SZENT ISTVÁN EGYETEM

AZ AMERIKAI KUKORICABOGÁR (*DIABROTICA VIRGIFERA VIRGIFERA* LECONTE) POPULÁCIÓDINAMIKÁJÁNAK TÉRSÉG SZINTŰ MODELLEZÉSE

Doktori (PhD.) értekezés

SZALAI MÁRK

GÖDÖLLŐ

2012

A doktori iskola

megnevezése: **Növénytudományi Doktori Iskola**

tudományága: **Növénytermesztési- és kertészeti tudományok**

vezetője: **Dr. Heszky László**
egyetemi tanár, az MTA rendes tagja
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Genetika és Biotechnológiai Intézet

Témavezetők: **Dr. Kiss József**
egyetemi tanár
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Növényvédelmi Intézet

Dr. Stefan Toepfer
egyetemi magántanár
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Növényvédelmi Intézet
CABI Europe - Switzerland

.....	.....	.....
Dr. Heszky László	Dr. Kiss József	Dr. Stefan Toepfer
iskolavezető	témavezető	témavezető

Tartalomjegyzék

1. BEVEZETÉS 5

1.1 Célkitűzések 5

1.2 Az amerikai kukoricabogár 6

1.3 A szimulációs modell megalkotásának lépései 9

2. AZ AMERIKAI KUKORICABOGÁR (*DIABROTICA VIRGIFERA VIRGIFERA* LECONTE) SZAPORODÁSI RÁTÁJÁNAK MEGHATÁROZÁSA 15

2.1 Bevezetés 16

2.2 Anyag és módszer 17

2.2.1 A szabadföldi kísérletek helyszíne 17

2.2.2 Az amerikai kukoricabogár imágók felvételezése 18

2.2.3 A szaporodási ráta számítása 19

2.3 Eredmények 20

2.3.1 A sátorhálós csapdák fogásai 20

2.3.2 Szaporodási ráta 23

2.4 Megvitatás 25

3. AZ AMERIKAI KUKORICABOGÁR BETELEPÜLÉSE AZ ELSŐÉVES KUKORICATÁBLÁKBA A SZOMSZÉDOS FERTŐZÖTT ÖNMAGA UTÁN VETETT KUKORICATÁBLÁKBÓL 31

3.1 Bevezetés 32

3.2 Anyag és módszer 33

3.2.1 A kísérlet helyszíne 33

3.2.2 A kukoricatáblák fertőzöttségi szintjének meghatározása 33

3.2.3 Adatelemzés 34

3.3 Eredmények 34

3.4 Megvitatás 39

4. SZIMULÁCIÓS MODELL AZ AMERIKAI KUKORICABOGÁR POPULÁCIÓDINAMIKÁJÁNAK TÉRSÉG SZINTŰ LEÍRÁSÁRA: VETÉSVÁLTÁSI STRATÉGIÁK ELEMZÉSE 41

4.1 Bevezetés 41

4.2 A modell szerkezete 43

4.2.1 A modell paraméterei (output és inputok) 47

4.2.2 A táblákon termesztett növények évenkénti váltása (a cellák állapotfrissítése) 54

4.2.3 Az amerikai kukoricabogár populációdinamikája a szimulációs modellben 57

4.2.4 A futtatott kód 58
4.3 A modell érzékenységvizsgálata 62
4.3.1 Az érzékenységvizsgálat eredménye 63
4.4 Futtatási eredmények 65
4.5 Metamodell 71
4.6 Megvitatás 73
5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK 77
6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK 79
7. ÖSSZEFOGLALÁS 81
8. SUMMARY 83
9. MELLÉKLETEK 85
9.1 Irodalomjegyzék 85
9.2 A modellezett agrártáj paramétereit határoló feltételek 95
9.3 Cellafrissítési egyenletek megoldásai 96
9.4 Extra vetésváltási szabályozás kódja 98
9.5 Érzékenységvizsgálat kódja 101
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS 105

1. BEVEZETÉS

Az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) 1995-ös magyarországi megjelenése óta (Prinzinger, 1996) a vetésváltás hatékony és elterjedt védekezési forma lett a kártevő ellen. Európa más országaiban is gyakran védekeznek vetésváltással, ahol már megtelepedett populációja van a kártevőnek (pl. Horvátország és Olaszország). Viszont a gazdálkodók nem szívesen alkalmazzák a vetésváltást minden évben, minden egyes kukoricatáblán, mert a kukorica jól jövedelmező szántóföldi kultúra (Fall & Wesseler, 2008; Ripka, 2008), illetve sok esetben a gazdaságok gépesítettségi- és talajadottságai, vetésszerkezete sem kedveznek a teljes vetésváltásnak. Ha a kukoricabogártól, mint kártevőtől eltekintünk, a kukorica termeszthetősége nem feltétlenül követeli meg az évenkénti vetésváltást, egy adott táblán több évig lehet gazdaságosan önmaga után termeszteni. Ez azt jelenti, hogy (1) a gazdálkodók rendszerint minél nagyobb területen szeretnének kukoricát termeszteni, és (2) bizonyos táblákon egymás után több évig szeretnének kukoricát termeszteni.

A vetésváltás egyik következménye, hogy korlátozza a kukorica vetésterületét, nemcsak 100%-os vetésváltási aránynál. Ha egy terület több mint felén kukoricát termesztenek, akkor biztosan lesz önmaga után vetett kukorica is. Általánosítva: $b \geq 2-1/a$, ahol a: a termesztett kukorica részaránya a teljes területen, és b: az önmaga után vetett kukorica részaránya a kukoricán belül; pl. 67%-os kukorica részaránynál a kukoricatáblák legalább fele önmaga után vetett lesz. Ha nem alkalmaznak teljes (100%-os) vetésváltást, a gazdálkodóknak rendszeresen kell dönteniük a vetésváltásról és más növényvédelmi beavatkozásról.

A kukoricabogár egy jól repülő rovar (Spencer et al., 2009), a kukoricatáblák közötti távolságok nem jelentenek izolációs távolságot a kártevő imágóinak. Ezért a vetésváltáson alapuló védekezés kérdése nem egyszerűsíthető le a populáció felszaporodásának rendszeres megtörésére, mert egy kukoricatábla kártevőnépességét a felszaporodáson kívül az imágók diszperziója is nagyban befolyásolja. Tehát az integrált növényvédelemben használható vetésváltási stratégiák tanulmányozását térség szinten szükséges elvégezni. Ám kísérlet ilyen nagy léptékben nem állítható be. Itt nemcsak a mai magyarországi viszonyokra gondolok, ez sehol sem lenne reális elvárás. Ezért modellekkel szükséges tanulmányozni és tesztelni az integrált növényvédelemben használható vetésváltási stratégiákat.

1.1 Célkitűzések

Az említett vetésváltási stratégiák tanulmányozására alkalmas modell nem áll rendelkezésre az irodalomban, ezért célul tűztem ki egy új modellszerkezet programozását, mely térség szinten követi a kukoricabogár populációdinamikáját.

A modell szerkezetének megalkotása mellett célkitűzésem volt, hogy azt valós értékekkel tudjam futtatni. Ezért az irodalmi adatok gyűjtése mellett két szabadföldi kísérlet eredményeit is beépítettem a modellbe a fő biológiai paramétereknek – a generációnkénti szaporodásnak és az imágók diszperziójának – megfelelően

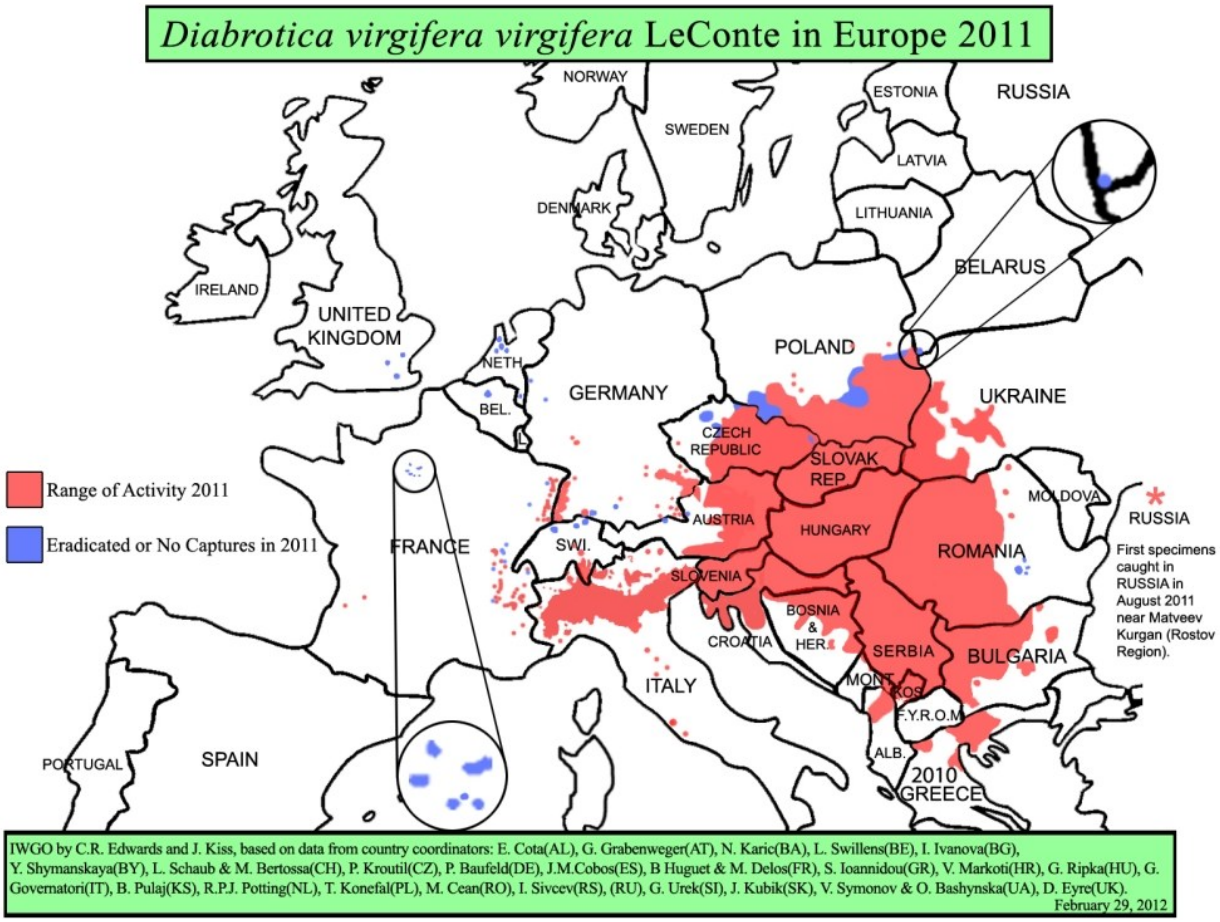
1.2 Az amerikai kukoricabogár

Ebben a fejezetben röviden összefoglalva mutatom be az amerikai kukoricabogár biológiáját, elterjedését, kártételét és a lehetséges védekezési módszereket, olyan mértékben amennyire a szimulációs modellezéshez feltétlenül szükséges. A későbbi fejezetekben ismertetem az ott még szükséges kiegészítő irodalmakat. Az utóbbi években több PhD dolgozat született a SZIE Növénytudományi Doktori Iskolájában, melynek témája ez a kártevő. Ezek közül Papp Komáromi Judit (2008) és Barna György (2001) alapos irodalmi áttekintést ad a kukoricabogárról. További három áttekintő cikk (review) is született a közelmúltban az amerikai kukoricabogárról (Meinke et al., 2009; Spencer et al., 2009; Toepfer et al., 2009).

Az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) a rovarok (Insecta) osztályába, a bogarak (Coleoptera) rendjébe, a levélbogarak (Chrysomelidae) családjába tartozik. Egynemzedékes faj (Ball, 1957), tojás alakban telel a talaj felső 15-30 cm-es rétegében (Gray & Tollefson, 1988). A tojások 0,5-0,6 mm hosszúak, oválisak és krémszínűek (Krysan & Miller, 1986). A lárvák május végén, június elején kelnek (Bergman & Turpin, 1984), a pontos időpont leginkább hőmérsékletfüggő (Weiss & Mayo, 1983). Három lárvastádiuma van (Krysan & Miller, 1986), a lárvák mindhárom stádiumban krémszínű barna fejtokkal és sötét anális lemezzel rendelkeznek, hosszuk kikeléskor 1,2 mm, kifejletten (L3 stádium végén) 13 mm körüli. A lárvák szinte kizárólag a kukorica gyökérzetén táplálkozva tudnak kifejlődni (Moeser & Hibbard, 2005).

Az amerikai kukoricabogár a talajban bábozódik, majd az imágók június közepétől-végétől kezdenek előjönni a talajból, tömegesen pedig július hónap folyamán jelennek meg (Bayar et al., 2003; Darnell et al., 2000; Quiring & Timmins, 1990). A hímek kissé korábban jelennek meg, mint a nőstények (Nowatzki et al., 2002). Az ivararány – a teljes szezont figyelembe véve – a legtöbb esetben közel van az 1:1-hez (Barna et al., 1999; Weiss et al., 1985), de nagy populációsűrűség esetén megfigyelték, hogy több hím jön elő a talajból, mint nőstény (Darnell et al., 2000; Sutter et al., 1991). A hím imágók 4,4-6,6 mm, míg a nőstények 4,2-6,8 mm hosszúak (Krysan & Smith, 1987). Az imágók legtöbbször sárga vagy zöldessárga színűek, a szárnyfedők oldalán, annak teljes hosszában 3 fekete csík található (Krysan & Miller, 1986), melyek egybeolvadhatnak, és a mintázat kissé különbözik a nőstények és a hímek esetében (Kuhar & Youngman, 1995). Az imágók főleg kukoricapollennel táplálkoznak, de emellett kukoricaleveleket, bibeszálakat vagy más növény pollenjét is fogyasztanak (Chiang, 1973). A kukoricabogár imágói jó repülők, a populáció egy része minden évben elhagyja azt a kukoricatáblát, melynek talajából előjött és betelepül más kukoricatáblába (Coats et al., 1986; Darnell et al., 2000; Naranjo, 1994; Spencer et al., 2009). A kukoricabogár populációk terjedéséhez kapcsolódó távolsági repülést leginkább a légköri áramlások uralják (Spencer et al., 2005; Vanwoerkom et al., 1983). A kukoricabogár imágók rövidebb távú, táblák közötti mozgása is jelentős. Ez az imágók gyors betelepülését eredményezheti az addig nem fertőzött kukoricatáblákba, például az elsőéves kukoricatáblákba (Keszthelyi, 2005; Spencer et al., 2009). Elsőéves kukoricába ilyenkor több nőstény érkezik, mint hím (Godfrey & Turpin, 1983; Komáromi et al., 2006). A nőstények rendszerint a kukoricatáblák talajába, aggregáltan rakják a tojásaikat (Levine & Oloumi-Sadeghi, 1991; Toepfer et al., 2007). Az imágók kora őszig találhatóak meg a kukoricanövényeken, majd elpusztulnak (Short & Hill, 1972).

Az amerikai kukoricabogár feltételezhetően Mexikóból származik, ahol több *Diabrotica* nemzetségbe tartozó faj károsít (Krysan & Smith, 1987). Északra húzódása valószínűleg együtt zajlott a kukorica termesztésének terjedésével. Jelenleg az amerikai kukoricaövezetben mindenhol előfordul (Edwards & Kiss, 2012), és hamarosan északabbra is megjelenhet a klímaváltozás következtében (Aragon et al., 2010). A fajt több alkalommal behurcolták Észak-Amerikából Európába, becslések szerint az 1980-as évek elejétől az ezredfordulóig (Ciosi et al., 2008; Miller et al., 2005; Szalai et al., 2011b, illetve 2. fejezet). Lárvakártételét először 1992-ben észlelték kontinensünkön, Szerbiában, a belgrádi nemzetközi repülőtér közelében (Baca, 1994). Azóta Európa legtöbb jelentős kukoricatermesztő régiójában megtalálható a kukoricabogár (Edwards & Kiss, 2012; European Commission, 2012, 1. ábra): az utóbbi öt évben jelent meg Németországban, Görögországban és Oroszországban. Magyarországon 1995-ben csapdázták az első imágókat (Prinzinger, 1996). Az éghajlati tényezők alapján minden európai kukoricatermesztő területen várható a megtelepedése az é. sz. 55°-ig (Edwards et al., 1998; Hemerik et al., 2004).



1. ábra Az amerikai kukoricabogár európai elterjedése 2011-ben (Edwards & Kiss, 2012)

A kukoricabogár lárvái is és imágói is károsíthatják a kukoricát. A lárvakártételt tartjuk jelentősebbnek: megrágják a kukorica gyökerét, ez növénydőlést és termésveszteséget eredményezhet (Chiang, 1973; Spike & Tollefson, 1989). Az USA területén az egyik legjelentősebb kukoricakártevő (Gray et al., 2009), kártétele évenként 45 USD/ha, a termés értékének kb. 6,7%-a (Dun et al., 2010). Az EU-27 területén a potenciális kártétele, azaz amikor az összes jelentős kukoricatermesztő régióban elterjed, évenként 472 millió EUR-ra tehető (Wesseler & Fall, 2010). A lárvakártételre meghatározott kártételi küszöb feletti imágósűrűség gazdasági kárt okozhat, ha a következő évben újra kukoricát termesztenek az adott táblán. Ennek értéke függ a termesztési céltól és a gazdasági körülményektől, de árukukoricában ez jellemzően 1 imágó/növény körüli, vagy 40 imágó/sárga ragacslap csapda/hét a rajzáscsúcs környékén (Edwards et al., 1994; Levine & Oloumi-Sadeghi, 1991; Stamm et al., 1985)

Az imágók gazdasági kártétele a bibe visszarágása miatt következhet be (Culy et al., 1992). A gyakorlatban ez főleg vetőmagkukorica illetve csemegekukorica termesztésekor okoz gondot. A kukoricanövényeken található imágók száma, a szemtömeg, a termésmennyiség és a szemszám között összefüggés van, vetőmagkukoricában 1-3 imágó/cső feletti, míg árukukoricában 9 imágó/cső feletti imágósűrűség gazdasági kárt okozhat (Tuska et al., 2002; Tuska et al., 2001).

A kukoricahibridek különböző mértékben fogékonyak a kukoricabogár lárvakártételére (Ivezic et al., 2006). Régóta keresnek olyan hibrideket melyek vagy gyökérregenerációs képességeik vagy antibiózis miatt kevésbé károsodnak a kártevő lárváinak a jelenlétekor (El Khishen et al., 2009; Ivezic et al., 2009). A jelenlegi hibridek toleranciájára a gyakorlatban még nem lehet alapozni a kukoricabogár elleni védekezést (Ivezic et al., 2009).

A vetésváltás az egyik leghatékonyabb védekezési módszer a kukoricabogár ellen Európában (European Commission, 2003, 2006a, b; Kiss et al., 2005b; Zseller Hatala et al., 2006), mivel a nőstények a tojásaikat rendszerint a kukoricatábla talajába rakják (Levine & Oloumi-Sadeghi, 1991) és a következő évben megjelenő lárvák szinte kizárólag a kukorica gyökérzetén táplálkozva tudnak kifejlődni (Moeser & Hibbard, 2005). A kukoricaövezet egyik államában, Illinois-ban, megjelent a vetésváltás toleráns populáció az 1980-as évek végén: elsőéves kukoricában is tapasztaltak lárvakártételt, mivel a nőstény imágók a kukoricán kívül más kultúra – szója – talajába is lerakták tojásaikat a kártétel észlelése előtti évben (Levine et al., 2002). A vetésváltás toleráns populáció azóta a környező államokban is elterjedt olyan területeken, ahol szigorúan csak a kukoricát és a szóját váltják egymással (Onstad et al., 2001b). Ilyen adaptációt a vetésváltáshoz eddig még nem figyeltek meg Európában (Kiss et al., 2005b, Toepfer et al. 2011).

Az amerikai kukoricabogár ellen az entomopatogén fonálférgek közül több *Steinernema* és *Heterorhabditis* faj tűnik ígéretesnek (Toepfer et al., 2010b). A *H. bacteriophora* egy törzse szabadföldi kísérletekben az általánosan használt talajinszekticid hatékonyságával bír (Toepfer et al., 2010a). A *Metarhizium anisopliae* entomopatogén gomba is egy lehetséges biológiai ágens a kártevő ellen (Pilz et al., 2009). Magyarországon is megtalálták a gombát kukoricabogár egyedeken (Pilz et al., 2008) és szabadföldi kísérletekben bizonyították hatásosságát (Pilz et al., 2009). A gombát a lárvák ellen a kukorica gyökérzónájában tudnánk felhasználni, ám az ott mindig jelenlévő antagonista szervezetek (pl. *Pseudomonas* rizoszféra baktériumok) csökkenthetik a *M. anisopliae*

hatékonyságát, így ez a védekezési módszer még nem érett az alkalmazásra (Turóczi György, 2012, szóbeli közlés)

2003 óta termesztenek genetikailag módosított, kukoricabogár rezisztens Bt kukoricát a lárvakártétel elkerülésére, ma az USA kukorica termésterületének közel felén ilyen hibrideket termesztenek (Environmental Protection Agency, 2003). Laborkísérletekben rendszerint 10-15 generáció alatt adaptálódtak a kukoricabogarak a termelt Bt toxinokhoz, olyan esetekben is, amikor egyszerre több Bt toxin hatásának tették ki a kártevőket (Lefko et al., 2008; Meihls et al., 2011; Meihls et al., 2008). A rezisztencia kialakulásának megakadályozására (illetve, gyakorlati szempontból nagyon hosszú ideig való késleltetésére) olyan kukoricát is kötelező termeszteni a kukoricabogár rezisztens kukorica mellett, amely nem termel kukoricabogár elleni toxint (refuge) (Environmental Protection Agency, 2012). A szabályozás ellenére köztermesztésben lévő kukoricaállományokban is megjelent a Bt rezisztencia 2009-ben (Gassmann et al., 2011). A rezisztencia újabb megjelenésének késleltetésére újabb Bt toxinok és kombinációjuk bevezetése, Bt toxint termelő és nem termelő kukorica magkeverék vetése (Onstad et al., 2011) vagy a Bt toxint nem termelő (refuge) kukorica területének növelése (Tabashnik & Gould, 2012) látszik megoldásnak. Jelenleg – 2012-ben – kukoricabogár rezisztens Bt hibridek nincsenek termesztési célú kereskedelmi forgalomban az EU területén, de több esemény engedélyezési eljárása is folyamatban van (EFSA Panel on Genetically Modified Organisms, 2011).

A kukoricabogár elleni kémiai védekezés két fő formája a lárvák elleni védekezés talajinszekticidekkel és az imágók elleni állománypermetezés (van Rozen & Ester, 2010). A vegyszeres védekezés gyakori alkalmazásával azonban megjelentek a különböző hatóanyagokra rezisztens populációk. Ez több alkalommal így történ az újabb és újabb hatóanyagok bevezetése után az USA területén (Meinke et al., 1998; Metcalf, 1983; Zhou et al., 2003). Az Európába behurcolt imágókból felszaporodott populáció azonban nem rezisztens bizonyos szerves foszforsav-észter hatóanyagokra, melyek elleni rezisztencia már elterjedt az USA területén (Ciosi et al., 2009). A térség szintű védekezés (areawide pest management) az USA kukoricaövezetében egy ígéretes projekt volt a 1990-es évek végétől. Ez az eljárás egy táplálkozásfokozó (kukurbitacin) és karbaril hatóanyagú inszekticid csökkentett dózisú kijuttatásán alapul, melyet egyszerre nagy területen hajtanak végre (Chandler, 2003). Európában Magyarországon adaptálták először sikeresen az eljárást (Edwards et al., 1999). Napjainkban a kukoricabogár rezisztens Bt kukorica termesztése annyira meghatározó lett az USA területén, hogy a térség szintű vegyszeres védekezési formát elhagyták, és az esetleges adaptáció – imágók hozzászoknak a táplálkozásfokozó anyaghoz és az inszekticid-rezisztencia (Siegfried et al., 2004) – nem következett be.

1.3 A szimulációs modell megalkotásának lépései

A fentiek értelmében egy szimulációs modellt kellett megalkotnom a következő két biológiai folyamatra alapozva:

1. a kártevő szaporodására az önmaga után vetett kukoricatáblákban,
2. az imágók kukoricatáblák közötti mozgására (diszperzióra).

Korábbi munkámban (Szalai, 2007) is egy kukoricabogár populációdinamikáját leíró modellt készítettem. Ám az a modell egy átlagos önmaga után vetett és egy átlagos elsőéves kukoricatáblán szimulálta a kártevő populációkat, így inkább klasszikus – nem térbeli – populációdinamikai modellnek tekinthető (Czárán, 1998a). Ekkor az egymást követő évek szimulálásakor mindig egy-egy átlagos táblát vettem figyelembe, és a táblák „átlagolásakor" az imágók kukoricatáblák közötti mozgásának hatása folyamatosan csökkent az egymást követő években. Az eredmények alapján, és szakirodalmi ajánlások (Czárán, 1998b; Durrett & Levin, 1994a) nyomán egyértelmű lett, hogy a célkitűzésekben vázolt vizsgálatokhoz mindenképpen térben explicit modell szükséges. Ez egy sejtautomata szerű rácsmodell lett: egy kölcsönható részecskerendszer (interacting particle system, IPS).

A kukoricabogár szaporodási rátája

A fent említett két fő biológiai folyamat közül az elsőt – a kukoricabogár szaporodási rátáját – először irodalmi adatok alapján kívántam meghatározni. A teljes életciklusra vonatkozó szaporodási ráta a kukoricabogár biológiája miatt az exponenciális szaporodás diszkrét idejű modelljében definiált bruttó növekedési ráta, azaz az egymást követő évek populációméretének hányadosa (lásd pl. Begon et al., 2006; Pásztor & Oborny, 2007; Rockwood, 2006).

A teljes életciklusra vonatkozó szaporodási rátára vonatkozó szabadföldi kísérlet eredményeiről nem találtam közlést, de számos tanulmány foglalkozik a különböző stádiumok túlélésével és a termékenységgel. Ekkor nehézséget okozott, hogy a különböző eredmények teljesen különböző kísérleti beállításokból születtek, illetve a kapott 2 körüli értéket alacsonynak tartottam (lásd 2.4. fejezet). A modellszerkezet első verzióival végzett futtatások is megmutatták, hogy ez egy jelentős paraméter a modellben (Szalai et al., 2010; lásd még 4.3 fejezet). Lehetőségem volt, hogy ezt a fontos tényezőt szabadföldi kísérlet adatai alapján meghatározzam, így reális értékekkel futtassam a modellt. Ezt a munkát a második fejezetben mutatom be. Magukat a szabadföldi kísérleteket azonban nem én végeztem, míg az elemzéseket igen, ezért az egész fejezetet többes szám első személyben írtam meg, és a következő mondatokban is többes számot használok. Egy dél-magyarországi, Szeged melletti és egy kelet-horvátországi, Tovarnik melletti izolált táblán folytak a vizsgálatok 2000-2003-ig, illetve 2001-2003-ig. Az izoláció azt jelenti, hogy a kísérleti terület 1 km-es környezetében nem volt másik kukoricatábla. Mindkét helyszínen a terület 25%-a önmaga után vetett kukorica, 37,5%-a elsőéves kukorica és 37,5%-a egyéb szántóföldi kultúra (kalászos, szója és napraforgó) volt. A kísérlet előtt mindkét helyszínen kukoricát termesztettek, így azok természetes kukoricabogár populációval rendelkeztek. Ennek megfelelően az első évben (Magyarországon: 2000, Horvátországban: 2001) nem volt elsőéves kukorica. A következő években az elsőéves kukorica és a kukoricától különböző kultúrák cseréltek helyet egymással, így volt folyamatosan elsőéves kukorica 37,5%-os részarányban a kísérleti területeken. A talajból előjövő imágókat abszolút felvételezési módszerrel mintáztuk, helyszínenként és évenként 90 sátorhálós csapdával, hetenkénti leolvasással. A kapott értékeket szezononként összegeztük. Egy csapda 0,5 m^2 területet, 3 kukoricanövényt takart be.

A kísérleti elrendezés befolyásolja a szaporodási ráta számítását, mert az elsőéves kukoricába rakott tojásokból származó utódok mindig elpusztultak, hiszen ezeken a területeken a következő évben

nem kukorica volt, és a kukoricalárvák szinte kizárólag a kukorica gyökérzetén képesek kifejlődni. Ezért három módszert alkalmaztunk:

1. Teljesen elhanyagoltuk a kukoricabogár nőstények tojásrakását a más növényállományba, mint kukoricába, és így elhanyagoltuk az elsőéves kukoricában előjövő imágókat is. Feltételeztük, hogy ez a tojásrakás nagyon kevéssé befolyásolja a kártevő populációdinamikáját a kukoricában történtekhez képest.
2. Figyelembe vettük az elsőéves kukorica talajából előjött imágókat (azaz a tojásrakást más kultúrába, mint kukoricába), mivel ezek az egyedek ténylegesen jelen voltak a kísérleti területen, a kukoricabogár populáció része voltak.
3. Csak részlegesen vettük figyelembe az elsőéves kukorica talajából előjött imágókat, mert a kísérleti elrendezésből következett, hogy minden kukoricától különböző kultúra után kukorica következett, így ez a más kultúrába rakott tojások (azaz a belőlük kikelő lárvák) számára szerencsés helyzetet volt.

Az egymást követő évek imágópopulációi alapján egy t évről t+1 évre vonatkozó szaporodási rátákat kaptuk mindkét helyszínen. Ezek mértani közepét vettük helyszínenként, hogy egy-egy átlagos szaporodási ráta értéket kapjunk a két helyszínre. A két helyszínhez tartozó átlagos szaporodási ráták súlyozott számtani közepét vettük 3 és 2 súllyal, mert Magyarországon másfélszer több szaporodási ciklus felvételezésére volt lehetőségünk, mint Horvátországban.

Az előjövő imágók egyedsűrűsége 1,3 és 30,7 db/m^2 között változott az önmaga után vetett részeken, míg az ezekkel közvetlenül szomszédos elsőéves részeken 0,3 és 5,1 db/m^2 volt. A csapdák fogásai közötti variancia nagy volt, de nem találtunk jelentős folytonos heterogenitást a csapdák között, mikor összehasonlítottuk az egymást követő évek összesített fogásait. A kukoricabogár szaporodási rátája 0,5 és 13 között volt, a fent vázolt három számítási módszer nem adott jelentősen különböző értékeket. Az átlagos szaporodási ráta 4 körül volt. A változékony eredmények lehetséges okait vizsgáltuk:

a. az időjárási tényezők évről-évre változnak, így a kukoricabogár számára optimális években magas szaporodási ráta lehetséges, míg szuboptimális években alacsony;
b. az imágók tömeges diszperziója a kísérleti területről, ill. területre;
c. a populációdinamikai folyamatok lehetnek sűrűségfüggők;
d. a kukoricabogár populáció a kísérleti területen belül is mutathat nagy variabilitást, ami itt az egyes csapdák fogásai közötti különbségben jelentkezett.

Nem találtunk azonban ezek között olyan okot, ami megkérdőjelezné a kapott szaporodási ráta értékeket, így a kapott átlagos szaporodási rátát később felhasználtam a populációdinamikai modell megalkotásakor.

Ezen kívül a meghatározott szaporodási értéket felhasználtuk, hogy kiszámítsuk példaként, hogy a kukoricabogár első európai észlelése előtt mennyi idővel jelenhetett meg a kártevő kontinensünkön. Eszerint Európába 1979 és 1984 között került, azaz 8-13 évvel azelőtt, hogy a Belgrád melletti kukoricatáblában 1992-ben először megtalálták a kukoricabogár lárváinak kártételét és az imágókat.

Kukoricabogár imágók diszperziója

A rácsmodell megalkotásakor felmerült, hogy milyen lépték megfelelő a modellnek, hogy az imágók diszperzióját is térség szinten tudja követni, ugyanakkor modellben homogénnek feltételezett tájszerkezeti paraméterek elég jó közelítéssel egyöntetűek legyenek (lásd 4.2. fejezet). Az imágók diszperziójának vizsgálatára megfigyeléseket végeztem 2008 és 2010 között, Tolna megyében, Dalmand mellett.

Az amerikai kukoricabogár betelepülését vizsgáltam az elsőéves kukoricatáblákba a velük határos, fertőzött, önmaga után vetett kukoricatáblákból. Sárga ragacslappal mintáztam a kukoricabogár populációit minden évben 6 elsőéves kukoricatáblában és a velük közvetlenül szomszédos 7-12 önmaga után vetett kukoricatáblában. A kukoricatáblák területe jellemzően 20 ha és 80 ha között volt (47±25 ha, átlag ± szórás). A felvételezéseket júliusban és augusztusban, 7 héten keresztül végeztem. Lineáris modelleket illesztettem a fertőzési szintekre: a függő változó az elsőéves kukoricatáblák adata volt, míg a velük határos önmaga után vetett kukorica adatai, a vizsgálat éve és e kettő interakciója voltak a potenciális magyarázó változók. Háromféle módon számítottam a fertőzöttségi értékeket:

1. A függő változó az elsőéves kukoricában kihelyezett csapdák átlagolt fogása volt, és a szomszédos önmaga után vetett kukoricában elhelyezkedett csapdák átlagos fogása volt a magyarázó változó.
2. A függő változó ugyanaz, mint 1. esetén, de a szomszédos önmaga után vetett kukoricatáblák egyenkénti átlagos fogásadatát összegeztem, mint egymástól független imágóforrásokat.
3. Abszolút fertőzési szinteket teszteltem. Kukoricatáblánként az egy csapdára jutó átlagos imágófogásokat megszoroztam a táblák területével, és a 2. esethez hasonlóan a szomszédos önmaga után vetett kukoricatáblákat egymástól független imágóforrásokként kezeltem.

A vizsgált önmaga után vetett táblák fertőzöttségi szintje mindhárom módszernél több mint 60%-ban magyarázta az elsőéves kukoricában elhelyezett csapdák fogásait. Ez arra utal, hogy a közvetlenül határos önmaga után vetett kukoricatáblákból érkezik az elsőéves kukoricába a kártevő imágók zöme, és ehhez képest jóval kisebb jelentőségű a távolabbról érkező imágók hatása. Azaz a térség szintű átlagos fertőzöttségi szint kevéssé befolyásolja a betelepülést.

Mivel az imágók tömeges diszperzióját akartam csak modellezni, nem pedig minden egyes imágót, melyek közül néhány valóban nagy távolságokra jut el élete során (lásd 3.4. fejezet), emiatt nem szükséges hatalmas rácsméret a szimulációs modellben.

A szimulációs modell szerkezete

A modellezett mezőgazdasági tájat egy tóruszba zárt négyzetrácsra egyszerűsítettem, ahol az egyforma négyzetek a mezőgazdasági táblák. Ezek a táblák lehetnek: elsőéves kukoricatáblák, önmaga után vetett kukoricatáblák és olyan táblák, ahol nem kukoricát termesztenek. Tehát három állapotuk lehet a celláknak. Ezen a rácsszerkezeten vizsgáltam az amerikai kukoricabogár populációdinamikáját. A kukoricabogár egynemzedékes, így a modell időléptéke az év, melyet két (hipotetikus) szakaszra osztottam föl: az első szakaszban az imágók abban a kukoricatáblában tartózkodtak, amelynek talajából előjöttek, a másodikban pedig abban a táblában, ahová nőstényeik

tojásaikat rakták, azaz ahol az utódaik a következő év első szakaszában imágóként megjelentek. A következő évben, az önmaga után vetett kukoricatáblákban, a kártevő szaporodott. Ahol vetésváltást alkalmaztak, azaz a más kultúrákban, nem jelent meg a következő generáció. Tehát a populáció egy része elpusztul a vetésváltás miatt. A modell minden tábláján folyamatosan követtem az imágók populációsűrűségét, és azt, hogy ez mikor halad meg egy előre meghatározott küszöbértéket. A küszöbérték feletti kukoricatáblák aránya volt a modell kimenete. A futtatások során ezt vizsgáltam a különböző bementi paraméter értékeknél, melyek a kártevő biológiájához, a modellezett táj szerkezetéhez és a vizsgált vetésváltási stratégiákhoz köthetők.

Megjegyzés

Az összes elemzést, szimulációt az R programmal végeztem, mely az évek során újabb és újabb verziókban jelent meg (a program kiadásainak megjelenési dátuma és az aktuális újdonságok megtekinthetők a http://cran.r-project.org/bin/windows/base/old/ honlapon). A legelső elemzés készítésekor – 2009 első napjaiban – a 2.8.1-s verziót használtam, de az értekezés írásakor, a magyar nyelvű ábrák készítésekor már a 2.14.1 verziót. Az elemzések és szimulációk eredményét ez nem befolyásolta és csak a legújabb verzióhoz tartozó citáció szerepel az irodalomjegyzékben.

2. AZ AMERIKAI KUKORICABOGÁR (*DIABROTICA VIRGIFERA VIRGIFERA* LECONTE) SZAPORODÁSI RÁTÁJÁNAK MEGHATÁROZÁSA

(Megjelent: Márk Szalai, Judit Papp Komáromi, Renata Bažok, Jasminka Igrc Barčić, József Kiss and Stefan Toepfer: Generational growth rate estimates of *Diabrotica virgifera virgifera* populations (Coleoptera: Chrysomelidae), Journal of Pest Science (2011) 84: 133-142, DOI: 10.1007/s10340-010-0336-z)

Míg a kukoricabogár szaporodási rátájának meghatározásához szükséges elemzéseket én végeztem, magukat a szabadföldi kísérleteket azonban nem, ezért az egész fejezetet többes szám első személyben írtam meg.

Összefoglalás

Ahhoz, hogy a kukoricabogár populációdinamikáját modellezni tudjuk, ismernünk kell a szaporodási rátáját. Ezért meghatároztuk a kártevő éves, azaz az egy generációra eső, szaporodási rátáját egy dél-magyarországi és egy kelet-horvátországi izolált kukoricatáblán, négy, illetve három évig tartó felvételezéssel. Ehhez az imágópopulációkat mintáztuk, mégpedig a talajból előjövő imágókat, táblánként 90 sátorhálós csapdával. Az előjövő imágók sűrűsége 1,3 és 30,7 db/m^2 között változott a tábla azon részein, ahol önmaga után vetett kukorica volt, míg az ezekkel közvetlenül szomszédos elsőéves kukorica táblarészeken 0,3 és 5,1 db/m^2 volt. A kukoricabogár szaporodási rátája 0,5 és 13 között volt a két helyszínen a különböző években, az átlagos szaporodási ráta pedig 4 körül volt. Ez a szabadföldi körülmények között meghatározott érték a populációdinamikai modellekben kiegészítheti a korábban használt becsléseket, különösön olyan modellekben, amik a kártevő felszaporodását vizsgálják, akár egy gazdasági kárküszöb eléréshez szükséges időt modellezve, akár a kukoricabogár új megjelenését vizsgálják a korábban kártevőtől mentes európai helyszíneken. A meghatározott szaporodási értéket felhasználtuk, hogy példaként kiszámítsuk a kukoricabogár első európai észlelése előtt mennyi idővel jelenhetett meg a kártevő kontinensünkön. Eszerint Európába 1979 és 1984 között került, azaz 8-13 évvel azelőtt, hogy a Belgrád melletti kukoricatáblában 1992-ben először megtalálták a kukoricabogár lárváinak kártételét és az imágókat.

2.1 Bevezetés

Az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) a kukorica kártevője Észak-Amerikában és Európában. Feltételezhetően Mexikóból származik, ahol több *Diabrotica* nemzetségbe tartozó faj károsít (Krysan & Smith, 1987). Ahogy növekedett a kukorica termésterülete Észak-Amerikában, úgy vált jelentős kártevővé a kukoricabogár (Krysan & Miller, 1986; Levine & Oloumi-Sadeghi, 1991). A fajt 1992-ben találták meg Európában, egy Belgrád melletti kukoricatáblában, amely közel helyezkedett el a nemzetközi reptérhez (Baca, 1994). Ekkor jelentős lárvakártételt, megdőlt növényeket, találtak, így feltételezték, hogy a kártevőt már néhány évvel korábban behurcolták (Miller et al., 2005). A behurcolás és észlelés közötti időben történt felszaporodásról eddig nem születtek modellek, ahogy az újabb helyszíneken megjelenő populációk felszaporodásáról sem, holott a kukoricabogár 1998 óta szinte minden évben új európai országban (pl. Olaszország, Franciaország, Svájc, Belgium, Egyesült Királyság, Hollandia) jelenik meg (Ciosi et al., 2008).

A kukoricabogár lárvái gyakran okoznak növénydőlést, és így gazdaságilag mérhető mennyiségi kárt. Ezt elkerülendő az európai gazdálkodók elkezdték elhagyni a kukorica utáni kukoricatermesztést, így megszakítva a kártevő életciklusát. Ez azért hatásos, mert a nőstény imágók rendszerint a kukoricatábla talajába helyezik tojásaikat (Levine & Oloumi-Sadeghi, 1991) és a következő évben kikelő lárvák szinte kizárólag a kukorica gyökérzetén táplálkozva tudnak kifejlődni (Moeser & Hibbard, 2005). Sok gazdálkodó viszont inkább termesztene több kukoricát, azaz nem alkalmazna vetésváltást minden évben minden egyes kukoricatáblán, mert a kukorica az egyik legjobban jövedelmező szántóföldi kultúra egész Európában (Fall & Wesseler, 2008). És ha a kukoricabogártól eltekintünk, a kukorica nem követeli meg a vetésváltást, egy adott táblán több évig lehet gazdaságosan önmaga után termeszteni. Az EU országaiban a kukorica 29,5%-a volt önmaga után vetett 2006-ban (Fall & Wesseler, 2007). Ez az arány országról országra nagyon változik, a két szélsőérték 11% volt Szlovákiában és 70% Hollandiában. Ilyen különbségek mellett nehéz meghatározni, hogy milyen gyors a kukoricabogár felszaporodása miután a vetésváltás után egy elsőéves táblában megtelepedett, és hogy milyen gyorsan ér el a populáció szintje egy gazdasági kárküszöb értéket. Tehát nehézségekbe ütközik tudományos alapon álló vetésváltási arányt ajánlani a gazdálkodóknak egy-egy kukoricatermesztő régióra, amely vetésváltási arány táj léptékben egy kárküszöb érték alatt tartaná a kártevő populációját az adott régióban.

