A *PTEROSTICHUS MELANARIUS* (COLEOPTERA: CARABIDAE) ORIENTÁCIÓJA DIVERZ MEZŐGAZDASÁGI RENDSZEREKBEN

Doktori értekezés

Tréfás Hajnalka

Szent István Egyetem Gödöllő
Növényvédelemtani Tanszék

2003.

Doktori iskola:	Növénytermesztés- és Kertészettudományi Doktori Iskola
Tudományág:	Növénytermesztési és Kertészeti Tudományok
Doktori iskola vezetője:	Dr.Virányi Ferenc SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar Növényvédelemtani Tanszék
Doktori iskola titkárae:	Dr.Gyulai Gábor SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar Genetika és Növénynemesítés Tanszék
Témavezető:	Dr. Kozma Erzsébet SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar Növényvédelemtani Tanszék

....

Az iskolavezető jóváhagyása A témavezető jóváhagyása

1. BEVEZETÉS

1.1. A téma aktualitása, jelentősége

Ahogy az intenzív, nagymértékben a rendszeren kívülről származó forrásokra támaszkodó gazdálkodás problémái egyre nyilvánvalóbbá válnak, mind a tudományos, mind az általános közvélemény a fenntartható mezőgazdasági termelés felé fordul. A fenntartható rendszerek kezelésének egyik legfontosabb problémája, hogy nem csak a kultúrnövényt és annak kártevőit, hanem a rendszer minden elemét menedzselni kell, ez pedig hatalmas mennyiségű információt igényel. A megfelelő információs háttér különösen a biodiverzitás okszerű kezelésében kulcsfontosságú, ahol a trofikus szintek kapcsolatrendszere alapvetően meghatározza a biodiverzitás fokozásának sikerét, illetve kudarcát. A kutatók fő törekvése olyan modell szervezetek vizsgálata és leírása, melyek támpontokat adhatnak az agro-ökoszisztéma adott funkcionális csoportjának működésére nézve. A növények, növényevők és természetes ellenségek multitrofikus rendszerében ilyen elem lehet egy szélsőségesen generalista ragadozó, egy olyan funkcionális csoport tagja, melynek viselkedése talán a legkevésbé kiszámítható, ugyanakkor az agro-ökoszisztéma működésére valószínűleg jelentős hatást gyakorol.

Bommarco és Ekbom (2000) összefoglalása szerint az adott generalista ragadozó és annak potenciális élőhelyei közti kapcsolatok felderítése során az alábbi kérdésekre kell választ találni: 1) mely demográfiai tényezők szerepe a legfontosabb az adott ragadozó populációjának szabályozásában 2) hogyan befolyásolják a különböző élőhelyek a fenti demográfiai tényezők alakulását 3) milyen mértékben, és hogyan mozog az adott faj a különböző élőhelyeken belül, illetve az élőhelyek között és 4) hogyan befolyásolják a fenti tényezők az élőhely struktúrális elrendezésének és szegélyhatásainak összeségét a ragadozókra, illetve rajtuk keresztül a kártevőkre. Jelen dolgozat központi témája a fenti pontok közül egy generalista ragadozó szervezet mozgása az élőhelyeken belül és az élőhelyek között, és a mozgást motiváló tényezők, különös tekintettel a fokozott növényi diverzitásra.

1.2 Célkitűzések

Az élőhely-diverzifikáció hatásait elemző tanulmányok eddig viszonylag kevés figyelmet fordítottak a generalista ragadozó szervezetek eloszlását befolyásoló, viselkedéstani okokra visszavezethető tényezőkre. Munkám célja az volt, hogy azonosítsam a *P. melanarius* polifág futóbogár mozgásmintáit és élőhelyválasztását potenciálisan meghatározó faktorokat, köztestermesztéses rendszerekben. E faj, mint a növényvédelmi szempontból jelentősnek számító Carabidae család egyik gyakran előforduló tagja, modellként szolgálhat a futóbogarak viselkedését és élőhelyválasztását vizsgáló kutatásokban.
Konkrét célkitűzéseim a következőek voltak:

1. A *P. melanarius* élőhelyválasztását befolyásoló kémiai hatások vizsgálata – Befolyásolja-e az állatok élőhelyválasztását különféle növényi illatanyagok, illetve a fajtársak illatanyagainak jelenléte?
2. A *P. melanarius* mozgáskarakterisztikájának vizsgálata, és az azt befolyásoló kémiai tényezők – Befolyásolja-e a bogarak mozgását leíró egyes jellemzőket a növényi illatanyagok jelenléte?
3. A *P. melanarius* élőhelyválasztása szántóföldi körülmények között – Hogyan befolyásolja a az állatok aktivitását térben és időben az őket körülvevő vegetáció?
4. A *P. melanarius* tojásrakóhely-választását befolyásoló környezeti tényezők vizsgálata – Milyen mikroklimatikus és struktúrális tényezők befolyásolhatják a nőstények tojásrakóhely-választását?

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A biodiverzitás elhelyezése

2.1.1. Természetes és mezőgazdasági rendszerek összehasonlítása

Az ember mezőgazdasági tevékenysége olyan rendszereket hozott létre, melyek (szükségszerűen) nagymértékben különböznek az adott területre egyébként jellemző természetes közösségektől. A legfontosabb különbség nyilvánvalóan az, hogy a termelési tevékenység célja egy vagy néhány, de az eredeti növényállományhoz képest mindenképp nagyon kevés növényfaj megtartása és termelékenységének növelése, a termelő igyekszik a rendszer összes forrását erre a célra összpontosítani (Odum, 1984). Ez a mezőgazdasági művelés alatt álló területek mesterségesen előidézett, nagymértékben leegyszerűsített közösségstruktúráját eredményezi (Potts és Vickerman, 1974, Swift és Anderson, 1993). Egy ilyen rendszer csak állandó emberi beavatkozással tartható fenn, szabályozása tipikusan kívülről történik (van Lenteren 1998, Swift és Anderson, 1993). A producens szint erősen redukált, gyakran nem őshonos fajokból áll, a növények életkora, minősége, génanyaga jóval egységesebb a természetes közösségekben tapasztalhatónál, az egységes, jóminőségű növények nagy sűrűségben vannak jelen, ez pedig számos növényevő szervezet számára optimális feltételeket biztosít (van Lenteren, 1987, Lenteren, 1998, Andow, 1983). A vetésforgó (ha alkalmazzák) nem hasonlít a természetes szukcesszióra, a táblaméret a termelési intenzitás fokozódásával növekszik, a hasonló növényeket termelő gazdaságok gyakran aggregációban helyezkednek el, ez pedig a lokális és regionális mozaikosságot egyaránt csökkenti (Huffaker, 1977, Andow, 1983). Az intenzív művelés alatt álló területeken élő hasznos illetve semleges szervezetek állandó zavarásnak vannak kitéve, melynek elemei a periodikus élelemhiány, az alternatív táplálék hiánya és a peszticidek és/vagy egyéb kémiai szerek alkalmazása (Landis et al., 2000, Altieri, 1995).

2.1.2. A fenntartható termelés és az integrált növényvédelem problémaköre

Az intenzív termelési rendszerek megjelenése eleinte a mezőgazdasági munkák leegyszerűsödésével, olcsón és “gondtalanul” előállítható, nagymennyiségű és “kitűnő” minőségű termékkel kecsegtetett. A hetvenes évek kezdete óta azonban az intenzív termelés problémái egyre szembetűnőbbek. A legnyilvánvalóbb veszélyek a kémiai szerek használatában rejlenek (emberi mérgezések, semleges/hasznos szervezetek pusztulása, a méreganyagok felhalmozódása a táplálékláncban, megjelenése a talajvízben, stb. (Andow, 1983, Lenteren, 1998)) de a nem annyira feltűnő, vagy nehezebben értelmezhető jelenségek (biodiverzitás csökkenése, szociális kérdések, túltermelés (Altiri és Anderson, 1986, Altieri, 1995, Hani et al. 1998)) nem kevésbé fontosak. Ezenkívül, egyes növényvédelmi problémák, mint például a növényvédő szerekkel szemben mutatott rezisztencia (Schulten, 1990)

vagy a másodlagos fontosságúnak ítélt kártevők hirtelen tömegszaporodásai (Andow, 1983) a rendszer termelékenységét is megkérdőjelezhetik.

A fenntarthatóság fogalma azt jelenti, hogy az adott mezőgazdasági rendszer a kívánt terméket képes megfelelő és állandó mennyiségben és minőségben biztosítani, a környezet degradációjának elkerülése mellett (Swift és Anderson, 1993). A termelést hosszú időn át stabil termésszint és ökológiailag elfogadható módszerek alkalmazása jellemzi, a diverzitás fokozása, tápanyagciklusok zárása, talajszerkezet és talajflóra figyelembe vétele, energiatakarékosság és a külső forrásokra támaszkodás minimalizálása mellett (Altierri, 1995). Egy ilyen szisztéma kialakítása nem lehetséges a helyi kultúrális és szociális viszonyok figyelembevétele nélkül (Perrin, 1977), mesterséges megteremtése (azaz inkább újrateremtése) számos tudományág együttes alkalmazását igényli. A fenntartható gazdálkodás összefüggő egészet alkotó gazdálkodási elemek rendszere, melyek alapvetően kultúrális és biológiai input elemekre támaszkodnak, és a kémiai anyagbevitelt csak mint a rendszer egészébe illő kiegészítő intézkedést alkalmazzák. A rendszer alapegysége a gazdaság, valamennyi tevékenységével együtt. A cél a nem megújuló források használatának minimalizálása, a talajerő, a biodiverzitás, a termés, a jövedelem, az ökológiai, szociális, állat-"jóléti" és természetvédelmi szempontok egyidejű figyelembevételével (Vereijken et al., 1986, El Titi et al., 1993)

A fenntartható gazdálkodás egyik fontos eleme az integrált növényvédelem. Az integrált növényvédelem (IPM="Integrated Pest Management" vagy korábban IPC="Integrated Pest Control", mely utóbbi csak a kémiai és biológiai módszerek kombinációját tűzte ki célul) fogalma már az 1950-es években megjelent (Stern et al., 1959), és az 1970-es évektől kezdve vált egyre népszerűbbé (Altierri, 1995). Definíció szerint az IPM olyan növényvédelmi stratégia, melynek célja az adott növényre jellemző károsító komplex kártételi szint alatt tartása, a növény tulajdonságainak, a környezeti tényezőknek és a különböző technológiáknak egymást kiegészíő felhasználásával, figyelembe véve a mindenkori szociális és gazdasági szempontokat (Dent, 1991). Az IPM alkalmazása a jelenlegi gyakorlatban sajnos nem feltétlenül fedi az összes, fent említett területet, tipikusan a károsító monitoringon alapuló korlátozott peszticid felhasználásra, ellenálló fajták alkalmazására támaszkodik, ezenkívül hajlamos a komplex szemlélet helyett egyes fajokra konentrálni (van Emden és Peakall, 1996). Ez a tendencia, amellett, hogy nagyon jelentős pozitív eredményekkel jár, a termelés alapvetően ipari jellegét és a termelésben résztvevők hozzáállását nem változtatta meg (Soule és Piper 1992). Az IPM eredeti értelemben való alkalmazása számos problémát vet fel. Az adott növényre jellemző károsító komplex károkozási szint alatt tartása minimális környezeti terhelés és megfelelő termésszint mellett addig nem realizálható, amíg a hektárra vetített termésmennyiségen és a makulátlan piaci minőségen kívül más értékelési szempontokat nem veszünk figyelembe (Vereijken 1990, Levins és Vendermeer, 1990).

Az IPM a jelenleginél sokkal átfogóbb tudományos hátteret és állandó figyelmet igényel mind a termelőtől, mind a szaktanácsadóktól (Piementel 1987),

és alapvető hozzáállási változásokat feltételez a vásárlónál, mint például a "kozmetikai kár" fogalmának megszűnése (van Lenteren, 1998). Problémákat okozhat, hogy szántóföldi körülmények között az agroökoszisztémák viselkedése gyakran megjósolhatatlan.

Amíg a mezőgazdasági termékekre az alacsony ár és a magas minőségi követelmények jellemzőek, nem hibáztathatjuk a termelőt, ha nagy mennyiségben, olcsón és makulátlan minőségben szeretne termelni, ugyanakkor a termelőre a nyomás nehezedik a fogyasztó részéről, aki "egészséges" terméket és környezetet követel (Theunissen, 1994, Kiss et al., 1997), illetve az állam részéről, mely törvényi úton igyekszik a kémiai szerek használatát radikálisan csökkenteni (Matteson, 1995). Egy ideális IPM rendszerben a gazdálkodónak az egész károsító közösséget kell egyidejűleg menedzselnie (nem koncentrálhat csak egy károsító elem eseti kezelésére), különben nem lesz képes összehangolni tevékenységét az összes ökológiai és gazdasági követelménnyel, ez pedig egy jelenleg szokatlan, holisztikus megközelítést igényel (El Titi et al., 1989, Hani et al., 1998, Prokopy et al., 1994).

2.1.3. Diverz rendszerek a mezőgazdaságban

A diverz mezőgazdasági rendszerek nagyobb stabilitása elméletileg arra vezethető vissza, hogy a rendszer többféle, limitált erőforrásra támaszkodva egy sok fajból álló, de egyedszámokat tekintve korlátozott közösséget tart fent (Piementel, 1961). Az általánosan elfogadott vélemény szerint a fokozott biodiverzitás az okszerű növényvédelemben kulcsfontosságú (van Emden és Williams 1973, Andow 1983, Bugg és Pickett, 1998). Ide kapcsolódik többek között a megőrző védekezés ("conservation biocontrol") fogalma is, mely a hangsúlyt a rendszerben már jelenlévő természetes ellenségek hatékonyságának megtartásásra illetve fokozására fekteti, és a biodiverzitás fokozásásban ennek legfontosabb eszközét látja (Nordlund, 1996, Landis et al., 2000). Altieri (1995) és Landis et al. (2000) viszont rámutat, hogy a diverzitás önmagában nem jelent feltétlenül előnyt, a vizsgálatok fő céljaként pedig a diverzitás funkcionális elemeinek azonosítását, illetve a rendszer egyes összetevőinek diverzitás specifikus válaszát jelölik meg. Kareiva (1983) is arra figyelmeztet, hogy a diverzitás megfelelő ismeretek nélkül alkalmazva akár destabilizáló hatású is lehet. Természetes vagy mezőgazdasági rendszerek stabilitását tesztelni rendkívül nehéz, általában a stabilitást megbolygató tényezőt jóval könnyebb azonosítani, mint az azt fenntartó mechanizmusokat. A rendszerek leírásához szükséges információ túlnyomó része egyszerűen hiányzik (Guiterrez et al. 1990, Pimm, 1993, Schulze és Mooney, 1993). Figyelmet érdemel az is, hogy a növényvédelem alapcélja nem egy stabil rendszer kialakítása, hanem egy ilyen rendszer funkcióinak felhasználása a kártevők népességének kártételi küszöb alatt tartásában, egy alapvetően instabil rendszerben. Az egyes trofikus szinteken zajló eseményeket viszont nem érthetjük meg és nem befolyásolhatjuk negatív hatások nélkül, amíg nem elemeztük részletesen a szintek közötti összefüggéseket (Price et al., 1980).

A mezőgazdasági terület jellegét alapvetően a kultúrnövény határozza meg. Ebből a szempontból különbséget kell tennünk az egyéves, illetve évelő kultúrák között. Az intenzív egyéves kultúrák problémája legjobban a "korai stádiumú szekunder szukcesszió" fogalmán keresztül értelmezhető, azaz a termőréteg adott, a (magasabbrendű) növényi elemeket a termelő biztosítja, de a többi, fejlettebb állati, illetve növényi szervezetnek a területet kolonizálnia kell (Price et al., 1980, van Emden és Peakall, 1996). Az egyéves kultúrák jellegét tehát az egyes fajok kolonizásciós képessége fogja alapvetően meghatározni, tipikusnak tekinthetőek a kitűnő terjedési képességű, illetve gyors szaporodásra képes fajok (Landis és Marino, 1999). A többéves kultúrák, a műveléssel összefüggő zavaró hatások figyelembe vételével együtt is, stabilabbnak tekinthetők (Trenbath, 1993, Landis et al., 2000). Ezekben a rendszerekben a területen már jelenlévő fajok interakciói fontosabbak lehetnek, mint a kolonizációs folyamatok. A továbbiakban jelen munka az egyéves kultúrákra koncentrál.

A biodiverzitás növelésére számos helyszín kínálkozik egy "átlagos" mezőgazdasági területen. Adott növénykultúra tábláját rendszerint füves vagy bokros táblaszegély veszi körül, de gyakori elem az árok, erdőfolt, fasor, út és annak szegélye, vagy a sövény is (Petit és Usher, 1998, a részletes definíciókat lásd Greaves és Marshall, 1987, illetve Sotherton, 1985). A nyugat-európai gyakorlatban előfordul még a vegyszermentes táblaszél zóna ("conservation headland") kialakítása is, mely a kultúrnövény állományának a táblaszegéllyel határos, kémiai kezelésben nem részesülő néhány méteres sávját jelenti (Sotherton et al., 1989), illetve a bevetetlen élőhely ("unsown wildlife stip"), melyen elvégzik a talajművelést de a továbbiakban nem képezi részét a kultúrnövény táblájának (Hawthorne és Hassal, 1995).

Megkülönböztethetünk táblán belüli diverzitást fokozó módszereket, mint pl. köztestermesztés (részletesebben a következő pontban), bogármenedékek ("beetle bank"), illetve szigetszerű élőhelyek ("island habitats") (Thomas et al., 1991, 1992b), telelősávok (Wratten et al., 1991) gyom- illetve virágzó sávok (Lys és Nentwig, 1994), és táblán kívüli diverzitás-növelő intézkedésket, mint például az előző bekezdésben felsorolt struktúrák kezelése és védelme, vagy virágzó táblaszegélyek kialakítása (van Emden 1965, Harwood et al., 1992). Míg a táblán belüli intézkedések alapvetően a populációk kolonizációs folyamatait és a kultúrnövény szempontjából betöltött funkcióit befolyásolják, a táblán kívüli intézkedések a populációk fennmaradását, áttelelési esélyeit határozzák meg, Landis et al. (2000) megfogalmazásában "nem elég a kémiai szerek korlátozása, ha nincs olyan élőhely, ami a fajokat pótolja". Természetesen mindenkor figyelembe kell venni, hogy a táblán kívüli növényzet a károsítók számára ugyanúgy kedvező feltételeket teremthet, mint a hasznos élő szervezetek számára (Landis és Marino, 1999).

Kísérleteim a táblán belüli diverzitás fokozással kapcsolatosak, ezen belül pedig a köztestermesztés és a polifág ragadozók kapcsolatával foglalkoznak.

Polikultúrák

A táblán belüli diverzifikáció egyik módszere a polikultúrák alkalmazása, ami adott táblán belül kettő vagy több növényfaj szándékosan előidézett együttes jelenlétét jelenti. A polikultúrákkal kapcsolatos terminológia Andrews és Kassam (1976) és Vandermeer (1990) alapján az alábbiakban foglalható össze: polikultúra ("policulture, multiple cropping") az a termelési rendszer, ahol két vagy több növényt egy éven belül ugyanazon a területen termesztenek; ennek változatai a

- másodvetés ("sequential cropping"): az előző módszer időbeli változata, a gazdálkodó adott időpontban csak egy növénnyel foglalkozik
- köztestermesztés ("intercropping"): a polikultúra térbeli változata, különböző növények egy időben és ugyanazon a területen találhatóak

Kísérleti szempontból általában különbséget tesznek "főnövény" és "másodnövény" között. A főnövény az a növényfaj, melynek kártevő-természetes ellenség rendszere, termése, stb. a kísérlet témája, másodnövény pedig az a hozzáadott növényfaj, amely a biodiverzitás fokozását biztosítja. (Ez természetesen egy alapvetően hibás szemléletet tükröz, hiszen ökológiai szempontból a növények fontossága között nincsen különbség, gazdasági szempontból pedig lehetőleg két olyan növényt kell(ene) választani, melyek a termelő számára valamilyen, még ha nem is egyforma, hasznot hoznak). A köztestermesztésen belül a következő, általában térbeli elrendezésre utaló változatokat különböztethetjük meg:

- szórvavetéses kultúra ("mixed cropping"): az egyes növényfajok keverten helyezkednek el, sorok nincsenek
- soros köztestermesztés ("row intercropping"): az egyes fajok külön sorokban helyezkednek el
- sávos termesztés ("strip intercropping"): az egyes fajok olyan szélességű sávokban helyezkedek el, hogy az elrendezés megengedi a független művelést de nem akadályozza meg a növényfajok kölcsönhatását
- alávetés („undersowing"): a főnövény sorai a másodnövény már jelenlévő (gyakran szórvavetett) állományába kerülnek
- késleltetett termesztés ("relay intercropping"): a köztestermesztés időben eltolt változata, mikor a fajok csak a szezon egy részében vannak együtt jelen a területen

Egyéb, gyakrabban használt elnevezések még az élő mulcs ("living mulch"), illetve a fedőnövény ("covercropping") (Andow, 1991), bár ez utóbbit abban az esetben is használják, mikor az őszi és a tavaszi kultúra között a területet bevetik, és ezt az áttelelő vagy kifagyó fedőnövényzetet tavasszal beszántják. A köztestermesztés egyik változata a gyomoskultúra ("weedy culture"), mely nem másik kultúrnövényt, hanem valamilyen gyomfajt használ fel másodnövényként.

A magyar gyakorlattól eltérően a nyugat-európai irodalom “monokultúra” alatt általában a polikultúra ellentétét érti, azaz monokultúra az a termelési rendszer, ahol egy szezonban egy területen csak egy növényfaj található meg. A dolgozatban a monokultúra kifejezést hasonló értelemben használom, illetve helyenként a “térbeli monokultúra” kifejezést alkalmazom, megkülönböztetve ezzel az egynövényes rendszert az éveken át ugyanazt a növény egy területen termesztő “klasszikus”, időbeli monokultúra értelmezéstől.

A köztestermesztés a “fejlődő” országokban sokkal elterjedtebb, mint a nyugati világban (Altieri 1995, van Lenteren, 1998, Vandermeer, 1990). Nyugat-Afrika országaiban a növénytermelés 80%-a ma is köztestermesztésben realizálódik, de a módszer Afrika egyéb területein, illetve Latin-Amerikában és Ázsiában is elterjedt (Altieri, 1995). A módszert a nagyobb területen termesztett növények közül legtöbbször a tehénborsó, kukorica, rizs, bab, kasszava, gyapot termelésében hasznosítják (Andow, 1983). A trópusokon általában legalább 2-3, de inkább több, mint tízféle növényt termesztenek egy területen, mivel itt a cél a kockázat csökkentése, a korlátozott források maximális kihasználása és az optimális munkaerőkihasználás, kisméretű termelési egységek mellett (Perrin, 1977, Swift és Anderson, 1993, Smith és McSorley, 2000). A művelési mód az intenzív termelés térhódításával szinte eltűnt, pedig az Egyesült Államokban a szója-kukorica köztesrendszerek, Európában pedig a vegyes gabonakultúrák és zöldségkultúrák a múlt század elején még általánosan elterjedtek voltak (Andow, 1983).

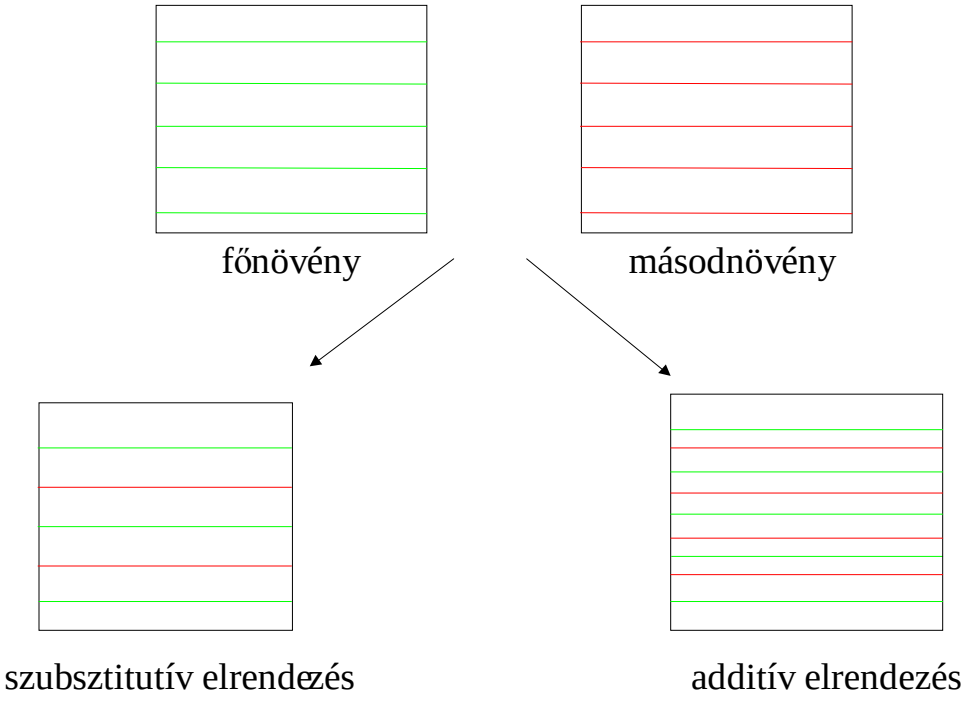
A köztestermesztés a legtöbb szerző szerint számos előnnyel jár. A trópusokon gyakran előfordul, hogy valamilyen növényt önmagában termesztve, kémiai védekezés hiányában gyakorlatilag semmilyen termés nem realizálható a kártevők miatt, míg a köztestermesztés elfogadható természinteket biztosít, ilyen rendszer például a tehénborsó és a köles vegyeskultúrája (Trenbath, 1993). A nyugat-európai irodalom a fő hangsúlyt a növényvédelmi hatásokra helyezi (pl. Feeny, 1976, Altieri et al., 1977, Perrin, 1977, Risch, 1979, 1983, Risch et al., 1983) de Altieri (1995) kiemeli a rendszer kitűnő input/output arányát, és gyakran találhatók utalások a köztestermesztés eróziógátló és tápanyag kimosódást megakadályozó szerepére is (Häni et al, 1998, Theunissen, 1994).

A köztestermesztés termelékenységét európai körülmények között a legtöbb kutatás „elfelejti” ellenőrizni (ellenpélda lehet Ryan et al. (1980) részletes vizsgálata), a vizsgálatok általában a fokozott biodiverzitás hatásmechanizmusára koncentrálnak (Andow, 1991, Trenbath, 1993). Az alapkutatásban a növénypárosításokat meglehetősen ad-hoc jelleggel hozzák létre, az egyik leggyakrabban használt másodnövény típusra, a különböző herefélékére például azért esett a választás, mert a Fabaceae családba tartozó növényektől a nitrogénmegkötés pozitív hatásait várták, nem számoltak azonban a növények versenyképességével. Az eddigi kísérletek azt sugallják, hogy bár a köztestermesztésben a főnövény termése a kompetíció miatt valamelyest csökken, a javuló minőség kompenzálhat a termésveszteségért (Theunissen, 1994, Theunissen et al., 1995, McKinlay et al., 1995).

2.1.4. A köztestermesztéses rendszerek pozitív növényvédelmi hatásának feltételezett mechanizmusai

A polikultúrák növényvédelmi hatásairól beszámoló munkák túlnyomó többsége a rovartani vonatkozásokat tárgyalja. Általánosságban a köztestermesztésben alacsonyabb egyedszámban, bár gyakran nagyobb fajszámban találunk kártevőket (a növényevő fajkomplexen belül a generalisták aránya általában nagyobb), a természetes ellenségek fajszáma és/vagy egyedszáma pedig rendszerint magasabb, mint a monokultúrákban (Theunissen, 1994, Trenbath 1993). A vizsgált rovarkártevők nagyjából 50%-a kisebb populációt mutat a közteskultúrákban, 20% esetében nagyobb populációméretet figyeltek meg, a többi esetben pedig vátozó reakciót mértek, illetve semmilyen mérhető hatást nem mutattak ki (Andow, 1991). A polikultúrák pozitív hatásainak leírására született meg a járulékos rezisztencia („associational resistance”) fogalma (Tahvanainen és Root, 1972), amely szerint a polikultúrákban alacsonyabb növényevő nyomás tapasztalható, ami a genetikailag vagy taxonómiailag diverz növényállományban a természetes ellenségek, a forráskoncentráció és mikroklíma (lásd később), vagy mindkettő miatt tapasztalható.

A mechanizmusok vizsgálatának alapvető technikai problémája, hogy milyen térbeli elrendezésű köztesrendszert használunk. Andow (1991) két alapvető elrendezést különböztet meg (1. ábra).

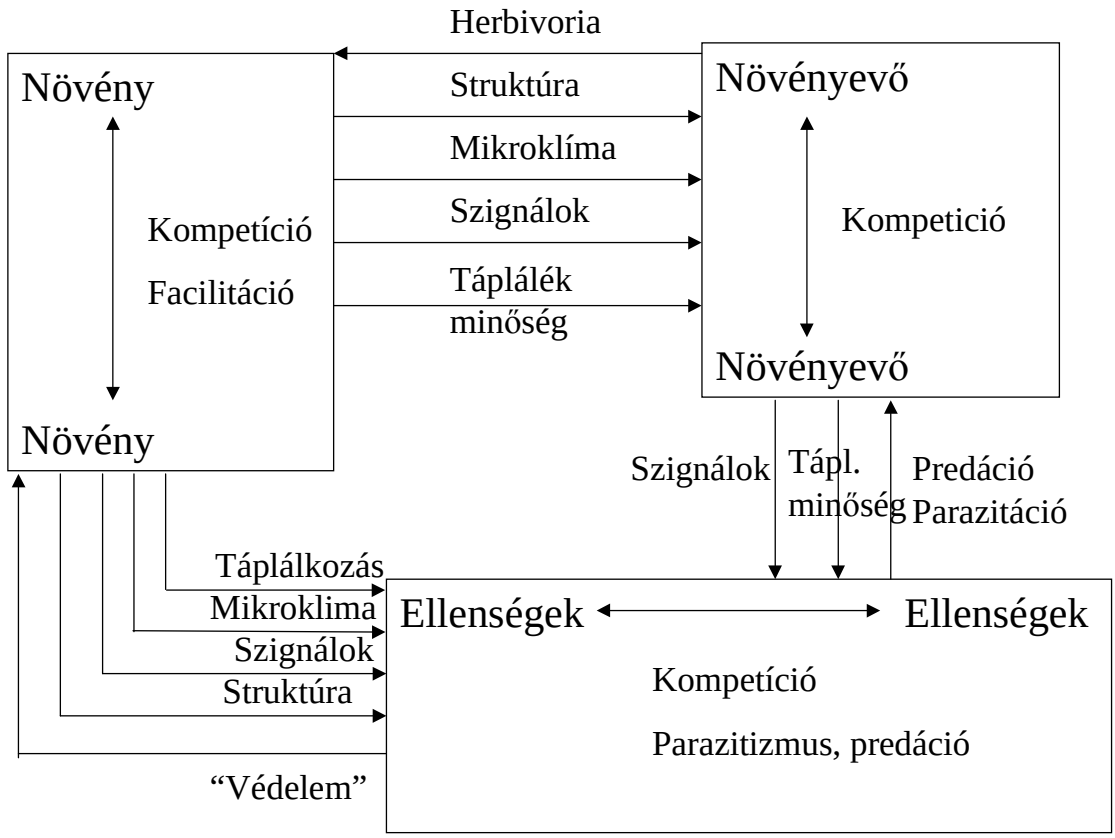


1. ábra: Additív és szubsztitutív elrendezésű köztestermesztés rendszerek

A szubsztitutív rendszerben a főnövény egyes sorait a másodnövény soraival helyettesítik (a kutatásokat gyakorlatilag mindig soros elrendezésű rendszerekben végzik), a főnövény egyedsűrűsége tehát csökken. Az additív rendszerben a főnövény sorai közé kerülnek a másodnövény sorai, a főnövény egyedsűrűsége nem változik, viszont az erősen megnövekvő totális növénysűrűség miatt komoly kompetíciós kölcsönhatások léphetnek fel. Kutatási szempontból mégis az additív rendszert ajánlják, mert ebben a főnövény által lehetségesen kibocsájtott különböző szignálok mennyisége a monokultúrában és a közteskultúrában elméletileg ugyanaz. A gyakorlat ezzel szemben a szubsztitutív rendszert alkalmazza, mert ennek termelékenysége magasabb.

A köztestermesztésben működő hatásmechanizmusok definiálása, illetve az egyes mechanizmusok kölcsönhatásainak meghatározása nem kevésbé komplikált feladat, mint az alapprobléma, a biodiverzitás és a stabilitás közti kapcsolatok tisztázása. A hatások mindig függenek a növénytől, a kártevő komplexumtól és az ellenség komplexumtól (Theunissen, 1994).

Mezőgazdasági rendszerekben a növényevőket vagy a növények szintjéről (“bottom up”=”alulról felfelé”), vagy az ellenségek (“top down” = “felülről lefelé”) szintjéről befolyásolhatom (Landis et al., 2000). Az általános felfogás szerint az egyéves kultúrákban a növények szabályozó szerepe valószínűleg fontosabb, mint a természetes ellenségeké (Price et al., 1980). A kölcsönhatások közül a legtöbb figyelmet az eddigiekben a növény-növény és növény-növényevő kapcsolatoknak, illetve a növényevő-természetes ellenség kölcsönhatásoknak szentelték, a természtes ellenség-növény interakciók vizsgálata viszonylag ritkábban fordul elő (Barbosa és Benrey, 1998). A lehetséges kapcsolatok (nagymértékben leegyszerűsített) rendszerét a 2. ábra szemlélteti.



2. ábra: Növények, növényevők és természetes ellenségek egyszerűsített kapcsolatrendszere

Az alábbiakban az egyes trofikus szinteken működő hatásmechanizmusokat elemzem, de nyilvánvaló módon számos mechanizmus egyszerre több szinten és többféle módon is hathat.

Hatások elemzése a növényzet szintjén

A vizsgálódást a producensek szintjén kezdve először is megállapítható, hogy a köztestermesztéses rendszerek egyik alapvető vonása a növényfajok közti kompetíció (Vandermeer, 1981, Andow, 1991, Trenbath, 1993). Egy ideális növénykombinációban a rendszer úgy viselkedne, mint egy "optimális növény", mely a rendelkezésére álló forrásokat (fény, víz, tápanyagforrások) tökéletesen kihasználja (Vandermeer, 1990). Ehelyett Liebman (1989) összefoglalása alapján a növények között gyenge versenyt, erős versenyt és facilitációt figyelhetünk meg. A rendszer produktivitása fokozódhat, ha a növénykombinóció a rendelkezésre álló forrásokat jobban kihasználja, mint az egyes növényfajok külön-külön termesztve, ez akkor lehetséges, ha a fajok eltérő időben vagy eltérő helyen (különböző gyökérszerkezet) hasznosítják ugyanazt a forrást (Nelliat et al., 1974), ugyanarra a szükségletre más forrást használnak fel (pl. hüvelyesek és egyéb növények

nitrogén-nyerési folyamatai), vagy más forrás limitálja produktivitásukat (Vandermeer, 1990). Időben vagy térbeli mozaikosság viszonylatában szélsőségesen változatos (durva szemcsézettségű) környezetben a verseny odáig fokozódhat, hogy az egyik komponens nem, vagy alig hoz termést. A köztestermsztésben a túl erős másodnövény a főnövény elnyomásával gazdasági kárt okozhat, a nem versenyképes másodnövény pedig utat engedhet a gyomoknak, melyek szabályozása ebben a rendszerben igen komplikált (Theunissen, 1994).

A növények közötti kölcsönhatások nem csak magukat a növényeket befolyásolják, hanem alapvetően megváltoztathatják azokat a szignálokat, melyek a növényevők illetve a természetes ellenségek viselkedését megszabják. A növények közötti kompetíció például megváltoztathatja a növényevők kolonizációját irányító kémiai jelzéseket (pozitív hatás), a kisebb növényméret kisebb célpont lehet a passzív úton terjedőknek, kevesebb növényevő betelepülését eredményezve (pozitív hatás), a betelepülő növényevők tápláléka gyengébb minőségű, tehát a növényevők fejlődése lassabb (pozitív hatás), a lassabb fejlődésű növényevőket a természetes ellenségek könnyebben gyérítik (pozitív hatás) viszont a gyengébb növény kártevők elleni védekező rendszere is meggyengülhet (negatív hatás), a növényevő nagyobb mértékű fogyasztással kompenzálhat a rossz minőségű táplálékért (negatív hatás), egyes vírusvektorok fokozott aktivitása fokozottabb vírusátvitelt eredményezhet (negatív hatás), illetve a növény természetes ellenségeket vonzó szignáljai is megváltozhatnak (negatív hatás). (Price et al., 1980, Vandermeer, 1990 és Trenbath, 1993 után, módosításokkal).

Hatások elemzése a növényevők szintjén

Az előző pontban már történtek utalások a növényevők válaszaira köztestermesztéses rendszerekben, de érdemes a herbivorokkal külön is foglalkozni, mert számos hatásmechanizmus-elmélet kimondottan az ő reakcióikra épül. Ebben a pontban a “bottom-up” hatásokkal foglalkozom, az ellenségek szerepét a következő pont tárgyalja.

