatásához nagyobb minta lenne szükséges.

	N	Átlag	Minimu m	Maximu m	Std.Dev.
DI	9	17815.7	13110	22257.5	2918.48
SRRI	10	4.51	4.10	4.86	0.22
NSI	9	80.1572	63.67	99.60	13.19
DII	10	18144.4	11852.7	29279.5	5809.11
SRRII	10	4.93	4.18	5.18	0.29
NSII	10	89.30	60.39	140.30	28.10
DA	10	177.22	151	214	18.12
NA	10	29.27	21.33	41	6.13
PRRA	10	165.63	132.96	251.53	35.28
DB	10	131.13	118	145	8.51
NB	10	56.93	48.33	66.67	5.87
PRRB	10	437.32	342.53	534.76	64.88
ACD	10	22.67	18.33	29.67	3.90

5.3.4.1. táblázat. A *Poecilimon fussi* szokványos énekét jellemző leíró statisztikák (22-23 oC) (a vizsgált jellemzők leírását lásd a szövegben). N - a vizsgált példányok száma, ahol a felvétel 22-23 oC között készült.

A nőtények válasz éneke teljesen más szerkezetű, mint a hímek szokványos éneke. A nőtények énekét alkotó elemeket a szárnymozgás nehéz megfigyelhetősége miatt nem tudom a hangadási mozgások alapján elnevezni, ezért azok megjelölésére a pulzus-csoport terminust fogom használni. A nőtények válasz énekének alapegysége rendszerint három pulzus-csoportból épül fel (5.3.4.2./E ábra). Jelölje ezeket X, Y, Z. Az "X" pulzus-csoportot 1-4 viszonylag lassan ismételt nagy amplitúdójú pulzus alkotja, ezt 151-222 ms késéssel követte (17 mérés) a "Y" pulzus-csoport, amelyet 4-19 gyorsan ismételt, kisebb amplitúdójú pulzus alkotott (10 mérés), majd ezt követte 48-85 ms késéssel (14 mérés) a "Z" pulzus-csoport, ami az "Y"-hoz hasonlóan halk, de lassabb a pulzus-ismétlési sebessége és 6-11 pulzusból épült fel (9 mérés)(5.3.4.2./F ábra). A nőtény a hímrel szinkronban énekel úgy, hogy a saját ének elemeit a hím syllabus-aihoz képest mindig ugyan olyan időzítéssel adja elő (5.3.4.2./G ábra). Az általam megfigyelt nőtény csak a hím énekének "II" fázisa alatt produkált válasz