Több korábbi munka tűzte ki célul a kukoricabogár populációdinamikájának modellezését. Ezek közül néhány esetleg használható a kártevő felszaporodásának becsléséhez. Ezek a modellek rendszerint laboratóriumban meghatározott egyedenkénti tojásszámmal, ivaránnyal és túlélési arányokkal számolnak. Storer (2003) modelljében használt nőstényenkénti tojásszám, tojások túlélési aránya, a lárvák kikelésének aránya, az összes lárvastádium egyesített túlélési aránya és ivararány alapján a kukoricabogár szaporodási rátája 2,3 lenne. Egy diszkrét időléptékű modell alapján, ahol az időlépték az egy generációra eső egy év, és amelyet Crowder és Onstad (2005) készített, a szaporodási ráta 6,1-nek adódik az első generációra, figyelembe véve az ott használt nőstényenkénti tojásszámot, a tojások téli mortalitását, az összes lárvastádium egyesített túlélési arányát és az ivararányt. Egy hőmérsékleti adatokon nyugvó modelljükben Magyarország és Horvátország területére 15-nél is magasabb szaporodási rátát adtak meg Hemerik et al. (2004). Több észak-amerikai kutatás foglalkozik azzal, hogy meghatározzon küszöbértékeket a kukoricabogár következő évi lárvakártételére (lásd pl. Meinke et al. (2009) cikkében

összegyűjtötteket). Ezek a munkák vizsgálják a kártevő termékenységi és túlélési mutatóit, de nem terjednek ki a kártevő teljes életciklusára, ami szükséges, ha a szaporodási rátát szeretnénk meghatározni.

Munkánkban célul tűztük ki, hogy szabadföldi körülmények között meghatározzuk a kukoricabogár szaporodási rátáját olyan európai kukoricatáblákban, ahol a kártevő ellen nem védekeztek. A szaporodási ráta, melyet egy generációra értünk, a kukoricabogár esetében megegyezik az éves szaporodás mértékével, mivel a faj egynemzedékes. Tehát a szaporodási rátát az egymást követő évek (kukorica vegetációs időszakok) imágópopuláció sűrűség adataiból számoltuk ki, mely sűrűség adatokat abszolút módszerrel – sátorhálós csapdákkal – mintáztuk. Vizsgálatainkat Magyarországon négy, illetve Horvátországban három évig végeztük. Az eredményül kapott szaporodási ráták kiegészíthetik a populációdinamikai modellek felszaporodási becsléseit; különösen, ha arra a kérdésre keressük a választ, milyen gyorsan ér el a kártevő populációja egy gazdasági kárküszöb értéket, vagy ha a ma is gyakran előforduló európai új megtelepedések utáni felszaporodást vizsgáljuk.

2.2 Anyag és módszer

2.2.1 A szabadföldi kísérletek helyszíne

A kísérleteket Magyarországon Szeged mellett (46° 13′ 22″ N, 20° 09′ 52″ E) végeztük 2000 és 2003 között, valamint Horvátországban Tovarnik mellett (45° 09′ 21″ N, 19° 08′ 37″ E) 2001 és 2003 között. Magyarországon az 1,94 ha-os terület 25%-a (4848 m^2) önmaga után vetett kukorica, 37,5%-a (7272 m^2) elsőéves kukorica és 37,5%-a (7272 m^2) egyéb szántóföldi kultúra (kalászos, szója és napraforgó) volt. Horvátországban azonos volt az elrendezés: a 2,15 ha-os terület 25%-a (5376 m^2) önmaga után vetett kukorica, 37,5%-a (8064 m^2) elsőéves kukorica és 37,5%-a (8064 m^2) egyéb szántóföldi kultúra (kalászos, szója és napraforgó) volt.

A kísérlet előtt mindkét helyszínen kukoricát termesztettek, így természetesen rendelkeztek kukoricabogár populációval. Ennek megfelelően az első évben (Magyarországon: 2000, Horvátországban: 2001) a kukorica csak önmaga után vetett volt. A következő években az elsőéves kukorica és a kukoricától különböző kultúrák cseréltek helyet egymással, így volt folyamatosan elsőéves kukorica 37,5%-os részarányban a kísérleti területeken. Ez a kísérleti elrendezés egy másik kutatás céljai miatt lett ilyen szerkezetű, melyet itt nem részletezünk (a részletesebb leírásért lásd Kiss et al., 2005b). Ez az elrendezés ugyanakkor befolyásolja a szaporodási ráta számítását, melyet a következőkben részletesen kifejtünk. Hogy minimalizáljuk a felvételezéseknek a kukoricabogár imágók kukoricatáblák közötti mozgásából adódó torzítását, olyan helyszínt választottunk mind Magyarországon, mind Horvátországban, ahol a kísérleti terület 1 km-es környezetében nem volt másik kukoricatábla (Spencer et al., 2005). Mindkét helyszínen a növények termesztése az ott általánosan alkalmazott agrotechnikai, növényápolási és növényvédelmi gyakorlat szerint történt, kivéve hogy nem volt semmilyen inszekticides kezelés. A talaj-előkészítési munka ősszel szántással és tavasszal tárcsázással történt. Magyarországon április 16 és 25 között ’Borbála’ fajtát (GK Szeged) vetettünk, míg Horvátországban ‘Florencia’ fajtát (Pioneer 3573) április 10 és 20 között, a vetési csíraszám minden esetben kb. 60000/ha volt. Ezek a vetésidők biztosították, hogy a fejlődő

kukoricanövények körülbelül ugyanakkor legyenek a kukoricabogár számára legvonzóbb fenológiai stádiumban (bibehányás), mint a környéken lévők, így elkerülhető volt az imágók tömeges diszperziója (Darnell et al., 2000; Spencer et al., 2009). A gyomszabályozás Horvátországban preemergens és posztemergens herbicidekkel, Magyarországon preemergens herbicidekkel és később kapálással történt.

2.2.2 Az amerikai kukoricabogár imágók felvételezése

Mindkét helyszínen, minden évben 90 sátorhálós csapdával felvételeztük a kártevő imágópopulációjának nagyságát. A sátorhálós csapdák 1,25 m × 0,4 m (téglalap) alapú 1,25 m magas gúlák voltak alul fa kerettel, és az alapot kivéve a többi oldalra laza műanyagháló (erős függönyanyag) volt feszítve (Fundi Ltd. Szabadka, Szerbia). Tehát egy csapda 0,5 m^2 területet, azaz 3 kukoricanövényt takart be. A csapdák 40%-a (36) önmaga után vetett kukoricában, 60%-a (54) pedig elsőéves kukoricában volt elhelyezve. Ez az arány megfelel az önmaga után vetett és elsőéves kukorica arányának. Kivétel az első év volt, amikor minden csapda önmaga után vetett kukoricában volt elhelyezve, hiszen csak önmaga után vetett kukorica volt a kísérleti területeken. A fent említett elrendezés szerint 30 blokkra voltak osztva a kísérleti területek, mindegyik blokk középvonalába 3-3 sátorhálós csapda került úgy, hogy kb. 12 m-re voltak egymástól is és a szegélytől is. Az összes csapda segítségével mindkét helyszínen minden évben 270 kukoricanövény (=47 m^2) mellől előjövő imágó adatait tudtuk rögzíteni. Ebből 108 növényhez tartozó adat (=18 m^2) önmaga után vetett kukoricából, 162 kukoricanövényhez tartozó (=27 m^2) pedig elsőéves kukoricából származott. A sátorhálós csapdákat az imágók várható megjelenése előtt helyeztük ki (Toepfer & Kuhlmann, 2006), kivéve Magyarországon 2000-ben és 2003-ban és Horvátországban 2003-ban, amikor egy héttel később. A csapdakihelyezéskor a kukorica V6-V11 fenológiai stádiumban volt. A csapdákban fejlődő 3 növény közül a középső teljesen kifejlődhetett, szárát a csapda tetején lévő körön keresztül vezettük ki, míg a másik kettőt enyhén visszavágtuk, hogy elkerüljük a csapda sérülését. A csapdákon belül az imágók összegyűjtésére egy félbevágott sárga ragadós lapcsapda (Pherocon AM trap, Trece, Salinas, CA, USA) szolgált, melyet hetente cseréltünk és az imágókat leszámoltuk. A csapdákkal június végétől szeptember közepéig, 12 hétig (Magyarországon 2001-ben csak 10 hétig) gyűjtöttünk adatokat.

A talajból előjövő imágók adatait először hegedűábrával ábrázoltuk (2. ábra), amely egy simított hisztogram és egy boxplot kombinációja (Hintze & Nelson, 1998). Azután lineáris modelleket illesztettünk az összesített imágószámra, hogy megvizsgáljuk a következő potenciális magyarázó változók hatását: a kísérlet helyszíne, éve és e kettő interakciója. Általánosított lineáris modelleket (GLM) illesztettünk az elsőéves kukoricához tartozó adatokra, logaritmikus link függvénnyel (link function), az alacsony imágószámok és a sok 0 érték (kb. az adatok 50%-a) miatt. Grafikus modelldiagnosztikai eljárásokat követtünk (Faraway, 2005): a reziduumokat ábrázoltuk, hogy megbizonyosodjunk a szórásuk állandóságáról, normalitásukról (QQ-ábrával), valamint megvizsgáltuk a standardizált reziduum-hatóerő ábrát az esetleges torzító pontok kiszűrésére (Cook's statistics). Az illesztett modelleket F-próbával hasonlítottuk össze. Az önmaga után vetett kukoricában elhelyezett 36 sátorhálós csapda eredményeit az egymást követő években Kendall-féle rangkorrelációval összehasonlítottuk (Reiczigel et al., 2007), hogy kimutathassuk, van-e valamilyen

időben állandó térbeli heterogenitás az adatokban. Azért rangkorrelációs együtthatót választottunk, hogy így kiküszöböljük a helyszín és az évjárat torzító hatását.

Az adatok kezeléséhez az ábrák készítéséhez, a statisztikai elemzéshez és a kukoricabogár populáció megjelenés utáni felszaporodásának szimulációjához R programot (R Development Core Team, 2011) használtunk a telepítéskor alapértelmezett és az UsingR (Verzani, 2009) csomagokkal.

2.2.3 A szaporodási ráta számítása

A szaporodási ráta kifejezést mindig a teljes életciklusra vetítve értelmezzük, azaz megmutatja, hogy az egynemzedékes amerikai kukoricabogár populációja egyik évről másikra hogyan változik. Tehát magába foglalja az egy nőstényre jutó tojások számát, az ivararányt és a különböző fejlődési stádiumok túlélési arányát (Begon et al., 2006; Pásztor & Oborny, 2007; Rockwood, 2006).

Az elsőéves kukoricába rakott tojásokból származó utódok mindig elpusztultak, hiszen ezeken a területrészeken a következő évben nem kukoricát termesztettünk, és a kukoricabogár lárvák szinte kizárólag a kukorica gyökérzetén képesek kifejlődni (Moeser & Hibbard, 2005). Ennek megfelelően egy korrekciós tényezőt vezettünk be a szaporodási ráta számításakor. Háromféleképpen határoztuk meg ezt a korrekciós tényezőt, így a szaporodási rátát is háromféleképpen számítottuk (1. táblázat).

I. módszer: Ekkor teljesen elhanyagoltuk a kukoricabogár nőstények tojásrakását a kukoricától eltérő növényállományokba, és így elhanyagoltuk az elsőéves kukoricában előjövő imágókat is. Feltételeztük, hogy ez a tojásrakás nagyon kevéssé befolyásolja a kártevő populációdinamikáját a kukoricában történtekhez képest (Levine & Oloumi-Sadeghi, 1991). Tehát a populációnagyságot az önmaga után vetett kukoricában, a teljes szezonban csapdázott imágók számával becsültük: az egy m^2-re jutó évi összesített csapdafogásokat megszoroztuk az önmaga után vetett kukorica területével. Azt feltételeztük, hogy a kukoricabogár imágók egyenletesen oszlottak el a kukoricában (mind az elsőévesben, mind az önmaga után vetettben), és egyenletesen rakták le tojásaikat a nőstények. Azaz a kukoricával borított terület egy egységes élőhelyet nyújtott a kártevő nőstényeinek a tojásrakás szempontjából. Ebből következik, hogy a következő generáció 60%-a pusztult el a vetésváltás miatt, az önmaga után vetett és az elsőéves kukorica arányának megfelelően. Tehát ekkor a szaporodási rátát t és t+1 évek között a következőképpen számítottuk: $(1/1-0.6) * A_{t+1} / A_t$, ahol A_{t+1} az összes talajból előjövő imágó az önmaga után vetett kukoricában a t+1 évben, A_t pedig az előző, azaz a t évben (1. táblázat).

II. módszer: Ekkor figyelembe vettük az elsőéves kukorica talajából előjött imágókat (azaz a tojásrakást a kukoricától eltérő kultúrákba), mivel ezek az egyedek ténylegesen jelen voltak a kísérleti területen, a kukoricabogár populáció részét képezték. A számításhoz szükséges évi összesített imágószámot így az összes kukoricában elhelyezett csapda adata alapján becsültük. Az imágók egy kis része berepült a kukoricától különböző kultúrákba és ott lerakták tojásaikat, a maradék nagyobb rész pedig egyenletesen oszlott el a kukoricában (mind az elsőévesben, mind az önmaga után vetettben), és egyenletesen rakták le ott a tojásaikat. Az előbb említett kisebb- és nagyobb részt, azaz a tojásrakást a különböző kultúrákba a következő évi sátorhálós csapda eredményekből becsültük. Az elsőéves kukoricába rakott tojások aránya, amelyekből kikelő lárvák elpusztultak a vetésváltás miatt: $c_t = 1{,}5A_{t+1} / (2{,}5A_{t+1}+B_{t+1})$, ahol A_{t+1} az összes előjövő imágó az

önmaga után vetett kukoricában a t+1 évben, B_{t+1} pedig az összes előjövő imágó az elsőéves kukoricában a t+1 évben. Ez alapján a szaporodási ráta: $(1/1-c_t) * A_{t+1}+B_{t+1} / A_t+B_t$, az eddig használt jelölésekkel.

III. módszer: A kísérleti elrendezésből következett, hogy minden kukoricától különböző kultúra után kukorica következett, így ez a más kultúrába rakott tojások (azaz a belőlük kikelő lárvák) számára szerencsés helyzetet eredményezett. Ennek a torzító hatását úgy akartuk csökkenteni, hogy a t évről t+1 évre vonatkozó szaporodási ráta számításakor nem vettük figyelembe a t+1 évben az elsőéves kukoricából előjött imágókat. Ezzel szemben a t évben, az elsőéves kukorica talajából előjött imágókat figyelembe vettük a számításkor, mivel ezek az egyedek a t év kukoricabogár populációjához tartoztak. A tojásrakás eloszlását, így az utódok azon hányadát, mely a vetésváltás következtében elpusztul (c_t), a II. módszernél ismertetett módon becsültük. A szaporodási ráta e módszer szerint: $(1/1-c_t) * A_{t+1} / A_t+B_t$, az eddig használt jelölésekkel

Az egymást követő évek imágópopulációi alapján a t évről t+1 évre vonatkozó szaporodási rátákat kaptuk mindkét helyszínen (1. táblázat). Ezek mértani közepét vettük helyszínenként, hogy egy-egy átlagos szaporodási ráta értéket kapjunk a két helyszínre, hiszen egy hosszabb időtartamra vonatkoztatva a szaporodási rátákat összeszorozva kapjuk az eredő felszaporodást:

$$N_{t+1} = g_1 \cdot N_t;\ \ N_{t+2} = g_2 \cdot N_{t+1}; \dots \implies N_{t+n} = g_1 \cdot \dots \cdot g_n \cdot N_t$$

$$N_{t+n} = g_a \cdot \dots \cdot g_a \cdot N_t \implies g_a = \sqrt[n]{\frac{N_{t+n}}{N_t}} = \sqrt[n]{g_1 \cdot \dots \cdot g_n}$$

ahol $g_1, g_2, \dots g_n$ a szaporodási ráták, g_a az átlagos szaporodási ráta, N a talajból előjövő összes imágó száma, t pedig az idő, az egynemzedékes kukoricabogárnál évben értelmezve

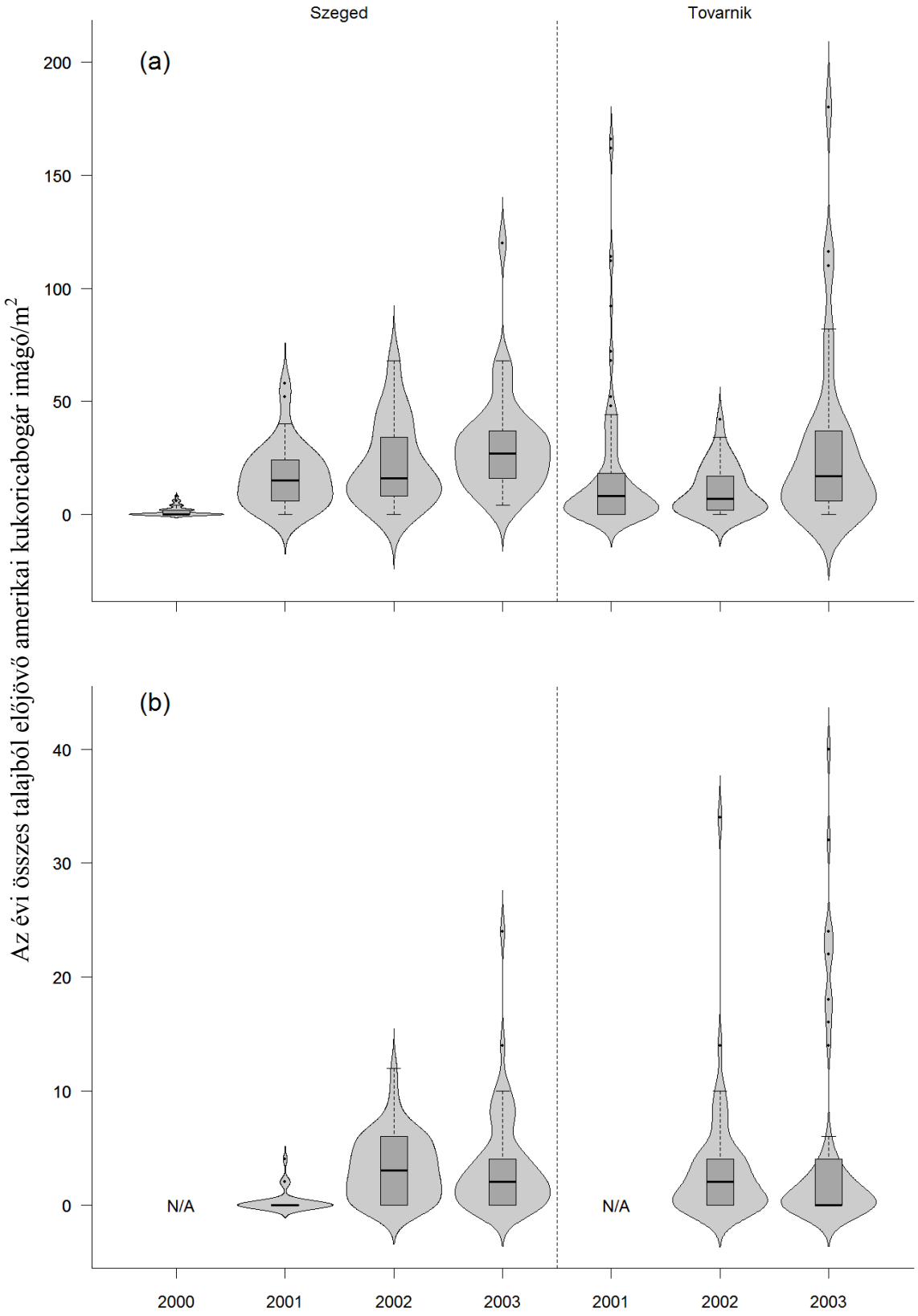
A két helyszínhez tartozó átlagos szaporodási ráták súlyozott számtani közepét vettük 3 és 2 súllyal, mert Magyarországon másfélszer több szaporodási ciklus felvételezésére volt lehetőségünk, mint Horvátországban.

2.3 Eredmények

2.3.1 A sátorhálós csapdák fogásai

Mindkét kísérleti terület minden évben fertőzött volt amerikai kukoricabogárral. A talajból előjövő évi összes imágó minimuma 1,3±2,0 (átlag ± szórás) imágó/m^2, maximuma 30,7±22,2 imágó/m^2 volt az önmaga után vetett kukoricában. Elsőéves kukoricában a minimum 0,3±0,9 imágó/m^2, a maximum 5,1±9,3 imágó/m^2 volt (1. táblázat). Ezek a szélsőértékek rendre 0,3±0,4; 5,1±3,7; 0,1±0,2 és 0,8±1,6 imágó/kukoricanövénynek feleltek meg. Az imágók 10,7±0,9 héten keresztül jöttek elő a talajból. A rajzáscsúcs július 14 körül (szórás: 6,2 nap) volt, ami a megjelenés után harmadik-negyedik hétnek felelt meg (3,9±1,2 hét)

A csapdák közötti variancia nagy volt: az évi összesített csapdafogás minimuma 0, maximuma 180 imágó/m^2 volt (2. ábra, szórás értékek az 1. táblázatban). Nem találtunk jelentős folytonos heterogenitást a csapdák között, mikor összehasonlítottuk az egymást követő évek összesített fogásainak rangját (Kendall-féle rangkorreláció: Magyarországra: τ=0,184; p=0,006; Horvátországra: τ=-0,034; p=0,682). A vizsgálat helyszíne, éve és e két tényező interakciója együttesen is csak nagyon kevéssé magyarázták az évi összesített csapdafogás értékeket. Lineáris modell az önmaga után vetett kukoricára: p<0,001; korrigált R^2=0,15; elsőéves kukoricára általánosított lineáris modell: p<0,01 korrigált R^2=0,16. Hasonló illesztési eredmények születtek, mikor magyarázó változóként csak a vizsgálat évét használtuk: lineáris modell az önmaga után vetett kukoricára: p<0,001; korrigált R^2=0,14; elsőéves kukoricára általánosított lineáris modell: p<0,01 korrigált R^2=0,16. Összehasonlítva a bővebb modelleket az egyszerűbbekkel (F-próba a reziduumokon) nem találtunk különbséget (önmaga után vetett kukorica: F=1,6; p=0,19; elsőéves kukorica: F=1,1; p=0,33). Mivel a kísérlet helyszíne ennyire nem befolyásolta az előjövő kukoricabogár imágók számát, mindkét helyszín szaporodási rátáit felhasználtuk egy átlagos szaporodási ráta meghatározásához.



2. ábra Az évi összesített talajból előjövő amerikai kukoricabogarak (imágó/m^2) eloszlása a Szeged melletti és a Tovarnik (Kelet-Horvátország) melletti kísérleti területeken, a jelölt években: **(a)** önmaga után vetett kukorica és **(b)** elsőéves kukorica. Mindegyik hegedűábra egy simított hisztogram és egy boxplot egyesítése. Az eloszlások mindkét helyszínen és minden évben 90 sátorhálós csapda fogási eredményei alapján becsültek. N/A: nincs adat, mert nem volt elsőéves kukorica a kísérleti területen.

2.3.2 Szaporodási ráta

Mindhárom módszer szerint számolva az amerikai kukoricabogár szaporodási rátája nagyon változatos volt a különböző helyszíneken és években (1. táblázat). A III. módszer szerint számított értékek mindig alacsonyabbak voltak, mint a másik két módszerrel számítottak (1. táblázat). Ennek megfelelően az átlagos szaporodási ráta is alacsonyabbnak adódott a III. módszerrel (3,28±1,89, átlag ± átlagos abszolút eltérés), mint az I. módszerrel (3,96±2,03) vagy a II. módszerrel (3,85±1,94).

1. táblázat Az amerikai kukoricabogár teljes életciklusára vonatkozó szaporodási ráták a három számítási módszer szerint, melyek az évi összesített előjövő imágók számán és a tojásrakás becsült eloszlásán alapulnak.

Helyszín	Év	Amerikai kukoricabogár populáció					Szaporodási ráta		
		Önmaga után vetett kukoricában a négyzetméterenként előjövő imágók átlag±SD	Elsőéves kukoricában a négyzetméterenként előjövő imágók átlag±SD	Önmaga után vetett kukoricában előjövő imágók száma	Elsőéves kukoricában előjövő imágók száma	Elsőéves kukoricában tojást rakó imágók aránya	I. módszer	II. módszer	III. módszer
	t			$A^{\dagger}$	$B^{\dagger}$	$c^{\ddagger}$	$\frac{1}{1-0,6}\frac{A_{t+1}}{A_t}$	$\frac{1}{1-c_t}\frac{A_{t+1}+B_{t+1}}{A_t+B_t}$	$\frac{1}{1-c_t}\frac{A_{t+1}}{A_t+B_t}$
Szeged, Magyarország	2000	1,31±2,01	N/A*	15891	N/A*	0,59			
							12,92	13,08	12,70
	2001	16,94±13,93	0,33±0,93	82147	2424	0,55			
							3,31	3,50	2,87
	2002	22,44±18,42	3,30±2,83	108811	23971	0,56			
							3,42	2,99	2,55
	2003	30,67±22,22	3,48±4,38	148672	25317	N/A			
Tovarnik, Horvátország	2001	18,62±31,91	N/A*	250283	N/A*	0,51			
							0,58	0,69	0,47
	2002	10,83±10,83	3,25±5,44	58240	26248	0,54			
							6,94	5,27	4,20
	2003	30,06±38,96	5,07±9,31	161579	40917	N/A			
Átlagos szaporodási ráta ± átlagos abszolút eltérés							3,96±2,03	3,85±1,94	3,28±1,89

* N/A = nincs adat: az első kísérleti évben (Magyarországon: 2000, Horvátországban: 2001) csak önmaga után vetett kukorica volt, mert a kísérletet megelőző évben kukorica volt a teljes kísérleti területeken

† Az önmaga után vetett kukoricával borított terület Magyarországon 4848m^2, az elsőéves kukoricával borított 7272m^2 volt; Horvátországban az önmaga után vetett kukoricával borított 5376m^2, míg az elsőéves kukoricával 8064m^2 volt (kivéve az első kísérleti évet mindkét helyszínen, amikor csak önmaga után vetett kukorica volt)

‡ $c_t = \frac{1,5A_{t+1}}{2,5A_{t+1}+B_{t+1}}$

2.4 Megvitatás

Az amerikai kukoricabogár imágópopulációjának felvételezése az egymást követő években egy abszolút felvételezési módszerrel lehetővé tette, hogy a teljes életciklusra vonatkozó szaporodási rátát meghatározzuk. Mivel ez a kártevő egynemzedékes, a szaporodási ráta az évi populációváltozást is jellemzi. A szaporodási ráta meghatározása segít a felszaporodás előrejelzésében, például amikor meg akarjuk becsülni, mikor éri el a populáció a gazdasági kárküszöb értéket, miután megjelent egy területen.

Egyik használt módszer sem tökéletes, mindhárommal kapcsolatban megfogalmazhatók aggályok. Kísérletünkben a kukoricabogár nőstények a kukorica közvetlen közelében lévő más kultúrákba is raktak tojásokat, azaz az elsőéves kukorica talajából is jöttek elő imágók a következő évben. Ezt a jelenséget már máshol is megfigyelték (Igrc Barcic et al., 2007; Spencer et al., 2005), mint a faj túlélési stratégiájának a részét. Ennek a viselkedésnek köszönhetően a kártevő sikeresen alkalmazkodott az USA néhány államában az ott jellemző merev vetésváltási rendszerhez, melyben minden második évben kukoricát termesztenek egy adott területen, azaz a kukoricától különböző kultúrákba (jellemzően szójába) rakott tojásokból kikelő lárvák mindig ki tudnak fejlődni az elsőéves kukorica gyökérzetén (Levine et al., 2002). Ilyen adaptációt viszont még nem figyeltek meg Európában (Kiss et al., 2005b). A kukoricatáblák közvetlen környezetében lerakott tojásokból kikelő lárvák az általános táblaméretek esetén inkább csak a táblaszegélyen jelenhetnek meg, így a mezőgazdasági gyakorlatban sokkal kisebb jelentőségűek, mint akár Igrc Barcic et al. (2007) kísérlete, akár a mi kísérletünk esetén. Sem az elsőéves kukorica talajából előjött egyedeknek a teljes figyelmen kívül hagyása (I. módszer), sem mindegyikük figyelembe vétele (II. módszer) nem tekinthető a szaporodási ráta torzítatlan becslésének. És ez a két módszer hasonló szaporodási ráta értékeket eredményezett. A III. módszer inkább egy alsó korlátot jelent a szaporodási rátára, hiszen ekkor a kukoricabogár számára szerencsés vetésváltási körülményeket teljesen kiiktattuk a számításból. A három módszer statisztikai összehasonlítása nem volt lehetséges, hiszen a módszerenkénti 5-5 érték nem egymástól független adatot jelent. A t és t+1 év közötti szaporodási ráta értéke függ t év populációnagyságától, ugyanúgy, ahogy a t-1 és t év közötti szaporodási ráta. Tehát az amerikai kukoricabogár szaporodási rátája az I. és II. módszerrel kapott értékekkel jellemezhető, azaz az átlagos érték 4 közelében van.

Számos tanulmányban meghatározták már a kukoricabogár egyes életszakaszainak túlélési mutatóit és az egy nőstényre jutó tojásszámot (Meinke et al., 2009; Toepfer & Kuhlmann, 2006), de ezek általában nem ölelik fel a tejes életciklust, így nem közölnek szaporodási rátát. Hasonló a helyzet a többi *Diabrotica* nemzetségbeli faj esetén is. Így nehéz megítélni, hogy a szaporodási ráta, melyet meghatároztunk, vajon megfelelő és reális becslésnek tekinthető.

Az egyetlen szabadföldi kísérletet, mellyel egy *Diabrotica* nemzetségbeli faj szaporodási rátája meghatározható Toepfer és Kuhlmann (2006) végezte Dél-Magyarországon. Tanulmányukban 1 alatti szaporodási rátát is közöltek az amerikai kukoricabogár teljes életciklusára. Ez a kártevő populációjának folyamatos csökkenését jelentené egészen a kihalásig. Ennek a kísérletnek az idején kifejezetten száraz és meleg időjárás uralkodott, ami a lárvastádiumok mortalitását növelhette (Park & Tollefson, 2006), vagy csökkenhette a nőstények termékenységét (Toepfer & Kuhlmann, 2005). Ezenkívül a kísérletben, a különböző fejlődési alakok abundanciájának meghatározásakor rendszeresen zavarták a populáció egyedeit, ami lefelé torzította a kapott szaporodási ráta értéket.

A mi kísérletünkben is volt 1-nél kisebb szaporodási érték, amely csökkenő populációt jelent: Horvátországban 2001-ről 2002-re 0,6 volt a szaporodási ráta, ami valószínűleg a 2001-es szárazságnak, és az ebből következő alacsony termékenységnek köszönhető (Toepfer & Kuhlmann, 2005).

Habár a szabadföldi körülmények között meghatározott szaporodási ráta eddig nem volt elérhető, néhány szerző modellezte az amerikai kukoricabogár vagy más *Diabrotica* faj populációdinamikáját (pl. Baufeld & Enzian, 2001; Crowder & Onstad, 2005; Crowder et al., 2005; Elliott & Hein, 1991; Hein & Tollefson, 1987; Hemerik et al., 2004; Mitchell & Riedell, 2001; Mooney & Turpin, 1976; Naranjo & Sawyer, 1989a; Onstad et al., 2001a; Onstad et al., 2001b; Storer, 2003). Az említett munkákból vagy hiányzik a szaporodási ráta részletes elemzése, vagy csak laboratóriumi adatokon nyugszik. Ha a laboratóriumi termékenységi, túlélési és ivararány mutatók egyértelműek, akkor a modelleket bemutató cikkekből az előző mutatók összeszorzásával szaporodási rátákat kaphatunk. Például Storer (2003) cikkéből 2,34-es szaporodási rátát számíthatunk, az első generációra az inszekticiddel nem kezelt területet leíró modell-részletből, ha a következő feltételek teljesülnek. A kezdő tojáspopuláció 4000 és 12000 tojás/ha között van; az egy nőstényre jutó tojásszám: 118; a tojások sűrűségfüggetlen túlélési aránya: 0,05; annak a valószínűsége, hogy a lárvák korábban kikelnek, mint a kukoricagyökerek megjelennek: 0,2; a sűrűségfüggő lárvakori mortalitás képlete: 1/(1+2,24*d^0,7) (ahol d a lárvasűrűség [millió lárva/ha]); és az ivararány: 0,5. Viszont egy 2 körüli szaporodási ráta nem elég, hogy fenntartsa a kukoricabogár populációját hosszú távon olyan területen, ahol védekeznek a kártevő ellen, a kukoricatáblák jelentős részén vetést váltanak. A tapasztalat az, hogy mind az USA, mind az EU területén a populáció gyarapszik és terjed az alkalmazott védekezési módok ellenére (Carrasco et al., 2010b). Ez azt mutatja, hogy a szaporodási rátának valószínűleg 2 fölött kell lennie. Crowder és Onstad (2005) munkájából 6,10-es szaporodási rátát számolhatunk a modelljük transzgénikus kukoricát nem tartalmazó részéből, az első generációra a következő feltételekkel. Kezdeti imágósűrűség: 50000 imágó/ha; egy nőstényre jutó tojásszám: 220, a telelés túlélési aránya: 0,5; a sűrűségfüggő lárvakori túlélés: 0,21*exp(-0,058*tojássűrűség), ahol a tojássűrűség mértékegysége millió tojás/ha; az ivararány: 0,5. Ez a laboratóriumi adatokon nyugvó szaporodási ráta (6,1) közel van a mi szabadföldi eredményünkhöz. Hemerik et al. (2004) hőmérsékletfüggő fejlődési adatok alapján szimulálta a kukoricabogár szaporodási rátáját. Európa különböző régióira határozta meg az éves szaporodást a meteorológiai állomások adataira és a kukoricabogár hőmérsékletfüggő fejlődési jellemzőinek laboratóriumi eredményeire alapozva. Hemerik et al. (2004) Magyarországra és Horvátországra, a kísérleteink helyszínére, ’>15’-ös szaporodási rátát becsültek. Ezt a szimulációt a kártevő megjelenése utáni intenzív felszaporodás időszakára végezték, laboratóriumi eredmények alapján. Így nem tartjuk megfelelően pontos becslésnek olyan területekre, ahol egy ideje már megtelepedett a kártevő populáció, mint a vizsgált kísérleti területek esetén.

A kísérletünkből is továbbá Crowder és Onstad (2005), Hemerik et al. (2004) és Storer (2003) modelljei alapján is kijelenthető, hogy a szaporodási ráta nagyon változékony. Ez a változékonyság (lásd 1. táblázat) a következő tényezőkre vezethető vissza: (a) az időjárási tényezők évről-évre változnak, így a kukoricabogár számára optimális években magas szaporodási ráta lehetséges, míg szuboptimális években alacsony; (b) az imágók tömeges diszperziója a kísérleti területről, ill. területre (Spencer et al., 2005); (c) a populációdinamikai folyamatok lehetnek sűrűségfüggők a vizsgált faj esetén (Elliott et al., 1989); (d) a kukoricabogár populáció a kísérleti területen belül is mutathat nagy variabilitást, ami itt az egyes csapdák közötti különbségben jelentkezett (Toepfer et al., 2007).

(a) Az egymást követő évek időjárása befolyásolja a nőstények termékenységét és a különböző kártevő stádiumok túlélési adatait, így magát a szaporodási rátát is (Toepfer & Kuhlmann, 2005). Ennek az optimális években magas, a szuboptimális években alacsony (akár 1-nél kisebb) szaporodási ráta az eredménye (Sivcev et al., 2009; Toepfer & Kuhlmann, 2006). A kísérletünkben a helyszín, az év és e két tényező interakciója csak kb. 15%-ban magyarázta az évi összesített sátorhálós csapdafogások varianciáját. Tehát ezek a tényezők kevéssé voltak felelősek a tapasztalt nagy változékonyságért. Mindazonáltal lehetséges, hogy a legnagyobb szaporodási érték (13, Magyarország, 2000-2001) a kártevő számára jó adottságú évek eredménye. Ezt a kiugróan magas értéket külön is megvizsgáltuk, hogy biztosan kizárjuk a sátorhálós csapdák sérülésének torzító hatását. A lyukas csapdákban lévő nőstények ugyanis szexferomonjuk kibocsájtásával rengeteg hím imágót vonzhatnak a csapdába (Hataláné Zsellér Ibolya, 2005, szóbeli közlés). Vagy a túl kevés számú csapda miatt jelentősen torzították az eredményeket az olyan csapdák fogásai, melyek egy olyan pont fölött helyezkedtek el, melyhez a nőstények különösen sok tojást raktak (lásd (d) szakasz). A nyers adatokat megvizsgáltuk, és nem találtuk nyomát az előző feltételezéseknek. Tehát a 13-t nem vettük egy hibás kiugró értéknek, és felhasználtuk az átlagos szaporodási ráta számításakor. Ezt az értéket tekinthetjük úgy, mint a kukoricabogár potenciális szaporodási rátája ideális körülmények között. Hemerik et al. (2004) még ennél is magasabb (>15) szaporodási rátát becsült több közép-európai régióra a megjelenés utáni intenzív felszaporodásra, ami alacsony populációsűrűséget is jelent (lásd (b) szakasz).

(b) A kukoricabogár szaporodási rátájának számítását torzíthatja az imágók kukoricatáblák közötti mozgása, hiszen egy adott év imágópopulációját jelentősen megváltoztathatja az imágódiszperzió (Darnell et al., 2000; Naranjo, 1991). A kísérleti helyszínek legalább 1 km-es környezetében egyik évben sem volt más kukoricatábla. Ez a távolság nem elég, hogy teljesen kizárjuk az imágók mozgását, mivel a kukoricabogár egyedek akár 40 km-re is képesek repülni a laboratóriumi reptetési (flight mill) vizsgálatok alapján (Coats et al., 1986). Ezenkívül a kukorica a bibehányás állapotában jelentős vonzó hatást gyakorol a párosodott nőstényekre (Spencer et al., 2009). Az imágók nagyszámú el- és berepülését a hibridválasztással és a vetésidő helyes megválasztásával próbáltuk meg elkerülni (lásd 2.2. fejezet). Tehát azt feltételeztük, hogy nagyszámú ki- és berepülés nem történt az 1 km-es távolságon túlról, illetve többé-kevéssé kioltotta egymást a két irány, azaz a nettó változás elhanyagolható volt az imágópopulációban.

(c) Az amerikai kukoricabogár szaporodási rátája lehet sűrűségfüggő, sok más növényevő rovarhoz hasonlóan (pl. (Bellows, 1981; Tanner, 1966). Habár a kukoricabogár szaporodási rátájának sűrűségfüggését vizsgáló munkát nem ismerünk, a különböző fejlődési stádiumok paramétereinek sűrűségfüggése jól ismert [pl. lárvákra (Onstad et al., 2006); tojásokra

(Hibbard et al., 2004) és az összes imágó előtti posztembrionális stádiumra együtt (Elliott et al., 1989; Hibbard et al., 2010)]. Storer (2003), valamint Crowder és Onstad (2005) is sűrűségfüggő lárvakori mortalitást használt a modelljeikben. Az egyes életszakaszok negatív sűrűségfüggésének eredménye a negatív sűrűségfüggés a teljes életciklusra vonatkozó szaporodási rátában. A mi kísérletünkben is felfedezhető ez a jelenség, amikor a szaporodási ráta értékeket a talajból előjövő imágók sűrűségéhez viszonyítjuk. Ehhez negatív exponenciális függvényt választottunk, melyet Onstad et al. (2006) is használt a lárvakori mortalitásra. A kísérletünkből mindössze 5 szaporodási értéket tudtunk meghatározni, így ezek az illesztések inkább csak sejtetések, mint szilárd következtetések. Az illesztések eredményei rendre a szaporodási ráta számításától függően a I., II. és II. módszer szerint: $g_{t,t+1}$ = 16,88*exp(-0.21*d_t), 16,53*exp(-0,17*d_t) és 16,69*exp(-0,20*d_t), ahol $g_{t,t+1}$ a szaporodási ráta t és t+1 évek között, d pedig az önmaga után vetett kukoricából előjövő imágósűrűség (m^{-2}), feltételezve, hogy a teljes kukoricával bevetett terület egy élőhelyet jelent az imágóknak. Az illesztések R^2 értéke mindhárom esetben 0,98 körül volt.

(d) A kísérleti helyszíneken belüli heterogenitás (Toepfer et al., 2007) is torzíthatja a kapott szaporodási ráta értékeket. A sátorhálós csapdafogások közötti különbségek tehát visszavezethetők a csapdák elhelyezkedésére, ha valamelyik a kukoricabogarak által igen kedvelt folt fölé kerül, így nagy összesített fogási adatot produkál, és ugyanakkor a használt csapdák száma alacsony. Minden évben, mindkét helyszínen 36 sátorhálós csapda volt kihelyezve az önmaga után vetett kukoricába: egyikük sem fogott extrém mennyiségű imágót és a csapdák 17% nem fogott imágót egy szezon alatt. Tehát a csapdafogási értékek jól jellemezték a kukoricabogár populációk nagyságát a vizsgált területeken.