Mint arra az előzőekben már utaltam, az egyéves kultúrákban a növényevők kolonizációs folyamatai alapvető fontosságúak (Southwood és Way 1970). A kolonizáció első lépésében a nagyobb távolságra ható növényi szignálok a meghatározóak. Ezen belül a vizuális jelzések szerepe jobban dokumentált (Stanton, 1983). A tripszek (Theunissen, 1994) illetve levéltetvek (Tukahirwa és Coaker, 1982, Smith, 1976) a monokultúrákban jellemző növénymentes, “földszínű” háttér előtt zöld színe miatt könnyebben megkülönböztetik a főnövényt, mint egy szintén zöld árnyalatú növényi háttér előtt. Az olfaktorikus ingerek megzavarásásra példa a paradicsom, mint másodnövény hatása a *Phyllotreta cruciferae* (Tahvanainen és Root, 1972) illetve a *Leptinotarsa decemlineata* (Thiery és Visser, 1986) tápnövénykeresési hatékonyságára, de a megközelítést gyakran kritizálják (pl. Andow, 1991, Finch és Collier, 2000), nem kellően tisztázott idegélettani és viselkedéstani hatásmechanizmusa miatt. A repellens illatnyagok szerepe hasonlóan tisztázatlan, de Kahn et al. (1997)

vizsgálatai a károsító hernyók alacsonyabb számát a kukorica-molasses fű (*Melinis minutiflora*) rendszerben többek között a molasses fű taszító hatású illatanyagaira vezetik vissza. Szintén vitatott, hogy a másodnövény képes-e megváltoztatni a főnövény által kibocsájtott olfaktorikus jelzéseket, azáltal, hogy a főnövény gyökérrendszerén keresztül felveszi a másodnövény kémiai anyagait (Finch és Collier, 2000). Az orientáció megzavarásának témakörébe tartozik még a "csalogatónövények" kérdése. A csalogatónövény a főnövénytől valamilyen olfaktorikus vagy vizuális inger segítségével magához vonzza a kártevőt, melyet utána kevesebb kockázattal kezelhetünk a kevésbé fontos növényen (Hokkanen, 1991, Altieri, 1994). Az elmélet gyakorlati megvalósítása ott ütközhet problémákba, hogy a másodnövénynek elég erős ingert kell képviselnie, hogy eltérítse a kártevőt (lokális hatás), de nem szabad több kártevőt a rendszerbe vonzania (regionális hatás) (Vandermeer, 1990). Külön ki kell térni még az önálló terjedésre csak korlátozottan képes "plankton" kártevőkre (általában levéltetvek és tripszek, bár mindkét csoport vizuális orinetációja ismert), ezek egy táplálékot nem adó másodnövényre kerülve, megfelelő önálló mozgásképesség hiányában, elpusztulhatnak. Az elméletet "légypapír-elmélet" néven írták le (Trenbath, 1993).

Az orientációs elméletek fontos vonása, hogy nem magyarázzák egyformán a specialista és generalista növényevők reakcióit, a specialisták valószínűleg sokkal érzékenyebbek a növényspecifikus ingerek összezavarására. A generalisták esetében egyébként is kellő körültekintéssel kell megválasztani a másodnövényt, hogy ne biztosítsunk alternatív táplálékot a kártevők számára (kivéve a csalogatónövények esetét) (Altieri és Letorneau, 1982, Vandermeer, 1990, Smith és McSorley, 2000).

A tápnövényhez érkező, illetve azon leszálló növényevőnek további ingerekre van szüksége, mielőtt tojásrakásba/táplálkozásba kezd. Több kutató az ilyen, arresztáns hatású ingerek szerepét fontosabbnak tartja, mint az orientációs ingerekét (Finch és Collier, 2000). A táplálék minősége a következő szint, ahol a másodnövény hatása érvényesülhet. A növények a növényevők fitnessét mérgekkel, emésztésgátlókkal és a nem ideális tápanyagszinteken, illetve táplálék:víz arányon keresztül befolyásolhatják (Price et al., 1980). A köztestermesztéses rendszer ezek közül a tápanyagszinteket illetve a növények vízháztartását képes a növények közti versenyen keresztül módosítani.

A fentieket összefoglaló elmélet a forráskoncentrációs elmélet ("resource concentration hypothesis", (Root, 1973)), illetve ennek variánsa, a tápnövény-folytonosság elmélet ("disruptive crop hypothesis", (Bach, 1980)). A forráskoncentrációs elmélet szerint a másodnövény okozta vizuális és kémiai interferencia miatt a növényevő a köztestermesztéses rendszerben a tápnövényt nehezebben fedezi fel, gyorsabban hagyja el (ezen belül is a növényt hamarabb hagyja el, és egyenesebb vonalban és/vagy messzebb repül (Risch, 1981)) és a következő tápnövényt nehezebben találja meg (Andow, 1991). A tápnövény-folytonossági elmélet értelmében a másodnövény a növényevőt (meg)akadályozza abban, hogy a táplálékát megtalálja, illetve a növényevő tápnövényen mutatott normális viselkedéséhez képest változásokat okoz (Bach, 1980). Mindkét elmélet

magában foglalja a növény feltűnőségét ("plant apparency"), az elmélet szerint a diverz kultúrákban a növényevő tápnövénye nem annyira "szembetűnő" mint monokultúrákban (Feeny, 1976). Ennek jelentősége abban rejlik, hogy a legtöbb egyéves kultúrnövény herbivorok elleni eredeti evolúciós "taktikája" inkább a kevésbé energia- és anyagigényes "rejtőzködés" a többi növény közt, mint a méreganyagok, emésztésgátlók, repellens kemikáliák, stb. termelése (Price et al., 1980, Feeny, 1976).

Mind a forráskoncentrációs, mind a tápnövényfolytonossági elméletet főleg a monofág vagy oligofág (specialista) növényevőkre vonatkoztatják (Andow, 1991, van Emden és Peakall, 1996). Generalisták esetében a nem növényspecifikus tényezők hatása fontosabbnak tűnik, ilyen lehet például a másodnövény által képviselt fizikai akadályok szerepe (pl. bagolylepke hernyók vándorlásának és az új tápnövény megtalálásának esetében (Theunissen, 1994), vagy a mikroklíma. Ez utóbbinak természetesen az összes növényevőre alapvető hatása van, jelentősége mégis kevéssé kutatott. A fizikai akadályok szerepe összetett, mert a növényevőket ugyanúgy késztethetik fokozottabb emigrációra, mint hosszabb tartózkodásra a kultúrán belül, a mozgás akadályozása miatt. A köztestermesztés hatásait a növényevők szintjén a 3. ábra foglalja össze.

Hatások elemzése a természetes ellenségek szintjén

A köztestermesztés pozitív hatásait gyakran magyarázzák a természetes ellenségek szerepével (Shelton és Edwards, 1983). Az elmélet szintén Root (1973) nevéhez fűződik. Eredeti formájában az elmélet a természetes ellenségek nagyobb hatékonyságát jósolja diverz rendszerekben (Root, 1973), azaz 1) a természetes ellenségek nagyobb hatásfokkal pusztítják a kártevőket és ez 2) a kártevők populációjának szignifikáns csökkenését eredményezi (Russel, 1989). (Russel logikáját továbbvive viszont azt is mondhatjuk, hogy a diverz rendszer természetes ellenség-komplexének hatásfoka jobb, ha 1) számszerűen több természetes ellenség van a rendszerben, melyek ugyanolyan hatásfokú tevékenységet mutatnak vagy 2) ugyanannyi természetes ellenség van jelen, de jobb hatásfokkal pusztítja a kártevőket, mint a monokultúrában és 1) illetve 2) a növényevők populációját szignifikánsan csökkenti). A természetes ellenségek elmélete az alábbi pozitív hatásokat sorolja fel:

A természetes ellenségek számára előnyöket nyújtanak a diverz rendszerek a leegyszerűsített rendszerekhez képest, mert

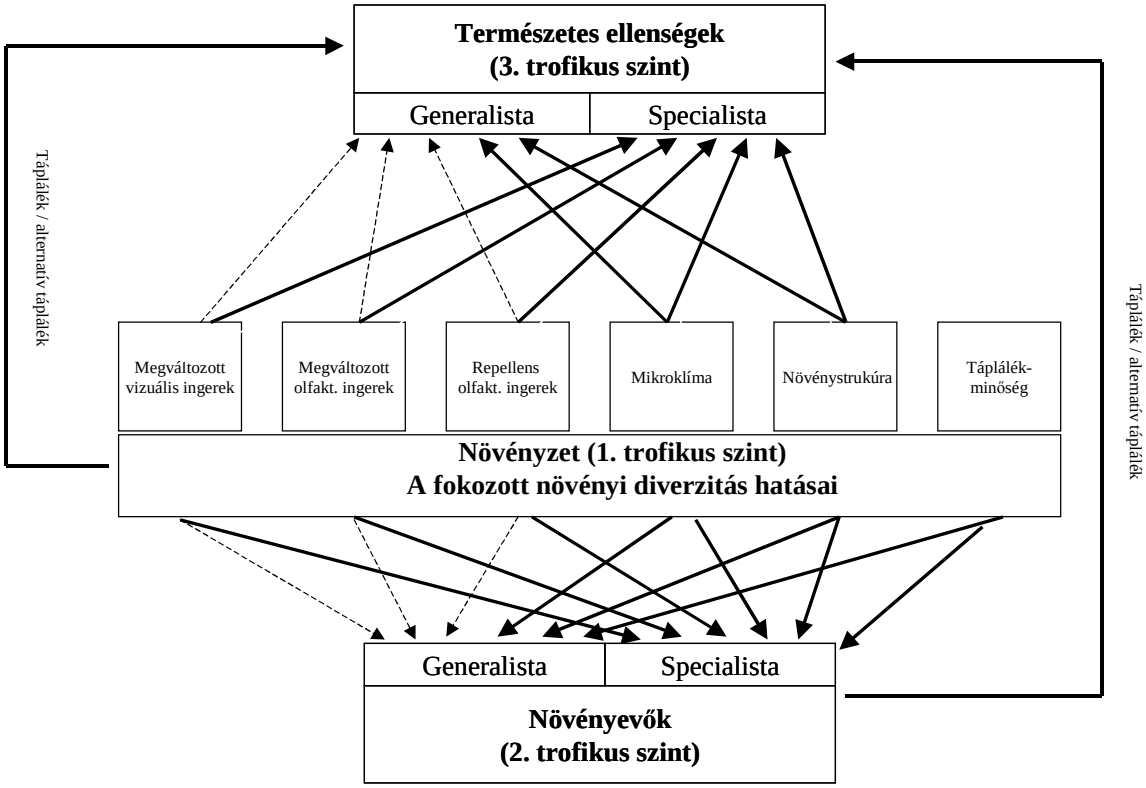
- több zsákmány/gazda fajt biztosítanak (alternatív zsákmány/gazda)
- a zsákmány/gazdaszervezetek populációi stabilabbak, kihalásuk valószínűtlenebb, ez az ellenségek populációit is stabilizálja
- a zsákmány/gazdaszervezetek hozzáférhetősége (időben és/vagy térben, a klimatikus tényezők miatt) jobb
- a lehetséges pollen és nektárforrások jelenléte fontos alternatív táplálékforrást biztosíthat (pl. parazitoidoknak és Syrphidae fajoknak)

(Root, 1973, Russel, 1989, Andow, 1991, Barbosa és Benrey, 1998)

A fenti érveket figyelmesen megvizsgálva arra a következtetésre jutunk, hogy ezek szerint a diverz növényzet tulajdonképp a generalista ellenségek számára kedvező, hiszen a specialisták nem sok hasznát veszik az alternatív zsákmány/gazdafajok nyújtotta előnyöknek (Sheenan, 1986). Ráadásul, a forráskoncentrácis elmélet logikáját az ellenségekre is alkalmazva, a specialisták tájékozódása valószínűleg sokkal jobban függ az adott zsákmány/gazdaszervezetre, illetve annak gazdanövényére jellemző orientációs jelzésektől, mint a generalistáké (Trenbath, 1993). A természetes ellenségekre a növényzet alapvetően ugyanazokon a szinteken hathat, mint a növényevőkre, azaz befolyásolhatja az orientációs magatartást nagyobb, illetve kisebb távolságokra, a táplálékkeresési magatartást az adott növényen, a táplálékminőséget a zsákmányul szolgáló növényevőn keresztül és a mikroklímát (Andow és Risch, 1985, Russel, 1989, Price et al., 1980, Sheenan, 1986, Barbosa és Benrey, 1998). Közismert példa a specialista ellenségek tájékozódásának megzavarására Monteith (1960) erdészeti kultúrákban végzett vizsgálata, ahol a *Pristihora erichsonii* kártevő parazitáltsága sokkal nagyobb volt egyfajú fenyőállományokban, mint vegyes állományokban. Kimondottan a köztestermesztés hatásait elemző kísérleteiben Wetzler és Risch (1984) kimutatta, hogy a levéltetvekkel és kukoricapollennel táplálkozó *Coleomegilla maculata* (Coccinellidae) a monokultúrában gyorsabban terjedt, mert a köztestermesztésben a faj által kedvelt kukorica növényeket a másodnövények elszigetelték egymástól. (Egy másik vizsgálatban viszont a káposzta alá vetett fehérhere a specialistának tekinthető *Trybliographa rapae* parazitoid darázs hatékonyságát nem befolyásolta, a generalistábbnak számító *Aleochara bilineata* holyvafajét viszont igen (Langer, 1996)). Ez a helyzet azért viszonylag paradox, mert ugyanakkor számos kutató a specialista ellenségek szerepét emeli ki. A generalista ragadozókat általában úgy tartják számon, hogy inkább mint csoport fontosak a kártevők elleni védekezésben (Symondson et al., 2002). A specialistákhoz (főleg a parazitoidokhoz) képest a generalisták numerikus válasza a zsákmánypopuláció ingadozásaira késleltetett, ha egyáltalán tapasztalható (Sabelis, 1992, Murdoch et al., 1985). Egy zsákmányszervezetre a ragadozók esetében (specializáltságtól függetlenül) sokkal kevesebb utód jut, mint a parazitoidoknál, ahol elméletileg szinte minden megtámadott gazdaszervezet (természetesen egy sor egyéb tényezőtől függően) utód(ok)at eredményez (Vet és Dicke, 1992). A generalisták funkcionális válaszreakció-görbéje hamar telítődési szintet ér el, és ezt a funkcionális választ az alternatív táplálék jelenléte jelentősen befolyásolhatja (Sabelis, 1992). A fajok specialista, illetve generalista kategóriákba való besorolása egyébként is problémákat vethet fel. A generalisták a természetben gyakran “funkcionális specialistákká” válnak a rendelkezésre álló zsákmányszervezetek számának és jellegének függvényében, tanulási folyamataik (melyekre vonatkozóan rendkívül kevés ismeret áll rendelkezésünkre) és a táplálékváltás (“switching”) fontos szerepet játszhatnak reakcióikban (Russel, 1989). Annyi mindenesetre biztos, hogy az ellenségek konkrét szerepét megítélni szántóföldön rendkívül nehéz, mert a nagyszámú természetes ellenség jelenléte nem feltétlenül garantálja a pozitív növényvédelmi hatást (Sheenan, 1986, Landis et al., 2000, Trenbath, 1983).

Ezenkívül egy, a természetes ellenségek számát látványosan növelő másodnövény nem feltétlenül biztosít megnövekedett ellenség populációkat a főnövényen, azaz egyaránt jelentheti az ellenségek forrását (“source”) vagy elvonásást (“sink”) (Corbett és Plant, 1993). A témát külön bonyolítja, hogy ha adott növénykombináció nagyszámú természetes ellenséget vonz az adott területre, és ezeket sikeresen ott is tartja, akkor az egyéves kultúra aratásakor ezek az ellenségek jó eséllyel meg fognak semmisülni. Köztestermesztés vonatkozásában dokumentáltak például eseteket, mikor a másodnövény aratásakor a polifág növényevők átvonultak a főnövényre, az ellenség komplex viszont erre nem volt képes (Bhatnagar és Davies, 1981). A köztestermsztés természetes ellenségekre gyakorolt feltételezett hatásait a 3. ábra szemlélteti.

Összegzésképp elmondható, hogy a növényzet és a természetes ellenségek viszonyára vonatkozó ismereteink hézagosak, különösen a diverz rendszerek vonatkozásában. Jelen dolgozat erre a kapcsolatra koncentrál.



3. ábra: A köztestermesztés feltételezett hatásai a növényevőkre és a természetes ellenségekre. Az ábra a 2. ábra részletesebb változata. A vastag nyilak a fontosabbnak feltételezett hatásokat szemléltetik, a szaggatott nyilak a kevésbé fontosnak ítélt hatásokat jelölik. További magyarázat a szövegben.

Hatások elemzése - összefoglalás

Hosszú ideje tart a vita arról, hogy van-e valamilyen összefoglaló, általános érvényű elmélet, mely a köztestermesztés pozitív hatásait kielégítően megmagyarázza, illetve megjósolja. A kísérleti eredmények rendszerint nem konzisztensek, mert függenek az évjárattól, növénykombinációtól, területtől, de főleg az abiotikus környezet kiszámíthatatlan hatásaitól (Gold et al., 1990). A két alapelméletet (forráskoncentráció és természetes ellenségek) szinte mindig egymástól függetlenül tesztelik, mindkét elmélet számos kutató támogatottságát élvezi. Több kutató kihangsúlyozza, hogy a két elmélet nem zárja ki egymást, és valószínűleg együttesen hatnak a köztestermesztésben (Trenbath, 1993, Andow, 1991). Mások a növényevők mozgásmintáinak szerepét, azaz a forráskoncentrációt helyezik előtérbe (Risch et al., 1983). Alapértelmezésben a két elmélet a specialista növényevők és a generalista természetes ellenségek viselkedésének megváltozását jósolja, és nem ad kielégítő információt a generalista növényevők illetve specialista ellenségek esetében. A kutatók egy része meg van róla győződve, hogy általános érvényű elméletet a rendszer komplexitása miatt nem lehet felállítani (Russel, 1989, Sheenan, 1986).

2.2. Futóbogarak a mezőgazdaságban

2.2.1. Futóbogarak vizsgálatának általános metodikája

A futóbogarakkal kapcsolatos szabadföldi kísérletek legáltalánosabban alkalmazott módszere a mai napig a Barber-féle talajcsapdák használata, annak minden előnyével és hátrányával együtt. A talajcsapdázást számos kutató értékelte, a legismertebb összefoglalók Luff, 1975, Adis, 1979, Spence és Niemela, 1994, Sunderland et al., 1995 publikációiban találhatóak. A talajcsapdázás talán legfontosabb hibái, hogy 1) a csapdázott egyedszám egyaránt utalhat abundanciára, illetve aktivitásra és 2) nem különbözteti meg az irányult mozgást ("directed movement") illetve random mozgást mutató egyedeket. Fontos megemlíteni az "aktivitás-denzitás" fogalmát, amely Heydemann (1953) munkásságára vezethető vissza. Az aktivitás-denzitás kifejezés arra utal, hogy a talajcsapdákból nyert adatok nem feltétlenül a területen található valós futóbogár egyedszámot tükrözik, mert a csapdák hatékonysága függ az állatok aktivitásától, amit viszont számos biotikus és abiotikus faktor befolyásol. A csapdázási adatok értelmezését megnehezíti, hogy a magas fogási eredmény egyaránt jelenthet élőhely preferenciát, illetve zavarásra történő reagálást. Valamivel pontosabb képet kaphatunk az egyedek mozgásáról a jelölés-visszafogás módszerrel (például Powell és Ashby, 1995, Welling, 1990, Coombes és Sotherton, 1986, Lys és Nentwig, 1992, stb.), harmonikus radarral (például Wallin, 1991, Wallin és Ekbom, 1988), radioaktív jelöléssel (Baars, 1979) illetve direkt megfigyeléssel. Az abundanciáról az elkerített talajcsapdák ("fenced/barriered pitfall trapping") (Desender és Malfeit, 1986), különböző kvadrát módszerek és talajextrakciós technikák (pl. Andersen,

1995), rajzási izolátorok (“emergence traps”)(Purvis és Fadl, 1996), illetve ismét csak a jelölés-visszafogás ad megbízható adatokat. A futóbogarakkal kapcsolatos részletes viselkedéstani vizsgálatok ritkák, a bogarak méretéből, mozgékonyságából és életmódjából fakadó okok miatt. Dolgozatomban a szántóföldi kísérletek csapdázáson és jelölés-visszafogáson alapulnak.

2.2.2. A futóbogarak (Coleoptera: Carabidae) elterjedése és jelentősége a mezőgazdaságban

Thiele (1977) klasszikus összefoglaló munkája 25000 fajra teszi a futóbogarak (Coleoptera: Carabidae) számát, Lövei és Sunderland (1996) már 40000 fajt említ. Európában nagyjából 3000 fajjal számolnak (Turin, 1981). A mérsékelt övi területeket viszonylag kevés nemzetség dominálja (*Bembidion, Pterostichus-Poecilus, Harpalus, Agonum, Trechus, Amara*) (Luff, 2002), a fajok egynegyede egyéves kultúrákhoz, vagy legelőkhöz kapcsolható (Thiele, 1977). Az európai mezőgazdasági területek futóbogár faunája meglepően egységes (Basedow et al., 1976). Nyugat-Európában Thiele (1977) 8 közönséges és 26 általánosan előforduló fajról tesz említést. Kelet-Európa faunája ehhez képest valmivel több és nagyobb méretű, általánosan előforduló fajt mutat (Lövei és Sárospataki, 1990). Magyarország mezőgazdasági területeinek faunáját többen próbálták felmérni, a fajlisták összehasonlítását Kádár et al. (1998) munkája tartalmazza.

Adott élőhelyen a fajok száma rendszerint 10-40 között van (Lövei és Sunderland, 1996), ezek közül általában 8-10 faj képviseli a fogások legnagyobb százalékát (Luff, 1987). A gyakori zavarásnak kitett, korai szukcessziós stádiumú területeken különösen jellemző, hogy viszonylag kevés (4-5) faj akár a fogások 80%-át is kiteheti (Dritschilo és Wanner, 1980). A mezőgazdasági területeken élő fajok többsége éjszakai életmódot mutat. A futóbogarak szaporodási stratégiáiról és az ehhez kapcsolódó, életciklus szerinti csoportosításukról Thiele (1977) és Paarmann (1979) adnak részletes áttekintést.

A futóbogarak tipikusan opportunista, polifág rovarok, a csoport étrendje magvakat illetve egyéb növényi anyagokat éppúgy tartalmaz, mint zsákmányszervezeteket a legkülönbözőbb rendszertani kategóriákból (Toft és Bilde, 2002), egyes fajok kártevő tevékenysége is ismert (Allen, 1979). A bogarak képesek akár saját testtömegükkel közel megegyező mennyiségű táplálékot is elfogyasztani naponta (Thiele, 1977). A lárvák általában kevésbé polifágok, mint az imágók, táplálékfogyasztásuk kevéssé ismert, illetve kutatott (Lövei és Sunderland, 1996). *A Pterostichus* fajok tápláléka különösen széles skálát ölel fel (Sunderland, 2002).

A futóbogarakat táplálkozásuk alapján Hengeveld (1980) csoportosította, és megállapította, hogy az általa vizsgált 24 faj mindegyike polifág táplálkozást mutatott. A fajok többsége nem extrém mértékben polifág, a különböző táplálék-elemek “esszenciális” illetve “kiegészítő” kategóriákba sorolhatóak (Toft és Bilde, 2002). Egyes esetekben a nőstények polifágabbak, mint a hímek, ami valószínűleg a tojások létrehozásának követelményeivel függ össze (Pollett és Desender, 1987).

A legtöbb faj a talajfelszínen mozog, növényekre ritkán másznak fel (Lövei és Szentkirályi, 1984, Desender és Alderweireldt, 1988). Ismertebb kivételek a fákon élő hernyókat és bábokat is zsákmányoló *Calosoma sychopantha* (Fuester és Taylor, 1996), illetve a levéltetű fogyasztásáról ismert *Demetrias atricapillus* (Vickerman és Sunderland, 1975) és *Amara plebeja* (Holopainen, 1995).

A futóbogár imágók *(*többek között *az A. plebeja, D. atricapillus, Trechus quadristriatus, Platynus dorsalis, Pterostichus melanarius, Harpalus rufipes, Harpalus affinis, Nebria brevicollis*), bizonyíthatóan pusztítják a különböző gabonatetveket (Andersen, 1992, Sunderland, 1975, Sunderland és Vickerman, 1980, Sunderland et al., 1987). Az *Amara, Harpalus, Pterostichus* nemzetségek, illetve az *Agonum mülleri* és a *Clivinia fossor* drótféreg-pusztításáról számol be Fox és MacLellan (1956). Többen vizsgálták az *Abax parallelepipedus* meztelencsiga fogyasztását (Asteraki, 1993, Clark et al., 1994, Symondson, 1994). Hasznos tevékenységre példa még a *P. dorsalis* (Basedow, 1973), az *Amara familiaris* (Finch és Elliot 1994), a *T. quadristriatus* (Skinner és Finch, 1986) vagy a *Bembidion quadrimaculatum* (Grafius és Warner, 1989) Diptera lárva és báb fogyasztása. Amerikai munkákban leírják számos faj bagolylepke hernyó és báb (Frank, 1971), illetve *Popilia japonica* tojás (Terry et al., 1993) ragadozását is. A *P. melanarius* táplálkozásáról bővebb információ a 2.3. pontban található.

A lárvák életmódja meglehetősen kevéssé ismert, de itt is megemlíthető a gabonatetvek pusztítása, melyet *a D. atricapillus* esetében bizonyítottak (Sunderland et al., 1987), ezenkívül egyes *Harpalus* és *Pterostichus* lárvák a *Diabrotica* fajok tojásait és lárváit is képesek elfogyasztani (Brust, 1991).

A futóbogarak szerepének értékelését a biológiai védekezésben megnehezíti, hogy a fajok reakciója a kártevőkkel szemben szezononként változhat, erősen függ az alternatív táplálék jelenlététől és emiatt nehezen megjósolható (Sunderland, 2002). Ezenkívül az egyes fajok életmódja döntő szerepet játszhat hasznosságuk megítélésében, márpedig sok faj esetében az alapvető biológiai információk hiányosak, komplikált lehet például a valódi ragadozás és a “dögevés” azaz az elpusztult rovarok fogyasztásának szétválasztása (Lövei és Sunderland, 1996). Lindroth (1992) kritikája szerint a futóbogarak kártevő pusztítását az esetek legnagyobb részében laboratóriumi kísérletekben vizsgálták, ami nem tükrözi a természetben lejátszódó folyamatokat. Alapvetően a *Carabidae* fajok, mint generalisták, nem mutatnak aggregációt a zsákmányfajokra (ellenpéldákat lásd a következő pontban), de ha elég nagy számban vannak jelen adott területen, hatásuk a kártevő populációkra szignifikáns lehet (Toft és Bilde, 2002). Az általános vélemény szerint minél korábban kezdik meg a bogarak a táplálkozást az adott kártevőn, annál valószínűbb, hogy képesek megakadályozni annak tömegszaporodását (Wallin és Ekbom, 1994, Landis és van der Werf, 1997), tehát szerepük az egyes tömegszaporodási periódusok közti idő megnyújtásában realizálódik (Lövei és Sunderland, 1996, Helenius, 1990).

A *Carabidae* fajok szerepe a biológiai védekzésben nem csak direkt, hanem indirekt hatásokban is megnyilvánulhat. Tipikus példa erre a levéltetvekre specializálódott természetes ellenségek és a futóbogarak “együttműködése”,

melynek során a specialisták tevékenysége során földre hulló levéltetveket a bogarak elfogyasztják (Winder, 1990, Losey és Denno, 1998, Sunderland et al., 1997). Megfigyeltek olyan eseteket is, ahol a *H. rufipes* és a *H. affinis* elősegítette a *Bacillus thuringiensis* terjedését (Pedersen et al., 1995). Negatív kölcsönhatást mutat be az a tanulmány, amely a *P. melanarius* múmia (=parazitoid báb) fogyasztását írja le (Snyder és Ives, 2001), de ide sorolható az egyes futóbogár fajok pókfogyasztása is (Sunderland és Ellis, 1994).

Sajnos a futóbogarak konkrét gazdasági szerepéről, a termésre gyakorolt hatásukról alig van direkt adat (Kromp, 1999, Sunderland, 2002). Az *A. parallelepipedus* az egyetlen faj, melynek mesterséges tenyésztésével (meztelencsigák ellen) komolyabban foglalkoztak (Symondson, 1994), de itt is problémát jelentett a költség-megtérülés arányok becslése. A *C. sychopantha* betelepítése az Egyesült Államokba az egyik első sikeresenek mondható biológiai védekezési intézkedés volt (Burgess, 1911), a fajt azóta is a gyapjaslepke egyik legfontosabb természetes ellenségeként tartják számon az Egyesült Államokban (Fuester és Taylor 1996). Igéretesebbnek tűnik a futóbogarak életkörülményeinek javítása, az "élőhely menedzsment", de itt is hiányosak a konkrét, gazdasági jellegű adatok. (Az ebben a dolgozatban bemutatott kísérletek szintén az élőhely menedzsment irányába mutatnak.)

Végül, de nem utolsósorban említésre méltó az a szerep, melyet a futóbogarak egyes tipikusan mezőgazdasági területekhez kötődő madarak (pl. fogoly, fácán, pacsirta, stb.) táplálkozásában játszanak (Wilson et al., 1996).

2.2.3. Aggregációk

Akár a táblán belüli, akár a táblák közötti elterjedést vizsgáljuk, a futóbogár fajok populációi tipikusan aggregáltan helyezkednek el (Thomas et al., 2002). Amilyen általános érvényű ez a megfigyelés, annyira kevéssé ismertek az aggregációt kiváltó okok, illetve ezek hatásmechanizmusa. A kutatók alapvetően két tényező hatását emelik ki, a tanulmányok többsége vagy a mikroklíma (ide sorolva a növényzet és a talaj hatásait) vagy a táplálék szerepét hangsúlyozza. A futóbogarak életciklusának legérzékenyebb stádiumai a tojás illetve a báb állapot, de a lárvák is fokozottan érzékenyek a környezeti hatásokra. Gyanítható, hogy az imágók aggregációja nem csak saját táplálkozási illetve klímaigényeikkel függ össze, hanem az utódgeneráció túlélési esélyeit is ez szabja meg (Lövei és Sunderland, 1996).

Speight és Lawton (1976), Best et al. (1981) és Greenslade (1964) a mikroklíma, ezen belül a növénysűrűség és a talajminőség fontosságát emeli ki. Crist és Ahern (1999) mindenesetre felhívja a figyelmet, hogy a mikroklíma, illetve annak feltételezett hatása a mindenkori időjárás függvénye. Általában elmondható, hogy a hőmérséklet növekedésével a futóbogarak egyre inkább a sűrű növényzetet részesítik előnyben (Honek, 1988, 1997). Cardwell et al. (1994) szignifikáns összefüggést találtak a növénysűrűség és a csapdázott bogarak száma között, és a

növények egyedszámát tekintették a fajösszetételt és egyedszámot meghatározó legfontosabb tényezőnek.

Általában több Carabidae fajt és egyedet találunk agyagos, illetve löszös területeken, mint homokon (Dunning és Baker, 1975, Thiele, 1977). A talajszerkezet meghatározza a talajnedvességet; a futóbogak aggregálni tűnnek a nedvesebb talajokon (Hengeveld, 1979, Holopainen et al., 1995, Asteraki et al., 1995).

A másik irányzat (aggregáció zsákmányszervezetekre) azóta került előtérbe, mióta a polifág ragadozók lehetséges pozitív mezőgazdasági szerepével komolyabban foglalkozni kezdtek. Egyes kísérletek eredményei azt jelzik, hogy bizonyos fajok (*P. dorsalis*, *A. plebeja*, *B. lampros*, *B. obstus*um) aggregálhatnak gabonatetvekre (Bryan és Wratten, 1984). Más vélemények szerint elképzelhető, hogy levéltetvek esetében a bogarak nem magára a növényevő jelenlétére reagálnak (a levéltetvek meglehetősen alacsony értékű táplálékot biztosítanak a futóbogarak számára, Bilde és Toft, 1994, 1997, Jørgensen és Toft, 1997), hanem a növényevő egyes produktumaira. Monsrud és Toft (1999) például a mézharmatra mutatott ki aggregációt, és ezt többek között azzal magyarázta, hogy a futóbogarak esetleg a levéltetvekre odagyűlő egyéb rovarokat fogyasztják. Azt mindenesetre ritkán lehet tudni, hogy az aggregáció milyen mechanizmusok révén alakult ki, azaz, hogy a fent idézett vizsgálatokban a fajok random mozgás közben találták meg a zsákmány foltot, és a zsákmány jelenléte megnövelte fordulási gyakoriságukat (mint pl. a *P. cupreus* esetében, Chiverton 1988-as vizsgálataiban), vagy valamilyen olfaktometrikus vagy egyéb ingert követve, irányítottan érkeztek a zsákmányfolthoz. A futóbogarak konkrét olfaktometrikus reakcióit Kielty et al. (1996) vizsgálta, a kísérletekben a *H. rufipes* és a *P. melanarius* egyedekre a levéltetvek riasztó feromonja vonzó hatást gyakorolt. Luff (1986) véleménye szerint a megfigyelt aggregáltságot inkább helyi jellegű viselkedésbeli varianciák okozzák, mint tényleges, aktív aggregációs viselkedés.

Bármi is legyen a futóbogarak aggregációját kiváltó ok, több szerző egyetért abban, hogy ezek az aggregációk időben néha meglepően stabilak lehetnek (Wallin és Ekbom, 1994, Thomas et al., 1998).

2.2.4. Kultúrnövények, tájelemek

Mezőgazdasági területeken a futóbogarak fajösszetételét és egyedszámát legnagyobb mértékben talán a kultúrnövény befolyásolja (Hance et al., 1990, Booij, 1994, Szél et al., 1997), bár nem mindig tesznek különbséget a növények, illetve a velük kapcsolatos technikai munkálatok hatása között (Hance et al., 1990, Purvis et al., 2001). Általában a különböző kalászosok jótékony hatását emelik ki, mert ezek a kultúrák viszonylag hamar és egyenletesen borítják a talajt (az őszi kalászosok télen is borítást adnak) (Hance et al., 1990). Az éjszaka aktív futóbogarak számára különösen előnyösnek tűnnek a gabonafélék, mert a sűrű vegetáció megnyújthatja napi aktivitási periódusukat (Baker és Dunning, 1975).

A vetésforgó alkalmazása a futóbogarakat megzavarhatja (Lövei, 1982, Sekulic et al., 1987), főleg, ha egymástól gyökeresen eltérő művelést igénylő fajok követik egymást (Hance, 1990). A vetésforgó pozitív hatásait (nagyobb csapdázott futóbogárszám) is meg lehet figyelni (Brust et al., 1986), valószínűleg a növényváltás hatása növényfajtól és bogárfajtól egyaránt függ. Az adatok nem utalnak arra, hogy egyes fajok kizárólagos jelleggel bizonyos növényhez vagy növényekhez kötődnének (Thiele, 1977, Kinunnen et al., 2001).

A diverzitást növelő elemek szerepe a futóbogarak számára alapvető fontosságú, ezek a struktúrák ugyanis menedéket illetve táplálkozási lehetőséget nyújthatnak a mezőgazdasági tevékenységektől megzavart állatok számára (Kareiva, 1990, Duelli, 1990, Wissinger,1997). Az akár táblán belül, akár táblán kívül megnövelt biodiverzitás a megfigyelések többsége szerint pozitív hatást gyakorol a futóbogarakra, azaz a bogarak nagyobb faj és/vagy egyedszámban csapdázhatóak (Kromp, 1999).

A táblán belül fokozott biodiverzitás a feltételezések szerint a bogarak aktív időszakában kedvezőbb klímát (Chiverton és Sotherton, 1991), szaporodási/tojásrakási helyet (Desender és Alderweirelt, 1988, Lys és Nentwig, 1992), menedéket a mezőgazdasági munkálatok, illetve inszekticid kezelések elől (Asteraki et al., 1992, Dixon és McKinlay, 1992), illetve alternatív táplálékforrást (Zangger et al., 1994, Bommarco, 1998) biztosíthat a futóbogarak számára.

A gyomok szerepe jelentős lehet, “ésszerű” mennyiségű gyom megtűrése adott területen jelentősen megnövelheti a futóbogarak számát, főleg a növényi anyagot rendszeresen fogyasztó fajok (*Amara, Harpalus*) esetében (Bosch, 1987). A köztestermesztéses rendszerek futóbogárállománya számos vizsgálat alanyául szolgált, ezek a kísérletek rendre a futóbogarak nagyobb faj és egyedszámát mutatták ki a köztestermesztésben, a monokultúrákhoz képest (pl. Armstrong et al., 1996, Armstrong és McKinlay, 1994, Booij et al., 1997, Wiech és Wnuk, 1991, Ryan et al., 1980). Ezekben a vizsgálatokban történnek ugyan utalások a futóbogarakra gyakorolt pozitív hatások mechanizmusára (alternatív táplálék, kedvező klímaviszonyok, stb.), de konkrét vizsgálatokat ebben az irányban nem végeztek.

2.2.5. Mozgásminták

Wratten és Thomas (1990) a mozgás irányának alapján csoportosítva öt alapvető mozgástípust különböztet meg: táblán kívüli struktúrákban telelő bogarak bevándorlása a kultúrnövény állományába (kolonizáció), inszekticid kezelést követő újbóli bevándorlás (rekolonizáció), szezonon belüli mozgás a kultúrnövény és a táblaszegély között, szezonon belüli mozgás kultúrnövények táblái között, aggregációs viselkedés zsákmány jelenlétében. Ezenkívül, mint erre már történt utalás, megkülönböztethető irányult mozgás, melyet kedvezőtlen élőhelyeken, illetve éheztetett bogarak esetében tapasztalhatunk (hosszú mozgáspálya, alacsony fordulási gyakoriság) és random mozgás (rövidebb mozgáspálya, nagy fordulási gyakoriság), mely a kedvező élőhelyekre és/jóllakott bogarakra jellemző (Grüm,

1971, Baars, 1979, Wallin, 1991, Wallin és Ekbom, 1988). Ugyanez a különbség figyelhető meg nagymértékben éheztetett és kevésbé éheztetett bogarak mozgása közt, az előbbi esetben irányult mozgás, az utóbbiban random mozgás jellemző. Az egyes fajok mozgásának sebessége, a lefedett távolságok függenek a faj méretétől, a növényzet sűrűségétől, illetve a bogarak környezeti igényeitől (Klazenga és de Vries, 1994) éppúgy, mint az időjárás hatásaitól (Samu és Sárospataki, 1995).

A futóbogarak mozgásának matematikai leírására leggyakrabban a korrelált random ("correlated random") (Kareiva és Shigesada, 1983) és a súlyozott random ("random biased") modelleket használják (Marsh és Jones, 1988). A korrelált random modell úgy épül fel, hogy a mozgáspályát egyforma időintervallumok szerint felosztja, egy időintervallumon belül a mozgást egyenesnek tekinti, és minden ilyen mozgásszakasz végén, különböző valószínűségi mutatók alapján, meghatározza a következő szakasz hosszát, illetve azt a szöget, melyet a következő mozgásszakasz az előzővel bezár. Az alapfeltételezés értelmében az egyes mozgászsakaszok egymástól függetlenek. A mozgás "korrelációját", azaz valamilyen kitüntetett mozgásirány jelenlétét az határozza meg, hogy a mozgásszakaszok által bezárt szög milyen valószínűséggel vesz fel különböző értékeket. Ha a mozgás teljesen random, a mozgásszakaszok által bezárt szög bármilyen (360 fokon belüli) értéket egyenlő valószínűséggel felvehet. Súlyozott random mozgásról akkor beszélünk, ha annak valószínűsége, hogy a mozgásszakasz végén a vizsgált egyed jobbra vagy balra fordul, nem egyenlő, és ezek a valószínűségek állandóak. Ezek a modellek a bogarak zsákmányszerzés közben mutatott mozgását írják le, és adatokat szolgáltathatnak a bogarak terjedésére; egyedi mozgás alapú modellekbe („individual based models", DeAngelis és Gross, 1992) építve pedig az egyedek környezeti ingerekre mutatott, mozgásjellemzőkben kifejezett válaszát is illusztrálhatják (Firle et al., 1998).

A fokozott diverzitású területek pozitív hatása mezőgazdasági szempontból attól függ, hogy milyen fajok számára teremtenek kedvező feltételeket, illetve ezek a fajok képesek-e a kultúrnövény táblájába megfelelő mélységben behatolni. Basedow (1990) nagyméretű táblákban nagyságrendekkel nagyobb levéltetű populációkat figyelt meg, mint a kisebb táblákban, és ezt többek között a szegélystruktúrákban telelő *A. dorsale* szegélyből a tábla belseje felé irányuló terdjedésével magyarázta, feltevése szerint a bogarak a nagyméretű táblákba nem tudtak megfelelő mélységig behatolni. A táblaszéltől befelé haladva a megfigyelések szerint növekszik a kártevő szám, és csökken a futóbogárszám, de közvetlen kapcsolatot nehéz kimutatni (Vitanza et al., 1996, Kiss et al., 1993). A sűrűbb növényzettel rendelkező foltok, vagy az egyes területek növényzete közti erős kontraszt a futóbogarak mozgását bogárfajtól és növényzettípustól függően akadályozhatják (Duelli, 1990, Thomas et al., 1998, Mauremootoo et al., 1995). (Ugyanilyen akadályt jelent szinte minden ember által létrehozott objektum, mint például az utak, ösvények, ezek mentén a bogarak általában lineárisan mozognak (Mader et al. 1990), az akadályoztatás mértéke a bogarak méretétől is függ (Welling, 1990)). A szerzők újabban a futóbogár fajok feltűnő lassúságára hívják fel a figyelmet, Holland et al. (1999) vizsgálataiban a táblaszegélyből a táblába

csak körülbelül hatvan méteres távolságig hatoltak el a fajok, a bogarak lassú terjedéséről számol be Dennis és Fry (1992), Raskin (1994) illetve Thomas et al. (1998) is.

A biodiverzitás fokozásán kívül fontos szempont lehet a fokozott diverzitású struktúra elhelyezkedése is. Landis et al. (2000) megfogalmazásában "minél finomabb térbeli skálán javítjuk a természetes ellenségek életkörülményeit, annál valószínűbb, hogy a természetes ellenség ott lesz, ahol szükség van rá". A táblán belül vetett virágzó sávok az egyes fajokat (pl. *P. cupreus*) egyértelműen vonzották (Lys és Nentwig, 1992). Megfigyelhető volt, hogy minél szélesebb volt a virágzó sávok között a kultúrnövény állománya, annál alacsonyabb volt a kultúrnövényben a bogarak aktivitás-denzitása, azaz a futóbogarak aktivitását a kultúrnövény valamilyen módon korlátozta. A virágzó sávon belül viszont az állatok mozgását a növénysűrűség lelassította.

Köztestermesztéses rendszerekben kevés olyan kísérlet ismert, amely a futóbogarak mozgásmintáival foglalkozik. A dolgozatban szereplő kísérletek a mozgásmintákat konkrétan nem vizsgálják, de a megfelelő fejezetekben utalások találhatóak a bemutatott eredmények és a különböző mozgásminták feltételezhető kapcsolatára.

2.3. A *Pterostichus melanarius* előfordulása és biológiája

2.3.1. A *P. melanarius* földrajzi elterjedése

A *Pterostichus melanarius* Illiger [*Feronia vulgaris, Platysma vulgare*](közönséges gyászfutó)(Coleoptera: Carabidae – Pterostichini) Nyugat-Európa egyik leggyakoribb futóbogár fajának számít (Thiele, 1977, Desender et al., 1985, Basedow et al., 1976, Luff, 1987, Lindroth, 1992), de eredeti élőhelyéről az Egyesült Államokba és Kanadába is behurcolták (Thomas *et al*., 1998, Niemela és Spence, 1999). A palearktikus faj különösen elterjedt mezőgazdasági művelés alatt álló területeken, különböző gyeptípusokban és az erdőszéleken (Thiele, 1977, Eyre et al., 1990). Kelet-Európában, illetve Magyarországon mezőgazdasági művelés alatt álló területeken általánosan előfordul (Lövei, 1982, Kádár *et al*. 1998, Lövei és Sárospataki, 1990).

2.3.2. A *P. melanarius* életciklusa

A *P. melanarius* fenológiája nagymértékben függ a különböző biotikus és abiotikus változóktól (Basedow, 1994) de nagy vonalakban az alábbiakban foglalható össze.

A *P. melanarius* 3. stádiumú lárva alakban telel (Desender et al., 1985, Krehan 1970, Thiele 1961), de az imágók szintén képesek áttelelni (Freude et al., 1976, Fadl et al., 1996). Thiele (1977) életmód-kategóriái alapján a faj a 2. típusba tartozik, azaz a lárvák télen vannak jelen, a szaporodási periódus nyárra, illetve őszre esik és nyári esztiváció nem figyelhető meg. Paarmann (1979) rendszerében a

P. melanarius “harmadik típusú” életmódot folyat, tehát – akárcsak Thiele (1977) osztályozásában – ősszel szaporodik, nem mutat nyári esztivációt, és a lárvák téli dormanciáját a hőmérséklet szabályozza. Mind a bogarak, mind a lárvák a talajban töltik a telet.

Nyugat-Európában a faj április – májusban jelenik meg a földeken (Desender et al., 1985, Fadl et al., 1996). Ebben az időszakban főleg az egy évet már megélt, imágó alakban áttelelt egyedek aktívak, melyek ilyenkor párosodnak és tojást raknak (Krehan, 1970, Basedow, 1994, Wallin, 1989, Fadl et al., 1996). Ez a korai szaporodási időszak általában legkésőbb június végére befejeződik, mert az idős egyedek elpusztulnak, illetve felkészülnek a következő szaporodási időszakra (Krehan, 1970). A lárva alakban áttelelt fiatal nemzedék júniusban jelenik meg tömegesen (Desender et al., 1985, Krehan, 1970). A fiatal nemzedék aktivitási csúcsa július végére – augusztus elejére esik, ebben az időszakban nem csak ez a nemzedék, hanem az idős nemzedék megmaradt tagjai is párosodnak és tojást raknak (Desender et al., 1985, Krehan, 1970, Pollet és Desender 1987, Fadl et al. 1996), az északabbra fekvő területeken ez az aktivitási csúcs hamarabb is mutatkozhat (Fadl et al., 1996). Kedvező körülmények között a szaporodási periódus több hónapot is felölelhet (Krehan, 1970). A tojásokat a bogarak a talajba, illetve a talaj felszínére rakják. Az embrionális fejlődés átlagosan két hetet vesz igénybe, az első lárvastádium (az idős bogarak utódai) már július közepétől jelen van a földeken. A második lárvastádium augusztus végétől november – decemberig található meg (Krehan, 1970). A második lárvastádiumnak hideg periódusra van szüksége a továbbfejlődéshez, egyenletes melegben a lárvák akár 10 hónapig is elélnek, de végül elpusztulnak. A harmadik lárvastádium október végén jelenik meg, teljes kifejlődéséhez körülbelül három hónapos hideg periódus szükséges, és két további hónap mérsékelt meleg (Krehan, 1970). A lárvák a talajfelszínén korlátozott aktivitást mutatnak, télen nem aktívak (Traugott, 1998). Mindhárom stádium ragadozó életmódot folytat, ennek részletei azonban jobbára ismeretlenek. A báb állapot április vége felé áll be, és két hétig tart.

2.3.3. A *P. melanarius* táplálkozása

Táplálkozását tekintve a *P. melenarius* a szélsőségesen polifág ragadozók közé tartozik (Hengeveld, 1980), egy nap akár testömege háromszorosát kitevő zsákmány-mennyiséget is képes elfogyasztani (Scherney, 1959). A megfigyelések szerint a faj akkor is támad, ha egyébként kellő mennyiségű táplálékot kapott, és éhségérzet a támadást nem indokolná (Thiele, 1977). A nőstények a megfigyelések szerint több táplálékot fogasztanak, mint a hímek (Chiverton, 1984). A *P. melanarius* táplálékában a legkülönfélébb zsákmányállatok éppúgy előfordulnak, mint a növényi magvak és egyéb növényi eredetű szövetek. (Az érdekesség kedvéért megemíthető, hogy a *P. melanarius* akár kistermetű gerinceseket is megtámadhat (Ovaska és Smith, 1987)). Pollet és Desender (1986) impozáns listát közöl a *P. melanarius* emésztőcsatornájában talált állati és növényi eredetű maradványokról, a lista fonálférgeken, gyűrűsférgeken és meztelencsigákon kívül 8

ízeltlábú rend különböző fejlődési stádiumait sorolja fel. Túlságosan kisméretű zsákmányszervezeteket (ízeltlábúak tojásai, stb.) általában nem szívesen fogyaszt (Hagley et al., 1982). A fajt általában mint hasznos ragadozó szervezetet tartjuk számon. A legújabb kutatások a *P. melanarius* legnagyobb jelentőségét a különböző meztelencsiga fajok pusztításában látják (Symondson et al., 1996, Bohan et al., 2000) A *P. melanarius* levéltetű fogyasztása is komoly figyelmet kapott, a faj mint az *Aphis fabae* (Hance és Tries 1984), *Megoura viciae, Mzyus persicae* (Hance and Gregorie-Wibo, 1983), *Rophalosiphum padi* (Chiverton, 1987), *Sitobion avenae* és *Metapolophium dirrhodum* (Winder et al, 2001) korán jelentkező potenciális pusztítója hívta fel magára a figyelmet. Megemlíthető még ezenkívül a faj *Chrysomelidae* imágó (Chiverton, 1987) és *Laspeyresia pomonella* (Hagley *et al*., 1982) hernyó fogyasztása is. Sunderland (2002) összefoglalása szerint a dokumentált esetek 14 kártevő faj fogyasztását írják le. A fentiekben kialakult pozitív képet árnyalja, hogy *a P. melanarius* hasznos élő szervezeteket is megtámad, illetve elfogyaszt, például a legkülönbözőbb pókokat (Sunderland és Ellis, 1994), *Bembidion* imágókat, *Coccinellidae* és *Syrphidae* lárvákat (Chiverton, 1987) illetve *Lyniphiidae* fajok különböző fejlődési alakjait, *Staphylinidae* lárvákat és imágókat (Pollet és Desender, 1990). Luff (2002) összegzése szerint ahol a *P. melanarius* nagyon nagy számban fordul elő, a kisebb futóbogár fajok erősen megritkulnak, a szerző ezt a faj direkt ragadozásának tulajdonítja. Egyes leírások kártevőként emítik a fajt, például szamócán és cukorrépán (Briggs, 1965) illetve erdészeti kultúrákban (Dick és Johnson, 1958, Johnson *et al*., 1966). A *P. melanarius* gyommagfogyasztása dokumentált, de jelentősége nem tisztázott (Johnson és Cameron, 1969, Goldschmidt és Topf, 1997, Tooley et al., 1999). Annyi mindenesetre bizonyos, hogy a faj bizonyos magvak iránt preferenciát mutat, és akkor is fogyaszt magvakat, mikor állati eredetű táplálék is rendelkezésére áll (Johnson és Cameron, 1965, Tooley et al., 1999).

2.3.4. A *P. melanarius* környezeti igényei, aggregációi, és az azokat befolyásoló mezőgazdasági tevékenységek/tájelemek

Környezeti igényeit tekintve a *P. melanarius*-ról általánosságban elmondható, hogy fénykerülő, nedvességkedvelő és a hőmérsékletet tekintve eurotherm (Thiele, 1977), a túlságosan vizes környezetet nem kedveli (Eyre et al., 1990). Elterjedését a talajszerkezet, talajnedvesség és a tengerszint feletti magasság határozzák meg (Rushton et al., 1991), ezek közül adott területen főleg a talajnedvesség tűnik fontosnak (Asteraki et al., 1995), bár a kialakult aggregációk nem mutattak összefüggést a talajnedvességgel, Holland és Winder (nem publikált, idézi Thomas et al., 2002) vizsgálataiban. A csapdázott egyedszámok területtől, kultúrától, évjárattól függően nagy szórást mutatnak, az értékek 0.03 és 8 egyed/m^2 között ingadoznak szántóföldi körülmények között (Basedow, 1994, Ericson, 1977, Sunderland és Vickerman, 1980), 0.05 – 2.6 egyed/m^2 között erdőben (Grüm, 1971) és a 15 egyed/m^2 értéket is elérhetik legelőn (Briggs, 1961). A homoktalajt a bogarak nem kedvelik (Baker és Dunning, 1975).

Thomas et al. (1998) elemzései szerint a *P. melanarius* populációi mezőgazdasági területeken aggregáltan helyezkednek el. A *P. melanarius* aggregációi „vándorolni” tűnnek a táblákban, ennek kiváltó oka ismeretlen (Holland et al.1999, Thomas et al., 2002). A *P. melanarius* egyike azon kevés futóbogárfajnak, ahol összefüggést lehetett kimutatni a zsákmányszervezet és a futóbogarak aggregációinak elhelyezkedése között. Bohan et al. (2000) a faj aggregációját mutatta ki meztelencsigákra, bár ezt a vizsgálatot Mair et al. (2001) kritizálta. Kielty et al. (1996) levéltetvek esetében a *P. melanarius* olfaktometrikus vonzódásást mutatta ki.

A mezőgazdasági tevékenységgel összefüggő tényezők közül legtöbben a talajművelés és a növényzet hatásait elemezték (a növényvédőszerek hatásainak külön irodalma van, amire azonban helyszűke miatt itt nem térek ki). Az alábbiakban legnagyobbrészt fajösszetételt és abundanciát felmérő, hagyományos talacsapdázáson alapuló vizsgálatok eredményeit ismertetem (az ettől eltérő vizsgálati módszerekre külön utalást teszek). Az ilyen jellegű eredmények értékelésekor mindig figyelembe kell venni a módszerből fakadó problémákat. A közölt adatok értelmezését árnyalhatja a következő (2.3.5.) pont, mely jelölés és visszafogás alapú, illetve dirket követéses vizsgálatok eredményeit mutatja be.

A talajművelés nagymértékben befolyásolhatja a faj előfordulását, bár a kutatók véleménye nem mindig egyezik meg a hatást illetően. Lövei (1984) szerint a tavaszi művelésű kultúrák az őszi talajmunkák hiánya miatt kedveznek az ősszel szaporodó fajoknak. Baguette és Hance (1997), akik a *P. melanarius* nagyobb egyedszámát figyelték meg a tavaszi szántást alkalmazó rendszerekben a no-tillage rendszerekhez képest, azzal magyarázták a jelenséget, hogy a talajmunkák idején, akár ősszel, akár tavasszal, a faj lárva alakban található a földben és kevésbé sérülékeny, mint az imágók. Ezzel szemben Fadl et. al (1996), Purvis és Fadl (1996) és Purvis et al. (2001) kísérleteiben a tavaszi művelésű kultúrákban kevesebb *P. melanarius* imágó jelent meg, a szerzők ezt a lárvák (különösen a későbbi stádiumok) és bábok sérülékenységével magyarázták. A tárcsázás hatásának tulajdonította Lys és Nentwig (1991), hogy az augusztusban, őszi búza tarlón nagy számban jelölt *P. melanarius* egyedek közül szeptemberben egyet sem fogtak vissza. Hance (1990) a késő őszi szántás negatív hatásaira hívja fel a figyelmet. Clark et al. (1997) vizsgálataiban a *P. melanarius* a no-tillage rendszerben volt gyakoribb.

Az egyéb mezőgazdasági munkálatok vonatkozásában Lys és Nentwig (1991) őszi búzában végzett, jelölés-visszafogás alapú mérései az aratás erős zavaró hatását muatták ki. A herbicidek használata és a trágyázás nem volt hatással a csapdázott egyedszámra Purvis és Curry (1984) cukkorrépában végzett felvételezéseiben.

Általában elmondható, hogy a *P. melanarius* a sűrűbb növényzetet részesíti előnyben (Skuhravy et al., 1971, Cardwell et al., 1994), és kedvelni tűnik a mezőgazdasági területeket. A táblák közepében a faj gyakran nagyobb számban csapdázható, mint a széleken (Thomas et al., 1998, Holland et al., 1999).

Szántóföldi növények viszonylatában legtöbbször a különböző gabonafélék pozitív hatásait emelik ki. Rivard (1966) vizsgálataiban a faj nagyobb egyedszámokat mutatott kalászosokban, mint lucernában illetve herefélékben. Hance et al. (1990) beszámolója szerint a *P. melanarius* őszi búzában egy hónappal hamarabb mutat aktivitási csúcsot, mint cukorrépában, és egyébként is nagyobb egyedszámban van jelen az előbbiben, mint az utóbbiban. Fournier és Loreau (2001) nyáron végzett vizsgálatai alapján a bogarak számára kedvező élőhely a tavaszi árpa. Loreau és Fournier (2001), augusztusi, jelölés-visszafogás kísérleteik alapján, kedvező élőhelyként mutatják be az őszi búzát, ahol a zsákmányszervezetek alacsony fajszámban, de nagy egyedszámban vannak jelen. Kádár et al. (1998) a nyár első felében kukoricában mérte a legnagyobb csapdázott egyedszámokat, 9 egyéb növényzettípus ellenében. Purvis et al. (2001) szerint a bogarak a tavaszi időszakban a füves területekhez, ezen belül is a fiatal gyepekhez kötődnek, a megművelt területeken alacsony számban fordulnak elő, ezt a szerzők a talajbolygatás mértékével magyarázták. Kinunnen et al. (2001) több területen végzett, nagyszabású felméréseiben a faj eloszlása egyáltalán nem függött a kultúrnövénytől, viszont szignifikáns regionális különbségeket mutatott. Clark et al. (1997) szerint a faj elterjedését nem befolyásolta sem a talajművelés, sem a herbicidhasználat, sem a termesztett növény, relatíve kevesebb egyedet lehetett csapdázni fiatal fatelepítésekben és természetes szukcessziókban.

A *P. melanarius* és a szegélystruktúrák viszonya a szegély növényzetétől függ. Az erdősávokat a faj egyes eredmények szerint (Fournier és Loreau, 2001) nem kedveli, Wallin (1986) ezzel szemben azt állítja, hogy a *P. melanarius* kedvelt élőhelye az erdő, és csak szaporodás céljából keresi fel a mezőgazdasági táblákat. Hawthorne és Hassal (1995), illetve Hassal et al. (1992) vizsgálataiban a bogarak a gyomos táblaszél zónában nagyobb számban fordultak elő, mint a gyommentes táblaszélben, de ez a tendencia csak a szezon második felében volt megfigyelhető. Ezt a megfigyelést támogatni tűnik Chiverton és Sotherton (1991) vizsgálata, ahol a gyomos táblaszélben fogott nőstényekben több tojást találtak.

Az irodalmi adatok alapján nem valószínűsíthető, hogy a *P. melanarius* jellemzően a táblaszegély stuktúrákban telelne. Thomas et al. (2000) vizsgálataiban a faj tavasszal tömegesen és egyenletesen jelent meg a tábla közepén, csak a többéves egyedek teleltek nagyobb számban a bogármenedékekben. Sotherton (1984), illetve Noordhuis et al. (2001) adatai szintén a táblán belüli áttelelést valószínűsítik.

A *P. melanarius* előfordulását több köztestermesztéses rendszerben vizsgálták. A faj nagyobb egyedszámban volt csapdázható különböző herefélékkel együtt termesztett káposztában, mint káposzta monokultúrában (Booij et al., 1997). Bár az eredmények nem voltak szignifikánsak, Carcamo és Spence (1994) lóbab, árpa, Festuca gyep kultúrákat és borsó-árpa köztesteremsztéses rendszereket összehasonlító vizsgálatában a *P. melanarius* augusztusban nagyobb egyedszámban volt megtalálható a köztestermesztésben, és nem kedvelte a gyepet.

A művelési rendszer egészére vonatkozóan az információk ellentmondásosak. Organikus káposzta kultúrákban (szervestrágyázás mellett) nagyobb számban

csapdázta a *P. melanariust* Hokkanen és Holopainen (1986). Burgonyakultúrák esetében ezzel szemben több bogarat lehetett csapdázni a hagyományos művelésű táblákban, mint az organikus művelésű területeken (Kromp, 1990), ezt a szerző az organikus burgonya kisebb lombozatából fakadó előnytelen klimatikus tényezőkkel magyarázta. Holland et al. (1998) hagyományos és integrált termelési rendszereket összehasonlító vizsgálataiban a csapdázott egyedszám nem függött a növényzettől illetve a termelési módtól, ezzel szemben a vizsgált táblák közül egyben minden csapdázási szezonban több bogarat lehetett megfigyelni. Organikus gazdaságokban a bogarak jobb kondícióját (nagyobb zsírtartalékokat) mutatta ki Östman et al. (2001), az állatok kondíciója a táblák kerület-terület arányával mutatott összefüggést, ami arra utalhat, hogy a bogarak a tábla és a táblaszegély forrásait egyaránt hasznosították. Organikus búzában viszont a bogarak tavaszi megjelenése, illetve a tojásrakási szezon a hagyományos táblákhoz képest két hetet késett (Basedow, 1994).

2.3.5. A *P. melanarius* aktivitása és mozgásmintái

Aktivitás

Az imágók napi aktivitását illetően megoszlanak a vizsgálati eredmények. Az általánosan elfogadott vélemény szerint a faj túlnyomó mértékben éjszakai életmódot folytat (Luff, 1978, Thiele, 1977, Greenslade 1963), az éjszaka első felében mutatva aktivitási csúcsot (Kirchner, 1960). Ugyanakkor Kegel (1990) eredményei nappali életmódot sugallnak, Pollet és Desender (1986) az alapvetően éjszakai életmód mellett bizonyos nappali aktivitást is emít, Desender et al. (1985) pedig úgy írja le a fajt, mint amelyik éjszakai életmódról a nyár végének közeledtével fokozatosan nappali életmódra vált. Chapman et al. (1999) szerint a faj főleg éjjel aktív, de sűrűbb növényzetben bizonyos szintű nappali aktivitás is megfigyelhető, a kedvező (magas) páratartalom miatt. Augusztusban a bogarak alacsony fűben éjszaka voltak aktívabbak, sűrű, magas fűben pedig nappal (Chapman et al., 1999). Pollet és Desender (1986) véleménye szerint elképzelhető, hogy a faj nappal helybenülő ("sit and wait") zsákmányszerzési stratégiát folytat, míg éjjel aktívan vadászik. A szezonális aktivitás, mint erre már utalás történt, az egyedek telelés utáni megjelenésével és a szaporodással kapcsolatos, őszi búzában júliusutól szeptemberig folyamatosan növekvő aktivitást mért Lys és Nentwig (1991).

A nemek összehasonlításában a nőstények kevésbé aktívak (Thomas et al., 1998, Skuhravy et al., 1971, Gordon és McKinlay, 1998), ez valószínűleg azzal magyarázható, hogy a szaporodási időszakban a hímek keresik meg a nőstényeket. A fiatal egyedekre viszonylagos inaktivitás jellemző, amíg a kutikulájuk meg nem szilárdul (Lys és Nentwig, 1992, Pollet és Desender, 1990), ezek kizárólag éjjel aktívak és kikelés után igyekeznek a lehető legtöbb táplálékot felvenni (Pollet és Desender, 1990). Az éhes egyedek aktívabbak, mint a jól tápláltak (Furnier és Loreau, 2001). Thomas et al. (1998) eső után aktivitási csúcsokat figyelt meg, ami

a kialakult jobb klíma vagy a hasonlóan megnövekedett aktivitású zsákmányszervezetek jelenlétével magyarázható, de a szerzők felhívják a figyelmet, hogy a kísérleti területen a száraz talajban mély repedések keletkeztek, ami aszályos időnben a bogarak mozgását, csapdázhatóságát befolyásolhatta. Raworth és Choi (2001) megfigyelési szerint az állatok aktivitása a hőmérséklettől nem függött, sebességük viszont igen.

Megfigyelhető az egyes mezőgazdasági tevékenységek aktivitást módosító hatása. A szántás a bogarak mozgási jellemzőit megváltoztatja, nem csak a közvetlen hatások (fizikai zavarás, megváltozott topográfia) hanem a hosszabb távra szóló változások (talajfauna, gyomnövényzet, stb.) miatt is (Powell és Ashby, 1995). Aratás és tárcsázás után a bogarak aktivitása gabonában megnövekedett. (Lys és Nentwig, 1992). Különböző mezőgazdasági struktúrák hatását vizsgálva kimutatható volt, hogy az egyedek a sövénytől a táblaszél felé egyre növekvő aktivitást mutattak, míg a tábla közepén az aktivitás ismét alacsonyabbnak bizonyult (Fournier és Loreau, 2001).

Mozgásminták

A *P. melanarius* az esetek túlnyomó többségében a talajfelszínen közlekedik, a szárnyas egyedek aránya alacsony (Luff, 1987, Kádár és Szél, 1995). Ugyanakkor azokon a területeken, ahol a faj inváziószerűen jelenik meg, a szárnyas egyedek aránya elérheti a 60-70%-t (Niemela és Spence, 1994, Kanada), sőt, akár a 95%-ot is (Aukema et al., 1996). Thomas et al. (1998) a faj nagy potenciális terjedési képességgel rendelkezik, de a gyakorlatban lassú terjedést mutat.

Az egyedek mozgásának direkt megfigyelését szántóföldön akadályozza, hogy a bogarak aktívan ásnak és elrejtőznek a talajban, ez az ásási tevékenység pedig függ a környezettől (Wallin és Ekbom, 1988, 1994).

A *P. melanarius* (és néhány egyéb faj) mozgásának alapjellemzőit Wallin és Ekbom 1988-as és 1994-es, azóta klasszikussá vált munkái adják meg. A szerzők harmonikus radar segítségével, éjjel követték a bogarak mozgását, és mind az irányult, mind a random mozgásra bizonyítékokat találtak. (A kísérletek eredményeit Firle et al. (1998) egyedi mozgás alapú modell parametrizálására használta fel.) A szerzők szerint az irányult mozgás nagyobb átkutatott területet, gyorsabb mozgást jelent, és az éhező, illetve kedvezőtlen környezeti viszonyokat tapasztaló bogarakra általában jellemző. Lys és Nentwig (1991) jelölés-visszafogásos kísérleteiben például a gabona kultúra aratására (azaz a zavarásra és/vagy megváltozott mikroklímára) a bogarak irányult mozgással válaszoltak. Loreau és Fournier 2001-es, jelölés-visszafogás alapú vizsgálatai azt sugallták, hogy a bogarak egyenletes növény és zsákmányállat eloszlást képviselő búzatáblában irányult mozgással mozognak, a szerzők szerint az ilyen mozgást végző bogarak zsákmányolási hatékonysága nagyobb. (Ugyanakkor nem árt figyelembe venni, hogy a mozgás irányultsága függhet például a talajműveléstől is, Lys és Nentwig már idézett 1991-es vizsgálataiban a *P. melanarius* mozgásiránya a

búzasorok irányultságát követte, de Wallin és Ekbom (1994) is tesz utalást rá, hogy az éhes bogarak a sorok mentén tűnnek mozogni).

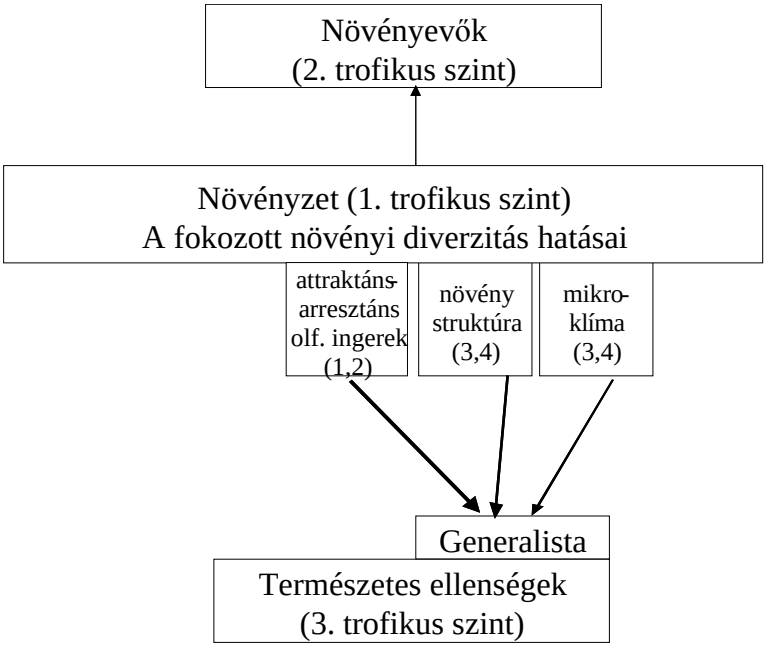
A *P. melanarius* különböző növényzettípusok közti mozgását kevés kutató vizsgálta. Wallin (1985, 1986) szerint a faj a nyári időszakban a gabonatáblákból az erdőbe húzódik. Chapman et al. (1999) kísérleteiben a bogarak éjszaka a káposzta-fehérhere köztestermesztéses parcellákból a velük határos káposzta parcellákba vonultak táplálkozni. Carcamo és Spence (1994) jelöléses-visszafogásos kísérleteiben több *P. melanarius* vonult a tavaszi árpa-borsó köztestermesztéses parcellákba, mint a velük egy pontban érintkező csenkesz, tavaszi árpa, illetve lóbab parcellákba, az utóbbiak között a bogarak nem mutattak preferenciát.

A *P. melanarius* mozgását a különböző struktúrák lassíthatják, illetve gátolhatják. Bár burgonya bakhátakon a bogarak probléma nélkül átkeltek (Gordon és McKinlay, 1986), a bokros sövények az egyedek mozgását lelassították (Mauremooto et al., 1995), ez utóbbit igazolják Thomas et al. (1998) eredményei is, ahol a *P. melanarius* nem szívesen kelt át a táblákat elválasztó sövényen. Welling 1990-es vizsgálataiban egy 3 méter széles aszfaltozott út a bogarak terjedését jelentősen lelassította.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

A célkitűzések megvalósítására irányuló kísérletek 1997-től 2002. végéig, laboratóriumi körülmények között, illetve szabadföldön zajlottak. A laboratóriumi kísérletek helyszíne 1997-98-ban Skóciai Agrártudományi Egyetem (Scottish Agricultural College – SAC) Edinburgh-i Növényvédelem Tanszéke (Department of Crop Protection Edinburgh), illetve 1999-2002-ben a Wageningeni Egyetem (Wageningen University and Research Centre) Rovartani Tanszéke (Laboratory of Entomology) volt. A szántóföldi kísérletek 2002. évben a Wageningeni Egyetem kísérleti területein zajlottak. A kísérletek időbeli sorrendje technikai okok miatt nem mindig követte a célkitűzések sorrendjét.

A kísérletek logikáját és egymásra épülését az 4. ábra szemlélteti.

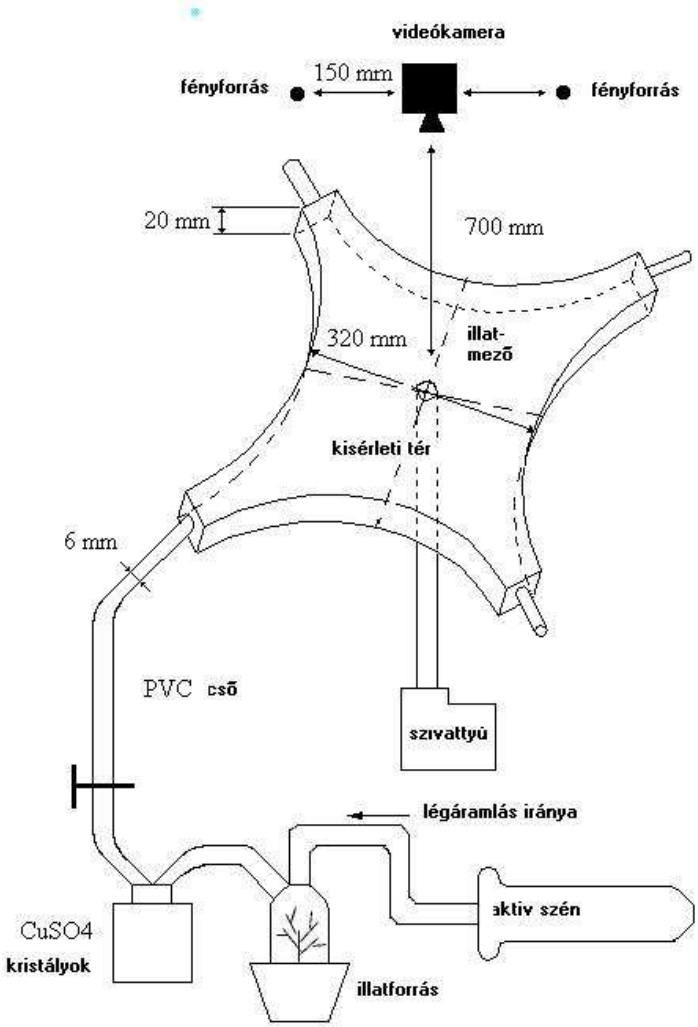


4. ábra: A kísérletek illeszkedése a köztestermesztés elméletrendszerébe. Az ábra a 3. ábra alapján készült, és csak a dolgozatban szereplő kísérletekben vizsgált tényezőket szemlélteti. A 3. ábrához képest újdonság az attraktáns-arresztáns olfaktorikus ingerek jelenléte. A zárójelben szereplő számok a kapcsolódó célkitűzés sorszámát jelölik.

3.1. A *P. melanarius* élőhelyválasztását befolyásoló kémiai hatások vizsgálata

A kísérletek során a Vet és munkatársai (1983) által leírt olfaktométer egy módosított változatát használtam fel. Az olfaktométer jellemzői az alábbiak voltak (lásd 5. ábra):

- kísérleti tér magassága: 20 mm
- legkisebb szélesség: 320 mm
- bevezető PVC csövek belső átmérője: 6 mm
- a levegő áramlását a bevezető PVC csöveken elhelyezett fém csavar szabályozta. A légáramlás sebességét áramlásmérő (GAP England) felhasznásásával mértem. A légáramlás sebességét úgy állítottam be, hogy az olfaktométerben négy egymással érintkező, örvénymentes áramlási mező jöjjön létre. Az áramlási mezőket szárazjég segítségével tettem láthatóvá. Az így nyert áramlási sebesség 0,35 liter-perc volt (valamivel magasabb, mint a Vet és munkatársai (1983) által leírt 0,3 liter/perc).
- a levegő először aktív szén szűrőn haladt át, ami kiszűrte az esetlegesen jelen lévő illatanyagokat; a kezelésben szereplő illatanyagok felvétele után $CuSO_4$ kristályok biztosították a kísérleti térbe érkező levegő egyenletes páratartalmát
- a négy darab bevezető PVC cső, illetve a kivezető cső nyílását műanyag hálóval szigeteltem, így a bogarak nem hagyhatták el a kísérleti teret a csöveken keresztül
- a bogarak mozgását videokamera (Sony CCD-Iris) segítségével követtem. A kamerát a kísérleti tér középpontja fölött, 700 mm magasságban helyeztem el. A kísérleteket videokazettán rögzítettem (Panasonic Time Lapse Video Casette Recorder AG 6040). Ugyanakkor a bogarak mozgását monitoron is követtem, és az Observer program (Noldus Information Technology 1993) segítségével elemeztem.
- a kísérleti teret fekete szövetből készített sátor vette körül, ami kizárta a külső fényforrások zavaró hatását. A kísérleti tér egyenletes megvilágítását (145 lux, a bogarak szintjén) két 30 wattos fénycső biztosította, az alap feletti 700 mm-es magasságban.



5. ábra: Az olfaktométer sematikus rajza

Az elemzésre kerülő paraméter az a másodpercekben mért idő volt, amit a bogáregyedek egy-egy illatmezőben eltöltöttek.

3.1.1. Ép növények illatanyagainak hatása a *P. melanarius* viselkedésésre

Kísérleti elrendezés

A kísérletek a Skót Agrartudományi Egyetem Edinburgh-i Növényvédelem Tanszéken 1996-ban megkezdett vizsgálatok folytatását biztosították.
A kísérletek során az illatmezőket sértetlen káposzta (cv. Greyhound) és fehérhere (cv. Grassland Huia) növények biztosították, melyeket üvegházban, természetes fényviszonyok között, komposzt (John Innes Soil Based Compost, sterilizált, vetéshez és palántázáshoz) felhasználásával, magról neveltem. Természetes, illetve

mesterséges trágyázást nem alkalmaztam, a növényeket heti három alkalommal öntöztem.

A káposzta illatmezőt biztosító növényeket 12.5 cm átmérőjű műanyag cserepekben neveltem, egy cserépbe két növény került. A fehérhere illatmezőt ugyanilyen méretű cserépben nevelt 15-20 fehérhere növény biztosította. A fehérhere és káposzta kombinált illatmezőt egy cserépben együtt nevelt két káposzta és 15 fehérhere növény segítségével hoztam létre. A káposztanövények a kísérletek időpontjában 3 pár valódi levéllel rendelkeztek, ez a vetés utáni ötödik hétnek felelt meg. A kísérletekben felhasznált fehérhere növények kora szintén a vetéstől számított 5 hét volt, ebben az időpontban a növények magassága körülbelül 10 cm volt. A fehérhere – káposzta kombinációt egy héttel korábban vetettem, mert a növények fejlődése együtt nevelve lassabb volt.

A *P. melanarius* egyedeket a Skót Agrártudományi Egyetem egyik gyepgazdálkodási területén (Bush Estate, UK O. S. Sheet No: 65, Grid Ref.: 243638), száraz talajcsapdákban gyűjtöttem, július – október hónapokban. A csapdákat heti rendszerességgel ürítettem. A bogarakat egyedileg, petri csészékben, nedves szűrőpapíron, természetes fényviszonyok között tartottam (23 C, 75% páratartalom), és macskaeledellel tápláltam. A bogarak nemét Holliday (1977) módszerével, szén-dioxiddal történő kábítás utáni genitália vizsgálattal határoztam meg.

A bogarakat egyenként figyeltem meg, egy bogár csak egyszer szerepelt a kísérletekben. Az állatokat a kísérletek megkezdése előtt 24 órán át éheztettem. A kísérleti térbe helyezés előtt az egyedeket szén-dioxiddal enyhén elkábítottam. Egy-egy kísérleti futam időtartama 30 pec volt, attól az időponttól számítva, mikor az egyed mozgásképességét visszanyerte. A kísérleti teret minden futam után 80%-os alkohollal fertőtlenítettem.