Ha a fent összegyűjtött lehetséges torzító faktorok hatását elhanyagolhatónak tartjuk és összehasonlítjuk eredményeinket a korábban citált modellekkel, kijelenthetjük, hogy a kapott 4, mint átlagos szaporodási ráta egy reális érték. Ennek megfelelően ez az érték alkalmas arra, hogy a kukoricabogár populációdinamikai modellezésénél kiegészítse az eddig használt feltételezéseket és modellezett értékeket. Ezenkívül ez a szaporodási ráta alkalmas arra, hogy a kártevő felszaporodásának becsléséhez felhasználjuk azokon a területeken, ahol éppen megjelenik. Illetve megfordítva, arra is felhasználható, hogy megbecsüljük, mikor jelent meg a kukoricabogár egy adott területen, ha az első észleléskor ismerjük a populációsűrűséget. Például az amerikai kukoricabogár első európai észleléséről 1992-ben számoltak be, a Belgrád melletti nemzetközi repülőtér (Surčin) közeléből (Baca, 1994). Ekkor már komoly lárvakártétel, megdőlt növények, is voltak a vizsgált kukoricatáblában. Az az általános feltételezés, hogy az első imágók megjelenésétől 5-6 évnek kell eltelnie a jelentősebb lárvakár megjelenéséig (Kiss József, 2009 szóbeli közlés). A megjelenés pontos idejének elemzése egyelőre hiányzik, a különböző szerzők e következő becsléseket tették: Sivcev et al. (1996) szerint 1989-1990 lehetett a megjelenés éve, Sappington et al. (2006) szerint 1986-1991, Baufeld és Enzian (2005b) szerint a ’80-as évek vége, míg Kiss et al. (2005a) szerint a ’80-as évek eleje-közepe. A kukoricabogár lárvakártételét már 1992-ben észlelték Szerbiában, az első imágómonitorozást egy évre rá, 1993-ban végezték (Sivcev et al., 1994). Ennek a felvételezésnek az eredménye és a kísérletünkben meghatározott átlagos szaporodási ráta alapján modellezhetjük a kártevő fölszaporodását 1993-ig. A ’90-es években kb. 55000 tő/ha sűrűséggel termesztették a kukoricát Belgrád környékén (I. Sivčev, 2009, szóbeli közlés). Az említett felvételezéskor az észlelt legnagyobb populációsűrűség extrém magas, 50 imágó/növény, azaz 275

imágó/m^2 volt (Sivcev et al., 1994). Modelleztük 1 vagy 10 imágó első megjelenését (Miller & Guillemaud, 2005), ami 10^{-3} vagy 10^{-4} imágó/m^2, majd a felszaporodásukat 4-es szaporodási rátával (sorsolt lognormális eloszlásból, ahol a mértani közép 4 volt, a szórás logaritmikus skálán: 2) 10^5 szimuláció futtatásával. Ez alapján megbecsültük a felszaporodás idejét, ami 10,7±1,6 évnek adódott 10 imágó (5 hím és 5 nőstény) kezdeti megjelenésekor, és 12,4±1,7 évnek 1 imágó (1 nőstény) megjelenésekor. Tehát az amerikai kukoricabogár első sikeres európai megjelenése 1979 és 1984 között volt.

Következtetésként elmondható, hogy az itt közölt szaporodási ráta segít a kukoricabogár felszaporodásának előrejelzésében és a kártevő populációdinamikáját leíró modellek fejlesztésében.

3. AZ AMERIKAI KUKORICABOGÁR BETELEPÜLÉSE AZ ELSŐÉVES KUKORICATÁBLÁKBA A SZOMSZÉDOS FERTŐZÖTT ÖNMAGA UTÁN VETETT KUKORICATÁBLÁKBÓL

Megjelent: Márk Szalai, Judit Kőszegi, Stefan Toepfer and József Kiss: Colonisation of first-year maize fields by western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) from adjacent infested maize fields, Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica, 2011, 46(2): 213-223, DOI: 10.1556/APhyt.46.2011.2.5

Összefoglalás

Az amerikai kukoricabogár lárvái nagyon szorosan kötődnek a kukorica gyökeréhez, mint táplálékforráshoz. A lárvák a táplálkozásukkal gazdasági kárt is okozhatnak a kukoricaállományban. A kártevő imágói jó repülők, így keresnek pollenforrást táplálékul, vagy így települnek be új kukoricatáblákba. Az amerikai kukoricabogár betelepülését vizsgáltam az elsőéves kukoricatáblákba a velük határos, fertőzött, önmaga után vetett kukoricatáblákból 2008 és 2010 között, Tolna megyében. Sárga ragacslappal (Pherocon AM) vizsgáltam a kukoricabogár populációit minden évben 6 elsőéves kukoricatáblában és a velük közvetlenül szomszédos 7-12 önmaga után vetett kukoricatáblában. A felvételezéseket júliusban és augusztusban, 7 héten keresztül végeztem. A vizsgált önmaga után vetett táblák fertőzöttségi szintje több mint 60%-ban magyarázta az elsőéves kukoricában elhelyezett csapdák fogásait. Ez arra utal, hogy a közvetlenül határos önmaga után vetett kukoricatáblákból érkezik az elsőéves kukoricába a kártevő imágók zöme, és ehhez képest jóval kisebb jelentőségű a távolabbról érkező imágók hatása. Azaz a térség szintű átlagos fertőzöttségi szint kevéssé befolyásolja a betelepülést. Tehát javasolható, hogy a gazdálkodók, amikor arról döntenek, hogy a második évben is kukoricát termesszenek az adott területen, vegyék figyelembe a szomszédos önmaga után vetett kukoricatáblák fertőzöttségi szintjeit.

3.1 Bevezetés

Az amerikai kukoricabogarat több alkalommal behurcolták Észak-Amerikából Európába a ’80-as évektől az ezredfordulóig (Ciosi et al., 2008; Miller et al., 2005; Szalai et al., 2011b). Ez az invazív levélbogár egy egynemzedékes kukorica kártevő, tojás alakban telel a kukoricatábla talajában. A lárvák szinte kizárólag csak a kukorica gyökérzetén táplálkoznak, míg az imágók kukoricaleveleket, bibeszálakat vagy valamilyen pollent fogyasztanak (Chiang, 1973; Moeser & Hibbard, 2005). Legjelentősebb a lárva károsítása, a rágáskár növénydőlést és termésveszteséget eredményezhet. Mivel a lárvák szinte csak a kukorica gyökerén képesek kifejlődni, a vetésváltás az egyik leghatékonyabb védekezési módszer Európában (European Commission, 2003, 2006a, b; Kiss et al., 2005b; Szell et al., 2005; Zseller Hatala et al., 2006). A kukoricabogár imágói jó repülők, a populáció egy része minden évben elhagyja azt a kukoricatáblát, melynek talajából előjött és betelepül más kukoricatáblába (Coats et al., 1987; Coats et al., 1986; Darnell et al., 2000; Naranjo, 1990, 1994; Toepfer et al., 2006). Laboratóriumi repülésvizsgálatok (flight mill) megmutatták, hogy a nőstények 31%-a 30 percnél hosszabb ideig repül (Coats et al., 1986). Naranjo (1990) hasonló vizsgálatának eredménye, hogy a nőstények 24%-a hosszabb ideig repül, mint 20 perc, és a hímek is repültek ilyen hosszú ideig, habár kisebb arányban, mint a nőstények. A kukoricabogár populációk terjedéséhez kapcsolódó távolsági repülést leginkább a légköri áramlások uralják (Spencer et al., 2005; Vanwoerkom et al., 1983). Bizonyos esetekben pedig emberi közreműködéssel terjednek, jellemzően közlekedési eszközökkel (Baufeld, 2009). A terjedés sebessége nagyon változékony a különböző régiókban és években; Európában az utóbbi két évtizedben elérte a 60-80 km/év sebességet is (Baufeld & Enzian, 2001, 2005a; Ciosi et al., 2011; Edwards et al., 1999; Ripka et al., 1999). A kukoricabogár imágók rövidebb távú, táblák közötti mozgása is jelentős. Ez az imágók gyors betelepülését eredményezheti az addig nem fertőzött kukoricatáblákba, például az elsőéves kukoricatáblákba (Keszthelyi, 2005; Sivcev et al., 2009; Spencer et al., 1999; Spencer et al., 1997; Zseller Hatala et al., 2006). Ennek megfelelően az agrártáj térbeli szerkezete, például az elsőéves- és önmaga után vetett kukorica aránya és a táblák közötti távolság valószínűleg kulcsfontosságú a kukoricabogár táji léptékű szabályozásában (Beckler et al., 2004; Krügener et al., 2011; Szalai et al., 2009). Továbbra is kérdés viszont, hogy milyen mértékben határozza meg a betelepülést az elsőéves kukoricatáblákba a közvetlen szomszédok populációja, és milyen mértékben a táji léptékű populációszint (Beckler et al., 2004). Azaz, honnan származnak a betelepülő imágók?

A kérdés megválaszolására 2008 és 2010 között, Tolna megyében, egy 20 km^2-es mezőgazdasági terület kukoricatábláin vizsgáltam az amerikai kukoricabogarak betelepülését az elsőéves kukoricatáblákba. Sárga ragacslapok (Pherocon AM) imágófogásaiból határoztam meg a fertőzöttségi szinteket az önmaga után vetett kukoricatáblákban, majd összevetettem a velük szomszédos elsőéves kukoricatáblák fertőzöttségi adataival. Az így kapott eredmények fölhasználhatók az elsőéves kukoricatáblák kockázatbecsléséhez, és ezen felül felhasználhatók a kukoricabogár populációdinamikájának modellezéséhez is.

3.2 Anyag és módszer

3.2.1 A kísérlet helyszíne

A kukoricabogár imágó felvételezéseket Dalmand mellett, Tolna megyében, egy kb. 20 km^2-es területen végeztem, ahol szántóföldi növénytermesztés folyt. A terület középpontja hozzávetőlegesen a 46º 28' N, 18º 08' E ponton volt. A terülten kukoricát (önmaga után vetettet is és elsőéveset is), őszi búzát, őszi árpát, napraforgót, repcét és szóját termesztettek. A kukoricatáblák területe jellemzően (72%-ban) 20 ha és 80 ha között volt (47±25 ha, átlag ± szórás).

Mindhárom évben (2008, 2009 és 2010) hat elsőéves kukoricatáblát és velük közvetlen szomszédságban 7-12 önmaga után vetett kukoricatáblát vizsgáltam. Azok az önmaga után vetett kukoricatáblák kerültek a vizsgálatba, melyek legalább néhány méteren érintkeztek a vizsgált elsőéves táblákkal. Ha 25 m-nél keskenyebb út volt köztük, akkor is közvetlen szomszédnak vettem őket, hiszen ez nem akadályozta az imágók repülését, kivéve, ha fasor szegélyezte az utat. Így a három évben összesen 5 elsőéves kukoricatáblának volt egy önmaga után vetett kukoricatábla szomszédja, 6 elsőévesnek 2 önmaga után vetett szomszédja, 2 elsőévesnek 3 önmaga után vetett szomszédja, és 5 elsőévesnek nem volt önmaga után vetett szomszédja.

Mindegyik kukoricatáblán takarmánykukoricát termesztettek, amit április első felében vetettek, és a területre jellemző agrotechnikai munkákat és növényvédelmi kezeléseket végezték. Az amerikai kukoricabogár ellen is védekeztek: az imágók ellen az elsőéves kukoricában, az önmaga után vetett kukoricában pedig talajinszekticiddel a lárvák ellen.

3.2.2 A kukoricatáblák fertőzöttségi szintjének meghatározása

Az amerikai kukoricabogár imágók betelepülését úgy vizsgáltam, hogy relatív felvételezési módszerrel meghatároztam az elsőéves és a velük határos önmaga után vetett kukoricatáblák fertőzöttségi szintjét. A kukoricabogár imágókat sárga ragacslappal, az A4-es méretű Pherocon AM (Trece Inc., USA) csapdákkal felvételeztem, melyek kevesebb, mint egy méterről vonzzák a rovarokat (Toepfer et al., 2006). A csapdákat a kukorica szárára, a cső magasságába (kb. 1,2-1,4 m magasra) tettem; hármasával, egymástól 20-30 m-re. Egy kukoricatáblába – a tábla méretétől függően – egy, kettő vagy három csapdahármast helyeztem ki. 2008-ban 44 csapda volt a hat elsőéves és 27 csapda a kilenc önmaga után vetett kukoricatáblában. 2009-ben 18 csapda a hat elsőéves és 54 a tizenkét önmaga után vetettben. 2010-ben pedig 18 csapda a hat elsőévesben és 48 a hét önmaga után vetettben. A csapdákat a táblaszéltől mindig legalább 25 m-re tettem, hogy elkerüljem az imágók diszperziójának szegélyhatását (Keszthelyi, 2005).

Két héttel az után helyeztem ki először a csapdákat, hogy a térségben megjelentek az első imágók. A csapdákat júliusban és augusztusban – 7 héten keresztül – hetente cseréltem, és akkor le is számoltam a fogott kukoricabogarakat, valamint a nemüket is meghatároztam a színük és csáphosszúságuk alapján (Kuhar & Youngman, 1995; Staetz et al., 1976). Tehát az első eredményeket – a fogott imágókat – az imágók feltételezett megjelenése után három héttel kaptam.

A 7 héten keresztül fogott kukoricabogár imágók számából átlagolással egységesítettem a táblák fertőzési szintjét, melynek mértékegysége a fogott imágó/csapda/hét lett.

3.2.3 Adatelemzés

Lineáris modelleket illesztettem a fertőzési szintekre: a függő változó az elsőéves kukoricatáblák adata volt, míg a velük határos önmaga után vetett kukorica adatai, a vizsgálat éve és e kettő interakciója voltak a potenciális magyarázó változók. Háromféle módon számítottam a fertőzöttségi értékeket. Az egyszerűség kedvéért először a függő változó az elsőéves kukoricában kihelyezett csapdák átlagolt fogása volt, és a szomszédos önmaga után vetett kukoricában elhelyezkedett csapdák átlagos fogása volt a magyarázó változó. Másodjára a függő változó ugyanaz maradt, de a szomszédos önmaga után vetett kukoricatáblák egyenkénti átlagos fogásadatát összegeztem feltételezve, hogy ezek a táblák egymástól független és így egyszerűen összegezhető forrásai az imágók betelepülésének. Harmadjára abszolút fertőzési szinteket teszteltem. Kukoricatáblánként az egy csapdára jutó átlagos imágófogásokat megszoroztam a táblák területével. Ekkor is az elsőéves kukorica abszolút fertőzöttségét a szomszédos táblánkénti abszolút fertőzöttségi értékek összegéhez hasonlítottam, a második módszernél ismertetett megfontolásból. A modellszelekciót a teljes modelltől a nullmodell felé haladva, lépésenként, F-próbával és grafikus diagnosztikai eljárásokkal (reziduumok homoszkedaszticitásának vizsgálata, normalitásuk vizsgálata QQ-ábrával és a Cook-távolság vizsgálata a torzító és nagy hatóerejű pontok kiszűrésére; Faraway, 2004) végeztem.

Annak vizsgálatára, hogy a nőstények vagy a hímek telepednek-e be inkább az elsőéves kukoricába, a 7 hét átlagos nőstény csapdafogások arányát Welch-féle t-próbával hasonlítottam össze az elsőéves és az önmaga után vetett kukoricában.

Az adatelemzéshez R programot (R Development Core Team, 2011) használtam.

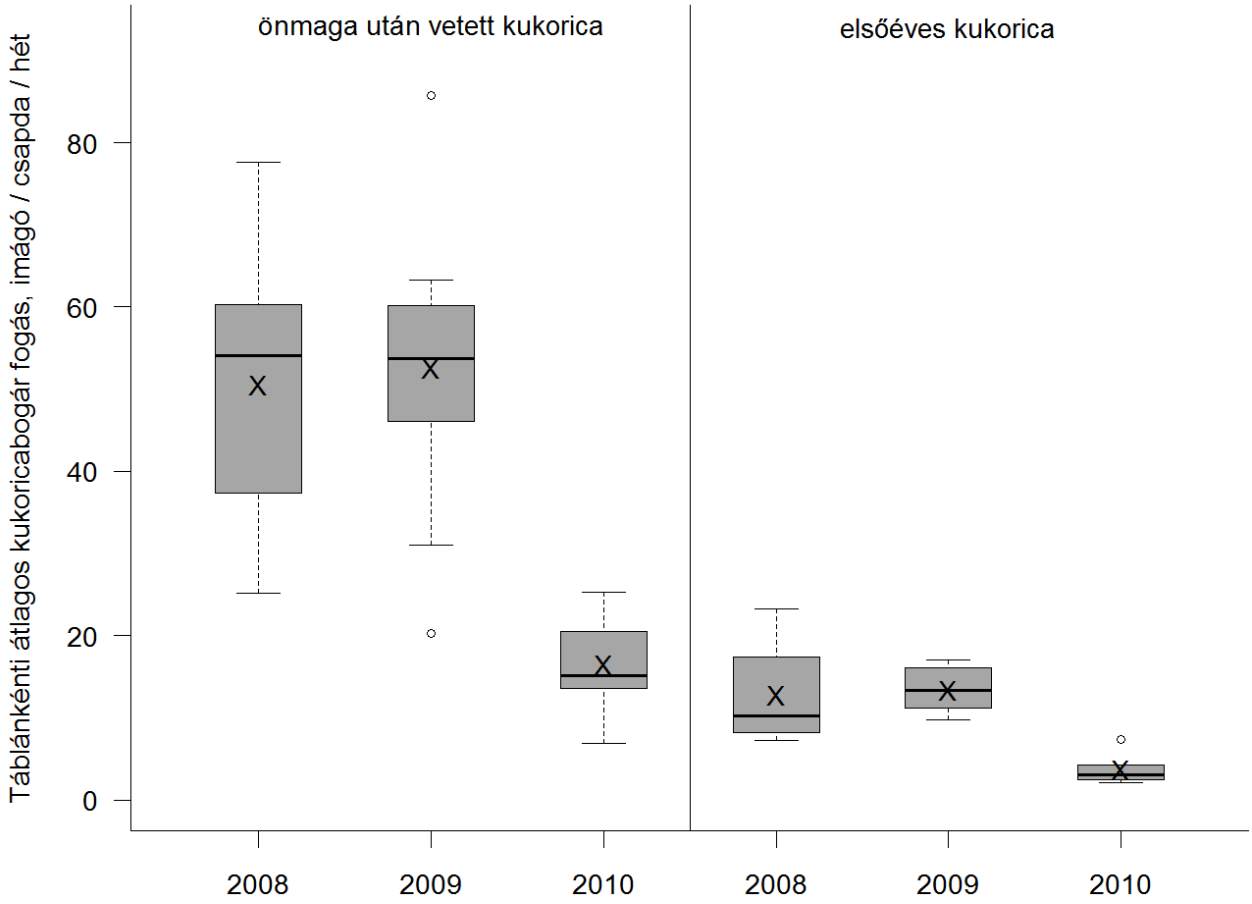
3.3 Eredmények

Mindhárom évben (2008-2010), mindegyik vizsgált önmaga után vetett kukoricatáblában megtalálható volt az amerikai kukoricabogár. És mindegyik elsőéves – azaz eredendően kártevőmentes – kukoricatáblában fogtam kukoricabogár imágót.

A kártevő megjelenése és a fertőzés szintje változott az évek és a kukoricatáblák között. Az önmaga után vetett kukoricában a 7 hétre vonatkozó átlagos csapdafogás 25 és 78 imágó/csapda/hét között volt 2008-ban, 20 és 86 között 2009-ben és 7 és 25 között 2010-ben. Az elsőéves kukoricában ezek az értékek a következőképpen alakultak: 7 és 23 között 2008-ban, 10 és 17 között 2009-ben és 2 és 7 között 2010-ben (3. ábra). Az önmaga után vetett és az elsőéves kukoricában tapasztalt átlagos fertőzés aránya a három évben rendre 4,0; 3,9 és 4,4 volt.

Több nőstény imágó telepedett be az elsőéves kukoricatáblákba, mint hím. A vizsgált 7 hét alatt a fogott kukoricabogarak nagyobb része volt nőstény az elsőéves, mint az önmaga után vetett kukoricatáblákban. A fogott nőstények aránya 2008-ban 35% volt az elsőéves és 28% az önmaga

után vetett kukoricatáblákban (Welch-féle t-próba: p<0,001, $CI_{95\%}$ a különbségre 4%-9%); 2009-ben ezek az értékek 43% és 34% voltak (p=0,004, $CI_{95\%}$= 3%-16%); 2010-ben pedig 58% és 38% (p<0.001, $CI_{95\%}$= 15%-25%).

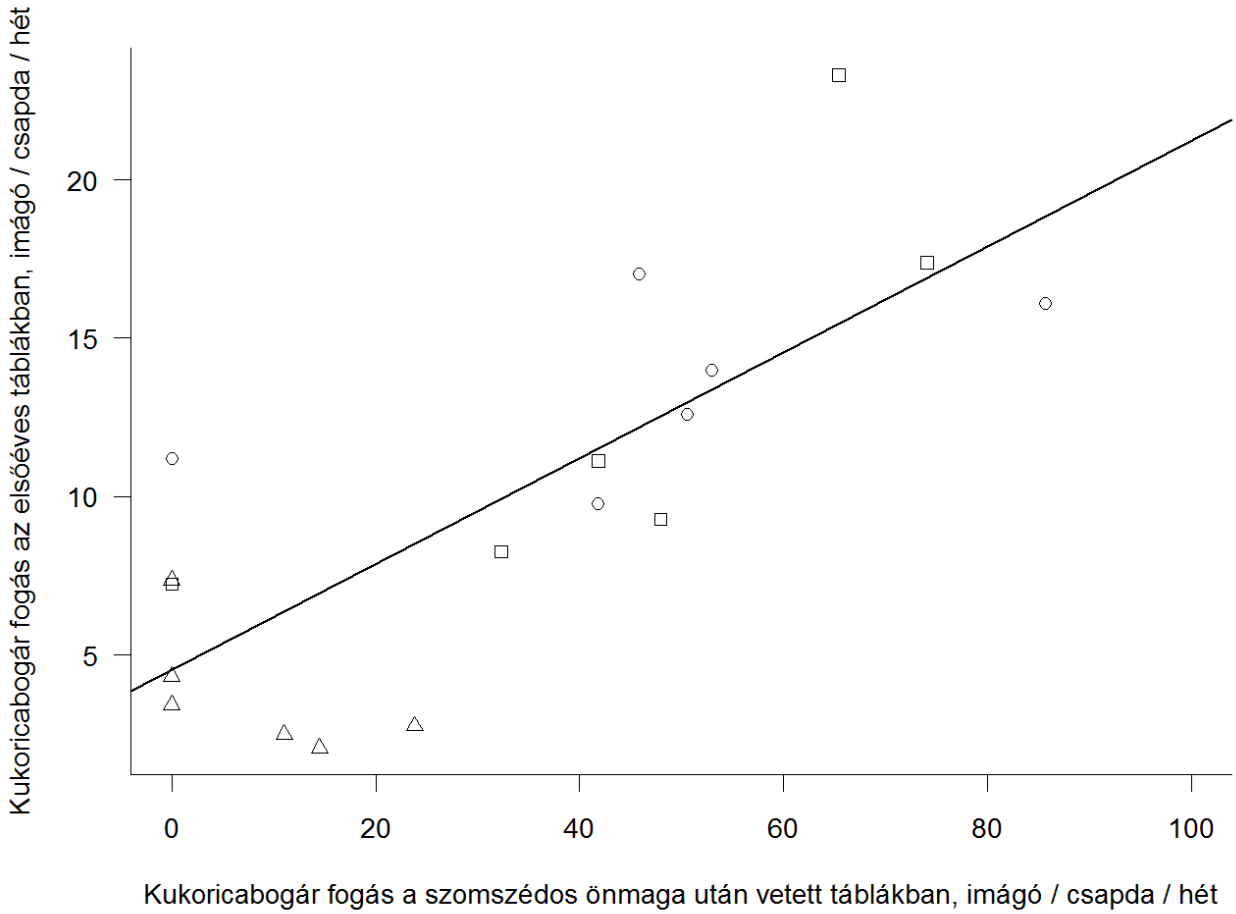


3. ábra A táblánkénti átlagos kukoricabogár imágó fogás (Pherocon AM (Trece, USA) sárga ragacslappal felvételezve) eloszlása a jelölt években elsőéves és önmaga után vetett kukoricában, Dalmand, Tolna-megye. A boxplotokban a vízszintes vonal a medián, az 'X' az átlag

Az önmaga után vetett kukoricatáblák fertőzöttségi szintje szignifikánsan befolyásolta az amerikai kukoricabogár betelepülését az elsőéves kukoricatáblákba, függetlenül attól, hogy relatív vagy abszolút módszerrel becsültük a fertőzöttséget (részletesen lásd alább és 4-6. ábrák). A betelepülés varianciájának több mint 60%-át magyarázták (R^2 értékeket lásd alább). Ez arra utal, hogy a közvetlenül határos önmaga után vetett kukoricatáblákból érkezik az elsőéves kukoricába a kártevő imágók zöme, és ehhez képest jóval kisebb jelentőségű a távolabbról érkező imágók hatása. Azaz a térség szintű átlagos fertőzöttségi szint kevéssé befolyásolja a betelepülést.

Az elsőéves kukoricában kihelyezett csapdák táblánkénti kukoricabogár imágó/csapda/hét fogását befolyásolta a közvetlen szomszédságban lévő önmaga után vetett kukoricatáblák átlagos imágó/csapda/hét fogása (F=24,16; p<0,001; 4. ábra). Sem a vizsgálat éve sem az év és az önmaga után vetett kukorica fogásainak interakciója nem volt szignifikáns hatású az elsőéves kukoricában

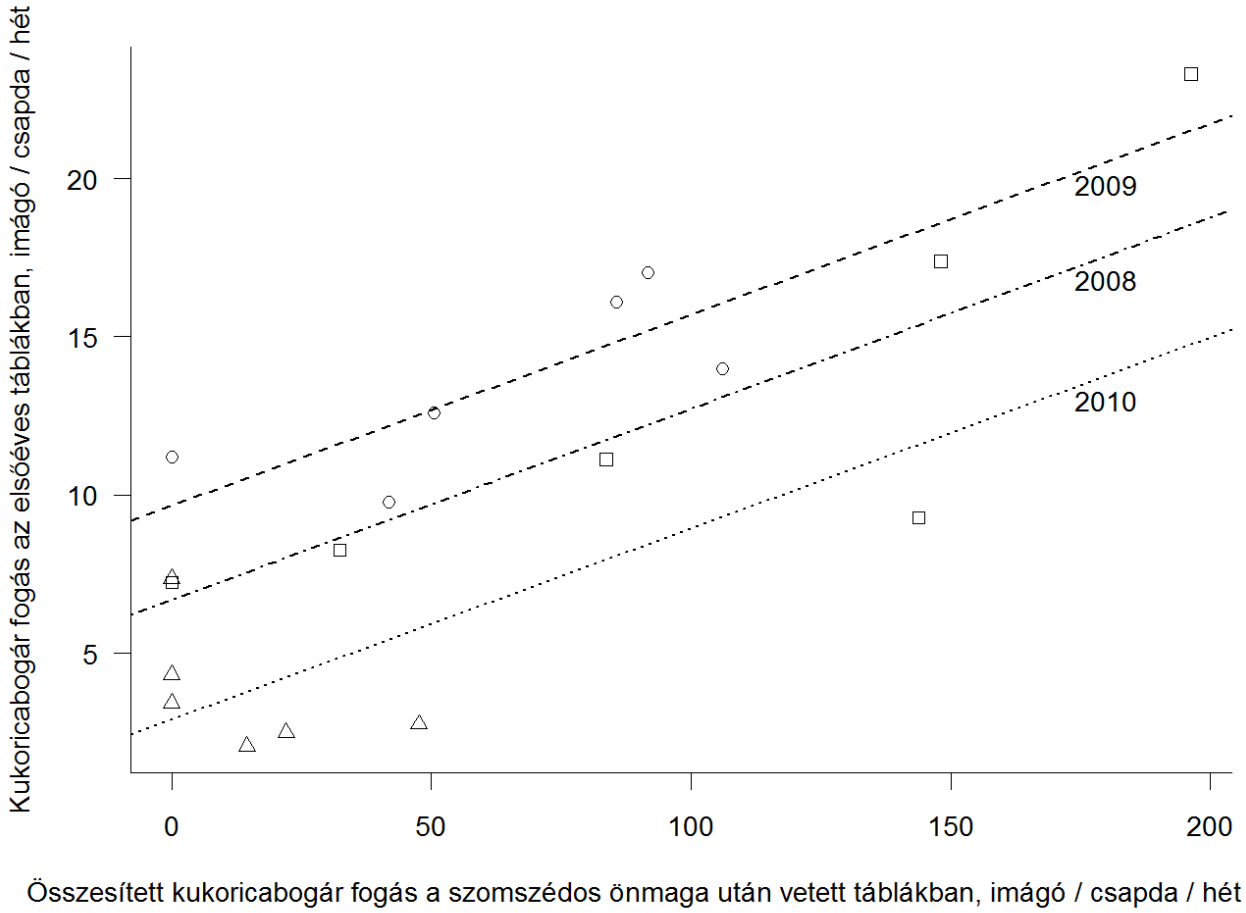
kapott fogásokra (az évre: F=3,81; p=0,052; az interakcióra: F=3,07; p=0,084). Ezen felül az egyik 2008-as elsőéves tábla adata (egy adatpont) nagy hatóerővel rendelkezett. Így az illesztett modellt leegyszerűsítettem egy magyarázó változó lineáris regressziójára: elsőéves kukoricában kihelyezett csapdák táblánkénti kukoricabogár imágó/csapda/hét fogása =4,53+0,17 * a közvetlen szomszédságban lévő önmaga után vetett kukoricatáblák átlagos imágó/csapda/hét fogása; R^2=0,60 (4. ábra).



4. ábra Az elsőéves kukoricatáblák amerikai kukoricabogár fertőzöttsége a szomszédos önmaga után vetett kukoricatáblák fertőzöttségének függvényében az illesztett lineáris regresszió egyenesével (R^2=0,60). A fertőzési szintek az átlagos csapdafogási értékek imágó/csapda/hét szerint a 7 felvételezési héten (július-augusztus). Táblánként 3, 6 vagy 9 Pherocon AM (Trece, USA) sárga ragacslappal felvételeztem, Dalmand, Tolna megye, 2008 (négyzetek), 2009 (körök) és 2010 (háromszögek).

Az elsőéves kukoricatáblák imágófogás/csapda/hét adatát szignifikánsan befolyásolta a közvetlen szomszédos önmaga után vetett kukoricatáblák száma és fertőzöttségi szintje, azaz a szomszédok összegzett imágófogás/csapda/hét adata (F=25,11; p<0,001; 5. ábra). Ha csak ezt a magyarázó változót használtuk, akkor az illesztés R^2 értéke 0,61 volt. Emellett a vizsgálat évének is szignifikáns hatása volt (F=7,77; p=0,007), viszont az év és az önmaga után vetett kukorica

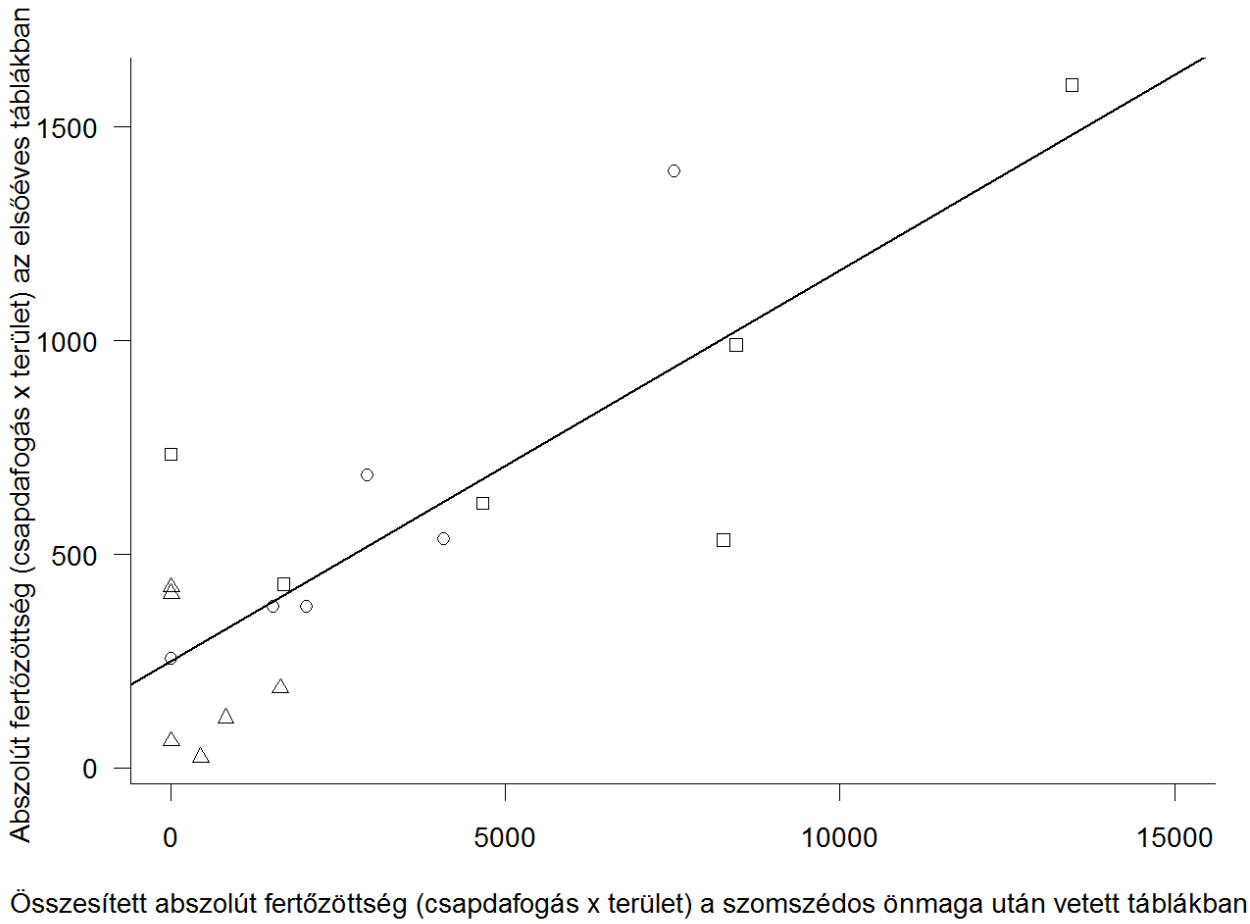
fogásainak interakciója nem volt szignifikáns hatású (F=1,73; p=0,219). A két magyarázó változóval az illesztés R^2 értéke 0,76 volt a következő egyenletekkel: elsőéves kukoricában kihelyezett csapdák táblánkénti kukoricabogár imágó/csapda/hét fogása =0,06 * a közvetlen szomszédságban lévő önmaga után vetett kukoricatáblák összesített imágó/csapda/hét fogása + (6,68; 9,67 és 2,89; rendre 2008-ra, 2009-re és 2010-re). Habár az évnek szignifikáns hatása volt, az elsőéves és önmaga után vetett kukoricatáblák fertőzési szintje közötti kapcsolat – a szignifikáns interakció hiányában – robosztus volt (5. ábra).



5. ábra Az elsőéves kukoricatáblák amerikai kukoricabogár fertőzöttsége a szomszédos önmaga után vetett kukoricatáblák összesített fertőzöttségének függvényében. A fertőzési szintek az átlagos csapdafogási értékek imágó/csapda/hét szerint a 7 felvételezési héten (július-augusztus). Táblánként 3, 6 vagy 9 Pherocon AM (Trece, USA) sárga ragacslappal felvételeztem, Dalmand, Tolna megye, 2008 (négyzetek), 2009 (körök) és 2010 (háromszögek). Az illesztett lineáris modell (magyarázó változók: a fertőzési szint az önmaga után vetett kukoricában és a felvételezés éve; R^2=0,76) egyeneseit is ábrázoltam.

Az előzőekhez hasonló eredményt kaptam az abszolút fertőzöttségi szint vizsgálatakor. Az elsőéves kukoricatáblák fogott imágó/csapda/hét * a tábla területe adatait befolyásolta a szomszédos önmaga után vetett kukoricatáblák összesített fogott imágó/csapda/hét * a tábla területe adata (F=34,83;

p<0,001; 6. ábra). Sem az év, sem az év és az önmaga után vetett kukoricatáblák abszolút fertőzési szintje nem befolyásolta a függő változót (az évre: F=1,01; p=0,393; az interakcióra: F=2,48; p=0,126). Ezen felül egy adatpont 2008-ból nagy hatóerővel rendelkezett, mely különbözött a fentitől. Így az illesztett modellt leegyszerűsítettem egy magyarázó változó lineáris regressziójára: az elsőéves kukoricatáblákban fogott imágó/csapda/hét * a tábla területe = 250.58+ 0.09 * a szomszédos önmaga után vetett kukoricatáblákban az összesített fogott imágó/csapda/hét * a tábla területe; R^2=0,69 (6. ábra).



6. ábra Az elsőéves kukoricatáblákban tapasztalt abszolút fertőzöttségi szint a szomszédos önmaga után vetett kukoricatáblák összesített fertőzési szintjének függvényében, az illesztett lineáris modellel (R^2=0,69). Az abszolút fertőzési szintek a kukoricatáblákban fogott imágó/csapda/hét * a tábla területe voltak. Táblánként 3, 6 vagy 9 Pherocon AM (Trece, USA) sárga ragacslappal felvételeztem, Dalmand, Tolna megye, 2008 (négyzetek), 2009 (körök) és 2010 (háromszögek).

3.4 Megvitatás

Az amerikai kukoricabogár elsőéves kukoricatáblákba való betelepülését vizsgálva szignifikáns lineáris kapcsolatot tapasztaltam – és ezzel együtt magas determinációs együtthatókat (R^2) – a betelepülés és a közvetlenül szomszédos önmaga után vetett kukoricatáblák fertőzési szintjei között, függetlenül attól, hogy relatív vagy abszolút fertőzöttségi szinteket vizsgáltam. Ez a kapcsolat annyira egyértelmű és lineáris volt, hogy nem volt szükség a mért változók semmilyen transzformálására. A vizsgált önmaga után vetett táblák fertőzöttségi szintje több mint 60%-ban magyarázta a közvetlenül szomszédos elsőéves kukoricában elhelyezett csapdák fogásait. Ez azt mutatja, hogy a közvetlenül határos önmaga után vetett kukoricatáblákból érkezik az elsőéves kukoricába a kártevő imágók zöme, és ehhez képest jóval kisebb jelentőségű a távolabbi táblákból érkező imágók hatása. Hasonló következtetésre jutott Beckler et al (2005), pozitív korrelációt tapasztaltak a kártevő fertőzöttségi szintje és az erősen fertőzött táblák vagy parcellák távolsága között (r=0,74; az vizsgált 5 év átlagában).

Logikusnak tűnik, hogy a kukoricabogár a legközelebbi kukoricatáblába települ be, így tudják a betelepülés – azaz a repülés – energiaköltségét csökkenteni az imágók. Ugyanakkor tudjuk, hogy a kártevő szabadföldi körülmények között is tud több száz métert (Levay et al., 2008) vagy több kilométert repülni (Carrasco et al., 2010a). És valószínű, hogy egyes egyedek ennél is nagyobb távolságok megtételére képesek (Coats et al., 1986). Ezzel szemben Beckler et al. (2004) kimutatták, hogy a közeli, nagy elsőéves kukoricatáblák több kukoricabogarat vonzottak, mint a távolabbi, kisebb táblák. A kísérletemben a kukoricatáblák európai viszonylatban meglehetősen nagyok voltak (47 ha volt az átlagos méret), azaz azoknak az egyedeknek, amelyek nem a közvetlenül szomszédos kukoricatáblából érkeztek legalább 250-300 métert kellett repülniük. Más kukoricatermesztő régiókban, ahol jellemzően kisebb táblaméretek találhatók (pl. Olaszország vagy Horvátország), valószínűleg nagyobb lehet a távolabbról – nem a közvetlen szomszédságból – érkező imágók aránya.

Az imágók elleni inszekticides védekezés előfordulása miatt nem tudtam megbízhatóan meghatározni, hogy a kukoricabogár populáció mekkora hányada települ be az önmaga után vetett kukoricatáblákból az elsőévesekbe. Mégis megbecsülve ezt az arányt, a kapott 22-25% (elsőéves kukoricatáblák fertőzöttsége / önmaga után vetett táblák fertőzöttsége) közel van Sivcev et al. (2009) szerbiai tapasztalataihoz, mivel ők négyszer nagyobb populációsűrűséget találtak az olyan kukoricatáblákban, ahol két évig termesztettek egymás után kukoricát, mint a közeli elsőévesekben. Az ilyen dinamikus betelepülés miatt szükséges lehet az elsőéves táblákban védekezni az imágók ellen (Wilson & Eisley, 1993), ahogy a vizsgált Dalmand környéki kukoricatáblák esetén is történt.

Mindhárom évben magasabb volt a fogott nőstények aránya az elsőéves kukoricatáblákban, mint az önmaga után vetettekben. Sárga ragacslapokkal végzett vizsgálatok során az elsőéves kukoricában fogott imágók aránya akár kétszer akkora is lehet, mint az önmaga után vetettben fogottaké (Godfrey & Turpin, 1983). Komáromi et al. (2006) vizsgálataiban a nőstények aránya 50-85% volt. Ezt a vizsgálatot a kukoricabogár felszaporodásának korai szakaszában végezték, azaz az imágók jelentős hányada volt betelepülő, így ez az eredmény összehasonlítható a munkámmal. Hasonló eredménye volt Bereś és Sionek (2010) vizsgálatainak is: a nőstények aránya 59,7-84,1% volt, viszont sárga ragacslap használata helyett növényvizsgálatot végeztek. Az itt idézet munkák és az

eredményeim is azt mutatják, hogy az amerikai kukoricabogár nemcsak táplálkozni repül át más kukoricatáblákba, hanem tojást rakni is, azaz valódi betelepülésről van szó.

Következtetésként kijelenthető, hogy a közvetlenül határos önmaga után vetett kukoricatáblákból érkezik az elsőéves kukoricába a kártevő imágók zöme. Azaz a térség szintű átlagos fertőzöttségi szint kevéssé befolyásolja a betelepülést. Javasolható tehát, hogy a gazdálkodók a kukoricatáblák kockázatbecslésekor, mikor döntenek az esetleges növényvédelmi kezelésekről, rendszeresen monitorozzák a kukoricatábláikat, nem elég, ha csak a nagyobb térbeli léptékben érvényes ajánlásokra, szabályozásra hagyatkoznak.

4. SZIMULÁCIÓS MODELL AZ AMERIKAI KUKORICABOGÁR POPULÁCIÓDINAMIKÁJÁNAK TÉRSÉG SZINTŰ LEÍRÁSÁRA: VETÉSVÁLTÁSI STRATÉGIÁK ELEMZÉSE

4.1 Bevezetés

Az amerikai kukoricabogár a kukorica egyik legjelentősebb kártevője Észak Amerikában, így a szimulációs modellezés kezdeti szakaszában már Mooney és Turpin megalkotott egy modellt, mely a ROWSIM nevet kapta (Mooney & Turpin, 1976), és 1976 őszén publikálták, amikor én születtem. A Fortran alapú GASP IV szimulációs nyelven íródott, a futtatásához még lyukkártyákat használtak. Az amerikai kukoricabogár mellett a másik jelentős *Diabrotica* nemzetségbe tartozó kártevő a *Diabrotica barberi* (illetve, a tanulmányban még *D. longicornis*) populációdinamikáját is modellezték. Táblaszintű előrejelzést akartak adni a két faj kártételére, mert egyes becslések szerint az akkor használt talajinszekticidek jelentős hányada (akár 80%-a is) felesleges volt. Tehát egy önmaga után vetett kukoricatáblát modelleztek a „biztos, ami biztos" inszekticid használat kiváltására, úgy hogy az egyes életszakaszok hőmérsékletfüggését szimulálták. Az imágódiszperziót gyakorlatilag egy plusz mortalitási faktorként vették figyelembe a vizsgált táblán. Hasonló felépítésű Hein és Tollefson modellje is (Hein & Tollefson, 1987), ahol szintén egy önmaga után vetett kukoricatáblán szimulálták az amerikai kukoricabogár (csak ennek az egy fajnak) populációdinamikáját. Ebben a napi időléptékű diszkrét modellben is csak egy extra mortalitási tényező az imágók diszperziója a vizsgált tábla szempontjából. Elliot és Hein modellje (Elliott & Hein, 1991) ugyanezt a célt tűzte ki. Szofisztikáltabb egyenletekkel, bővebb érzékenységvizsgálattal, MS Fortranban kódolva ugyanúgy egy önmaga után vetett kukoricatábla kártevőnépességét írta le.

Később megjelentek a populációgenetikai modellek. Először a vetésváltás tolerancia megjelenésével (Levine et al., 2002) a toleranciát hordozó allélok vizsgálatára koncentrált Onstad et al. 2001-s modellje (Onstad et al., 2001b). Majd a kukoricabogár rezisztens Bt kukorica megjelenésével számos modell a Bt toxinra rezisztens kukoricabogár populáció kialakulását, az allélgyakoriságok változását szimulálta. Szinte az összes modell kötődik Onstad személyéhez (Crowder & Onstad, 2005; Crowder et al., 2005; Onstad et al., 2001a; Onstad & Meinke, 2010; Pan et al., 2011). Ezek között találunk napi és éves léptékű modelleket is. Érdekes pár a Crowder et al. 2005 és Crowder és Onstad 2005-s munkája, amely ugyanarra a problémára egy napi és egy éves léptékű szimulációs modell (Crowder & Onstad, 2005; Crowder et al., 2005), és az eredmények szerint nem okozott jelentős különbség a kétféle időlépték a vizsgált paraméterekben. Onstad és Meinke 2010-es modellje (Onstad & Meinke, 2010) Crowder és Onstad 2005-s modelljének kiterjesztése olyan Bt kukoricára, mely egyszerre két, kukoricabogár ellen hatásos, toxint termel.

Az eddig idézett modellek valójában nem térben explicitek (esetleg kvázi-explicitek), ami egy kukoricatábla esetén jogos egyszerűsítés, de nagyobb léptékben csak nagyon egyszerű tájszerkezet modellezhető így. Lehet, hogy a kukorica-szója merev vetésváltása a teljes modellezett területen elég egyszerű tájat eredményez, illetve amikor csak a Bt – nem Bt kukorica eloszlásának hatását vizsgálják, fölöslegesnek tűnik szofisztikált modellek megalkotása. De Durrett és Levin (1994a)

alapján ilyenkor is érdemes lehet térben explicit modellek használata. Bonyolultabb tájszerkezet esetén pedig mindenképpen ilyen modellszerkezet javasolható.

De megjelentek a térben explicit modellek is, jellemzően nagyon egyszerű tájszerkezettel, mivel mintának az USA kukoricaövezetét vették figyelembe. Storer rácsmodellje (Storer, 2003) is a Bt kukoricára rezisztens populáció esetleges megjelenését vizsgálta egy viszonylag kicsi, 10x10-es, tóruszba zárt rácson. A napi időléptékű modellben az imágók táblák közötti mozgása csak egy bizonyos határon belül volt engedélyezett. Hasonló Pan et al. munkája (Pan et al., 2011), amely két almodellt tartalmaz: egy éves időléptékűt a lárvastádiumokra és egy napi időléptékűt az imágókra. Egy önmaga után vetett kukoricatáblát modelleztek, de az nem volt homogén. A rezisztencia menedzsment (IRM) különböző lehetőségeinek megfelelően osztották fel a táblát kisebb részekre, melyekből alkották a rácsot. Az imágók táblán belüli mozgását nagyon részletesen modellezték. Az allélgyakoriságok mellett a kártevő abundanciája is megjelenik a modellben, de ez is alapvetően a Bt rezisztencia megjelenését szimulálja.

O'rourke és Jones modellje (O'Rourke & Jones, 2011) két fő kukorica kártevő, az amerikai kukoricabogár mellett a kukoricamoly (*Ostrinia nubilalis*), populációdinamikáját vizsgálja az agrártájon a tájszerkezet diverzitásának függvényében, R programnyelven kódolva. Ez a modell is tartalmaz Bt kukoricát (kukoricabogár- és kukoricamoly rezisztens hibrideket), de ez nem populációgenetikai modell. Az agrártáj szimulálására egy 128x128 rácsot használtak, mely nem volt tóruszba zárva. A kártevők logisztikus felszaporodását feltételezték a kukoricatáblákon. A kukoricabogár szempontjából fontos vetésváltás teljesen véletlenszerű volt a rácson, azaz mindig 50%volt az aránya. Így a vetésváltás hatásának vizsgálatára közvetlenül nem alkalmazható.

Sok szimulációs modell foglalkozik a kártevő folyamatos terjedésével. Először a vetésváltás toleráns populáció feltételezett terjedését szimulálták az USA néhány államában (Onstad et al., 1999). Később, az európai megjelenés után, elkezdték modellezni, hogy egyáltalán milyen európai területeken várható a kártevő megjelenése (Edwards et al., 1998), és milyen hamar jelenik meg az egyes kukoricatermesztő területeken. Baufeld és Enzian modellje (Baufeld & Enzian, 2001) a terjedés sebességét vizsgálta éves időléptékkel. A célkitűzése elég speciális volt: a németországi elterjedés vizsgálata. A védekezési módszerek között a vetésváltást is megjelent a modellben, nagyobb vetésváltási arány csökkentette a terjedés sebességét. Hemerik et al. munkájukban (Hemerik et al., 2004) az INSIM modellel becsülték, hogy Európa mely területein várható a kártevő megjelenése a hőmérsékleti adatok alapján. És azt vizsgálták, hogy az akkor aktuálisan már fertőzött területekről mikorra érkezik Hollandiába. Észak Amerikán és Európán kívüli területeken – ahol jelentős kukoricatermesztés van (pl. Kelet-Ázsia, Dél-Amerika, Dél-Afrika) – lehetséges megjelenéséről és terjedéséről, csak olyan modellt találtam, mely világszinten vizsgálta a kártevőt a globális klímaváltozás hatásainak elemzésekor (Aragon et al., 2010; Aragon & Lobo, 2012).

Az európai munkákban a terjedés előrejelzése mellett leginkább az a célkitűzés található meg, hogy a kártevő populációjának felszámolására (eradication), vagy a terjedés megakadályozására (containment measures) alkotott aktuális szabályozásokat (European Commission, 2003) modellezzék. Ezek rendszerint nem a már megtelepedett kukoricabogár populációkat vizsgálják. Baufeld és Enzian munkája (Baufeld & Enzian, 2001) mellett ilyen térben explicit modellek a Carrascohoz köthető munkák (Carrasco et al., 2012; Carrasco et al., 2010a; Carrasco et al., 2010b;

Carrasco et al., 2010c) továbbá Krügener et al. (2011) modellje. Carrasco et al. (2010a) részletesen modellezte a kártevő éves terjedését a különböző szabályozási keretek között: különböző pufferzónák és kötelező védekezési módszerek mellett. Carrasco et al. (2010b) több éven keresztül követte az ausztriai elterjedést, melyben jelentős szerepe volt az emberi hatásnak. Carrasco et al. (2012) a kártevő elterjedését szimulálta az Egyesült Királyságban, Java nyelven. A gazdálkodók döntéseit is modellezte, amit befolyásolt a gazdák saját tapasztalata, valamint a szomszédok döntései és azok sikere. Mivel ez a kártevő jövőbeli elterjedést modellezi, ezért más ismeretek (meliorációs tapasztalatok) elterjedését vette alapul. Közép-Európában, ahol a kártevő már megtelepedett, azaz a gazdálkodóknak már van a kártevőről ismeretük, más is lehet a döntéshozatal folyamata.

A másik kukorica kártevő *Diabrotica* fajra, a *Diabrotica barberi* populációdinamikájának vizsgálatára is születtek modellek (Mitchell & Riedell, 2001; Naranjo & Sawyer, 1989a, b). Naranjo és Sawyer munkái csak egy szezonban vizsgálják a kártevő imágóit, a talajból való előjöveteltől a tojásrakásig napi lépésenként. Mitchell és Riedell több, egymást követő évet is szimulált C++-ban írt modelljükkel, de ez a modell sem térben explicit.

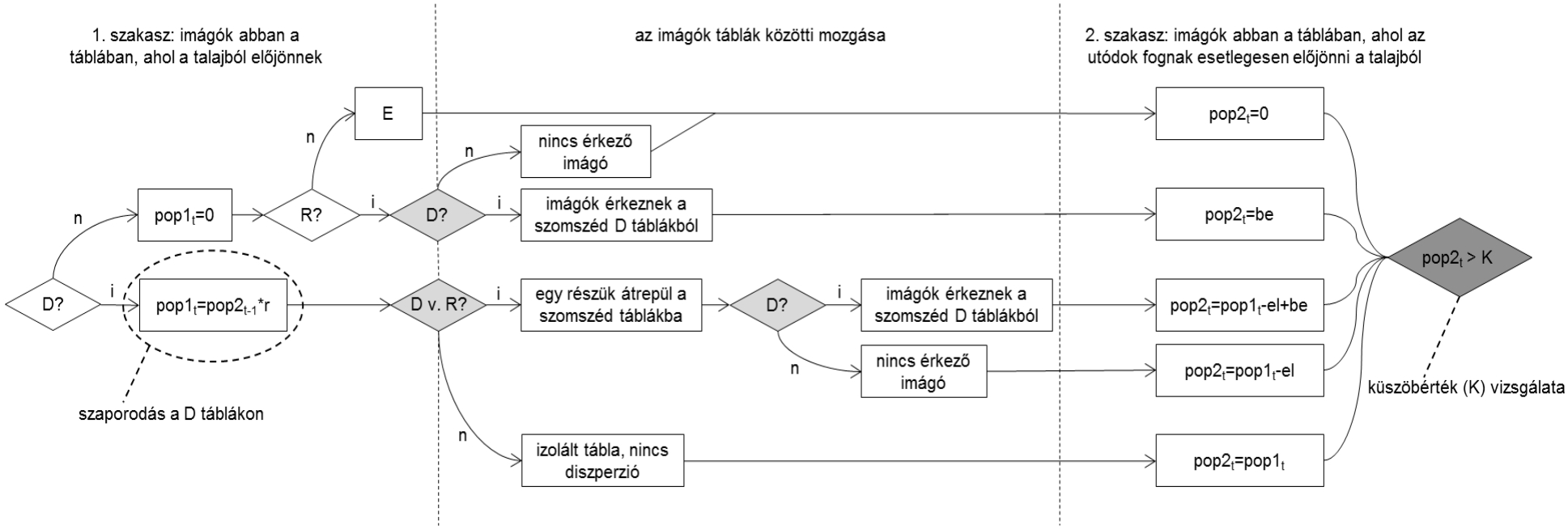
Az utóbbi 36 évben sok szimulációs modellt alkottak az amerikai kukoricabogár okozta problémákra, de egyikük sem alkalmazható a jelenlegi közép-európai helyzetre, mely szerint megtelepedett a kártevőpopuláció, nincs kukoricabogár rezisztens Bt kukorica a vetésszerkezetben és a vetésváltás a legelterjedtebb védekezési forma. Ezért megalkottam egy sejtautomata-szerű modellt, ami térség szinten követi a kukoricabogár populációdinamikáját a kukoricatáblákban, így a különböző vetésváltási stratégiák hatása térség szinten vizsgálható vele.

4.2 A modell szerkezete

A modellezett mezőgazdasági tájat egy négyzetrácsra egyszerűsítettem, ahol az egyforma négyzetek a mezőgazdasági táblák, mint cellák egy sejtautomata szerű kölcsönható részecskerendszerben (interacting particle system, IPS, 8. ábra, (Czárán, 1998a)). Ezek a táblák lehetnek: elsőéves kukoricatáblák (R), önmaga után vetett kukoricatáblák (D) és olyan táblák, ahol nem kukoricát termesztenek (E). Tehát három állapotuk lehet a celláknak. Ezen a rácsszerkezeten vizsgáltam a kukoricabogár populációdinamikáját. Ha egy síkbeli rácsot magunk elé képzelünk, könnyen belátható, hogy a rács szegélyén lévő cellák (táblák) különböznek a rács belsejében lévőktől (pl. más a szomszédsági viszonyuk, bizonyos irányokban tiltott a rovarok mozgása). Tehát ezek a cellák torzíthatják az eredményeket. Ezt kiküszöbölendő a modellben a rács tóruszba volt zárva, azaz nem volt szegélye: ha a kukoricabogarak elhagyták volna a szimulált területet az egyik oldalon (pl. alul), akkor megjelentek az ellentétes oldalon (példánkban felül). Ekkor felmerül, hogy a vizsgált tulajdonságok térbeli periodicitása lép fel, hiszen ugyanaz a rács újra és újra körbejárható (Czárán, 1998b). Erre megoldás lehet az elég nagy rácsméret, a rácson esetlegesen kialakuló mintázatok méretének többszöröse (Czárán Tamás, 2010, szóbeli közlés).

A leírt rács struktúrán a következő szimulációs lépések zajlottak, melyeket később részletesebben kifejtek:

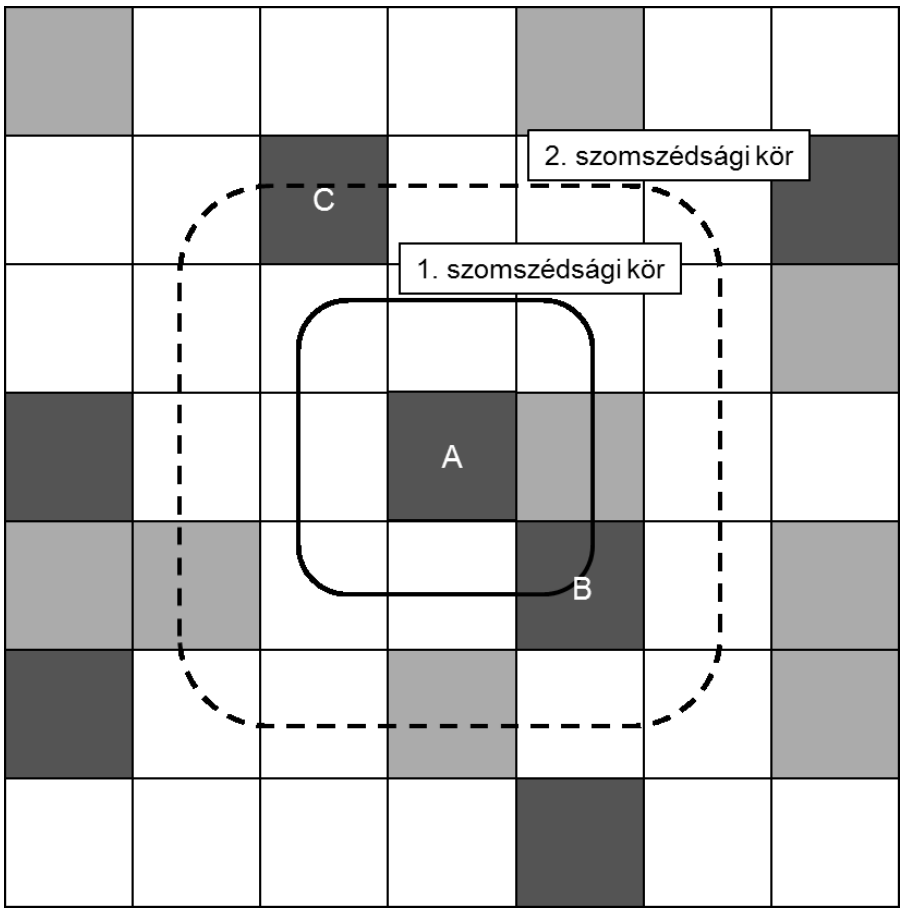
1. A táblák kezdeti állapotának sorsolása, a kukorica és azon belül az önmaga után vetett kukorica arányának megfelelően. Ez a modellezett terület kezdőtérképe.
2. A kezdőévet követő évek térképei: minden táblához ekkor rendeltem a vetési sorrendet, úgy hogy a különböző táblák aránya állandó volt az egymást követő években.
3. A kezdőtérképre, az önmaga után vetett kukoricatáblákba a kezdeti populáció elhelyezése.
4. A kártevő populációdinamikája (7. ábra) a meglévő térképeken. A kukoricabogár egynemzedékes, a modell időléptéke az év, melyet két szakaszra osztottam föl: az első szakaszban az imágók abban a kukoricatáblában tartózkodtak, amelynek talajából előjöttek, majd következik az imágók diszperziója és a második szakaszban megjelennek abban a kukoricatáblában, ahová a nőstények tojásaikat rakják, azaz ahol az utódaik a következő év első szakaszában imágóként megjelennek. A következő három alpont a szimulált évek szerint ismétlődött.
    a. A kukoricabogár imágók egy része elhagyja azt az önmaga után vetett kukoricatáblát, melynek talajából előjött, és átrepül más kukoricatáblákba.
    b. A kukoricatáblákban a kukoricabogár imágók populációsűrűségének összevetése egy küszöbértékkel.
    c. A következő évben, az önmaga után vetett kukoricatáblákban, a kártevő szaporodása. Az egy nőstényre jutó lerakott tojások számát, a különböző életszakaszok mortalitását és az ivararányt együtt tartalmazza az itt használt teljes életciklusra vonatkozó szaporodási ráta. Ahol viszont vetésváltást alkalmaztak, azaz a más kultúrákban, nem jelenik meg a következő generáció. Tehát a populáció ezen része elpusztul a vetésváltás miatt.



7. ábra Az amerikai kukoricabogár populációdinamikáját tartalmazó modellrészlet folyamatábrája, melyet minden évben (t), minden egyes táblára elvégez a modell. A csúcsukon álló rombuszok eldöntendő kérdések, melyekre igen (i) vagy nem (n) válasz esetén különböző irányban folytatódik az algoritmus. A fehér színű döntési kérdések az adott tábla állapotára (elsőéves- (R), önmaga után vetett kukorica (D) vagy nem kukorica (E)), a világosszürke döntések a szomszédságban található táblák állapotára vonatkoznak. A sötétszürke döntés pedig az adott tábla populációsűrűségére vonatkozik. A ’pop1’ az év első szakaszának populációsűrűségét, a ’pop2’ az év második szakaszának populációsűrűségét, az ’r’ a teljes életciklusra vonatkozószaporodási rátát, az ’el’ a táblákat elhagyó, a ’be’ a táblába megérkező imágókat jelöli

Alapfeltevések és definíciók:

I. Az amerikai kukoricabogár egy invazív faj Európában, itt nincs jelentős specialista természetes ellensége. Így a modell csak e faj populációdinamikáját szimulálja a rácson a cellák állapotának függvényében, ami a tápnövény – a kukorica – populációdinamikájaként is értelmezhető. Más fajok populációdinamikáját nem követi a modell.
II. Az alkalmazott rácsszerkezeten mindegyik tábla azonos méretű, a kártevő populációjának jellemzésére a populációsűrűség a darabszámhoz hasonlóan használható. Ha egy táblából *x* imágó átrepül egy másikba, ugyanannyival csökken az első tábla populációsűrűsége, mint amennyivel nő a másiké. Így a kukoricatáblák között repülő imágók populációsűrűségeinek összege állandó egy adott évben, azaz nincs sem imágóforrás sem imágónyelő a repülési szezonban. Ezt a tulajdonságot felhasználhattam a kód ellenőrzésére (debugging) is. Tehát a modellben a kukoricabogár abundanciáját a populációsűrűséggel jellemeztem.
III. A modellben az amerikai kukoricabogarak gyakorlatilag csak imágóként vannak jelen, nem modelleztem külön a kártevő kifejlődését. Az imágók diszperzióját szimuláltam az időben diszkrét szakaszokkal (lásd 7. ábra), valamint a szaporodási ráta is a teljes életciklusra vonatkozik, azaz értelmezhető az imágókortól az imágókorig. Ennek megfelelően a populációsűrűség mértékegysége mindig az imágó/kukorica volt.
IV. Az imágók diszperziója a modellben leegyszerűsödik. Ez a szezonon belüli összesítés az adott egyedekre (az imágópopuláció egy részére), ami a valóságban több tábla meglátogatása is lehet.
V. A szimulált időtartam (a futtatások hossza) minden esetben 10 év volt, mert ennyi ideig állandónak vehetők a modellezett táj szerkezetét meghatározó tényezők (pl. kukorica részaránya a teljes területen, elsőéves kukorica aránya).
VI. Szomszédság a rácsszerkezeten (8. ábra): Egy X cella a rácson az A cella i-edik szomszédságában van, ha az X és A cellák közti Csebisev távolság (Wikipedia, 2012a) pontosan i. Legyenek az A cella koordinátái: (x, y). Az első szomszédsági kör (közvetlen szomszédság, vagy más néven Moore szomszédság) a következő koordinátájú cellákat jelenti: (x-1, y-1), (x, y-1), (x+1, y-1), (x-1, y), (x+1, y), (x-1, y+1), (x, y+1), (x+1, y+1) [8 cella, melyeket folytonos vonal jelöl az 8. ábrán]; A második szomszédsági körbe a következő koordinátájú cellák tartoznak: (x-2, y-2), (x-1, y-2), (x, y-2), (x+1, y-2), (x+2, y-2), (x-2, y-1), (x+2, y-1), (x-2, y) (x+2, y), (x-2, y+1), (x+2, y+1), (x-2, y+2), (x-1, y+2), (x, y+2), (x+1, y+2), (x+2, y+2), [16 cella, melyeket szaggatott vonal jelöl a 8. ábrán]. A többi szomszédsági kör az előbbiekben hasonlóan határozható meg. Egy négyzetrácson a szomszédság máshogy is definiálható: az első szomszédsági körben a közvetlen szomszédoknak csak a következő négy cellát tekintik (Neumann szomszédság): (x, y-1), (x-1, y), (x+1, y), (x, y+1), nem pedig a fent említett 8 cellát (Moore szomszédság). A Neumann szomszédságon alapuló szerkezetben a két cella Manhattan távolságát (Wikipedia, 2012d), míg a Moore szomszédságon alapuló szerkezetben a Csebisev távolságát kell figyelembe venni. Ez elsőre jelentős különbségnek tűnik, de a kétféle szomszédság definíció a szimulációk során általában nem jár jelentős különbséggel (Durrett & Levin, 1994b). A modell programozásakor egyszerűbbnek és a valós diszperzióhoz közelebbinek tűnt a Csebisev távolság használata, ezért azt választottam.



8. ábra A modell rácsszerkezetének egy részlete és a táblák szomszédsági viszonyai. A rács elemei a táblák, amik lehettek: önmaga után vetett kukoricatáblák (sötétszürke négyzetek), elsőéves kukoricatáblák (világosszürke négyzetek) vagy olyan táblák, ahol nem kukoricát termesztenek (fehér négyzetek). Az ’A’ táblához képest a ’B’ tábla az első, míg a ’C’ tábla a második szomszédsági körbe tartozik.

A következőkben részletesebben bemutatom a szimulációs modellt, és jelzem a 4.2.4 fejezetben közölt kód megfelelő sorait is.

4.2.1 A modell paraméterei (output és inputok)

Az összes tábla kukoricabogár populációjának folyamatos figyelése rengeteg adatot eredményez a futtatások során. A jobb áttekinthetőség és a futtatások könnyebb összehasonlíthatósága miatt minden szimulált 10 évet egy számmal jellemeztem: azon kukoricatáblák arányával, amelyekben a kukoricabogár imágók populációsűrűsége magasabb volt, mint egy előre beállított küszöbérték, amely alatt kívántuk tartani a populációsűrűséget a térségben. Tehát a modell kimenete (output): azon kukoricatáblák aránya az összes kukoricatáblához viszonyítva, ahol a küszöbértéket

meghaladta a kukoricabogár populációsűrűség. Ezt a kimenetet vizsgáltam a bemeneti paraméterek (inputok) függvényében, melyeket a következőkben felsorolok és részletesen kifejtek. A futtatások során felhasznált értékeket pedig a 2. táblázatban közlöm.

A modellezett agrártáj jellemzői

Átlagos táblaméret: A rácsszerkezetben mindegyik cella (tábla) pontosan egyforma méretű négyzet, így a méretük a szimulált agrártáj átlagos táblaméretét jelenti.

Kukorica részaránya (*a*): A kukorica vetésterülete a rács teljes területén, ami a modellezett agrártáj. A rácson lévő egyforma méretű táblák miatt ez területre és darabszámra vonatkoztatva is ugyanaz az érték. A modellben az egyszerűbb kódolás miatt a darabszámot használom mérőszámnak.

A vetésváltási stratégia jellemzői

Vetésváltási arány: Az elsőéves kukorica és az összes kukorica aránya. A rácson lévő egyforma négyzetek miatt ez területre és darabszámra vonatkoztatva is ugyanaz. Értéke 1-*b*, ahol *b* az önmaga után vetett kukorica részaránya. A lenti levezetésekben az egyszerűség kedvéért rendszerint *b*-t használom.

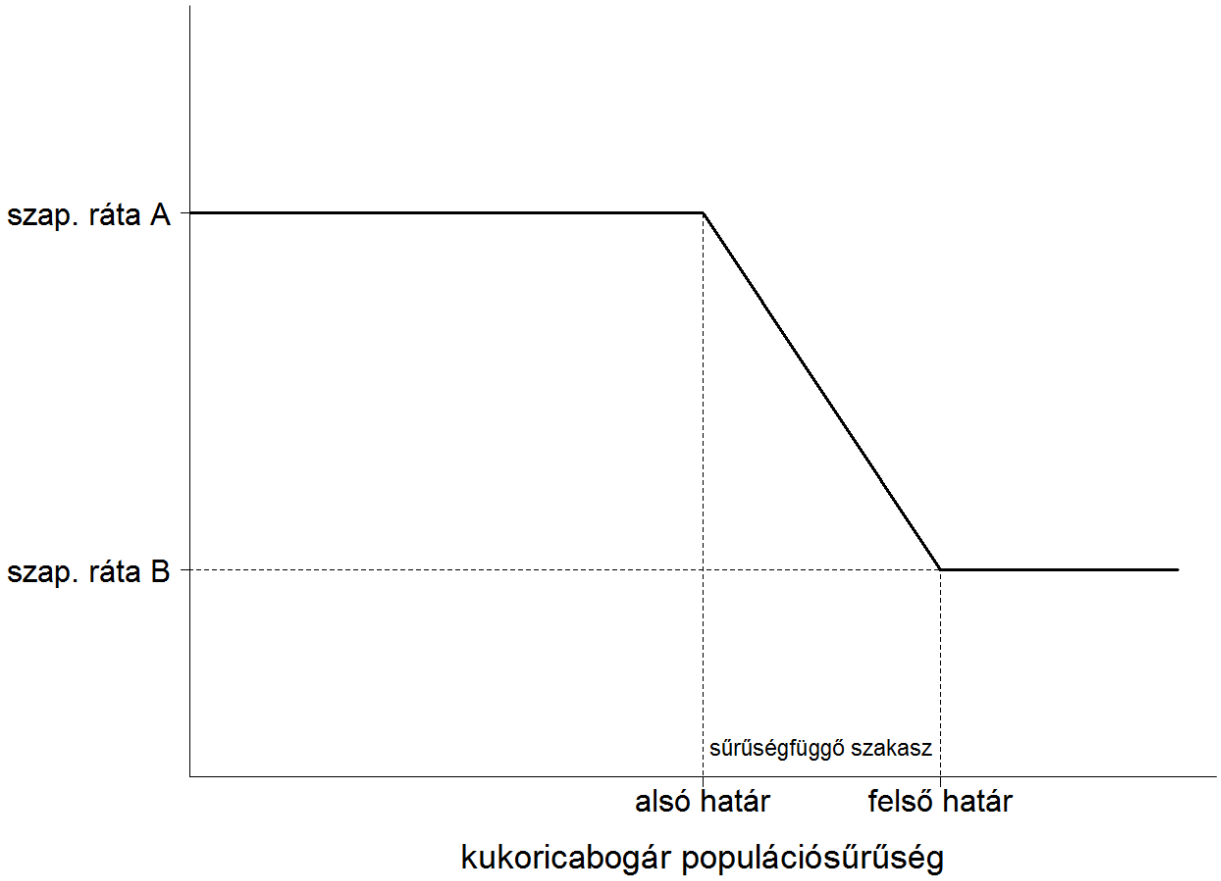
Gazdálkodók vetésváltási preferenciája (*Q*): Ez a faktor azt mutatja meg, hogy mennyire gyakrabban alkalmazzák a vetésváltást az elsőéves, mint az önmaga után vetett kukoricatáblákon. Személyes megfigyeléseim alapján és szakemberekkel konzultálva azt szűrtem le, hogy különböző utakat követnek a gazdálkodók, mikor a vetésváltásról döntenek. Előfordul, hogy egy területen gyakorlatilag az összes táblán két év kukorica után végeztek vetésváltást (pl. Dalmand körzetében, lásd 2.2 fejezet). Azaz szinte sosem az elsőéves táblákon váltják a kukoricát. Míg más területen megfigyelhető, hogy néhány táblán sok évig kukoricát termesztenek és emellett a táblák nagy részén viszont 100%-os a vetésváltás (pl. Csongrád megye egyes részein). Tehát itt sokkal gyakoribb az elsőéves kukoricákon a vetésváltás, mint ahol jellemzően két egymást követő évig termesztik a kukoricát. Mivel a modellezet agrártájban ez egy egységes paraméter, így az egyes gazdálkodók átlagát jellemzi, azaz a fenti viselkedések közötti teljes spektrum előfordulhat annak megfelelően, hogy mekkora területen milyen stratégiát folytatnak a gazdálkodók.

Vetésváltási szabályozás: Az a szabályozás, hogy egy adott táblán maximum 3, 4 vagy 5 évig lehet az egymás utáni években kukoricát termeszteni. Ezeket mint lehetséges növényegészségügyi és integrált növényvédelmi szabályozásokat vettem a modellbe. A legszigorúbbat (a „maximum 3 év” esetet) a most aktuális magyarországi szabályozás alapján, az 50/2008. (IV. 24.) FVM rendelet szerint alkalmaztam. Tehát négy szintje van ennek a paraméternek (szigorodó sorrendben): nincs ilyen szabályozás, maximum 5, 4 vagy 3 évig lehet az egymás utáni években kukoricát termeszteni egy táblán. Ha ez nem is kötelező előírás, csak a támogatások kifizetése kapcsolódik ehhez, akkor is feltételezhető, hogy a gazdálkodók szinte mindegyike betartja. Így a paraméter mindegyik szintje azt jelenti, hogy a teljes rácson az a szabály érvényesül. A modellben a kukoricabogár biológiája miatt a „maximum 1 évig lehet kukoricát termeszteni” esetén (azaz 100%-os vetésváltás) egyáltalán nincs jelen a kártevő, ezért ezt az esetet nem vizsgáltam. A „maximum 2 év” esetben kissé más

szerkezetű a modell (pl. nincs a fent említett gazdálkodók vetésváltási preferenciája). Ekkor a szabályozás eléggé behatárolja az önmaga után vetett kukorica részarányát, hiszen ($b \leq 0{,}5$) és ($b \geq 2-1/a$). E két megkötés miatt a nem tudtam volna egységes módon elvégezni a modell érzékenységvizsgálatát (4.3 fejezet). Átírtam a kódot, hogy megnézhessem ezt a vetésváltási szabályozási lehetőséget is, és próbafuttatásokat végeztem (lásd 9.4 melléklet). Meglehetősen szigorú feltételnek tűnik a „maximum 2 év", rendszeresen kipusztul alkalmazásával a kártevő a modellben, így teljesen kihagytam a közölt modellből ezt a lehetőséget.

A kukoricabogár biológiájának jellemzői

A kukoricabogár szaporodási rátája: A modellben a kukoricabogár szaporodását az önmaga után vetett kukoricatáblákon a teljes életciklusra vonatkozó szaporodási ráta segítségével szimuláltam. Ez a kukoricabogár biológiája miatt az éves szaporodási ráta, amely tartalmazza az ivararányt, az egy nőstényre jutó tojások számát és a különböző életszakaszok mortalitását. A kukoricabogár szaporodási rátája valószínűleg sűrűségfüggő, de ez pontosan még nem ismert (lásd (Szalai et al., 2011b), illetve a 2. fejezet megvitatását). Ezért egyszerűen egy 'Z' alakú sűrűségfüggést vezettem be (9. ábra), melyet 4 paraméter határoz meg: szaporodási ráta alacsony populációsűrűségnél, szaporodási ráta magas populációsűrűségnél, a szaporodási ráta sűrűségfüggésének alsó és felső határa a kártevő populációsűrűségében. Az alacsony-, és magas populációsűrűséget itt abban az értelemben használom, hogy a szaporodási ráta sűrűségfüggése milyen határok között fordul elő. A gyakorlat számára nem ezek a jellemző határok: ott lehet magas az a populációsűrűség, ami még a 'Z' alakzat elejére esik, azaz olyan populációsűrűség, melyre a modellben az „alacsony populációsűrűséghez tartozó szaporodási ráta" vonatkozik. A szaporodási ráta sűrűségfüggő szakaszának határai nem egyeznek meg a diszperzió sűrűségfüggésének határaival (lásd lentebb).

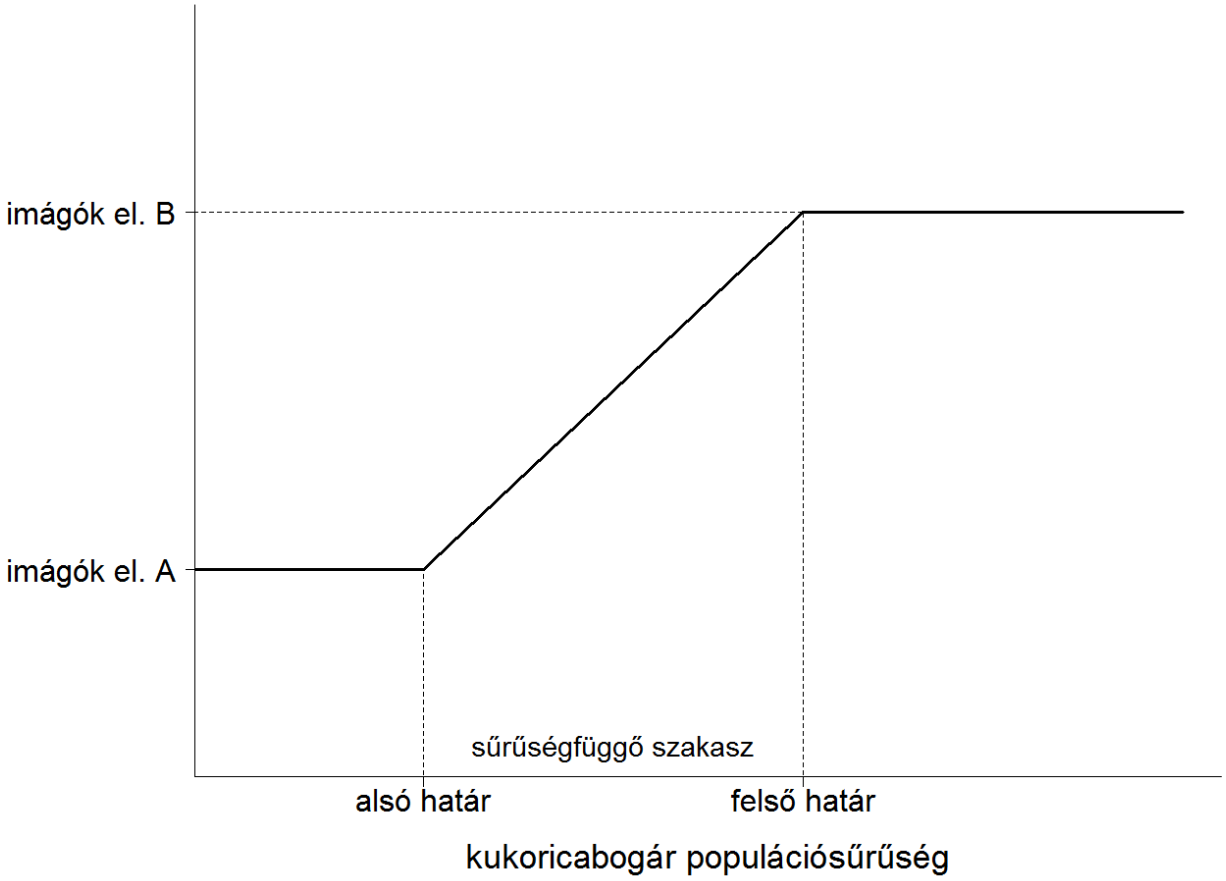


9. ábra A kukoricabogár teljes életciklusra vonatkozó szaporodási rátájának sűrűségfüggése a modellben. Alacsony populációsűrűséghez egy magasabb sűrűségfüggetlen szakasz tartozik (szap. ráta A). Majd nagyobb populációsűrűségnél érvényesül a sűrűségfüggés (a jelzett alsó- és felső határ között), ami nem csökken tetszőlegesen alacsony értékre, hanem beáll egy jellemzően 1-nél magasabb értékre (szap. ráta B).

Minden évben egy évjáratnak megfelelő korrekciós tényezőt sorsol a modell annak megfelelően, hogy az átlagos szaporodási rátához képest abban az évben magas, közepes vagy alacsony szaporodásra lehet számítani. A sorsolás egy adott tartományon belüli egyenletes eloszlású, melynek átlaga 1. A sorsolási tartomány szélessége, azaz az évjárathatás intenzitása is egy bemeneti változó. Emellett az egyes táblák közötti különbség szimulálására még egy normális eloszlású változót sorsol a modell, melynek várható értéke 1, és ez is a szaporodási ráta egy szorzótényezője. A normális eloszlás szórása, azaz az egyes táblák közötti változékonyság is bemeneti változó.

Nem találtam semmilyen forrást arra, hogy a sűrűségfüggés miatt a szaporodási ráta 1 alá süllyed (csökkenő populáció) nagyon nagy populációsűrűség esetén. A megfelelő érzékenységvizsgálat miatt néhány futtatásban mehetett 1 alá (0,8 volt a minimum) ez az érték, de a legtöbb esetben 1 feletti volt. Ugyanakkor a szaporodási rátát az évjárathatással megszorozva és a táblánkénti sorsolás – mint véletlenszerű hibatag – miatt előfordulhat 1 alatti szaporodási ráta a futtatások során.