A tiszta levegővel végzett kontroll kísérletek után három kísérleti fázis következett.

Az első fázisban három illatanyagot teszteltem, 20 hím és 20 nőstény egyed felhasználásával. Az olfaktométer negyedeiben káposzta, fehérhere és kombinált káposzta-fehérhere illatmezőket hoztam létre, a negyedik negyed nem tartalmazott növényi illatmezőt, itt egy cserép komposztot használtam fel (a cserép és a komposzt típusa ugyanaz volt, mint amit a növények nevelése során alkalmaztam). Az illatmezők relatív pozícióját minden 5 kísérleti futam után megcseréltem.

A második fázisban a fehérhere illatanyagainak hatását vizsgáltam. Az olfaktométer négy karja közül kettőben fehérhere növények szerepeltek, kettőben pedig komposzt. Ezt az elrendezést azért választottam, mert az előzetes szántóföldi kísérletek (Armstrong és McKinlay, 1994) alapján feltételeztem a bogarak vonzódását a fehérhere illatanyagaihoz. Ebben az elrendezésben az illatnyagokra egyáltalán nem reagáló egyedeknek csak 25%-a tölt több időt véletlenszerűen a növényi illatmezőben, míg 2 fehérhere – 2 komposzt illatmező esetén ez az arány 50% lenne. A vizsgált egyedek száma 20 nőstény és 19 hím volt.

A harmadik fázisban a káposzta illatnyagai kerültek tesztelésre. Itt az olfaktométer két karja káposzta növényeket, a másik két kar pedig komposztot

tartalmazott, mivel nem állítottam fel előzetes hipotézist a káposzta illatanyagainak hatására vonatkozóan. A harmadik fázisban 20 hím, illetve 20 nőstény egyedet használtam fel.

A kísérletben szereplő bogarak viszonylag alacsony száma az alacsony csapdázási hatékonyság eredménye volt.

Statisztika

Mivel az adatok nem követtek normális eloszlást, a statisztika során a Randomizációs Módszert alkalmaztam (Randomization Test, Genstat 5 Release 3.1. Copyright 1994, Lawes Agricultural Trust (Rothamsted Experimental Station)). A tiszta levegővel végzett kontroll kísérletek eredményeit a Kruskall-Wallis teszt segítségével elemeztem (SPSS 10.0 for Windows).

3.1.2. Természetes, illetve mechanikai úton károsított növények hatása a *P. melanarius* viselkedésére

Kísérleti apparátus és elrendezés

A kísérletek 1998-ban zajlottak. A kísérletekben használt olfaktométer felépítése, illetve a bogarak gyűjtése és tartása megegyezett a 3.1.1. pontban leírtakkal. Ez a kísérlet fokozottabb csapdázási erőfeszítést igényelt a nagyszámú kísérleti állat miatt, ezért további száraz talajcsapdák kerültek kihelyezésre egy másik területen (Hill Field – UK Ordnance Survey Sheet No: 65, Grid ref.: 245655)

A kísérletek során káposztanövényekkel dolgoztam, a növények nevelési körülményei megegyeztek a 3.1.1. pontban leírtakkal. A kísérletek előtt a növények különböző károsításnak voltak kitéve.

A "természetes károsítás" során felszabaduló illatanyagok tesztelésében felhasznált növényeken (2 növény/cserép) a kísérletek kezdetét megelőző 5 órában a nagy *káposztalepke (Pieris brassicae*) harmadik stádiumú lárvái táplálkoztak.
Ezután az első fázisban a hernyókat és ürüléküket eltávolítottam a növényekről, mielőtt az olfaktométerbe kerültek volna. A második fázisban a hernyók és termékeik a növényen maradtak. Mindkét esetben az olfaktométer egy karja károsított növényeket, a másik három kar pedig komposztot tartalmazott. 5 kísérleti futam után a növényeket újabbakra cseréltem, ezeken természetesen a megelőző öt órában szintén hernyók táplálkoztak.

A "mechanikai károsítás" –t úgy idéztem elő, hogy a hernyók kártételét egy közepesen károsított növényről papíron rögzítettem, majd ugyanolyan mintában a káposztanövényeket ollóval "károsítottam". Az olfaktométer ebben az esetben is egy karban károsított növényeket, három karban pedig komposztot tartalmazott.
Mindhárom fázisban 20 hímet és 20 nőstényt futtattam, egy-egy kísérleti futam 30 percig tartott. Az illatmezők relatív pozícióját minden 5 kísérleti futam után megcseréltem.

A megfigyelésékben használt eszközök és a bogarak előkészítése megegyezett a 3.1 és 3.1.1. pontokban leírtakkal.

Statisztika

Mivel az adatok nem követtek normális eloszlást, a Kruskall – Wallis tesztet alkalmaztam (SPSS 10.0 for Windows).

3.1.3. Fajtársak illatanyagainak hatása a *P.melanarius* viselkedésére

Kísérleti apparátus és elrendezés

A kísérletek 1998-ban zajlottak. A kísérletekben használt olfaktométer felépítése, illetve a bogarak gyűjtése és tartása megegyezett a 3.1.1. pontban leírtakkal. A csapdázási erőfeszítésre vonatkozó bekezdés megegyezik a 3.1.2. pontban említettekkel.

Az alábbi vizsgálatokat végeztem el:

1. hím *P. melanarius* egyedek illatanyagainak hatása hímekre
2. hím *P. melanarius* egyedek illatanyagainak hatása nőstényekre
3. nőstény *P. melanarius* egyedek illatanyagainak hatása nőstényekre
2. nőstény *P. melanarius* egyedek illatanyagainak hatása hímekre

A kísérletek során az olfaktométer három karja egy – egy műanyag cserepet tartalmazott, a cserepekben nedves szűrőpapírt helyeztem el, ugyanabból a típusból, mint amelyiken a bogarakat eredetileg tartottam. Az olfaktométer negyedik karjában egy olyan cserepet helyeztem el, mely nedves szűrőpapíron öt *P. melanarius* egyedet tartalmazott, ezek neme megfelelt a fentiekben felsorolt vizsgálatok által megkövetelteknek. A cserép műanyag fala kellően magas és sima volt ahhoz, hogy a bogarak kiszökésést megakadályozza. A bogarakat a kísérlet előtt ad libitum tápláltam, hogy agresszivitásukat a lehetséges minimumra csökkentsem. Az egyedeket a kísérletek folyamán rendszeresen ellenőriztem, amennyiben az egyedek agresszív viselkedést mutattak, az egész csoportot a cseréppel együtt eltávolítottam, és egy új cserépben másik csoportot helyeztem az olfaktométerbe.

Az első három kísérleti fázisban 20-20 egydedet vizsgáltam, a negyedik kísérleti fázisban, mivel a hímek határozott reakciót mutattak a nőstények illatanyagainak jelenlétében, a kísérletet még 20 egyeddel megismételtem. Egy-egy kísérleti futam 30 percig tartott. Az illatmezők relatív pozícióját minden 5 kísérleti futam után megcseréltem.

A megfigyelésékben használt eszközök és a bogarak előkészítése megegyezett a 3.1.1. pontban leírtakkal.

Statisztika

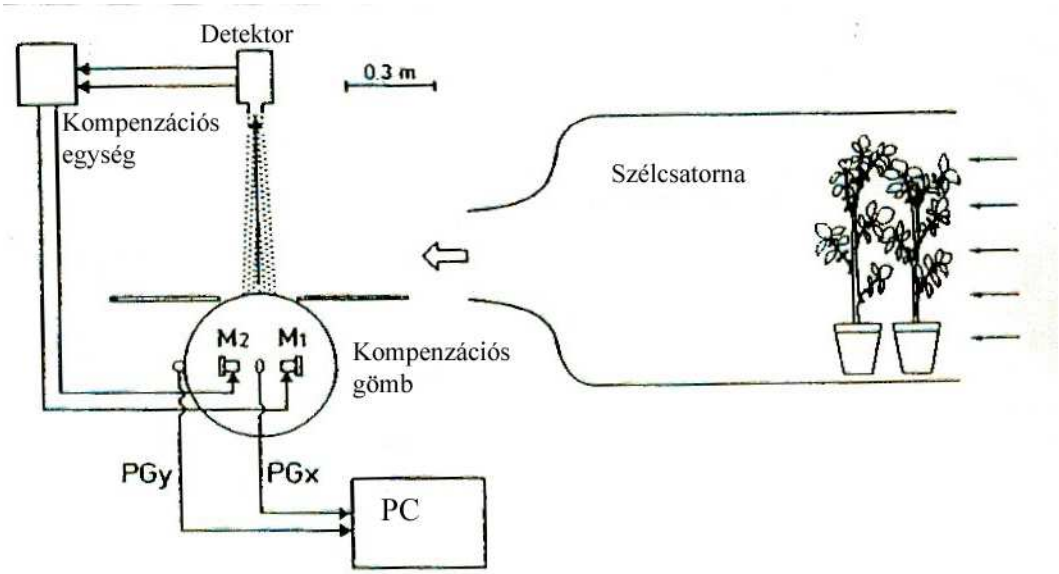
Mivel az adatok nem követtek normális eloszlást, a Kruskall – Wallis tesztet alkalmaztam (SPSS 10.0 for Windows), a 4. kísérleti fázisban a kétszer 20 egyed eredményeit összevontam. Páronkénti összehasonlításra a Mann-Whitney U teszet használtam (SPSS 10.0 for Windows), szekvenciális Bonferroni korrekció alkalmazása mellett (kézi kalkuláció, Microsoft Excel 2000).

3.2. A *P. melanarius* mozgáskarakterisztikájának általános vizsgálata

Kísérleti apparátus

A vizsgálatok 1999-ben, a Wageningeni Egyetem Rovartani Tanszékén, laboratóriumi körülmények között zajlottak. A vizsgálatok során mozgás kompenzátort ("locomotion compensator" (Thiery és Visser, 1986)) használtam, alacsony áramlási sebességű szélcsatornával kombinálva (6. ábra).

A kompenzátor működési elve azon alapszik, hogy a kompenzációs gömb legfelső pontjára helyezett rovar elmozdulását egy detektoron (kamerán) keresztül a kompenzációs egység érzékeli, és a gömböt a hozzá csatlakozó két motor segítségével az ellenkező irányba elforgatja (kompenzál), tehát a rovar relatív pozíciója ugyanaz marad (azaz a rovar, mozgásának irányától függetlenül, mindig a gömb legfelső pontján található). A számítógép két impulzus generátoron keresztül, a kompenzációs elmozdulás alapján a mozgás alapvető jellemzőiről adatokat gyűjt és tárol. A kompenzátor, a szélcsatorna jellegéből adódóan, csak választási lehetőség nélküli ("no choice") tesztek végrehajtására alkalmas, azaz egyszerre csak egy illatanyag mozgásjellemzőkben kifejezett hatásait méri. Az alapvető mozgásjellemzők összefoglalását és magyarázatát a 1. táblázat tartalmazza.



5. **ábra**: A mozgáskompenzátor sematikus rajza. M1, M2: kompenzációt biztosító motorok, PGx, PGy: impulzusgenerátorok, a nyíl a légáramlat irányát jelöli.

1. táblázat: A mozgáskompenzátor segítségével nyerhető, mozgást jellemző adatok felsorolása és magyarázata

Mozgásjellemző	*Magyarázat*	*Elméletileg felvehető érték és mértékegység*
Vektorhossz (“vector length”)	A mozgás kezdő és végpontjának távolsága	0-∞, mm
Szél ellenében megtett út (“upwind length”)	A mozgás kezdőpontjából a szélcsatorna bevezető nyílása irányában megtett út	0-∞, mm
Összesen megtett út (“track length”)	A mozgás kezdő és végpontja között megtett összes út	0-∞, mm
Inaktív periódus (“zero moves”)	Az 1mm/s sebességnél lassabb mozgást mutató másodpercek összege	0-∞, sec.
Mozgás egyenessége (“total straightness”)	Vektorhossz:Összesen megtett út	0-1*
Széllel szembeni fixáció (“upwind-fixation”)	Szél ellenében megtett út: Összesen megtett út	-1és1 között**

* : a mozgás az 1-es értékhez közelítve egyre egyenesebb vonalú

** : attrakció: 0.5 és 1 közötti értékek, repellens hatás: –0.5 és –1 közötti értékek

A beérkező légáramlat aktív szén szűrőn haladt át, és a növényeket tartalmazó téren átjutva, mint többé-kevésbé lamináris áramlat érkezett a kompenzátorhoz. A levegő áramlási sebessége 0.6 m/s volt. A megfigyeléseket sötétben, infravörös kamera segítségével végeztem. (Ez azt jelentette, hogy a növényeket tartalmazó tér sem kapott megvilágítást.) A kompenzátor közvetlen környezetetét fekete drapéria zárta el, mely kiküszöbölte az esetleges külső fényforrások hatását. A berendezés önálló légterű, fekete falú és mennyezetű helységben volt elhelyezve, mely a kísérletek során a külvilággal csak a légcsatornán keresztül volt kapcsolatban.

Kísérleti elrendezés

A kísérletekhez a bogarakat Wageningen határában, a Rajna árterében gyűjtöttem, száraz talajcsapdákban, június-szeptember hónapokban. A csapdázott bogarak száma erős ingadozást mutatott, de általában véve nagyon alacsony volt. A csapdákat heti rendszerességgel ürítettem. A bogarak tartása megegyezett az előző pontban leírtakkal. A kísérletek megkezdése előtt a bogarakat 24 óráig éheztettem. A bogarak szárnyfedőjére a kísérletek megkezdése előtt egy órával kisméretű, speciális fényvisszaverő tulajdonságokkal bíró, öntapadós papírdarabot illesztettem, ami a detektor hatékonyságát növelte. A vizsgálatok során egy bogarat csak egyszer használtam fel.

A kísérletekben bimbóskel és fehérhere növényeket használtam. A 8 hetes bimbóskel növényeket a Wageningeni Egyetem Kísérleti Gazdaságából (UNIFARM, Wageningen) szereztem be, a növények 12.5 cm átmérőjű műanyag cserepekben érkeztek. Sajnos a vizsgálatok során nem állt módomban magról termesztett, ellenőrzött állapotú és korú fehérhere növényeket felhasználni. A fehérhere növényeket egy közeli, vegyszeres kezelésben nem részesülő gyepterületen gyűjtöttem. Az indákat feldaraboltam, 10-10 gyökeres darabot (a rajtuk lévő, 3-4 leveles növénnyekkel) a bimbóskel növényekével megegyező méretű cserepekbe ültettem, és a kísérletek megkezdése előtt két hétig fűtetlen üvegházban erősödni hagytam. Vegyesen nevelt növények esetében 6 hetes bimbóskel növények cserepébe helyeztem el 10-10 gyökeres inda-darabot, ezeket a növényeket is két hétig hagytam erősöni, tehát a kísérletekben mindig azonos korú növények szerepeltek. A fehérhere növények nagy részét valamilyen gombabetegség (valószínűleg hererozsda) támadta meg, ami jelentős levélvesztéssel járt.

A kísérleteket két kontroll kísérlet (kompenzátoros vizsgálat légcsatorna működése nélkül és légcsatorna bekapcsolásával, de tiszta levegővel) előzte meg. Ezután három kísérleti fázis következett. Mindhárom fázisban a kezelésnek megfelelő növényből illetve növénykombinációból kilenc cserépnyit helyeztem el a szélcsatornában. Az első fázisban a bogarak mozgását fehérhere illatanyagainak jelenlétében vizsgáltam. Ebben a fázisban 20 nőstény és 29 hím egyedet használtam fel. A második kísérleti fázisban bimbóskel növények illatanyagait teszteltem. Összesen 17 nőstény illetve 21 hím bogár mozgásjellemzőit mértem

meg. A harmadik fázisban együtt nevelt fehérhere és bimbóskel növények illatanyagait vizsgáltam, 38 nőstény és 41 hím bogár futtatásával.

Statisztika

Az eredmények elemzése során nem transzformált adatokat használtam fel. Összehasonlítottam a növények, illetve az ivar hatását az egyes mozgásjellemzőkre, ezenkívül analízist végeztem a növények és az ivar esetleges interakcióinak vizsgálatára (General Linear Model, Univariate Anova, (SPSS 10.0 for Windows) a növénytípus és az ivar mint fix változók szerepeltek). A növények hatásának összehasonlítására a Tukey poszt-hoc tesztet használtam (SPSS 10.0 for Windows).

3.3. A *P. melanarius* élőhelyválasztását befolyásoló struktúrális és mikroklimatikus hatások vizsgálata köztestermesztéses rendszerekben

3.3.1. Csapdázás

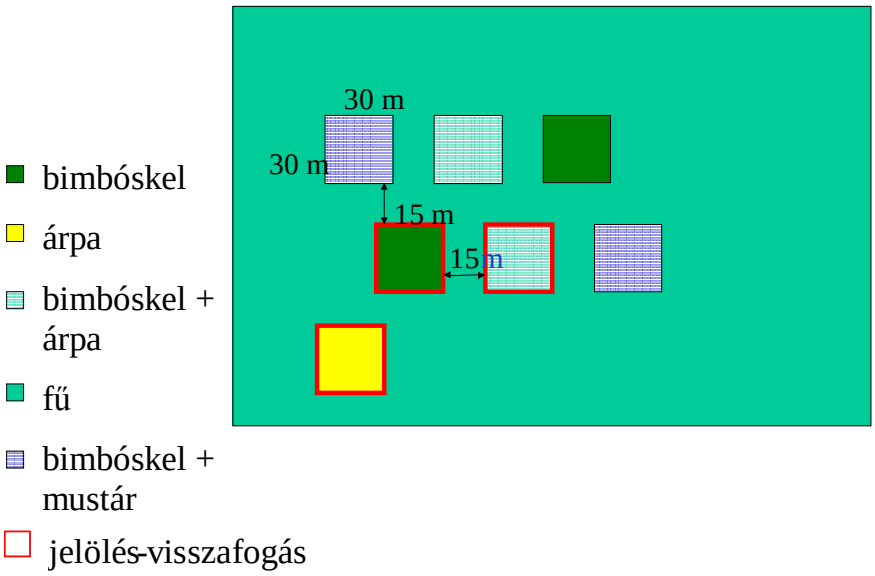
A vizsgálatok 2002-ben zajlottak. A kísérleti parcellák Wageningeni Egyetem Rovartani Tanszékének két kísérleti területén, (Achterberg és Wageningen Hoog települések mellett) kerültek kialakításra, az "Enhanced biodiversity of arthropod natural enemies for sustainable control of herbivores" (T. Bukovinszky, J. C. van Lenteren, L. E. M. Vet, M. Dicke, J. J. van Loon, W. van der Werf, S. B. J. Menken, L Raijmann, W. K. R. E. van Wingerden, C. Booij, project no. 690079) projekt keretében ("Természetes ellenségek biodiverzitásának fokozása a kártevők elleni fenntartható védekezés érdekében"). A kísérleti parcellák elrendezését a 7ab. ábrák szemléltetik. Az achterbergi területet két oldalról földutak, egy oldalról sövény, egy oldalról pedig egy csatorna szegélyezte. A Wageningen Hoog-i területet három oldalról erdő, egy oldalról pedig egy aszfaltozott út illetve ennek füves – bokros szegélye határolta.

Mindkét területen két bimbóskel parcella, két bimbóskel – árpa köztestermesztéses parcella, két bimbóskel – fekete mustár köztestermesztéses parcella és egy árpa parcella helyezkedett el ("kezelések"), egy – egy parcella 30*30 métert foglalt el. A parcellák minimális távolsága 15 méter volt, a parcellákat *Lolium* fajokból álló gyep vette körül. Mindkét terület több éve folyamatosan a köztestermesztéssel kapcsolatos kutatások helyszíne. A 2000-es és 2001-es években a területeken szintén bimbóskelt és árpát termesztettek, füvesített izolációs sávokkal. Az évek során az egyes parcellák elhelyezkedése változik, de egyes foltokban átfedés lehetséges, a változó parcellaméretek miatt. A Wageningen Hoog-i területen ennek hatására helyenként erős Plasmidiophora fertőzés tapasztalható.

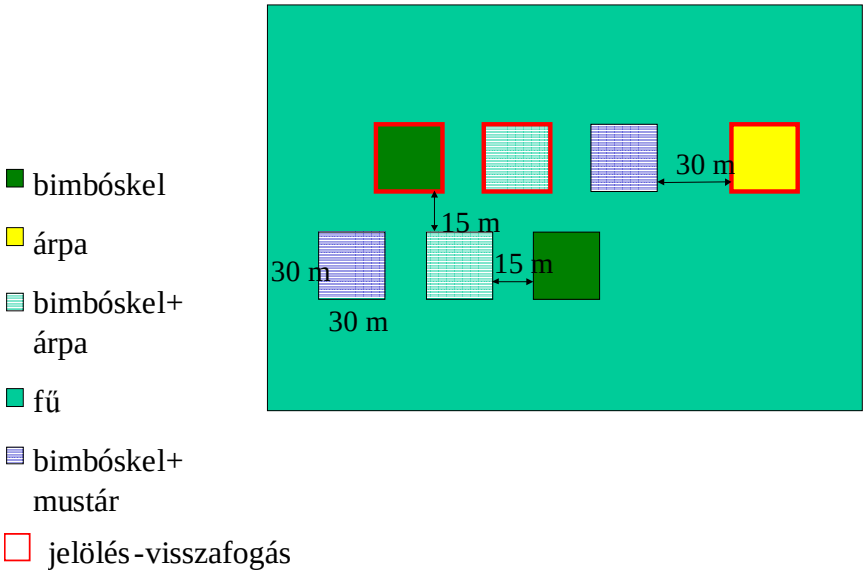
A bimbóskel növények palántázása a május 20-val kezdődő héten zajlott, és összesen három napot vett igénybe. A sortáv 75 cm., a tőtáv 50 cm. volt. A palántázást közvetlenül megelőzte az árpa és a fekete mustár vetése a

köztestermesztéses parcellákban, ez az időbeli elrendezés biztosítja, hogy a nagymértékben kompetitív árpa, illetve mustár nem hátráltatja a bimbóskel palánták kezdeti fejlődését és nem súlyosbítja a palántázáskor amúgy is jelentkező sokkhatásokat. A köztestermesztéses parcellák elrendezése a bimbóskel szempontjából az additív rendszert követte, azaz a bimbóskel monokultúra parcellákhoz képest a köztestermesztésben a bimbóskel növények száma és elrendezése ugyanaz volt, a köztes növények pedig a bimbóskel sorok közé kerültek (lásd 1. ábra). Az árpa monokultúra parcellákat gabona-sortávval (12.5 cm.) vetették. A köztestermesztéses parcellákban az árpa a bimbóskel sorok között, három sorban helyezkedett el (1.kép). A mustár vetési paraméterei megegyeztek az árpáéval. Mind az árpa, mind a mustár csíranövények a vetés után körülbelül egy héttel jelentek meg a parcellákban. A parcellákat körülvevő füves sávokat az árpával és mustárral egy időben vetették.

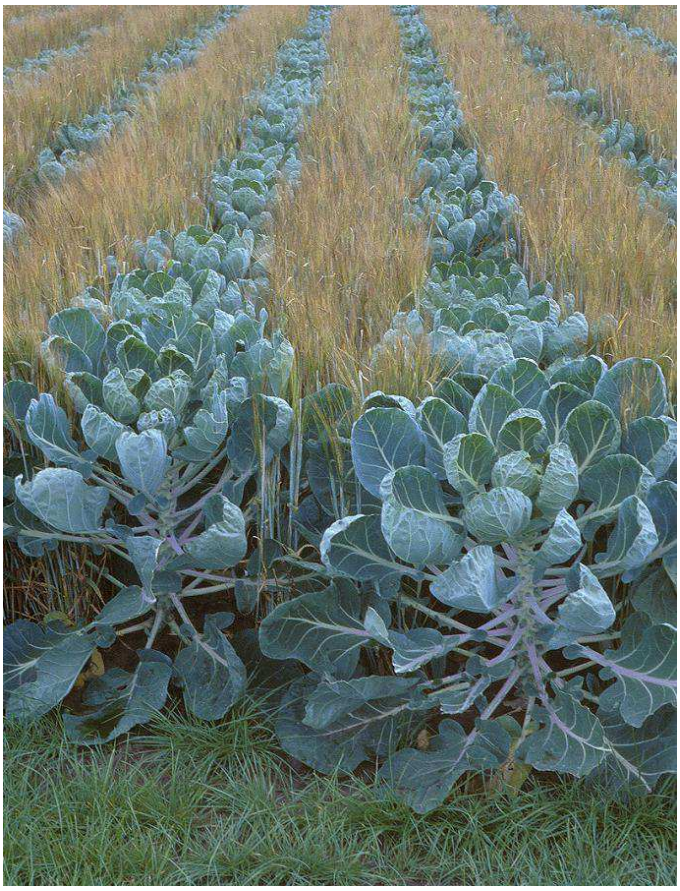
A parcellák semmiféle kémiai kezelésben nem részesültek, a gyomirtást mechanikai eszközökkel végezték. A parcellákban végzett munkák összefoglalása a 2. táblázatban található.



7a. ábra: A kísérleti terület elrendezése Achterbergben

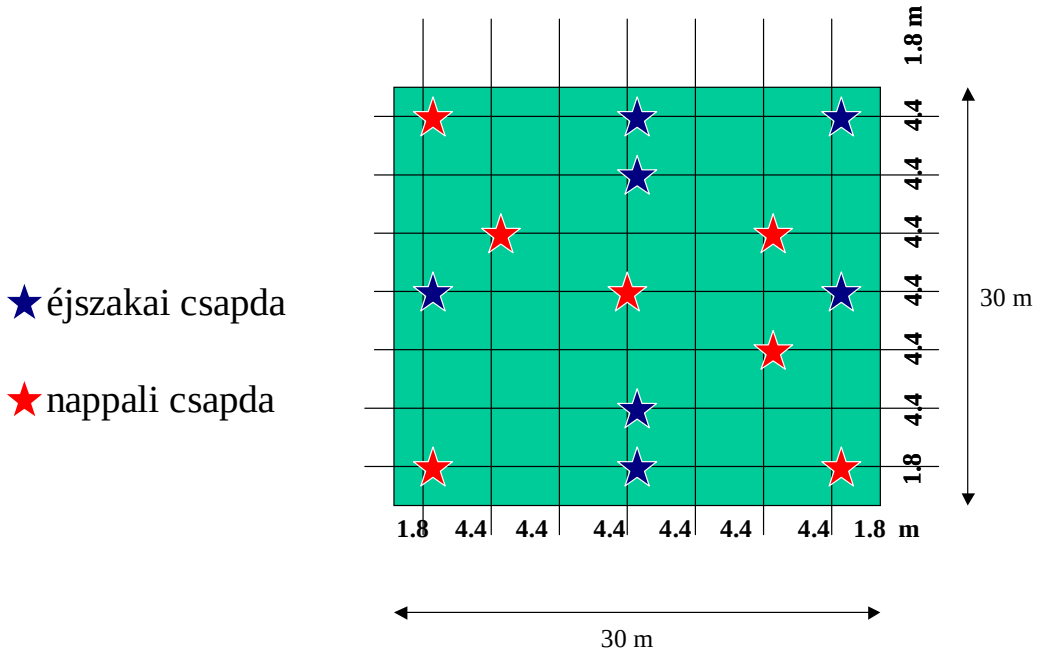


7b. ábra: A kísérleti terület elrendezése Wageningen Hoogban



1. kép: Árpa és bimbóskel additív rendszerű köztestermesztéses parcellája

Minden parcellában 14 csapdát helyeztem el. A csapdákat (a 3.4.2. kísérlet csapdáival együtt) a május 25. és 27. közötti időszakban ástam be, a beásást az achterbergi területen a csókák kártétele miatt meg kellett ismételni. A csapdák pozícióját a 8. ábra szemlélteti. A csapdák felét (7 db.) adott területen, adott növényzettípus egyik parcellájában véletlenszerűen nappali csapdának, másik felét pedig éjszakai csapdának jelöltem ki, ugyanezen a területen és növényzettípusban a másik parcellában a csapdák nappali-éjszakai jellege fordítva volt meghatározva. Ez alól kivételt képezett az árpa, melyből területenként csak egy parcella állt rendelkezésre. A nappali csapdák a szezon kezdetén reggel fél kilenctől este hét óráig voltak megnyitva, az éjszakai csapdák pedig este hét órától reggel fél kilencig. Egy-egy kísérleti ciklus vasárnap este kezdődött az éjszakai csapdák nyitásával, és péntek este, a nappali csapdák zárásával ért véget, egy csapdázási ciklus tehát öt teljes napot fedett le. A csapdázási szezon 2002. június 2-án kezdődött és 2002. szeptember 27-én fejeződött be.



8. ábra: Csapdák elrendezése a parcellákon belül a 3.3.1. kísérletben

A szezon végének közeledtével az éjszakai csapdák nyitását folyamatosan előbbre kellett hozni, hogy naplemente előtt egy órával már nyitva legyenek. Megjegyzendő, hogy a csapdák nyitvatartása természetesen így sem követte pontosan a nappalok és éjszakák váltakozását; mivel a *P. melanarius* a tudományos közvélemény szerint túlnyomóan éjszakai életmódot folytat, az éjszakai csapdák nyitvatartását igyekeztem úgy időzíteni, hogy az lehetőleg a teljes éjszakát, ideértve a szürkületi és hajnali periódust is, lefedje.

A csapdák ölőanyagot nem tartalmaztak. A csapdákat hetente egyszer, a pénteki napokon ürítettem. Mivel ebben a vizsgálatban felhasználtam a következő pontban (3.4.2) szereplő kísérlet parcelláit is, ezért a jelölés – visszafogás alapú kísérletek idején, illetve az azt követő héten a csapdázás szünetelt. A csapdázási időszakban 17 hétből így összesen 11 hét fogási eredményei álltak rendelkezésemre.

Statisztika

Az achterbergi területen valamilyen rovarevő emlős – valószínűleg sün – az egyik árpa+bimbóskel köztestermesztéses parcellában lévő csapdákat rendszeresen kinyitogatta és fosztogatta, ezért ezt a parcellát az elemzésből ki kellett zárni.
Az eredmények értékelése során összehasonlítottam

– az Achtebergben és Wageningen Hoogban kapott csapdázási adatokat – terület hatása a bogarak eloszlására

– az egyes kezelésekben kapott csapdázási adatokat – növényzet hatása a bogarak eloszlására
– a nappali és éjszakai csapdákban kapott adatokat – napszak hatása a bogarak aktivitására
– a nappali és éjszakai csapdák által fogott egyedek arányát a kezelések függvényében – növényzet hatása a bogarak napi aktivitásra

Az eredmények összehasonlítása során a 11 csapdázási hét terület, növénytípus, parcella és éjjeli-nappali jelleg szerint összesített, ln transzformált adatait használtam (General Linear Model, Univariate Anova (SPSS 10.0 for Windows) a terület, a növénytípus, és a csapdajelleg mint fix faktorok, a parcella mint random faktor szerepelt). A növényzettípusok összehasonlítására a Tukey poszt hoc tesztet használtam (SPSS 10.0 for Windows).

Az eredmények ezenkívül az egyes területekre és kezelésekre megszerkesztett aktivitási görbéket is tartalmazzák.

2. táblázat: A csapdázásos vizsgálatokban (3.3.1) illetve a jelölés-visszafogáson alapuló kísérletekben (3.3.2.) szereplő parcellákon végzett munkák összefoglalása

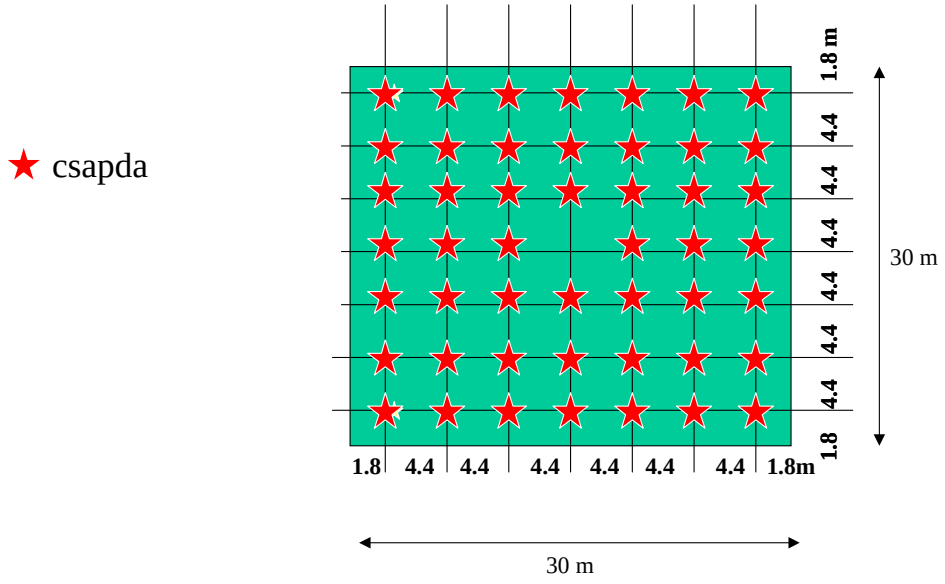
parcella	*kezelés*	*dátum (2002-es év)*
összes	a 2001-es évi kísérletek növényi maradványainak betárcsázása	január második hete
összes	szántás	március első hete
összes	szervestrágyázás (sertéstrágya)	március harmadik hete
összes	meszezés	március negyedik hete
összes	kultivátorázás	április negyedik hete
összes	kultivátorozás	május második hete
árpa, árpa-bimbóskel közt., mustár-bimbóskel közt.	vetés	május harmadik hete
bimbóskel, árpa-bimbóskel közt., mustár-bimbóskel közt.	palántázás	május harmadik hete
bimbóskel, árpa	kultivátorozás	június harmadik hete
árpa-bimbóskel közt., mustár-bimbóskel közt.	kézi kapálás	július második hete
bimbóskel, árpa-bimbóskel közt., mustár-bimbóskel közt.	kézi kapálás	augusztus második hete
árpa	gyomlálás	augusztus második hete
mustár-bimbóskel közt.	mustár visszavágása	augusztus első hete

3.3.2. Jelölés - visszafogás alapú kísérletek

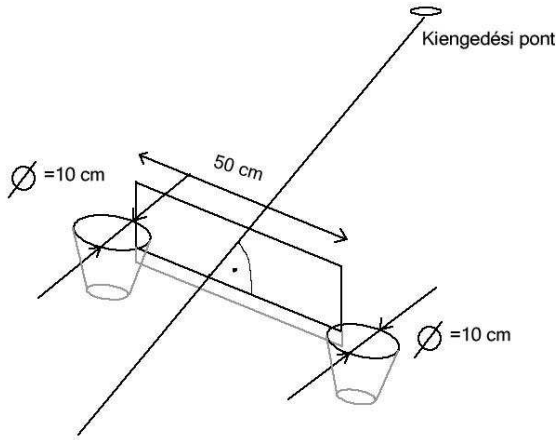
A vizsgálatok 2002-ben zajlottak. A kísérleti területek leírása megegyezik a 3.3.1. pontban leírtakkal. A kísérleti parcellák elrendezését a 7ab. ábrák szemléltetik.

Mindkét területen három parcellát használtam fel a kísérlet céljaira: egy bimbóskel parcellát, egy bimbóskel-árpa köztestermesztéses parcellát és egy árpa parcellát. Ezek a parcellák a csapdázásos vizsgálatokban is szerepeltek, méretük és kezelésük tehát megegyezik az ott leírtakkal (3.3.1. pont).

Minden parcellában 48 csapdát helyeztem ki, 7*7-es rács elrendezésben, a középső rácspont (= kiengedési pont) üresen hagyásával (a 3.3.1. kísérletben ebben a pontban egy csapda volt elhelyezve, melyet a 3.3.2. kísérlet időtartama alatt lefedve tartottam). A rács szerkezetét és méreteit a 9. ábra szemlélteti.



9. ábra: Csapdák elrendezése a parcellákon belül a 3.3.2. kísérletben



10. ábra: A 3.3.2. kísérletben használt csapdák sematikus rajza

Egy-egy csapda két darab 11 cm átmérőjű, 7 cm mély, sima és átlátszó műanyag fallal bíró edényből állt, melyeket egy 50 cm hosszúságú, 20 cm széles műanyag lap kötött össze (10. ábra). Ez az elrendezés a bogarak thigmotaxisát használja ki, és javítja a csapdázási eredményeket (Durkis és Reeves, 1982). A csapdák a kiengedési pontból a lap középpontjához húzott egyenesre merőlegesen helyezkedtek el (10. ábra). A csapdaedények ölőanyagot nem tartalmaztak, az egyes kiengedések között pedig műanyag tetővel le voltak zárva, ilyenkor a műanyag lapokat is eltávolítottam a területről.

A kísérletek során kiengedett bogarakat Hollandia északi részén, az ún. Noordoost Polders övezetben csapdáztam, vöröshagymát követő első éves lucerna kultúrában, a Wageningeni Egyetem "Dr. van Loevinkhoeve" kísérleti gazdaságában, Marknesse község határában. A választás azért esett erre a területre, mert itt a *P. melanarius* inváziós fajnak számít, és rendkívül magas számban csapdázható, ezenkívül a terület növényzete nem tartalmaz bimbóskelt, illetve árpát. A bogarakat száraz talajcsapdákban gyűjtöttem, a csapdákat heti rendszerességgel ürítettem. A bogarakat nem szerint különválasztva, 20-as csoportokban, 44*29*8 cm-es dimenziókkal rendelkező műanyag tálakban tartottam, melyek alját rendszeresen nedvesített komposzt borította. A bogarakat minden nap ad libitum macskaeledellel etettem, melyet petri csésze fedélen helyeztem a tálakba, a komposzt tisztán tartása végett. A bogarak egy–egy kísérlet előtt minimum egy, maximum három hetet töltöttek fogságban. A bogarakat egyedileg jelöltem (2. kép).

2. kép: Jelölt *P. melanarius* egyed a 3.3.2. kísérletben

A jelölés céljára kódrendszert dolgoztam ki, mely információt adott az egyed neméről, a kísérlet sorszámáról és a parcelláról, amelyben az egyedet kiengedtem. A jelölést modellfúróval végeztem, az egyedek szárnyfedőjén meghatározott sorrendben mélyedéséket hoztam létre, melyeket vízben oldódó, de utána vízzel nem eltávolítható festékkel színeztem (Citadel® Colour, “Ultramarine Blue” “Terracotta” “Goblin Green” “Blood Red”). A jelölést a kiengedést megelőző két napban végeztem el.

Összesen négy kísérletet hajtottam végre (3. táblázat), az időpontokat igyekeztem úgy megválasztani, hogy azok többé-kevésbé fedjék a faj fontosabb biológiai fázisait (új nemzedék megjelenése, szaporodási időszak kezdete, szaporodási időszak vége, esetleges telelőhelyre vonulás). Az első kísérletben parcellánként 20 hím és 20 nőstény bogarat engedtem ki (a bogarak ekkor még nem voltak megfelelő számban csapdázhatóak), a további kísérletekben 40 hím és 40 nőstény egyed került kiengedésre parcellánként. Kiengedés előtt a bogarak 24 órán át nem kaptak táplálékot.

3. táblázat: Kiengedések időpontja és egyéb részletei a 3.3.2. kísérletben

kísérlet időtartama	*kiengedés*	*parcella*	*egyedszám a kiengedésben*
június 23-27.	június 23. 22:30	bimbóskel, bimbóskel-árpa közt., árpa	20 hím, 20 nőstény
július 29-augusztus 02.	július 29. 21:30	bimbóskel, bimbóskel-árpa közt., árpa	40 hím, 40 nőstény
szeptember 02-06.	szeptember 02. 20:30	bimbóskel, bimbóskel-árpa közt., árpa	40 hím, 40 nőstény
október 24-28.	október 24. 18:30	bimbóskel, bimbóskel-árpa közt.	40 hím, 40 nőstény

A kiengedés mindig az esti órákban történt (3. táblázat), az azt megelőző délután kerültek kihelyezésre a csapdákat összekötő műanyag lapok, illetve ekkor nyitottam meg a csapdarendszert. A bogarakat autóval szállítottam a helyszínre, ahhoz hasonló tálcákban, mint amelyeket a bogarak tartása során felhasználtam, a tálcák tiszta komposztot tartalmaztak. A kiengedés során gondot fordítottam arra, hogy a bogarakat a lehető legkíméletesebben kezeljem, a pánikhatást elkerülendő. A kiengedési pontban az egyedeket igyekeztem egyenletesen eloszlatni egy nagyjából egy méteres átmérőjű körben, a bogarakat a komposzttal együtt helyeztem ki a területre.

A visszafogás a kiengedést követő reggel kezdődött és három további reggelen át tartott. Egy-egy visszafogási napon, azaz négy egymást követő reggelen mindkét területen az összes csapdát ellenőriztem, és a visszafogott egyedeket, a dátum, valamint a parcella és a csapda számának feltüntetése mellett a laboratóriumba szállítottam.

Az utolsó kísérlet időpontjában (október 22 - 28.) az árpa parcellákat már nem lehetett felhasználni, mert az árpa teljesen elpusztult, és a parcellákat gyakorlatilag 100%-ban tyúkhúr (*Stellaria media*) fedte. A köztestermesztésben az elpusztult árpa struktúráját többé-kevésbé megőrizte, bár a rothadási folyamatok beindultak, és számos foltban a kihullott árpamagvak csírázni kezdtek.

Statisztika

Az achterbergi terület árpa-bimbóskel köztestermesztéses parcelláját az analízisből ki kellett zárni, a 3.4.1. pontban már említett rovarevő emlős jelenléte miatt, mert valamennyi kiengedett egyed a kiengedési nap éjszakáján ragadozás áldozatául esett (az egyedekből csak a szárnyfedők maradtak meg). Az eredmények értékelése során a négy visszafogási nap eredményeit összevontam. Összehasonlítottam

- a visszafogási arányokat a bimbóskel és árpa parcellákban Achterberg és Wageningen Hoog között (három kieresztés) – terület hatás

- a visszafogási arányokat a bimbóskel és árpa parcellákban Achterbergben (három kieresztés) – növényzet hatás
- ugyanezt hímekre és nőstényekre lebontva – ivar hatás
- a visszafogási arányokat a bimbóskel, árpa és köztestermesztéses parcellákban Wageningen Hoogban (négy kieresztés) – növényzet hatás
- ugyanezt hímekre és nőstényekre lebontva – ivar hatás
- az összesített visszafogási arányokat hímekre és nőstényekre – ivar hatás

A visszafogási arányokat binomiális adatként kezeltem (Generalised Linear Model, a binomiális adatokon logit-link funkció alkalmazásával, a páronkénti összehasonlításban a t próba felhasználásával, az egyes összehasonlításokban az idő mint fix faktor szerepelt). Az összes fent részletezett öszehasonlításban fix faktorként szerepeltek az egyes csapdák, azaz összehasonlításra kerültek az egyes csapdákban mért visszafogási arányok is. Az összesített adatok összehasonlítását a két nemre Kruskall-Wallis teszt segítségével végeztem el (GENSTAT 6.0 for Windows).

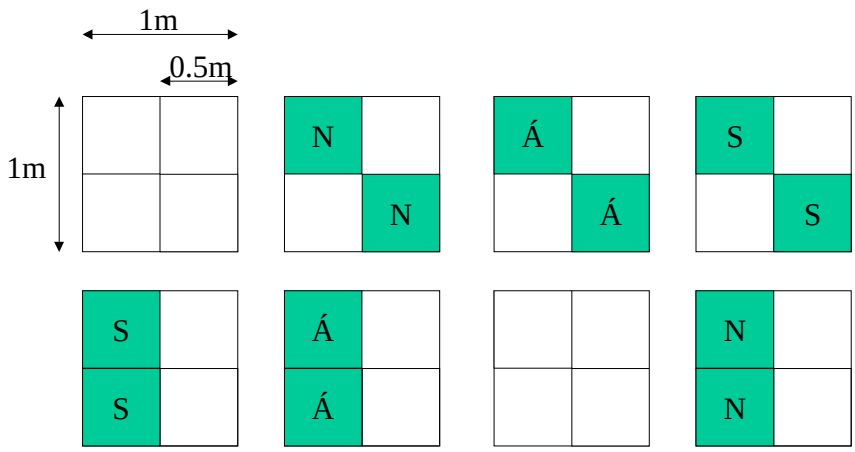
Statisztikai elemzés a csapdák pozíciójának és kiengedési ponttól való távolságának hatásáról nem készült, de a tendenciák az eredmények részletezésekor említésre kerülnek.

3.4. A *P. melanarius* tojásrakóhely-választását befolyásoló tényezők vizsgálata köztestermesztéses rendszerekben

3.4.1. Tojásrakóhely-prefenciát befolyásoló tényezők vizsgálata

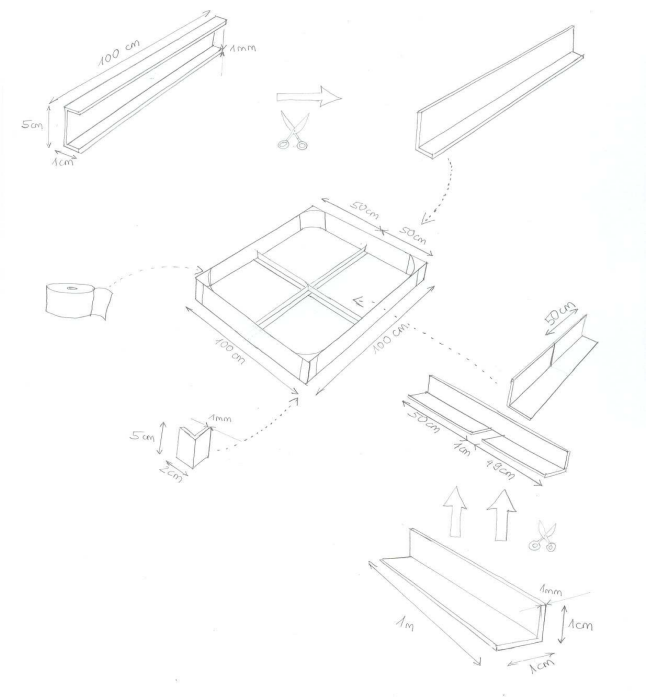
A kísérletek 2002-ben, klímakamrában zajlottak. A klímakamra beállításai követték a Hollandiában augusztus közepére, a bogarak fő szaporodási időszakára jellemző L:D és hőmérsékleti értékeket (L:D=14.5:9.5, hőmérséklet: 20 °C a világos fázisban, 16 °C a sötét fázisban, páratartalom: 70% a világos fázisban, 95% a sötét fázisban). A kísérleti elrendezést a 11. ábra szemlélteti.

A kísérleti alapegységek 1 négyzetméter területű arénák volt. Egy-egy arénát az alábbi módon készítettem el (lásd még: 12. ábra és 3ab. kép): 1x1 méteres plexiüveg lapra négy darab műanyagból készült, betonöntéshez használt C sablont ragasztottam fel nem-mérgező, illatmentesen száradó ragasztóval, ezek képezték az arénák falait. Az arénák sarkait 15x15 mm-es műanyag szegélyelemekkel erősítettem meg, a sarkokat széles ragasztószalag segítségével lekerekítettem. Az arénákat ugyanilyen szegélyelemekkel négy egyenlő részre osztottam. Az arénákban másfél cm-es rétegben homokot terítettem el, gondot fordítva arra, hogy a homok felszíne a lehető legegyenletesebb legyen. A homok használatát a tojások mérete és fehér színe indokolta, a homokból a tojások könnyebben kinyerhetők,mint a talajból (lásd később). Két negyedben kezeléseket hoztam létre, a másik kettő kontroll célját szolgálta (11. ábra).



Jelmagyarázat:
zöld mezők: kezelések, fehér mezők: kontroll
N= „nedves” Á=„árnyék” S=„struktúra”

11. ábra: A 3.4.1. kísérlet elrendezése a klímakamrán belül. Az ábra egy lehetséges kísérleti elrendezést mutat be, az arénák térbeli pozíciója hétről hétre változott. Az arénák a valóságban érintették egymást (3ab kép). További magyarázat a szövegben.



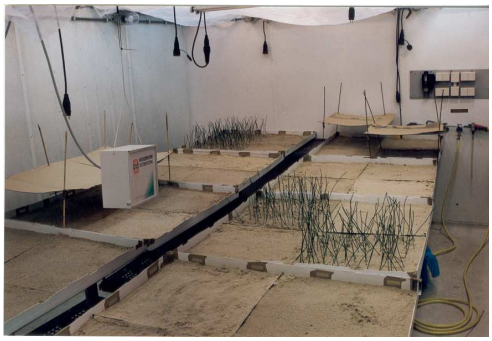
12. ábra: A 3.4.1. kísérletben felhasznált arénák méreteit és előállítását bemutató sematikus rajz

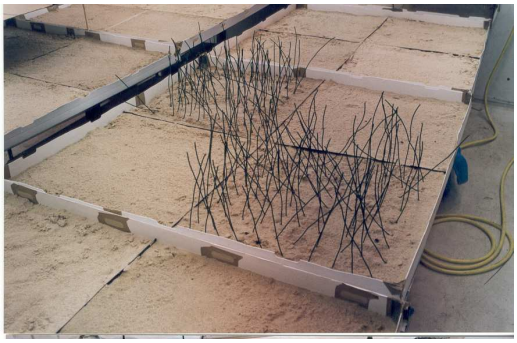
A kísérletek során három tényező hatását vizsgáltam a tojásrakásra, ezek a faktorok az árnyékoltság, talajnedvesség és a struktúráltság voltak. A kezeléseket az alábbi módon hoztam létre:

Árnyékoltság: az árnyékolt negyedek fölött 40 cm-es magasságban 50x50 cm-es kartonlap helyezkedett el, melyet négy nádpálca tartott pozícióban. (Mivel a klímakamra megvilágítása több fényforrásból származott, külön figyelmet kellett fordítani arra, hogy az árnyék pontosan a kívánt térnegyedekre essen, ezt a pálcák megfelelő szögben való rögzítésével lehetett elérni.) Ebben az esetben tehát a kezelés az árnyékolás volt, kontrollnak a normális megvilágítottságú terület számított.

Talajnedvesség: az egyes arénák két-két negyede nem kapott vizet a vizsgálatok során, mig a másik két negyed normális vízellátásban (lásd a következő bekezdést) részesült. Itt kezelésnek tekintettem a normális vízellátottságú területet, és kontrollnak a száraz területet.

Struktúráltság: az arénák "struktúrált" negyedeit úgy hoztam létre, hogy negyedenként 100 darab, nagyjából 15 centiméteres hosszúságú, műanyag szigetelésű vékony rézdrótot 10*10-es szimmetrikus rácsban ragasztószalaggal az aréna aljára rögzítettem (3ab kép). Kontrollnak számítottak a "nem struktúrált" területek.





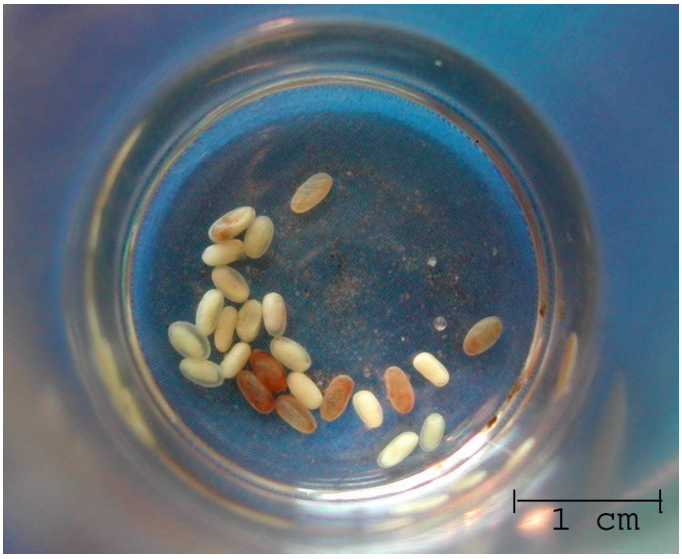
3ab. kép: Arénák elrendezése a 3.4.1. kísérletben

A három tényező hatását párhuzamosan, öt kísérleti héten keresztül vizsgáltam, egy-egy vizsgálati periódus egy hétig tartott. A felhasznált bogarak ugyanonnan száraztak, mint a jelöléses-visszafogásos kísérletben (3.3.2) használt egyedek. A kísérletek előtt a bogarak legalább egy hónapig fogságban éltek, ad libitum táplálék és víz jelenlétében. A kísérletek megkezdése előtt két héttel a bogarakat a klímakamrába szállítottam, hogy a klimatikus viszonyokhoz hozzászokjanak. Az arénákban minden héten lecseréltem a homokot, ezután arénánként 5 nőstény és 5 hím bogarat engedtem el. Egy-egy egyed csak egy egyhetes peródusban szerepelt a kísérletekben. A bogarakat naponta etettem, a kísérleti aréna közepén elhelyezett ad libitum mennyiségű macskaeledellel. Az arénákat naponta kétszer, negyedenként

fél liter, egyenletesen kipermetezett csapvízzel nedvesítettem, kivéve a “Talajedvesség” kezelés kontroll-területeit.

Hetente két-két arénát a módszer kontrolljaként állítottam be. Ezekben az arénákban a bogarak ugyanolyan rendszerben és ugyanannyi táplálékot és vizet kaptak, mint a kísérleti arénákban lévő társaik, de az arénák semmilyen egyéb kezelésben nem részesültek.

A tojásokat a homokból víz segítségével nyertem ki. Az arénákból eltávolított homokot kerek fekete tálcákon rázogatva vízzel átmostam, a tojások (4. kép) a homok felszínén az apró homokszemcsék közt jól láthatóan, jellegzetesen “görögve” jelentek meg (a tojások nem jönnek fel a víz felszínére). A nagyon nagy mennyiségű átvizsgálandó anyag nem tette lehetővé Mols et al. (1981) automatizálható tojáskimosási eljárásának használtát.



4. kép: A *P. melanarius* tojásai, kimosás után. A barnás színeződés órákon belül kikelő lárvákra utal.

Statisztika

Az elemzés során az egyforma kezelést tartalmazó arénák (kezelésenként és hetente 2 darab) adatait összevontam, a kontroll arénák (hetente 2 darab) adataival hasonlóképp jártam el. Egy-egy kezelési típuson belül a kezelésben és a kontrollban mért tojásszámokat (a kezelés-kontroll rendszerben mért összes tojásszám százalékában kifejezve) hasonlítottam össze, a kontroll arénákban a négy negyedben mért tojásszámok kerültek összehasonlításra. A kezelések adatait kezelések között nem hasonlítottam össze. Az adatok elemzésére chi^2 próbát (kézi

kalkuláció, Microsoft Excel 2000) alkalmaztam, melyet az adatok viszonylag alacsony száma és normálistól eltérő eloszlása indokolt.

3.4.2. Lárvacsapdázás

A vizsgálatok 2002-ben zajlottak. A kísérleti területek leírása megegyezik a 3.3.1. pontban leírtakkal. A lárvák csapdázására a 3.4.2. pontban leírt parcellákat, csapdarendszert, illetve csapdákat használtam fel, a viszonylag nagyfokú csapdázási erőfeszítést a lárvák alacsony mobilitása, tipikusan talajban rejtőzködő életmódja és az ebből fakadó kis hatásfokú csapdázhatóság indokolta. A vizsgálatokban csak a bimbóskel monokultúrákat illetve az árpa-bimbóskel rendszereket tudtam felhasználni, mert az árpa monokultúra erre az időre teljesen elpusztult és elgyomosodott. A vizsgálat október 28-án kezdődött, és november 25-ig, az első fagyok beálltáig tartott. A csapdákat hetente ürítettem, a fogott lárvákat azonosításig 96%-os alkoholban tároltam. A lárvák azonosításához Luff (1993) határozókulcsát használtam fel.

Statisztika

Az elemzéseket ln (n+1) transzformált adatokon hajtottam végre, az elemzések során az egyes növényzettípusok, a terület és a csapdázási hét csapdázott lárvaszámra kifejtett hatását hasonlítottam össze. (General Linear Model, Univariate Anova, a növényzettípus, a terület és az idő mint fix faktorok szerepeltek, SPSS 10.0 for Windows).

4. EREDMÉNYEK

4.1. A *P. melanarius* élőhelyválasztását befolyásoló kémiai hatások vizsgálata köztestermesztéses rendszerekben

4.1.1. Ép növények illatanyagainak hatása a *P. melanarius* viselkedésésre

Az olfaktométer működésést tiszta levegővel tesztelő kísérletek szerint a bogarak nem mutattak preferenciát az olfaktométer egyes karjaira (P=0.805, M2. melléklet). Az egyszerre három növényi illatforrásból származó illatanyagokat vizsgáló kísérlet eredményei szerint a *P. melanarius* nőstények szignifikánsan több időt töltöttek a növényi illatmezőkben, mint a kontroll (komposzt) illatmezőben (P<0.05), és szignifikánsan több időt töltöttek az együtt nevelt káposzta és fehérhere illatmezejében, mint bármelyik másik illatmezőben (P<0.05) (5a. táblázat).

A fehérhere illatanyagait komposzt illatanyagai ellenében tesztelő kísérlet eredményei szerint a hímek szignifikánsan több időt töltöttek a komposzt eredetű illatmezőkben, mint a fehérhere illatmezőjében (P<0.05) (5b. táblázat).

A káposzta illatanyagait komposzt illatanyagai ellenében vizsgáló kísérlet nem eredményezett szignifikáns eredményeket, egyik nem esetében sem (P>0.05, 5c. táblázat).

A hímek és nőstények mozgása, illatmező választása a megfigyelések szerint eltérő volt. A nőstények „nyugodtabbnak” tűntek a kísérletek során, és az esetek többségében egy-egy illatmező kiválasztása után nem szívesen hagyták el azt. Ezzel szemben a hímek jellemző módon számos kört megtettek az olfaktométerben, egyes egyedek a félórás megfigyelés alatt egyszer sem álltak meg. A nőstények nem mutattak hasonló aktivitást. Az egyedek viselkedése megegyezett a Kielty et al. (1996) által leírtakkal, ahol a bogarak szintén megpróbáltak bemászni a bevezető PVC csövekbe, a kísérletek során gyakran meg lehetett figyelni, hogy a bogarak megpróbálják keresztülrágni magukat a csövek végét lezáró hálón.

5 a,b,c. táblázat: A *P. melanarius* reakciói ép növények illatanyagaira. A táblázat az egyes illatmezőkben eltöltött átlagos időt mutatja, másodpercekben, félórás (1800 másodperces) teljes vizsgálati idő mellett, a zárójelben közölt számok a standard deviancia értékeit jelölik. Az összehasonlítások során Randomizációs Tesztet használtam, S: szignifikáns eredmények, P<0.05, NS: nem szignifikáns eredmények, P>0.05.

a) Reakciók káposzta, fehérhere és együtt nevelt káposzta és fehérhere illatanyagaira

Reakció:	*Illatmezőkben eltöltött átlagos idő (sec)*		
Ivar:	*Nőstény*	*Him*	*Mindkét ivar*
Vizsgált egyedszám:	20	20	40
Illatmező:			
1. komposzt	306.2 (259.75)	419.4 (180.32)	362.9 (228.71)
2. káposzta	392.6 (379.07)	484.8 (373.74)	438.7 (374.09)
3. fehérhere	329.0 (423.84)	452.2 (266.63)	377.1 (354.88)
4. káposzta + fehérhere	727.0 (570.02)	470.4 (382.33)	621.3 (504.11)
P 1v(2+3+4) **4v(1+2+3)**	**S** **S**	**NS** **NS**	**NS** **S**

b) Reakciók fehérhere illatanyagaira

Reakció:	*Illatmezőkben eltöltött átlagos idő (sec)*		
Ivar:	*Nőstény*	*Him*	*Mindkét ivar*
Vizsgált egyedszám:	20	19	39
Illatmező:			
1. fehérhere	353.9 (287.08)	320.7 (174.64)	337.8 (236.51)
2. a komposzt illatmezők (2, 3 és 4) átlaga	477.5 (422.75)	493.2 (357.19)	485.1 (390.58)
P 1v(2+3+4)/3	**NS**	**S**	**S**

c) Reakciók káposzta illatanyagaira

Reakció:	Illatmezőkben eltöltött átlagos idő (sec)		
Ivar:	Nőstény	Himek	Mindkét ivar
Vizsgált egyedszám:	20	20	40
Illatmező:			
Az 1. és 2. illatmezők átlaga (káposzta)	501.9 (374.88)	383.6 (282.00)	442.8 (334.94)
A 3. és 4. illatmezők átlaga (komposzt)	396.7 (360.61)	516.4 (391.62)	456.0 (378.86)
P (1+2)/2v(3+4)/2	**NS**	**NS**	**NS**

4.1.2. Természetes, illetve mechanikai úton károsított növények hatása a *P. melanarius* viselkedésére

A *P. melanarius* egyedek nem mutattak mérhető reakciót a természetes úton károsított káposzta növények illatanyagaira, sem a "tiszta", hernyókat, illetve ürüléket nem tartalmazó növényekkel szemben (hímek: P=0.639, nőstények: P=0.639, mindkét ivar: P=0.795, 6. táblázat, M3. melléklet), sem a hernyók és termékeik jelenlétében (hímek: P=0.378, nőstények: P=.694, mindkét ivar: P=0.533, 6. táblázat). Hasonlóképpen, a mesterséges úton károsított növények sem váltottak ki mérhető reakciót a bogarakból (hímek: P=0.911, nőstények: P=0.992, mindkét ivar: P:0.971).

6. a,b,c. táblázat: A *P. melanarius* reakciói természetes és mesterséges úton károsított káposzta növények illatanyagaira. A táblázat az egyes illatmezőkben eltöltött átlagos időt mutatja, másodpercekben, félórás (1800 másodperces) teljes vizsgálati idő mellett, a zárójelben közölt számok a standard deviancia értékeit jelölik. Az összehasonlítások során a Kruskall-Wallis tesztet alkalmaztam, S: szignifikáns eredmények, P<0.05, NS: nem szignifikáns eredmények, P>0.05.

a) Reakciók természetes úton károsított káposzta növények illatanyagaira, a hernyók és termékeik nélkül

Reakció:	*Illatmezőkben eltöltött átlagos idő (sec)*		
Ivar:	*Nőstény*	*Hím*	*Mindkét ivar*
Vizsgált egyedszám:	20	20	40
Illatmező:			
1. természetes úton károsított növények, hernyók és termékeik nélkül	484.6 (453.62)	484.5 (347.85)	486.6 (399.00)
2. komposzt	491.9 (347.28)	407.2 (228.51)	449.5 (293.32)
3. komposzt	420.4 (345.89)	448.1 (290.75)	434.2 (315.70)
4. komposzt	404.3 (371.701)	436.15 (362.466)	420.2 (362.73)
P 1v2v3v4	**NS**	**NS**	**NS**

b) Reakciók természetes úton károsított káposzta növények illatanyagaira, a hernyók és termékeik jelenlétében

Reakció:	*Illatmezőkben eltöltött átlagos idő (sec)*		
Ivar:	*Nőstény*	*Hím*	*Mindkét ivar*
Vizsgált egyedszám:	20	20	40
Illatmező:			
1. természetes úton károsított növények, hernyókkal és termékeikkel	393.9 (238.18)	479.3 (230.39)	436.625 (241.22)
2. komposzt	424.3 (384.08)	399.0 (241.67)	411.6 (325.22)
3. komposzt	484.7 (348.31)	436.3 (274.96)	460.5 (318.73)
4. komposzt	494.2 (380.79)	465.3 (350.787)	479.7 (371.05)
P 1v2v3v4	**NS**	**NS**	**NS**

c) Reakciók mesterséges úton károsított káposzta növények illatanyagaira

Reakció:	*Illatmezőkben eltöltött átlagos idő (sec)*		
Ivar:	*Nőstény*	*Hím*	*Mindkét ivar*
Vizsgált egyedszám:	20	20	40
Illatmező:			
1. mesterséges úton károsított növények	495.1 (502.03)	439.8 (402.80)	467.4 (450.13)
2. komposzt	428.7 (391.54)	418.3 (361.89)	423.5 (372.18)
3. komposzt	414.5 (372.80)	475.5 (385.30)	445.0 (375.48)
4. komposzt	446.6 (407.08)	467.7 (368.47)	457.1 (383.40)
P 1v2v3v4	**NS**	**NS**	**NS**

4.1.3. Fajtársak illatanyagainak hatása a *P.melanarius* viselkedésére

A kísérletek eredményei szerint a hím *P. melanarius* egyedek a kontroll illatmezőhöz képest szignifikánsan több időt töltöttek a nőstény bogarak illatmezőjében (P=0.01 a négy illatmezőre futtatott Kruskall-Wallis tesztben, a páronkénti összehasonlítást és a részletes adatokat a 7. táblázat és az M4. melléklet tartalmazza). Ezzel szemben a hímek nem mutattak szignifikáns reakciót a hímek illatnyagaira (P=0.98), a nőstények pedig a hímek (P=0.84), illetve a nőstények (P=0.88) illatanyagaira. A hímek és nőstények olfaktométerben mutatott viselkedésében mutatkozó különbségek nagy vonalakban megegyeztek a 4.1.1. pontban leírtakkal, feltűnő volt viszont a keveset mozgó, egy illatmezőn belül maradó hímek nagy száma, nőstények illatmezejének jelenlétében.

7. táblázat: A *P. melanarius* reakciói fajtársak illatanyagaira. A táblázat az egyes illatmezőkben eltöltött átlagos időt mutatja, másodpercekben, félórás (1800 másodperces) teljes vizsgálati idő mellett, a zárójelben közölt számok a standard deviancia értékeit jelölik. Az összehasonlítások során Kruskall-Wallis tesztet használtam, a páronkénti összehasonlításban pedig szekvenciális Bonferroni korrekciót alkalmaztam. S: szignifikáns eredmények, P<0.05, NS: nem szignifikáns eredmények, P>0.05.

Ivar:	***Nőstény***				
Vizsgált egyedszám:	20, 20				*P(1v2v3v4)*
Illatmező:	1.hím	2.kontroll	3.kontroll	4.kontroll	
Reakció:	471.9 (408.24)	477.4 (336.13)	406.9 (163.01)	429.7 (292.66)	**NS**
Illatmező:	1.nőstény	2.kontroll	3.kontroll	4.kontroll	
Reakció:	395.3 (246.43)	479.0 (365.62)	440.4 (398.57)	485.2 (430.84)	**NS**
Ivar	***Hím***				
Vizsgált egyedszám:	20, 40				*P(1v2v3v4)*
Illatmező	1.hím	2.kontroll	3.kontroll	4.kontroll	
Reakció:	468.8 (375.09)	475.7 (398.47)	453.1 (363.90)	402.0 (172.01)	*NS*
Illatmező:	1.nőstény	2.kontroll	3.kontroll	4.kontroll	
Reakció:	603.6 454.78	418.4 374.95	407.9 322.72	362.0 240.44	*S*

4.2. A *P. melanarius* mozgáskarakterisztikájának általános vizsgálata

A tiszta levegővel végzett kontroll kísérletekben a bogarak nem mutattak a szélcsatorna irányába, illetve attól elfelé mutató mozgást, a széllel szembeni fixáció mérőszáma nulla körül mozgott (8. táblázat). Az adatokat rögzítő számítógép sérülése miatt a kontroll kísérletekben mért adatok közül csak az összes megtett út és a mozgás egyenességének mért értékeit lehetett a statisztikai analízis során felhasználni.

A vektorhossz nem mutatott összefüggést a vizsgált növények illatanyagaival (P=0.840, 8. táblázat, M5. melléklet), viszont a hímek mozgása az összesített adatok alapján szignifikánsan nagyobb vektorhosszokat eredményezett, mint a nőstényeké (P=0.038, 8. táblázat, M5. melléklet). A hímek és nőstények az egyes növényi illatanyagok függvényében hasonlóan változó vektorhosszokat mutattak (növény és ivar interakciója nem szignifikáns, P=0.222, (8. Táblázat, M5. melléklet).

A szél ellenében megtett út nem függött sem a növényi illatanyagok jelenlététől (P=0.615), sem az ivartól (P=0.595), illetve a kettő interakciójától (P=0.613)(8. táblázat, M5. melléklet)

Az összes megtett út szignifikáns összefüggést mutatott a vizsgált növényi illatanyaggal (P<0.0001, 8. táblázat, M5. melléklet), a bogarak rövidebb mozgáspályát mutattak fehérhere jelenlétében, mint akár a bimbóskel, akár az együtt nevelt növények illatanyagaival szemben. A hímek szignifikánsan hosszabb utat tettek meg, mint a nőstények (P=0.016, 8. táblázat, M5. melléklet), az ivar és a növényzet összes megtett útra gyakorolt együttes hatása nem volt szignifikáns (P=0.207, M5. melléklet). A bogarak a tiszta levegő jelenlétében rövidebb utat tettek meg, mint bármelyik növény jelenlétében (P<0.0001 bármelyik páronkénti összehasonlításban, M5. melléklet).

Az inaktív periódus hosszát a növényi illatanyagok jelenléte marginálisan befolyásolta (P=0.098, 8. táblázat, M5. melléklet). A megállások hossza függött az ivartól (P=0.004, 8. táblázat, M5. melléklet), a hímek kevesebbet voltak inaktívak, mint a nőstények. A növényfaj és az ivar közt nem volt szignifikáns interakció (P=0.909, M5. melléklet).

A mozgás egyenessége, illetve átlagos egyenessége szignifikánsan függött a növényi illatanyagok jelenlététől (P=0.011 illetve P=0.052, 8. táblázat, M5. melléklet), a bogarak fehérhere illatanyagainak jelenlétében "egyenesebben" mozogtak, mint a bimbóskel, illetve a bimbóskel-fehérhere kombináció esetében. Az ivar nem befolyásolta a mozgásegyenesség jellemzőit (P=0.908 illetve P=0.260, 8. táblázat, M5. melléklet).

A széllel szembeni fixáció értéke a kísérletek során végig nulla körül volt, a bogarak egyik növény esetében sem mutattak széllel szembeni fixációt (8. táblázat, M5. melléklet).

8. a,b,c,d. táblázat: Mozgásjellemzők mozgáskompenzátorral mért értékei ép növények illatanyagainak jelenlétében, illetve tiszta levegővel végzett kísérletekben. A táblázat a mozgásjellemzők által felvett átlagos értékeket mutatja, félórás (1800 másodperces) vizsgálati idő mellett, a zárójelben közölt számok a standard deviancia értékeit jelölik. Az egyes jellemzők definíciója a 2. táblázatban olvasható.

a) Reakciók együtt nevelt fehérhere és bimbóskel illatanyagaira

Illatforrás:	együtt nevelt fehérhere és bimbóskel								
		vizsgált egyedszám	vektorhossz (mm)	szél ellenében megtett út (mm)	összes megtett út (mm)	inaktív periódus (sec)	mozgás egyenessége	mozgás átlagos egyenessége	széllel szembeni fixáció
Ivar:	nőstények	38	3908.0 (2370.82)	-488.5 (3138.49)	21745.8 (4490.80)	36.9 (79.00)	0.187 (0.11)	0.384 (0.1376)	-0.040 (0.1577)
	hímek	41	4183.0 (280.41)	-747.4 (3073.69)	25111.7 (2432.65)	8.9 (12.83)	0.169 (0.1192)	0.375 (0.1165)	-0.030 (0.1223)
	mindkét ivar	79	4049.0 (2591.85)	-621.3 (3087.92)	23447.9 (3944.02)	22.5 (57.28)	0.178 (0.1165)	0.380 (0.1264)	-0.035 (0.1399)

b) Reakciók fehérhere illatanyagaira

Illatforrás:	fehérhere								
		vizsgált egyedszám	vektorhossz (mm)	szél ellenében megtett út (mm)	összes megtett út (mm)	inaktív periódus (sec)	mozgás egyenessége	mozgás átlagos egyenessége	széllel szembeni fixáció
Ivar:	nőstények	20	3303.4 (1927.73)	-101.3 (2831.99)	19322.0 (6346.38)	57.5 (65.16)	0.230 (0.2225)	0.407 (0.1539)	-0.025 (0.1981)
	hímek	29	5210.2 (3041.65)	-14.7 (3659.4)	19407.3 (5863.85)	35.1 (46.64)	0.275 (0.1506)	0.471 (0.1456)	-0.001 (0.1887)
	mindkét ivar	49	4431.9 (2786.46)	-50.0 (3314.78)	19372.5 (6000.20)	44.2 (55.43)	0.257 (0.1825)	0.445 (0.1507)	-0.010 (0.1909)

c) Reakciók bimbóskel illatanyagaira

Illatforrás:	bimbóskel								
		vizsgált egyedszám	vektorhossz (mm)	szél ellenében megtett út (mm)	összes megtett út (mm)	inaktív periódus (sec)	mozgás egyenessége	mozgás átlagos egyenessége	széllel szembeni fixáció
Ivar:	nőstények	17	4064.4 (2756.09)	-714.5 (2040.30)	20495.6 (5568.19)	48.7 (92.04)	0.213 (0.1312)	0.407 (0.1214)	-0.045 (0.1104)
	hímek	21	4571.7 (2347.44)	320.2 (4514.34)	23332.7 (3208.60)	15.2 (30.97)	0.197 (0.1132)	0.391 (0.1027)	0.019 (0.2012)
	mindkét ivar	38	4324.9 (2531.47)	-183.1 (3525.66)	21952.5 (4674.97)	31.5 (69.05)	0.205 (0.1207)	0.393 (0.1109)	-0.012 (0.1645)

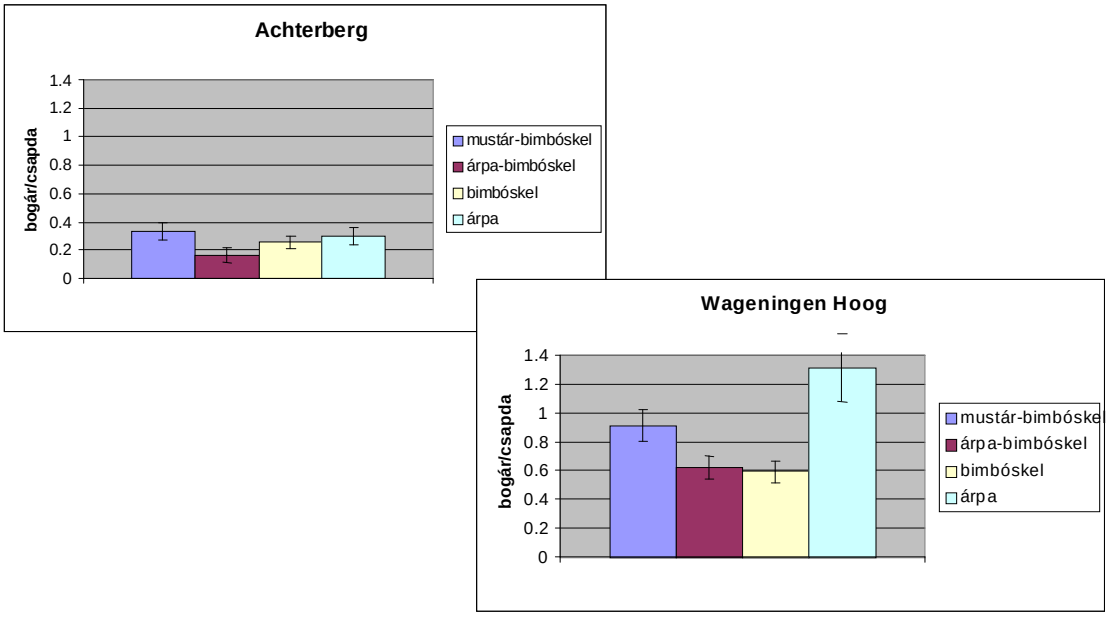
d) Reakciók tiszta levegőre (kontroll)

Illatforrás:	tiszta levegő								
		vizsgált egyedszám	vektorhossz (mm)	szél ellenében megtett út (mm)	összes megtett út (mm)	inaktív periódus (sec)	mozgás egyenessége	mozgás átlagos egyenessége	széllel szembeni fixáció
Ivar:	nőstények	10			11861.7 (1804.15)		0.268 (0.0638)		0.025 (0.0198)
	hímek	10			12784.7 (2029.92)		0.248 (0.0831)		0.007 (0.0115)
	mindkét ivar	20			12323.2 (1928.17)		0.258 (0.0728)		0.016 (0.0187)

4.3. A *P. melanarius* élőhelyválasztását befolyásoló struktúrális és mikroklimatikus hatások vizsgálata köztestermesztéses rendszerekben

4.3.1. Csapdázásos kísérletek

Az eredmények elemzése jelentős különbségeket mutatott ki a csapdázott egyedszámokban a két kísérleti terület (Achterberg és Wageningen Hoog) között, szignifikánsan magasabb csapdázott bogárszámokat mutatva az utóbbi területen (P=0.001, 13. ábra, M6a. melléklet).