Azon kukoricabogár imágók aránya, melyek elhagyják azt az önmaga után vetett kukoricatáblát, melynek talajából előjöttek: Ez a tényező sűrűségfüggő (Levay et al., 2008): nagyobb populációsűrűség esetén nagyobb ez az arány. A sűrűségfüggés alakja azonban pontosan nem ismert. Ezért a szaporodási rátához hasonlóan egyszerű sűrűségfüggést vezettem be (10. ábra), melyet 4 paraméter határoz meg: a kukoricatáblákat elhagyó imágók aránya alacsony- és magas populációsűrűség esetén, továbbá a sűrűségfüggés alsó és felső határa a kártevő populációsűrűségében. A valóságban meglévő táblák közötti különbségek miatt a szaporodási rátához hasonlóan ezt a tényezőt is egy 1 várható értékű, normális eloszlású véletlenszámmal szoroztam meg. A normális eloszlás szórása, azaz az egyes táblák közötti változékonyság is bemeneti változó. Az alacsony-, és magas populációsűrűséget itt abban az értelemben használom, hogy az imágók sűrűségfüggő diszperziója milyen határok között fordul elő. Ezek a határok a modellben nem egyeznek meg a szaporodási ráta sűrűségfüggésének határaival, illetve nem egyeznek meg a gyakorlatban használt alacsony- és magas populációsűrűséggel mint fertőzöttségi szinttel.



10. ábra Azon kukoricabogár imágók aránya, melyek elhagyják azt az önmaga után vetett kukoricatáblát, melynek talajából előjöttek. A tényező sűrűségfüggése a jelzett alsó- és felső határ között létezik. Az alsó határnál alacsonyabb populációsűrűségeknél is van egy minimális imágóarány, amely biztosan elrepül (imágók el. A). És a sűrűségfüggő szakasz sem növekedhet tetszőlegesen (imágók el. B).

Az imágók hatósugara: A kukoricabogár imágók egy meghatározott távolságon belül tudnak átrepülni más kukoricatáblákba. Ezt a modellben ahhoz a távolsághoz igazítottam, ahova a populáció jelentős része elrepül, azaz ez nem egy-egy egyed extrém repülési teljesítményén alapszik. Tudjuk, hogy a kártevő szabadföldi körülmények között is tud több száz métert (Levay et al., 2008) vagy több kilométert repülni (Carrasco et al., 2010a). És valószínű, hogy egyes egyedek ennél nagyobb távolságok megtételére is képesek (Coats et al., 1986). Ezzel szemben (Beckler et al., 2004) kimutatták, hogy a közeli, nagy elsőéves kukoricatáblák több kukoricabogarat vonzottak, mint a távolabbi, kisebb táblák. A saját kísérleteimben (Szalai et al., 2011a) és 3. fejezet) is azt tapasztaltam, hogy az elsőéves kukoricába a közvetlenül határos önmaga után vetett kukoricatáblákból érkezik a kukoricabogár imágók zöme, és ehhez képest jóval kisebb jelentőségű a távolabbról érkező imágók hatása. Ennek megfelelően ezt az értéket néhány km nagyságúra állítottam.

A kezdőpopuláció jellemzői: A szimuláció első évében, az önmaga után vetett kukoricatáblákon normális eloszlású a kukoricabogár populáció. Ennek várható értéke és szórása két bemeneti változó. A kezdeti populáció várható értéke mindig a kárküszöb alatt volt. Ahhoz, hogy ez a két faktor független legyen, ami szükséges az érzékenységvizsgálathoz (lásd 4.3 fejezet), a kezdeti populáció várható értéke mint bemeneti változó, a kárküszöb érték arányában meghatározott.

A kárküszöb

Mindegyik futtatási év második szakaszában ezzel a küszöbértékkel hasonlítom össze a kukoricatáblák kártevőnépességét, ami a következő évi kukoricabogár lárvakártételre vonatkozik. Tehát azt a populációsűrűséget jelöli, amikor kockázatos a következő évben kukoricát termeszteni az adott táblán. A modellben egységesek a kukoricatáblák, nem különböztettem meg vetőmag-, csemege-, siló- és szemeskukoricát. ennek megfelelően a modellben minden kukoricatáblára ugyanaz a küszöbérték vonatkozik, ami a valóságban a szemeskukoricában alkalmazható kárküszöb értékhez áll legközelebb (Edwards et al., 1994; Higgins et al., 1995; Willson, 1992)

Rácsméret

A modell érzékenységvizsgálatakor (lásd 4.3 fejezet) a bemeneti paraméterek között kerestem, hogy melyik járul hozzá leginkább a kimenet varianciájához. Másképpen: melyik paramétert változtatva változik leginkább a kimenet. A rácsméret esetén azonban pont az volt a cél, hogy ha azt változtatom, akkor arra ne változzon a kimenet. Ökölszabályként elmondható, hogy minél nagyobb a rács, annál jobb, viszont a futtatások erőforrásigénye is nő a rácsmérettel. Ez utóbbi természetesen nem állt korlátlanul rendelkezésemre, ezért előzetes futtatásokat végeztem a 20x20 - 200x200 rácsméret tartományban, és vizsgáltam a kimenet standard hibáját. A 100x100-as rács környezetében már elég kicsi volt a standard hiba, így ezt a méretet választottam. Egy táblát 2 ha-osnak feltételezve a modellezett terület 200 km^2-nek felel meg, 15 ha-osnak feltételezve 1500 km^2-nek, 100 ha-osnak feltételezve pedig 10000 km^2-nek.

2. táblázat A modell bementi paraméterei, a futtatásokkor használt szélsőértékekkel és a legvalószínűbb értékekkel, utóbbiakat a változók hatásainak elemzésekor használtam (lásd 13.,16. és 17. ábrák), és az értékek forrásai

Bemeneti paraméter	**Minimum**	**Legvalószínűbb érték**	**Maximum**	**Forrás***
kukorica részaránya (*a*)	0,2	0,4	0,6	(KSH, 2012)
vetésváltási arány (1-*b*)	0,05/0,35†	NA‡	0,95	-
gazdálkodók vetésváltási preferenciája (*Q*)	0,5	1	2	-
átlagos táblaméret (ha)	2	15	100	3.2 és 3.4 fejezet
imágók hatósugara (km)	1	2	3	(Carrasco et al., 2010a) és 3. fejezet
kárküszöb (imágó/növény)	0,7	1	2	(Edwards et al., 1994; Higgins et al., 1995; Willson, 1992)
kezdeti populáció a kárküszöb arányában	0,5	0,8	0,95	-
kezdeti populáció szórása	0,1	0,3	0,5	-
szaporodási ráta alacsony populációsűrűségnél	1,1	4	10	2. fejezet
szaporodási ráta magas populációsűrűségnél	0,8	1	1,5	-
szaporodási ráta sűrűségfüggésének alsó határa (imágó/növény)	5	10	15	-
szaporodási ráta sűrűségfüggésének felső határa (imágó/növény)	30	40	50	-
évjárathatás intenzitása	0,1	0,3	05	-
szaporodási ráta táblák közötti változékonysága	0,1	0,3	0,5	-
az önmaga után vetett kukoricatáblákat elhagyó imágók aránya alacsony populációsűrűségnél	0,1	0,2	0,4	(Levay et al., 2008)
az önmaga után vetett kukoricatáblákat elhagyó imágók aránya magas populációsűrűségnél	0,4	0,6	0,8	(Levay et al., 2008)
a táblákat elhagyó imágók arányának sűrűségfüggése, alsó határ (imágó/növény)	0,3	0,6	1,2	-
a táblákat elhagyó imágók arányának sűrűségfüggése, felső határ (imágó/növény)	5	10	20	-
a táblákat elhagyó imágók arányának táblák közötti változékonysága	0,1	0,3	0,5	-
vetésváltási szabályozás¶	NA	nincs szabályozás	NA	50/2008. (IV. 24.) FVM rendelet

*: Itt csak olyan forrásokat adtam meg, melyekből konkrét értékeket tudtam felhasználni. Sok paraméterre van még utalás az irodalomban (pl. a sűrűségfüggés meglétére vagy az évjárathatásra), de konkrét értékeket ezekből nem tudtam meghatározni, így itt nem idéztem őket.

†: Az érzékenységvizsgálatkor ez az érték 0,35 volt (lásd 4.3 fejezet).

‡: A vetésváltási arány semelyik futtatási sorozatban nem volt fixálva, mindent e változó függvényében néztem.

¶: A vetésváltási szabályozás nem numerikus változó. A többi paraméter tesztelésekor a ’nincs szabályozás’ esetet használtam.

4.2.2 A táblákon termesztett növények évenkénti váltása (a cellák állapotfrissítése)

A modellezett agrártáj egy nxn-es négyzetrács, tóruszba zárva. A tórusz topológiának a kukoricabogár imágók populációdinamikájánál van jelentősége, ezért ott mutatom be (4.2.3 fejezet). Az első év celláinak állapota (a kezdőtérkép) a kukorica és azon belül az önmaga után vetett kukorica arányának megfelelően sorsolt. A táblák lehettek: elsőéves kukoricatáblák (R), önmaga után vetett kukoricatáblák (D) és olyan táblák, ahol nem kukoricát termesztenek (E). Amikor van vetésváltási szabályozás, akkor a táblák nemcsak az említett D-R-E szerint vannak kódolva, hanem szükséges az önmaga után vetett kukoricatábláknál tárolni azt is, hogy második, harmadik stb. éve termesztenek azon a táblán kukoricát. Ekkor a táblákat természetes számokkal célszerű kódolni a következőképpen: 0: nem kukorica, a pozitív egész számok pedig azt mutatják, hányadik éve termesztenek kukoricát az adott táblán. Ez lehetőséget adott arra, hogy a két esetet (van, ill. nincs vetésváltási szabályozás) egységesen kódoljam. Amikor nincs vetésváltási szabályozás, akkor a 2 és afölötti számok ekvivalensek. Később a kódban a táblákat a kukoricabogár populációdinamikája szempontjából releváns D-R-E táblák szerint kezelem minden esetben.

A cellák állapotfrissítése: Minden évben minden táblához a modell sorsol egy egyenletes eloszlású 0 és 1 közötti számot és összeveti azzal a valószínűséggel, hogy az adott típusú tábla a következő évben kukorica lesz. Ha a sorsolt érték kisebb, mint a megfelelő valószínűség, akkor az adott tábla a következő évben kukorica lesz (ha a vizsgált tábla E volt, akkor R, egyébként D). Ha pedig a sorsolt érték nagyobb vagy egyenlő, akkor az adott tábla a következő évben E lesz.

Az állapotfrissítéshez szükséges valószínűségeket – és amikor van vetésváltási szabályozás, a különböző korú kukoricatáblák pontos részarányát – az *a, b, Q* paraméterek segítségével határoztam meg a következőképpen (29-67. sor a kódban):

Legyen:
N_D: önmaga után vetett kukoricatáblák száma
N_R: elsőéves kukoricatáblák száma
N_E: táblák száma, melyben nem kukorica van
a: a kukoricatáblák aránya a területen $a = \frac{N_D+N_R}{N_D+N_R+N_E}$
b: az önmaga után vetett kukoricatáblák aránya a kukoricában $b = \frac{N_D}{N_D+N_R}$
p_D: annak a valószínűsége, hogy D után ismét D (kukorica) lesz
p_R: annak a valószínűsége, hogy R után D (ismét kukorica) lesz
p_E: annak a valószínűsége, hogy E után R (kukorica) lesz
Q: a gazdálkodók vetésváltási preferenciája $Q = \frac{p_R}{p_D}$

I. Nincs vetésváltási szabályozás

A lehetséges cellafrissítések („táblaátmenetek”) valószínűségei:

$D \to D: ab \cdot p_D$

$D \to E: ab \cdot (1 - p_D)$

$R \to D: a(1 - b) \cdot p_R$

$R \to E: a(1 - b) \cdot (1 - p_R)$

$E \to R: (1 - a) \cdot p_E$

$E \to E: (1 - a) \cdot (1 - p_E)$

Mivel a különböző táblák aránya az egymást követő években állandó, és elsőéves kukoricatábla csak olyan tábla lehet, melyen az előző évben nem kukoricát termesztettek (R csak E-ből lehet), tehát:

$$(1 - a) \cdot p_E = a(1 - b) \Longrightarrow p_E = \frac{a(1 - b)}{1 - a}$$

Önmaga után vetett kukorica pedig olyan tábla lehet, melyen az előző évben kukoricát (akár elsőéves, akár önmaga után vetett) termesztettek (D pedig csak R-ből és D-ből lehet):

$$ab \cdot p_D + a(1 - b) \cdot p_R = ab \Longrightarrow p_R = \frac{1 - p_D}{\frac{1}{b} - 1}$$

Q-t felhasználva:

$$Q = \frac{p_R}{p_D} \Longrightarrow p_D = \frac{1}{Q\left(\frac{1}{b} - 1\right) + 1}$$

Nem lesz minden *a,b,Q* érték az értelmezési tartomány része. A következő két feltételnek kell teljesülnie (levezetések a 9.2 mellékletben):

$$b \geq 2 - \frac{1}{a}$$

$$b \leq \frac{Q}{2Q - 1}, ha\ Q > 0{,}5$$

Ez azt is jelenti, hogy ez a három bemeneti változó nem teljesen független egymástól.

II. Van vetésváltási szabályozás

Az egyes típusú táblák aránya itt is állandó, így kifejezhető *a,b,Q* és p_R, p_D segítségével:

$N_{i+1} = N_i \cdot p_i$,ahol N_i az olyan táblák száma, ahol i éve kukoricát termesztenek, p_i pedig p_E, p_R és p_D általánosítása, azaz:

$$N_0 = 1 - a, N_1 = a(1-b), N_2 = N_1 \cdot p_R, N_3 = N_2 \cdot p_D, N_4 = N_3 \cdot p_D, N_5 = N_4 \cdot p_D$$

Az I. esethez hasonlóan:

$$p_E = \frac{a(1-b)}{1-a}$$

Egy új változót bevezetve, legyen:

$$A = \frac{b}{Q(1-b)}$$

És fölhasználva, hogy a terepen az össze tábla száma egy *K* konstans:

$$\sum_{i=0}^{n} N_i = K$$

ahol *n* 3,4 vagy 5 lehet a különböző vetésváltási szabályozásoknak megfelelően.

A következő egyenleteket kaptam rendre a három vetésváltási szabályozásra, ahol maximum 3, 4 vagy 5 évig lehet kukoricát termeszteni egy adott táblán:

$$p_D^2 + p_D - A = 0$$

$$p_D^3 + p_D^2 + p_D - A = 0$$

$$p_D^4 + p_D^3 + p_D^2 + p_D - A = 0$$

A fenti egyenleteket a Maxima programmal (v 5.27.0, The Maxima Development Team, 2012; wxMaxima grafikus interfésszel: v12.04.0, Vodopivec, 2012) egzaktul megoldattam, így kaptam a 42., 49-50. és 57-64. sorban, ASCII formában található gyököket. A többi eredményül kapott gyök vagy nem is volt valós, vagy semmilyen *a,b,Q* érték esetén nem esett a [0;1] intervallumba. . Az összes gyök egyenlete képként a 9.3 mellékletben található.

Az I. esethez hasonlóan itt sem lesz mindegyik *a,b,Q* érték az értelmezési tartomány része. Az eredményül kapott p_D,p_R és p_E valószínűségeknek a [0;1] intervallumba kell esniük. Erre a fentihez hasonló képleteket nem határoztam meg, inkább a kódban ellenőriztem a feltételek teljesülését (44., 52., 66. sor).

4.2.3 Az amerikai kukoricabogár populációdinamikája a szimulációs modellben

Kezdeti kártevőpopuláció

Normális eloszlású kártevőpopulációt sorsoltam az első év önmaga után vetett kukoricatábláiba (97-98. sor).

Kukoricabogár imágók mozgása a kukoricatáblák között

A modellben a kártevő imágók csak a kukoricatáblák között mozognak, mert elhanyagoltam a nőstények tojásrakását más növénykultúrákba. Egy adott tábla imágópopulációja egy megadott hatótávolságon belül mozoghat (4.2.1 fejezet). Ez a rácsszerkezetben praktikusan a cellák Csebisev-távolságán (szomszédsági körök) alapszik, amelyet az imágók hatósugara és az átlagos táblaméret (ami a modellben minden tábla mérete) felhasználásával számoltam ki (83. sor)

Az alkalmazott tórusz topológia biztosítja, hogy az imágók mozgása szempontjából nincs a rácsnak széle, azaz a hatósugáron belüli szomszédságvizsgálat és az imágók az nxn-es rácsként kódolt terület határait átléphetik. A legfelső (első) sorban lévő cella 'felső' szomszédja ekkor a legalsó sor egy cellája lesz. A többi irányban is ehhez hasonlóan viselkedik a rács. A rács indexeléséhez ezért segédváltozókat vezettem be (85-93. sor).

Az imágók táblák közötti mozgását a modellben szétválasztottam két – a valóságban nem különválasztható – folyamatra: az imágók elhagyják az önmaga után vetett kukoricatáblát, és az imágók megérkeznek egy kukoricatáblába. Akkor hagyja el a populáció egy része a kukoricatáblát, ha a hatósugáron belül van másik kukoricatábla (akár önmaga után vetett, akár elsőéves). Tehát ha egy tábla kellően izolált, nincs imágódiszperzió (132-143. sor). A kukoricatáblát elhagyó populáció aránya sűrűségfüggő, táblánkénti sztochasztikus meghatározása a 143-150. sorban történik. Az önmaga után vetett kukoricatáblákat elhagyó imágókat elemi mennyiségekre osztottam. Ez határozza meg, hogy mennyi imágó fog az adott, önmaga után vetett kukoricatáblából egy konkrét másik kukoricatáblába repülni. Az imágók mozgását tehát fölbontottam táblapárok közötti mozgások összegére. Az egy szomszédsági körbe tartozó kukoricatáblákra azonos mennyiség jut, a távolsággal viszont az átrepülő imágók mennyisége csökken (149. sor). Az egy adott kukoricatáblába megérkező imágók mennyisége pedig a hatótávolságon belüli elemi mennyiségek összege (154-172. sor).

Kárküszöb feletti populációk a kukoricatáblákban

Az imágódiszperzió után már az év második szakaszába lép a modell, és a kukoricabogár imágósűrűségeket összehasonlítja a küszöbértékkel mindegyik kukoricatáblán (177. sor).

A kukoricabogár szaporodása

A következő év első szakaszára már a következő generáció imágói szükségesek. Ezért azokon a táblákon, ahol újra kukoricát termesztenek, az előző év második szakaszának populációsűrűségét megszorzom a teljes életciklusra vonatkozó szaporodási rátával (115-121. sor). Ez táblánként sorsolt normális eloszlású érték, azaz kukoricatáblánként különböző.

4.2.4 A futtatott kód

Az itt közölt kód R programnyelven íródott (R Development Core Team, 2011), és az amerikai kukoricabogár populációdinamikáját követi több éven keresztül egy nxn-s rácson, ahol a cellák (a rács elemei) a mezőgazdasági táblák. (Bár a kódban ezek az értékek állítható paraméterek, a végzett futtatásokkor a rács mindig 100x100-as volt, és egy futtatás 10 éves időtartamot ölelt fel.)

```
1  terepfv=function(n,a,b,pE,pF,pC,evmax,policy)
2  {
3     kezdeti.sorsolas=c((1-a),a*(1-b),a*(1-b)*pF,a*(1-b)*pF*pC,a*(1-b)*pF*pC*pC,a*(1-b)*pF*pC*pC*pC)
4
5   terepek=list()
6    terepek[[1]]=matrix(sample(0:(policy+2),n^2,replace=T,prob=c(kezdeti.sorsolas[1:(policy+2)],1-
7  sum(kezdeti.sorsolas[1:(policy+2)]))),n,n)
8
9   for (ev in 2:evmax)
10   {terepek[[ev]]=matrix(evmax+2,n,n)}
11
12   for (ev in 2:evmax)
13   {  R=matrix(runif(n^2),n,n)
14    terepek[[ev]][terepek[[ev-1]]>1]=(terepek[[ev-1]][terepek[[ev-1]]>1]+1)*(R[terepek[[ev-1]]>1]<pC)
15    terepek[[ev]][terepek[[ev-1]]==1]=(terepek[[ev-1]][terepek[[ev-1]]==1]+1)*(R[terepek[[ev-1]]==1]<pF)
16    terepek[[ev]][terepek[[ev-1]]==0]=(terepek[[ev-1]][terepek[[ev-1]]==0]+1)*(R[terepek[[ev-1]]==0]<pE)
17
18    if(policy>0)
19    {terepek[[ev]][terepek[[ev]]>policy+2]=0}
20   }
21 return(terepek)
22 }
23
24
25 Dvv=function(n,a,b,Q,evmax,fieldsize,tl,pop0arany,sd_kezdet,grA,grB,grAdens,grBdens,gr_sd,
26 adultrange,El_min_dens,El_max_dens,El_min,El_max,El_sd,evjarat_szel,policy)
27 {
28
29 A=a*b/(Q*a*(1-b))
30 run=0
31 pE=(a*(1-b))/(1-a)
32
33 if (policy==0)      # nincs szabályozás
```

```
34 {
35 pC=1/(Q*(1/b-1)+1)
36 pF=Q*pC
37   if(pC>=0&pC<=1&pF>=0&pF<=1&pE>=0&pE<=1)  {run=1}
38 }
39
40 if (policy==1)      # MAX 3 év
41 {
42 pC=(sqrt(4*A+1)-1)/2
43 pF=Q*pC
44   if(pC>=0&pC<=1&pF>=0&pF<=1&pE>=0&pE<=1)  {run=1}
45 }
46
47 if (policy==2)      # MAX 4 év
48 {
49 pC=(sqrt(27*A^2+14*A+3)/(2*3^(3/2))+(27*A+7)/54)^(1/3)-
50 2/(9*(sqrt(27*A^2+14*A+3)/(2*3^(3/2))+(27*A+7)/54)^(1/3))-1/3
51 pF=Q*pC
52   if(pC>=0&pC<=1&pF>=0&pF<=1&pE>=0&pE<=1)  {run=1}
53 }
54
55 if (policy==3)      # MAX 5 év
56 {
57 pC=(sqrt(15/(2*sqrt((36*(sqrt(256*A^3+203*A^2+88*A+16)/(2*3^(3/2))+(45*A+20)/54)^(2/3)-
58 15*(sqrt(256*A^3+203*A^2+88*A+16)/(2*3^(3/2))+(45*A+20)/54)^(1/3)-48*A-
59 8)/(sqrt(256*A^3+203*A^2+88*A+16)/(2*3^(3/2))+(45*A+20)/54)^(1/3)))-
60 (sqrt(256*A^3+203*A^2+88*A+16)/(2*3^(3/2))+(45*A+20)/54)^(1/3)+(12*A+2)/(9*(sqrt(256*A^3+203*A^2+88*A
61 +16)/(2*3^(3/2))+(45*A+20)/54)^(1/3))-5/6))/(2)-
62 sqrt((36*(sqrt(256*A^3+203*A^2+88*A+16)/(2*3^(3/2))+(45*A+20)/54)^(2/3)-
63 15*(sqrt(256*A^3+203*A^2+88*A+16)/(2*3^(3/2))+(45*A+20)/54)^(1/3)-48*A-
64 8)/(sqrt(256*A^3+203*A^2+88*A+16)/(2*3^(3/2))+(45*A+20)/54)^(1/3))/12-1/4
65 pF=Q*pC
66   if(pC>=0&pC<=1&pF>=0&pF<=1&pE>=0&pE<=1)  {run=1}
67 }
68
69 if (run==0)
70   {risk=riskD=riskR=rep(NA,evmax)}
71 else
72 {
73
74 El_slope=(El_max-El_min)/(El_max_dens-El_min_dens)
75 gr_slope=(grB-grA)/(grBdens-grAdens)
76
77 risk=numeric(evmax)
78 riskR=riskD=numeric(evmax)
79
80
81   terep=terepfv(n,a,b,pE,pF,pC,evmax,policy)
82
83  maxszomsz=max(1,round(adultrange/sqrt(fieldsize*10000)))
84
85  fel=matrix(0,maxszomsz,n)
86  le=bal=jobb=fel
87      for (k in 1:maxszomsz)
88      {
```

```
      fel[k,]=c((n-k+1):n,1:(n-k))
      le[k,]=c((k+1):n,1:k)
    }

bal=fel;jobb=le



pop0=tl*pop0arany
pop=(terep[[1]]>1)*rnorm(n*n,pop0,sd_kezdet*pop0)
pop=pop*(pop>0)



for (ev in 1:evmax)
{

    kuk=(terep[[ev]]>0)
    monkuk=(terep[[ev]]>1)
    El=El_adag=Be=matrix(0,n,n)
    riskcount=0
    riskcountR=riskcountD=0
    evjarat=runif(1,1-evjarat_szel,1+evjarat_szel)

          if(ev>1)
          {
          pop=monkuk*pop
           if(sum(pop)>0)
           {
             popH=as.vector(pop[pop!=0],mode='numeric')
             popH=popH*pmin(grA,pmax(grB,gr_slope*(popH-grAdens)+grA))*evjarat*rnorm(length(popH),1,gr_sd)
             popH=popH*(popH>0)
             pop[pop!=0]=popH
           }
          }

    for (j in 1:n)
    {
        for (i in 1:n)
        {

         if (monkuk[i,j]==T)
         {
         szomsz=numeric(maxszomsz)
           szomsz[1]=sum(kuk[c(fel[1,i],i,le[1,i]),c(bal[1,j],j,jobb[1,j])])-1
          if (maxszomsz>1)
          {
          for (sz in 2:maxszomsz)
          {
            szomsz[sz]=sum(kuk[c(fel[sz:1,i],i,le[1:sz,i]),
                    c(bal[sz:1,j],j,jobb[1:sz,j])])-sum(szomsz[1:(sz-1)])-1
          }
          }

            if (sum(szomsz)>0)
```

```
144             {
145               El[i,j]=min(El_max,max(El_min,El_slope*(pop[i,j]-El_min_dens)+El_min))*pop[i,j]
146               El[i,j]=El[i,j]*rnorm(1,1,El_sd)
147               El[i,j]=min(max(El[i,j],0),pop[i,j])
148
149             El_adag[i,j]=El[i,j]/sum(szomsz*(maxszomsz:1))
150             }
151           }
152         }
153     }
154     for (j in 1:n)
155     {
156         for (i in 1:n)
157         {
158          if (kuk[i,j]==T)
159          {
160
161          BE=numeric(maxszomsz)
162          BE[1]=sum(El_adag[c(fel[1,i],i,le[1,i]),c(jobb[1,j],j,bal[1,j])])-El_adag[i,j]
163           if (maxszomsz>1)
164           {
165           for (sz in 2:maxszomsz)
166           {
167             BE[sz]=sum(El_adag[c(fel[sz:1,i],i,le[1:sz,i]),
168                     c(bal[sz:1,j],j,jobb[1:sz,j])])-sum(BE[1:(sz-1)])-El_adag[i,j]
169           }
170           }
171
172          Be[i,j]=sum(BE*(maxszomsz:1))
173          }
174         }
175     }
176    pop=pop+Be-El
177    riskcount=sum(pop>tl)
178    riskcountD=sum((pop>tl)*monkuk)
179    riskcountR=riskcount-riskcountD
180    if ((sum(kuk)-sum(monkuk))>0)
181    {riskR[ev]=riskcountR/(sum(kuk)-sum(monkuk))}
182    if (sum(monkuk)>0)
183    {riskD[ev]=riskcountD/sum(monkuk)}
184    if (sum(kuk)>0)
185    {risk[ev]=riskcount/sum(kuk)}
186
187  }
188 }
189
190 return(list(mean(risk[2:evmax]),mean(riskR[2:evmax]),mean(riskD[2:evmax])))
191 }
192
```

4.3 A modell érzékenységvizsgálata

A legtöbb komplex és szofisztikált szimulációs modell olyan sok szabadsági fokkal rendelkezik, hogy bemeneti paraméterek megfelelő állítgatásával szinte minden kívánatos kimenet, illetve a kimenetek mintázata, előállítható (Hornberger & Spear, 1981). Ez az egyik első motiváció arra, hogy érzékenységvizsgálatot végezzünk. Emellett a modellezők a következő okok miatt végeznek érzékenységvizsgálatot (Saltelli et al., 2008a), hogy:

a. földerítsék az esetleges programozási hibákat (debugging);
b. meghatározzák, melyik paraméterek befolyásolják leginkább a modell kimenetet, így egyszerűsíteni is lehet a modellt a kevésbé jelentős részek elhagyásával;
c. megtalálják a bemeneti paraméterek terének azt a részét, ahol a kimenet varianciája nagyon nagy, azaz ahol „bizonytalan” a modell;
d. megtalálják a modell kalibrálásához az optimális feltételeket;
e. meghatározzák, mely bemeneti paraméterek interakciója jelentős hatású a kimenetre.

Egy komplex modell programozásakor még a nagy futtatási sorozatok előtt rendszerint futtatásokat végeznek. Ehhez általában valamilyen „legvalószínűbb esetet” keresnek, azaz a bemeneti paraméterek terében csak egy kitüntetett ponton futtatnak. Ilyenkor a modell fejlesztői örülnek, hogy egyáltalán lefutnak a parancssorok hibaüzenet nélkül. Ezután vizsgálják a modell viselkedését a kitüntetett pont körül. Ez az út gyakorlatilag a lokális érzékenységvizsgálat, melyet sokszor a kiment parciális deriváltjai segítségével végeznek (Saltelli et al., 2008a). Ha ebből következtetéseket szeretnénk levonni, szükséges feltételeznünk, hogy a modell lineáris és additív. De általában nem az. Így felmerül az az igény, hogy bemeneti paraméterek teljes terét vizsgáljuk, azaz globális érzékenységvizsgálatot végezzünk. Ez sokszor olyan módszert jelent, mely szerint a kitüntetett ponthoz képest egyszerre mindig csak egy bemeneti paraméter értékét változtatják, a többi marad (lásd Cariboni et al. (2007) gyűjtését). A nemzetközi irodalomban ezeket one-at-a-time (OAT) módszereknek hívják. Ilyenkor kimaradnak azok az esetek, amikor egynél több paraméter extrém értéket vesz föl. Két paraméter esetén mondhatjuk azt, hogy a két paraméter (amit standardizálunk) síkján mindig az egységnyi átmérőjű körön belül maradunk, míg a teljes feltérképezendő rész az egységnyi oldalhosszúságú négyzet lett volna. A föltérképezett terület a teljes terület 79%-a. Három paraméter esetén a föltérképezett térfogat (gömb) és a teljes térfogat (kocka) aránya: 0,52. Már 10 paraméter esetén is ez az arány 0,0025; 20 paraméter esetén pedig $2{,}46 \cdot 10^{-8}$.

A legegyszerűbb globális érzékenységvizsgálat az lenne, ha szisztematikusan, a kívánatos felbontással a bemeneti paraméterek teljes terét megvizsgálnánk (’brute force’ (Saltelli et al., 2004)). A fent közölt modell esetében, a 20 bemeneti változó mellett, mindegyik változó esetén 5 szintű felbontást feltételezve ez $5^{20} = 9{,}54 \cdot 10^{13}$ futtatást jelent. Ez pár millió évbe telt volna, azaz nekem nem volt erőforrásom erre a módszerre.

A modell érzékenységvizsgálatához (Saltelli et al., 2008b) módszerét választottam, ami a kimenet varianciáját bontja föl a bemeneti változók között. A teljes bemeneti változók terét viszonylag alacsony diszkrepanciájú kvázi-véletlen számokkal fedi le: Szobol-szekvenciát használ (Wikipedia, 2012b). Ennek megfelelően nem maradnak ki nagy földerítetlen részek a bemeneti változók terében.

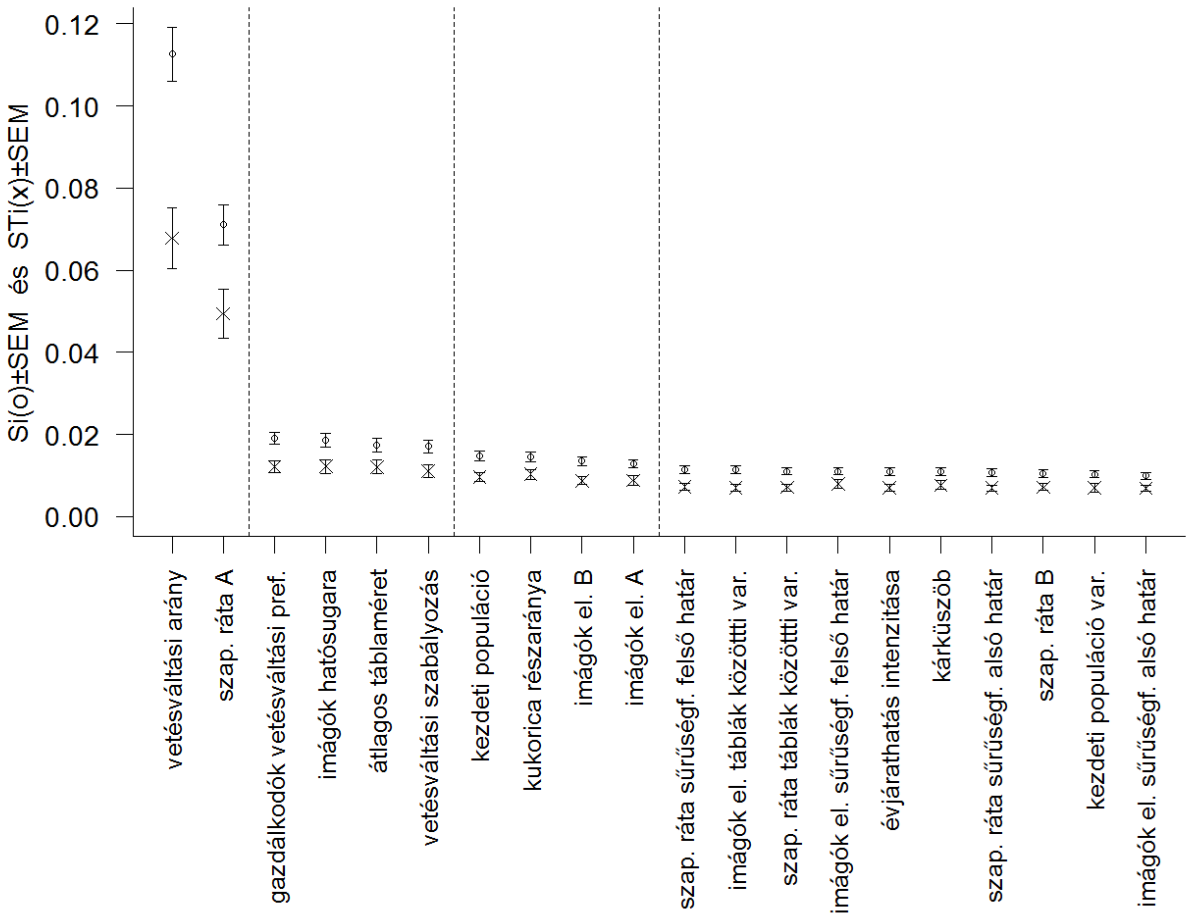
A választott módszernek feltétele, hogy a bemeneti változók egymástól függetlenek legyenek, a kimenet varianciájának ANOVA szerű felbontása miatt. Ez minden más módszer esetén is követelmény, kivéve a korábban említett ’brute force’ módszert (Saltelli et al., 2008b). A kukorica részaránya, a vetésváltási arány, a gazdálkodók preferenciája és az alkalmazott vetésváltási szabályozás nem teljesen függetlenek (lásd 4.2.1 és 4.2.2 fejezet). Hogy egységesen vizsgálhassam a vetésváltási szabályozás 4 szintjét, azaz ez a paraméter is az érzékenységvizsgálat része lehessen, a vetésváltási arányt szűkebb keretek között vizsgáltam: 35% és 95% között volt az érzékenységvizsgálatban. Ekkor sincs volt teljes függetlenség, de olyan kis tartományban függnek egymástól (e négy bemeneti változó által meghatározott tér 3%-ában), hogy bátran használtam a módszert.

A választott módszer lehetővé teszi, hogy a bemeneti paramétereket önmagukban és egymással interakcióban is megvizsgálhassuk. Ehhez két érzékenységvizsgálati indexet kell meghatározni mindegyik bemeneti változóra a modell kimenet varianciájának felbontásakor: egy S_i indexet, ami az i-edik paramétert önmagában jellemzi, azaz azt mutatja meg, mennyire változik a kimenet, ha az adott paramétert önállóan változtatjuk, és egy S_{Ti} indexet, ami a paraméter interakcióinak hatását jellemzi (Saltelli et al., 2008b).

Az érzékenységvizsgálat kódját az optimalizált algoritmus (Saltelli et al., 2010) alapján írtam (9.5 melléklet), a Szobol-szekvenciát a randtoolbox csomaggal (Dutang & Savicky, 2012) számoltattam, a hossza 1024 volt, 42 dimenzióban [bementi paraméterek száma * 2 + 2].

4.3.1 Az érzékenységvizsgálat eredménye

A két érzékenységvizsgálati indexet figyelembe véve nagyon hasonló eredményt kaptam (11. ábra). A 2. táblázatban közölt tartományban, a 20 bemeneti paraméter közül csak kettő befolyásolta jelentősen a kárküszöb feletti populációsűrűségű kukoricatáblák arányát (11. ábra). Ezek a vetésváltási arány és a kártevő szaporodási rátája alacsony populációsűrűségnél. A következő bemeneti paramétereknek volt kis hatása a modell kimenetre: a gazdálkodók vetésváltási preferenciája, a kukoricabogár imágók hatósugara, az átlagos táblaméret és a vetésváltási szabályozás. A következő bemeneti paramétereknek elenyésző hatása volt a modell kimenetre: kezdeti kukoricabogár imágósűrűség (a kárküszöb arányában volt meghatározva), a kukorica részaránya a modellezett agrártájban, azon imágók aránya, amelyek elhagyják azt az önmaga után vetett kukoricatáblát, melynek talajából előjöttek (mind az alacsony, mind a magas populációsűrűséghez tartozó imágó arány).



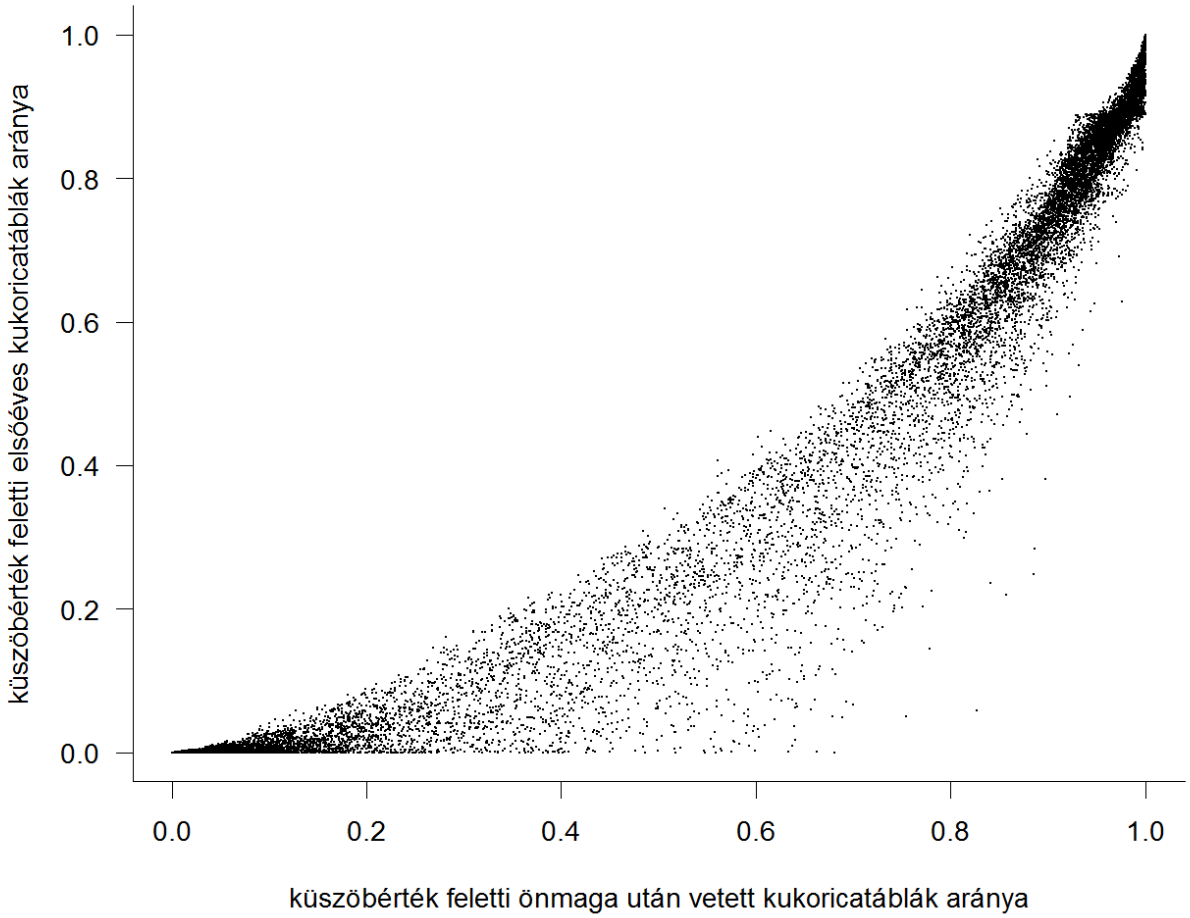
11. ábra A küszöbérték feletti populációsűrűsséggel rendelkező kukoricatáblákat vizsgáló populációdinamikai modell érzékenységvizsgálata, a két érzékenységvizsgálati indexszel: S_i megmutatja, mennyire változik a kimenet, ha az i-edik bemeneti paramétert önállóan változtatunk; S_{Ti} pedig az i-edik paraméter interakcióinak hatását jellemzi. szap. ráta: szaporodási ráta; imágók el.: azon imágók aránya melyek elhagyják azt a kukoricatáblát, melynek talajából előjöttek; sűrűségf.: sűrűségfüggés, var.: változékonyság. A és B feloldásáért lásd a 4.2.1 fejezetet.