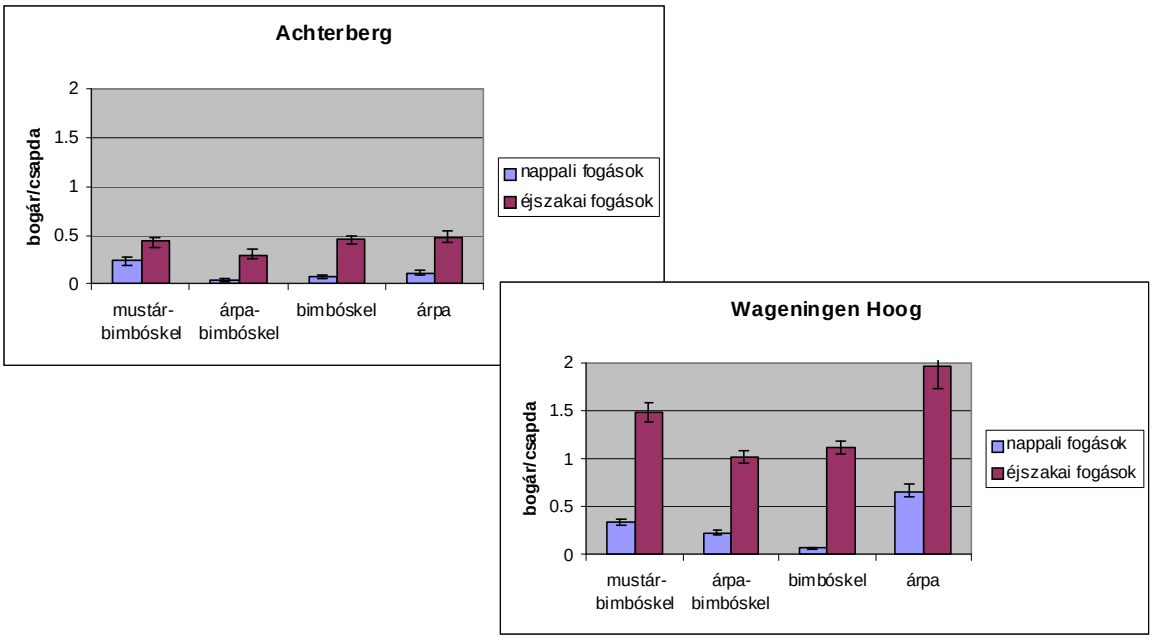


13. ábra: A 3.3.1. kísérlet összesített fogási eredményei az egyes kísérleti területeken, növényzettípus szerint. Az oszlopok a 11 csapdázási hétre, a növényzettípuson belüli parcellákra és mindkét csapdatípusra (éjszakai – nappali) összevont, nem transzformált fogási eredmények átlagát mutatják, a standard hiba feltüntetésével.

A kezelések összehasonlításában szignifikáns különbégeket lehetett kimutatni a csapdázott egyedszámokban (P=0.019, 13. ábra, M6a. melléklet). A Tukey post-hoc teszt eredményei szerint szignifikánsan több bogarat fogtak a csapdák a mustár-bimbóskel köztestermesztéses parcellákban, mint a bimbóskel monokultúrákban (P=0.034, 14. ábra, 10. táblázat), illetve marginálisan szignifikáns (P=0.051, 13. ábra, M6a. melléklet) eredményeket mutatott az árpa és bimbóskel monokultúrák összehasonlítása, nagyobb csapdázott bogárszámokat jelezve az előbbiben. Nem volt különbség a bimbóskel monokultúrában, illetve az árpa-bimbóskel köztestermesztésben csapdázott egyedszámok között (P=0.555, M6a. melléklet). A csapdázott egyedszámok nem függtek a területeken és kezeléseken belül az egyes parcellák elhelyezkedésétől (P=0.434, M6a. melléklet).

Az éjszaka folyamán nyitva lévő csapdák szignifikánsan több egyedet fogtak a nappal nyitva lévő csapdákhoz képest (P<0.0001, 14. ábra, M6a. melléklet).

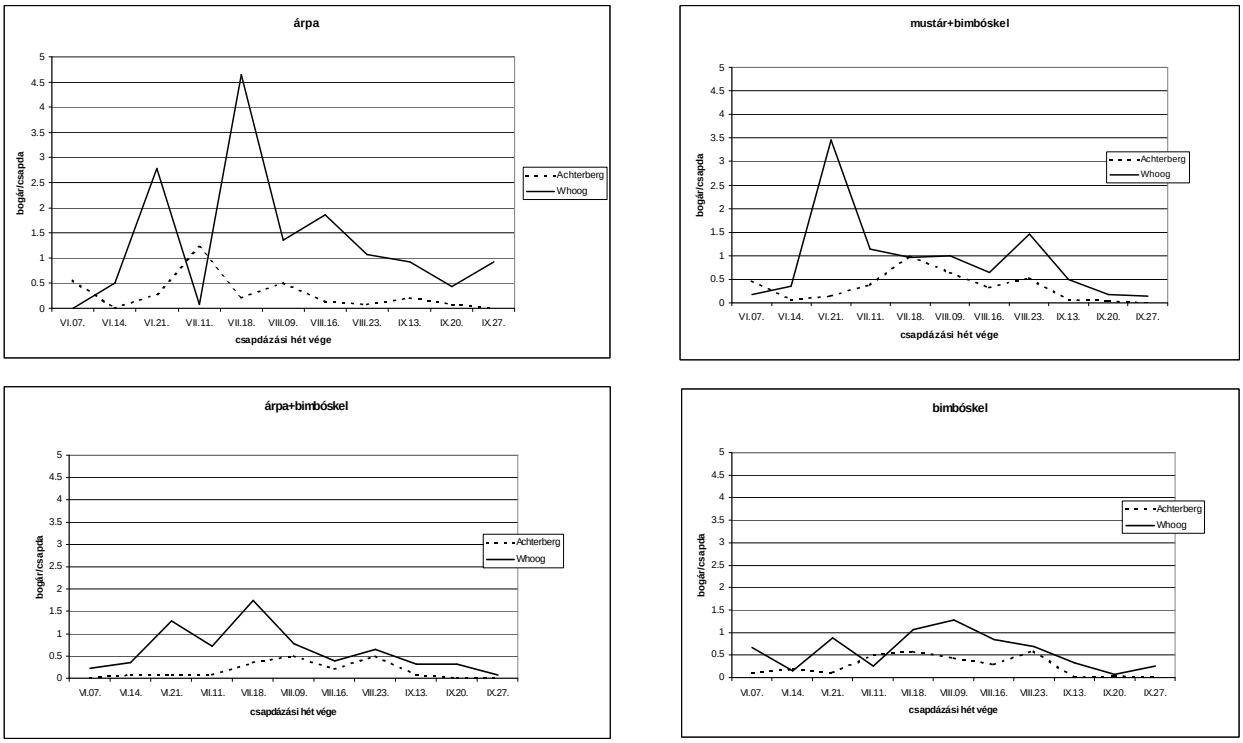
A nappali és éjszaka csapdázott egyedszámok arányát a növényzet jellege nem befolyásolta (P=0.11, M6ac. mellékletek), de tendencia figyelhető meg arra, főleg a Wageningen Hoog-i, magas csapdázott egyedszámokat mutató területen, hogy a bogarak a bimbóskel monokultúrában napközben nem szívesen mozogtak (M6bc. mellékletek).



14. ábra: Éjszaka és nappal nyitva lévő csapdák fogási eredményeinek összesítése az egyes kísérleti területeken, a 3.3.1. kísérletben. Az oszlopok a 11 csapdázási hétre, a növényzettípuson belüli parcellákra és külön-külön a csapdatípusokra összevont, nem transzformált fogási eredmények átlagát mutatják, a standard hiba feltüntetésével.

Az aktivitási görbékről két fő aktivitási csúcs olvasható le minden kezelésben, bár a bimbóskel kezelésekben a csúcsok elmosódnak, a mustár-bimbóskel parcellákban pedig a második csúcs (valószínűleg a mustár vágása miatt) nem jelenik meg (15. ábra, M6c. melléklet). A Wageningen Hoog-i területen ezek a csúcsok a 3. csapdázási héten (2002. június 16-21) és a 7. csapdázási héten (2002. július 13-18) jelentkeznek. Az achterbergi területen ezzel szemben az aktivitási csúcsok Wageningen Hoog-hoz képest eltolódni tűnnek, és az egyes növényzettípusokban a csúcsok megjelenése változó (15. ábra, M6c. melléklet). Egy harmadik csúcs gyanítható augusztus második felében (15. ábra, M6c. melléklet).

A csapdázás részletes eredményeit az M6b. melléklet tartalmazza, az M6d. melléklet pedig a csapdázási időszakban mért fontosabb időjárási adatokat mutatja be.



15. ábra: A *P. melanarius* aktivitási görbéi a 3.1.1. kísérletben. Az egyes adatpontok a növényzettípuson belüli parcellákra összevont fogási adatok átlagát mutatják a 11 csapdázási héten keresztül. A 11 csapdázási hét nem folyamatosan követte egymást, de az ábrán a jobb szemléltethetőség kedvéért a közbeeső hetek nincsenek ábrázolva.

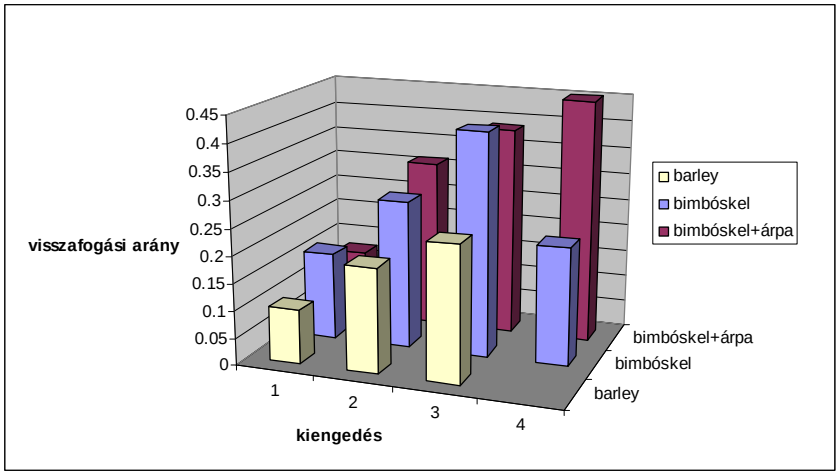
4.3.2. Jelölés - visszafogás alapú kísérletek

A visszafogási arányokra az elemzések szerint a területnek (Achterberg, Wageningen Hoog) nem volt hatása (bimbóskel: P=0.655, árpa: P=0.663, M7a. melléklet).

A növényzetnek mindkét területen szignifikáns hatása volt a visszafogási arányokra. Achterbergben, az árpa és bimbóskel parcellák összehasonlításában szignifikánsan több bogarat fogtam vissza a bimbóskelben, mint az árpában (P=0.032, 16. ábra, M7a. melléklet). Wageningen Hoogban a bimbóskelben, árpában, és a bimbóskel-árpa köztestermesztéses parcellákban szignifikáns különbség volt tapasztalható a visszafogási arányokban (P=0.003, 16. ábra, M7a. melléklet), a páronkénti összehasonlítás szerint szignifikánsan nagyobb volt a visszafogási arány a bimbóskelben, mint az árpában (P=0.019, M7a. melléklet) illetve a köztestermesztésban, mint az árpában (P=0.001, M7a. melléklet). Szignifikáns különbség nem volt kimutatható a bimbóskelben, illetve a

köztestermesztésben tapasztalt visszafogási arányok közt (P=0.219, M7a. melléklet).

Achterbergben mind a nőstények (P<0.001, M7a. melléklet), mind a hímek (P=0.032, M7a. melléklet) visszafogási jellemzői szignifikánsan függtek a növényzettől. Wageningen Hoogban ez csak a hímekre volt igaz (P<0.001, M7a. melléklet), a páronkénti összehasonlítás szerint több hímet lehetett visszafogni bimbóskelben, mint az árpában (P=0.016, M7a. melléklet), illetve a köztestermesztésben, mint az árpában (P<0.0001, M7a. melléklet).



16. ábra: A négy visszafogási napon belül összesített visszafogási arányok az egyes növényzettípusokban és kiengedésekben, a 3.3.2. kísérletben. A grafikon az achterbergi és Wageningen Hoog-i területek eredményeinek összevonásával készült. Visszafogási arány = kiengedett egyedszám:visszafogott egyedszám

Az összesített visszafogási arányok tekintetében szignifikánsan nagyobb számban fogtak vissza a csapdák hímeket, mint nőstényeket (P<0.001, 17. ábra, M7a. melléklet).

Az összesen kiengedett 1240 egyedből (az elemzésből kizárt achterbergi köztestermesztéses parcellát nem számítva) 14 darabot fogtam vissza más parcellákban, mint ahol eredetileg ki voltak engedve, ebből 9 darab a bimbóskel parcellákból távozott. 61 egyedet fogtam vissza más kiengedések során (azaz legalább egy hónappal később, mint amikor az egyedet elengedtem), de ugyanabban a parcellában, ezek megoszlása 22 egyed az árpa monokultúrában, 23 egyed a bimbóskel monokultúrában és 16 egyed a köztestermesztésben. A nem ugyanazon a kiengedésen belül visszafogott egyedek, illetve a máshol visszafogott bogarak nem szerepeltek a statisztikai elemzésekben.

Az idő valamennyi összehasonlításban szignifikáns összefüggést mutatott a visszafogott egyedszámmal, a legnagyobb visszafogási arányokat a harmadik kieresztésben lehetett tapasztalni (szignifikancia szintek részletezése az M7a. mellékletben). Az egyes kiengedéseken belül a visszafogási napokra lebontva nem

volt jellemző, hogy a visszafogási arányok az első naptól a negyedik nap felé haladva csökkentek volna (M7d. melléklet). Az egyes napokon tapasztalható visszafogási arányok nem egyformán változtak a parcellákban, illetve a kísérleti területeken (M7d. melléklet). Az egyes csapdák által visszafogott egyedszámok közt szignifikáns eltérés volt tapasztalható (részletes szignifikanciaszintek a M7a. mellékletben), általánosságban a kiengedési ponthoz legközelebb eső csapdák fogták vissza a legtöbb bogarat.

A legtöbb bogarat a kiengedési ponthoz legközelebb (4.4 méterre) lévő csapdák fogták (M7b. és M7f. mellékletek). Egy alacsonyabb fogási csúcs figyelhető meg a csapdarács szélein található csapdákban (M7b., M7c., M7f. és M7g. mellékletek). Az első napon mért visszafogások azt jelzik, hogy a bogarak egy éjszaka alatt eljutottak a kiengedési pontból a parcellák széléig (M7b. melléklet). Ugyanakkor a visszafogott bogarak legnagyobb része a négy visszafogási nap folyamán a kiengedési ponthoz legközelebb lévő csapdákban volt megtalálható (M7b. melléklet). A hímek és nőstények fogási görbéi nem mutattak különbségeket, a két ivar hasonló távolságokat tett meg az egyes növényzettípusokban (M7f. melléklet). Az egy bogár által megtett leghosszabb út körülbelül 80 méter volt, az egyedet a csapdázásos kísérlet során a mustár-bimbóskel köztestermesztéses parcellában fogtam vissza, 6 héttel a kiengedés után.

A kiengedési ponthoz legközelebb (4.4 méterre) lévő csapdák viszonylatában megfigyelhető, hogy a bimbóskelben a kiengedési ponttal egy növénysorban lévő csapdák több bogarat fogtak, mint a másik két csapda, ez a másik két növényzettípusban nem volt megfigyelhető (M7g. melléklet).

A mikroklíma mérések arra utalnak, hogy a bimbóskel monokultúrában az árpa, illetve a köztestermesztéses parcellákhoz képest mind a hőmérséklet, mind a páratartalom napközben sokkal hevesebb ingadozást mutat, ezenkívül a bimbóskel monokultúrában a páratartalom értékek napi minimuma jóval alacsonyabb, mint a másik két kultúrában (M7h. melléklet). Az árpa monkultúrában és a köztestermesztésban a napközben mért hőmérsékleti értékek alacsonyabbak, a páratartalom pedig magasabb, mint a bimbóskelben tapasztalt értékek, illetve a meteorológiai állomás hivatalos adatai. A negyedik kiengedésben a köztestermesztésben a hőmérséklet nappal is és éjszaka is magasabb volt, mint akár a bimbóskelben, akár a meteorológiai állomáson mért értékek (M7h. melléklet). A bimbóskelben a talaj felső 10 cm-e jóval hamarabb kiszáradt, mint a másik két kultúrában (személyes megfigyelés).

4.4. A *P. melanarius* tojásrakóhely-választását befolyásoló tényezők vizsgálata köztestermesztéses rendszerekben

4.4.1. Tojásrakást vizsgáló kísérletek

A kísérleti elrendezés tojásrakásra gyakorolt hatásait kezelések nélkül, a kísérleti elrendezésre jellemző fény- és nedvességviszonyok között vizsgáló kontrollkísérletek nem mutattak ki különbséget a tojások számában az egyes térnegyedek között (P>0.05, 9. táblázat, M8. melléklet). A tojásrakóhely preferenciát vizsgáló kísérletekben minden kezelés szignifikánsan több tojást eredményezett, mint a kontrollok. A bogarak szignifikánsan több tojást raktak az árnyékos területeken, mint a normális megvilágítású területeken (P<0.05, 9. táblázat, M8. melléklet). Nagyobb tojásszám volt mérhető nedves talajon, mint száraz talajon (P<0.05, 9. táblázat, M8. melléklet), illetve struktúrált területeken, mint a nem struktúrált részeken (P<0.05, 9. táblázat, M8. melléklet). A lerakott tojások száma az öt vizsgálati hét alatt folyamatosan csökkent.

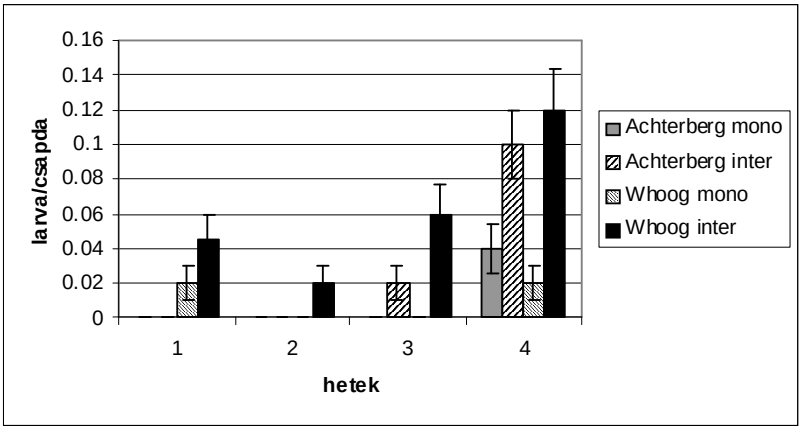
Személyes megfigyelések szerint az arénákba engedett hímek a nőstényeket rendkívül rövid idő alatt megtalálták.

9. táblázat: A 4.4.1. kísérlet eredményei. A táblázatban az egyes vizsgálatokhoz tartozó két aréna kísérleti heteken belül összesített tojásszámai szerepelnek, a számok mellett zárójelben a tojásszám az adott héten és kezelésben mért összes tojásszám százalékaként szerepel)

	Vizsgálat:	árnyék	kontroll
hét:	1	71 (69.6%)	31 (30.4%)
	2	83 (83%)	17 (17%)
	3	23 (62.16%)	14 (37.84%)
	4	40 (55.55%)	32 (44.45%)
	5	12 (63.15%)	7 (36.85%)
	Vizsgálat:	nedves talaj	kontroll
hét:	1	62 (82.66%)	13 (17.34%)
	2	39 (88.63%)	5 (11.37%)
	3	45 (100%)	0 (0%)
	4	40 (46.1%)	46 (53.49%)
	5	1 (50%)	1 (50%)
	Vizsgálat:	struktúra	kontroll
hét:		91 (81.25%)	21 (18.75%)
	2	42 (54.54%)	35 (45.46%)
	3	64 (95.52%)	3 (4.48%)
	4	21 (58.33%)	15 (41.67%)
	5	19 (70.37%)	8 (29.63%)

4.4.2. Lárvacsapdázás

A lárvák a négy csapdázási hétben alacsony egyedszámban (összesen 30 csapdázott egyed) fordultak elő a csapdákban. Mindkét területen szignifikánsan több lárvát fogtak a csapdák a köztestermesztéses parcellákban, mint a bimbóskel monokultúrában (P<0.0001, 20. ábra, M9. melléklet). Szignifikánsan több lárvát gyűjtöttem Wageningen Hoogban, mint Achterbergben (P=0.011, 20. ábra, M9. melléklet). Az időnek szignifikáns hatása volt a fogásokra (P=0.002), de a csapdázási hetek és a növénytípus hatása közt nem volt összefüggés (P=0.143, M9. melléklet).



20. ábra: A 4.4.2. kísérlet eredményei. Az oszlopok a csapdánkénti átlagos lárvaszámot jelölik, a standard hiba feltüntetése mellett. Mono=bimbóskel monokultúra, inter=árpa+bimbóskel köztestermesztés

4.5. Új tudományos eredmények

4.5.1. A *P. melanarius* élőhelyválasztását befolyásoló kémiai hatások vizsgálata köztestermesztéses rendszerekben

- a *P. melanarius* nőstények szignifikánsan több időt töltöttek együtt nevelt káposzta és fehérhere illatmezejében, mint a káposzta, a fehérhere illetve a kontroll illatmezőkben
- a *P. melanarius* hímek szignifikánsan több időt töltöttek a nőstények illatmezejében, mint a kontroll illatmezőkben

4.5.2. A *P. melanarius* mozgáskarakterisztikájának általános vizsgálata

- a *P. melanarius* mozgásjellemzőiben (megtett út, mozgás egyenessége) az ép növények illatanyagai mérhető, szignifikáns változásokat okoznak

- a *P. melanarius* nem mutat széllel szembeni fixációt
- a *P. melanarius* nőstényei rövidebb utat tesznek meg, mint a hímek, és hosszabb inaktív periódusokat mutatnak

4.5.3. A *P. melanarius* élőhelyválasztását befolyásoló struktúrális és mikroklimatikus hatások vizsgálata köztestermesztéses rendszerekben

- a *P. melanarius* csapdázott egyedszámát a köztestermesztés a növénykombináció jellegétől függően befolyásolja
- a *P. melanarius* nappali-éjszakai aktivitásának arányát a köztestermesztés befolyásolhatja
- a *P. melanarius* csapdázással mérhető aktivitását a köztestermesztés (árpa+bimbóskel) nem befolyásolja szükségszerűen a monokultúrához (bimbóskel) képest
- a hím *P. melanarius* egyedek szántóföldön növénytípustól függetlenül aktívabbak, mint a nőstények
- a *P. melanarius* terjedése szántóföldön növénytípustól függetlenül lassú
- a köztestemesztés (árpa+bimbóskel) mikroklimatikus viszonyai kedvezőbbek a monokultúrában (bimbóskel) mérhető értékeknél

4.5.4. A *P. melanarius* tojásrakóhely-választását befolyásoló tényezők vizsgálata köztestermesztéses rendszerekben

- a *P. melanarius* nőstényeinek tojásrakóhely-preferenciáját az árnyékoltság, talajnedvesség és a környezet struktúráltsága befolyásolja
- a *P. melanarius* lárvái nagyobb egyedszámban csapdázhatóak köztestermesztésben (árpa+bimbóskel), mint monokultúrában (bimbóskel)

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

5.1. A *P. melanarius* élőhelyválasztását befolyásoló kémiai hatások vizsgálata

Általános megjegyzések az olfaktométer működésével kapcsolatban

A kísérleti tér megvilágítása és a légáramás sebessége az olfaktométerben olyan kritikus tényezők, melyek, amennyiben beállításuk és ellenőrzésük nem megfelelő, nagymértékben befolyásolhatják a kísérletek eredményeit (Kielty et al., 1996). A megvilágítás a *P. melanarius* esetében különösen fontos tényező. Mint ez az irodalmi áttekintésben részletezésre került, a fajt a kutatók többsége mint éjszakai életmódot folytató futóbogarat írja le (Luff, 1978, Thiele, 1977, Greenslade 1963, Kirchner, 1960), viszont számos tanulmány bizonyos szintű nappali aktivitást is említ (Pollet és Desender, 1986, Desender, 1985, Kegel, 1990, Chapman et al., 1999). Az olfaktométerben használt világítás megválasztását elsősorban gyakorlati indokok magyarázták. A két 30 wattos izzó fénye elegendő megvilágítást biztosított a megfigyelések, illetve a videofelvétel céljaira, ugyanakkor messze elmaradt a szabadföldön tapasztalható nappali megvilágítási értékektől. A tiszta levegővel végzett kontroll kísérletek eredményei szerint a bogarak az olfaktométer négy karjában statisztikailag egyenlő időt töltöttek, a mérések szerint pedig mind a megvilágítás, mind a légáramlás értékei a négy karban egyformák voltak.

A kísérleti elrendezés nem ad rá módot, hogy az egy-egy illatmezőben eltöltött hosszabb időt attrakcióként vagy arresztációként értelmezzem (bár Vet et al. (1983) olfaktométeres vizsgálatainak megvitatásában egyértelműen attrakcióként értelmezi az egyes karokban eltöltött hosszabb időt). Kennedy (1977) szintén felhívja rá a figyelmet, hogy „ritka az az eset, mikor egyértelműen kijelenthető, hogy a rovar által az olfaktométerben mutatott reakció szabadföldi körülmények között hosszabb távon az egyedeket valóban az illatforrás felé irányítja....mert az olfaktométerben olyan illatgrádiensek keletkeznek, melyek a természetben az illatforrástól csak néhány centiméterre tapasztalhatóak”

Élő növények használata esetében az illatmolekulák mennyisége a légáramlás egységnyi térfogataiban valószínűleg az egyes növények esetében különböző, ez a kísérleti eredményeket befolyásolhatja. Ezt a hatást egyes kutatók nem tekintik fontosnak (pl. Vet et al., 1983, Takabayashi et al., 1991, Cortesero et al., 1993, Potting et al., 1995, Shimoda et al., 1997), mások azonban figyelmeztetnek a jelenség potenciális jelentőségére (Jones et al., 1994). Az együtt nevelt káposzta és fehérhere növények együttes felülete például nagyobb volt, mint akár a káposzta, akár a fehérhere növények felülete.

A rovarok válaszreakcióiban számos tényező szerepet játszhat, mint például a genotípus, fiziológiai állapot, környezeti tényezők, előzetes tapasztalat, illetve ezek kombinációi (Vinson, 1981, Vinson, 1984, Vet és Groenewold, 1990). A *P. melanarius* jelenleg nem tenyészthető olyan egyedszámban, hogy megfelelő ismétlésszámú kísérleteket lehessen a tenyésztett (azaz ismert eredetű és hátterű) egyedekre alapozni. A szabadföldön gyűjtött egyedek viselkedése, főképp a fiatal, illetve a többéves egyedek összehasonlításában, valószínűleg nem egységes. A

tisztázatlan hátterű egyedek használata főleg a tanulási folyamatok miatt okozhat problémákat (Vet és Dicke, 1992).

5.1.1. Ép növények illatanyagainak hatása a *P. melanarius* viselkedésésre

A növényzet, mint élőhely illatanyagainak lehetséges szerepét a természetes ellenségek orientációjában jobbára parazitoidok esetében vizsgálták. Doutt (1964) összefoglalója szerint a parazitoidokat a gazdaszervezet megtalálásában és elfogadásában különböző ingerek vezérlik, melyek a gazdaszervezettől való távolsággal változnak, a parazitoid először elméletileg az élőhely/gazdanövény által kibocsájtott, hosszú távra ható ingerekre reagál, utána a gazdaszervezettől érkező, rövid távolságon belül ható jelzésekre koncentrál, ezután, kontakt ingerek alapján, a gazdaszervezet elfogadása vagy elutasítása következik, végül a parazitáltság sikerét a gazdaszervezet megfelelősége dönti el. Vinson (1981) illetve Nordlund et al. (1988) ezt az elméletet a ragadozókra is kiterjeszti, azaz az elmélet szerint a ragadozók először a zsákmányszervezet élőhelyére orientálnak, majd az élőhelyen belül a zsákmányt próbálják lokalizálni, ezután pedig a megtalált zsákmányt elfogadják vagy elutasítják. Minél jobban specializált az adott természetes ellenség, akár a zsákmány élőhelyét, akár rendszertani besorolását tekintve, annál valószínűbb, hogy a keresésben valamilyen specifikus ingert fog felhasználni (Vinson, 1981, Vet és Dicke, 1992).

A különböző infokemikáliák (azaz olyan vegyületek, melyek két organizmus között információátvitelt biztosítanak, és a fogadó félben fiziológiás vagy viselkedéstani változást okoznak (Vet és Dicke, 1992)) közül jelen kísérletek a szinomónokra koncentrálnak. A szinomón az eredeti definíció szerint olyan kémiai anyag, melyet valamilyen növényfaj egyede bocsájt ki, egy másik faj (általában nem növény) egyede ezt érzékeli, és a felfogó faj fiziológiás vagy viselkedésbeli válasza mindkét faj számára előnyös (Norlund és Lewis, 1976), ezt a definíciót Dicke és Sabelis (1988) annyiban módosítja, hogy a szinomónt kibocsájtó szervezet nem csak növény lehet. A szinomónok és parazitoidok kapcsolatának széleskörű irodalma van (összefoglalásokat közöl többek között Vinson, 1981, Dicke és Sabelis, 1989, Vet és Dicke, 1992, Dicke, 1995). A ragadozók közül általában csak a specialistábbnak tekinthető Coccinellidae (Ninkovic et al., 2001, Sengonca et al., 2002) Syrphidae (Scholz és Poehling, 2000) és Chrysopidae (Sengonca et al., 2002) fajokat, illetve a ragadozó atkákat vizsgálják, megemlíthetőek még a burgonyabogár specialista ragadozójával, a *Perillus bioculatussal* kapcsolatos vizsgálatok (De Vos, 1996). A ragadozók és infokemikáliák kapcsolatát Dicke et al. (1990) foglalja össze.

Az ép növényekkel végzett olfaktométeres vizsgálat eredményei szerint mindkét ivar több időt töltött a növények illatmezejében, mint a komposzt illatmezejében; a nőstények szignifikánsan több időt töltöttek az együtt nevelt káposzta és fehérhere illatmezejében, mint a többi illatmezőben, míg hasonló reakció a hímek esetében nem volt mérhető. A hím egyedek szignifikánsan

kevesebb időt töltöttek a fehérhere illatmezejében, mint a komposzt illatmezejében, a tendencia, bár nem volt szignifikáns, a nőstények esetében is tapasztalható volt.

A *P. melanarius* élőhelyét, de főleg táplálékát tekintve generalista, és evolúciós szempontból nehezen indokolható, miért mutatna a faj veleszületett reakciót bizonyos növények illatanyagaival szemben (a táplálék/élőhely specializáltság és az infokemikáliák használata közti összefüggésekről Vet és Dicke (1992) építettek fel átfogó elméleti modellt). Nem lehet kizárni, hogy a kísérletekben a bogarak nem bizonyos kémiai összetevőkre, hanem a levegőben jelenlévő illatanyag mennyiségére reagáltak. Ez mindazonáltal nem ad kielégítő magyarázatot arra, miért nem mutattak reakciót a bogarak egyedül nevelt káposzta jelenlétében, illetve miért töltöttek kevesebb időt a fehérhere illatmezejében. Ninkovic és Petterson (2003) kísérleteiben, a táplálékát tekintve többé-kevésbé specialista, de az első trofikus szinthez való viszonyát tekintve generalista *Coccinella septempunctata* az itt megvitatottakhoz nagyon hasonló eredményeket mutatott, több időt töltve el ép árpa és gyomnövények együttes illatmezejében, mint az árpa illatmezejében. Kielty et al. (1996) olfaktométeres kísérleteiben a *P. melanarius* búza növények vizes kivonatának illatmezejében szignifikánsan több időt töltött, mint a kontroll (tiszta levegő) mezőkben, a szerzők felvetik, hogy a *P. melanarius* élőhelyválasztásában szerepet játszhatnak az olfaktometrikus ingerek (bár ebben a kísérletben az illatanyagok koncentrációja és jellege valószínűleg messze eltért a természetben tapasztalhatótól). Carcamo és Spence (1994), élőhelyválasztási kísérleteik eredményeire alapozva felveti, hogy a *P. melanarius* a diverz rendszereket (esetükben az árpa és a borsó köztestermesztéses parcelláit) kémiai ingerek alapján találja meg.

Egyes irodalmi adatok alapján, több más futóbogárfajhoz hasonlóan a *P. melanarius* nagyobb egyedszámokban csapdázható diverz környezetben, mint monokultúrákban (Booij et al., 1997, Wiech és Wnuk, 1991, Theunissen et al., 1992), ezekben a vizsgálatokban a bogarakat nemek szerint nem különítették el. Zangger et al. (1994) kimutatták, hogy a táblán belül létrehozott virágzó sávokban a nőstények aránya a *P. melanarius* fogásokon belül nagyobb volt, mint a környező kalászosokban, a *P. cupreus* nőstényei pedig ugyanebben az összehasonlításban magasabb tojásszámokat mutattak a diverz környezetben . A diverz növényzet az imágók számára több, vagy jobb minőségű táplálékot biztosíthat (Root, 1973, Russel, 1989, Andow, 1991, Barbosa és Benrey, 1998), a tojások, illetve a lárvák számára pedig megfelelőbb környezetet jelenthet, mint akár a növényzetmentes területek, akár valamely növény monokultúrája. Az ép növényekkel végzett olfaktométeres vizsgálatok a nőstény bogarak attrakcióját/arresztációját sejttetik, diverz illatanyagforrások jelenlétében. Akár a konkrét illatanyagokra, akár az illatanyagok mennyiségére reagáltak a nőstények, a motiváció táplálékkeresésből vagy tojásrakóhely keresésből egyaránt fakadhat. Mivel a szintén 24 órán át éheztetett hímek nem mutattak hasonló reakciót, és a kísérletek a bogarak fő szaporodási időszakában zajlottak, gyanítható, hogy a potenciális tojásrakóhely keresése a nőstények reakcióiban legalább akkora szerepet játszhatott, mint a táplálékkeresés (Dicke et al. (1990) szerint az allelokemikáliákon alapuló

tojásrakóhely-keresés főleg az olyan fajok esetében fontos, ahol a lárva életmódja, tápláléka erősen eltérő az imágókétól). Növényi eredetű illatanyagok szerepe bizonyított például a *Rhizophagous grandis* tojásrakóhely-keresésében (Baiser et al., 1988). Atienza et al. (1996) nagy területen folytatott vizsgálataiban a hím és nőstény *Angoleus nitidus* (élőhelyét tekintve specialista futóbogárfaj) egyedek élőhelyválasztási stratégiája különbözött, ezt a szerzők a nőstények tojásrakóhely keresési viselkedésével, ezen belül a sűrűbb növényzet, és az ezzel kapcsolatos mikroklimatikus tényezők keresésével magyarázták. Thomas et al. (1998) kísérleteiben a hímek és nőstények aggregációi adott növénytípuson belül nem fedték egymást, a szerzők itt is a tojásrakó nőstények eltérő igényeit gyanították. A diverz illatanyagok jelenléte a nőstények számára olyan környezetet is indikálhat, ahol a mikroklimatikus tényezők kedvezőek. Ha a nőstények valóban lassabb mozgásúak, illetve helyhez kötöttebbek, mint a hímek, a megfelelő mikroklíma élőhelyválasztásukban fontosabb szerepet játszhat, mint a hímek esetében.

A hímek reakciója (illetve a nőstények hasonló tendenciát mutató viselkedése) fehérhere illatanyagaira nehezen értelmezhető és az 1996-os vizsgálatokkal összehasonlítva nem is egységes.

5.1.2. Természetes, illetve mechanikai úton károsított növények hatása a *P. melanarius* viselkedésére

A kártevők által károsított növények az ép növényekhez képest gyökeresen eltérő kulcsingereket adhatnak a természetes ellenségek számára (pl. Monteith, 1955, Hassel, 1968, Dicke és Sabelis, 1989, Dicke et al., 1990, Dicke, 1994, Takabayashi et al., 1994). A legismertebb példa a limabab – *Tetranychus urticae* – *Phytoseiulus persimilis* rendszer, ahol a sérült növény a kártevők eltávolítása után is vonzza a ragadozó atkákat (Sabelis et al., 1994). A természetes ellenségek egy része a kártevők által fertőzött és nem fertőzött növényeket meg bírja különböztetni (pl. Eller et al., 1988, Turlings et al., 1990). A ragadozókról ebben a viszonylatban a ragadozó atkák kivételével kevés adat áll rendelkezésre (Vinson, 1981, Dicke és Sabelis, 1990).

A mechanikai úton károsított, illetve ép káposztanövények gyakorlatilag ugyanazt az illatanyagot bocsájtják ki, mint a károsítóktól fertőzöttek, de a károsítók által megtámadott káposzta esetében a kibocsájtott illatanyagok mennyisége nagyságrendekkel nagyobb lehet (Blaakmeer et al., 1994, Mattiacci et al., 1994). A bogarak nem mutattak reakciót a hernyók által károsított káposzta illatanyagaira, mikor a hernyók és termékeik nem voltak jelen a rendszerben, ez arra utal, hogy a bogarak közömbösek a káposzta illatanyagaira, a jelenlévő illatanyag menyiségtől függetlenül. Ez egyrészt megerősíti az ép növényekkel végzett kísérletek eredményeit, másrészt arra utal, hogy az ép növények diverz illatanyagaira reakciót mutató bogarak nem feltétlenül csak az illatanyagok mennyiségére reagáltak.

A *P. melanarius* egyedek az előzetes kísérletekben szívesen elfogyasztották a *P. brassicae* 3. stádiumú hernyóit. A bogarak ugyanakkor nem mutattak reakciót a

hernyók által károsított növények illatanyagaira, a hernyók és termékeik jelenlétében. Ez azzal magyarázható, hogy a *P. melanarius*-nak, mint generalista táplálkozású ragadozónak, nem fűződik "érdeke" ahhoz, hogy adott zsákmányfajokra kitüntetett reakciót mutasson (Vet és Dicke, 1992, lásd az előző pontban is). A *P. brassicae* választását az indokolta, hogy ez a faj volt legkönnyeben beszerezhető, a leveleken táplálkozó egyedek számát, méretét, stb. egyszerű volt ellenőrizni, illetve ennek a fajnak a kártételét lehetett legegyszerűbben mechanikai módszerekkel imitálni. A *P. melanarius* Kielty et al. (1996) vizsgálatai szerint több időt töltött levéltetvek mesterségesen előállított riasztó feromonjának illatmezejében, mint a kontroll illatmezőkben, tehát, legalábbis egyes fajok esetében, elképzelhető, hogy a *P. melanarius* olfaktometrikus ingereket követve találja meg a zsákmányt. Mindenesetre a mesterséges kivonatokkal végzett kísérletek esetében nem árt az óvatosság, mert ezek általában sokkal magasabb koncentrációban tartalmazzák az adott illatanyagot, mint ahogy az természetes körülmények között előfordul (Finch és Collier, 2000, a szerzők az érvelést növényevők és növényi anyagok kivonatainak esetére alkalmazták).

5.1.3. Fajtársak illatanyagainak hatása a *P.melanarius* viselkedésére

Futóbogarak vonatkozásában a fajtársak illatanyagainak, azaz a feromonoknak a szerepe kevéssé kutatott terület. Luff (1986) talajcsapdák fogásainak értelmezését célzó vizsgálatai során a *Pterostichus madidus* esetében szexferomon jelenlétét gyanította, mely mindkét nem esetében viselkedésbeli reakciót váltott ki az ellenkező nemből. Ugyanebben a vizsgálatban a *H. rufipes* aggregációt mutatott saját védekező szekrétumának legfontosabb összetevőjének, a hangyasavnak híg oldatára. A szerző ezenkívül idézi Wautier (1970, 1971) vizsgálatait, aki a *Brachinus sclopeta* és *explodens* fajok esetében aggregációt kiváltó feromon jelenlétéről számolt be. Ugyanezekben a vizsgálatokban a *P. melanarius* nem aggregált a csapdákban, ezért Luff (1986) elvetette annak gondolatát, hogy a faj esetleg szexferomonnal rendelkezik. Raworth és Choi (2001) vizsgálataiban faj szintén nem mutatott aggregációt a csapdákban. Az adatok szórása mindkét vizsgálatban jelentős, és a szerzők nem zárják ki, hogy ez a magas variancia esetleg elmaszkírozhatta az aggregácó jeleit. Thiele (1977) összegzése szerint aggregáció a futóbogaraknál csak nagyon kevés faj (pl. a *N. brevicollis*, *A. dorsale* illetve a már idézett *Brachinus* fajok) esetében tapasztalható, és a szexferomonok jelenléte nem bizonyítható. Olfaktométeres vizsgálataim eredményei alapján legalábbis gyanítható, hogy a *P. melanarius* nőstények olyan feromont termelnek, amely vonzó hatást gyakorol a hímekre. A közvetett, személyes megfigyelésen alapuló bizonyítékok is erre utalnak, például a hímek "meglassulása" a nőstények illatanyagainak jelenlétében, illetve a tojásrakó arénákban (4.4.1. pont) tapasztalt jelenség, ahol egy négyzetméteres arénákban a hímek másodperceken belül megtalálták a nőstényeket (bár ez utóbbi esetben a vizuális ingerek jelenléte nem

kizárható). A nemek közti többi lehetséges viszonylatban viselkedést befolyásoló illatanyag jelenléte nem volt megállapítható. Kérdéses lehet, hogy a nőstények által termelt feromon, amennyiben valóban jelen van, milyen távolságban érzékelhető, mert, mint erre már utalás történt, a *P. melanarius* nem mutat mérhető aggregációt a csapdákban saját fajtársainak jelenlétében (Luff, 1986).

5.2. A *P. melanarius* mozgáskarakterisztikájának általános vizsgálata

Az előző pontokban azt vizsgáltam, mutat-e a *P.melanarius* bizonyos illatanyagokra mérhető reakciót, de a különböző mozgásjellemzők vizsgálata, azaz a válaszreakciók konkrét megnyilvánulási formájának értékelése az olfaktométerben nem volt lehetséges.

A rovarok mozgásjellemzőiben illatanyagok hatására beálló változásokat Dethier et al. (1960) összegezte. A lehetséges reakciók az alábbiakban foglalhatóak össze: a rovar

a) mozgásában nem tapasztalható változás, az egyenes irányú előrehaladás vektorának nagysága illetve a fordulási gyakoriság nem változik
b) megáll
c) egyenes irányú előrehaladása vektorának nagysága nő vagy csökken
d) fordulási gyakorisága nő vagy csökken
e) az illatforrás felé vagy attól elfelé orientál

Fraenkel és Gunn (1961) és Dethier et al. (1960) ezen belül megkülönbözteti az irányult (“directed”) és nem irányult (“nondirected”) reakciókat, attól függően, hogy a mozgás irányában vagy egyéb jellemzőiben áll be a változás. Ennek értelmében irányult változásnak, azaz taxisnak tekinthetőek az e) pontban említett reakciók, és nem irányult változásnak, azaz kinézisnek minősülnek a b-d) pontokban felsorolt válaszok. Kennedy (1977) ortokinézisként említi a mozgásmennyiséggel kapcsolatos értékekben megnyilvánuló változásokat, és klinokinézisnek nevezi a fordulási gyakoriság változását.

A mozgáskompenzátor valamennyi, fentiekben felsorolt változó mérésére képes. Az olfaktométerrel ellentétben a mozgás irányultsága megállapítható, és következtetés vonható le az illatforrásra való attrakcióra, illetve arresztációra vonatkozóan. Az olfaktométer vizsgálati teréhez hasonlóan a kompenzátorban is minimális az áramló levegő turbulanciája. A szél ellenében megtett út és a széllel szembeni fixáció az attrakció (taxis) mérésére szolgáló változók, míg a többi mérhető érték a kinézis mértékét adja meg. A kompenzátor fő problémája, hogy eredetileg lassú mozgású rovarfajok (burgonyabogár, Thiery és Visser, 1986) mozgásváltozóinak mérésére fejlesztették ki, ezért az ehhez képest rendkívül gyors mozgást mutató *P. melanarius* esetében gyakran fordulnak elő műszaki hibák, illetve “túlkompenzálás”, mely utóbbi esetben a kompenzációs gömb a vizsgálat alanyául szolgáló egyedet “ledobja magáról”. A kompenzáció sebessége a bogarak túlságosan nagy fordulási gyakorisága esetén nem egyenletes, a berendezés “rángat”. Ebből következően a kompenzátor nagymértékben természetellenes, valószínűleg erősen stresszelő környezetet nyújt a bogarak számára, és a *P.*

melanarius esetében feltehetőleg inkább "pánikreakciók" mérésére alkalmas. A bogarak „izgatottságára" utal az inaktív periódus rövidsége, az egyedek az 1800 másodperces megfigyelési idő túlnyomó többségében mozgásban voltak. Firle et al. (1998) szerint a *P. melanarius* esetében az inaktivitás valószínűsége 80% körül van, és, bár a közölt adat 24 órára vonatkozik, ez a kompenzátorban vizsgált bogarak abnormális viselkedésére figyelmeztet.

Thiery és Visser (1986) illetve Bolter et al. (1997) szerint adott ingerre mutatott vonzódásról (taxisról) akkor lehet beszélni, ha a vizsgált rovar egyenesebb mozgást végez, és nagyobb széllel szemben megtett utat és/vagy széllel szembeni fixációt mutat az attraktáns inger jelenlétében. A kompenzátorral végzett kísérletek értelmében a *P. melanarius* nem mutatott taxist növényi illatanyagokra, mert nem mutatott széllel szembeni fixációt és a széllel szemben megtett út nem függött a növényi illatanyagoktól. Ez valószínűleg azzal magyarázható, hogy a polifág és élőhelyét tekintve generalista bogarak mozgása valóban nem követ taxist a növények illatanyagai felé, de az sem kizárható, hogy a kedvezőtlen környezettel és stresszel kapcsolatos tényezők voltak felelősek a reakció hiányáért. A kompenzációs gömbön a bogarak relatív pozíciója állandó, az illatanyagokra esetleg reagáló állatok tehát nem kapnak megerősítést (=erősödő ingert, fokozódó illatanyag grádienset) ha az illatforrás felé mozognak, és ez megzavarhatja reakcióikat. (A kompenzátor szálcsatornájának felépítése amúgy is a minimumra csökkenti az illatgrádiensek kialakulásának esélyét (Visser, 1976)). Mindenesetre ilyen jellegű zavarást a burgonya illatanyagaira orientáló burgonyabogaraknál (Thiery és Visser, 1986), illetve a *P. bioculatus*-szal végzett kísérletekben (Pannebakker, 1998) nem lehetett kimutatni (bár megjegyzendő, hogy ezekben az esetekben egy kísérleti futam csak 10 percig tartott).

A növényi illatanyagok szignifikáns hatást gyakoroltak az összes megtett útra és a mozgás egyenességére, valamint marginálisan szignifikáns volt hatásuk az inaktív periódusra. Ugyanúgy, mint az olfaktométer esetében, itt sem lehet megállapítani, hogy a bogarak konkrét illatanyagokra vagy az illatanyagok mennyiségére, illetve, a kontroll kísérletek esetében, ezek hiányára reagálnak-e. Azt mindenesetre meg kell jegyezni, hogy a beteg fehérhere növények (melyek illatanyagai valószínűleg eleve eltértek az egészséges növényekétől) nagyon sok levelet veszítettek és ezáltal valószínűleg a párolgási felület, illetve a kibocsájtott illatanyagok mennyisége is csökkent. Az egyedek a legrövidebb utat a tiszta levegő jelenlétében tették meg, ez alacsony aktivitásra, a motiváció hiányára utal. A növényi illatanyagok közül a fehérheréé eredményezte a legrövidebb megtett utat. A mozgás egyenessége az együtt nevelt növények esetében volt a legalacsonyabb (bár ez az érték nem tért el szignifikánsan a bimbóskel esetében mérhetőnél) és a fehérhere esetében egyértelműen a legmagasabb. Ezek az eredmények kinézisre utalnak, bár problematikus annak megítélése, hogy az ilyen tendenciát mutató mozgásjellemzők a bogarakat a növények közelében tartják, vagy az egyedek távolodását idézik elő. A bogarak az együtt nevelt bimbóskel és fehérhere, illetve a bimbóskel illatanyagainak jelenlétében aktívabbak tűnnek, mint a fehérherében, mert az összesen megtett út nagyobb és az inaktív periódus rövidebb. A fehérhere

jelenlétében a mozgás “kiegyenesedett” (bár az értékek messze elmaradtak az “egyenes” mozgásra jellemzőektől, alátámasztva Firle et al. (1998) szimulációjának eredményeit, ahol a *P. melanarus*-ra a nagy fordulási gyakoriság, és a fordulási szögek széles skálája volt jellemző) viszont az inaktív periódus hossza megnövekedett, az összes megtett út pedig csökkent. Ez azt eredményezte, hogy a bogarak által mutatott vektorhossz, vagyis a nettó megtett út a mozgás kezdő és végpontja között, nem mutatott összefüggést a növénytípussal, azaz, a bemutatott eredmények alapján a bogarak elméletileg egyik növénytípusban sem töltenek el hosszabb időt, mint a többiben. Nagyobb átkutatott területet jelképezhet viszont az együtt nevelt növények, illetve a bimbóskel illatmezejében mutatott viselkedés. Több kutató szerint (pl. Baars, 1979, Wallin és Ekbom, 1988, 1994) futóbogarak esetében az egyenes vonalú mozgás azt jelenti, hogy az állat kedvezőtlen környezetet tapasztal, és el akarja hagyni azt. Egyenes vonalú mozgást okozhat ezenkívül a bogarak fokozott éhségi állapota, mérsékelt éhezés esetén a bogarak random mozgást mutatva kutatnak zsákmány után (Mols, 1993). A kompenzátoros vizsgálat során az egyedek mozgásának egyenességét mérő értékek nagyon alacsonyak voltak. Erősen valószínűtlen, hogy a bogarak a kompenzációs gömböt kedvező környezetként fogták volna fel, de a 24 órás éheztetés, ami nem tekinthető túlságosan hosszúnak (Mols, 1993, Fournier és Loreau, 2001), előidézhetett random jellegű kereső mozgást. Baars (1979) ezenkívül felhívja rá a figyelmet, hogy a kedvezőtlen környezet nem azonnal váltja ki az egyenes vonalú, gyors mozgást.

A bogarak figyelemre méltó hosszúságú mozgáspályákat mutattak, ami meglepően nagy mozgássebességre utalhat. A legnagyobb mozgássebességeket (a megtett összes út és az 1800 másodperces megfigyelési idő alapján számolva) az együtt nevelt növények illatmezejében lehetett kalkulálni (hímeknél az átlagsebesség 50 méter/óra körüli értéket mutatott), de az átlagsebesség fehérhere illatmezejében is 39 méter/óra körül volt. Ez nem egyenlő az áthelyeződés (diszperzió) mértékével, arra nézve az átlagos vektorhosszakból számítva óránként körülbelül 8-9 méter körüli értékeket kapunk. Wallin és Ekbom (1988) harmonikus radarral végzett mérései a *P. melanarius* esetében gabonában 2.4 méter/óra átlagsebességet, illetve napi 5.3 méteres áthelyeződést mértek, a kompenzátor esetében számított, ennél jóval magasabb értékek a már említett pánikreakcióra utalnak, bár Wallin és Ekbom 1994-ben ugyanennél a fajnál óránként 4 és 9 méteres áthelyeződéseket is demonstrált. Thomas et al. (1998) a *P. melanarius* esetében 24-28 m^2/nap diffúziós koefficiens értékkel számol. A mért sebességértékek (a mérések körülményeinek figyelembe vételével is) azt jelzik, hogy a *P. melanarius* szükség esetén hosszú utat képes bejárni zsákmány után, és a kedvezőtlen körülményeket nyújtó területeket képes viszonylag gyorsan elhagyni.

Mind a diszperzió, mind az átkutatott terület nagysága természetesen jóval több tényező függvénye, mint amennyit a növényi illatanyagok reprezentálnak, az itt bemutatott adatok mindenesetre arra hívják fel a figyelmet, hogy a bogarak mozgásjellemzőit a kémiai ingerek befolyásolhatják. Az eredmények alátámasztani tűnnek az ép növényekkel végzett olfaktométeres kísérletek eredményeit, de egyes

eltérések (a nemek reakciói a kompenzátorral végzett kísérletekben nem függtek a növénytípustól) és a kísérletek eltérő beállításai (a kompenzátorban nincs választási lehetőség ("no choice"), megvilágítás alapvető különbségei, különbségek a növények fajában, fajtájában és állapotában, a kompenzátor stresszelő környezete) a következtetések levonásakor óvatosságra intenek.

A nemek eredményeinek összehasonlítása, az összes mérési körülmény figyelembe vételével is, nagy mértékben alátámasztja az olfaktométeres kísérletekben már jelzett viselkedésbeli különbségeket. A hímek egyértelműen nagyobb aktivitására utal a szignifikánsan nagyobb vektorhossz, hosszabb összes megtett út, és rövidebb inaktivitási periódus. Valószínű, hogy a hímek természetes körülmények között is mozgékonyabbak, nagyobb területet járnak be. Szántóföldi kísérletekben a nemek összehasonlításában a nőstények kevésbé aktívnak tűnnek (Thomas et al., 1998, Skuhravy et al., 1971, Gordon és McKinlay, 1998), ez a szerzők szerint azzal magyarázható, hogy a szaporodási időszakban a hímek keresik meg a nőstényeket. Amennyiben a nőstények kevésbé aktívak, viszont az 5.1.3. pontban feltételezett feromont termelik, a szaporodási időszakban jelentősen megnő annak az esélye, hogy a hímek a nőstényeket megtalálják. A hímek és nőstények mozgása közötti különbségre hívja fel a figyelmet Wallis és Ekbom (1994) is, akik szerint a nőstényekre inkább jellemző az irányult mozgás, mint a hímekre (bár ugyanezt a különbséget a szerzők 1988-ban nem figyelték meg). Raworth és Choi (2001) laboratórumi kísérleteikben nem mutattak ki különbséget a hím és nőstény *P. melanarius* egyedek sebessége közt. A nőstények alacsonyabb aktivitása más fajok esetében is megfigyelhető (pl. *C. nemoralis* – Kennedy, 1994, *Abax ater* – Loreau és Nolf, 1994, *Carabus auronitens* - Althoff et al., 1994), egyes magyarázatok szerint ez azzal függ össze, hogy a hímek aktívan keresik a nőstényeket (Kennedy, 1994). A hímek és nőstények mozgásjellemzői közt fennálló különbségek nagy valószínűséggel a nemek ragadozó magatartását, azaz természetes ellenség funkcióját is befolyásolják.

5.3. A *P. melanarius* élőhelyválasztását befolyásoló strukturális és mikroklimatikus hatások vizsgálata köztestermesztéses rendszerekben

5.3.1. Csapdázásos kísérletek

A csapdázásos kíséletek eredményeinek megvitatása több ponton összefügg a jelölés-visszafogás alapú kísérletek értékelésével, ezért néhány részletesebb elemzés a következő pontban (5.3.2.) található. Az alábbiakban a csapdázásos kísérletek általános megvitatását foglalom össze.

Corbett és Plant (1993) szimulációs vizsgálatainak eredményei szerint nagy mozgékonyságú természetes ellenségek esetében a köztestermesztés hatása kis parcellákban nem vizsgálható. A 30*30 méteres parcellákban kimutatható különbségek voltak az egyes kultúrák között, amit erősített a parcellákat körülvevő gyepnek köszönhető szegélyhatás (lásd 5.3.2. pont). Az irodalmi adatok szerint a

köztestermesztés megnövelheti a *P. melanarius* egyedszámát a főnövény monokultúrájához képest (Booij et al., 1997, Carcamo és Spence, 1994, Armstrong et al., 1998). Az itt bemutatott kísérletben a köztestermesztés hatása a növénykombináció jellegétől függött, ami ellentmond azoknak a kísérleti eredményeknek (például Carcamo és Spence, 1994, Carcamo et al., 1995, Clark et al. 1997), melyek szerint a növényzet jellegének a *P. melanarius* élőhelyválasztására nincsen hatása. A bimbóskel monokultúrában viszonylag alacsony fogásszámokat mértem, ez megfelel annak az általános feltételezésnek, hogy a *P. melanarius* a ritka növényzetű kultúrákat nem kedveli (Booij és Noorlander, 1988, Baker és Dunning, 1975). Ennek oka valószínűleg klimatikus tényezőkben keresendő (lásd az 5.3.2. pontot is), Speight és Lawton (1976) az ilyen területeken tapasztalható nagy hőmérséklet ingadozást és alacsony páratartalmat emíti, Skuhravy et al. (1971) szerint a bogarak elkerülik azokat a foltokat, ahol túl sok napfény éri a talajt. Alacsonyabb fogási eredményeket kapott Ericson (1978) olyan nitrogénhiányos foltokban, ahol az őszi búza alacsonyabb takarást adott.

A mustár és a bimbóskel együtt termesztése jelentősen megnövelte a bogarak számát a bimbóskel monokultúrához képest, ami megfelelt az elvárásoknak, Heimbach és Garbe (1996) szintén a futóbogarak kimagasló abundancájáról számolnak be fekete mustárban. Ezzel szemben az árpa hozzáadása a bimbóskelhez nem okozott változást, sőt, az árpa monokultúrához képest a csapdázott egyedszám csökkent. Ez az eredmény ellentmondott az elvárásoknak, mert a gabonaféléket a legtöbb forrás mint a *P. melanarius* számára kedvező élőhelyet említi (például Rivard, 1966, Booij és Noorlander, 1988, Booij, 1994, Hance et al. 1990), az árpa hozzáadása tehát elméletileg megnövelhette volna a bimbóskelben csapdázott bogarak számát. A kombinációban, úgy tűnik, nem az árpa pozitív, hanem a bimbóskel negatív hatásai érvényesültek. Ennek oka nagy valószínűséggel a növénystruktúra és a mikroklíma összefüggéseire vezethető vissza, melyeket részletesen a következő pont (5.3.2.) fejt ki.

A *P. melanarius* esetében megfigyelt alapvetően éjszakai jellegű aktivitás alátámasztja azokat az irodalmi adatokat (Luff, 1978, Thiele, 1977, Greenslade 1963), melyek a fajt a nokturnális aktivitást mutató futóbogarak közé sorolják. Figyelemre méltó, hogy bizonyos szintű nappali aktivitás minden növényzettípusban megfigyelhető volt, ami egyetértésben van Pollet és Desender (1987) eredményeivel. Bár a növényzet hatása az éjszakai-nappali aktvitás arányára nem volt szignifikáns, gyanítható, hogy a bogarak nappali aktivitása a bimbóskel monokultúrában alacsonyabb volt, mint a sűrűbb növényzettípusokban. Chapman et al. (1999) hasonló eredményeket kapott sűrű, magas fűállománnyal borított és rövid füvű legelők összehasonlítása során, ahol a bogarak a sűrűbb vegtációban magasabb nappali aktivitást mutattak. A szerzők nem tartották valószínűnek, hogy adott területen belül két eltérő viselkedésű populáció fordulna elő, és a különbségeket azzal magyarázták, hogy a bogarak nappal rendszeresen átmozogtak a rövid, kedvezőtlen klímát biztosító állományból a másikba. Jelen kísérletben a parcellákat elválasztó gyep a bogarak mozgását jelentős mértékben akadályozta (lásd a következő pontot), ezenkívül a parcellák távolsága is ellentmond annak a

fetételezésnek, hogy az egyedek közlekedtek volna a parcellák között. A különbségeket valószínűleg az egyedek viselkdésében a növényzet és az általa kialakított mikroklíma változtatta meg, adott kísérleti területen a parcellákon belül eltérő viselkedésű szubpopulációk alakulhattak ki. Baker és Dunning (1975) ugyanezzel magyarázza a növényzetmentes területeken tapasztalható alacsony fogásszámokat, szerintük sűrű növényzetben az alapvetően éjszakai életmódú faj adott napon belül hosszabb időszakban talál aktivitásra serkentő klímaviszonyokat. Az *Angoleus nitidus* futóbogárfaj esetében az időjárás önmagában is módosította a faj napi aktivitását (Atienza et al., 1996).

A kísérletek során mért aktivitási csúcsokat a csapadékviszonyok nem magyarázzák, jóllehet Thomas et al. (1998) ugyanezzel a fajjal végzett nagyszabású csapdázásos vizsgálataiban az aktivitási csúcsokat egyértelműen az eső okozta. Jelen kísérletben az időjárási viszonyok szerepe az aktivitás alakulásában nem egyértelmű. A Wageningnen Hoog-ban viszonylag egyértelműen a VI.21-gyel, illetve VII.18-cal végződő hetekben mutatkozó csúcsok, valamint a VIII.23-i kisebb csúcs egybeesnek a heti hőmérséklet megemelkedésével, ugyanakkor Achterbergben a csúcsok eltolódása, illetve az egyes parcellákban eltérő időpontokban mutatkozó aktivitási csúcsok óvatos interpretációra intenek. A hőmérséklet a jelölés-viszafogás alapú kísérletben mért aktivitást sem magyarázta (lásd a következő pontot). A Wageningen Hoog-i júniusi első csúcs valószínűleg megfelel a fiatal nemzedék tömeges előjövetelének, ami Hollandiában körülbelül ebben az időszakban várható (Desender et al., 1985). Az ugyanezen a területen mért júliusi csúcs a szaporodási időszak kezdetét jelezheti, amit hasonló fekvésű országokban számos vizsgálat kimutatott (Fadl és Purvis, 1998, Rivard, 1966, Luff, 1982, Wallin, 1985). Az irodalmi adatok nagyszámú egyedet jósolnak augusztusra is, de elképzelhető, hogy addigra a parcellák bogárállományát a csapdázás kimerítette (lásd a következő pontot). Basedow (1984) vizsgálatai szerint a hűvösebb klímát biztosító növényállományokban az egyedek fenológiája két hetet késhet, Hance at al. (1990) szintén a különböző növénytípusokban más időpontokban jelentkező aktivitási csúcsokra hívja fel a figyelmet. Bár az itt vizsgált növényállományok mikroklímája mutatott eltéréseket (részletek a következő pontban) az aktivitási csúcsok pozícióját illetően ez nem eredményezett kimutatható változásokat. Feltűnő az achterbergi terület aktivitási görbéinek nagyfokú eltérése a Wageningen Hoogban mértektől. Az aktivitási csúcsok későbbre tolódni tűnnek, de egyértelmű tendencia nem látható. Nem kizárt, hogy ez kapcsolatban áll az Achterbergben általánosan mérhető sokkal alacsonyabb bogárszámmal és lárvaszámmal, de azt nem lehet tudni, mi okozhatta a mindössze 8 km távolságban fekvő két terület közti gyökeres különbséget. Az mindenesetre érdekes eredmény, hogy ugyanakkor a jelölés-visszafogás alapú kísérlet a két terület között nem mutatott ki különbséget a bogarak aktivitásában.

5.3.2. Jelölés - visszafogás alapú kísérletek

A parcellák mérete és a jelölt bogarak száma nem tette lehetővé, hogy a jelölés-visszafogás technikát és a csapdázásos kísérleteket kombinálva a parcellákban a *P. melanarius* abszolút egyedszámára kalkulációkat végezzek. Ehelyett a nagyméretű csapdarács alkalmazásával igyekeztem minél pontosabb képet nyerni a kiengedett egyedek aktivitásáról, a jóval szerényebb csapdázási erőfeszítést képviselő csapdázásos kísérletek pedig értékelhető eredményeket nyújtottak a bogarak élőhely preferenciáival kapcsolatban; a két kísérlet eredményei így is kiegészíteni tűnnek egymást.

A jelölés-visszafogás alapú kísérletek számos hasznos információval szolgálhatnak adott faj aktivitásával és terjedésével kapcsolatban. A módszernek mindazonáltal vannak problémái, például az egyedek esetleges vonzódása a csapdákhoz torzíthatja a mérési eredményeket, a kiengedett egyedek életkorában és egyéb belső változóiban mutatkozó variabilitás befolyásolhatja a viselkedést, a kiengedett egyedek halálozási százalékát nehéz megbecsülni, ezenkívül a napi időjárás, illetve több kiengedés esetén a szezonális változások alapvetően befolyásolhatják a visszafogott egyedszámot (Southwood 1978, Kareiva, 1982). Az itt bemutatott kísérletben nem kizárható (főleg az 5.1.1. pont ismeretében), hogy a csapdákban lévő bogarak vonzást gyakoroltak társaikra, de a csapdák naponkénti ürítése ezt a problémát mérsékelte. A kiengedett egyedek korösszetétele feltételezésem szerint tükrözte a természetben előforduló korösszetételt. Az első kiengedésben valószínűleg több idős, többéves egyed szerepelt (ezt tűnik igazolni számos egyed kemény szárnyfedője, könnyű jelölhetősége, de a gyűjtés időpontja (május-június) is) a többi kiegedésben a fiatal egyedek túlnyomó többsége sejthető (főleg a második és harmadik kiengedés során volt jellemző a nehéz jelölhetőség a puha szárnyfedők miatt, az egyedeket a 2. 3. és 4. kiengedéshez július-szeptember folyamán gyűjtöttem). A jelölés utáni napokon, illetve a visszafogások során a kiengedési pontban nem találtam elpusztult egyedeket (tehát a jelölés, illetve az állatok kezelése valószínűleg nem okozott mortalitást). Az időjárás lehetséges hatásait a későbbi bekezdések tárgyalják.

A visszafogási arányok alakulását nagymértékben befolyásolhatja az állatok éheztetettsége. Baars (1979), den Boer (1986) és Mols (1983) különböző futóbogárfajokkal végzett vizsgálatai szerint a futóbogarak alapvető mozgásformái az éheztetés függvényében megváltoznak, az üres gyomrú állatok irányult, többé-kevésbé egyenes mozgást végeznek, a nem üres gyomrú, de nem is jóllakott állatokra a random mozgás jellemző (főleg, ha közvetlenül a mérés előtt zsákmánnyal találkoztak, mert olyankor a random mozgás az esetleg ugyanabban a foltban lévő többi zsákmányszervezet közelében tartja őket), míg a teljesen jóllakott bogarak inaktívak. Fournier és Loreau (2001) eredményei azt bizonyítják, hogy az éhes (esetükben 6 napig éheztetett) *P. melanarius* egyedek csapdázhatósága jóval nagyobb, mint jóllakott társaiké. Az éheztetés aktivitást növelő hatását használta ki *P. melanarius*-szal végzett jelöléses-visszafogásos kísérleteiben Gordon és McKinlay (1985) is, ők az egyedeket 48 óráig éheztették. Kísérleteimben az egyedek éheztetettségi szintje a négy kiengedés folyamán egyformának volt tekinthető (24 óra), ennyi éhezés elég motivációt adhatott a

mozgásra, de önmagában, legalábbis az első egy-két napban, valószínűleg nem jelentett irányult mozgásra motiváló tényezőt (Pollet és Desender (1990) mérései szerint az élelem áthaladása a *P. melanarius* emésztőcsatornáján hőmérséklettől és a táplálék állagától függően 2-4 nap körüli időt vesz igénybe). Megjegyzendő, hogy a bogarak általános tápláltsági szintje (zsírtartalékok, stb.) néhány hetes fogság és ad ibitum tápláltság után valószínűleg meghaladta a természetes körülmények között élő állatokét. A kiengedések során nem volt rá mód, hogy a parcellákban a potenciális zsákmányszervezetek jelenlétét felvételezzem, jóllehet ezek száma és eloszlása befolyásolhatta a bogarak viselkedését. A kísérleti területeken a jelen kísérletet megelőző két évben részletes kártevő feltételezés folyt, ennek eredményei szerint az önmagában termesztett bimbóskelben növényenként jóval nagyobb számú hernyó és levéltetű kártevő fordult elő, mint a bimbóskel és az árpa köztestermesztéses rendszerében, (Bukovinszky et al., in press). Ugyanakkor az árpára jellemző levéltetvek a köztestermesztés faunáját gazdagították. Mindkét területen nagy számban fordultak elő földigiliszták, a Wageningen Hoog-i területen ezenkívül igen gyakoriak voltak a meztelencsigák és a *Delia radicum* lárvái és bábjai (személyes megfigyelés). A kártevő felvételezések és a köztestermesztéses és monokultúrás rendszerek összehasonlítására vonatozó irodalmi adatok (lásd a Bevezetés fejezetet) arra engednek következtetni, hogy a bimbóskel, illetve árpa monokultúrás parcellák nagyobb egyedszámban, de alacsonyabb fajszámban tartalmaztak zsákmányszervezeteket, mint a két növény köztesteresztéses rendszere. A hasonló kísérletek tervezése során a kutatók általában egyszerűsítő feltételezésekkel élnek, Wallin és Ekbom (1988, 1994) például csak a gabonatetvek számáról ad tájékoztatást, Fourier és Loreau (2001) a talajfauna felmérése során nem veszi számba a puhatestűeket és ugróvillásokat. Fournier és Loreau (2001) feltételezése szerint egynövényes mezőgazdasági kultúrákban (esetükben búzában) a bogarak számára a legelőnyösebb stratégia az irányult mozgás, mert annak segítségével a kisebb fajszámban, de nagyobb egyedszámban előforduló zsákmánnyal való találkozás esélye megnő, a random keresés hatékonyságához képest. Ez utóbbi zsákmánykeresési stratégia a szerzők szerint inkább a táblaszegélyek, sövények diverzebb növényzetében jellemző.

A *P. melanarius* 12% (1. kiengedés, köztestermesztés) és 48% (3. kiengedés, bimbóskel) közötti visszafogási arányai nagyjából megfelelnek az irodalomban megtalálható, hasonló elrendezésű (azaz a csapdázási terület körül elkerítést nem alkalmazó) kísérletekben számolt adatoknak, és bár valamivel magasabbnak tekinthetőek, mint a legtöbb közölt érték (10 % alatti visszafogás gabonában (Welling, 1990), 10% körüli visszafogás árpa és különböző gyomok mozaikos elrendezésű parcelláiban (Powell és Ashby, 1995), 12.8% burgonyában (Gordon és McKinlay, 1985), de alatta maradnak például a Thomas et al. (1998) által gabonában mért 60%-os visszafogási aránynak. A visszafogási arány az egyéb biotikus és abiotikus tényezők hatásától függetlenül nagymértékben függ a csapdázási erőfeszítéstől, a jelen kísérletben használt, 7*7- es csapdázási rács a nagyméretű csapdákkal komoly csapdázási erőfeszítésnek tekinthető.

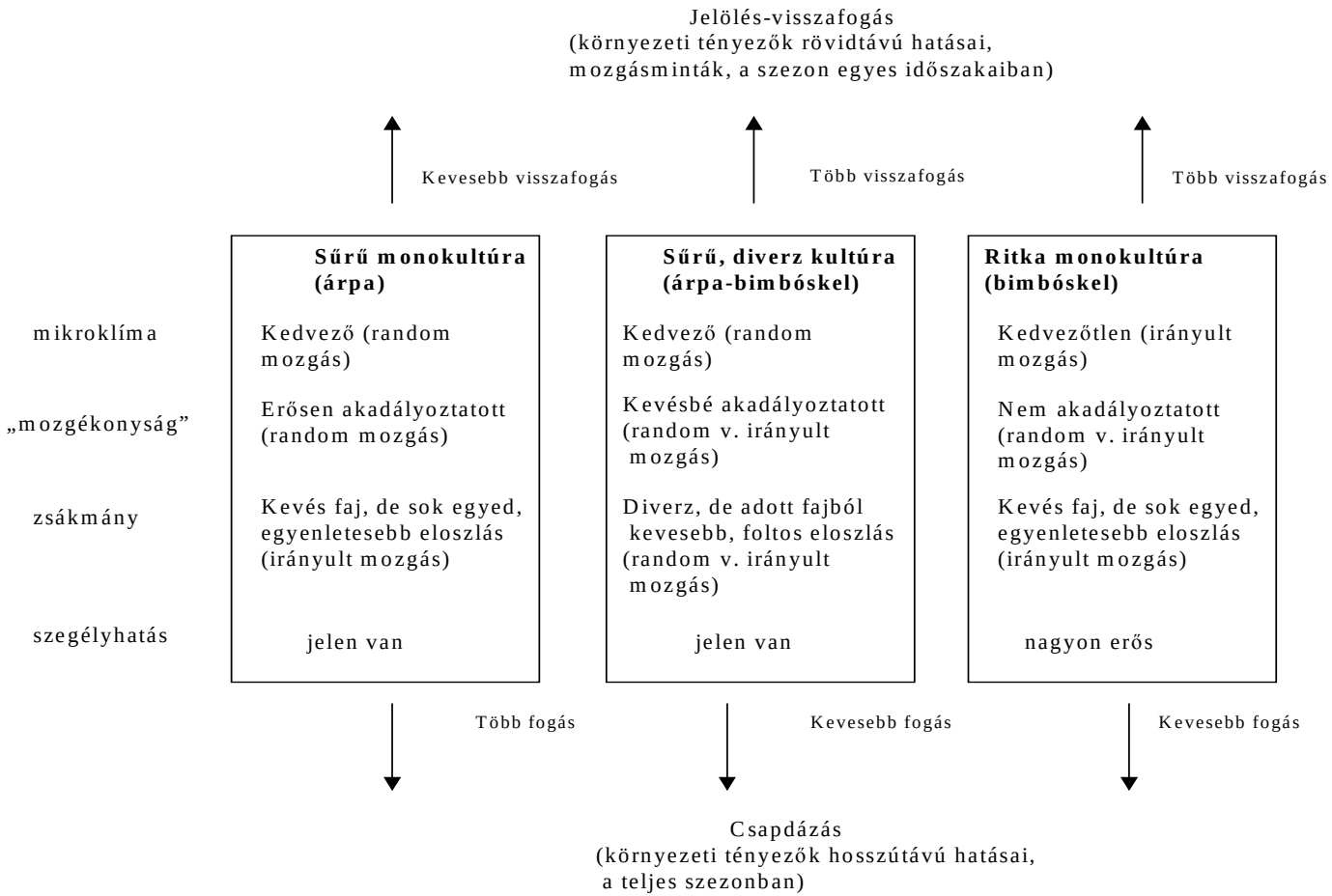
A növényzettípus jelen kísérlet eredményei szerint szignifikáns hatást gyakorolt mind az élőhely preferenciára, mind az egyedek visszafogási arányokban megnyilvánuló aktivitására. A legalacsonyabb visszafogási arányok következetesen az árpa monokultúrában voltak tapasztalhatóak, míg a bimbóskel monokultúrában illetve az árpa-bimbóskel közetstermestésben mért visszafogási arányok közt nem volt statisztikai különbség. A jelenség valószínűleg több okra vezethető vissza. A árpa monokultúra növényzete a többi növényzettípushoz képest nagyon sűrű volt, a bogarak számára fizikai akadályt jelenthetett, ezenkívül a csapdák "megközelíthetősége" is csökkent. Carcamo és Spence (1994) szerint a növényzet fizikai jellege a bogarak mozgását csak nagyon magas növénysűrűség esetén befolyásolja, viszont számos más szerző mellett Heydemann (1957), Greenslade (1964) és Luff (1987) arra figyelmeztet, hogy sűrű növényzetben a futóbogarak csapdázhatósága csökken, a bogarak mozgásjellegében beálló változások, a környezet "ellenállása" miatt. (A "sorhatás", azaz a kiengedési ponttal egy sorban lévő csapdákban tapasztalható magasabb fogásszám mindhárom kultúrában megfigyelhető volt, ezt az árpa monokultúrában illetve a közteskultúrában valószínűleg a sűrű árpasorok okozták, a bimbóskel monokul-túrában pedig az a jelenség, hogy az öregedő növények lehullott alsó levelei a 2-4. kiengedésekben a növénysorokban, a növények között "mulcs" réteget alkottak, ami az egyébként csupasz terepen a bogarak mozgását irányíthatta.) A jelöléses-visszafogásos kísérletekben tapasztalt alacsony visszafogási arány különösen kihangsúlyozza a csapdázásos kísérletben az árpában tapasztalt viszonylag magas fogásokat, a két eredmény együtt az árpában élő nagy egyedszámú bogárnépességre utal.