Az érzékenységvizsgálat alapján a bemeneti paraméterek több mint felének szinte semmilyen hatása sem volt a kárküszöb feletti populációsűrűségű kukoricatáblák arányára (11. ábra). Ezek rendre a következők voltak: a szaporodási ráta sűrűségfüggésének felső határa, a kukoricatáblákat elhagyó imágók arányának táblák közötti különbségét szimuláló sorsolás szórása, a kukoricatáblákat elhagyó imágók sűrűségfüggésének felső határa, a szaporodási ráta évjárathatásának intenzitása, a kárküszöb, a szaporodási ráta sűrűségfüggésének alsó határa, a szaporodási ráta a magas populációsűrűségű táblákban, a kezdőpopuláció szórása és a kukoricatáblákat elhagyó imágók sűrűségfüggésének alsó határa.

4.4 Futtatási eredmények

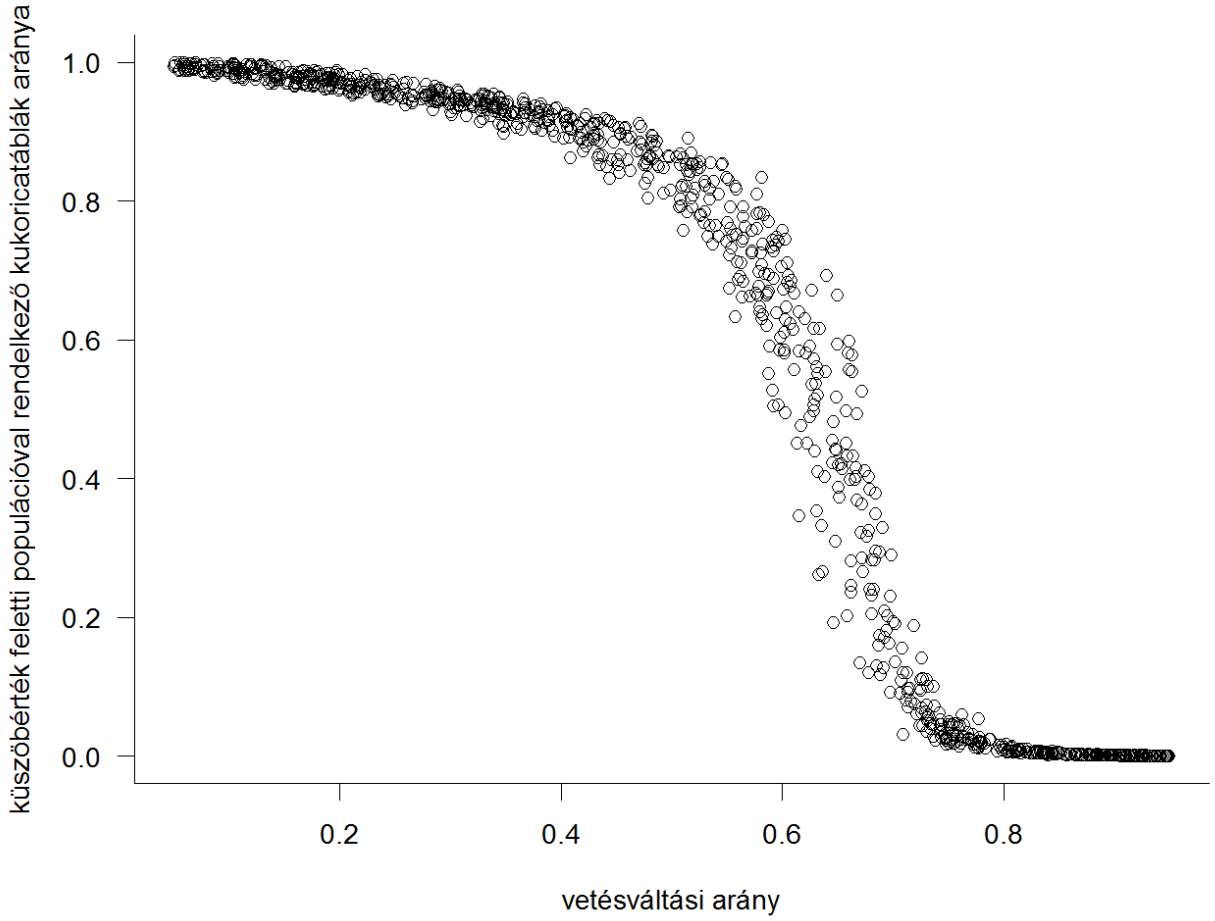
Hogy meghatározzam azon kukoricatáblák arányát, ahol a kukoricabogár populációsűrűsége kárküszöb feletti, a szimulációs modellt 70000 alkalommal futtattam a 20 bemeneti paraméter különböző értékeinél. Ez nagyjából 155 óra processzoridőt jelentett egy 2,5GHz-es CPU számára.

Nagyon hasonló mintázatot tapasztaltam, mikor kimenetként a küszöbérték feletti elsőéves-, önmaga után vetett- és az összes kukoricatáblát vizsgáltam: Kendall féle rangkorrelációs együttható a kétféle kimenet korrelációjára: tau= 0,88 (12. ábra), így ebben a fejezetben csak a korábban is említett kimenetet, a küszöbérték feletti kukoricatáblák arányát mutatom be.



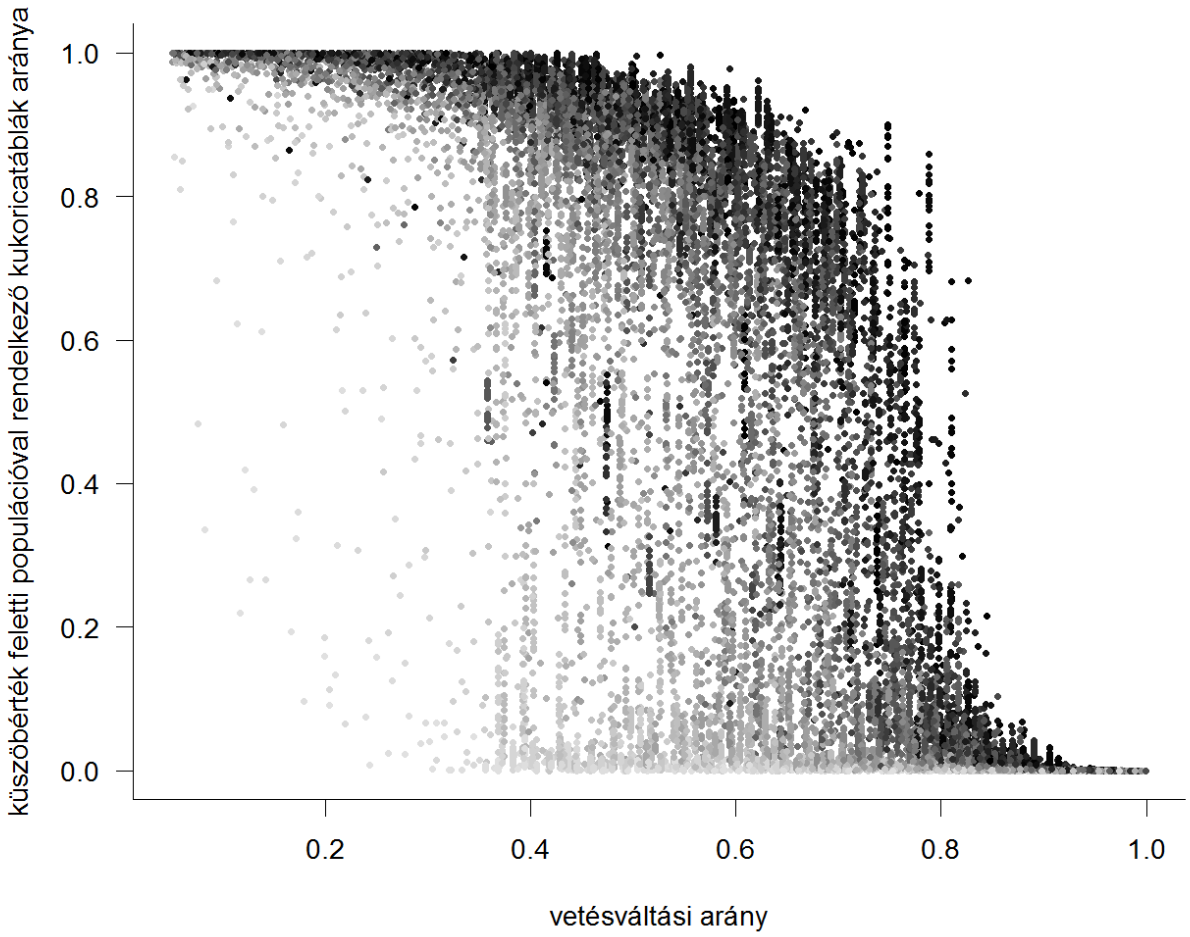
12. ábra Korreláció a küszöbérték feletti kukoricabogár-populációval rendelkező önmaga után vetett és elsőéves kukoricatáblák között, az összes futtatás esetén. Kendall féle rangkorrelációs együttható: tau= 0,88

A modell kimenete – a kárküszöb feletti populációsűrűséggel rendelkező kukoricatáblák aránya – 0% és 100% között változott a bemeneti paraméterek függvényében. Általánosságban elmondható, hogy a vetésváltási arány növelésével logisztikusan csökkent a kárküszöb feletti kukoricatáblák aránya (13-17. ábrák). Emellett az általános mintázat mellett a többi bemeneti paraméter is hatással volt a modell kimenetére (részletek alább következnek). Amikor a vetésváltási arány 0% és 40% között volt és a többi bemeneti paraméter a legvalószínűbb értéket vette föl (2. táblázat), szinte mindegyik kukoricatáblában a kárküszöb felett volt a kártevő populációsűrűsége (13. ábra). Amikor viszont a vetésváltási arány 80% fölött volt, gyakorlatilag nem volt kárküszöb feletti populációsűrűség. A 40% és 80% közötti tartományban a modell kimenete meredeken csökkent, ahogy nőtt a vetésváltási arány, és nagyon változékony volt.



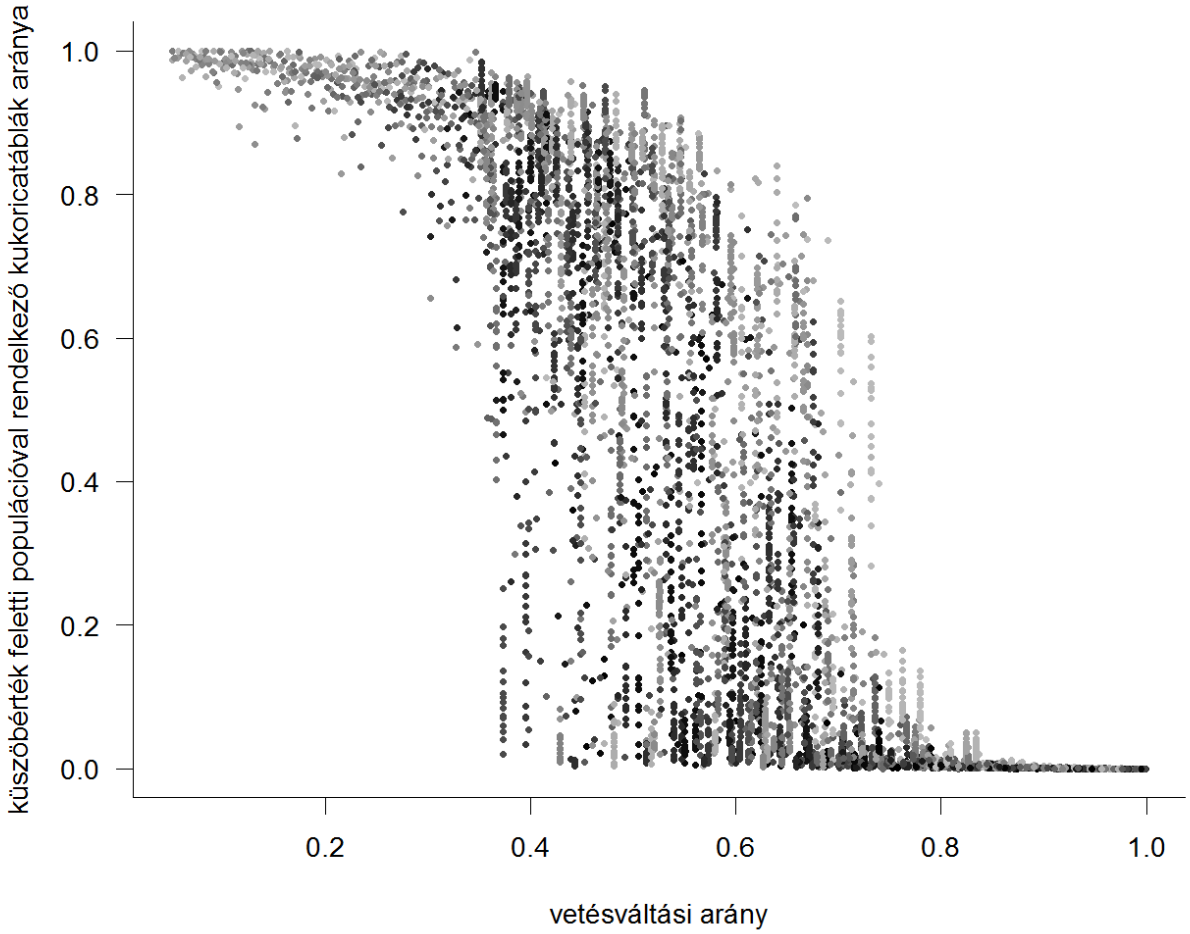
13. ábra A vetésváltási arány hatása az olyan kukoricatáblák részarányára, ahol az amerikai kukoricabogár populációsűrűsége meghalad egy kárküszöb értéket. A többi bementi paraméter a legvalószínűbb értéket vette föl (2. táblázat).

A kukoricabogár szaporodási rátája jelentősen el tudta tolni ezt a mintázatot (14. ábra): ha az alacsony populációsűrűséghez tartozó szaporodási ráta értéke magasabb volt, akkor nőtt a kárküszöb feletti populációsűrűséggel rendelkező kukoricatáblák részaránya. Extrém alacsony értékeknél (2 alatt) alacsony vetésváltási aránynál is alig van kárküszöb feletti kukoricatábla (14. ábra). E két jelentős változó mellett más változóknak is van valamekkora hatása a kimenetre: lásd pl. a sötétebb pontokat a 0,3-0,5 vetésváltási arány tartományában, ahol a jóval világosabb pontok dominálnak (14. ábra).



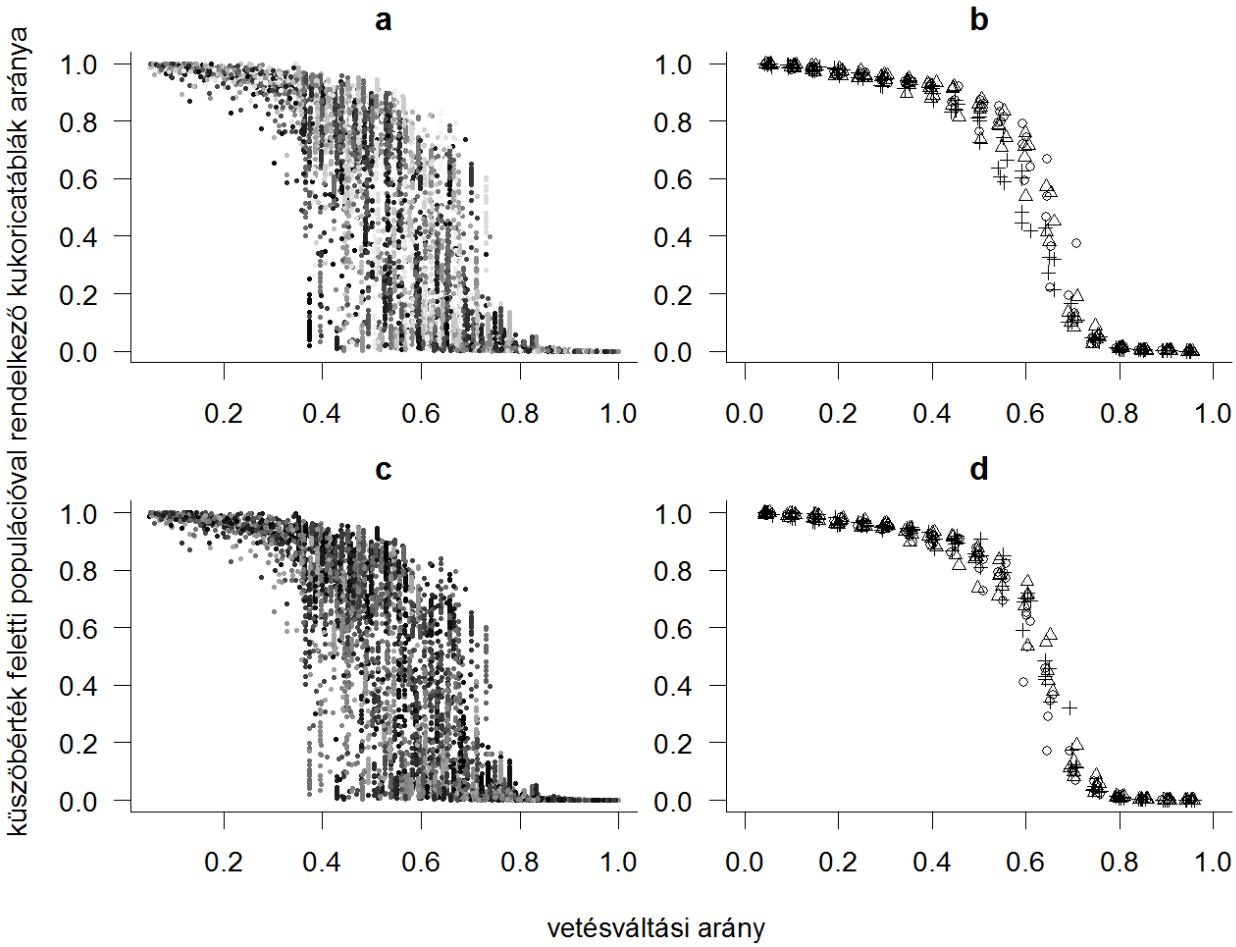
14. ábra A két jelentős hatású bemeneti paraméter (lásd 4.3.1 fejezet) – a vetésváltási arány és az alacsony populációsűrűséghez tartozó szaporodási ráta – hatása a kárküszöb feletti kukoricatáblák részarányára az összes futtatás alapján. Az ábrázolt pontok színe a szaporodási ráta értékét jelzik alacsony populációsűrűség esetén: a sötétebb szín nagyobb (max.: 10), a világosabb alacsonyabb értéket (min.: 1,1) jelöl

Ha a gazdálkodók egy adott vetésváltási arány mellett gyakrabban váltják az elsőéves kukoricatáblákat, azaz gyakrabban fordul elő a tájban olyan tábla, melyen már hosszabb ideje önmaga után termesztik a kukoricát (lásd 4.2.1 fejezetben a gazdálkodók vetésváltási preferenciáját), és így igen magas populációsűrűséggel rendelkezhet, akkor az összes kukoricatáblák arányában is nő a küszöbérték feletti táblák aránya (15. ábra). Ez mindegyik vetésváltási szabályozás esetén így van, de a gazdálkodók vetésváltási preferenciájának hatása akkor a legerősebb, amikor nincs vetésváltási szabályozás.



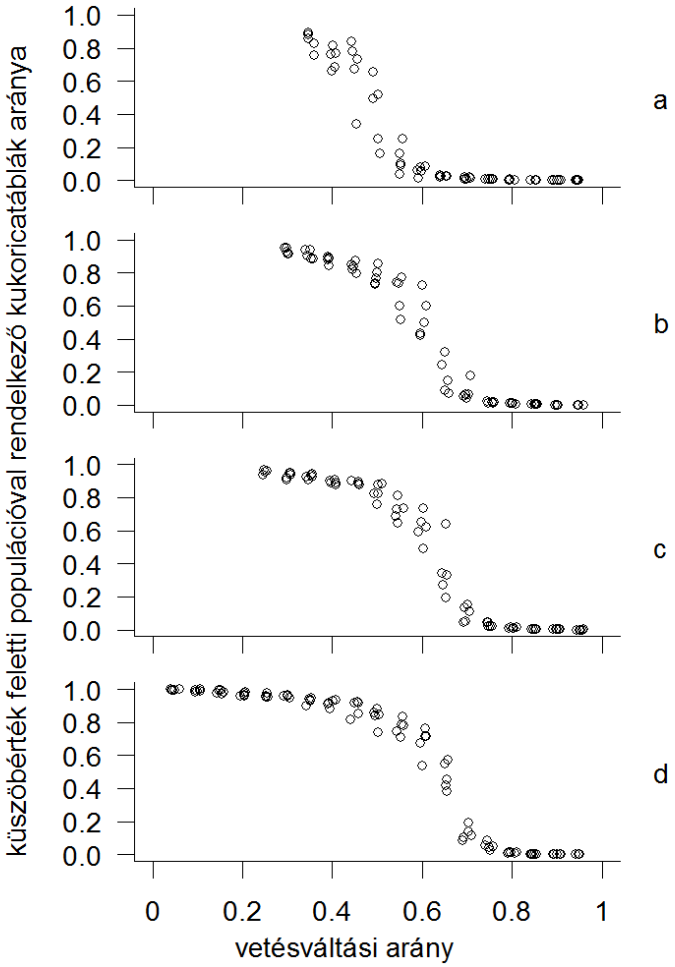
15. ábra A gazdálkodók vetésváltási preferenciájának hatása a kárküszöb feletti kukoricatáblák részarányára. Az ábra átláthatósága miatt csak olyan futtatásból származó pontokat ábrázoltam, ahol az alacsony populációsűrűséghez tartozó szaporodási ráta nem volt túl messze a legvalószínűbb értékétől, azaz 2,5 és 5,5 közé esett. A pontok színe a gazdálkodók vetésváltási preferenciájának értékét jelzik: a sötétebb szín nagyobb (max.: 2), a világosabb alacsonyabb értéket (min.: 0,5) jelöl

Az átlagos táblaméret és az imágók hatósugarának hatása nem ennyire egyértelmű. A nagyobb táblaméret illetve a kisebb hatósugár egy kissé csökkenti a kárküszöb feletti kukoricatáblák arányát (16. ábra).



16. ábra Az átlagos táblaméret (**a-b**) és a kukoricabogár imágók hatósugarának (**c-d**) hatása a kárküszöb feletti kukoricatáblák részarányára. A könnyebb értelmezés miatt a két baloldali ábrán (**a, c**) csak olyan futtatásból származó pontokat ábrázoltam, ahol az alacsony populációsűrűséghez tartozó szaporodási ráta nem volt túl messze a legvalószínűbb értékétől, azaz 2,5 és 5,5 közé esett. A pontok színe az átlagos táblaméret (**a**) és az imágók hatósugara (**c**) szerint sötétedik. A világosabb pontok kisebb a sötétebb pontok nagyobb értéket jelentenek. A két jobboldali ábrán (**b, d**) a különböző szimbólumok az átlagos táblaméretnek (**b**) és az imágók hatósugarának (**d**) a szélsőértékeivel és legvalószínűbb értékeivel végzett futtatások vannak (minimum: kör, legvalószínűbb érték: háromszög, maximum: kereszt), míg a többi bemeneti paraméter – a vetésváltási arányon kívül – a legvalószínűbb értékén rögzített. Az értékekhez lásd a 2. táblázatot

A vetésváltási szabályozás hatása abban nyilvánul meg, hogy meg tudja növelni azt a tartományt, ahol már csak néhány kukoricatáblán van küszöbérték feletti kártevőpopuláció. Minél szigorúbb a szabályozás, annál nagyobb ez a növekedés, azaz annál kisebb vetésváltási aránynál kezdődik ez a tartomány (17. ábra): a legszigorúbb („maximum 3 év kukorica”) szabályozás esetén 60%-nál. A legenyhébb vizsgált szabályozás nem különbözik lényegesen a szabályozás nélküli esettől (17. ábra).



17. ábra A vetésváltási szabályozás hatása a kárküszöb feletti kukoricatáblák részarányára. Egy adott táblán maximum 3 (**a**), 4 (**b**), vagy 5 évig (**c**) lehet kukoricát termeszteni, illetve nincs ilyen szabályozás a modellezett területen (**d**). A többi bemeneti paraméter – a vetésváltási arányon kívül – a legvalószínűbb értékén rögzített (2. táblázat).

A többi bemeneti változó hatását, a 2. táblázatban közölt tartományban, elhanyagolhatónak találtam a kimenet varianciájának vizsgálatán alapuló érzékenységvizsgálatkor (bár mind az Si mind az STi értékek 0-nál nagyobb értéket kaptak), és akkor is, amikor az extrém értékeiket és a legvalószínűbb értékeiket próbáltam meg külön futtatások során összevetni.

4.5 Metamodell

A nagyon számításigényes, nagy, szofisztikált modellek használatakor felmerül az egyszerűbb helyettesítő modellek igénye, melyek futtatásához sokkal kevesebb erőforrás szükséges (Saltelli et al., 2008b). Ha az eredeti modell viselkedését föltérképeztük, készíthetünk ilyen egyszerűbb metamodellt. Egy metamodell, mely jó közelítéssel az eredeti futtatási eredményeket adja, nagyon hasznos a tudományos közösségnek és azoknak a potenciális felhasználóknak, akik nem tudják az eredeti modell futtatásait reprodukálni akár a nagy számításigény miatt, akár más okból. Az angol szakirodalomban a 'metamodel' kifejezés mellett a 'surrogate model', illetve ritkábban a 'response surface model', is használatos (Saltelli et al., 2008b; Wikipedia, 2012c). Az itt közölt modell esetében is felmerülhet az igény, hogy a fent közölt R kód parametrizálása és futtatása helyett egy egyszerűbb eszközzel lehessen „kipróbálni" a modellt. Ezért itt közlök két metamodellt, amelyek segítségével bárki megpróbálhatja adaptálni a modellt más kukoricatermesztési gyakorlathoz vagy más környezeti feltételekhez, melyek befolyásolják a kukoricabogár biológiáját.

Mindkét metamodell azért született, hogy egyszerű formában meghatározható legyen a küszöbérték feletti kukoricatáblák aránya. Bár megítélésem szerint elég pontosak (lásd az R^2 értékeket lejjebb), mégsem pontosan ugyanazt az eredményt adják, mint az eredeti modell. A metamodell meghatározásakor a saját futtatásaimat vettem alapul, melyeknél a bemeneti paraméterek a 2. táblázatban közölt tartományokban voltak. A 'nincs vetésváltási szabályozás' eset metamodelljéhez 5%-95%, míg a 'van vetésváltási szabályozás' esethez 35%-95% volt a vetésváltási arány. Nincs adatom arról, hogy e tartományokon kívül milyen pontosak az itt közölt metamodellek. Az egyszerűség igényének teljesítése miatt a metamodellekben csak azok a paraméterek szerepelnek, melyek az modell érzékenységvizsgálata alapján jelentős vagy legalább kis hatással vannak a kimenetre, azon kukoricatáblák arányára, melyekben a kukoricabogár populációsűrűsége küszöbérték feletti. A következő paraméterek vannak a metamodellekben: a vetésváltási arány, a kártevő szaporodási rátája alacsony populációsűrűségnél (ahol a szaporodási ráta még nem sűrűségfüggő), a gazdálkodók vetésváltási preferenciája, a kukoricabogár imágók hatósugara, az átlagos táblaméret és a vetésváltási szabályozás.

Lineáris modelleket illesztettem az R programmal (R Development Core Team, 2011) az eredeti modell kimenetek logit transzformáltjára. A transzformáció miatt az összes értékhez 10^{-5}-t adtam, és az összes 1-es értéket (a kukoricatáblák 100%-a küszöbérték fölötti populációval rendelkezik) kivettem az elemzésből. A kivett értékek az összes futtatás 0,018%-át jelentették. Két változót – az átlagos táblaméretet és az imágók hatósugarát – együtt vizsgáltam. A rácson az a paraméter számít, hogy a táblaméretthez viszonyítva mekkora az a terület, ahova az imágók eljuthatnak, így bevezettem egy új változót:

$R_C = \frac{R^2}{10000 \cdot T}$, ahol R: az imágók hatósugara méterben; T: az átlagos táblaméret hektárban.

Mindegyik modellillesztésnél grafikus diagnosztikai eljárásokkal vizsgáltam, hogy a lineáris modellek alkalmazhatóságának feltételei teljesülnek: a reziduumok homoszkedaszticitását néztem, normalitásukat QQ-ábrával vizsgáltam, és a torzító és nagy hatóerejű pontokat a Cook-távolság elemzésével próbáltam felderíteni (Faraway, 2004).

Metamodell 1.

Amikor nincs vetésváltási szabályozás:

$$logit(Y + 10^{-5}) = -3{,}03 - 1{,}94 \cdot logit(v) + 0{,}73 \cdot r - 0{,}49 \cdot Q + 0{,}003647 \cdot R_C - 0{,}06 \cdot logit(v) \cdot r - 0{,}51 \cdot logit(v) \cdot Q$$

Y: a modell kimenete, a küszöbérték feletti kukoricatáblák aránya
v: vetésváltási arány
r: a kukoricabogár szaporodási rátája alacsony populációsűrűségnél
Q: a gazdálkodók vetésváltási preferenciája
R_C: a módosított imágó hatósugár

Az illesztés korrigált R^2 értéke: 0,90. Ez elég magas érték ahhoz, hogy a fenti egyenletet ajánlhassam azon kukoricatáblák arányának meghatározására, melyekben a kukoricabogár populációsűrűsége küszöbérték feletti.

Metamodell 2.

Vetésváltási szabályozással: amikor egy adott táblán nem lehet 3, 4 vagy 5 évnél tovább folyamatosan kukoricát termeszteni. A vetésváltási szabályozás a képletben egy egész szám annak megfelelően, hogy maximum hány évig lehet kukoricát termeszteni egy adott táblán:

$$logit(Y + 10^{-5}) = -6{,}26 - 1{,}16 \cdot logit(v) + 0{,}94 \cdot r - 0{,}97 \cdot Q + 0{,}53 \cdot S + 0{,}0059435 \cdot R_C - 0{,}18 \cdot logit(v) \cdot r - 0{,}13 \cdot logit(v) \cdot S - 0{,}0054379 \cdot logit(v) \cdot R_C$$

Y: a modell kimenete, a küszöbérték feletti kukoricatáblák aránya
v: vetésváltási arány
r: a kukoricabogár szaporodási rátája alacsony populációsűrűségnél
Q: a gazdálkodók vetésváltási preferenciája
R_C: a módosított imágó hatósugár
S: az alkalmazott vetésváltási szabályozás

Az illesztés korrigált R^2 értéke: 0,88. Ez is elég magas R^2 érték azon kukoricatáblák arányának meghatározására, melyekben a kukoricabogár populációsűrűsége küszöbérték feletti.

4.6 Megvitatás

Megalkottam egy szimulációs modellt, amely az amerikai kukoricabogár populációdinamikáját térség szinten képes követni. A modellezett térség minden kukoricatábláján külön számítja a populációsűrűségét, így meghatározható azon kukoricatáblák aránya, ahol egy előre definiált küszöbértéknél magasabb a populációsűrűség. A futtatások során leginkább a különböző vetésváltási stratégiákat elemeztem, de a modellbe beilleszthetők más növényvédelmi beavatkozások is. Meghatároztam még két metamodellt is, amellyel más is egyszerűen felhasználhatja az eredményeimet.

A kukoricabogár magyarországi megtelepedése és jelentős kártétele után sok kukoricatermesztő területen csökkent az önmaga után vetett kukorica aránya: a korábbi 40%-50%-ról (Vörös, 2002) visszaesett 20% alá, vagy annak közelébe (pl. Békés, Csongrád, Baranya és Somogy megyékben). Ezzel párhuzamosan egyre kisebb gondot okoz ez a kártevő, valószínűleg a kukoricabogár népessége alacsonyabb szinten kezdett stabilizálódni (Kiss, 2005; Ripka, 2008). Bár ezeken a területeken nem a vetésváltás a kizárólagos védekezési módszer a kukoricabogár ellen, ez a megfigyelés összhangban van azzal az eredményemmel, hogy a 80% körüli vetésváltás esetén, térség szinten kontrollálható a kukoricabogár a vetésváltásra alapozva. A futtatások alapján nem szükségszerű a 100%-os vetésváltás alkalmazása, hogy ezt a célt elérjük. Azokon a területeken tehát, ahol a kártevő megtelepedett, az integrált növényvédelem részeként a nagyarányú (≥80%) vetésváltás megfelelő választás lehet.

Európa több országában azonban nem ez a deklarált cél, hanem a megjelent kártevő felszámolása (eradication), vagy a fertőzött területek elszigetelése, azaz a kukoricabogár további terjedésének magakadályozása (containment measures) (European Commission, 2003, 2006a, b). Az utóbbi szituáció vizsgálható a modellemmel. Ekkor a bemeneti paraméterek közül a kezdőpopuláció és a kárküszöb biztosan a vizsgált tartományon (2. táblázat) kívül esne, így a futtatási eredményeim alapján illesztett metamodellek helyett az egész modell futtatása alacsonyabb kezdőpopulációval és alacsonyabb kárküszöbbel lenne kívánatos.

Más védekezési módszerek, növényvédelmi beavatkozások is vizsgálhatók a modellel. A vetőmagcsávázás, talajinszekticid, entomopatogén fonálférgek és -gombák alkalmazása a lárvák ellen, az imágók elleni vegyszeres védelem a védekezés hatékonyságának megfelelő, alacsonyabb teljes életciklusra vonatkozó szaporodási ráta értékként vehető figyelembe. Ha ezek használata általános a vizsgált térségben, akkor a metamodell is megfelelő lehet a módosított szaporodási ráta értékkel. Ha az egyes táblákon a gazdálkodók más stratégiát követnek, azaz a teljes modell futtatása a realisztikusabb megoldás, akkor a jelenlegi modellszerkezetben a következőképpen javaslom módosítani a szaporodási rátát. Imágók elleni védekezés esetén inkább a következő évi lárvakártétel megelőzése a cél, azaz tojásrakás előtt permeteznek, tehát a t év védekezését a t → t+1 szaporodásnál célszerű figyelembe venni, míg a lárvák elleni t évi védekezést a t-1 → t szaporodásnál.

A kártevő populációdinamikáját leíró modell megalkotása közben rengeteg relevánsnak tűnő paramétert lehet kitalálni, és a szakértőkkel folytatott konzultáció során is csak újabb és újabb bővítések szükségessége kerül elő. A modell érzékenységvizsgálata megmutatta, hogy csak két bementi változó befolyásolja jelentősen a küszöbérték feletti kukoricatáblák arányát: a vetésváltási

arány és az alacsony populációsűrűséghez tartozó szaporodási ráta. Általános tapasztalat, hogy sok bemeneti változóval rendelkező, szofisztikált modellek esetében is csak néhány bemeneti változó sorolható az igazán jelentősek közé (Saltelli et al., 2008b). A rengeteg paraméter használatának gátat szab még, hogy kevés használható értéket lehet találni az irodalomban (2. táblázat), így több érték reális becslése nehézséget okoz a futtatásoknál.

A vetésváltási arány változtatásával kirajzolódó logisztikus mintázat megegyezik a várakozásommal. Az extrém értékeknél hozzásimul a várt értékekhez: a 0%-hoz közeli vetésváltáskor annyira felszaporodik a kártevő, hogy szinte mindegyik kukoricatáblán minden évben küszöbérték feletti a populációsűrűség; míg a teljes (100%-os) vetésváltáshoz közeli értékeknél gyakorlatilag nincs küszöbérték feletti populációval rendelkező kukoricatábla, mert legtöbbször kipusztul a kukoricabogár populáció. Ez összhangban van a vetésváltás hatásosságát bizonyító vizsgálatokkal (Kiss et al., 2005b), és a hatásosságot feltételező jelenlegi európai gyakorlattal (European Commission, 2012).

Az alacsony populációsűrűséghez tartozó szaporodási ráta magasabb értékei nagyobb arányban eredményeztek küszöbérték feletti populációsűrűségű kukoricatáblákat. Ez megfelel a várakozásaimnak, mert jellemzően a nagy szaporodási rátával rendelkező kártevők lesznek jelentősek a mezőgazdaságban (Knipling, 1979). A nagyobb szaporodási ráta itt a kukoricabogár gyorsabb fölszaporodását jelenti az önmaga után vetett kukoricatáblákon. Az érzékenységvizsgálat alapján ez egy jelentős paraméter, a szaporodási rátához tartozó többi változó sokkal kevésbé befolyásolta a modell kimenetét. Az alkalmazott egyszerű sűrűségfüggés befolyásolhatta ezeket az eredményeket. Viszont a szabadföldi körülmények között tapasztalható sűrűségfüggésről kevés az információ, lásd 2.4 fejezet. Ennek a paraméternek a pontosabb megismerése eredményeim szerint jelentősen növelhetné a modellem – és más, a kukoricabogár populációdinamikáját vizsgáló, modellek – pontosságát.

Az átlagos táblaméret és az imágók hatósugara egy kissé befolyásolták a modell kimenetét. Feltételezhető, hogy ez egyes kukoricatáblák izolációján keresztül történhetett. Az izoláció a tömeges diszperzió szempontjából izolált táblákra vonatkozik, nem egy-egy egyed extrém repülési teljesítményén alapszik (lásd 4.2.1 fejezet). Akár az önmaga után vetett kukoricatáblák izolációja – az összes imágó abban a táblában maradt, így vetésváltáskor az összes utódja elpusztult –, akár az elsőéves kukoricák izolációja – nem érkezett egy imágó sem abba a táblába, így később fertőződhetett kukoricabogárral – okozhatta az eredményül kapott kis hatást. A paraméterek kis hatása mutatja, hogy a futtatások során az izoláció ritkán fordult elő. Egy adott tábla környezetében, az imágók számára elérhető kukoricatáblák számát még a kukorica részaránya is befolyásolja. A bemeneti változók teljes vizsgált tartományában viszont csak 0,4% az izolált táblák aránya, ha a legalacsonyabb kukorica részarányt veszem figyelembe (20%), ez az arány akkor is maximum 2%. Ennél is alacsonyabb kukorica részarány esetén valószínűleg jelentősebb lenne az izoláció – és az azt meghatározó három bemeneti paraméter – hatása. A modellel olyan kukoricatermesztő területeken akartam vizsgálni a vetésváltási stratégiákat, ahol nem jellemző a kukoricatáblák izolációja, így a 20% kukorica arány megfelelő alsó határnak tűnik. A modellben a teljes területre vonatkozó és a szántóföld arányában megadott kukoricaterület ugyanaz. Ez jó közelítés lehet több kukoricatermesztő területre nemcsak az amerikai kukoricaövezetben, hanem Európában is (Monfreda et al., 2008; Ramankutty et al., 2008), pl. Magyarországon Békés, Hajdú-Bihar és Tolna megyékben (KSH, 2012). Viszont van olyan kukoricatermesztő terület (pl. Tolna megye egyes

részei, Bajorország), ahol a lakott területek, erdők jelentős részt foglalnak el az agrártájban. A modell rácsszerkezetén nem vizsgáltam ilyen agrártájakon a kukoricabogár populációdinamikáját.

A gazdálkodók vetésváltási preferenciájának (Q) vizsgálata azt mutatja, hogy kevésbé veszélyes, ha sok táblán 3 (esetleg 4) évig kukoricát termesztenek, mint ha az elsőéves táblák váltása mellett komoly fertőzési forrást jelentő „öreg" táblák vannak, azaz ha az önmaga után vetett kukoricára „felhasználható" arány koncentrálódik. Tehát nem mindegy, hogy egy adott vetésváltási arány esetén milyen is a táblák „koreloszlása". Ez a bemeneti változó egységesen vonatkozik az egész szimulált területre, viszont a gazdálkodók különböző stratégiákat követnek a kukoricabogár elleni védekezésben (Cullen et al., 2008). A modell készítésekor nem rendelkeztem hiteles információkkal arról, hogy hogyan döntenek a gazdálkodók a kukoricabogár fertőzés különböző szintjeinél, így a gazdálkodók megkülönböztetése kimaradt a modellből.

A vetésváltási szabályozás (hogy egy adott táblán maximum 3, 4 vagy 5 évig lehet az egymás utáni években kukoricát termeszteni) jelentősen képes hozzájárulni a vetésváltás azon hatásához, hogy térség szinten kívánatos szinten tarthassuk a kukoricabogár populációt. Minél szigorúbb ez a szabályozás annál erősebb a hatása. Az elméletileg legszigorúbb szabályozás – a 'maximum 1 év' – nincs a modellben. Ez 100%-os vetésváltást jelent, ekkor teljesen kipusztulnak a kukoricabogarak a modellben alkalmazott szabályok esetén. A következő szint – a 'maximum 2 év' – sem szerepel a közölt modellben, mert szerintem nem reális ennek alkalmazása úgy, hogy mindenkire kötelező legyen. (Ez a bemeneti tényező egységes a teljes modellezet területre.) Ugyanakkor a 9.4 mellékletben bemutatott módosított modellel próbafuttatásokat végeztem ezt a szabályozást figyelembe véve. Csak akkor sikerült a kukoricatáblákon küszöbérték feletti populációsűrűséget kapni, ha az elméleti minimum vetésváltási arány (50%) mellett a szaporodási rátát is 5 fölé állítottam. Amikor maximum 3 vagy 4 évig lehet egy adott táblán kukoricát termeszteni, akkor alacsonyabb vetésváltási aránynál kezdődik a küszöbérték feletti táblák nélküli tartomány, mint szabályozás nélkül. Amikor a szabályozás határa a maximum 5 év, akkor nagyon hasonlóak az eredmények a szabályozás nélküli esethez, ezért ez vagy ennél enyhébb, mindenkire vonatkozó szabályozás értelmetlen.