A visszafogási arányokban tapasztalt, növényzettípustól függő eltérés másik oka a klimatikus tényezőkben kereshető. A *P. melanarius* nedvességkedvelő, elterjedését a páratartalom és a talajnedvesség nagymértékben befolyásolhatja (Skuhravy et al., 1971, Thiele, 1977, Asteraki et al., 1995, Judas et al., 2002), a magas páratartalom a bogarakban nagyobb aktivitást indukálhat (Rivard, 1966). A bimbóskel monokultúrában mért mikroklimatikus változók a *P. melanarius* számára meglehetősen kedvezőtlen környezetet jelenthettek, főleg a napközben mérhető nagyon alacsony és erősen ingadozó páratartalom értékek feltűnőek. Ezek a tényezők az egyébként javarészt éjszakai aktivitást mutató bogakra is jelentős hatást gyakorolhattak, főleg a talaj gyors kiszáradásán keresztül, ezenkívül egyes talajhoz kötött zsákmányszervezetek (pl. giliszták, meztelencsigák) előfordulását is befolyásolhatták. Az 5.3.1. pontban már említett különbségek az egyes növényzettípusokban mért nappali és éjszakai aktivitási szintek közt alátámasztják ezt az érvelést. A mikroklíma miatt, vagy bármilyen más szempontból kedvezőtlen környezet a bogarakat nagyobb aktivitásra, a terület elhagyására késztetheti, és irányult mozgást idézhet elő (Lys és Nentwig, 1991, Wallin és Ekbom, 1988) ami nagyobb csapdázási hatékonyságot eredményezhet (Fourier és Loreau, 2001). Az itt bemutatott kísérletben erre utalhat az is, hogy a parcellákat bizonyíthatóan elhagyó, más parcellákban visszafogott (egyébként nagyon alacsony számban előforduló) egyedek közt magas volt a bimbóskelt elhagyó bogarak aránya. A *C. nemoralis* harmonikus radarral követett egyedei tavaszi árpában az egyéb

élőhelyeken (ugar, füves árokpart) tapasztalható aktivitás sokszorosát mutattak, és az árpát gyorsan elhagyták, ugyanebben a vizsgálatban, egy jelöléses-visszafogásos kísérletben a legnagyobb visszafogott egyedszámot az árpában mérték, ezekből az adatokból azt a következtetést vonták le, hogy az árpa a bogarak számára kedvezőtlen élőhelyet jelentett (Kennedy, 1994). Baars (1979) vizsgálataiban a *P. versicolor* és a *Calathus melanocephalus* radioaktív jelölési technika segítségével követett egyedei nem kedvelték adott fűféle sűrű állományát, és gyors, viszonylag egyenes mozgást mutatva elhagyták azt. (Ellenpélda lehet Vermeulen (1994) vizsgálata, ahol jelölés-visszafogás alapú kísérletekben több futóbogárfaj esetében a legalacsonyabb aktivitást a szerző által kedvezőtlennek ítélt élőhelyeken mérték, valószínű, hogy a kedvezőtlen élőhely aktivitásra gyakorolt hatása a "kedvezőtlenség mértékétől" is függ.)

A klíma hatása szorosan összefügg a növényzet jellegével (Skuhravy et al., 1971, Powell et al., 1995). A ritkább növényzet szárazabb és nagyobb mértékben ingadozó klimatikus viszonyokat eredményez, mint a sűrű vegetáció, a sűrűbb növényzet és a magas páratartalom illetve talajnedvesség összefüggést feltételezi például Varchola és Dunn (1999). A növényzet sűrűsége és összetétele ezenkívül a zsákmányszervezetek számát és eloszlását is befolyásolhatja. A mikroklíma, a környezet növénysűrűségtől függő ellenállása és a zsákmányszervezetek eloszlása a kísérletek eredményeit ellenkező irányokban befolyásolhatja (21. ábra). A sűrű, egyfajú, illetve kevésbé sűrű, de több fajú, "több szintes" növényzet következtében kialakuló kedvező mikroklíma, amennyiben a bogarakban random mozgást indukál, néhány napos visszafogási periódusok esetében valamilyen szinten csökkenti a csapdázhatóságot, de hosszú távon nagyszámú bogár akkumulációját idézheti elő. Ezt a hosszútávú hatást erősíti az akadályoztatott mozgás, illetve a zsákmányszervezetek (valószínűsíthető) nagy száma és egyenletesebb eloszlása a sűrű monokultúrában, illetve kedvezőbb összetétele a köztestermesztésben. Ugyanakkor az árpa-bimbóskel köztestermesztésben a növényzet nem volt egyenletes sűrűségű, ami a bogarak mobilitását elősegíthette az árpa monokultúrához képest, főleg a bimbóskel sorokban. Ritka növényzetben, mint amilyen pl. a bimbóskel monokultúra, a bogarak a kedvezőtlen klímára irányult mozgással válaszolhatnak, melyet nem zavar meg a növényzet fizikai jellege, ez a visszafogások során magas csapdázott egyedszámokat eredményezhet, viszont a szezon folyamán alacsonyabb fogásokhoz, azaz kisebb bogárnépességhez vezethet. A fentiekben felvázolt, saját kísérleti eredményeimre alapozott komplex ok-okozati rendszert alátámasztani tűnik néhány irodalmi adat is. Grüm (1965, 1971) csapdázásos és direkt megfigyeléses vizsgálatai szerint alacsony növénysűrűségű területeken a *Carabus arvensis*, *C. nemoralis* és *Pterostichus niger* egyedek éhségszinttől függetlenül magas aktivitást mutattak, ami a szerző szerint a kedvezőtlen klímára mutatott reakció volt. A klíma, a növénysűrűség, a zsákmánysűrűség és a mozgásjellemzők összefüggésére utalhat az a megfigyelés is, hogy a *Calosoma affine* éheztetettségi állapottól függetlenül random mozgást mutatott vágatlan lucernában, és szívesen beásta magát a talajba, míg rövidre vágott lucernában az éheztetett egyedek irányult, a jobban táplált egyedek pedig

random mozgást végeztek, és a beásás jóval ritkábban fordult elő (Wallin, 1991, harmonikus radar használatán alapuló kísérlet). A futóbogarak bevándorlási és kivándorlási folyamatait köztestermesztésben konkrétan a mai napig egyetlen kísérlet, Perfecto et al. 1986-os tanulmánya vizsgálja. Ebben a kísérletben az alacsony növénysűrűségű kétféle monokultúra parcellából a vizsgált két faj egyedei nagyobb számban emigráltak, mint ugyanazon fajok magas növénysűrűséget mutató parcelláiból, az alacsony növénysűrűségű monokultúrákat több bogár hagyta el, mint a két növényfaj alacsony növénysűrűségű köztestermesztését, magas növénysűrűség esetén pedig több bogár hagyta el a köztestermesztést, mint bármelyik monokultúrát, viszont ez utóbbi esetben a köztestermesztésben a növények versenye miatt a talajborítottság alacsonyabb volt, a mikroklíma pedig kedvezőtlenebb (Perfecto et al., 1986). Mindez arra hívja fel a figyelmet, hogy a köztestermesztéses rendszerekben a megváltozott klíma és növénysűrűség legalább akkora szerepet játszhat a futóbogarak számának alakulásában, mint a megváltozó zsákmányeloszlás, amit az egyes növénykombinációk értékelésekor figyelembe kell venni.



21. ábra: A növénysűrűség feltételezett hatása a mikroklímára, a növényzet ellenállására és a zsákmányszervezetek számára és eloszlására, és a csapdázásos és jelöléses-visszafogásos kísérletek eredményeire

A bogarak diszperziója feltűnően lassú volt, erre utal, hogy az egyes kiengedésekben mind a négy csapdázási napon a kiengedés ponthoz legközelebbi csapdák fogták a legtöbb egyedet, illetve az ugyanazon a parcellán belül több hónap múlva visszafogott egyedek viszonylag magas száma. Hasonlóan lassú terjedésről számol be Thomas et al. (1998) is, ahol őszi árpában a legtöbb visszafogást az elengedés helyétől számított 35 méteren belül mérték, a visszafogási idő hosszúságától függetlenül, és négy hónapal a kiengedés után számos egyed még mindig a kiengedési ponthoz közel volt megtalálható. Ugyanez a forrás, de Welling (1990) is megemlíti, hogy egyes egyedek ugyanakkor nagyon nagy távolságokra (az utóbbi szerző szerint pl. akár 16 napon belül 200 méterre) is eljutottak. Jelen kísérletben az egyedek képesek voltak egy éjszaka alatt több, mint 18 méter megtételére, az 5.2. pontban tárgyalt mozgásjellemzők pedig szintén a bogarak nagy potenciális terjedőképességére utalnak. Raworth és Choi (2001) jelöléses- visszafogásos kísérleteiben, málna kultúrában a visszafogások száma a kiengedési ponttól való távolsággal csökkent. Jelen kísérletben a parcellák szélén lévő csapdákban tapasztalható megnövekedett fogásszám arra utalhat, hogy a parcellák szélét elérő bogarak a parcellákat határoló fűbe nem hatoltak be, az ugyanabban a parcellában később visszafogott egyedek már említett viszonylag magas száma is erre utal.

Több kutató beszámol arról, hogy a futóbogarak nem szívesen közlekednek különböző növényzettípusok között. Thiele (1964) jelölést és visszafogást alkalmazó vizsgálataiban a faj sem burgonyából, sem gabonából nem hatolt be a két táblát elválasztó sövénybe, hanem visszatértek a táblákba. Thomas et al. (1998) kísérleteiben a *P. melanarius* egyedeknek csak töredéke volt képes áthatolni két árpatáblát elválasztó sövényen, Frampton et al. (1995) szerint a füves táblaszegélyeken a bogarak jóval lassabban haladnak át, mint a mezőgazdasági táblákon, Carcamo és Spence (1994) vizsgálataiban pedig a faj különböző kultúrnövények parcelláiból nem hatolt be a *Festuca* fajokból álló sűrű gyepállományba. Bauer (1989) véleménye szerint a futóbogarak nem mennek át egyik élőhelytípusból a másikba, ha a határfelület túlságosan éles, azaz a növényzettípusok jellege nagyon elüt egymástól, hanem ilyen esetekben a határfelület mentén mozognak, és Bommarco és Ekbom (2000) is utal rá, hogy a futóbogarak terjedését az élőhelyek határa megállíthatja. Az egymástól eltérő élőhelyek szegélyével párhuzmosan mozgó futóbogarakról számol be Honek (1988), de erre utalhat Grüm (1971) megfigyelése is, aki szerint a bogarak legnagyobb sebessége adott élőhely szélén mérhető, Sklodowski (1999) pedig szintén ezzel indokolja a *P.niger* erdő és ugar közötti határvonalon fekvő csapdákban mért magas egyedszámát. Jelen esetben a már említett struktúrális és klimatikus okokon kívül ez is szerepet játszhatott abban, hogy a bimbóskelben és a köztestermesztésben nagyobb visszafogott egyedszám volt tapasztalható, mert itt a parcellák növényzete élesebben eltérhetett a környező fűtől, mint az árpa esetében, ami a szegélyeken nagyobb aktivitást, erősebb “szegélyhatást” eredményezhetett.

A kolonizációs folyamatok alapvetően meghatározhatják a csapdázási eredményeket az egész szezonra (Carcamo és Spence, 1994). A “szegélyhatásra” utaló adatokat a csapdázásos kísérlet eredményeivel kombinálva valószínűnek tűnik, hogy a bogarak eloszlása a parcellákban a vetést illetve palántázást követő két-három héten belül kialakult, és a parcellákat körülvevő gyep állomány záródása után már nem sokat változott, a gyep tehát “merev” határfelületet (Duelli, 1990) képezett. A gyep mozgást korlátozó szerepe nagy valószínűséggel a csapdázási kísérlet eredményeit is befolyásolta. Az egyes növényzettípusokba betelepülő idősebb, illetve a bábállapot után megjelenő fiatal imágók közül az ott megmaradók egyedszáma a növények által a korai időszakban kialakított klíma, vagyis a talajtakarás függvényében alakul (Booij és Noorlander, 1988, 1992, Purvis et al., 2001). Az árpa a vetés utáni hétben már viszonylag jó talajtakarást biztosított, a mustár-bimbóskel köztestemesztésben pedig a mustár a vetés utáni második hét kezdetén szintén jelentős borítást adott. A bimbóskel önmagában termesztve az első 4-5 hétben szinte semmilyen talajtakarást nem biztosított, az árpa-bimbóskel köztestermesztésben pedig a fiatal árpában széles, borításmentes sávokat képviselt.

A hímek és nőstények visszafogási arányai közt mért különbség egybevág Thomas et al. (1998) megfigyeléseivel, akik szintén a hímek magasabb aktivitására hívják fel a figyelmet (bár esetükben a nőstények aktivitása augusztusban meghaladni tűnt a hímekét), Gordon és McKinlay (1985) szintén több hím *P. melanarius*-t fogtak vissza, mint nőstényt, bár a különbség nem volt szignifikáns, Wallin és Ekbom (1988) viszont nem tapasztalt különbségeket a hímek és a nőstények aktivitása közt. Az 5.1. és 5.2. pontokban megvitatott eredmények alátámasztják a hímek jelöléses-visszafogásos kísérletekben tapasztalható nagyobb aktivitását. Jelen kísérletben a hímek és nőstények aktivitása közti különbség a fő szaporodási időszakon kívül is tapasztalható volt.

A négy kiengedésben mért visszafogási arányok közötti különbség a *P. melanarius* biológiájával magyarázható, és egybevág az irodalomban megtalálható egyéb adatokkal. Thomas et al. (1998) jelölés-visszafogás alapú kísérleteikben a legnagyobb aktivitást, illetve megtett távolságokat augusztusban mérték, Lys és Nentwig (1991) pedig júliustól szeptemberig folyamatosan emelkedő visszafogott egyedszámokról számol be, ezt mindkét forrás a nyár végén kezdődő szaporodási időszakkal magyarázza. Jelen kísérletben, akárcsak a csapdázásos vizsgálatokban, az időjárás nem magyarázza a bogarak aktivitását. A harmadik kiengedésben például a hőmérsékleti értékek alacsonyabbak voltak, mint a másodikban, ami Raworth és Choi (2001) modellje, illetve Honek (1997) vizsgálatai szerint alacsonyabb aktivitást kellett volna eredményezzen, az aktivitás szezonális változása tehát nagy valószínűség szerint itt is a bogarak biológiai ciklusával volt öszefüggésben. Érdekes, hogy a bogarak aktivitása a külöböző kiengedésekben ugyanakkor nem mutat párhuzamot a csapdázásos kísérletekben mért aktivitással, ahol az augusztus végén mért értékek alatta maradnak a júliusinak. Ez gyaníthatóan annak az eredménye, hogy a csapdázási kísérletekben a csapdázás eredményeként a parcellák bogárállománya fokozatosan “kimerült”, és a gyep miatt a parcellákat új bogáregyedek nem tudták kolonizálni. Az októberben mért magas visszafogási

arány a köztestermesztésben valószínűleg azzal magyarázható, hogy a rothadni kezdő növényi részek (bimbóskel levelek, elpusztult árpa növények) miatt a hőmérséklet a parcellában talajszinten, telítettséghez közeli páratartalom mellett megemelkedett, a szél hatása viszont a sűrű növényzetben nem érvényesült. Ez nem csak a bogarak aktivitását növelhette meg, hanem a különböző zsákmányszervezetekét is.

Polard (1971), Demster és Coaker (1974) és Sheenan (1986) a táblán belüli biodiverzitás fokozását ajánlják, mert szerintük a természetes ellenségek így nagyobb eséllyel találják meg a számukra kedvező életfeltételeket. A bimbóskel monokultúrát nem kedvelő, de az élőhelyek határát nem szívesen keresztező *P. melanarius* ebben a kísérleti elrendezésben bizonyítani tűnik ezeket az érvet, mert nem valószínű, hogy az egyedek táblán kívüli struktúrákból megfelelő mélységig hajlandóak lennének behatolni a kedvezőtlen életkörülményeket nyújtó monokultúrába, a köztestermesztés által megteremtett kedvező életfeltételek viszont a bogarakat valószínűleg hosszabb távon is a kultúrnövény közelében tartják. A bogarak korlátozott mozgása, az állatok "vonakodása", hogy elhagyják a kedvezőnek számító diverz életteret, a köztestermesztéses rendszerek pozitív hatásaira irányítják a figyelmet (Poehling, 1995), de ezt az elméletet természetes ellenségekre általában is vonatkoztatják (pl. Demster és Coaker, 1974, Sheenan, 1986). A köztestermesztésben a kedvezőbb mikroklímát, alternatív táplálékot, stb. akár soronként biztosíthatjuk a bogarak számára, anélkül, hogy a sűrű növénystruktúra az állatok mozgását jelentősen akadályozná (természetesen ez a másodnövény jellegének függvénye). A csapdázásos és jelöléses-visszafogásos kísérletek eredményei ugyanakkor arra is ráirányítják a figyelmet, hogy a másodnövény megválasztása nagy körültekintést, és az érintett szervezetek biológiájának részletes ismeretét igényli.

5.4. A *P. melanarius* tojásrakóhely-választását befolyásoló tényezők vizsgálata köztestermesztéses rendszerekben

5.4.1. Tojásrakóhely-preferenciát befolyásoló tényezők vizsgálata

A futóbogarak tojásrakási viselkedését számos tényező befolyásolhatja. A nőstények eredeti élőhelye, illetve ennek egyik következménye, az állatok tápláltsága döntő fontosságú (Szyszko, 1996, Zangger et al., 1994, Zangger, 1994) ezért a nőstényeket (melyek valamennyien ugyanarról a területről származtak) legalább egy hónapig ad libitum tápláltam. A hímek használatát a kísérletekben az indokolta, hogy egyes futóbogár fajok esetében a hím egyedek hiánya a tojásrakást akadályozza (Nelemans, 1987), sőt, az alacsony kopulációs gyakoriság a *P. versicolor* esetében kielégítő táplálékmennyiség mellett is ooszorpciót okoz (Mols, 1988). A tojásrakási kísérlet alapvetően a *P. melanarius* fő szaporodási időszakán kívül zajlott, de irodalmi források szerint a faj megfelelően magas hőmérsékleten ilyenkor is szívesen rak tojást (Desender et al., 1985).

A futóbogarak tojásrakóhely-preferenciáiról gyakorlatilag semmit nem tudunk (Powell et al., 1995). Az itt bemutatott kísérletek értelmében a *P. melanarius* tojásrakóhely választását mind a talajnedvesség, mind a fényviszonyok, mind a környezet struktúráltsága befolyásolja. A talajnedvesség pozitív hatásáról egyéb fajok (*P. versicolor, C. melanocephaus*) esetében, mint mellékes eredményről, már beszámoltak (van Dijk és den Boer, 1992). A nedves talaj nem csak a tojások és a fiatal lárvák kiszáradását akadályozhatja meg, hanem a lárvák számára fontos, kisméretű zsákmányszervezetek jelenlétére is utalhat.

Az árnyékoltság hatása a tojásrakásra azért viszonylag meglepő eredmény, mert a kísérletek során a fénnyel szembeni kitettség nem jelentette automatikusan a talaj kiszáradását, mint természetes körülmények között (a sötét periódus beállta előtt kapták az arénák az adott napi második adag vizet). Személyes megfigyelések szerint a bogarak a fényperiódusban nem voltak aktívak, ebben az időszakban viszont szívesen rejtőztek az árnyékos területeken. Semmilyen forrás nem áll rendelkezésre azzal kapcsolatban, hogy a *P.melanarius* a nap mely szakában rak tojást, de nem valószínű, hogy a bogarak fő aktivitási időszakukon kívül raknák le tojásaikat. A nőstények ezek szerint vagy az aktív periódusok kezdetén raktak tojást nappali búvhelyük közelében, vagy az árnyékoltság olyan különbségeket okozott a tojásrakó szubsztrát hőmérsékletében, melyet a bogarak a sötét periódus beállta után is érzékelni tudtak.

A tojásrakási kísérletek talán legérdekesebb eredménye a struktúráltság erőteljes hatása a tojásrakóhely választásra. A megfigyelések szerint a drótrendszer a bogarak mozgását nem akadályozta, azaz nem valószínű, hogy a nőstények azért raktak volna több tojást a struktúrált térrészekben, mert nem tudtak kijutni onnan. Elképzelhető viszont, hogy annak ellenére, hogy a táplálékot a bogarak az aréna közepén kapták, az egyedek több időt töltöttek a drótok közelében táplálék után kutatva, növénynek “fogva fel” ezeket, illetve szívesebben rejtőztek a drótok tövében.

A tojásrakási kísérletek eredményei arra utalnak, hogy a bogarak tojásrakás szempontjából előnyben részesítik a sűrűbb növényzetű, árnyékos, nedves talajú területeket, tehát a ritka növényzetű kertészeti kultúrák más növényekkel való kombinálása a bogaraknak előnyt jelenthet. Természetesen ez az előny csak akkor realizálódhat, ha a növénykombinációban legalább annyi táplálék áll rendelkezésre, mint a monokultúrában.

5.4.2. Lárvacsapdázás

A futóbogarak lárváival kapcsolatban, mint erre már a bevezetésben történt utalás, nagyon kevés információ áll rendelkezésünkre. A *P. melanarius* esetében a lárvák vizsgálata egyrészt azért fontos, mert tájékoztatást adhat a nőstények tojásrakóhely-választási preferenciáiról, másrészt azért, mert a faj áttelelését a lárvák életkörülményei határozzák meg.

A *P. melanarius* lárvái mutatnak bizonyos szintű aktivitást a talaj felszínén is (Briggs, 1965, Desender et al., 1985), de főleg a talajban fordulnak elő (Noordhuis

et al. 2001, Sotherton 1984, Wallin 1985, Fadl et al., 1996, Traugott, 1998). A lárvacsapdázás során szignifikánsan több lárvát fogtak a csapdák az árpa-bimbóskel rendszerben, mint a bimbóskel monokultúrában, de a fentiek miatt kockázatos lenne ezekből az adatokból a lárvák abundanciájára messzemenő következtetéseket levonni. (A lárvák abszolút egyedszámát talajmintázással is megpróbáltam megállapítani, ez a kísérlet azonban, többszáz kilogram talaj átvizsgálása ellenére sem hozott eredményt, valószínűleg a talajminták nem megfelelő mélysége miatt, ezért ebben a dolgozatban nem kerül ismertetésre.) A tojásrakóhely preferenciákat vizsgáló kísérletek alapján elképzelhető, hogy a nőstények szívesebben raktak tojást a kedvező klímájú köztestermesztésben, mint a bimbóskel monokultúrában. Bürki és Hausmann (1993) vizsgálatai arra utalnak, hogy a lárva alakban telelő fajok kedvelik a kalászos kultúrákat, és Wallin nem publikált adatai (idézi: Walin és Ekbom, 1988), illetve Sotherton (1984) is a kalászosokban mért nagyobb lárvaszámokról számolnak be, így nem kizárható, hogy az árpa jelenléte a *P. melanarius* szaporodását elősegítette. A fokozott biodiverzitás több kísérlet szerint pozitív hatást gyakorolt a futóbogarak szaporodására (pl. Lys és Nentwig, 1992, 1994, Bommarco, 1998), ezekben a vizsgálatokban a poztív hatást a bogarak kedvezőbb tápláltságának tuajdonították.

A köztestermesztésben mért nagyobb lárvaszámokat az is okozhatta, hogy itt, a kedvezőbb mikroklíma miatt, több lárva volt aktív a talaj felszínén, mint a bimbóskel monokultúrában. Fontos szempont ugyanakkor, hogy a talaj felszínén aktív lárvák jelenléte nem feltétlenül pozitív jelenség mezőgazdasági területeken, mert így a lárvák sokkal jobban ki vannak téve a talajművelés negatív hatásainak.

5.5. További kísérletek

Az itt bemutatott kísérletrendszer az első trofikus szint és a *P. melanarius* kapcsolatára koncentrál, és nem vizsgálja a faj ragadozó magatartásának és zsákmánypreferenciájának változásait a különböző kultúrákban. Emiatt növényvédelmi szempontból az eredmények nehezen minősíthetőek. A 2003. év nyarán olyan szántóföldi és laboratóriumi kísérleteket folytattam, melyek az itt bemutatott eredményekre támaszkodva a *P. melanarius* és a második trofikus szint kapcsolatrendszerét vizsgálják, táplálékválasztási kísérleteken keresztül. Ugyanebben az időszakban olyan részletes mozgásvizsgálatok is elvégzésre kerültek, melyek a fentiekben felvázolt be- és kivándorlási folyamatok, illetve az adott növényzettípuson belüli zsákmányszerző és párkereső mozgás részleteit derítik fel. A tojásrakást vizsgáló kísérletek, bár ígéretes eredményekkel zárultak, csak utaltak a valós körülmények közt mutatott tojásrakóhely preferenciákra, ezért további, élő növényeket alkalmazó kísérletekre volt szükség, ezeket a kísérleteket 2003. őszén végeztem el.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

A modern, fenntartható mezőgazdaság csak akkor lehet működőképes, ha figyelembe veszi az agro-ökoszisztéma folyamatait. A mezőgazdasági környezet sikeres manipulációjához szükséges a kártevő-szabályozásban közreműködő ragadozó szervezetek populációdinamikáját és elterjedését meghatározó folyamatok ismerete. A szabályozó folyamatok nagymértékben függenek a rendszer biodiverzitásának szintjétől. A jelenleg elfogadott irányelvek értelmében a biodiverzitást a lehetőségek szerint növelni kell, márpedig ez a folyamatok komplexitásának fokozódásával jár. A rendszer nagyobb egységeinek működése csak az egyes fajok viselkedésén keresztül értelmezhető.

A legtöbb elméleti munka a fokozott növényi biodiverzitás természetes ellenségekre gyakorolt pozitív hatását a táplálékviszonyok megváltozásával magyarázza. Adott természetes ellenség (harmadik trofikus szint) és a növényzet (első trofikus szint) viszonya ezzel szemben egy sor komplex, ok-okozati viszonyban lévő tényező összeségének eredményeképp alakul ki. A köztestermesztés, mint a biodiverzitás fokozására használt egyik módszer, megváltozott kémiai ingereket, növényzetstruktúrát, mikroklímát és zsákmányspektrumot biztosít ugyanazon növény monokultúrájához képest, melyek mind a természetes ellenségek kolonizációs folyamatait, mind rendszeren belül mutatott viselkedésüket befolyásolni fogják.

Az itt bemutatott kísérletekben a növényi illatanyagok, a növénystruktúra és a mikroklíma hatásait elemeztem a *Pterostichus melanarius* (Col.: Carabidae) polifág ragadozó futóbogár élőhelyválasztására és aktivitására. A kísérleti munka laboratórumi vizsgálatokat (olfaktométeres, mozgáskompenzátoros kísérletek, tojásrakóhely választási kísérletek) és szántóföldi vizsgálatokat (imágó és lárvacsapdázás, jelölés-visszafogás alapú kísérletek) egyaránt magában foglalt. A laboratóriumi vizsgálatokban káposzta és fehérhere növényeket használtam fel, a szántóföldi kísérletek során árpa, bimbóskel és fekete mustár monokultúráit és köztestermesztéses rendszereit vizsgáltam.

A *P. melanarius* olfaktometrikus reakciókat mutat ép növények illatanyagaira. A nőstények esetében valószínűsíthetőbb a növényi illatanyagok élőhelyválasztást módosító hatása, az olfaktométerben mért reakciók a különböző fajú növények kevert illatanyagainak kedveltségére utanak. A nőstények élőhelyválasztása a hímeket is befolyásolhatja, a hímek a nőstények illatanyagaira az olfaktométerben mérhető reakciókat mutattak. A sérült növények illatanyagai a bogarakból nem váltanak ki mérhető reakciót.

A *P. melanarius* mozgásjellemzőit (pl. mozgáspálya hossza, mozgás egyenessége, aktivitás) a növényi illatanyagok befolyásolhatják. A hím és nőstény egyedek mozgásjellemzői közt illatanyagok jelenlététől függetlenül számos különbség figyelhető meg.

A *P. melanarius* szántóföldi kísérletekben eltérő csapdázott egyedszámokat mutatott a bimbóskel különböző másodnövényekkel létrehozott köztestermesztéses rendszereiben. A bimbóskel monokultúrában tapasztalható alacsony páratartalom

és száraz talaj a ritka növényzettel kombinálva nagymértékben fokozott rövidtávú aktivitáshoz (jelölés-visszafogás), viszont a teljes szezonban alacsony egyedszámhoz (csapdázás) vezetett, ezt a hozzáadott árpa nem befolyásolta, a hozzáadott mustár viszont a szezonban csapdázható egyedszámot jelentősen megnövelte. A hozzáadott árpa kedvezőbbé tette a mikroklímát. A köztestermesztésre jellemző sűrűbb növényzet megnövelni tűnt a nappali aktivitást.

A nőstények több tojást raktak a sűrű növényzetre jellemző nedvességi, árnyékoltsági és struktúráltsági viszonyok közt, és a lárvák a köztestermesztésben nagyobb számban voltak csapdázhatóak.

A kísérletek értelmében a *P. melanarius* kolonizációját a korai időszakban nagy valószínűséggel a talajborítottság és a mikroklíma határozzák meg, ezek hatásait erősíthetik a növények illatanyagaira mutatott, mozgásjellemzőkben kifejezett reakciók. Mivel a bogarak sérült növények illatanyagaira nem mutattak reakciót, valószínű, legalábbis keresztes kultúrákban, hogy a *P. melanarius* nem orientál aktívan, nagyobb távolságokból a lombkárosítók jelenlétére. A fokozott biodivezitású rendszerek talajborítása, klímaadottságai a ritka növényzetű kertészeti monokultúrákhoz képest kedvezőbbek, illatanyagaik jelenlétében pedig a bogarak mozgásjellemzői módosulhatnak, de ez önmagában nem jelenti azt, hogy az adott terület *P. melanarius* populációja a köztestermesztéses rendszerben fog akkumulálódni, mert az a környező parcelláktól, illetve a parcellákat körülvevő egyéb növényektől is függ. Az adott növényzetben (parcellában, táblában) megtelepedő (vagy a talajból eleve ott előbújó) bogarak élőhelyüket nem szívesen hagyják el, erre utal az egyedek feltűnően lassú terjedése, ezt a hatást az élőhelyet körülvevő, attól gyökeresen eltérő jellegű növényzet még erősítheti is. Különösen a lassabb mozgású, passzívabb nőstények esetében valószínűtlen a szezonon belüli, élőhelyek közötti mozgás, az új lárvageneráció a szezon végén tehát valószínűleg azon a területen fog megjelenni és áttelelni, melyet a nőstény a szezon elején megválasztott. Mindez összhangban van azokkal a megállapításokkal, melyek a táblán belüli biodiverzitás fokozását ajánlják, azzal érvelve, hogy a természetes ellenségek így nagyobb eséllyel találják meg a számukra kedvező életfeltételeket. A lárvaként telelő futóbogarak szempontjából a biodiverzitást valóban érdemesebbnek tűnik táblán belül (például köztestermesztéssel) fokozni. Az itt bemutatott eredmények alapján levonható viszont az a következtetés is, hogy a futóbogarak szempontjából nem mindegy, hogy a biodiverzitás fokozása céljából milyen növényfajokat kombinálunk. Az árpa és a bimbóskel együtt termesztése a *P. melanarius* esetében nem volt kedvező, mert az árpához képest csökkentette a bogarak abundanciáját, a bimbóskelhez képest pedig nem okozott változást az egyedszámban. A mustár és a bimbóskel együtt termesztése a bogarak egyedszámát ezzel szemben jelentősen megnövelte. Gyakorlati szemontból mindazonáltal egyik kombináció sem javasolható, mert a bimbóskel termése mindkét rendszerben drasztikusan csökken a kompetíció miatt. A két kísérleti területen csapdázott egyedszámok eltérése, melyet a jelölés-visszafogásos kísérlet során aktivitásban mérhető eltérés nem idokolt, arra utal, hogy növényzettől független területi

tényezők a bogarak populációdinamikájában kis földrajzi távolság esetében is szerepet játszhatnak.

Akárcsak a kolonizációt, a bogarak táblán belüli aktivitását is a növénysűrűség és a mikroklíma szabják meg, a növényi illatanyagok lehetséges befolyása mellett. Táblán belül, hosszútávon, már a zsákmányszervezetek jelenléte és eloszlása is meghatározó lehet. Csapdázáson alapuló módszerekkel a fokozott aktivitás és a zsákmányszerző magatartás összefüggéseit nem lehet megállapítani, mert a nagyobb aktivitás mind kedvező, mind kedvezőtlen körülmények következtében kialakulhat. A növényzet táplálkozásra gyakorolt hatását részletes viselkedésvizsgálatokon alapuló kutatásokkal kell alátámasztani. A sűrűbb növényzetben a csapdázás során tapasztalható nagyobb nappali aktivitás mindazonáltal a zsákmányszerzésre fordított idő megnövekedésére utalhat.

A szaporodási időszak új motivációkat hoz magával, a párkeresést és a megfelelő tojásrakóhely kiválasztását. A tojásrakóhely preferenciát vizsgáló kísérletek, illetve a lárvacsapdázás eredményei szerint a sűrűbb növényzetű, nedvesebb mikroklímájú területek kedveznek a bogarak tojásrakásának és a lárvák felszíni aktivitásának. Ezek az eredmények ugyanakkor arra is figyelmeztetnek, hogy a kedvező növényzettípusokban magas aktivitást mutató, nagyszámú lárvára a talajművelés és az egyéb mezőgazdasági munkák fokozottabb negatív hatást gyakorolhatnak.

A kísérletek eredményei alapján olyan másodnövény javasolható, mely korán és jelentős talajborítást ad, ugyanakkor a főnövény növekedését nem gátolja meg. Ez valószínűleg egyetlen másodnövény használatával nem oldható meg.

SUMMARY

The functional basis for modern, sustainable agricultural production is the thorough knowledge of the processes of the agro-ecosystem. Information on the processes determining the population dynamics of predators that regulate pest populations enables us to manipulate the agricultural environment successfully. These processes strongly depend on the level of biodiversity within the examined system. According to the current guidelines and principles biodiversity should be increased, but it brings along increased complexity of the system functions as well. The characteristics of the functional units within the system can be interpreted only by understanding the behaviour of the individual species.

Most of the theoretical work concentrates on the relationship between prey/host species and natural enemies, explaining the beneficial effect of increased vegetational biodiversity on natural enemies with the improved feeding conditions. The relationship between a given natural enemy (third trophic level) and the vegetation (first trophic level), on the other hand, is determined by a whole range of complex, interacting factors. Intercropping, as a practical method to increase biodiversity, results in altered chemical cues, vegetation structure, microclimate and prey spectrum, compared to the monocultures of the components. These

alterations will influence the colonization of natural enemies as well as their actions within the system.

The studies described in this thesis analyse the effects of plant derived chemicals, plant structure and microclimate on the habitat selection and activity of *Pterostichus melanarius* (Col.: Carabidae), a polyphagous predatory ground beetle. Experiments included laboratory tests (4-arm olfactometer and a locomotion compensator to test the effect of chemical cues, tests on egg laying site preferences) as well as field experiments (adult and larva trapping, mark-release-recapture). Laboratory investigations made use of cabbage, Brussels sprouts and white clover plants, whereas field experiments applied the monocultures and intercrops of Brussels sprouts, barley and black mustard.

P. melanarius showed reactions to the odours of intact plants. Females are more likely to use plant derived chemical cues in habitat location, the results of the olfactometer tests indicate a preference for the mixed odours of different plant species (cabbage and white clover) grown together. The habitat selection of females might influence the males' choice, too, as males showed measurable reactions to the odours of females in the olfactometer. Damaged plants elicited no reactions in the beetles.

Movement characteristics of *P. melanarius* , e.g. length of movement track or the period of activity can be influenced by plant odours. Movement characteristics of males and females are proved to be different, regardless of the plant odours present.

P. melanarius could be trapped in different numbers in the intercropped plots of sprouts, depending on the nature of the second plant. The low relative humidity and dry soil, combined with sparse vegetation in the sprouts monocrop, resulted in increased short term activity measured in mark-release-recapture but low trapped numbers during the season. These features were not influenced by adding barley to the system, but the combination of black mustard and sprouts significantly increased trapped numbers. Dense vegetation, as a result of intercropping, seemed to increase daytime activity.

Females laid more eggs under conditions otherwise characteristic of dense vegetation such as shadowed ground, moist soil and structured environment. More larvae could be trapped in the intercrop of barley and sprouts compared to sprouts alone.

According to my results, early colonization of *P. melanarius* is most probably influenced by soil cover and microclimate, the effect of these factors being possibly modified by the influence of plant odours on the movement characteristics. As beetles do not show reactions to the odours of damaged plants, it is not probable, at least in cabbage crops, that *P. melanarius* actively seeks out pests damaging the plant canopy. Soil cover and microclimate in an increased-biodiversity system might be favourable compared to sparse horticultural crops and certain plant odours may influence the movement of beetles, but these facts by themselves do not mean that the *P. melanarius* population of a given area will accumulate in the intercrop, as it depends on the crops of other plots in the region as well as the vegetation

surrounding the plots. Beetles colonizing a certain vegetation type or emerging within it are reluctant to leave their habitat, as it is shown by the relatively slow distribution of individuals, this phenomenon can be further increased by the radically different vegetation surrounding a plot. The slow and, in comparison with the males, rather passive females are particularly improbable to switch habitat within the season, so the new generation of larvae will be most probably produced in the habitat chosen by the females at the beginning of the season. It corresponds with those opinions that recommend within field habitat diversification, arguing that it enhances the chances of natural enemies to find favourable conditions. In the case of ground beetles overwintering as larvae it seems indeed reasonable to enhance biodiversity within the field, e.g. with intercropping. The results also suggest that the plant combination has to be chosen with care. Growing barley and sprouts together did not seem to be favourable for *P. melanarius*, as it reduced trapped numbers compared to barley grown alone and did not increase them compared to sprouts grown alone. The intercrop of mustard and sprouts, on the other hand, increased trapped numbers significantly, compared to sprouts alone. Nevertheless, none of the mentioned plant combinations can be recommended for practical use, as yields of sprouts were drastically reduced in both intercropped systems.

The differences in trapped numbers between the two experimental sites, that was not supported by any difference in activity as measured in the mark-release-recapture experiments, refer to the importance of regional differences independent of vegetation, that may play an important role in the population dynamics of beetles even in the case of small geographical distances.

Within field activity, similarly to colonization processes, is determined by plant density and microclimate and may be modified by plant odours. Within the field, on the long run, the number and distribution of prey items may also be of significant importance. However, methods based on trapping cannot establish the relationship between activity and foraging activity, as higher activity can be the result of either favourable or unfavourable conditions. The effects of vegetation on foraging can be identified only by detailed behavioural examinations. Nevertheless, the increased daytime activity, caused by the dense vegetation of the intercrops compared to the sprouts monocrop, may be a positive feature regarding pest management, as the time for foraging may also increase.

The reproductive season brings along new motivations, mate finding and egg laying site location. According to the results of the experiments on egg laying site preferences and larva trapping, dense vegetation and wet conditions favour egg laying and the surface activity of larvae. These results also call the attention to the danger tilling and other agricultural works may represent to the high numbers of surface active larvae in favourable vegetation types.

Results of this thesis support the use of a second plant that gives high soil cover early but does not prevent the growing of the main crop. Probably these goals cannot be achieved using only one plant species as second plant.