A futtatások során még a legnagyobb vetésváltási arány alkalmazásakor is előfordult egy-egy olyan kukoricatábla, amelyben a küszöbérték feletti volt a populációsűrűség. Ez is mutatja, hogy ez a modell nem helyettesítheti a táblaszintű kockázatbecslést, nem dönthet a gazdálkodók helyett.

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

Az amerikai kukoricabogár egy jól repülő rovar, a kukoricatermesztő területeken a kukoricatáblák közötti távolságok nem jelentenek izolációs távolságot az imágók számára. Ezért a védekezési módszerek – így a vetésváltás is – térség szinten tanulmányozhatók. Mivel táji léptékben kísérlet nem állítható be, ezért szimulációs modellekkel vizsgálhatók a növényvédelmi beavatkozások. Európában, ahol a kukoricabogárnak nincs jelentős specialista természetes ellensége, egy szimulációs modell megalkotásakor a következő egyszerűsítő feltételekkel lehet élni: a kukoricabogár egynemzedékes, diszkrét generációkkal; nagyon szorosan kötődik a tápnövényéhez, a kukoricához; nem szükséges más fajok populációdinamikáját figyelembe venni a modellben. Ezért javaslom sejtautomata szerű – térben és időben diszkrét – rácsmodell használatát a kukoricabogár populációdinamikájának leírására. Ilyen modellekkel a vizsgálhatók az integrált növényvédelmi módszerek, a vetésváltási stratégiák. Jó választás lehet az a modellszerkezet, amelyet a dolgozatomban közöltem.

Közép-Európára vonatkozó populációdinamikai modelleknél javaslom az itt eredményül kapott szaporodási ráta használatát. Fontos lenne ennek a biológiai paraméternek a további vizsgálata, a vetésváltásra alapozott integrált növényvédelemben elengedhetetlen ismerni a kukoricatáblákban újra megjelenő kukoricabogár populációk felszaporodási sebességét, a szaporodási ráta sűrűségfüggését, itt térülhet meg legjobban a kártevő biológiájának kutatása. A védekezési módszerek hatékonyságának vizsgálatakor is érdemes a populációsűrűségtől való függést vizsgálni, és ily módon modellezni később ezek hatását.

Ahol az amerikai kukoricabogár már megtelepedett, azaz nem a kártevő helyi populációjának felszámolása, hanem annak szabályozása, egy szint alatt tartása a cél, nem javaslom a teljes (100%-os) vetésváltás mindenkire kötelező előírását. Alacsonyabb vetésváltási arány (~80%) alkalmazása is megfelelő lehet. Az olyan vetésváltási szabályozás bevezetése, amikor maximáljuk az egymást követő évek számát, amíg egy adott táblán kukoricát lehet termeszteni, jelentősen képes hozzájárulni a vetésváltás azon hatásához, hogy térség szinten kívánatos szinten tarthassuk a kukoricabogár populációt. Nem javaslom 5 vagy több évben meghatározni ezt a határt, mert az ilyen szabályozás hatástalan.

A modell futtatási eredményei nagy táblánkénti változékonyságot jeleztek, így a táblaszintű növényvédelmi döntésekhez továbbra is szükséges a kukoricabogár monitorozása az adott táblán, és az imágók diszperziója miatt javasolható a közvetlen környezetében lévő kukoricatáblákon is.

6. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

1. Egy dél-magyarországi (szegedi) és egy kelet-horvátországi izolált kukoricatáblán végzett 4, illetve 3 éves felvételezés eredményeiből kiszámítottam, hogy az amerikai kukoricabogár teljes életciklusra vonatkozó átlagos szaporodási rátája Közép-Európában 4 körüli érték.
2. Az általam meghatározott átlagos szaporodási ráta alapján az amerikai kukoricabogár első európai behurcolása valószínűleg 1979 és 1984 között történt (5-10 évvel korábban az eddigi becslésekhez képest), azaz 8-13 évvel azelőtt, hogy egy Belgrád melletti kukoricatáblában 1992-ben először észlelték a lárvakártételét és az imágókat.
3. Imágó felvételezéseim alapján (Dalmand környéke, 2008-2010) megállapítottam, hogy a közvetlenül határos önmaga után vetett kukoricatáblákból érkezik az elsőéves kukoricatáblákba a kukoricabogár imágók meghatározó többsége, és ehhez képest jóval kisebb jelentőségű a távolabbról érkező imágók hatása. A térség szintű átlagos fertőzöttségi szint tehát kevéssé befolyásolja a betelepülést.
4. Megalkottam egy szimulációs modellt, mely az amerikai kukoricabogár populációját térség szinten képes követni, így felhasználható az integrált növényvédelemben a vetésváltási stratégiák vizsgálatához. A futtatási eredmények alapján a következő megállapításokat tettem:
   i. Azokon a kukoricatermesztő területeken, ahol az amerikai kukoricabogár megtelepedett, térség szinten két tényező befolyásolja jelentősen a gazdasági kárküszöb fölötti populációval rendelkező kukoricatáblák arányát, ha védekezési eszközként csak a vetésváltást vesszük számításba: a kukorica vetésváltási aránya és a kártevő alacsony populációsűrűséghez tartozó szaporodási rátája. Ezekhez képest kevésbé fontos tényezők pl. a kukorica részaránya a vetésszerkezetben vagy az imágók diszperzóját leíró paraméterek.
   ii. Nem szükséges a 100%-os vetésváltás ahhoz, hogy más védekezési mód nélkül a kukoricabogár populációsűrűséget térség szinten kárküszöb érték alatt tartsuk.
   iii. A vetésváltási szabályozás bevezetésével – ha maximáljuk az egymást követő évek számát, amíg kukoricát lehet termeszteni egy adott táblán – tovább csökkenthető az a vetésváltási arány, ami ahhoz szükséges, hogy küszöbérték alatti populáció legyen a kukoricatáblák legalább 95%-ában. Annál kisebb vetésváltási aránynál kezdődik ez a tartomány, minél szigorúbb a szabályozás, azaz minél kevesebb egymás utáni évig engedélyezett a kukorica termesztése egy adott táblán. Ha a szabályozás határa 5 év vagy több, akkor nem különbözik érdemben a szabályozás nélküli helyzettől.
   iv. Az alacsony populációsűrűségnél – a vetésváltás utáni felszaporodás időszakában – érvényes szaporodási ráta nagyobb értékeinél több kukoricatábla lesz küszöbérték felett.

5. A futtatási eredményekre metamodelleket illesztettem, hogy az eredményeimet más is egyszerűen, kevesebb számítástechnikai erőforrással is felhasználhassa. Az itt használt magyarázó változókat az érzékenységvizsgálat alapján válogattam ki:

   Vetésváltási szabályozás nélkül:
   $logit(Y + 10^{-5}) = -3{,}03 - 1{,}94 \cdot logit(v) + 0{,}73 \cdot r - 0{,}49 \cdot Q + 0{,}003647 \cdot R_C - 0{,}06 \cdot logit(v) \cdot r - 0{,}51 \cdot logit(v) \cdot Q$

   Vetésváltási szabályozással:
   $logit(Y + 10^{-5}) = 6.26 - 1.16 \cdot logit(v) + 0.94 \cdot r - 0.97 \cdot Q + 0.53 \cdot S + 0.0059435 \cdot R_C - 0.18 \cdot logit(v) \cdot r - 0.13 \cdot logit(v) \cdot S - 0.0054379 \cdot logit(v) \cdot R_C$

   Y: a modell kimenete, a küszöbérték feletti kukoricatáblák aránya
   v: vetésváltási arány
   r: a kukoricabogár szaporodási rátája alacsony populációsűrűségnél
   Q: a gazdálkodók vetésváltási preferenciája
   R_C: a módosított imágó hatósugár
   S: az alkalmazott vetésváltási szabályozás (egész szám)

7. ÖSSZEFOGLALÁS

Az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) lárvái károsítják a kukorica gyökérzetét, és ezzel terméskiesést okozhatnak. A XX. században ez a faj a kukorica egyik legjelentősebb kártevője lett Észak-Amerikában. Terjedése egybeesett a kukorica termesztésének egyre népszerűbbé válásával. A fajt több alkalommal behurcolták Észak-Amerikából Európába a 1980-as évek elejétől az ezredfordulóig. A vetésváltás hatékony és elterjedt védekezési forma a kártevő ellen, mert a nőstények jellemzően a kukoricatáblák talajába rakják tojásaikat, és a következő évben kikelő lárvák szinte kizárólag a kukorica gyökérzetén képesek kifejlődni. A gazdálkodók viszont nem szívesen alkalmazzák a vetésváltást minden évben, minden egyes kukoricatáblán, mert a kukorica egy jól jövedelmező szántóföldi kultúra. Felvetődik, hogy nem feltétlenül szükséges minden kukoricatáblán minden évben vetést váltani, mert néhány év szükséges, mire a kártevő populáció újra számottevő szintre szaporodik a vetésváltás után, és egy adott táblán található kukoricabogár populációsűrűséget a felszaporodáson kívül az imágók diszperziója is jelentősen befolyásolja.

Kidolgoztam egy diszkrét szimulációs modellt, mely a kukoricabogár populációját térség szinten képes követni, így felhasználható az integrált növényvédelemben a vetésváltási stratégiák vizsgálatához. A kukoricabogár biológiája alapján a modell időben diszkrét, mert a kártevő egynemzedékes, diszkrét generációkkal, és térben is diszkrét, mert a kártevő rendkívül szorosan kötődik a kukoricához. A modellezett mezőgazdasági tájat egy négyzetrácsra egyszerűsítettem, ahol a négyzetek a mezőgazdasági táblák. Ezek a táblák lehettek: elsőéves kukoricatáblák (R), önmaga után vetett kukoricatáblák (D) és olyan táblák, ahol nem kukoricát termesztenek (E). A rácsot tóruszba zártam, hogy a szegélyhatásokat elkerüljem. Tíz egymást követő évet szimuláltam a rácson, a termesztett növények a következőképpen követhették egymást: R→D, R→E, D→D, D→E, E→R és E→E. A táblák váltása a kukorica részaránya, a vetésváltási arány, a gazdálkodók vetésváltási preferenciája és a vetésváltási szabályozás szerint zajlott. A vetésváltási szabályozás szerint egy adott táblán 3, 4 vagy 5 egymás utáni évig lehet kukoricát termeszteni, illetve vizsgáltam a szabályozás nélküli esetet is. Az így megalkotott rácson vizsgáltam a kukoricabogár populációdinamikáját, egy évet két részre bontva. Az első szakaszban az imágók abban a kukoricatáblában voltak, melynek a talajából előjöttek. Azután az imágók egy része elhagyta ezt a táblát (diszperzió), és az év második szakaszában megérkezett egy másik kukoricatáblába, ahol az utódaik jöhettek elő a talajból. Amikor a következő generáció imágói megjelentek, a populációsűrűséget megszoroztam egy teljes életciklusra vonatkozó szaporodási rátával. Az imágók csak olyan kukoricatáblák között mozoghattak, melyek távolsága (a rácson: Csebisev távolsága) nem volt nagyobb, mint az imágók zömére vonatkozó hatósugár. A modell kimenete az olyan kukoricatáblák aránya volt, amelyekben a kukoricabogár imágók populációsűrűsége magasabb, mint egy előre beállított küszöbérték.

Hogy a szimulációkat valós értékekkel futtathassam, az irodalmi adatok gyűjtése mellett két szabadföldi kísérlet eredményeit is beépítettem a modellbe. Először a kukoricabogár teljes életciklusára vonatkozó – éves – szaporodási rátáját határoztam meg egy dél-magyarországi (szegedi) és egy kelet-horvátországi izolált kukoricatáblán végzett felvételezés eredményeiből. Mindkét helyszínen a kártevő abundancia a talajból előjövő imágókat jelentette, táblánként 90 sátorhálós csapda eredményét. A felvételezések Magyarországon 2000-2003-ig folytak, míg Horvátországban 2001-2003-ig. A kukoricabogár szaporodási rátája 0,5 és 13 között volt a két

helyszínen a különböző években, az átlagos szaporodási ráta pedig 4 körül volt. A második szabadföldi felvételezéskor az imágók betelepülését vizsgáltam elsőéves kukoricatáblákba a velük közvetlenül szomszédos, fertőzött önmaga után vetett kukoricatáblákból, 2008 és 2010 között, Dalmandon (Tolna megye), egy kb. 20 km^2-es területen, ahol szántóföldi növénytermesztés folyt. Sárga ragacslappal (Pherocon AM) vizsgáltam a kukoricabogár populációit minden évben 6 elsőéves kukoricatáblában és a velük határos 7-12 önmaga után vetett kukoricatáblában. A vizsgált önmaga után vetett táblák fertőzöttségi szintje több mint 60%-ban magyarázta az elsőéves kukoricában elhelyezett csapdák fogásait. Ez arra utal, hogy a közvetlenül határos önmaga után vetett kukoricatáblákból érkezik az elsőéves kukoricába a kártevő imágók zöme, és ehhez képest jóval kisebb jelentőségű a távolabbról érkező imágók hatása. A térség szintű átlagos fertőzöttségi szint tehát kevéssé befolyásolja a betelepülést. Ezt az eredményt a kukoricabogár imágók hatósugarának megállapítására használtam fel.

Előzetes futtatások alapján a rácsméretet 100x100-ra állítottam, ennek a méretnek a környékén a rácsméret változása egyáltalán nem befolyásolta a modell kimenetét. Ez a rácsméret 1500 km^2-t jelent, ha a táblák 15 ha-osak a rácson. A modell további érzékenységvizsgálatához olyan módszert választottam, ami a kimenet varianciáját bontja föl a bemeneti változók között, így el lehet különíteni a jelentősebb és kevésbé jelentős bemeneti paramétereket. A vetésváltási arány volt a legjelentősebb bemeneti paraméter, az alacsony populációsűrűséghez tartozó szaporodási ráta pedig a második legjelentősebb. A kukorica részaránya – meglepő módon – a vizsgált tartományban (20%-60%) alig befolyásolta a modell kimenetét.

A futtatások alapján nem szükséges a 100%-os vetésváltás, hogy a kukoricabogár populációsűrűségét térség szinten kárküszöb érték alatt tartsuk. A vetésváltási arány növelésével logisztikusan csökkent a kárküszöb feletti kukoricatáblák aránya; egy változékony és meredek csökkenés után egy ponttól alig volt küszöbérték feletti kukoricatábla a szimulált tájon. Amikor 80% fölötti volt a vetésváltási arány, a többi bemeneti paraméter értékétől függetlenül kevesebb, mint 10% volt a küszöbérték feletti kukoricatáblák aránya. A vetésváltási szabályozás bevezetésével és szigorításával tovább csökkenthető e ponthoz tartozó vetésváltási arány. Az alacsony populációsűrűséghez tartozó szaporodási ráta növekedésével növekedett a kimenet értéke is.

A modellfuttatások után a kapott értékekre metamodelleket illesztettem, hogy az eredményeimet más is egyszerűen, kevesebb számítástechnikai erőforrással is felhasználhassa. A metamodellekben használt magyarázó változókat az érzékenységvizsgálat alapján válogattam. A metamodelleket, ahogy a teljes modellt is, az értekezésben közöltem, így felhasználható regionális vagy ország szintű döntéshozatalhoz, vagy az integrált növényvédelmi ajánlások kialakításakor.

8. SUMMARY

Maize yield can be diminished by the root damage of the larvae of *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte (Western Corn Rootworm; Coleoptera: Chrysomelidae). *Diabrotica v. virgifera* is hypothesized to have originated in Mexico. With the expansion of maize cultivation in the 20th century, *D. v. virgifera* became a major pest in North America. Then the species was accidentally introduced on several occasions from North America into Europe between the early 1980s and early 2000s. Crop rotation is an effective and widely used control method against this univoltine pest, since its females prefer laying eggs into the soil of maize fields and the larvae are known to almost exclusively develop on roots of maize in the subsequent year. However, farmers usually prefer avoiding the rotation of maize, because maize is currently among the most profitable field crops in Europe. Moreover, rotation of maize fields in each year might not be necessary to sufficiently control *D. v. virgifera*, because (i) a certain time period is needed for the pest populations to recover after rotation, and (ii) inter-field dispersal of adults can lead to a dilution of *D. v. virgifera* populations in infested fields

Therefore, a model was developed to investigate the effect of control strategies against this pest on its population dynamics at different landscape structures and within the framework of integrated pest management. The biology of *D. v. virgifera* encourages the construction of discrete spatiotemporal population models; as it is univoltine (discrete in time) and has a close association with maize (discrete in space). The modelled agricultural landscape was simplified into a lattice where fields became cells defined as continuous maize (D), first year maize (R) or a non-maize crop (E). The lattice was encapsulated into a torus to avoid edge effects. The yearly update of cells (R→D, R→E, D→D, D→E, E→R and E→E) was applied for ten consecutive years according to different rotation schemes, and determined by the proportion of maize in the modelled agricultural area, the proportion of first year maize among all maize fields (% of rotation), farmers' preference to rotate first year maize fields, and the presence/absence of agro-policy legislations to grow maize for not more than 3, 4 or 5 consecutive years in the same field. The population density of *D. v. virgifera* was evaluated twice per simulated year using two time steps. First, adults emerged in their natal continuous maize fields. Second, a part of the population dispersed and arrived for oviposition in fields where their offspring (multiplied by a generational growth rate) would emerge in the subsequent year. The interfield dispersal was simulated between neighbouring maize fields, i.e. maximum Chebyshev distance was defined in accordance with the range of mass dispersal of adults. The model output was the proportion of maize fields that reached population densities above a defined economic threshold level.

Several model input factors were available from literature. However, reliable information was missing on (1) the generational growth rate of *D. v. virgifera* populations under field conditions, and (2) on the range of mass dispersal between maize fields. Therefore, the generational (=annual) growth rate of *D. v. virgifera* was analysed using population data from experiments in isolated maize fields in Szeged (southern Hungary) from 2000 to 2003 and in Tovarnik (eastern Croatia) from 2001 to 2003. In these experiments, the population densities of *D. v. virgifera* had been assessed by absolute counts of emerging adults in 90 gauze cages per study field. The generational growth rates of *D. v. virgifera* ranged from 0.5 to 13, and averaged in close to 4. Second, the *D. v. virgifera* colonisation of first-year maize fields from adjacent continuous maize fields was studied in a 20 km^2 intensive agricultural area in Dalmand of Tolna County in south-western Hungary

between 2008 and 2010. Using non-baited yellow sticky traps (Pherocon AM), the infestation levels of adult *D. v. virgifera* were compared between six uninfested first-year maize fields and seven to 12 adjacent continuous infested maize fields during a seven week period in July and August of each year. The infestation in the continuous maize fields accounted for more than 60% of the variation in the adult *D. v. virgifera* captures in the adjacent first-year maize fields indicating that adjacent maize fields are the major source of dispersal into first-year maize and not, or to a lesser extent, the area-wide infestation levels. This result was used for estimating the range of mass dispersal of *D. v. virgifera* adults in the spatiotemporal population model.

Preliminary model runs provided the minimum required lattice size of 100x100 that did not affect the population dynamics of *D. v. virgifera*. This equals 1500 km^2 assuming a 15 ha average field size. Variance-based global sensitivity analysis was conducted to identify the key input factors influencing the output of the model. According to both, the first order and total sensitivity indices, the proportion of rotation of maize fields in an agricultural area can be ranked as the most important input factor, followed by the generational growth rate of *D. v. virgifera* in maize fields with populations below the lower limit of population density effects. Astonishingly, the proportion of maize in an agricultural area was not a key input factor in case that at least 20% and up to 60% of the fields were maize.

In the conducted simulations, a 100% yearly rotation of maize was not necessary to keep *D. v. virgifera* populations below the threshold level in the majority of maize fields. Simulation results indicated a general pattern of model output having a low flat stage after a turning point. When at least 80% rotation of maize fields was applied, the proportion of maize fields with population densities above the threshold level was low, i.e. less than ~10%, among all maize fields even at different levels of other input factors. The introduction of agro-policy legislation could shift this turning point towards an even lower % of rotation. With increasing population growth rates in maize fields with populations below the lower limit of population density effects, the percentage of maize fields reaching *D. v. virgifera* populations above thresholds increased as expected.

In addition, two metamodels were fitted to the simulation results to describe the results in a simpler form concentrating on the found key input factors for a more user-friendly tool. These meta-models as well as the entire model are now available to be used by regional or country wide decision makers in agro-policy as well as for recommendations for integrated pest management practices.

9. MELLÉKLETEK

9.1 Irodalomjegyzék

Aragon, P., Baselga, A., & Lobo, J.M. (2010) Global estimation of invasion risk zones for the western corn rootworm *Diabrotica virgifera virgifera*: integrating distribution models and physiological thresholds to assess climatic favourability. *Journal of Applied Ecology*, **47**, 1026-1035.

Aragon, P. & Lobo, J.M. (2012) Predicted effect of climate change on the invasibility and distribution of the Western corn root-worm. *Agricultural and Forest Entomology*, **14**, 13-18.

Baca, F. (1994) New member of the harmful entomofauna of Yugoslavia *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte (Coleoptera, Chrysomelidae). *Zastita Bilja*, **45**, 125-131.

Ball, H.J. (1957) On the Biology and Egg-Laying Habits of the Western Corn Rootworm. *Journal of Economic Entomology*, **50**, 126-127.

Barna, Gy., Edwards, C.R., Kiss, J., Gerber, C., & Bledsoe, L.W. (1999) Study of behavioral change of western corn rootworm beetle by crop and sex in maize and soybean fields in Northwestern Indiana, USA. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, **34**, 393-402.

Barna, Gy. (2001) Az amerikai kukoricabogár *(Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) populációbecslése és a védekezési döntés adaptációja Magyarországon. Doktori értekezés, Szent István Egyetem, Gödöllő.

Baufeld, P. (2009) *Diabrotica* - biology and spread. *Mais*, **36**, 48-52.

Baufeld, P. & Enzian, S. (2001) Simulation model spreading scenarios of Western Corn Rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera*) in case of Germany. In Proceedings of 21st IWGO Conference (ed. by G. Carollo), pp. 63-67, Legnaro, Italia.

Baufeld, P. & Enzian, S. (2005a). Maize growing, maize high-risk areas and potential yield losses due to western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera*) damage in selected European countries. In Western corn rootworm: ecology and management (ed. by S. Vidal, U. Kuhlmann & C.R. Edwards), pp. 285-302.

Baufeld, P. & Enzian, S. (2005b) Western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera*), its potential spread and economic and ecological consequences in Germany. In Plant protection and plant health in Europe: introduction and spread of invasive species, 9-11 June 2005 (ed. by D.V. Alford & G.F. Backhaus), pp. 149-154, Berlin, Germany.

Bayar, K., Komaromi, J., Kiss, J., Edwards, C.R., Hatala-Zseller, I., & Szell, E. (2003) Characteristics of a population of western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) in continuous maize. *Novenytermeles*, **52**, 185-202.

Beckler, A.A., French, B.W., & Chandler, L.D. (2004) Characterization of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) population dynamics in relation to landscape attributes. *Agricultural and Forest Entomology*, **6**, 129-139.

Beckler, A.A., French, B.W., & Chandler, L.D. (2005) Using GIS in areawide pest management: a case study in South Dakota. *Transactions in GIS*, **9**, 109-127.

Begon, M., Townsend, C.R., & Harper , J.L. (2006) Ecology: from individuals to ecosystems Wiley-Blackwell.

Bellows, T.S. (1981) The Descriptive Properties of Some Models for Density Dependence. *Journal of Animal Ecology*, **50**, 139-156.

Bereś, P. & Sionek, R. (2010) The Occurrence and Sex Ratio of *Diabrotica virgifera* LeConte Beetles on Sweet Maize (Zea mays var. Saccharata) In South-Eastern Poland Near Rzeszów in 2007-2009. *Vegetable Crops Research Bulletin*, **73**, 87-97.

Bergman, M.K. & Turpin, F.T. (1984) Impact of corn planting date on the population dynamics of corn rootworms (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, **13**, 898-901.

Cariboni, J., Gatelli, D., Liska, R., & Saltelli, A. (2007) The role of sensitivity analysis in ecological modelling. *Ecological Modelling*, **203**, 167-182.

Carrasco, L.R., Cook, D., Baker, R., MacLeod, A., Knight, J.D., & Mumford, J.D. (2012) Towards the integration of spread and economic impacts of biological invasions in a landscape of learning and imitating agents. *Ecological Economics*, **76**, 95-103.

Carrasco, L.R., Harwood, T.D., Toepfer, S., MacLeod, A., Levay, N., Kiss, J., Baker, R.H.A., Mumford, J.D., & Knight, J.D. (2010a) Dispersal kernels of the invasive alien western corn rootworm and the effectiveness of buffer zones in eradication programmes in Europe. *Annals of Applied Biology*, **156**, 63-77.

Carrasco, L.R., Mumford, J.D., MacLeod, A., Harwood, T., Grabenweger, G., Leach, A.W., Knight, J.D., & Baker, R.H.A. (2010b) Unveiling human-assisted dispersal mechanisms in invasive alien insects: Integration of spatial stochastic simulation and phenology models. *Ecological Modelling*, **221**, 2068-2075.

Carrasco, L.R., Mumford, J.D., MacLeod, A., Knight, J.D., & Baker, R.H.A. (2010c) Comprehensive bioeconomic modelling of multiple harmful non-indigenous species. *Ecological Economics*, **69**, 1303-1312.

Chandler, L.D. (2003) Corn rootworm areawide management program: United States Department of Agriculture-Agricultural Research Service. *Pest Management Science*, **59**, 605-608.

Chiang, H.C. (1973) Bionomics of the northern and western corn rootworms. *Annual Review of Entomology*, **18**, 47-72.

Ciosi, M., Miller, N.J., Kim, K.S., Giordano, R., Estoup, A., & Guillemaud, T. (2008) Invasion of Europe by the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera*: multiple transatlantic introductions with various reductions of genetic diversity. *Molecular Ecology*, **17**, 3614-3627.

Ciosi, M., Miller, N.J., Toepfer, S., Estoup, A., & Guillemaud, T. (2011) Stratified dispersal and increasing genetic variation during the invasion of Central Europe by the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera*. *Evolutionary Applications*, **4**, 54-70.

Ciosi, M., Toepfer, S., Li, H., Haye, T., Kuhlmann, U., Wang, H., Siegfried, B., & Guillemaud, T. (2009) European populations of *Diabrotica virgifera virgifera* are resistant to aldrin, but not to methyl-parathion. *Journal of Applied Entomology*, **133**, 307-314.

Coats, S.A., Mutchmor, J.A., & Tollefson, J.J. (1987) Regulation of migratory flight by juvenile hormone mimic and inhibitor in the western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **80**, 697-708.

Coats, S.A., Tollefson, J.J., & Mutchmor, J.A. (1986) Study of migratory flight in the western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, **15**, 620-625.

Crowder, D.W. & Onstad, D.W. (2005) Using a generational time-step model to simulate dynamics of adaptation to transgenic corn and crop rotation by western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, **98**, 518-533.

Crowder, D.W., Onstad, D.W., Gray, M.E., Pierce, C.M.F., Hager, A.G., Ratcliffe, S.T., & Steffey, K.L. (2005) Analysis of the dynamics of adaptation to transgenic corn and crop rotation by western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) using a daily time-step model. *Journal of Economic Entomology*, **98**, 534-551.

Cullen, E.M., Stute, J.K., Raymond, K.L., & Boyd, H.H. (2008) Farmers' Perspectives on IPM Field Scouting During a Period of Insect Pest Range Expansion: A Case Study of Variant Western Corn Rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) in Wisconsin. *American Entomologist*, **54**, 170-178.

Culy, M.D., Edwards, C.R., & Cornelius, J.R. (1992) Effect of Silk Feeding by Western Corn-Rootworm (Coleoptera, Chrysomelidae) on Yield and Quality of Inbred Corn in Seed Corn Production Fields. *Journal of Economic Entomology*, **85**, 2440-2446.

Czárán, T. (1998a). Populáció- és társulásdinamika térben és időben: Tömeg- és objektum-kölcsönhatási modellek. In A közösség-ökológia frontvonalai (ed. by G. Fekete), pp. 35-58. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Czárán, T. (1998b) Spatiotemporal models of population and community dynamics Chapman & Hall, London.

Darnell, S.J., Meinke, L.J., & Young, L.J. (2000) Influence of corn phenology on adult western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) distribution. *Environmental Entomology*, **29**, 587-595.

Dun, Z., Mitchell, P.D., & Agosti, M. (2010) Estimating *Diabrotica virgifera virgifera* damage functions with field trial data: applying an unbalanced nested error component model. *Journal of Applied Entomology*, **134**, 409-419.

Durrett, R. & Levin, S. (1994a) The Importance of Being Discrete (and Spatial). *Theoretical Population Biology*, **46**, 363-394.

Durrett, R. & Levin, S.A. (1994b) Stochastic Spatial Models: A User's Guide to Ecological Applications. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **343**, 329-350.

Dutang, C. & Savicky, P. (2012) randtoolbox: Generating and Testing Random Numbers. R package version 1.12.

Edwards, C.R., Barcic, J.I., Berberovic, H., Berger, H.K., Festic, H., Kiss, J., Princzinger, G., Schulten, G.G.M., & Vonica, I. (1999) Results of the 1997-1998 multi-country FAO activity on containment and control of the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte, in Central Europe. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, **34**, 373-386.

Edwards, C.R., Igrc Barcic, J., Berger, H.K., Festic, H., Kiss, J., Princzinger, G., Schulten, G.G.M., & Vonica, I. (1998) Overview of the FAO western corn rootworm management program for central Europe. *Pflanzenschutzberichte*, **57**, 3-14.

Edwards, C.R. & Kiss, J. (2012) Western Corn Rootworm Distribution Maps. URL: http://extension.entm.purdue.edu/wcr/

Edwards, C.R., Larry, W.B., & Turpin, F.T. (1994) Field crop insects, managing corn rootworms. Purdue University, Cooperative Extension Service, E-49, 1-6, West Lafayette.

EFSA Panel on Genetically Modified Organisms (2011) Scientific Opinion on application (EFSA-GMO-CZ-2008-54) for placing on the market of genetically modified insect resistant and herbicide tolerant maize MON 88017 for cultivation under Regulation (EC) No 1829/2003 from Monsanto. *EFSA Journal*, **9**, 2428-2580.

El Khishen, A.A., Bohn, M.O., Prischmann-Voldseth, D.A., Dashiell, K.E., French, B.W., & Hibbard, B.E. (2009) Native Resistance to Western Corn Rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) Larval Feeding: Characterization and Mechanisms. *Journal of Economic Entomology*, **102**, 2350-2359.

Elliott, N.C. & Hein, G.L. (1991) Population-Dynamics of the Western Corn-Rootworm - Formulation, Validation, and Analysis of a Simulation-Model. *Ecological Modelling*, **59**, 93-122.

Elliott, N.C., Sutter, G.R., Branson, T.F., & Fisher, J.R. (1989) Effect of population density of immatures on survival and development of the western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Entomological Science*, **24**, 209-213.

Environmental Protection Agency (2003) Biopesticides registration action document: event MON863 Bacillus thuringiensis Cry3Bb1 Corn.

Environmental Protection Agency (2012) Current & previously registered Section 3 PIP registrations. URL: http://www.epa.gov/pesticides/biopesticides/pips/pip_list.htm

European Commission (2003) Commission Decision 2003/766/EC of 24 October 2003 on Emergency Measures to Prevent the Spread within the Community Of *Diabrotica virgifera* Le Conte. *Official Journal of the European Union*, **2003/766/EC**.

European Commission (2006a) Commission Decision 2006/564/EC amending Decision 2003/766/EC of 17 August 2006 on emergency measures to prevent the spread within the Community of *Diabrotica virgifera*. *Official Journal of the European Union*, **2006/564/EC**.

European Commission (2006b) Commission Recommendation 2006/565/EC of 11 August 2006 on containment programmes to limit the further spread of *Diabrotica virgifera* Le Conte in Community areas where its presence is confirmed. *Official Journal of the European Union*, **2006/565/EC**.

European Commission (2012) Survey results for the presence of *Diabrotica virgifera* LeConte in the European Union in 2011. European Commission.

Fall, E.H. & Wesseler, J.H.H. (2007). Report on environmental and socio-economic analysis (WP 2 Task 3), Diabr-Act, (Diabr-Act - Harmonise the strategies for fighting *Diabrotica virgifera virgifera*). URL: http://diabract.vitamib.com/

Fall, E.H. & Wesseler, J.H.H. (2008). Practical compatibility and economic competitiveness of each biological control option with chemical control and with cultural control of WCR (WP 2 Task 3), Diabr-Act, (Diabr-Act - Harmonise the strategies for fighting *Diabrotica virgifera virgifera*). URL: http://diabract.vitamib.com/

Faraway, J.J. (2004) Linear Models with R Chapman & Hall/CRC.

Faraway, J.J. (2005) Extending the Linear Model with R: Generalized Linear, Mixed Effects and Nonparametric Regression Models Chapman & Hall/CRC.

Gassmann, A.J., Petzold-Maxwell, J.L., Keweshan, R.S., & Dunbar, M.W. (2011) Field-Evolved Resistance to Bt Maize by Western Corn Rootworm. *Plos One*, **6**, e22629.

Godfrey, L.D. & Turpin, F.T. (1983) Comparison of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adult populations and economic thresholds in first-year and continuous corn fields. *Journal of Economic Entomology*, **76**, 1028-1032.

Gray, M.E., Sappington, T.W., Miller, N.J., Moeser, J., & Bohn, M.O. (2009) Adaptation and Invasiveness of Western Corn Rootworm: Intensifying Research on a Worsening Pest. *Annual Review of Entomology*, **54**, 303-321.

Gray, M.E. & Tollefson, J.J. (1988) Influence of tillage systems on egg populations of western and northern corn rootworms (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **61**, 186-194.

Hein, G.L. & Tollefson, J.J. (1987) Model of the biotic potential of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adult populations, and its use in studying population dynamics. *Environmental Entomology*, **16**, 446-452.

Hemerik, L., Busstra, C., & Mols, P. (2004) Predicting the temperature-dependent natural population expansion of the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **111**, 59-69.

Hibbard, B.E., Higdon, M.L., Duran, D.P., Schweikert, Y.M., & Ellersieck, M.R. (2004) Role of egg density on establishment and plant-to-plant movement by western corn rootworm larvae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, **97**, 871-882.

Hibbard, B.E., Meihls, L.N., Ellersieck, M.R., & Onstad, D.W. (2010) Density-Dependent and Density-Independent Mortality of the Western Corn Rootworm: Impact on Dose Calculations of Rootworm-Resistant Bt Corn. *Journal of Economic Entomology*, **103**, 77-84.

Higgins, R., Brooks, L., & Sloderbeck, P.E. (1995) Insect Management for Corn in 1995 Cooperative Extension Service, Kansas State University.

Hintze, J.L. & Nelson, R.D. (1998) Violin Plots: A Box Plot-Density Trace Synergism. *The American Statistician*, **52**, 181-184.

Hornberger, G.M. & Spear, R.C. (1981) An approach to the preliminary analysis of environmental systems. *Journal of Environmental Management*, **12**, 7-18.

Igrc Barcic, J., Bazok, R., Edwards, C.R., & Kos, T. (2007) Western corn rootworm adult movement and possible egg laying in fields bordering maize. *Journal of Applied Entomology*, **131**, 400-405.

Ivezic, M., Raspudic, E., Brmez, M., Majic, I., Brkic, I., Tollefson, J.J., Bohn, M., Hibbard, B.E., & Simic, D. (2009) A review of resistance breeding options targeting western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte). *Agricultural and Forest Entomology*, **11**, 307-311.

Ivezic, M., Tollefson, J.J., Raspudic, E., Brkic, I., Brmez, M., & Hibbard, B.E. (2006) Evaluation of corn hybrids for tolerance to corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) larval feeding. *Cereal Research Communications*, **34**, 1101-1107.

Keszthelyi, S. (2005) Immigration of western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) adults into first year corn in Somogy county 2004. *Cereal Research Communications*, **33**, 747-754.

Kiss, J. (2005). WCR risk estimation for developing IPM in maize. FAO Report, FAO, Rome, Italy.

Kiss, J., Edwards, C.R., Berger, H.K., Cate, P., Cean, M., Cheek, S., Derron, J., Festic, H., Furlan, L., Igrc-Barcic, J., Ivanova, I., Lammers, W., Omelyuta, V., Princzinger, G., Reynaud, P., Sivcev, I., Sivicek, P., Urek, G., & Vahala, O. (2005a). Monitoring of western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) in Europe 1992-2003. In Western corn rootworm: ecology and management (ed. by S. Vidal, U. Kuhlmann & C.R. Edwards), pp. 29-39.

Kiss, J., Komaromi, J., Bayar, K., Edwards, C.R., & Hatala-Zseller, I. (2005b). Western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) and the crop rotation systems in Europe. In Western corn rootworm: ecology and management (ed. by S. Vidal, U. Kuhlmann & C.R. Edwards), pp. 189-220.

Knipling, E.F. (1979) The Basic Principles of Insect Population Suppression and Management United States Department of Agriculture, Wahington DC, USA.

Komáromi, J., Kiss, J., Tuska, T., & Pai, B. (2006) Comparison of western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) adult captures on pheromone-baited and visual traps during population build up. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, **41**, 305-315.

Krysan, J.L. & Miller, T.A. (1986) Methods for the study of pest Diabrotica Springer-Verlag, New-York.

Krysan, J.L. & Smith, R.F. (1987) Systematics of the virgifera species group of *Diabrotica* (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae). *Entomography*, **5**, 375-484.

Krügener, S., Baufeld, P., & Unger, J.-G. (2011) Modelling of population dynamics of the Western Corn Rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera*) – examination of various containment measures. *Journal für Kulturpflanzen*, **63**, 69-76.

KSH (2012) STADAT - Idősoros éves adatok - Mezőgazdaság.
URL: http://www.ksh.hu/stadat_eves_4_1

Kuhar, T.P. & Youngman, R.R. (1995) Sex ratio and sexual dimorphism in western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adults on yellow sticky traps in corn. *Environmental Entomology*, **24**, 1408-1413.

Lefko, S.A., Nowatzki, T.M., Thompson, S.D., Binning, R.R., Pascual, M.A., Peters, M.L., Simbro, E.J., & Stanley, B.H. (2008) Characterizing laboratory colonies of western corn rootworm (Coleoptera : Chrysomelidae) selected for survival on maize containing event DAS-59122-7. *Journal of Applied Entomology*, **132**, 189-204.

Levay, N., Toepfer, S., Kiss, J., & Terpo, I. (2008) Colonization of first year maize fields with *Diabrotica v. virgifera* adults from infested continuous maize fields. In International DiabrAct symposium on:"Western Corn Rootworm management in Europe: Future research and action needs" 25 - 29 May 2008 (ed. by S. Vidal), Göttingen, Germany.

Levine, E. & Oloumi-Sadeghi, H. (1991) Management of diabroticite rootworms in corn. *Annual Review of Entomology*, **36**, 229-255.

Levine, E., Spencer, J.L., Isard, S.A., Onstad, D.W., & Gray, M.E. (2002) Adaptation of the Western corn rootworm to crop rotation: evolution of a new strain in response to a management practice. *American Entomologist*, **48**, 94-107.

Meihls, L.N., Higdon, M.L., Ellersieck, M., & Hibbard, B.E. (2011) Selection for Resistance to mCry3A-Expressing Transgenic Corn in Western Corn Rootworm. *Journal of Economic Entomology*, **104**, 1045-1054.

Meihls, L.N., Higdon, M.L., Siegfried, B.D., Miller, N.J., Sappington, T.W., Ellersieck, M.R., Spencer, T.A., & Hibbard, B.E. (2008) Increased survival of western corn rootworm on

transgenic corn within three generations of on-plant greenhouse selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 19177-19182.

Meinke, L.J., Sappington, T.W., Onstad, D.W., Guillemaud, T., Miller, N.J., Komaromi, J., Levay, N., Furlan, L., Kiss, J., & Toth, F. (2009) Western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) population dynamics. *Agricultural and Forest Entomology*, **11**, 29-46.

Meinke, L.J., Siegfried, B.D., Wright, R.J., & Chandler, L.D. (1998) Adult susceptibility of Nebraska western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) populations to selected insecticides. *Journal of Economic Entomology*, **91**, 594-600.

Metcalf, R.L. (1983) Implications and prognosis of resistance to insecticides. *Pest Resistance to Pesticides*, 703-733.

Miller, N., Estoup, A., Toepfer, S., Bourguet, D., Lapchin, L., Derridj, S., Kim, K.S., Reynaud, P., Furlan, L., & Guillemaud, T. (2005) Multiple transatlantic introductions of the western corn rootworm. *Science (Washington)*, **310**, 992.

Miller, N. & Guillemaud, T. (2005) Population genetic studies of *Diabrotica virgifera virgifera* in the USA and Europe. In XI IWGO Diabrotica Subgroup meeting, Bratislava, Slovakia.

Mitchell, P.D. & Riedell, W.E. (2001) Stochastic Dynamic Population Model for Northern Corn Rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, **94**, 599-608.

Moeser, J. & Hibbard, B.E. (2005). A synopsis of the nutritional ecology of larvae and adults of *Diabrotica virgifera virgifera* (LeConte) in the new and old world - nouvelle cuisine for the invasive maize pest *Diabrotica virgifera virgifera* in Europe? In Western corn rootworm: ecology and management (ed. by S. Vidal, U. Kuhlmann & C.R. Edwards), pp. 41-65.

Monfreda, C., Ramankutty, N., & Foley, J.A. (2008) Farming the planet: 2. Geographic distribution of crop areas, yields, physiological types, and net primary production in the year 2000. *Global Biogeochemical Cycles*, **22**, GB1022.

Mooney, E. & Turpin, F.T. (1976) ROWSIM:a GASP IV based rootworm simulator. In Research Bulletin 938, Purdue Agriculture Experiment Station West Lafayette, IN, USA.

Naranjo, S.E. (1990) Comparative flight behavior of *Diabrotica virgifera virgifera* and *Diabrotica barberi* in the laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **55**, 79-90.

Naranjo, S.E. (1991) Movement of corn rootworm beetles, *Diabrotica spp.* (Coleoptera: Chrysomelidae), at cornfield boundaries in relation to sex, reproductive status, and crop phenology. *Environmental Entomology*, **20**, 230-240.

Naranjo, S.E. (1994) Flight Orientation of *Diabrotica virgifera virgifera* and *D. barberi* (Coleoptera, Chrysomelidae) at Habitat Interfaces. *Annals of the Entomological Society of America*, **87**, 383-394.

Naranjo, S.E. & Sawyer, A.J. (1989a) A simulation model of northern corn rootworm, *Diabrotica barberi* Smith and Lawrence (Coleoptera: Chrysomelidae), population dynamics and oviposition: significance of host plant phenology. *Canadian Entomologist*, **121**, 169-191.

Naranjo, S.E. & Sawyer, A.J. (1989b) Analysis of a simulation model of northern corn rootworm, *Diabrotica barberi* Smith and Lawrence (Coleoptera: Chrysomelidae), dynamics in field corn with implications for population management. *Canadian Entomologist*, **121**, 193-208.

Nowatzki, T.M., Tollefson, J.J., & Calvin, D.D. (2002) Development and validation of models for predicting the seasonal emergence of corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) beetles in Iowa. *Environmental Entomology*, **31**, 864-873.

O'Rourke, M.E. & Jones, L.E. (2011) Analysis of landscape-scale insect pest dynamics and pesticide use: an empirical and modeling study. *Ecological Applications*, **21**, 3199-3210.

Onstad, D.W., Guse, C.A., Spencer, J.L., Levine, E., & Gray, M.E. (2001a) Modeling the dynamics of adaptation to transgenic corn by western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, **94**, 529-540.

Onstad, D.W., Hibbard, B.E., Clark, T.L., Crowder, D.W., & Carter, K.G. (2006) Analysis of density-dependent survival of *Diabrotica* (Coleoptera : Chrysomelidae) in cornfields. *Environmental Entomology*, **35**, 1272-1278.

Onstad, D.W., Joselyn, M.G., Isard, S.A., Levine, E., Spencer, J.L., Bledsoe, L.W., Edwards, C.R., Di Fonzo, C.D., & Willson, H. (1999) Modeling the spread of western corn rootworm (Coleoptera : Chrysomelidae) populations adapting to soybean-corn rotation. *Environmental Entomology*, **28**, 188-194.

Onstad, D.W. & Meinke, L.J. (2010) Modeling Evolution of *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae) to Transgenic Corn With Two Insecticidal Traits. *Journal of Economic Entomology*, **103**, 849-860.

Onstad, D.W., Mitchell, P.D., Hurley, T.M., Lundgren, J.G., Porter, R.P., Krupke, C.H., Spencer, J.L., Difonzo, C.D., Baute, T.S., Hellmich, R.L., Buschman, L.L., Hutchison, W.D., & Tooker, J.F. (2011) Seeds of Change: Corn Seed Mixtures for Resistance Management and Integrated Pest Management. *Journal of Economic Entomology*, **104**, 343-352.

Onstad, D.W., Spencer, J.L., Guse, C.A., Levine, E., & Isard, S.A. (2001b) Modeling evolution of behavioral resistance by an insect to crop rotation. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **100**, 195-201.

Pan, Z.Q., Onstad, D.W., Nowatzki, T.M., Stanley, B.H., Meinke, L.J., & Flexner, J.L. (2011) Western Corn Rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) Dispersal and Adaptation to Single-Toxin Transgenic Corn Deployed With Block or Blended Refuge. *Environmental Entomology*, **40**, 964-978.

Papp Komáromi, J. (2008) A vetésváltás hatása az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) populáció egyedszámváltozására Dél-Magyarországon. Doktori értekezés Szent István Egyetem, Gödöllő.

Park, Y.L. & Tollefson, J.J. (2006) Spatio-temporal dynamics of corn rootworm, *Diabrotica* spp., adults and their spatial association with environment. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **120**, 105-112.

Pásztor, E. & Oborny, B. (2007) Ökológia Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest, Hungary.

Pilz, C., Keller, S., Kuhlmann, U., & Toepfer, S. (2009) Comparative efficacy assessment of fungi, nematodes and insecticides to control western corn rootworm larvae in maize. *Biocontrol*, **54**, 671-684.

Pilz, C., Wegensteiner, R., & Keller, S. (2008) Natural occurrence of insect pathogenic fungi and insect parasitic nematodes in *Diabrotica virgifera virgifera* populations. *Biocontrol*, **53**, 353-359.

Prinzinger, G. (1996) Monitoring of western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) in Hungary 1995. *IWGO Newsletter*, **16**, 7-11.

Quiring, D.T. & Timmins, P.R. (1990) Influence of reproductive ecology on feasibility of mass trapping *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Applied Ecology*, **27**, 965-982.

R Development Core Team (2011) *R: A language and environment for statistical computing.*, Version 2.14.1. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL: http://www.R-project.org/

Ramankutty, N., Evan, A.T., Monfreda, C., & Foley, J.A. (2008) Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. *Global Biogeochemical Cycles*, **22**, GB 1003.

Reiczigel, J., Harnos, A., & Solymosi, N. (2007) Biostatistics for non statisticians Pars Ltd., Nagykovácsi, Hungary.

Ripka, G. (2008) Egy állandósult, de nem megoldhatatlan növényvédelmi gond: az amerikai kukoricabogár. *Gyakorlati agrofórum*, 64-66.

Ripka, G., Princzinger, G., Zseller Hatala, I., Vasas, L., Toth, B., Kiss, J., & Edwards, C.R. (1999) Recent data to the distribution of western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) in Hungary. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, **34**, 387-392.

Rockwood, L.L. (2006) Introduction to Population Ecology Wiley-Blackwell.

Saltelli, A., Annoni, P., Azzini, I., Campolongo, F., Ratto, M., & Tarantola, S. (2010) Variance based sensitivity analysis of model output. Design and estimator for the total sensitivity index. *Computer Physics Communications*, **181**, 259-270.

Saltelli, A., Chan, K., & Scott, E.M. (2008a) Sensitivity Analysis John Wiley & Sons, Chichester, West Sussex, UK.

Saltelli, A., Ratto, M., Andres, T., Campolongo, F., Cariboni, J., Gatelli, D., Saisana, M., & Taratola, S. (2008b) Global Sensitivity Analysis. The Primer John Wiley & Sons Ltd, Chichester, West Sussex, UK.

Saltelli, A., Tarantola, S., Campolongo, F., & Ratto, M. (2004) Sensitivity Analysis in Practice: A Guide to Assessing Scientific Models. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, West Sussex, UK.

Sappington, T.W., Siegfried, B.D., & Guillemaud, T. (2006) Coordinated *Diabrotica* Genetics Research: Accelerating Progress on an Urgent Insect Pest Problem. *American Entomologist*, **52**, 90-97.

Short, D.E. & Hill, R.E. (1972) Adult emergence, ovarian development and oviposition sequence of the Western Corn Rootworm in Nebraska. *Journal of Economic Entomology*, **65**, 685-689.

Siegfried, B.D., Meinke, L.J., Srinivas, P., Scharf, M.E., Nowatzki, T.J., Zhou, X., & Chandler, L.D. (2004) Monitoring western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) susceptibility to carbaryl and cucurbitacin baits in the areawide management pilot program. *Journal of Economic Entomology*, **97**, 1726-1733.

Sivcev, I., Manojlovic, B., Baca, F., Sekulic, R., Camprag, D., & Keresi, T. (1996) Occurrence of *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte in Yugoslavia in 1995, *IWGO Newsletter,* **16**, 20-25.

Sivcev, I., Manojlovic, B., Krnjajic, S., Dimic, N., Draganic, M., Baca, F., Kaitovic, Z., Sekulic, R., & Keresi, T. (1994) Distribution and harmfulness of *Diabrotica virgifera* LeConte (Coleoptera, Chrysomelidae), a new maize pest in Yugoslavia. *Zastita Bilja*, **45**, 19-26.

Sivcev, I., Stankovic, S., Kostic, M., Lakic, N., & Popovic, Z. (2009) Population density of *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte beetles in Serbian first year and continuous maize fields. *Journal of Applied Entomology*, **133**, 430-437.

Spencer, J.L., Hibbard, B.E., Moeser, J., & Onstad, D.W. (2009) Behaviour and ecology of the western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte). *Agricultural and Forest Entomology*, **11**, 9-27.

Spencer, J.L., Isard, S.A., & Levine, E. (1999) Western corn rootworm injury in first year corn: What's new? In Illinois Crop Protection Technology Conference, pp. 73-81, University of Illinois at Urbana-Champaign.

Spencer, J.L., Levine, E., & Isard, S.A. (1997) Corn rootworm injury to first-year corn: New research findings. In Illinois Agricultural Pesticides Conference, pp. 73-81, University of Illinois at Urbana-Champaign.

Spencer, J.L., Levine, E., Isard, S.A., & Mabry, T.R. (2005). Movement, dispersal and behaviour of western corn rootworm adults in rotated maize and soybean fields. In Western corn rootworm: ecology and management (ed. by S. Vidal, U. Kuhlmann & C.R. Edwards), pp. 121-144.

Spike, B.P. & Tollefson, J.J. (1989) Relationship of root ratings, root size, and root regrowth to yield of corn injured by western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, **82**, 1760-1763.

Staetz, C.A., Ball, H.J., & Carlson, S.D. (1976) Antennal morphology of *Diabrotica virgifera* adults (Coleoptera: Chrysomelidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **69**, 695-698.

Stamm, D.E., Mayo, Z.B., Campbell, J.B., Witkowski, J.F., Andersen, L.W., & Kozub, R. (1985) Western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) beetle counts as a means of making larval control recommendations in Nebraska. *Journal of Economic Entomology*, **78**, 794-798.

Storer, N.P. (2003) A spatially explicit model simulating western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) adaptation to insect-resistant maize. *Journal of Economic Entomology*, **96**, 1530-1547.

Sutter, G.R., Branson, T.F., Fisher, J.R., & Elliott, N.C. (1991) Effect of Insecticides on Survival, Development, Fecundity, and Sex-Ratio in Controlled Infestations of Western Corn-Rootworm (Coleoptera, Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, **84**, 1905-1912.

Szalai, M. (2007) Az amerikai kukoricabogár (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) populációdinamikájának modellezése. Diplomadolgozat, Szent István Egyetem, Gödöllő.

Szalai, M., Kőszegi, J., Toepfer, S., & Kiss, J. (2011a) Colonisation of First-year Maize Fields by Western Corn Rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) from Adjacent Infested Maize Fields. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, **46**, 213-223.

Szalai, M., Komaromi, J.P., Bazok, R., Barcic, J.I., Kiss, J., & Toepfer, S. (2011b) Generational growth rate estimates of *Diabrotica virgifera virgifera* populations (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Pest Science*, **84**, 133-142.

Szalai, M., Levay, N., Toepfer, S., & Kiss, J. (2009) How to develop discrete spatiotemporal population models for the western corn rootworm at landscape level. In 23rd IWGO Conference, 5–8 April, 2009, Vol. Vol 29, pp. 32-33. IWGO Newsletter, Munich, Germany.

Szalai, M., Lévay, N., Papp Komáromi, J., Toepfer, S., & Kiss, J. (2010) Az amerikai kukoricabogár populációjának térség szintû szabályozása: egy sejtautomata modell és szimuláció. *Növényvédelem*, **46**, 417-424.

Szell, E., Zseller, I., Ripka, G., Kiss, J., & Princzinger, G. (2005) Strategies for controlling western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera*). *Acta Agronomica Hungarica*, **53**, 71-79.

Tabashnik, B.E. & Gould, F. (2012) Delaying Corn Rootworm Resistance to Bt Corn. *Journal of Economic Entomology*, **105**, 767-776.

Tanner, J.T. (1966) Effects of Population Density on Growth Rates of Animal Populations. *Ecology*, **47**, 733-745.

The Maxima Development Team. (2012) *Maxima, a Computer Algebra System*, Version 5.27.0. URL: http://maxima.sourceforge.net/

Toepfer, S., Burger, R., Ehlers, R.U., Peters, A., & Kuhlmann, U. (2010a) Controlling western corn rootworm larvae with entomopathogenic nematodes: effect of application techniques on plant-scale efficacy. *Journal of Applied Entomology*, **134**, 467-480.

Toepfer, S., Ellsbury, M.M., Eschen, R., & Kuhlmann, U. (2007) Spatial clustering of *Diabrotica virgifera virgifera* and *Agriotes ustulatus* in small-scale maize fields without topographic relief drift. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **124**, 61-75.

Toepfer, S., Haye, T., Erlandson, M., Goettel, M., Lundgren, J.G., Kleespies, R.G., Weber, D.C., Walsh, G.C., Peters, A., Ehlers, R.U., Strasser, H., Moore, D., Keller, S., Vidal, S., & Kuhlmann, U. (2009) A review of the natural enemies of beetles in the subtribe Diabroticina (Coleoptera: Chrysomelidae): implications for sustainable pest management. *Biocontrol Science and Technology*, **19**, 1-65.

Toepfer, S. & Kuhlmann, U. (2005). Natural mortality factors acting on western corn rootworm populations: a comparison between the United States and Central Europe. In Western corn rootworm: ecology and management (ed. by S. Vidal, U. Kuhlmann & C.R. Edwards), pp. 95-119.

Toepfer, S. & Kuhlmann, U. (2006) Constructing life-tables for the invasive maize pest *Diabrotica virgifera virgifera* (Col.; Chrysomelidae) in Europe. *Journal of Applied Entomology*, **130**, 193-205.

Toepfer, S., Kurtz, B., & Kuhlmann, U. (2010b) Influence of soil on the efficacy of entomopathogenic nematodes in reducing *Diabrotica virgifera virgifera* in maize. *Journal of Pest Science*, **83**, 257-264.

Toepfer, S., Levay, N., & Kiss, J. (2006) Adult movements of newly introduced alien *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera : Chrysomelidae) from non-host habitats. *IWGO-Newsletter*, **31**, 40.

Toepfer, S., Zellner, M., & Kuhlmann, U. (2011) Oviposition of Diabrotica in non-maize crops and implications on crop rotation. *Bulletin of Entomological Research*, **96**, 327-335.

Tuska, T., Kiss, J., Edwards, C.R., Szabo, Z., Ondrusz, I., Miskucza, P., & Garai, A. (2002) Determination of economic threshold for silk feeding by western corn rootworm (*Diabrotica virgifera virgifera* LeConte) adults in seed corn. *Növényvédelem*, **38**, 505-511.

Tuska, T., Kiss, J., Edwards, C.R., Szabó, Z., Ondrusz, I., Miskucza, P., & Garai, A. (2001) Effect of silk feeding by Western Corn Rootworm adults on yield and quality of seed corn. *Proceedings of XXI IWGO Conference, Legnaro, Italia,* 107-113.

van Rozen, K. & Ester, A. (2010) Chemical control of *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte. *Journal of Applied Entomology*, **134**, 376-384.

Vanwoerkom, G.J., Turpin, F.T., & Barrett, J.R., Jr. (1983) Wind effect on western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) flight behavior. *Environmental Entomology*, **12**, 196-200.

Verzani, J. (2009) *UsingR: Data sets for the text "Using R for Introductory Statistics"*, Version 0.1-12.

Vodopivec, A. (2012) *wxMaxima*, Version 12.04.0. URL: http://andrejv.github.com/wxmaxima/

Vörös, G. (2002) Six years' history of western corn rootworm in county Tolna. *Növényvédelem*, **38**, 547-550.

Weiss, M.J. & Mayo, Z.B. (1983) Potential of corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) larval counts to estimate larval populations to make control decisions. *Journal of Economic Entomology*, **76**, 158-161.

Weiss, M.J., Seevers, K.P., & Mayo, Z.B. (1985) Influence of western corn rootworm larval densities and damage on corn rootworm survival, developmental time, size and sex ratio (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **58**, 397-402.

Wesseler, J. & Fall, E.H. (2010) Potential damage costs of *Diabrotica virgifera virgifera* infestation in Europe - the 'no control' scenario. *Journal of Applied Entomology*, **134**, 385-394.

Wikipedia (2012a) Chebyshev distance, URL: http://en.wikipedia.org/wiki/Chebyshev_distance, letöltve: 2012. június 25.

Wikipedia (2012b) Sobol sequence, URL: http://en.wikipedia.org/wiki/ Sobol_sequence, letöltve: 2012. június 2.

Wikipedia (2012c) Surrogate model, URL: http://en.wikipedia.org/wiki/ Surrogate_model, letöltve: 2012. június 2.

Wikipedia (2012d) Taxicab geometry, URL: http://en.wikipedia.org/wiki/Taxicab_geometry, letöltve: 2012. június 21.

Willson, H.R. (1992). Scouting and Thresholds in Insect Control, Corn Rootworm. In Insect Control Guide, pp. 36-37. Meister Publishing Company, Willoghby, OH.

Wilson, H.R. & Eisley, J.B. (1993) Evaluation of soil insecticides on first year and continuous corn in Ohio, 1992. In Insecticide and acaricide tests 18, pp. 213.

Zhou, X.G., Scharf, M.E., Meinke, L.J., Chandler, L.D., & Siegfried, B.D. (2003) Characterization of general esterases from methyl parathion-resistant and -susceptible populations of western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Economic Entomology*, **96**, 1855-1863.

Zseller Hatala, I., Hegyi, T., Ripka, G., Toth, B., Vasas, L., & Voros, G. (2006) Experiences of several years of control of western corn rootworm larvae in Hungary. In 22nd IOBC IWGO Conference, pp. 61. IOBC, Vienna, Austria.

9.2 A modellezett agrártáj paramétereit határoló feltételek

I. Annak a valószínűsége, hogy egy táblába elsőéves kukorica lesz (E→R):p_E. Ez a valószínűség nem lehet nagyobb, mint 1.

$$1 \geq p_E$$
$$1 \geq \frac{a(1-b)}{1-a}$$
$$1-a \geq a(1-b)$$
$$1 \geq a(2-b)$$
$$\frac{1}{a} \geq 2-b$$
$$b \geq 2-\frac{1}{a}$$

II. Az előző feltételhez hasonlóan p_F sem lehet nagyobb, mint 1.

$$1 \geq p_F$$
$$1 \geq \frac{1-p_C}{\frac{1}{b}-1}$$

Behelyettesítve p_C képletét és bevezetve: $B = \frac{1}{b} - 1$, ekkor ($B \geq 0$)

$$1 \geq \frac{1-\frac{1}{QB+1}}{B}$$
$$B \geq 1-\frac{1}{QB+1}$$
$$1-B \leq \frac{1}{QB+1}$$
$$QB+1-QB^2-B \leq 1$$
$$B(Q-QB-1) \leq 0$$
$$Q-QB-1 \leq 0$$
$$-B \leq \frac{1-Q}{Q}$$
$$1-\frac{1}{b} \leq \frac{1}{Q}-1$$
$$1-\frac{1}{b} \leq \frac{1}{Q}-1$$
$$\frac{1}{b} \geq 2-\frac{1}{Q}$$
$$b \leq \frac{Q}{2Q-1}$$

9.3 Cellafrissítési egyenletek megoldásai

A vetésváltási szabályozás bevezetésével, azaz amikor legfeljebb 3, 4 vagy 5 egymást követő évig lehet egy adott táblán kukoricát termeszteni, a p_D valószínűség kiszámításához a következő képleteket kaptam:

$$p_D^2 + p_D - A = 0 \quad (1)$$

$$p_D^3 + p_D^2 + p_D - A = 0 \quad (2)$$

$$p_D^4 + p_D^3 + p_D^2 + p_D - A = 0 \quad (3)$$

A megoldások rendre (az egyszerűség kedvéért p_D jele legyen p), a kimenet a Maxima programmal (v 5.27.0, The Maxima Development Team, 2012; wxMaxima garfikus interfésszel: v12.04.0, Andrej Vodopivec, 2012) készült:

(1) két gyök:

$$[p=-\frac{\sqrt{4\,A+1}+1}{2},\ p=\frac{\sqrt{4\,A+1}-1}{2}]$$

(2) három gyök:

$$[p=\left(-\frac{\sqrt{3}\,\%i}{2}-\frac{1}{2}\right)\left(\frac{\sqrt{27\,A^2+14\,A+3}}{2\,3^{3/2}}+\frac{27\,A+7}{54}\right)^{1/3}-\frac{2\left(\frac{\sqrt{3}\,\%i}{2}-\frac{1}{2}\right)}{9\left(\frac{\sqrt{27\,A^2+14\,A+3}}{2\,3^{3/2}}+\frac{27\,A+7}{54}\right)^{1/3}}-\frac{1}{3},\ p=\left(\frac{\sqrt{3}\,\%i}{2}-\frac{1}{2}\right)\left(\frac{\sqrt{27\,A^2+14\,A+3}}{2\,3^{3/2}}+\frac{27\,A+7}{54}\right)^{1/3}-\frac{2\left(-\frac{\sqrt{3}\,\%i}{2}-\frac{1}{2}\right)}{9\left(\frac{\sqrt{27\,A^2+14\,A+3}}{2\,3^{3/2}}+\frac{27\,A+7}{54}\right)^{1/3}}-\frac{1}{3},\ p=\left(\frac{\sqrt{27\,A^2+14\,A+3}}{2\,3^{3/2}}+\frac{27\,A+7}{54}\right)^{1/3}-\frac{2}{9\left(\frac{\sqrt{27\,A^2+14\,A+3}}{2\,3^{3/2}}+\frac{27\,A+7}{54}\right)^{1/3}}-\frac{1}{3}]$$

(3) négy gyök:

(%o1) $[p=-\mathrm{sqrt}($

$$\frac{15}{2\sqrt{\frac{36\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{2/3}-15\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}-48A-8}{\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}}}}-\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}+\frac{12A+2}{9\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}}-\frac{5}{6}\Bigg)/2-\frac{\sqrt{\frac{36\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{2/3}-15\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}-48A-8}{\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}}}}{12}-\frac{1}{4},p=\mathrm{sqrt}$$

$$\frac{15}{2\sqrt{\frac{36\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{2/3}-15\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}-48A-8}{\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}}}}-\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}+\frac{12A+2}{9\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}}-\frac{5}{6}\Bigg)/2-\frac{\sqrt{\frac{36\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{2/3}-15\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}-48A-8}{\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}}}}{12}-\frac{1}{4},p=-$$

$$\mathrm{sqrt}\Bigg(-\frac{15}{2\sqrt{\frac{36\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{2/3}-15\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}-48A-8}{\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}}}}-\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}+\frac{12A+2}{9\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}}-\frac{5}{6}\Bigg)/2+\frac{\sqrt{\frac{36\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{2/3}-15\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}-48A-8}{\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}}}}{12}-\frac{1}{4},p=\mathrm{sqrt}$$

$$-\frac{15}{2\sqrt{\frac{36\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{2/3}-15\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}-48A-8}{\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}}}}-\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}+\frac{12A+2}{9\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}}-\frac{5}{6}\Bigg)/2+\frac{\sqrt{\frac{36\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{2/3}-15\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}-48A-8}{\left(\frac{\sqrt{256A^3+203A^2+88A+16}}{2\,3^{3/2}}+\frac{45A+20}{54}\right)^{1/3}}}}{12}-\frac{1}{4}]$$

9.4 Extra vetésváltási szabályozás kódja

Az olyan vetésváltási szabályozás kódja, melyben egy adott táblán legfeljebb két egymás utáni évben lehet kukoricát termeszteni.

```
terep.max2yr=function(n,a,b,evmax)
{
pE=a*(1-b)/(1-a)
pF=b/(1-b)
  terepek=list()
   terepek[[1]]=matrix(sample(0:2,n^2,replace=T,prob=c(1-a,a*(1-b),a*b)),n,n)

 for (ev in 2:evmax)
  {terepek[[ev]]=matrix(evmax+2,n,n)}

  for (ev in 2:evmax)
  {  R=matrix(runif(n^2),n,n)
   terepek[[ev]][terepek[[ev-1]]>1]=0
   terepek[[ev]][terepek[[ev-1]]==1]=(terepek[[ev-1]][terepek[[ev-1]]==1]+1)*(R[terepek[[ev-1]]==1]<pF)
   terepek[[ev]][terepek[[ev-1]]==0]=(terepek[[ev-1]][terepek[[ev-1]]==0]+1)*(R[terepek[[ev-1]]==0]<pE)
  }
return(terepek)
}

Dvv.max2yr=function(n,a,b,Q,evmax,fieldsize,tl,pop0arany,sd_kezdet,grA,grB,grAdens,grBdens,gr_sd,
adultrange,El_min_dens,El_max_dens,El_min,El_max,El_sd,evjarat_szel,policy)
{
run=0
pE=(a*(1-b))/(1-a)
pF=b/(1-b)

  if(pF>=0&pF<=1&pE>=0&pE<=1)  {run=1}

if (run==0)
  {risk=riskD=riskR=rep(NA,evmax)}
else
{

El_slope=(El_max-El_min)/(El_max_dens-El_min_dens)
gr_slope=(grB-grA)/(grBdens-grAdens)

risk=numeric(evmax)#
riskR=riskD=numeric(evmax)


  terep=terep.max2yr(n,a,b,evmax)

 maxszomsz=max(1,round(adultrange/sqrt(fieldsize*10000))) # fieldsize is in hectares
```

```
fel=matrix(0,maxszomsz,n)
le=bal=jobb=fel
   for (k in 1:maxszomsz)
   {
     fel[k,]=c((n-k+1):n,1:(n-k))
     le[k,]=c((k+1):n,1:k)
   }
 bal=fel;jobb=le

 pop0=tl*pop0arany
 pop=(terep[[1]]>1)*rnorm(n*n,pop0,sd_kezdet*pop0)
 pop=pop*(pop>0)


 for (ev in 1:evmax)
 {

    kuk=(terep[[ev]]>0)
    monkuk=(terep[[ev]]>1)
    El=El_adag=Be=matrix(0,n,n)
    riskcount=0
    riskcountR=riskcountD=0
    evjarat=runif(1,1-evjarat_szel,1+evjarat_szel)

          if(ev>1)
          {
          pop=monkuk*pop
           if(sum(pop)>0)
           {
             popH=as.vector(pop[pop!=0],mode='numeric')
             popH=popH*pmin(grA,pmax(grB,gr_slope*(popH-grAdens)+grA))*evjarat*rnorm(length(popH),1,gr_sd)
             popH=popH*(popH>0)
             pop[pop!=0]=popH
           }
          }

    for (j in 1:n)
    {
        for (i in 1:n)
        {

         if (monkuk[i,j]==T)
         {
         szomsz=numeric(maxszomsz)
           szomsz[1]=sum(kuk[c(fel[1,i],i,le[1,i]),c(bal[1,j],j,jobb[1,j])])-1
          if (maxszomsz>1)
          {
          for (sz in 2:maxszomsz)
          {
            szomsz[sz]=sum(kuk[c(fel[sz:1,i],i,le[1:sz,i]),
                    c(bal[sz:1,j],j,jobb[1:sz,j])])-sum(szomsz[1:(sz-1)])-1
          }
          }

            if (sum(szomsz)>0)
```

```
            {
              El[i,j]=min(El_max,max(El_min,El_slope*(pop[i,j]-El_min_dens)+El_min))*pop[i,j]
              El[i,j]=El[i,j]*rnorm(1,1,El_sd)
              El[i,j]=min(max(El[i,j],0),pop[i,j])
            El_adag[i,j]=El[i,j]/sum(szomsz*(maxszomsz:1))
            }
          }
        }
    }
    for (j in 1:n)
    {
        for (i in 1:n)
        {
         if (kuk[i,j]==T)
         {
         BE=numeric(maxszomsz)
         BE[1]=sum(El_adag[c(fel[1,i],i,le[1,i]),c(jobb[1,j],j,bal[1,j])])-El_adag[i,j]
          if (maxszomsz>1)
          {
          for (sz in 2:maxszomsz)
          {
            BE[sz]=sum(El_adag[c(fel[sz:1,i],i,le[1:sz,i]),
                    c(bal[sz:1,j],j,jobb[1:sz,j])])-sum(BE[1:(sz-1)])-El_adag[i,j]
          }
          }

         Be[i,j]=sum(BE*(maxszomsz:1))
         }
        }
    }
   pop=pop+Be-El
   riskcount=sum(pop>tl)
   riskcountD=sum((pop>tl)*monkuk)
   riskcountR=riskcount-riskcountD
   if ((sum(kuk)-sum(monkuk))>0)
   {riskR[ev]=riskcountR/(sum(kuk)-sum(monkuk))}
   if (sum(monkuk)>0)
   {riskD[ev]=riskcountD/sum(monkuk)}
   if (sum(kuk)>0)
   {risk[ev]=riskcount/sum(kuk)}
  }
}
 return(list(mean(risk[2:evmax]),mean(riskR[2:evmax]),mean(riskD[2:evmax]))) #,pop,kuk,monkuk
}
```

9.5 Érzékenységvizsgálat kódja

Három részből állt az érzékenységvizsgálat (lásd 4.3 fejezet):

1. A bemeneti paraméterek futtatási értékeit Szobol-szekvencia [1024,42] alapján meghatároztam és 3 fájlba mentettem.
2. A modellt futtattam az összes bemeneti paraméter kombináció mellett
3. A kimenet varianciája alapján meghatároztam az érzékenységi indexeket

1.

```
library(randtoolbox)
   input.factors.table=read.csv2('input_factors_table.csv')
N=2^10
dimen=20

MIN=c(0,input.factors.table[,2])
MAX=c(0.65,input.factors.table[,4])

AB=sobol(N,dim=dimen*2+2)
 A=AB[,3:(dimen+2)]
 B=AB[,(dimen+3):(2*dimen+2)]

 Ab=array(dim=c(N,dimen,dimen))
  for (i in 1:dimen)
  {Ab[,,i]=A
  Ab[,i,i]=B[,i]}

for (i in 1:(dimen-1))
{
  A[,i]=A[,i]*(MAX[i]-MIN[i])+MIN[i]
  B[,i]=B[,i]*(MAX[i]-MIN[i])+MIN[i]
  Ab[,i,]=Ab[,i,]*(MAX[i]-MIN[i])+MIN[i]
}
 A[,dimen]=floor(4*A[,dimen])
 B[,dimen]=floor(4*B[,dimen])
 Ab[,dimen,]=floor(4*Ab[,dimen,])


A=data.frame(A)
  names(A)=c('b','a','Q','fieldsize','adultrange','tl','pop0arany','sd_kezdet','grA','grB',
 'grAdens','grBdens','gr_sd','El_min_dens','El_max_dens','El_min','El_max','El_sd','evjarat_szel','policy')
B=data.frame(B)
  names(B)=c('b','a','Q','fieldsize','adultrange','tl','pop0arany','sd_kezdet','grA','grB',
 'grAdens','grBdens','gr_sd','El_min_dens','El_max_dens','El_min','El_max','El_sd','evjarat_szel','policy')

  write.csv2(A,'sobolSA_A.csv',row.names=F)
  write.csv2(B,'sobolSA_B.csv',row.names=F)
```

```
Ab1=data.frame(Ab[,,1])
  for (i in 2:dimen)
  {
   Ab1=rbind(Ab1,data.frame(Ab[,,i]))
  }
  names(Ab1)=c('b','a','Q','fieldsize','adultrange','tl','pop0arany','sd_kezdet','grA','grB',
 'grAdens','grBdens','gr_sd','El_min_dens','El_max_dens','El_min','El_max','El_sd','evjarat_szel','policy')

  write.csv2(Ab1,'sobolSA_Ab.csv',row.names=F)
```

2.

```
X1=Sys.time()
source('Dvv_structure_2011_02_07.r')
A=read.csv2('sobolSA_A.csv')

n=100
evmax=10  # fixed
N=length(A[,1])
y0=yF=yC=numeric(N)

for (i in 1:N)
{
inputs=as.numeric(A[i,])
 b=inputs[1];a=inputs[2];Q=inputs[3];fieldsize=inputs[4];adultrange=inputs[5];
 tl=inputs[6];pop0arany=inputs[7];sd_kezdet=inputs[8];grA=inputs[9];grB=inputs[10];
 grAdens=inputs[11];grBdens=inputs[12];gr_sd=inputs[13];
 El_min_dens=inputs[14];El_max_dens=inputs[15];El_min=inputs[16];
 El_max=inputs[17];El_sd=inputs[18];evjarat_szel=inputs[19];policy=inputs[20]

 rundvv=Dvv(n,a,b,Q,evmax,fieldsize,tl,pop0arany,sd_kezdet,grA,grB,grAdens,grBdens,gr_sd,
 adultrange,El_min_dens,El_max_dens,El_min,El_max,El_sd,evjarat_szel,policy)
   y0[i]=rundvv[[1]]
   yF[i]=rundvv[[2]]
   yC[i]=rundvv[[3]]
}
A=cbind(A,y0,yF,yC)
A=data.frame(A)
  names(A)=c('b','a','Q','fieldsize','adultrange','tl','pop0arany','sd_kezdet','grA','grB',
 'grAdens','grBdens','gr_sd','El_min_dens','El_max_dens','El_min','El_max','El_sd','evjarat_szel','policy',
 'risk0','riskF','riskC')

write.csv2(A,'sobol_results_A.csv',row.names=F)
X2=Sys.time();X2-X1

X1=Sys.time()
B=read.csv2('sobolSA_B.csv')

N=length(B[,1])
y0=yF=yC=numeric(N)
```

```
for (i in 1:N)
{
inputs=as.numeric(B[i,])
 b=inputs[1];a=inputs[2];Q=inputs[3];fieldsize=inputs[4];adultrange=inputs[5];
 tl=inputs[6];pop0arany=inputs[7];sd_kezdet=inputs[8];grA=inputs[9];grB=inputs[10];
 grAdens=inputs[11];grBdens=inputs[12];gr_sd=inputs[13];
 El_min_dens=inputs[14];El_max_dens=inputs[15];El_min=inputs[16];
 El_max=inputs[17];El_sd=inputs[18];evjarat_szel=inputs[19];policy=inputs[20]

 rundvv=Dvv(n,a,b,Q,evmax,fieldsize,tl,pop0arany,sd_kezdet,grA,grB,grAdens,grBdens,gr_sd,
 adultrange,El_min_dens,El_max_dens,El_min,El_max,El_sd,evjarat_szel,policy)
   y0[i]=rundvv[[1]]
   yF[i]=rundvv[[2]]
   yC[i]=rundvv[[3]]
}
B=cbind(B,y0,yF,yC)
B=data.frame(B)
  names(B)=c('b','a','Q','fieldsize','adultrange','tl','pop0arany','sd_kezdet','grA','grB',
 'grAdens','grBdens','gr_sd','El_min_dens','El_max_dens','El_min','El_max','El_sd','evjarat_szel','policy',
 'risk0','riskF','riskC')

write.csv2(B,'sobol_results_B.csv',row.names=F)
X2=Sys.time();X2-X1

sum(is.na(A[,21]))/length(A[,21])
sum(is.na(B[,21]))/length(B[,21])


X1=Sys.time()
Ab=read.csv2('sobolSA_Ab.csv')

N=length(Ab[,1])

y0=yF=yC=numeric(N)

for (i in 1:N)
{
inputs=as.numeric(Ab[i,])
 b=inputs[1];a=inputs[2];Q=inputs[3];fieldsize=inputs[4];adultrange=inputs[5];
 tl=inputs[6];pop0arany=inputs[7];sd_kezdet=inputs[8];grA=inputs[9];grB=inputs[10];
 grAdens=inputs[11];grBdens=inputs[12];gr_sd=inputs[13];
 El_min_dens=inputs[14];El_max_dens=inputs[15];El_min=inputs[16];
 El_max=inputs[17];El_sd=inputs[18];evjarat_szel=inputs[19];policy=inputs[20]

 rundvv=Dvv(n,a,b,Q,evmax,fieldsize,tl,pop0arany,sd_kezdet,grA,grB,grAdens,grBdens,gr_sd,
 adultrange,El_min_dens,El_max_dens,El_min,El_max,El_sd,evjarat_szel,policy)
   y0[i]=rundvv[[1]]
   yF[i]=rundvv[[2]]
   yC[i]=rundvv[[3]]
}
Ab=cbind(Ab,y0,yF,yC)
Ab=data.frame(Ab)
  names(Ab)=c('b','a','Q','fieldsize','adultrange','tl','pop0arany','sd_kezdet','grA','grB',
 'grAdens','grBdens','gr_sd','El_min_dens','El_max_dens','El_min','El_max','El_sd','evjarat_szel','policy',
 'risk0','riskF','riskC')
```

```
write.csv2(Ab,'sobol_results_Ab.csv',row.names=F)
X2=Sys.time();X2-X1
```

3.

```
A=read.csv2('sobol_results_A.csv')
B=read.csv2('sobol_results_B.csv')
Ab=read.csv2('sobol_results_Ab.csv')

dimen=20
N=length(A[,1])

Si=Sisd=numeric(dimen)
A.=A$risk0
B.=B$risk0
for (j in 1:dimen)
{
Ab.=Ab$risk0[1:N+N*(j-1)]
Si[j]=mean(B.*abs(Ab.-A.),na.rm=T)
Sisd[j]=sd(B.*abs(Ab.-A.),na.rm=T)
}


STi=STisd=numeric(dimen)
A.=A$risk0
for (j in 1:dimen)
{
Ab.=Ab$risk0[1:N+N*(j-1)]
STi[j]=mean(A.*abs(Ab.-A.),na.rm=T)/2
STisd[j]=sd(A.*abs(Ab.-A.),na.rm=T)
}

rank(-Si)
rank(-STi)
```

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Először azért szeretnék köszönetet mondani, mert ez a fejezet ilyen hosszú: nagyon sokan segítettek a munkám során, ezt előre nem is hittem volna.

Köszönöm témavezetőimnek, Kiss József tanár úrnak és Stefan Toepfernek, hogy folyamatosan szakmai segítséget nyújtottak, és rengeteg lehetőséget nyitottak meg előttem. Segítségükkel bekerülhettem a kukoricabogárral foglalkozó nemzetközi tudományos vérkeringésbe. Figyeltek arra, hogy a szimulációs modell folyamatosan „földközelben" maradjon, amit a programozáskor „belülről" nem tudtam megtenni.

Harnos Andrea (SZIE, ÁOTK, Biomatematikai és számítástechnikai tanszék) a kurzusain megismertetett az R programnyelvvel, ahol a statisztikai alapok megismerése mellett az R programozásával is foglakozhattam. Nagyon hálás vagyok, hogy az óráira járhattam. Valamint lehetőséget adott, hogy a szimulációk egy részét az Állatorvostudományi Kar egy szerverén futtathassam.

Kövér Szilviának (SZIE, ÁOTK, Biológiai intézet) köszönöm a konzultációkat, melyek során a szimulációs modell sokat javult. És különösen köszönöm a vetésváltási szabályozáshoz tartozó egyenletek elsőre elborzasztó megoldásában nyújtott segítséget. Czárán Tamásnak (MTA-ELTE Ökológiai és Elméleti Biológiai Kutatócsoport) is köszönöm a modellemre szánt idejét, és a rács tóruszba zárásához adott javaslatát, mely utólag már nagyon egyszerűnek tűnik, de akkor nyomasztóan tornyosult fölém ez a feladat. Lang Zsoltnak (SZIE, ÁOTK, Biomatematikai és számítástechnikai tanszék) köszönöm az átlagos szaporodási ráta számításáról való beszélgetéseket és az R kurzusokon átadottakat. Lajber Zoltán (SZIE, IH) jelentős CPU kapacitást biztosítva lehetővé tette, hogy a szimulációk nagy részét a SZIE Infomatikai Hivatalának egy szerverén futtathassam.

Papp Komáromi Judit és Renata Bazok (University of Zagreb) mindig készségesek voltak megvitatni a szabadföldi kísérleteik körülményeit, melyeket felhasználtam a szaporodási ráta meghatározásakor. Judit emellett segített, hogy a szimulációk eredményeit felhasználóbarát módon tudjam bemutatni.

Kőszegi Judit, Szimandel Mónika és Thurzó Zsuzsanna segítettek 2009-2010-ben a kukoricabogár felvételezésben. Nélkülük nem tudtam volna ennyi kukoricatábláról adatot gyűjteni. A felvételezett táblákról értékes információkat és térképeket Palkovics Andrástól és Tóth Szabolcstól (Dalmand Zrt., Bonafarm csoport) kaptam.

A dolgozat írása közben Zalai Mihály és Szénási Ágnes tanácsai is segítettek. Az idézett irodalmak összegyűjtésében sokan segíttetek, cikkek és más források digitalizálásával és elküldésével. Köszönet illeti a Növényvédelmi Intézet korábban nem említett segítőkész munkatársait is.

Köszönöm családomnak a türelmüket, hogy biztos hátteret nyújtottak a hullámvasút minden szakaszában; és hogy segítettek észben tartani, hogy mennyire nem fontos a kukoricabogár populációdinamikájának modellezése.